

Co nám říkají molekulární data o glaciálních refugiích středoevropských dřevin?

What do molecular data tell us about glacial refugia of Central-European woody plants?

Jan Douda¹⁾, Alena Havrdová^{1, 2)} & Bohumil Mandák^{1, 2)}

¹⁾ *Fakulta životního prostředí, Česká zemědělská univerzita v Praze, Kamýcká 1176, 165 21, Praha 6-Suchdol; e-mail: douda@fzp.czu.cz, havrdovaa@fzp.czu.cz*

²⁾ *Botanický ústav AV ČR, Zámek 1, 252 43, Průhonice; e-mail: mandak@ibot.cas.cz*

Abstract

The current species distribution in Europe was influenced by Quaternary climatic and environmental changes when alteration of glacial and interglacial periods was the most important factor. The traditional view was that European trees survived unfavourable times in glacial refugia on southern European peninsulas. With growing paleoecological knowledge, many discrepancies in this theory have appeared and evidences about possible survival of trees in northern cryptic refugia have emerged. The development of molecular techniques has made it possible to verify the results of palynological studies, but have also provided new insights into refugia and colonisation routes of European trees. Our review aims at: summarising the usability of molecular markers in phylogeographical studies, describing the results of available molecular studies on this topic and finding common characteristics of postglacial histories of European trees.

Key words: boreal trees, cryptic refugia, Ice Age, migration routes, molecular markers, temperate trees, Quaternary

Nomenklatura: The Plant List (www.theplantlist.org, staženo 12. října 2015)

Úvod

Současné rozšíření druhů na severní polokouli je výrazně ovlivněno kolísáním klimatu v průběhu posledních 2,6 milionů let, tedy v období zvaném kvartér (Hewitt 1996, Taberlet et al. 1998, Hewitt 2000, Hofreiter & Stewart 2009). Zmíněné kolísání klimatu je charakteristické střídáním dob ledových (glaciálů) a meziledových (interglaciálů), které mělo na flóru Evropy drtivý dopad. Pokud uvážíme, že ještě na konci neogénu (20,6 milionů let před současností) se v evropských lesích vyskytovala řada rodů temperátních dřevin, z nichž dnes mnohé najdeme v lesích východní Asie a Severní Ameriky, muselo na začát-

ku kvartéru proběhnout v důsledku značného ochlazení klimatu rozsáhlé vymírání. Z těch rodů, které se tehdy vyskytovaly v Evropě, můžeme jmenovat jak jehličnany rodů *Cedrus*, *Chamaecyparis*, *Pseudotsuga*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Thuja* či *Tsuga*; tak i listnáče rodů *Ailanthus*, *Carya*, *Catalpa*, *Liriodendron*, *Liquidambar*, *Magnolia* a *Morus* (Mai 1995). Mnohé z nich jsou dnes v Evropě pěstovány jako okrasné, jiné zplaňují a jsou silně invazní (*Ailanthus altissima*). K jejich vymizení přispělo pravděpodobně několik okolností. Klasická představa připisovala vyšší míru vymírání temperátních druhů stromů v Evropě, oproti severní Americe a Asii, západo-východní orientaci evropských pohoří, které vytváří bariéru omezující migraci druhů z jižních oblastí, kam byly zatlačeny nástupem chladného klimatu, zpět na sever. Ve východní Asii a Severní Americe, kde pohoří nepředstavují migrační bariéru, nebylo proto vymírání tak rozsáhlé (Reid 1935, Huntley 1993). Novější poznatky ale hovoří spíše o tom, že klimatické podmínky v jižní Evropě nebyly v glaciálních obdobích vhodné pro udržení velkých populací temperátních druhů; naopak podněbí tam bylo velmi suché a umožňovalo přežívat pouze malým populacím na specifických stanovištích např. v horách nebo v údolích řek (Tzedakis et al. 2002). To je v kontrastu se situací ve východní Asii a Severní Americe, kde se i v průběhu dob ledových mohly v teplejších oblastech vyskytovat temperátní lesy (Takahara et al. 2000, Williams et al. 2000, Yu et al. 2000). Větší vymírání v Evropě, které proběhlo postupně zejména v první polovině pleistocénu (2,6–0,12 milionů let před současností), je tak nejspíš důsledek menšího spektra klimaticky vhodných stanovišť (Svenning 2003). To odráží i ekologicky užší spektrum rodů dřevin, které se dnes v Evropě vyskytuje. Jedná se o rody, které mají větší toleranci k minimálním teplotám a délce vegetační sezóny a druhy, které jsou tolerantní k suchu (Svenning 2003).

Současné rozšíření druhů, potažmo jejich genetických linií v Evropě, je zásadně ovlivněno jejich chováním v průběhu poslední doby ledové, tj. würmského zalednění, které mělo své maximum přibližně před 20 000 lety (Stewart & Lister 2001, Ložek 2007). V té době bylo v některých oblastech Evropy v průměru o 8 °C chladněji a klima bylo zcela odlišné od toho současného, konkrétně bylo silně kontinentální (Lomolino et al. 2006). Zatímco zimy byly velmi chladné, léta byla teplá a s výjimkou horských oblastí velmi suchá (Cuffey et al. 1995). Kontinentální ledovec pokrýval celou severní Evropu, většinu Britských ostrovů a jeho jižní hranice probíhala středním Polskem (Clark 2002). Ve střední Evropě se vytvořil relativně úzký nezaledněný koridor na jihu ohraničený Alpským ledovcem. V oblastech přiléhajících k ledovci se pravděpodobně vyskytovala trvale zmrzlá půda (permafrost), která mohla nepříznivě ovlivňovat růst rostlin i v průběhu jinak relativně teplého léta. Protože bylo velké množství vody vázáno v ledovcích, poklesla hladina moře v průměru o 130 m a odhalila pevninské mosty, které propojily Britské ostrovy s evropským kontinentem, Sardinii s Korsikou a Apeninský poloostrov s Dinárským pobřežím (Lambeck 2004). Z dalších vlivů, které působily na tehdejší vegetaci, lze jmenovat atmosférickou koncentraci CO₂, která byla o 35 % nižší než dnes a pravděpodobně výrazně snižovala produktivitu vegetace (Cowling & Sykes 1999, Ward et al. 2005), nebo pra-

chové bouře, které zřejmě omezovaly výskyt některých druhů jen na chráněné závětrné polohy (Leroy & Arpe 2007). Je jisté, že takové podmínky, zcela odlišné od dnešních, značně redukovaly rozšíření většiny temperátních druhů rostlin v Evropě na prostorově omezené oblasti – tzv. refugia. Z těchto refugiálních, většinou jižně položených oblastí, se mohly jednotlivé druhy opět na začátku holocénu (tedy na konci poslední doby ledové) šířit směrem na sever (Webb & Bartlein 1992, Comes & Kadereit 1998, Hewitt 1999, 2000).

V současnosti panuje silná kontroverze v názorech na přežívání dřevin v průběhu posledního maximálního zalednění (Birks et al. 2012, Parducci et al. 2012, Tzedakis et al. 2013). Dřeviny jsou obecně velmi citlivé k chladnému a suchému klimatu. V souladu s tím klasická teorie založená na datech z pylových profilů a prvních molekulárních studiích předpokládala, že dřeviny byly svým výskytem vázány na klimaticky příznivější jihoevropská refugia, která zahrnovala Pyrenejský, Apeninský a Balkánský poloostrov, zatímco v severnějších částech Evropy se dřeviny nevyskytovaly (Bennett et al. 1991, Frenzel et al. 1992, Hewitt 1996, Taberlet et al. 1998, Hewitt 1999). Toto paradigma se ale postupně měnilo s tím, jak nové studie ukazovaly, že jihoevropská refugia nebyla ani zdaleka tak klimaticky příznivá a výskyt temperátních a boreálních dřevin se zde zřejmě omezoval pouze na vlhká podhorská údolí a srážkově bohatší svahy hor (Tzedakis et al. 2002). Další studie ukázaly, že temperátní dřeviny, jmenovitě *Abies alba*, *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Taxus baccata* a *Ulmus* sp., se v průběhu poslední doby ledové vyskytovaly v Panonii a podhůří východních Alp, severních Dinarských Alp a Rumunských Karpat, tedy mnohem severněji než se původně předpokládalo (Willis & van Andel 2004). Většina těchto záznamů ale pochází z mírnějšího období, které předcházelo glaciálnímu maximu a proto není jasné, jestli v těchto oblastech přečkaly také nejchladnější období. Paleoekologické záznamy také ukazují na četný výskyt boreálních dřevin, jmenovitě *Larix*, *Pinus*, *Picea* a *Betula* v severních Karpatech, ale i rozsáhlých oblastech Ruska východně od kontinentálního ledovce, které měly pravděpodobně charakter otevřené tajgy (Tarasov et al. 2000, Willis & van Andel 2004). Ve své současné kritice o refugiích evropských dřevin Tzedakis et al. (2013) shromáždili makrofosilní data o výskytu temperátních a boreálních dřevin během glaciálního maxima a chladného období, které po něm následovalo (24 000–15 000 let před současností). Domnívají se, že temperátní dřeviny svým rozšířením v Evropě nikde nepřesáhly 45° severní šířky a severní hranice jejich rozšíření procházela jižní Francií a jižním podhůřím Alp. Na Balkánském poloostrově pocházely nejsevernější doklady z východní části Staré Planiny (Tzedakis et al. 2013). U boreálních dřevin zaznamenali výraznou asymetrii v jejich výskytu ovlivněnou přítomností skandinávského ledovce. Zatímco západní Evropa byla pravděpodobně bezlesá již od 46° severní šířky, ve východní Evropě se zdá, že populace boreálních stromů přežívaly až do 49° severní šířky (Tzedakis et al. 2013).

O severněji položených glaciálních refugiích se často mluví jako o tzv. kryptických refugiích. Jedná se o refugia, která jsou z různých důvodů obtížně zaznamenatelná v pylových a makrozbytkových záznamech (Stewart & Lister 2001, Provan & Bennett 2008).

Populace mohly být malé, rostliny nemusely kvést a vytvářet pyl a dlouhodobě se mohly rozmnožovat vegetativně (Kullman 2008). Na význam takových populací pro následnou postglaciální kolonizaci poukázali ve své studii McLachlan et al. (2005). Pomocí chloroplastové DNA zjistili, že glaciální refugia *Fagus grandifolia* v Severní Americe byla umístěna mnohem severněji než se dříve uvažovalo na základě paleoekologických záznamů. Význam studie spočívá v tom, že objasnila tzv. Reidův paradox, který poukazyval na to, že odhadovaná rychlost šíření mnoha druhů z jižních refugií nutná k dosažení jejich severní hranice areálu v holocénu (od 12 000 let před současností) je mnohem vyšší a neodpovídá jejich empiricky odvozené rychlosti šíření (Clark et al. 1998). Jako první si toho všiml britský botanik Clement Reid, který zaznamenal svůj úžas nad tím, že dub letní roste v severní Británii, navzdory skutečnosti, že musel urazit více jak 950 km z jižního refugia od konce doby ledové. Věřil, že taková rychlost převyšuje dispersní schopnosti dubu. Později byly tyto skutečnosti připsány šířením na dlouhou vzdálenost. Studie McLachlan et al. (2005) vnesla nový impuls do hledání kryptických refugií a zároveň objasnila jejich význam pro postglaciální kolonizaci. Ukázala, že temperátní druhy mohly být mnohem plastičtější v reakci na klimatické změny a namísto jejich vymírání v severněji položených oblastech mohlo docházet ke snížení velikosti jejich populací a fragmentaci areálů (Pearson 2006).

Z pohledu postglaciální kolonizace lze glaciální refugia temperátních druhů rozdělit na ta, která se podílela na kolonizaci střední a severní Evropy (tj. efektivní refugia), a ta, která ke kolonizaci nepřispěla. Zdá se, že šíření z jednotlivých refugií zásadně ovlivnila orografie. Zejména Pyreneje a Alpy představovaly význačné migrační bariéry bránící expanzi populacím z Pyrenejského a Apeninského poloostrova, zatímco expanze druhů z jihovýchodní Evropy nebyla výrazně limitována (Taberlet et al. 1998). Otázkou zůstává, do jaké míry se na postglaciální kolonizaci podílely populace přežívající na severním okraji areálu druhů v kryptických refugiích. Tyto populace se mohly začít při zlepšení klimatu na počátku holocénu bezprostředně šířit do oblastí, které se pro ně staly nově vhodnými. Na druhou stranu jejich expanzi pravděpodobně omezovala řada negativních jevů, které jsou spojeny s malými populacemi na okrajích areálů jako jsou genetický drift a inbreeding snižující genetickou diverzitu, fitness a tím i adaptivní potenciál druhů. Z tohoto důvodu mohly být pro kolonizaci významnější jižnější populace, které si uchovaly vyšší genetickou diverzitu, adaptivní potenciál a fitness.

Následující přehled literatury bude zaměřen na (1) popis rozšíření jednotlivých glaciálních refugií středoevropských dřevin, (2) charakteristiku jejich migrace po poslední době ledové a (3) význam kryptických refugií pro formování flóry Evropy ve světle nových výsledků založených zejména na molekulárních technikách. Jejich kombinace s bohatými paleoekologickými daty a modelováním klimatu pak umožňuje mnohem přesnější vhled do charakteru utváření flóry střední a severní Evropy.

Proč jsou molekulární data vhodná ke studiu postglaciálních migrací?

Přestože se většina terénních botaniků mírně oťese, pokud uslyší termín „molekulární data“, přimlouváme se za shovívavost. Není molekula jako molekula a některé z nich mohou být značně nápomocné, chceme-li se dozvědět více o přírodě kolem nás. Tou nejnápomocnější je molekula DNA. Avšak není DNA jako DNA a už vůbec není jedno, kterou část této molekuly si vybereme ke studiu námi postulovaných hypotéz. Velmi zjednodušeně by se dalo říct, že pokud si zvolíme nevhodný úsek DNA, nedostaneme odpověď na naše otázky. Z tohoto důvodu jsme se rozhodli včlenit do našeho povídání o postglaciálních migracích krátkou kapitolku ukazující použitelnost jednotlivých molekulárních markerů a alespoň naznačit otázky, na které se při použití určitého úseku DNA můžeme ptát.

DNA je uložena jednak v buněčném jádře, a jednak v organelách (mitochondrie, chloroplasty). Tyto dva typy DNA se výrazně liší typem dědičnosti. Zatímco jaderná DNA je děděna biparentálně (na genotypu nového jedince se podílejí oba rodiče), plastidová DNA je děděna uniparentálně (na genotypu nového jedince se podílí jen jeden z rodičů). V případě mitochondriální DNA (dále jen mtDNA) je to vždy mateřský jedinec, zatímco v případě chloroplastové DNA (dále jen cpDNA) je to buď mateřský jedinec u krytosemenných rostlin (tzv. maternální dědičnost), anebo otcovský jedinec u nahosemenných rostlin (tzv. paternální dědičnost); podrobněji viz Krak (2011).

cpDNA

Vzhledem k tomu, že cpDNA byla až do současnosti velmi často využívána při studiu ať už fylogeneze či fylogeografie, začneme právě s touto poměrně specifickou molekulou. Důvodů, proč je cpDNA využívána v rámci fylogeografických studií, je několik: (1) u většiny druhů se dědí po mateřské linii, tj. cpDNA je haploidní a je tedy šířena semeny, nikoliv pylovými zrny, (2) nerekombinuje, tj. neexistuje alelická variabilita v rámci jednoho jedince, (3) vykazuje poměrně nízkou mutační rychlost, tj. může vypovídat o jevech časově poměrně vzdálených a (4) jsou publikovány univerzální primery obvykle designované do kódujících úseků v těsné blízkosti variabilnějších nekódujících úseků (Shaw et al. 2005, 2007, 2014), tj. bez nutnosti intenzivního studia je možné amplifikovat vybrané části cpDNA. Nevýhodou (na rozdíl od mtDNA u živočichů) může být v některých případech její nízká variabilita (podrobněji viz Krak 2011).

Mikrosatelity

Výsledky získané analýzou cpDNA jsou často málo podrobné a neposkytují informaci o konkrétních procesech, které stojí za prostorovou strukturou haplotypů. Proto některé fylogeografické studie (např. Tollefsrud et al. 2009, Fuentes-Utrilla et al. 2013) využívají

také jaderné markery – mikrosatelity, což jsou krátké, tandemově se opakující nukleotidové sekvence. Jejich důležitou vlastností je, že jsou vysoce polymorfni a mohou nám tedy poskytnout podrobné informace, např. o struktuře populací, genovém toku a stupni inbreedingu. Problémem může být, že díky své druhové specifitě nemusí být pro některé druhy dostupné a jejich vývoj je poměrně nákladný (podrobněji viz Mandák 2011).

Alozymy

Objasnit dávnou historii populací může pomoci i jiný typ jaderných markerů – alozymy (např. Magri et al. 2006), což jsou isozymy kódované různými alelami téhož genu. Podle přítomnosti či nepřítomnosti jednotlivých forem enzymů u daného jedince nebo v dané populaci můžeme usuzovat na míru jejich příbuznosti a získat tak informace o populační struktuře, genovém toku, migraci alel v širším geografickém měřítku apod. (podrobněji viz Plačková 2011).

AFLP

V případech, kdy je variabilita cpDNA nízká, je AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) díky své vysoké variabilitě hojně používaným markerem v rostlinných fylogeografických studiích (např. Terrab et al. 2008). AFLP se řadí mezi dominantní (binární) markery. Pomocí této metody současně analyzujeme velké množství nezávislých lokusů, které jsou náhodně rozmístěny po celém genomu. Hlavní nevýhodou je, že nelze přímo odlišit homozygoty a heterozygoty a určit frekvence alel (podrobněji viz Fér 2011).

Určení refugií a migračních cest na základě genetických dat

Populace, které dlouhodobě přežívaly nepříznivé klimatické podmínky v refugiích, byly většinou malé a izolované a postupem času se geneticky rozrůznily od ostatních populací. Tyto refugiální populace můžeme detekovat díky jejich vysoké genetické diversitě a výskytu unikátních genotypů (Hewitt 1999). Při změně klimatu docházelo k šíření z těchto refugiálních populací, které bylo často realizováno na velké vzdálenosti a bylo doprovázeno poklesem genetické diverzity populací s narůstající vzdáleností od refugií (Comes & Kadereit 1998). Na základě podobnosti mezi genetickou strukturou nově rozšířených a refugiálních populací můžeme zjistit, ze kterých refugií se jednotlivé populace šířily (Hofreiter & Steward 2009). Situace ale bývá poněkud složitější, protože různé demografické faktory mohou komplikovat interpretaci genetických dat: (1) Genetické linie, které kolonizovaly sever, zatím nebyly objeveny v jižnějších populacích nebo jsou na jihu již vymřelé (Tzedakis et al. 2013). (2) Pokud byla kolonizační vlna dostatečně široká a kolonizace pomalá, mohlo dojít k udržení genetické diverzity (Bialozyt et al. 2006). (3) Genetická diverzita nově kolonizovaných území může být vysoká, pokud se setká více linií z jednotlivých refugií (Petit et al. 2003).

Paleobotanické vs. fylogeografické studie

Paleobotanická data mohou přinést mnoho informací o postglaciálním šíření druhů (Firbas 1949, Huntley & Birks 1983, Bennett et al. 1991), ale mají určitá omezení (Cruzan & Templeton 2000). Konkrétně, blízké příbuzné druhy, např. z rodů *Alnus*, *Betula*, *Quercus* a *Pinus*, nelze často přesně rozlišit na základě pylových a makrozbytkových dat (Huntley & Birks 1983). Právě genetická data mohou přinést přesnější informace o průběhu minulých migrací a ověřit hypotézy dříve získané na základě paleobotanických dat (King & Ferris 1998, Palmé et al. 2003a, Cheddadi et al. 2006). Analýzy genetických dat navíc umožňují zjistit tzv. efektivní refugia, která byla důležitá pro postglaciální kolonizaci (Magri et al. 2006, Tollefsrud et al. 2008, Liepelt 2009).

Glaciální refugia a postglaciální kolonizace dřevin: přehled výsledků molekulárních studií

V následujícím přehledu se zabýváme výsledky molekulárních studií, jejichž cílem bylo odhalit refugia a migrační cesty evropských dřevin (dřevinou myslíme strom nebo keř). Abychom získali relativně věrohodnou představu, vybrali jsme pouze ty studie, které zahrnují většinu areálu jednotlivých dřevin (tab. 1). Protože jsme zejména chtěli ukázat, jak moc jsou molekulární metody užitečné při detekci refugií a migračních cest, byly studie založené na molekulárních datech hlavním zdrojem informací pro níže prezentovaný přehled výsledků. Palynologická data, jakkoli jsou nesmírně důležitá, byla využita pouze jako pomocná, sloužící k vytvoření základní představy, která je pak následně verifikována pomocí molekulárních dat. Pokud bylo některé refugium objeveno pouze na základě pylových a makrozbytkových dat, zatímco molekulární data jeho existenci nepotvrdila, zmiňujeme se o něm jako o možném refugiu.

Abies alba

Na základě analýz mitochondriální DNA a alozymů byla potvrzena existence glaciálních refugií na Pyrenejském, Balkánském a Apeninském poloostrově (Liepelt et al. 2009). Podobně jako u buku se populace jedle bělokoré z Pyrenejského poloostrova významně neúčastnily šíření do dalších částí Evropy. Význam pro postglaciální kolonizaci také neměly populace v jižní části Apeninského poloostrova v Kalábrii. Naopak efektivní refugia pro šíření druhu do střední a západní Evropy se pravděpodobně nacházela v severních Apeninách a přímořských Alpách. Tato refugia mohla představovat zdrojové populace pro šíření jedle do francouzské Jury, Vogéz a švýcarských Alp. V rámci Balkánského poloostrova autoři uvádějí expanzi jedle na sever v Dinárských Alpách a v Karpatském oblouku. Pro kolonizaci střední Evropy se pravděpodobně uplatnily populace z refugií ze severu nebo západu Balkánského poloostrova.

Tab. 1. – Vybrané molekulární studie o středoevropských dřevinách.

Tab. 1. – Selected molecular studies of Central-European woody plants.

Dřevina	Studie
<i>Abies alba</i>	Liepelt et al. 2009
<i>Alnus glutinosa</i>	King & Ferris 1998
<i>Betula pendula</i>	Palmé et al. 2003a; Maulichenko et al. 2007
<i>Betula pubescens</i>	Maulichenko et al. 2007
<i>Carpinus betulus</i>	Grivet & Petit 2003
<i>Corylus avellana</i>	Palmé & Vendramin 2002
<i>Fagus sylvatica</i>	Magri et al. 2006
<i>Frangula alnus</i>	Hampe et al. 2003
<i>Fraxinus excelsior</i>	Heuertz et al. 2004a, b; Heuertz et al. 2006
<i>Malus sylvestris</i>	Cornille et al. 2013
<i>Picea abies</i>	Lagercrantz & Ryman 1990; Tollesfrud et al. 2008, 2009; Parducci et al. 2012
<i>Pinus cembra</i>	Höhn et al. 2009
<i>Pinus sylvestris</i>	Cheddadi et al. 2006; Pyhäjärvi et al. 2008
<i>Quercus</i> sp.	Dumolin-Lapègue et al. 1997; Petit et al. 2002
<i>Salix caprea</i>	Palmé et al. 2003b

Alnus glutinosa

U olše lepkavé byla zaznamenána velká diverzita chloroplastových haplotypů v jižní Evropě potvrzující, že populace přežily glaciální maximum ve všech jihoevropských refugiích (King & Ferris 1998). Naopak v severní Evropě byly zaznamenány jen dva hojné haplotypy, které nemají žádnou výraznou geografickou strukturu. Na základě pylových a makrozbytkových záznamů se King & Ferris (1998) přiklání k tomu, že olše expandovaly odněkud z východní Evropy. Jako možné zdrojové refugium uvádějí Karpaty. Bohužel na základě pylových dat nelze rozlišit *Alnus glutinosa* od *A. incana*. Naše současná studie ukázala, že zdrojové refugiální populace olší pro postglaciální expanzi se mohly nacházet také v západní Evropě a na severovýchodě evropské části Ruska (Douda et al. 2014).

Betula pendula* a *B. pubescens

Prostorová struktura chloroplastových haplotypů je u břízy bělokoré a pýřité mnohem slabší než u většiny ostatních dřevin (Palmé et al. 2003a, Maliouchenko et al. 2007). Očividně jihoevropské haplotypy/populace nepřispěly k jejich expanzi na začátku holocénu. Naopak autoři považují za pravděpodobné, že jako stromy tolerantní k chladu byly břízy schopny přežít glaciální maximum ve vyšších zeměpisných šířkách. Autoři zaznamenali mírnou diferenciaci mezi břízami ve východní a západní Evropě, což ukazuje na přítomnost dvou hlavních refugií na opačných koncích Evropy, ze kterých břízy začaly masovější expanzi do střeoevropského prostoru. Podobně jako u dalších dřevin dochází u bříz k výraznému sdílení chloroplastů mezi druhy (také s *B. nana* a *B. humilis*), což svědčí minimálně o historické roli mezidruhové hybridizace (Palmé et al. 2004).

Carpinus betulus

Specifické chloroplastové haplotypy byly zaznamenány na jihu Apeninského poloostrova a na Balkánském poloostrově, ale také v rumunských Karpatech včetně západně položených Apusen (Grivet & Petit 2003). Tyto haplotypy nepřispěly ke kolonizaci zbytku střední a západní Evropy. Tu pokrývá haplotyp jeden, který zasahuje do jižního podhůří Alp, severních Apenin a severních Dinárských Alp. Autoři studie považují populace na Apeninském poloostrově a severu Balkánského poloostrova za možný zdroj pro kolonizaci převážné části Evropy.

Corylus avellana

Analýzy chloroplastové DNA ukázaly na přítomnost glaciálních refugií na Apeninském a Balkánském poloostrově včetně Rumunska a Dinárských Alp (Palmé & Vendramin 2002). Celá oblast zahrnuje několik specifických haplotypů. Naopak zbytek Evropy pokrývají dva hojné, prostorově nestrukturované haplotypy. Autoři studie předpokládají, že šíření těchto dvou haplotypů započalo v jihozápadní Evropě.

Fagus sylvatica

Rozsáhlá fylogeografická studie Magri et al. (2006) kombinující různé typy molekulárních markerů (tj. cpDNA, chloroplastové mikrosatelity a alozymy) a paleoekologická data nalezla v Evropě tři hlavní skupiny haplotypů: první skupinu specifickou pro Balkánský poloostrov, druhou pro Apeninský poloostrov a třetí skupinu, která se vyskytuje v rámci celého areálu buku, tedy i v oblastech s výskytem specifických haplotypů. Analýza isozymů navíc ukázala další specifické haplotypy na Pyrenejském poloostrově, v jihovýchodní Francii a Západních Karpatech. Studie tak potvrdila, že buk přežíval glaciální maximum ve všech třech jihoevropských refugiích. Populace z jihoevropských refugií ale nepřispěly ke kolonizaci střední a severní Evropy. Kombinací molekulárních dat a významu z pylových profilů autoři ukázali, že převážnou část Evropy kolonizoval nespécifický haplotyp a expanze pravděpodobně začala někde v oblasti severní části Dinárských

Alp. Karpaty byly pravděpodobně kolonizovány z vlastních refugií, ačkoli i tam dominuje nejhojnější haplotyp. Autoři také nevyklučují možnost přežívání a expanzi buku z tzv. moravského refugia, z něhož uvádějí doklad v podobě zuhelnatělého dřeva, které pochází z období těsně předcházejícímu glaciálnímu maximu (Dambon & Haesaerts 1997) a je podpořen i výsledky pylových analýz z Dolních Věstonic (Svobodová 1991). V Západních Karpatech také zaznamenali výskyt specifického haplotypu, který se ale omezoval pouze na jednu populaci.

Frangula alnus

Hampe et al. (2003) očekávali u krušiny olšové rozsáhlé prolínání chloroplastových haplotypů, protože díky svým dužnatým plodům je tento druh hojně rozšiřován ptáky. V kontrastu s tímto předpokladem však zaznamenali v oblastech jihoevropských refugií, zejména na Pyrenejském poloostrově, prolínání linií pouze minimální. Zatímco na Pyrenejském poloostrově a v Maroku se vyskytovala skupina specifických haplotypů indikujících glaciální refugium, ve zbytku Evropy v prostoru od Alp přes Panonskou nížinu a Balkánský poloostrov převažovala skupina blízké příbuzných haplotypů s jedním převažujícím haplotypem v temperátní Evropě. Autoři předpokládají, že postglaciální šíření do tohoto prostoru probíhalo převážně z Balkánského refugia. Do studie nebyla zahrnuta žádná data z Apeninského poloostrova.

Fraxinus excelsior

Analýza chloroplastových mikrosatelitů podpořila výskyt jasanu ztepilého ve všech třech jihoevropských refugiiích v průběhu glaciálního maxima (Heuertz et al. 2004a). Pyrenejský haplotyp je rozšířen i na Britských ostrovech, které zřejmě kolonizoval po pevninském mostě východně od Pyrenejí, protože schází ve Francii, kde je nahrazen haplotypem rozšířeným také v jižním podhůří Alp. Ve střední Evropě je hojně rozšířen haplotyp, který měl refugium ve východní části Alp, v severní části Dinárských Alp nebo v severní Itálii. Přítomnost refugia ve východních Alpách podporuje také výskyt dalších čtyř specifických haplotypů pro tuto oblast. Další refugium, které se podílelo na prolínání haplotypů ve střední Evropě, bylo pravděpodobně někde ve východní Evropě (Heuertz et al. 2004b). Zajímavé je, že *Fraxinus excelsior* sdílí své hojně rozšířené haplotypy s *Fraxinus angustifolia*, což potvrzuje roli minimálně historické hybridizace (Heuertz et al. 2006).

Lonicera nigra

U zimolezu černého byly na základě analýzy AFLP zjištěny tři odlišné genetické linie; první omezená na masív Pyrenejí, druhá vázaná na jižní a jihovýchodní Evropu a třetí převažující ve střední a východní Evropě, ale vyskytující se také na Balkánském poloostrově (Daneck et al. 2011). Autoři studie také na základě přítomnosti pylových zrn rodu *Lonicera* v profilech z pozdního glaciálu a časného holocénu dokumentují možný výskyt *Lonicera nigra* v průběhu vrcholného glaciálu ve střední Evropě.

Malus sylvestris

Na základě analýzy jaderných mikrosatelitů byla zjištěna tři glaciální refugia; první v západní Evropě, které přispělo ke kolonizaci západní Evropy a Skandinávie, druhé v Karpatiském oblouku a poslední na Balkánském poloostrově (Cornille et al. 2013). Autoři našli pouze slabou prostorovou strukturu v datech, což podle nich ukazuje na to, že se jablň lesní šíří na velké vzdálenosti a patří mezi dobré kolonizátory s potenciálem být i v holocénní perspektivě pionýrskou dřevinou.

Picea abies

Analýza alozymů v souladu s fosilními záznamy ukázala, že na šíření smrku po poslední době ledové se podílela refugia v Dinárských Alpách, rumunských Karpatech a evropské části Ruska (Lagercrantz & Ryman 1990). Smrk z východoevropského refugia kolonizoval Skandinávii a Pobaltí, zatímco populace z jihovýchodní Evropy expandovaly na sever do Západních Karpat a na západ do Alp a jejich severního podhůří. Severský a karpatský smrk se dostaly do kontaktu ve východním Polsku (Lagercrantz & Ryman 1990). Tento scénář rozšířila další rozsáhlejší studie využívající analýzy mitochondriální DNA, která odhalila nejméně sedm glaciálních refugií smrku hlavně v jihovýchodním podhůří Alp, jižní části Českého masivu a v Západních Karpatech (Tollefsrud et al. 2008). Ukázala také, že kolonizace Alp proběhla od východu na západ a v současných populacích smrku se projevuje masivním úbytkem genetické diverzity u populací v západní části Alp (Tollefsrud et al. 2008). Naopak vysokou genetickou diverzitu populací v Českém masivu a Západních Karpatech autoři interpretují jako výsledek prolinání jedinců z různých migračních linií, které se zde dostaly do kontaktu (Tollefsrud et al. 2008). Podrobný průběh expanze smrku v severní Evropě byl opětovně studován analýzou jaderných mikrosatelitů, která potvrdila, že smrk přečkal poslední glaciálním maximum v evropské části Ruska a následně kolonizoval Skandinávii a Pobaltí (Tollefsrud et al. 2009). Tuto majoritní představu o kolonizaci smrku ve Skandinávii ale zpochybňuje studie Parducci et al. (2012), která odhalila přítomnost mitochondriálního haplotypu specifického pro západní pobřeží Skandinávie. Autoři také potvrdili výskyt tohoto haplotypu v jezerním sedimentu ve středním Norsku datovaném přibližně 10 000 let před současností. Jejich výsledky podporují hypotézu, že smrk přežíval severské zalednění na pobřeží Atlantiku, který v pobřežní zóně zlepšoval nepříznivé podmínky glaciálního maxima. Výskyt smrku rozmnožujícího se dlouhodobě vegetativním hřížením na západním pobřeží Norska navrhl již dříve na základě makrozbytkových nálezů ze středního Švédska Kullman (2008). Objev Parducci et al. (2012) vzbudil silný odpor v části paleoekologické vědecké komunity (Birks et al. 2012, Tzedakis et al. 2013). Autoři ve své kritice uvádějí, že unikátní haplotyp smrku mohl kolonizovat západní část Skandinávie ze západní Evropy až po holocénním oteplení (dnes může být tento haplotyp v západní Evropě velmi vzácný nebo vyhynulý). Doklad o historickém výskytu smrku 10 000 let před současností zpochybňují možnou kontaminací vzorků při odběru DNA z jezerních sedimentů.

Pinus cembra

Výsledky porovnání alpské a karpatské populace borovice limby pomocí chloroplastových mikrosatelitů naznačují, že populace byly pravděpodobně v období glaciálního maxima propojeny. Obě populace obsahují jen omezené množství specifických haplotypů (Höhn et al. 2009). Oddělení obou populací je pravděpodobně otázkou až holocénního vývoje, kdy došlo k ústupu dřeviny z nižších poloh až k horní hranici lesa. Tato představa byla aktuálně potvrzena též fosilními nálezy (viz článek Pokorného, Jankovské a Horáčka v tomto čísle).

Pinus sylvestris

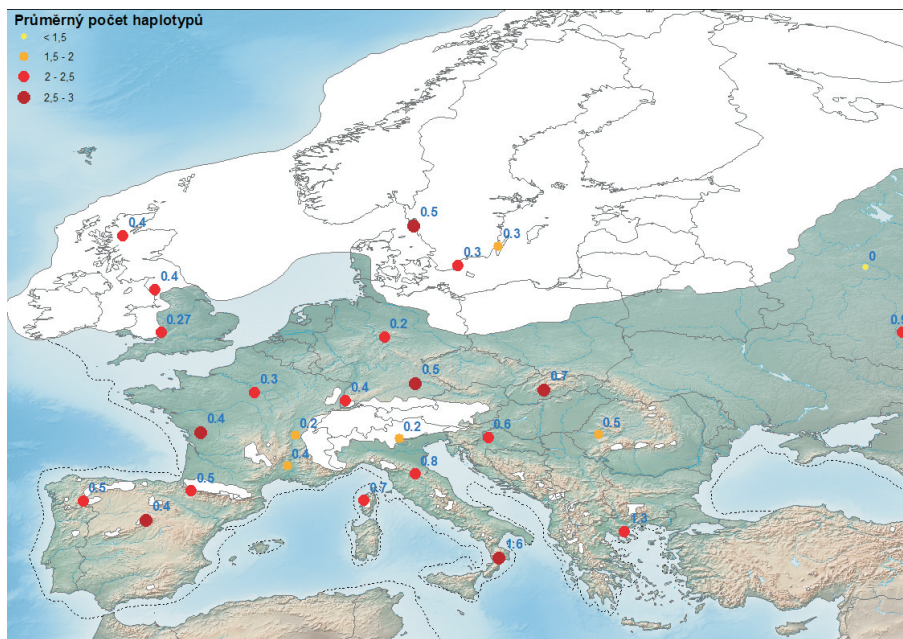
Byly zaznamenány pouze tři mitochondriální haplotypy: první specifický pro Pyrenejský poloostrov, druhý pro jižní podhůří Alp a poslední rozšířený po celém zbytku Evropy (Cheddadi et al. 2006). Na základě pylových a makrofosilních záznamů autoři zvažují, že nejvíce rozšířený haplotyp se mohl v průběhu glaciálního maxima vyskytovat v izolovaných populacích v podhůří Alp, odkud se po holocénním oteplení rozšířil do neosídlených částí Evropy. Pyhäjärvi et al. (2008) zaznamenali další dva specifické haplotypy, z nichž se jeden vyskytoval pouze ve střední, východní a severní Evropě. Na základě toho diskutují, že další možné refugium borovice lesní mohlo být někde v evropské části Ruska, podobně jako tomu je u smrku ztepilého.

Quercus sp.

Jelikož jednotlivé druhy dubů včetně dominantních *Quercus robur*, *Q. petraea* a *Q. pubescens* sdílejí díky silné introgresi chloroplastovou DNA, mají v Evropě analogické rozšíření haplotypů (Dumolin-Lapègue et al. 1997, Petit et al. 2002). Ukazuje se, že ke kolonizaci *Quercus* sp. efektivně přispívala všechna tři jihoevropská refugia. Nejvíce geograficky specifický je západoevropský haplotyp, který se vyskytuje v západní části Pyrenejského poloostrova, západní Francii, na Britských ostrovech a zasahuje do jižní Skandinávie. Největší diverzita haplotypů se nachází ve střední Evropě, kde se pravděpodobně jednotlivé migrační linie setkaly.

Rosa pendulina

Fér a kolektiv (2007) rozlišili analýzou chloroplastové DNA v Evropě tři hlavní haplotypy růže převislé, které jasně odlišují populace v Alpách, Karpatech a jižní Evropě. Všechny populace v České republice, včetně jihočeských, náleží ke karpatskému haplotypu. Nejbližší výskyt alpského haplotypu byl zaznamenán v Dolním Rakousku jižně od Dunaje. Autoři diskutují možnou přítomnost *Rosa pendulina* v průběhu vrcholného glaciálu ve východním podhůří Alp, Dinárských Alpách, jižních Karpatech a na Balkánském poloostrově.



Obr. 1. – Průměrný počet haplotypů (označeno barevnými kolečky) a privátních haplotypů (modrá čísla) v jednotlivých lesích Evropy. Do analýzy byly zahrnuty lesy s výskytem nejméně 3 druhů dřevin, u kterých byla použita molekulární metoda PCR-RFLP cpDNA. Mapa vytvořena na základě studií evropských dřevin, konkrétně *Alnus glutinosa*, *Acer campestre*, *Acer pseudoplatanus*, *Corylus avellana*, *Betula pendula*, *Carpinus betulus*, *Crataegus monogyna*, *Fagus sylvatica*, *Populus tremula*, *Prunus avium*, *Prunus spinosa*, *Quercus* sp., *Tilia cordata*, *Salix caprea*, *Sorbus torminalis* a *Ulmus* sp. (Palmé & Vendramin 2002, Grivet & Petit 2003, Palmé et al. 2003 a, b, Petit et al. 2003). Rozsah ledovců a pobřeží v posledním glaciálním maximu označeno bílou plochou a čárkovanou čarou.

Fig. 1. – Mean number of haplotypes (coloured circles) and private haplotypes (blue numbers) in European forests. Only stands with more than three trees analysed with the PCR-RFLP cpDNA method were included. The map is based on studies of European woody plants, specifically *Alnus glutinosa*, *Acer campestre*, *Acer pseudoplatanus*, *Corylus avellana*, *Betula pendula*, *Carpinus betulus*, *Crataegus monogyna*, *Fagus sylvatica*, *Populus tremula*, *Prunus avium*, *Prunus spinosa*, *Quercus* sp., *Tilia cordata*, *Salix caprea*, *Sorbus torminalis* and *Ulmus* sp. (Palmé & Vendramin 2002, Grivet & Petit 2003, Palmé et al. 2003 a, b, Petit et al. 2003). The extent of glaciation and changes in coastline during last glacial maximum are highlighted by the white colour and the dotted line.

Salix caprea

V kontrastu k dalším dřevinám byla největší diverzita chloroplastových haplotypů nalezena u vrby jívy v severní Evropě (Palmé et al. 2003b). Podobně jako u bříz nebyla zaznamenána žádná výrazná prostorová struktura jejich haplotypů pravděpodobně jako důsledek přítomnosti větších populací ve vyšších zeměpisných šířkách během glaciálního maxima. Bohužel diverzita haplotypů se hodnotí jen obtížně, protože je díky vzájemné hybridizaci široká skupina druhů vrb sdílí.

Glaciální refugia a migrace středoevropských dřevin: pokus o krátké zobrazení

Fylogeografické studie ukázaly, že velký počet často unikátních haplotypů dřevin se nachází v jižních mediteránních populacích (např. *Alnus glutinosa*, *Carpinus betulus* a *Corylus avellana*; King & Ferris 1998, Palmé & Vendramin 2002, Grivet & Petit 2003). To poukazuje na dlouhodobé přežívání dřevin právě v těchto oblastech, které ovšem ve většině případů nepříspěly ke kolonizaci severnějších oblastí Evropy (obr. 1). Z dřevin, jejichž mediteránní haplotypy expandovaly do temperátní a severní Evropy, lze jmenovat duby a jasan ztepilý (Petit et al. 2002, Heuertz et al. 2004a)

Po ústupu ledovce mnoho dřevin kolonizovalo Evropu ze zdrojových populací na severu Balkánského poloostrova, v severní části Dinárských Alp nebo podhůří východní části Alp. Na základě paleoekologických dat bylo poukázáno na existenci tzv. kryptických refugií, jak pro temperátní, tak pro boreální dřeviny (Willis & van Andel 2004). Molekulární data tato refugia u temperátních druhů zatím neprokázala. Oproti tomu u boreálních dřevin byly nalezeny geneticky bohaté populace na sever od Alp (např. *Salix caprea* a *Betula pendula*), což poukazuje na existenci četných severských refugií, kdy byl areál těchto dřevin v důsledku klimaticky nepříznivých podmínek fragmentovaný do mnoha malých populací (Palmé et al. 2003a, b, Maliouchenko et al. 2007).

Zobecnění výsledků molekulárních studií je poměrně složité z několika důvodů: 1) Každá dřevina je z ekologického hlediska jiná a má i jiné schopnosti šíření, proto i jejich přežívání a následná rekolonizace severněji položených částí Evropy mohly být značně druhově specifické (Taberlet et al. 1998, Hewitt 2000). 2) Komplexnost poznatků o jednotlivých dřevinách se velmi liší. Pouze u některých dřevin (např. *Fagus sylvatica*, *Picea abies*) byly vzorky pro genetické analýzy sbírány v rámci celých areálů v dostatečném množství a vzorky analyzovány pomocí několika molekulárních markerů a porovnávány s dostupnými fosilními údaji (Magri et al. 2006, Tollesfrud et al. 2009). U většiny středoevropských dřevin byla dosud zkoumána pouze málo variabilní chloroplastová DNA nebo alozymy. Jak ukazují recentní fylogeografické studie, kombinace málo variabilních chloroplastových markerů s vysoce variabilními, např. jadernými mikrosatelity, může přinést podrobnější vzhled nejen do lokalizace glaciálních refugií a migračních cest, ale také přinést klíčové informace o historických populačních procesech (Anderson et al. 2011, Fuentes-Utrilla et al. 2013). Lze například odhadovat období, kdy došlo k expanzi jednotlivých populací nebo prolnutí haplotypových linií z různých glaciálních refugií.

Literatura

- Anderson L. L., Hu F. S. & Paige K. N. (2011): Phylogeographic history of white spruce during the Last Glacial Maximum: Uncovering cryptic refugia. – *J. Hered.* 102: 207–216.
- Bennett K. D., Tzedakis P. C. & Willis K. (1991): Quaternary refugia of north European trees. – *J. Biogeogr.* 18: 103–115.
- Bialozyt R., Ziegenhagen B. & Petit R. J. (2006): Contrasting effects of long distance seed dispersal on genetic diversity during range expansion. – *J. Evol. Biol.* 19: 12–20.
- Birks H. H., Giesecke T., Hewitt G. M., Tzedakis P. C., Bakke J. & Birks H. J. B. (2012): Comment on “Glacial survival of boreal trees in northern Scandinavia”. – *Science* 338: 742.
- Cheddadi R., Vendramin G. G., Litt T., François L., Kageyama M., Lorentz S., Laurent J.-M., De Beaulieu J.-L., Sadori L., Jost A. & Lunt D. (2006): Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris*. – *Global Ecol. Biogeogr.* 15: 271–282.
- Clark P. U. (2002): Ice sheets and sea level of the Last Glacial Maximum. – *Quatern. Sci. Rev.* 21: 1–7.
- Clark J. S., Fastie C., Hurr T., Jackson S. T., Johnson C., King G., Lewis M., Lynch J., Pacala S., Prentice C., Schupp E. W., Webb T. & Wyckoff P. (1998): Reid’s paradox of rapid plant migration. – *BioScience* 48:13–24.
- Comes H. P. & Kadereit J. W. (1998): The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. – *Trends Plant Sci.* 3: 432–438.
- Cornille A., Giraud T., Bellard C., Tellier A., Cam B. L., Smulders M. J. M., Kleinschmit J., Roldan-Ruiz I. & Gladieux P. (2013): Postglacial recolonization history of the European crabapple (*Malus sylvestris* Mill.), a wild contributor to the domesticated apple. – *Mol. Ecol.* 22: 2249–2263.
- Cowling S. A. & Sykes M. T. (1999): Physiological significance of low atmospheric CO₂ for plant-climate interactions. – *Quatern. Res.* 52: 237–242.
- Cruzan M. & Templeton A. (2000): Paleocology and coalescence: phylogeographic analysis of hypotheses from the fossil record. – *Trends Ecol. Evol.* 15: 491–496.
- Cuffey K., Clow G., Alley R., Waddington E. & Saltus R. (1995): Large arctic temperature change at the Wisconsin-Holocene glacial transition. – *Science* 270: 455–458.
- Damblon F. & Haesaerts P. (1997): Radiocarbon chronology of representative upper palaeolithic sites in the central European plain: a contribution to the SC-004 project. – *Préhistoire Europ.* 11: 255–276.
- Daneck H., Abraham V. & Fér T. (2011): Phylogeography of *Lonicera nigra* in Central Europe inferred from molecular and pollen evidence. – *Preslia* 83: 237–257.
- Douda J., Doudová J., Drašnarová A., Kuneš P., Hadincová V., Krak K., Zákravský P. & Mandák, B. (2014): Migration Patterns of Subgenus *Alnus* in Europe since the Last Glacial Maximum: A Systematic Review. – *PLoS ONE* 9: 1–14.
- Dumolin-Lapègue S., Demesure B., Fineschi S., Le Come V. & Petit R. J. (1997): Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent. – *Genetics* 146: 1475–1487.
- Fér T. (2011): Dominantní (binární) molekulární markery a jejich využití v populační a systematické biologii. – *Zprávy Čes. Bot. Společ.* 46: 61–78.
- Fér T., Vašák P., Vojta J. & Marhold K. (2007): Out of the Alps or Carpathians? Origin of Central European populations of *Rosa pendulina*. – *Preslia* 79: 367–376.
- Frenzel B., Pécsi M. & Velichko A. (1992): Atlas of paleoclimates and paleoenvironments of the Northern hemisphere. Late Pleistocene – Holocene. – Geographical Research Institute, Hungarian Academy of Sciences, Budapest.
- Fuentes-Utrilla P., Venturas M., Hollingsworth P. M., Squirrell J., Collada C., Stone G. N. & Gil L. (2013): Extending glacial refugia for a European tree: genetic markers show that Iberian populations of white elm are native relicts and not introductions. – *Heredity* 112: 105–113.

- Grivet D. & Petit R. (2003): Chloroplast DNA phylogeography of the hornbeam in Europe: Evidence for a bottleneck at the outset of postglacial colonization. – *Conserv. Genet.* 4: 47–56.
- Hampe A., Arroyo J., Jordano P. & Petit R. J. (2003): Rangewide phylogeography of a bird-dispersed Eurasian shrub: contrasting Mediterranean and temperate glacial refugia. – *Mol. Ecol.* 12: 3415–3426.
- Heuertz M., Fineschi S., Anzidei M., Pastorelli R., Salvini D., Paule L., Frascaria-Lacoste V., Hardy O. J., Vekemans X. & Vendramin G. G. (2004a): Chloroplast DNA variation and postglacial recolonization of common ash (*Fraxinus excelsior* L.) in Europe. – *Mol. Ecol.* 13: 3437–3452.
- Heuertz M., Hausman J. F., Hardy O. J., Vendramin G. G., Frascaria-Lacoste N. & Vekemans X. (2004b): Nuclear microsatellites reveal contrasting patterns of genetic structure between western and southeastern European populations of the common ash (*Fraxinus excelsior* L.). – *Evolution* 58: 976–988.
- Heuertz M., Carnevale S., Fineschi S., Sebastiani F., Hausman J. F., Paule L. & Vendramin G. G. (2006): Chloroplast DNA phylogeography of European ashes, *Fraxinus* sp. (Oleaceae): roles of hybridization and life history traits. – *Mol. Ecol.* 15: 2131–2140.
- Hewitt G. M. (1996): Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. – *Biol. J. Linn. Soc.* 58: 247–276.
- Hewitt G. (1999): Post-glacial re-colonization of European biota. – *Biol. J. Linn. Soc.* 68: 87–112.
- Hewitt G. (2000): The genetic legacy of the Quaternary ice ages. – *Nature* 405: 907–913.
- Hofreiter M. & Stewart J. (2009): Ecological change, range fluctuations and population dynamics during the Pleistocene. – *Curr. Biol.* 19: 584–594.
- 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.
- Huntley B. (1993): Species-richness in North-temperate zone forests. – *J. Biogeogr.* 20: 163–180.
- Huntley B. & Birks H. J. B. (1983): An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0–13 000 years ago. – *Biol. J. Linn. Soc.* 58: 247–276.
- King A. & Ferris C. (1998): Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. – *Mol. Ecol.* 7: 1151–1161.
- Krak K. (2011): Využití sekvenčí DNA při studiu evoluce rostlin. – *Zprávy Čes. Bot. Společ., Mater.* 25: 95–125.
- Kullman L. (2008): Early postglacial appearance of tree species in northern Scandinavia: review and perspective. – *Quatern. Sci. Rev.* 27: 2467–2472.
- Lagercrantz U. & Ryman N. (1990): Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): Concordance of morphological and allozymic variation. – *Evolution* 44: 38–53.
- Lambeck K. (2004): Sea-level change through the last glacial cycle: geophysical, glaciological and palaeogeographic consequences. – *CR Geosci.* 336: 677–689.
- Leroy S. G. & Arpe K. (2007): Glacial refugia for summer-green trees in Europe and south-west Asia as proposed by ECHAM3 time-slice atmospheric model simulations. – *J. Biogeogr.* 34: 2115–2128.
- Liepelt S., Cheddadi R., de Beaulieu J.-L., Fady B., Gömöry D., Hussendörfer E., Konnert M., Litt T., Longauer R., Terhürne-Berson R. & Ziegenhagen B. (2009): Postglacial range expansion and its genetic imprints in *Abies alba* (Mill.) – A synthesis from palaeobotanic and genetic data. – *Rev. Palaeobot. Palyno.* 153: 139–149.
- Lomolino M. V., Riddle B. R., Brown J. H. & Whittaker R. J. (2006): *Biogeography*. – Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Ložek V. (2007): Zrcadlo minulosti: Česká a slovenská krajina v kvartéru. – Dokořán, Praha.
- Magri D., Vendramin G. G., Comps B., Dupanloup I., Geburek T., Gömöry 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.
- Mai D. H. (1995): Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. – Gustav Fischer, Jena.
- Maliouchenko O., Palmé A. E., Buonamici A., Vendramin G. G. & Lascoux M. (2007): Comparative phylogeography and population structure of European *Betula* species, with particular focus on *B. pendula* and *B. pubescens*. – *J. Biogeogr.* 34: 1601–1610.
- Mandák B. (2011): Mikrosatelity – jejich funkce, význam a použití v současné biologii. – *Zprávy Čes. Bot. Společ., Mater.* 25: 79–94.
- McLachlan J., Clark J. & Manos P. (2005): Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. – *Ecology* 86: 2088–2098.
- Palmé A. E. & Vendramin G. G. (2002): Chloroplast DNA variation, postglacial recolonization and hybridization in hazel, *Corylus avellana*. – *Mol. Ecol.* 11: 1769–1779.
- Palmé A. E., Semerikov V. & Lascoux M. (2003a): Absence of geographical structure of chloroplast DNA variation in willow, *Salix caprea* L. – *Heredity* 91: 465–474.
- Palmé A. E., Su Q., Rautenberg A., Manni F. & Lascoux M. (2003b): Postglacial recolonization and cpDNA variation of silver birch, *Betula pendula*. – *Mol. Ecol.* 12: 201–212.
- Palmé A. E., Su Q., Palsson S. & Lascoux M. (2004): Extensive sharing of chloroplast haplotypes among European birches indicates hybridization among *Betula pendula*, *B. pubescens* and *B. nana*. – *Mol. Ecol.* 13: 167–178.
- Parducci L., Jørgensen T., Tollefsrud M. M., Elverland E., Alm T., Fontana S. L., Bennett K. D., Haile J., Matetovici I., Suyama Y., Edwards M. E., Andersen K., Rasmussen M., Boessenkool S., Coissac E., Brochmann C., Taberlet P., Houmark-Nielsen M., Larsen N. K., Orlando L., Gilbert M. T. P., Kjær K. H., Alsos I. G. & Willerslev E. (2012): Glacial survival of boreal trees in northern Scandinavia. – *Science* 335: 1083–1086.
- Pearson R. G. (2006): Climate change and the migration capacity of species. – *Trends Ecol. Evol.* 21: 111–113.
- Petit J., Csaikl U. M., Cottrell J., Dam B., Van Deans J. D., Dumolin-Lape S., Fineschi S., Finkeldey R., Gillies A., Glaz I., Lowe A. J., Goicoechea P. G., Jensen J. S., Ko A. O., Munro R. C., Olalde M., Madsen S. F. & Ma G. (2002): Chloroplast DNA variation in European white oaks. Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. – *Forest Ecol. Manag.* 156: 5–26.
- Petit R., Aguinagalde I., de Beaulieu J.-L., Bittkau C., Brewer S., Cheddadi R., Ennos R., Fineschi S., Grivet D., Lascoux M., Mohanty A., Müller-Starck G., Demesure-Musch B., Martín J., Rendell S. & Vendramin G. (2003): Glacial Refugia?: Hotspots but not melting pots of genetic diversity. – *Science* 300: 1563–1565.
- Plačková I. (2011): Alozymy – jejich funkce, význam a použití. – *Zprávy Čes. Bot. Společ.* 46: 43–59.
- Provan J. & Bennett K. D. (2008): Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. – *Trends Ecol. Evol.* 23: 564–71.
- Pyhäjärvi T., Salmela M. J. & Savolainen O. (2008): Colonization routes of *Pinus sylvestris* inferred from distribution of mitochondrial DNA variation. – *Tree Genet. Genomes* 4: 247–254.
- Reid E. M. (1935): British floras antecedent to the Great Ice Age. Discussion on the origin and relationship of the British Flora. – *Proc. Roy. Soc. B* 118: 197.
- Shaw J., Lickey E. B., Beck J. T., Farmer S. B., Liu W., Miller J., Siripun K. C., Winder Ch. T., Schilling E. E. & Small R. L. (2005): The tortoise and the hare II: Relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. – *Amer. J. Bot.* 92: 142–166.
- Shaw J., Lickey E. B., Schilling E. E. & Small R. L. (2007): Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: The tortoise and the hare III. – *Amer. J. Bot.* 94: 275–288.

- Shaw J., Shafer H. L., Leonard O. R., Kovach M. J., Schorr M. & Morris A. B. (2014): Chloroplast DNA sequence utility for the lowest phylogenetic and phylogeographic inferences in angiosperms: The tortoise and the hare IV. – *Amer. J. Bot.* 101: 1987–2004.
- Stewart J. R. & Lister A. M. (2001): Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. – *Trends Ecol. Evol.* 16: 608–613.
- Svenning J. C. (2003): Deterministic Plio-Pleistocene extinctions in the European cool-temperate tree flora. – *Ecol. Lett.* 6: 646–653.
- Svobodová H. (1991): The pollen analysis of Dolní Vestonice II, section n 1. Dolní Vestonice II, Western Slope. – *ERAUL* 54: 75–88
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.-G. & Cosson J.-F. (1998): Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. – *Mol. Ecol.* 7: 453–464.
- Takahara H., Sugita S., Harrison S. P., Miyoshi N., Morit, Y. & Uchiyama T. (2000): Pollen-based reconstructions of Japanese biomes at 0, 6000 and 18,000 14C yr BP. – *J. Biogeogr.* 27: 665–683.
- Tarasov P. E., Volkova V. S., Webb T., Guiot J., Andreev A. A., Bezusko L. G., Bezusko T. V., Bykova G. V., Dorofeyuk N. I., Kvavadze E. V., Osipova I. M., Panova N. K. & Sevastyanov, D. V. (2000): Last glacial maximum biomes reconstructed from pollen and plant macrofossil data from northern Eurasia. – *J. Biogeogr.* 27: 609–620.
- Terrab A., Schönswetter P., Talavera S., Vela E. & Stuessy T. F. (2008): Range-wide phylogeography of *Juniperus thurifera* L., a presumptive keystone species of western Mediterranean vegetation during cold stages of the Pleistocene. – *Mol. Phylogenet. Evol.* 48: 94–102.
- Tollefsrud M. M., Kissling R., Gugerli F., Johnsen Ø., Skråppa T., Cheddadi R., Van Der Knaap W. O., Latałowa M., Terhürme-Berson R., Litt T., Geburek T., Brochmann C. & Sperisen C. (2008): Genetic consequences of glacial survival and postglacial colonization in Norway spruce: combined analysis of mitochondrial DNA and fossil pollen. – *Mol. Ecol.* 17: 4134–4150.
- Tollefsrud M. M., Sönstebó J. H., Brochmann C., Johnsen Ø., Skråppa T. & Vendramin G. G. (2009): Combined analysis of nuclear and mitochondrial markers provide new insight into the genetic structure of North European *Picea abies*. – *Heredity* 102: 549–562.
- 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.
- 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.
- Ward J. K., Harris J. M., Cerling T. E., Wiedenhoeft A., Lott M. J., Dearing M.-D., Coltrain J. B. & Ehleringer J. R. (2005): Carbon starvation in glacial trees recovered from the La Brea tar pits, southern California. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 690–694.
- Webb T. & Bartlein P. (1992): Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses. – *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 23: 141–173.
- Williams J. W., Webb T., Richar, P. H. & Newby P. (2000): Late Quaternary biomes of Canada and the eastern United States. – *J. Biogeogr.* 27: 585–607.
- Willis K. & Van Andel T. (2004) Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation. – *Quatern. Sci. Rev.* 23: 2369–2387.
- Yu G., Chen X., Ni J., Cheddadi R., Guiot J., Han H., Harrison S. P., Huang C., Ke M., Kong Z., Li S., Liew P., Liu G., Liu J., Liu Q., Liu K.-B., Prentice I. C., Qui W., Ren G., Song C., Sugita S., Sun X., Tang L., Van Campo E., Xia Y., Xu Q., Yan S., Yang X., Zhao J & Zheng Z. (2000): Palaeovegetation of China: a pollen data-based synthesis for the mid-Holocene and last glacial maximum. – *J. Biogeogr.* 27: 635–664.