

České Hercynikum *versus* Západní Karpaty: Klíčové biogeografické rozhraní Evropy v posledním glaciálu

Bohemian Hercynides *versus* Western Carpathians: A crucial biogeographic boundary of Europe during the last glacial epoch

Petr Pokorný¹⁾, Vlasta Jankovská²⁾ & Ivan Horáček³⁾

¹⁾ *Centrum pro teoretická studia, Univerzita Karlova v Praze, Jilská 1, 110 00 Praha 1; e-mail: pokorny@cts.cuni.cz (korespondující autor)*

²⁾ *Botanický ústav, Akademie věd ČR, Brno; e-mail: vlasta.jankovska@ibot.cas.cz*

³⁾ *Katedra zoologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova v Praze; e-mail: horacek@natur.cuni.cz*

Abstract

The Last Glacial Maximum (LGM, MIS2) and subsequent Late Glacial are with no doubt the key periods for an interpretation of the post-glacial history of biota. During the last decades, several ground-breaking hypotheses have been proposed in order to provide historical arguments for the biogeographic patterns which are observed elsewhere in the World. Among these, the “microrefugia” or “cryptic refugia” hypothesis is the most influential and, at the same moment, probably the most relevant for the central part of Europe. Nevertheless, this hypothesis remains hardly verifiable without the support of reliable and well-dated fossil evidence. In this review we have collected and newly interpreted fossil evidence currently available for plants, snails and small vertebrates in the area of the present Czech and Slovak Republics. In the light of such evidence, the boundary between the Bohemian Hercynides and the Western Carpathians appears to be a particularly important area in which the present biogeographic patterns in temperate Europe have largely emerged.

Keywords: climate-change velocity, historical biogeography, Late Glacial, MIS2, palaeomalacology, palaeovertebratology, pollen analysis, refugia

Nomenklatura: Kubát et al. (2002) – cévnaté rostliny, Beug (2004) – pyl, Andèra & Gaisler (2012) – savci

Úvod

Rozdíl v přírodních poměrech mezi Českou vysočinou coby součástí širší hercynské oblasti a Západními Karpaty reflektují terénní biologové téměř od nepaměti (k uvedeným jednotkám geomorfologického členění viz Bína & Demek 2012). Mnozí si zároveň byli vědomi toho, že jev má kořeny nejen v odlišných aktuálních podmínkách, ale i v odlišné

nejmladší geologické historii, byť představy o čtvrtohorním vývoji přírody byly až do poloviny 20. století poměrně hrubé. Záslouhou meziválečné generace středoevropských badatelů byly do biogeografických teorií uvedeny historické diskursy, kolem kterých se paleoekologické uvažování točí až dodneška – úvahy o vlivu prudkých klimatických změn na populace migrující v rámci složitě strukturovaného geografického (potažmo ekologického) prostoru a o lokálním přežívání populací v tzv. refugiích (souhrnně o této etapě výzkumu pojednává Ložek 2009a, b). Glaciální refugia většiny středoevropských temperátních druhů byla rekonstruována jižně od našeho území, zejména do širší středomořské oblasti. Klíčovou úlohu v tehdejších výkladech proto hrála otázka rychlosti a směru dálkových migrací z jihu na sever v podmínkách postglaciálního oteplování, případně spekulace o vlivu geografických, zejména horských bariér.

Následující rozvoj kvartérní paleoekologie relevancí zmíněných úvah víceméně potvrdil. Postupně se však měnily důrazy na jednotlivé složky kvartérní dynamiky biologických společností a náš obraz o minulosti postupně nabyl na složitosti (o tomto vývoji viz Pokorný 2010a, b). Původní mono- a kvadriglacialistické koncepce se změnily na polyglacialistické a čím dál tím detailnější geochronologické vhledy umožnily rozlišit například krátkodobé, tzv. sub-Milankovičovy klimatické oscilace (Bond et al. 1999), které měly díky vysokým amplitudám formující vliv na živou přírodu – navzdory jejich krátkému trvání. Pleistocenní glaciály se na druhou stranu přestaly jevit jako dlouhá, bezútěšná období extrémního chladu – tento obraz dodnes zůstal platný pouze pro velice krátké pleniglaciální úseky, zatímco naprostá většina trvání glaciálů se jeví jako podstatně příznivější.

V prvním odstavci nastíněné paradigma, jež vévodilo středoevropské paleoekologii minimálně od počátku 20. století, průběžně zpochybňovali zejména středoevropští badatelé, a sice na základě konkrétních fosilních dokladů, které jaksi nepasovaly do dominantního velkoměřítkového obrazu. Zejména v oboru kvartérní zoopaleontologie se objevovaly studie, které poukazovaly na přežívání temperátních druhů v glaciálních podmínkách, a to konkrétně na území východní části střední Evropy (Kretzoi 1957, Ložek 1964, 1982, Frenzel 1983, Jánossy 1986, Storch 1995, Horáček & Sánchez 1984, Horáček & Ložek 1988, Horáček 2000, 2006). Stejným způsobem vyznívaly i některé paleobotanické nálezy z období posledního glaciálu, byť byly podstatně vzácnější (Rybníčková & Rybníček 1991, 2014, Jankovská et al. 2002). Postupně se tak vynořoval obraz, který následující doba nazvala konceptem „kryptických refugií“ (Bennet et al. 1991, Stewart & Lister 2001), nebo též „mikrorefugií“ (Rull 2009). Kryptických proto, že příslušné populace jsou pro svou omezenou velikost obtížně zachytitelné ve fosilním záznamu – na pozadí populací dominantních. Středomořskou oblast začali někteří autoři (např. Bilton et al. 1998) dokonce považovat spíše za oblast vysokého endemismu (současného i historického), než za významný zdroj postglaciálních kolonizací zbytku Evropy. Všechny tyto hypotézy získávají na naléhavosti právě v případě našeho zájmového území, a to kvůli jeho geografické poloze na přechodu mezi severem a jihem a též kvůli bohatě členitému reliéfu, který většinou osciluje ve středních nadmořských výškách.

Koncem 90. let 20. století zájem o problematiku kryptických refugií prudce narostl a nepřímo úměrně tomu se poněkud odvracela pozornost od problematiky dálkových migrací. Především západoevropští badatelé tuto otázku vehementně tematizovali a popularizovali (Willis et al. 2000, Willis & Whittaker 2000, Stewart & Lister 2001, Tzedakis et al. 2002, Willis & van Andel 2004, Schmidt & Varga 2012). Čeští botanici, zoologové a paleoekologové se k tomuto obnovenému proudu bádání připojili zejména výzkumy na jižní a západní Sibiři, kde začali nacházet věrohodné recentní analogie pro středoevropský vrcholný glaciál až starší holocén, včetně analogických refugiálních populací (Kuneš et al. 2008, Horsák et al. 2010, Chytrý et al. 2010, Řičánková et al. 2010, Magyari et al. 2014, Novák et al. 2014, Pavelková-Řičánková et al. 2014).

Na poli historické biogeografie a zejména v debatě o kryptických refugiích čím dál tím častěji zaznívají též fylogeografické argumenty (z vlivných průkopnických prací např. Hewitt 2000, Magri et al. 2006; viz též příspěvek J. Doudy a kol. v tomto sborníku). Vzhledem k tomu, že refugia jsou charakterizována relativní ekologickou stabilitou a izolovaností relativně malých populací, vedou v nich mikroevoluční procesy k vyšší genetické diverzitě a ke vzniku specifických genotypů. Nově kolonizovaná území jsou naproti tomu geneticky uniformní. Středoevropská refugia jsou pomocí fylogeografických dat rekonstruována konkrétně pro buk lesní (Magri et al. 2006), některé temperátní keře (*Lonicera nigra* – Daneck et al. 2011, *Rosa pendulina* – Fér et al. 2007), některé byliny temperátních lesů (*Carex digitata* – Tyler 2002a, *Melica nutans* – Tyler 2002b) a též pro řadu živočišných druhů, jak obratlovců, tak bezobratlých (výběrově Kotlík et al. 2006, Benke et al. 2009, Steward et al. 2010). Bez konkrétních fosilních nálezů je však téměř nemožné jednotlivé fylogenetické události datovat, přesně lokalizovat a zasadit je do širších ekologických souvislostí. Role fosilních dokladů proto nadále zůstává naprosto klíčová.

V tomto přehledu se soustředíme výhradně na vrcholně glaciální až raně holocénní fosilní doklady (rostlinné i živočišné povahy) z hercynské oblasti Čech a z prostoru Západních Karpat. Naším cílem bude prozkoumat historické procesy vedoucí ke vzniku rozdílů mezi oběma zvolenými geografickými celky. Kontaktními územími – Maďarskou nížinou, alpskou oblastí a severoevropskou nížinou – se na tomto místě zabývat nebudeme, byť biogeografické souvislosti s nimi jsou bezesporu četné.

Situace na vrcholu posledního glaciálu

V následujících odstavcích podrobíme dodatečné kritické revizi dosud publikované fosilní nálezy z období posledního vrcholného glaciálu. Soustředíme se především na nejchladnější úsek posledního glaciálu (LGM – Last Glacial Maximum; 31 000 – 18 500 cal. BP dle chronologie Clarka et al. 2009), protože právě ten je relevantní pro otázku existence glaciálních refugií pozdější holocénní temperátní bioty ve sledovaném prostoru.

Vrcholně glaciální doklady o vývoji vegetace v zájmovém území jsou velmi vzácné. V průběhu posledního interglaciálu (MIS 5e, Eem, Riss-Würm; konec ca 115 000 BP) v pestré skladbě střeoevropských lešů nechyběl např. *Taxus*, *Buxus* a *Ilex* (Lang 1994). S nástupem posledního glaciálu se chladné a suché stadiály s výskytem boreální vegetace střídaly s teplými a vlhkými interstadiály. V nich převládala klimaticky náročnější vegetace, i když rovněž dominovaná tajgovými společenstvy jehličnanů. Potvrzují to nejnovější výsledky pylových analýz z území dnešních Čech, Moravy, Slovenska (Jankovská 2006, 2007, Jankovská et al. 2002, 2008, Jankovská & Pokorný 2008) a též z přilehlého Maďarska (Swenning et al. 2008, Magyari et al. 2014). Chronologické zařazení jednotlivých záznamů ovšem bývá problematické a je pravděpodobné, že většina z nich patří relativně teplejším interstadiálním úsekům. Organický sediment, deponující údaje o tehdejší vegetaci, se totiž přednostně ukládal v klimaticky příznivých (zejména vlhkých) podmínkách. Sediment z chladných a přitom suchých stadiálů je většinou pro analýzu rostlinných zbytků nedostupný, protože buď zcela chybí, nebo se v něm nezachovávají organické nálezy (organická produkce byla v suchých, studených a kontinentálních poměrech značně omezená a zvýšená erozní činnost působila zničení, odnos a redepozici případných uloženin). Na tomto problému postavili svou nedávnou kritiku Tzedakis et al. (2013), kteří zpochybňují velkou část dosavadních dokladů „kryptických“ glaciálních refugií temperátních rostlin poukazem na jejich původ v teplejších interstadiálech. Stadiální původ je někdy přímo prokázán pomocí absolutního datování, většinou je však pouze hypotetický kvůli nedostatečné absolutní chronologické kontrole v podmínkách krátkého rytmu klimatických oscilací.

Nejspolehlivější data dovolující rekonstrukci skladby a vývoje vrcholně glaciální vegetace ve sledovaném prostoru byly získány na lokalitě Šafárka, která leží přímo v srdci Západních Karpat (Jankovská et al. 2002, Jankovská & Pokorný 2008). Přestože Tzedakis et al. vyslovili jisté pochybnosti ohledně jejich výpovědní hodnoty (viz výše), stále se domníváme, že se jedná o relevantní a poměrně spolehlivý doklad vegetace na vrcholu posledního glaciálu. Proto se mu v následujících odstavcích budeme věnovat detailněji.

Profil získaný na lokalitě Šafárka (48°52'55" N; 20°34'30" E; 600 m n. m.; Jankovská et al. 2002, Jankovská & Pokorný 2008 – tamtéž je publikován i originální pylový diagram a výsledky radiokarbonového datování), odebraný V. Jankovskou bezprostředně před jeho zničením, byl na bázi tvořen převážně minerální složkou. Na ni pak nasedaly organické uloženiny charakteru rašeliny. V nich se, bohužel již mimo odebraný profil, nalézaly velké kusy zbytků dřeva a další části dřevin (šišky, semena), které z odkryvu vypadly. Profil byl překryt další minerální vrstvou. Ta měla být, podle popisu Novotného (2002), mocná téměř 6 m a měla být soliflukčního původu. Pyloanalyticky zpracovaný profil zachytil časově velmi rozsáhlý úsek posledního vrcholného glaciálu. Nejspodnější část profilu měla vyšší stáří než 52 000 BP, tj. byla již mimo dosah radiokarbonového datování. Pyloanalyticky zde máme potvrzen velmi chladný klimatický výkyv, vegetačně charakterizovaný modřínovými porosty. Nadložní sediment je rovněž starší než 52 000 BP. V této fázi zřej-

mě došlo ke zlepšení klimatu. Projevilo se to expanzí březových porostů. Vegetaci této fáze lze označit jako březovo-modřínovou lesotundru. Ta má dnes obdobu v mnoha kontinentálně laděných územích Sibíře. Nález pylových zrn *Corylus*, *Ulmus* a dokonce *Quercus* a *Carpinus* je poměrně překvapující. Není vyloučeno, že tyto dřeviny mohly přežívat v příznivých mikroklimatických podmínkách geomorfologicky členitého území. Otázku lokalizace výskytu těchto klimaticky náročnějších dřevin je však třeba ponechat otevřenou. Vyloučena není ani možnost dálkového transportu. Například Drescher-Schneider et al. (2007) považují obdobné nálezy v oblasti Jury za výsledek dálkového transportu pylových zrn až ze vzdáleného jižního předhůří Alp.

K výrazné klimatické změně došlo v následující fázi. Stále se pravděpodobně jedná o časový úsek, který je alespoň na počátku starší než 52 000 BP. V tomto klimaticky příznivém výkyvu (zvýšila se zřejmě teplota i vlhkost) rychle expandovaly porosty *Picea* i *Pinus* (sosna a snad i kleč). Na hydrologicky vhodných stanovištích převládala *Picea* a začala se šířit i *Alnus* (*A. glutinosa* typ; patrně se jedná o *A. incana*). Pravidelně zde rostla *Betula* (*alba*? *pubescens*?) a zřídka i *B. nana*. Nelze opomenout zcela průkazný a pravidelný výskyt *Pinus cembra*, jejíž semena byla v sedimentu rovněž nalezena. Bohužel, nikoliv přímo ve zpracovaném profilu, ale pouze v materiálu vypadlém z rozrušených částí odkryvu nedaleko od pyloanalyticky zkoumaného profilu. Vegetaci této fáze lze opatrně charakterizovat jako „jehličnatou střední tajgu“ – podle stanovištních poměrů buď s převládajícím smrkem nebo sosnou. Do všech těchto porostů však byly vtroušeny v různé četnosti modřín, borovice limba a bříza s olší. Klimaticky příznivou fází dokumentuje také zvýšený výskyt pylu lísky, jilmu, dubu, lípy a habru. Tyto dřeviny však opět nemusely růst přímo v bezprostředním okolí lokality. V teplejších, avšak stále ještě vlhkých oblastech Slovenského ráje či Slovenského krasu je jejich výskyt o něco pravděpodobnější (aniž odtamtud máme odpovídající fosilní data).

V následující fázi pokračovalo oteplování a hlavně zlepšování hydrologických poměrů. Potvrzuje to pokračující expanze smrku a olše. Zcela pravidelný výskyt pylových zrn listnatých dřevin (*Corylus*, *Ulmus*, *Quercus*, *Carpinus* a hlavně *Tilia*) tento předpoklad rovněž potvrzuje. V nejsvrchnější části profilu je pyloanalyticky doloženo ochlazení. Ustoupily *Picea* i *Alnus* a znovu začala převládat borovice, patrně *P. sylvestris*. Některé teplomilné dřeviny se však stále vyskytují (*Quercus*, *Carpinus*). Je pravděpodobné, že se jedná o počátek nejchladnější fáze posledního glaciálu, tedy o časový horizont začlenitelný do kritického pleniglaciálního období (LGM, MIS2) datovaného kolem 20 000 BP. Nejmladší radiokarbonová data mají hodnotu kolem 16 000 a 18 000 BP (nekalibrované údaje). Problém těchto dat spočívá v tom, že stejně jako většina radiokarbonových dat ze Šafárky pocházejí z nestratifikovaných nálezů makrozbytků učiněných v místě poněkud stranou od vlastního pylového profilu.

Profil z lokality Šafárka by býval mohl být jedinečným referenčním profilem pro poslední vrcholnou dobu ledovou. Jeho spolehlivé interpretaci však brání absence radiokarbonových dat přímo ze vzorků pyloanalyticky zpracovaného profilu. Problém způsobilo

rychlé zničení lokality bez možnosti řádného odběru. Radiokarbonová data ze Šafárky pokrývají dlouhý úsek od ca 16 000 BP po více než 52 000 BP. Znamená to, že zachycený záznam představuje období MIS3 s přesahem do staršího MIS4 a ovšem i mladšího MIS2, tedy do úseku maximálního ochlazení v rámci posledního glaciálu. Za jisté však považujeme následující zjištění: V průběhu posledního glaciálního maxima (LGM, MIS2) převažoval v okolí lokality (tedy v nadmořské výšce okolo 600 metrů) víceméně uzavřený boreální les tajgového typu analogický střední sibiřské tajze.

Výpovědní hodnota pylových analýz bývá obecně snížena nejasným vztahem k prostorovému měřítku záznamu a ke složení vegetace (především abundanci zachycených taxonů). V případě rostlinných makrozbytků nebývá situace o mnoho lepší, protože takové paleobotanické záznamy vznikají na mokřadech, a tudíž zachycují především mokřadní druhy. Při řešení zvolených otázek se proto musíme obrátit ještě k jiným typům fosilního záznamu. Juříčková et al. (2014) aktuálně publikovali přehled vrcholně glaciálních a pozdně glaciálních paleomalakologických záznamů z celého námi zkoumaného území, tedy z prostoru dnešní České republiky a Slovenska. Fosilní měkkýši mají tu výhodu, že velice dobře charakterizují podmínky bezprostředního okolí zkoumaných lokalit. Tyto záznamy navíc vznikly v celé škále makro-, mezo- a mikroklimatických situací. Pokrytí území České republiky a Slovenska těmito profily je zhruba srovnatelné. Paleomalakologický záznam s výskytem náročných prvků z období vrcholného glaciálu se ovšem podařilo získat pouze v jediném případě – na lokalitě Farkašovo v údolí Hronu (v nadmořské výšce 420 metrů). Juříčková et al. (2014) docházejí při interpretaci celkové situace k následujícímu závěru: Zatímco na území Slovenska přežívalo poslední vrcholný glaciál minimálně šest druhů striktně lesních měkkýšů, pravděpodobně vázaných na mezofilní listnaté dřeviny, v Čechách a na Moravě se takové přežívání zatím prokázat nepodařilo.

Analogický obraz poskytuje fosilní záznam obratlovců, který vedle nálezu z časově příslušných poloh souvislých vrstevných sledů zahrnuje i masové akumulace kosterních pozůstatků v kontextu sprašových sérií a jeskynních výplní (Horáček & Sánchez 1984, Horáček & Ložek 1988, Horáček et al. 2002, Horáček 2006). Stejně jako paleomalakologický záznam poskytuje ucelenější informaci především o poměrech v karbonátových oblastech (včetně sprašové zóny), t.j. oblastech v nichž paleobotanická data obecně chybějí. Akumulace pozůstatků drobných obratlovců z potravy sov a dravců informují na rozdíl od měkkýšů o situaci v širším kontextu lokality – okruhu řádově 10 km². Doklady obratlovčích společenstev z úseku vrcholného glaciálu (MIS 2) ukazují celkem jednotný obraz, v základních rysech identický v rámci celé střední Evropy. Jádrovou komponentou společenstev je konsorcium prvků otevřené krajiny s dominantním podílem hrabošů *Microtus gregalis*, *Dicrostonyx gulielmi* a *Microtus arvalis* (z nichž první dva jsou dnes rozšířeny mimo středoevropskou oblast, třetí – euryekní forma otevřených formací – je stálým prvkem i současných společenstev). Pro úsek LGM je typická výrazná dominance *Microtus gregalis*, zatímco podíl *M. arvalis*, který v jiných úsecích glaciálu (zejména MIS 3) převažuje, je zde radikálně snížen. Obecně nižší je i podíl dalších druhů přispívajících k vyso-

ké diversitě glaciálních společenstev v úseku MIS 3: systů, svišťů, křečků a náročnějších hrabošů typu *Microtus oeconomus* či *Arvicola terrestris* (indikujících přítomnost mokřadních stanovišť) nebo *Chionomys nivalis* (suťová pole s pestrouty bylinnou vegetací). Charakter jejich zastoupení ve fosilním záznamu ukazuje, že tyto prvky byly sice ve střední Evropě přítomny i v úseku LGM, jejich rozšíření však bylo zjevně ostrůvkovité. Tento obraz velmi dobře odpovídá představě radikálního snížení pestrosti stanovištní mozaiky v úseku LGM a zvětšení prostorové dislokace lokalit s trvale vyšší diversitou vegetačního krytu. Fosilní záznam ovšem současně naznačuje zachování místních mikrocenter diversity, včetně lokalit s dřevinnou vegetací, ve většině studovaných oblastí. Takřka všechny masové akumulace (s minimálním počtem jedinců přes 200 kusů) poskytují ojedinělé doklady náročnějších prvků s průměrným zastoupením 0,1–0,5 %. V plném rozsahu to platí o dvou druzích: rejsek obecný (*Sorex araneus*) a normík rudý (*Clethrionomys glareolus*). První vyžaduje zapojený bylinný kryt s hustým mechovým patrem a hojným celoročním výskytem členovců, druhý je jednoznačně vázán na přítomnost lesních porostů. Je třeba konstatovat, že reálná přítomnost těchto druhů během LGM je takřka jistá v oblasti Moravského krasu, Javoříčského krasu a Pálavy. Pro jádrové oblasti Čech lze podobný stav předpokládat jen s jistou rezervou ať už pro absenci nebo problematické datování existujících dokladů. Z oblasti slovenských Karpat je naopak k dispozici více dokladů ukazujících zřetelně vyšší zastoupení těchto náročnějších prvků. Průběžné přežívání členitých společenstev drobných obratlovců je tam navíc doloženo souvislými fosilními záznamy.

V právě uvedených souvislostech je třeba připomenout zejména výsledky rozsáhlého mezioborového výzkumu výplně vchodové prostory jeskyně Dzeravá skala v Malých Karpatech (Horáček 2006). Z 11 rozlišených poloh vrstevného sledu pokrývajících intaktním vývojem úsek od 57 do 24 ky BP byl získán rozsáhlý inventář přes 50 tis. kosterních pozůstatků reprezentujících nejméně 2013 jedinců 52 druhů. Základní struktura společenstev, shodná v rámci celého úseku, odpovídá plně charakteru glaciálních společenstev s absencí většiny typicky interglaciálních prvků a výraznou dominancí shora zmíněných druhů hrabošů. Přes zřetelné zvýšení podílu *Microtus gregalis* a *Dicrostonyx gulielmi* v úseku MIS 2 zůstává i zde zachována převaha *Microtus arvalis*. Klíčovým aspektem historie místních společenstev je však trvalá přítomnost většího počtu náročnějších prvků, v prvé řadě *Sorex araneus* a *Clethrionomys glareolus*, přes zřetelné snížení podílu uvedených forem patrná i v nejmladším zachyceném úseku spolu s přítomností dalších náročnějších prvků mezických stanovišť (*Sorex minutus*, *Microtus agrestis*, *M. oeconomus*, *Talpa europaea*). Robustní souvislý záznam jeskyně Dzeravá skala poskytuje mimořádně ilustrativní ukázkou poměrů v lokalitě souvislého refugiálního výskytu: kombinuje se zde přítomnost meandrujícího polootevřeného údolí s prameništěm, jehož dno a svahy skýtaly i v dobách LGM vhodné podmínky pro přežívání dřevinné vegetace a členitý reliéf skalnatých jižních svahů Malých Karpat s nadprůměrnou radiační bilancí a mozaikou otevřených stepních a skalních stanovišť. Přesně tomu odpovídá ráz savčích společenstev, který

jen s malými posuny (snížený podíl náročnějších prvků, absence elementů teplejší stepi přítomných během MIS 3) přetrvává i v chladném úseku MIS2.

V této souvislosti je třeba připomenout, že savčí doklady z jiných nalezišť slovenských Karpat (Slovenský kras, Tisovecko-Muráňský kras, Ružín) naznačují poměry, které se jen málo odlišují od většinového obrazu střední Evropy. Tak je tomu i s nálezy z podhůří Vysokých Tater (sprašový odkryv v Dubinném u Bardejova, sprašové nadloží travertinu Horka-Ondrej u Popradu). O to pozoruhodnější jsou doklady z velehorského kontextu Belanských Tater: bohaté společenstvo s vysokým zastoupením rejskovitých z jeskyně III na Novém (1800 m n. m.), datované na 30 ky (Schaefer 1975, Horáček & Sánchez 1984) a zejména pak doklady ze souvislého sledu v profilu výplně Muráňské jeskyně (1560 m n. m.) odkrytém v roce 1994 (Ložek & Horáček 2004, Horáček et al. v tisku). Spodní vrstva profilu je datována na 23,1–22 ky cal. BP, ze středu profilu je k dispozici datum 14,4–13,7 ky cal. BP. Ze spodních poloh, reprezentujících nejchladnější úsek LGM, je doloženo diversifikované společenstvo, zahrnující kromě dominujících glaciálních prvků (*Microtus gregalis*, *Dicrostonyx gulielmi*) nezanedbatelný podíl náročnějších elementů typu *Sorex araneus* a *Clethrionomys glareolus*, včetně endemického druhu klečového stupně Karpat *Microtus tatricus*. S ohledem na pozici lokalit ilustrují tato společenstva poměry panující na povrchu místního horského ledovce, který zcela vyplňoval přilehlé doliny. Spolu s kritickým rozбором souvisejících paleoklimatických a sedimentačních specifik velehorského prostředí (Ložek & Horáček 2004, Horáček et al. v tisku) naznačuje tento náález nutnost radikálního přehodnocení tradičních představ o glaciálních poměrech alpinského stupně evropských velehor a uvážení možnosti, že právě tyto oblasti mohly být nejvýznamnějšími centry glaciálních refugií mezofilních prvků ve středoevropském prostoru.

Vývoj na rozhraní pleistocénu a holocénu

Mezi posledním vrcholným glaciálem (LGM) a počátkem holocénu došlo v globálním měřítku k řadě prudkých klimatických oscilací. Celkový trend však směřoval k teplejšímu a vlhčímu, tedy k interglaciálnímu stavu. Toto složité období nese souhrnný název „pozdní glaciál“. Pro vývoj současné středoevropské přírody má klíčový význam, jelikož v rámci něho probíhala rekolonizace celého prostoru temperátními druhy migrujícími z blízkých i vzdálenějších (mikro)refugií. Biogeografická provincionalita, patrná již za předchozího vrcholně glaciálního stavu (viz výše), se podle všeho ještě dále prohloubila, jak se pokusíme doložit v následujících odstavcích.

Z období pozdního glaciálu máme ve sledovaném území naštěstí více paleobotanických dokladů, než pro předcházející vrcholný glaciál (pro přehled o konkrétních lokalitách viz Kuneš et al. 2009 a Českou pylovou databázi PALYCZ – <http://botany.natur.cuni.cz/palycz>). Detailnější představu o odlišném vývoji Českého masívu a Západních Karpat v období pozdního glaciálu si lze udělat například porovnáním publikovaných pylových záznamů dvou referenčních českých lokalit – Švarcenberk (Po-

corný 2002) a Labský důl (Engel et al. 2010) se dvěma referenčními lokalitami slovenskými – Sivárňa (Jankovská 1984) a Hozelec (Jankovská 1988). Tyto doklady jednoznačně svědčí o odlišném směru vývoje Českého masívu a Západních Karpat. Zatímco na západ od této biogeografické hranice vývoj osciluje mezi bezlesím (podle místní klimatické situace, edafických poměrů a nadmořské výšky buď stepního nebo tundrového rázu) a více či méně uzavřenými borobřezovými porosty, východně položené Západní Karpaty směřují od samého počátku pozdního glaciálu k masivnímu zalesnění borovicí (sosnou i limbou), modřínem a přímo na přelomu pleistocénu a holocénu též smrkovými porosty, které se v českém Hercyniku uplatňují až mnohem později (na počátku středního holocénu) a většinou v menší míře. Limbové a modřínové lesy byly prozatím v rámci Čech doloženy pouze výjimečně. Obě dřeviny se v Čechách prokazatelně vyskytovaly ještě před posledním glaciálním maximem (Jankovská & Pokorný 2008). O jejich sporadické přítomnosti v pozdním glaciálu donedávna svědčily pouze ojedinělé a poněkud problematické nálezy pylových zrn (například na Hrabanovské černavě – Petr & Pokorný 2008, Petr & Novák 2014). Čerstvý nález pylových zrn, semen a jehlic borovice limby v Českém ráji (v masivu Drábských světniček) datovaný do pozdního glaciálu až starého holocénu (jedná se o čerstvá, dosud nepublikovaná primární data P. Pokorného) představuje první podstatný průlom v řešení otázky někdejšího souvislého výskytu této dřeviny v prostoru mezi současným refugiálním výskytem při horní hranici lesa v Karpatech a Alpách. Přímo se tím potvrzuje hypotéza formulovaná již dříve na základě fylogeografických analýz (Höhn et al. 2009, Douđa et al. 2015).

Expanze širokolistých mezofilních dřevin v rámci pozdního glaciálu není zatím přesvědčivě doložena ani na jediné české či slovenské lokalitě, byť na většině z nich se pylová zrna těchto dřevin pravidelně objevují. Ve všech případech se ale jedná o relativně vzácný výskyt na pozadí dominantních boreálních taxonů (relativně nápadný je tento výskyt na lokalitě Šúr položené na JZ pokraji Západních Karpat – Petr et al. 2014).

Paleomalakologické záznamy (Juříčková et al. 2014) ukazují podobný trend vývoje jako záznamy pylové. Přes srovnatelnou prozkoumanost existuje z území Čech pouze jediný pozdně glaciální záznam s výskytem náročných lesních druhů (konkrétně jde o lokalitu Kobyla v Českém krasu – osamocenou mezi více jak 70-ti paleomalakologickými lokalitami známými v blízkém okolí), zatímco z prostoru slovenských Západních Karpat máme takových lokalit k dispozici celkem osm. Interpretace těchto dokladů se liší od paleobotanických interpretací v tom, že ve výskytu společenstev lesních plžů spatřují doklad rozvoje listnatých lesů (Juříčková et al. 2014). Obě interpretace ale nemusejí být v příkrém rozporu, jestliže si uvědomíme rozdíl mezi polohou lokalit paleobotanických (chladná území, mokřady) a lokalit paleomalakologických (teplá území, mezická úpatí svahů).

Nečekaně rozsáhlé meziregionální odlišnosti v průběhu přechodového úseku pleistocénu a holocénu ukazuje fosilní záznam obratlovců. Rozdíly se projevují v charakteru ústupu a přežívání různých prvků glaciálních společenstev, v tempu přestaveb struktury společenstev i v dynamice nástupu prvků tvořících společenstva holocénního typu (Horá-

ček 2000). Pro karpatskou oblast je charakteristické (a) rychlé vymizení některých glaciálních elementů (*Dicrostonyx*), (b) dlouhodobé přežívání jiných glaciálních prvků (*Microtus gregalis*, *Ochotona*), některých až do současnosti (*Chionomys nivalis*, *Microtus oeconomus*), (c) časná přítomnost prvků holocenních společenstev, jak díky místním refugiálním populacím (*Sorex araneus*, *S. minutus*, *Neomys anomalus*, *Microtus agrestis*, *Clethrionomys glareolus*, *Sicista* sp.), tak díky velmi časně imigraci východomediteránních elementů (*Apodemus uralensis*, *A. flavicollis*, *Crocidura leucodon*, *Pipistrellus pipistrellus*, *Glis glis*). Přestože k radikální přestavbě struktury savčích společenstev dochází teprve ve druhé polovině boreálu, většinu přechodového úseku charakterizují společenstva s vysokou diversitou indukující velmi pestrá mozaiku lesních, polootevřených a otevřených stanovišť s hojnou přítomností stepních a skalních enkláv. Podobné charakteristiky do určité míry platí i pro širší oblast Karpatské předhlubně (t.j. pro většinu území jižní a střední Moravy a Vídeňské pánve). Zde ovšem poměrně rychle mizí *Ochotona* a mnohem déle přežívají lokální populace *Dicrostonyx gulielmi*.

Podobné charakteristiky, se zřetelným opožděním imigrace východomediteránních prvků vykazuje i faunový vývoj v jižním Polsku (Nadachowski et al. 2009). Zcela odlišný typ vývoje je zase patrný v oblasti alpského předhůří v Bavorsku, resp. v oblasti Franckého Jury: Nápadné je zde rychlé vymizení všech glaciálních prvků v závěru glaciálu, časná expanze lesních prvků a západomediteránních elementů (*Apodemus sylvaticus*, *Eliomys quercinus*) a velmi rychlá přestavba struktury společenstev (Storch 1995). Poměry na území Čech jsou v těchto souvislostech dosti zvláštní. Charakterizuje je poměrně rychlý ústup glaciálních elementů typu *Dicrostonyx gulielmi*, *Ochotona pusilla*, *Microtus gregalis* či *Chionomys nivalis*, dominance euryekních druhů otevřené krajiny (*Microtus arvalis*, *Cricetus cricetus*), včetně prvků mokřadních stanovišť (*Microtus agrestis*, *M. oeconomus*, *Arvicola terrestris*), pravidelná přítomnost prvků mezických lesních stanovišť (*Clethrionomys glareolus*, *Sorex araneus*, *Sicista betulina*), avšak relativně nízký podíl, resp. výrazně opožděná expanze prvků mediteránních (*Glis glis*, *Apodemus flavicollis*, *Eliomys quercinus*). Charakter stanovištní mozaiky přechodového úseku v Čechách rámcově odpovídá poměrům v jiných oblastech střední Evropy, druhová diverzita savčích společenstev je však nižší, s výraznějším podílem euryekních prvků a druhů naznačujících nezanedbatelný podíl otevřených stanovišť.

Z o b e c n ě n í a z á v ě r y

Z výše předložených dokladů je zřejmé, že hlavní příčinou dnešních rozdílů mezi oběma zkoumanými oblastmi – českým Hercynikem a slovenskými i moravskými Západními Karpaty – jsou odlišnosti v populační historii zúčastněných objektů (biologických taxonů) v rámci nejmladšího klimatického cyklu čtvrtohor. Historické kořeny tohoto rozdílu budou pravděpodobně ještě hlubší, avšak pro nedostatek starých fosilních dokladů od nich chtít-nechtít musíme odhlédnout. Při současném stavu poznání se klíčovým obdobím jeví zejména poslední vrcholný a pozdní glaciál.

Otázkou stále zůstává, čím konkrétně je způsoben markantní rozdíl ve vývoji a současném stavu obou biogeografických oblastí, tedy co je podkladovým principem rozdílného vývoje doloženého fosilním materiálem. Je to odlišný klimatický vývoj způsobený například vzdáleností od vrcholně glaciálních center masivního kontinentálního a alpského zalednění, či vzdáleností od Atlantského oceánu? Rozdílná migrační historie daná odlišnou geografickou polohou na východo-západním gradientu? Odlišný podíl refugiálních populací v postglaciální druhové zásobě (*species pool*)? Nebo pouhá vyšší geodiverzita Karpat, tedy relativně statický parametr?

Domníváme se, že všechny výše jmenované faktory sehrály svou nezastupitelnou roli. Pro účely úvah o vlivu změn čtvrtohorního klimatu je lze shrnout pod jediný klíčový a v paleoekologii zatím málo reflektovaný parametr, který Sandel et al. (2011) v poněkud jiných souvislostech nazývají *Climate-Change Velocity*. Citovaní autoři tímto parametrem vysvětlují míru endemismu na globální škále. Domníváme se, že stejný přístup může být využit i v dalších biogeografických souvislostech a na jemnější prostorové škále.

Předpokládáme prudkou klimatickou změnu, na kterou musejí zúčastněné taxony reagovat migrací. Taxony schopné rychlého šíření budou pochopitelně schopnější sledovat svou klimatickou niku (někdy nazývanou *climatic envelope* – např. Pearson & Dawson 2003). Naopak druhy, které budou takové reakce schopny méně, mohou v dosažení pro ně příhodných klimatických podmínek selhat. Tím dojde k jejich přinejmenším lokální extinkci.

O jaký parametr se v případě citované *climate-change velocity* jedná? Jde o měřítko lokální rychlosti přesunu klimatických podmínek na určitém výseku zemského povrchu v průběhu makroklimatické změny. Tato rychlost je silně závislá na místních topoklimatických gradientech: V geomorfologicky členitých oblastech, tedy zejména ve vysokých horách, postačí, když migrující populace urazí relativně malou vzdálenost, pokud mají sledovat svou klimatickou niku a nevyhynout. V relativně jednotvárných, plochých krajinách musí být tato vzdálenost o několik řádů větší. Uvedme jednoduchý modelový příklad: Dejme tomu, že se oteplí/ochladí o 1°C. Na horském svahu se sklonem 45° to znamená překonat vzdálenost zhruba 210 metrů, zatímco ve vodorovném terénu to může znamenat nutnost urazit mnoho stovek kilometrů. Podobný, avšak obtížněji kvantifikovatelný efekt bude mít pochopitelně i změna v ročním úhrnu srážek. Živá příroda topograficky homogenních krajin tedy bude podléhat vyšším *climate-change velocities* oproti přírodě krajin členitých. Jinými slovy, morfologicky členité oblasti kompenzují vliv prudkých makroklimatických změn na živou přírodu. V řečených souvislostech jsou jaksi „klimaticky pružnější“. Tuto skutečnost samozřejmě přírodovědci tradičně reflektují (např. Scherrer & Körner 2011), avšak Sandel et al. (2011) jí poskytují explicitní konceptuální rámec.

Reálné přírodní situace jsou pochopitelně mnohem komplikovanější kvůli jemné mikroklimatické zrnitosti související s topografickými detaily, porostním a půdním mikroklimatem, jakož i kvůli jiným vlivům, které s klimatem nesouvisí – například synekologickým interakcím mezi jednotlivými účastníky dynamických dějů, pochopitelně včetně člověka. To ovšem nic neubírá na významu právě popsanému podkladovému prin-

cipu, který i my pokládáme za velice důležitý v otázkách vlivu prudkých makroklimatických změn, jež jsou tolik charakteristické pro dlouhé úseky čtvrtohorní minulosti. Markantním příkladem budiž výše popsané vysokohorské glaciální refugium drobných savců na temeni Belanských Tater, jehož existence je v rámci Českého masivu jen těžko představitelná. Podobnou úlohu (doloženou tentokrát paleomalakologickými doklady uzavřených, pravděpodobně širokolistých lesů) sehrála členitá oblast Slovenského ráje, což bylo umocněno klíčovou polohou uvnitř Karpatského oblouku při okraji rozsáhlé Pannonské nížiny. A konečně jsou to mezihorské kotliny pod Tatrami s jednoznačnými paleobotanickými doklady glaciálních refugií nejen tajgových dřevin, ale zřejmě i vysloveně uzavřených boreálních lesů typu současné kontinentální tajgy.

Z území Čech podobné doklady téměř chybí. Absence dokladů jistě nemusí být dokladem absence, abychom použili *diktum* tolik oblíbené v historických disciplínách. Srovnatelná, ba dokonce lepší (v případě paleobotanických dokladů z pozdního glaciálu) prozkoumanost tohoto území oproti území Slovenska (pro případ kvartérní palynologie viz Kuneš et al. 2009; pro případ kvartérní paleomalakologie viz Horáčková et al. 2014) však dovoluje vyslovit závěr v tom smyslu, že v Čechách měly prudké klimatické změny posledního vrcholného, pozdního a končícího glaciálu podstatně více devastující vliv na přežívání druhů temperátní bioty, zejména bioty lesní. A *vice versa*: Řečený princip můžeme symetricky aplikovat také na případy holocénního vymírání a přežívání. Postglaciální imigrace temperátní bioty se v Čechách více podepsala formou lokálních extinkcí boreálních (v historickém smyslu glaciálních) taxonů a celých společenstev.

Takto podle našeho názoru znějí zobecněné historické argumenty, které vysvětlují existenci biogeografického rozhraní evropského významu, jež bylo předmětem tohoto příspěvku. Ono historicky podmíněné rozhraní je lokalizováno na území Moravy do prostoru Vněkarpatské sníženiny (*sensu* Bína a Demek 2012). Jeho existence trvá doposud. Obecným vysvětlením jeho vzniku je podle našeho názoru rozdílná geoklimatická diverzita, která způsobila odlišnosti v refugiální areálové dynamice a měla za následek odlišnou retenční kapacitu vůči efektům klimatických a dalších environmentálních výkyvů. Tato proměnná věcně odpovídá intencionální náplni pojmu *climate-change velocity*, který se v pojednaných souvislostech jeví jako natolik důležitý princip, že cítíme potřebu navrhnout pro tento termín český ekvivalent. Pouhý mechanický překlad (totiž „rychlost klimatických změn“) nepostačuje a je zavádějící. Proto české paleoekologické obci předkládáme k úvaze termín *klimatická pružnost území*.

Poděkování

Příspěvek byl vytvořen s podporou projektu na dlouhodobou koncepci rozvoje výzkumné organizace RVO 67985939 a s podporou projektů GAČR č.P209/10/0519, P504/11/0429 a 13-08169S. Autoři děkují prof. Milanovi Chytrému za cenné připomínky k první verzi rukopisu.

Literatura

- Anděra M. & Gaisler J. (2012): Savci České republiky. Popis, rozšíření, ekologie, ochrana. – Academia, Praha.
- Benke M., Brendle M., Albrecht C. & Wilke T. (2009): Pleistocene phylogeography and phylogenetic concordance in cold-adapted spring snail (*Bythinella* spp.). – *Mol. Ecol.* 18: 890–903.
- Bennett K. D., Tzedakis P. C. & Willis K. J. (1991): Quaternary refugia of north European trees. – *J. Biogeogr.* 18: 103–115.
- Beug H. J. (2004): Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebiete. – Friedrich Pfeil, München.
- 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. – *Proc. Roy. Soc. London B: Biol. Sci.* 265: 1219–1226.
- Bína J. & Demek J. (2012): Z nížin do hor. Geomorfologické jednotky České republiky. – Academia, Praha.
- Bond G. C., Showers W., Elliot M., Evans M., Lotti R., Hajdas I., Bonani G. & Johnson S. (1999): The North Atlantic's 1–2 Kyr Climate Rhythm: Relation to Heinrich Events, Dansgaard/Oeschger Cycles and the Little Ice Age. – In: Clark P. U., Webb R. S., Keigwin L. D. [eds], *Mechanisms of global climate change at millennial time scales*, p. 35–58, *Geophysical Monograph* 112, American Geophysical Union.
- Clark P. U., Dyke A. S., Shakun J. D., Carlson A. E., Clark J., Wohlfarth B., Mitrovica J. X., Hostetler S. W. & McCabe M. A. (2009): The last glacial maximum. – *Science* 325(5941): 710–714.
- Daneck H., Abraham V., Fér T. & Marhold, K. (2011): Phylogeography of *Lonicera nigra* in Central Europe inferred from molecular and pollen evidence. – *Preslia* 83: 237–257.
- Douda J., Havrdová A. & Mandák B. (2015): Co nám říkájí molekulární analýzy o glaciálních refugiích středoevropských dřevin. – *Zprávy Čes. Bot. Společ.* 50: 283–300.
- Drescher-Schneider R., Jacquatch Ch. & Schoch W. (2007): Palaeobotanical investigations at the mammoth site of Niederweningen (Kanton Zürich), Switzerland. – *Quatern. Int.* 164–165: 113–129.
- Engel Z., Nývlt D., Křížek M., Treml V., Jankovská V. & Lisá L. (2010): Sedimentary evidence of landscape and climate history since the end of MIS3 in the Krkonoše Mountains, Czech Republic. – *Quatern. Sci. Rev.* 29(7–8): 913–927.
- Fér T., Vašák P., Vojta J. & Marhold K. (2007): Out of the Alps or Carpathians? Origin of Central European populations of *Rosa pendulina*. – *Preslia* 76: 367–376.
- Frenzel B., 1983: Die Vegetationsgeschichte Süddeutschlands im Eiszeitalter. – In: Müller-Beck H.-J. [ed.], *Urgeschichte in Baden-Württemberg*, p. 91–166, Theiss, Stuttgart.
- Hewitt G. (2000): The genetic legacy of the Quaternary ice ages. – *Nature* 405: 907–913.
- Horáček I. (2000): Glacial cycles and mammalian biodiversity of Central Europe: Large scale migrations or vicariance dynamics? – *Geolines* 11: 103–107.
- Horáček I. (2006): Small vertebrates in the Weichselian series in Dzeravá skala cave: list of the samples and a brief summary. – In: Kaminska L., Kozłowski J. K. & Svoboda J. A. [eds], *Pleistocene environments and archaeology of the Dzerava skala Cave, Lesser Carpathians, Slovakia*, p. 157–167, PAN Kraków.
- Horáček I. & Sánchez-Marco A. (1984): Comments on the Weichselian small mammal assemblages in Czechoslovakia and their stratigraphical interpretation. – *Neues Jb. Geol. Paläontol., Monatshefte.*, 1984 (9): 560–576.
- Horáček I. & Ložek V. (1988): Palaeozoology and the Mid-European Quaternary past: scope of the approach and selected results. – *Rozpr. ČSAV, ř. MPV*, 98 (4): 106 pp.

- Horáček I., Ložek V., Svoboda J. & Šajnerová A. (2002): Přírodní prostředí a osídlení krasu v pozdním paleolitu a mezolitu. – In: Svoboda, J. [ed.], Prehistorické jeskyně: katalogy, dokumenty, studie, p. 313–354, Archeologický ústav AV ČR Brno.
- Horáčková J., Ložek V. & Juříčková L. (2014): List of malacologically treated Holocene sites with brief review of palaeomalacological research in the Czech and Slovak Republics. – *Quatern. Int.* 357: 207–211.
- Horsák M., Chytrý M., Pokryszko B. M., Danihelka J., Ermakov N., Hájek M., Hájková P., Kintrová K., Kočí M., Kubešová S., Lustyk P., Otýpková Z., Pelánková B. & Valachovič M. (2010): Habitats of relict terrestrial snails in southern Siberia: lessons for the reconstruction of palaeoenvironments of full-glacial Europe. – *J. Biogeogr.* 37: 1450–1462.
- Höhn M., Gugerli F., Abran P., Bisztray G., Buonamici A., Cseke K., Hufnagel L., Quintela-Sabaris C., Sebaastiani F. & Vendramin G. G. (2009): Variation in the chloroplast DNA of Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.) reflects contrasting post-glacial history of populations from the Carpathians and the Alps. – *J. Biogeogr.* 36: 1798–1806.
- Chytrý M., Danihelka J., Horsák M., Kočí M., Kubešová S., Lososová Z., Otýpková Z., Tichý L., Martylenko V. B. & Baishvea E. Z. (2010): Modern analogues from the Southern Urals provide insights into biodiversity change in the early Holocene forests of Central Europe. – *J. Biogeogr.* 37: 767–780.
- Jankovská V. (1984): Late Glacial finds of *Pinus cembra* L. in the Lubovnianská kotlina Basin. – *Folia Geobot. Phytotax.* 19: 323–325.
- Jankovská V. (1988): A reconstruction of the Late-Glacial and Early-Holocene evolution of forest vegetation in the Poprad-Basin, Czechoslovakia. – *Folia Geobot. Phytotax.* 23: 303–319.
- Jankovská V. (2006): Vegetation and landscape of W Carpathians (Slovakia, E Moravia) in the second half of Last Glacial period. – *Scr. Fac. Sci. Natur. Univ. Masarykianae Brun.- Geol.* 33–34: 41–43.
- Jankovská V. (2007): *Larix* a jeho přirozený výskyt ve střední Evropě z pohledu paleoekologie. – In: Křížová E. & Ujházy K. [eds], *Dynamika, stabilita a diverzita lesných ekosystémov*, p. 85–87, Technická univerzita vo Zvolene, Zvolen.
- Jankovská V. & Pokorný P. (2008): Forest vegetation on the last full-glacial period in the Western Carpathians (Slovakia and Czech Republic). – *Preslia* 80: 307–324.
- Jankovská V., Chromý P. & Nižnianská M. (2002): “Šafárka” – first palaeobotanical data on vegetation and landscape character of Upper Pleistocene in West Carpathians (North East Slovakia). – *Acta Palaeobot.* 42: 29–52.
- Jankovská V., Krejčí O., Baroň I. & Nývlt D. (2008): Týn n. Bečvou – „přírodní archiv“ vegetačních, geomorfologických a klimatických dat z posledního interpleniglaciálu. – In: Roszková A. & Ivanov M. [eds], *Sborn. Abstrakt, 13. Kvartér 2007*, p. 15–16, Brno.
- Jánossy D. (1986): Pleistocene vertebrate faunas of Hungary. – Elsevier, Budapest.
- Juříčková L., Horáčková J. & Ložek V. (2014): Direct evidence of Central European forest refugia during the Last Glacial Period based on mollusk fossils. – *Quatern. Res.* 82: 222–228.
- Kotlík P., Deffontaine V., Mascheretti S., Zima J., Michaux J. R. & Searle J. B. (2006): A northern glacial refugium for bank voles (*Clethrionomys glareolus*). – *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 103: 14 860–14 864.
- Kretzoi M. (1957): Wirbeltierfaunistische Angaben zur Quartärchronologie der Jankovich-Höhle. – *Folia Archaeol.* 9: 16–21.
- Kubát K., Hrouda L., Chrtěk J. jun., Kaplan Z., Kirschner J. & Štěpánek J. [eds] (2002): *Klíč ke květeně České republiky*. – Academia, Praha.
- Kuneš P., Abraham V., Kovářik O., Kopecký M. & PALYCZ contributors (2009): Czech Quaternary Palynological Database – PALYCZ: review and basic statistics of the data. – *Preslia* 81: 209–238.
- Kuneš P., Pelánková B., Chytrý M., Jankovská V., Pokorný P. & Petr L. (2008): Interpretation of the last-glacial vegetation of eastern-central Europe using modern analogues from southern Siberia. – *J. Biogeogr.* 35: 2223–2236.

- Lang G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. – Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Ložek V. (2009a): Refugia, migrace a brány. I. Ohlédnutí za starými problémy. – *Živa* 57: 146–149.
- Ložek V. (2009b): Refugia, migrace a brány. II. Ve světle dnešních poznatků. – *Živa* 57: 194–198.
- Ložek V. (1982): Faunengeschichtliche Grundlinien zur spät- und nacheiszeitlichen Entwicklung der Molluskenbestände in Mitteleuropa. – *Rozpr. ČSAV, ř. MPV*, 92(4): 1–106.
- Ložek V. (1964): Quartärmollusken der Tschechoslowakei. – *Rozpravy ÚÚG* 31: 1–374.
- Ložek V. & Horáček I. (2004): Ledová doba v pohledu zoologa II. Glaciál ve světle rozboru fosilních zoocenoz. – *Živa* 52: 50–54.
- Magri D., Vendramin G. G., Comps B., Dupanloup I., Geburek T., Gomory D., Latalowa 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. Phytol.* 171: 199–221.
- Magyari E. K., Kuneš P., Jakab G., Sümegi P., Pelánková B., Schäbitz F., Braun M. & Chytrý M. (2014): Late Pleniglacial vegetation in eastern-central Europe: are there modern analogues in Siberia? – *Quatern. Sci. Rev.* 95: 60–79.
- Nadachowski A., Zarski M., Urbanowski M. & Kozłowski T. (2009): Late Pleistocene environment of the Czystochowa Upland (Poland) reconstructed on the basis of faunistic evidence from archaeological cave sites. – *Institute of Systematics and Evolution of Animals PAS, Kraków*.
- Novák J., Trotsiuk V., Sýkora O., Svoboda M. & Chytrý M. (2014): Ecology of *Tilia sibirica* in a continental hemiboreal forest, southern Siberia: An analogue of a glacial refugium of broadleaved temperate trees? – *The Holocene* 24: 908–918, DOI: 10.1177/0959683614534744.
- Novotný L. (2002): Fosilné zázravy v severogemericom perme. – *Zborn. III. Vedec. konf. „Výzkum, využívanie a ochrana jaskýň“, Stará Lesná, Liptovský Mikuláš*.
- Pavelková-Řičánková V., Robovský J., Riegert J. (2014): Ecological structure of recent and last glacial mammalian faunas in Northern Eurasia: The case of Altai-Sayan refugium. – *PLoS ONE* 9: e85056.
- Pearson R. G. & Dawson T. P. (2003): Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? – *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12: 361–371.
- Petr L., Sádlo J., Žáčková P., Lisá L., Novák J., Rohovec J. & Pokorný P. (2014): Late-Glacial and Holocene environmental history of an oxbow wetland in the Polabí Lowland (River Elbe, Czech Republic); a Context-dependent interpretation of a multi-proxy analysis. – *Folia Geobot.* 49: 137–162.
- Petr L. & Novák J. (2014): High vegetation and environmental diversity during the Late Glacial and Early Holocene on the example of lowlands in the Czech Republic. – *Biologia* 69: 1–16.
- Petr L. & Pokorný P. (2008): Přírozená jezera na území České republiky. Jejich význam pro studium pravěkého osídlení a přírodního prostředí. – *In: Beneš J., Pokorný P. [eds], Bioarcheologie v České republice*, p. 73–98, Přírodovědecká fakulta JČU v Českých Budějovicích a Archeologický ústav AV ČR, Praha, České Budějovice a Praha.
- Pokorný P. (2002): A high-resolution record of Late-Glacial and Early-Holocene climatic and environmental change in the Czech Republic. – *Quatern. Int.* 91:101–122.
- Pokorný P. (2010a): O čtvrtém řádu a o tom, jak se nakonec, neřád, zkomplikoval. I. Vznik kvartérní vědy. – *Vesmír* 89: 164–173.
- Pokorný P. (2010b): O čtvrtém řádu a o tom, jak se nakonec, neřád, zkomplikoval. II. Exploze věd o kvartéru ve 20. století. – *Vesmír* 89: 242–249.
- Rull V. (2009): Microrefugia. – *J. Biogeogr.* 36: 481–484.
- Rybničková E. & Rybniček K. (1991): The environment of the Pavlovian – palaeoecological results from Bulhary, South Moravia. – *In: Kovar-Eder J. [ed.], Palaeovegetational development in Europe and regions relevant to its palaeofloristic evolution*, p. 73–79, Museum of Natural History, Vienna.
- Rybničková E. & Rybniček K. (2014): Palaeovegetation in the Pavlovské vrchy hills region (South Moravia, Czech Republic) around 25,000 BP: the Bulhary core. – *Veget. Hist. Archaeobot.* 23: 719–728.

- Řičáňková V., Robovský J. & Pokorný P. (2010): Tundras and climate change: A mammalian perspective. – In: Gutierrez B., Pena C. [eds], *Tundra: Vegetation, wildlife and climate trends*, p. 151–160, Nova Science Publisher, New York.
- 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* 344: 660–664.
- Scherrer D. & Körner C. (2011): Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming. – *J. Biogeogr.* 38: 406–416.
- Schmitt T. & Varga Z. (2012): Extra-Mediterranean refugia: the rule and not the exception? – *Front. Zool.* 9: 22.
- Stewart J. R. & Lister A. M. (2001): Cryptic northern refugia and the origins of modern biota. – *Trends Ecol. Evol.* 16: 608–613.
- Stewart J. R., Lister A. M., Barnes I. & Dalén L. (2010): Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. – *Proc. Roy. Soc. London B: Biol. Sci.* 277: 661–671.
- Storch G. (1995): Local differences of faunal exchange at the Pleistocene-Holocene boundary. – *Courier Forsch.-Inst.Senckenberg* 153: 135–142.
- Svenning J.-C., Normand S. & Kageyama M. (2008): Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modelling. – *J. Ecol.* 96: 1117–1127.
- Tyler T. (2002a). Geographical distribution of allozyme variation in relation to post-glacial history in *Carex digitata*, a widespread European woodland sedge. – *J. Biogeogr.* 29: 919–930.
- Tyler T. (2002b): Large-scale geographic patterns of genetic variation in *Melica nutans*, a widespread Eurasian woodland grass. – *Pl. Syst. Evol.* 236: 73–87.
- Tzedakis P. C., Lawson I. T., Frogley M. R., Hewitt G. M. & Preece R. C. (2002): Buffered tree population changes in a quaternary refugium: evolutionary implications. – *Science* 297: 2044–2047.
- Tzedakis P. C., Emerson B. C. & Hewitt, G. M. (2013): Cryptic or mystic? Glacial tree refugia in northern Europe. – *Trends Ecol. Evol.* 28: 696–704.
- Willis K. J. & van Andel T. H. (2004): Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation. – *Quatern. Sci. Rev.* 23: 2369–2387.
- Willis K. J. & Whittaker R. J. (2000): The refugial debate. – *Science* 287: 1406–1407.
- Willis K. J., Rudner E. & Sümegi P. (2000): The full-glacial forests of Central and Southeastern Europe. – *Quaternary Res.* 53: 203–213.