

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Barbora Gelnarová

Význam Alp jako refugia v kvartérním klimatickém cyklu se zaměřením na měkkýše
The importance of the Alps as a refugium in the Quarternary climate cycle with a focus on
molluscs

Bakalářská práce

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

Praha, 2024

Prohlášení

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

V Praze, 29.4.2024

Podpis

Poděkování

Ráda bych poděkovala především své školitelce Lucii Juříčkové za cenné rady a připomínky. Další díky patří mé rodině a přátelům za neustálou podporu při psaní práce, a i během celého studia.

Abstrakt

Alpy jsou všeobecně známé glaciálním refugiem, důležitým hotspotem biodiverzity a centrem endemismu mnoha druhů. Za toto vděčí své topologické členitosti a vysoké heterogenitě habitatů, které tak poskytují domov pro různé druhy organismů. Zejména pak východní Alpy představovaly důležité glaciální refugium a zasloužily se tak o přežití nesčetného počtu různých druhů během kvartérního klimatického cyklu.

Tato bakalářská práce je literární rešerší zaměřenou na studium glaciálních refugií suchozemských plžů v Alpách. Velká část práce se také věnuje důvodům značné biodiverzity, a především endemismu tohoto regionu. Další část se věnuje postglaciálnímu šíření druhů suchozemských plžů ze svých refugií.

Klíčová slova: Alpy, refugium, endemismus, biodiverzita, kvartér, postglaciální šíření, měkkýši, paleobiologie

Abstract

The Alps are a well-known glacial refugium, an important biodiversity hotspot and a centre of endemism for many species. This is due to their topological variability and the high heterogeneity of their habitats, which thus provide a home for different species of organisms. In particular, the Eastern Alps represented an important glacial refugium and contributed to the survival of countless different species during the Quaternary climate cycle.

This bachelor thesis is a literature review of mainly zoological publications that focus on the study of glacial refugia of terrestrial gastropods in the Alps. A large part of the thesis is devoted to the reasons for the considerable biodiversity, and especially the endemism, of this region. Another part deals with the postglacial dispersal spread of terrestrial gastropod species from their refugia.

Key words: Alps, refugium, endemism, biodiversity, Quaternary, postglacial spread, molluscs, paleobiology

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Kvartérní klimatický cyklus v Alpách	2
3. Alpská glaciální refugia	4
3.1. Typy refugií	4
3.2. Velikost horských refugií.....	5
3.3. Refugia v Alpách.....	5
3.4. Metody studia refugií	6
4. Alpy jako centrum biodiverzity	8
5. Endemismus	10
5.1. Východní Alpy jako centrum endemismu	10
5.2. Alpské endemické druhy suchozemských plžů	12
6. Pasivní disperze plžů	15
6.1. Způsoby pasivní disperze	15
6.1.1. Disperze pomocí větru.....	15
6.1.2. Ornitodisperze.....	16
6.1.3. Disperze pomocí hmyzu	16
6.1.4. Disperze po vodě.....	17
6.1.5. Disperze za pomoci člověka	17
6.2. Úspěšnost šíření	17
7. Šíření alpských druhů po době ledové.....	19
8. Závěr	21
9. Citovaná literatura	23

1. Úvod

Alpy jsou rozsáhlý evropský horský komplex, který svou rozlohou (asi 200 000 km²) zasahuje na území devíti států, jmenovitě Německa, Rakouska, Itálie, Francie, Švýcarska, Monaka, Lichtenštejnska, Maďarska a Slovinska. Díky své členité topologii nabízí mnoho různých typů habitatů, od pustých skalnatých vrcholů, vysokohorských luk a lesů po skalní soutěsky a hluboká travnatá údolí. Tato stanoviště jsou od sebe často izolovaná různými bariérami, což může vyústit ve speciaci druhů uvězněných na těchto územích a v extrémním případě ke vzniku endemitů. Během kvartérního klimatického cyklu byla velká část Alp zaledněná. Zalednění se ale během jednotlivých glaciálů měnilo a někdy dokonce na některých územích zmizelo na dlouhou dobu úplně. Taková nezaledněná území nabízela podobné podmínky jako během interglaciálů a často se tak stávala místem, kde různé druhy mohly přežít nepříznivé podmínky glaciálů.

Alpy hrají také velkou roli v paleobiologii. I přesto, že ne vždy je fosilní záznam dobře zachovalý, je možné alespoň částečně zrekonstruovat vývoj evropské krajiny a kvartérní historie mnoha taxonů zejména v průběhu posledního glaciálu. V tomto ohledu jsou nápomocné fosilní záznamy suchozemských plžů, jakožto živočichů s velmi omezenou aktivní disperzí. Pomocí nich je možné určit místa, která mohla sloužit jako potenciální glaciální refugia a lze také sledovat jejich postglaciální směr šíření z těchto refugií.

Hlavními cíli mé práce budou především otázky refugií, biodiverzity a endemismu v Alpách. Pokusím se zmapovat problematiku refugií suchozemských plžů v tomto regionu, ve smyslu preferovaných habitatů a části Alp, kde se refugium nacházelo. Dále se budu zabývat biodiverzitou a s ní úzce spojeným endemismem. Vytvořím tabulku alpských endemických taxonů suchozemských plžů, která mi pomůže určit centrum endemismu plžů v Alpách.

V neposlední řadě se zaměřím na problematiku postglaciálního šíření taxonů z jejich refugií, především na směr jejich šíření, tedy na jakou světovou stranu bylo jejich šíření nejvýraznější a proč.

2. Kvartérní klimatický cyklus v Alpách

Zalednění Alp se během různých glaciálů měnilo (Reitner, 2007; Ivy-Ochs et al., 2006a, b; Ivy-Ochs et al., 2008; Schlüchter, 2004). V této kapitole se zaměřím hlavně na poslední glaciální cyklus v Alpách, Würm (Penck & Brückner, 1901 a 1909 z Reitner, 2007; Monegato et al., 2007; Becker et al., 2017). Pokusím se nastínit jeho průběh a popsat, jakým způsobem ovlivňoval přežívání druhů.

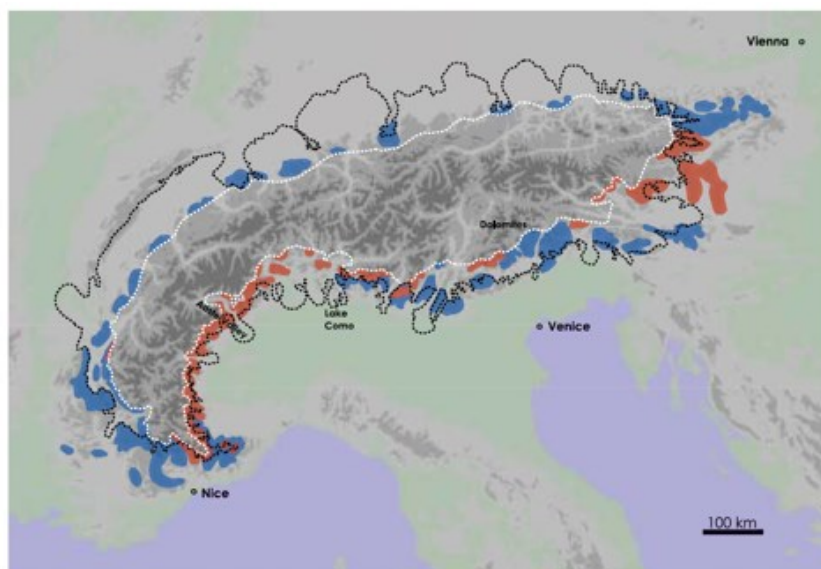
V Alpách Würm probíhal v období od posledního interglaciálu do začátku Holocénu (cca před 11 700 lety) (Ivy-Ochs et al., 2008). Würm můžeme rozdělit na 3 období: časný, střední a pozdní. Během časného a středního Würmu se střídala období stadiálů a interstadiálů (Ivy-Ochs et al., 2008). Během stadiálů byly teploty nižší než během interstadiálů, a to se promítlo i na prostředí. Prostor se během stadiálů podobalo spíše stepi a tundře, kdežto během interstadiálů se objevily i boreální lesy (Ivy-Ochs et al., 2008). Pozdní glaciál se datuje do doby, kdy se z nejvnitřnějších Würmských morén stáhly poslední části ledovce, které během svého ústupu vytvářely morény v údolích (Ivy-Ochs et al., 2008). Reitner (2007) ve své práci dopodrobna popisuje glaciální dynamiku východních Alp v době po LGM (poslední glaciální maximum) a dochází k závěru, že východoalpské ledovce mohly stagnovat i několik tisíc let ve velkých alpských údolích a následně plošně ubývaly.

Existují přesvědčivé důkazy o přítomnosti rozsáhlého zalednění během MIS 4 (Marine Isotope Stage 4 – období expanze ledovců během poslední doby ledové) v západních Alpách, pro východní Alpy tak zřejmé důkazy ovšem neexistují (Ivy-Ochs et al., 2008). Ivy-Ochs et al. (2008) předložila 3 možné scénáře, jak k tomuto mohlo dojít. Zaprvé se domnívá, že geologické důkazy z východních Alp nebyly zaznamenány nebo se vůbec nedochovaly. Dále je také nutné brát v potaz, že západní Alpy jsou průměrně o cca 1000 m vyšší než Alpy východní, a tudíž nabízí větší plochu, kde by se mohl akumulovat led. V neposlední řadě by k většímu zalednění západních Alp mohly přispět západní větry, které dané oblasti dodávaly srážky především západním Alpám během pozdního Würmu.

Není tedy divu, že hlavním centrem endemismu v Alpách jsou právě východní Alpy, jak popisují ve své další kapitole o endemismu (viz tabulka 1). Tím, že byla východní část Alp méně zaledněná, mohla hrát důležitou roli i jako refugium mnoha organismů.

Na obr. 1 je znázorněno jak maximální zalednění Alp, tak možná území periferních refugií, jež byla navržena na základě geologických a paleoenvironmentálních údajů (Schönswetter, 2005). Vidíme, že jižní (italskou) hranici zalednění nejhustěji kopírují pravděpodobná území periferních refugií. Zároveň na východní a západní straně hranice bylo zaznamenáno více refugií než na severu.

Dále se na tomto také podílely odlišné atmosférické cirkulace, než jaké pozorujeme dnes. Můžeme se tedy například domnívat, že bouřkové stopy měly západní směr, a tak byly srážky směřovány více na západ, než tomu je dnes (Ivy-Ochs et al., 2008). V neposlední řadě, to že se domníváme, že ve východních Alpách nebylo tak rozsáhlé a dlouhodobé zalednění, může být způsobeno prostým nedostatkem geologických nálezů.



Obrázek 1. Mapa představující rozložení potenciálních periferních refugií horských rostlin v Alpách během LGM (20 000 BP) podle Schönswetter et al. (2005). Modrá území představují území glaciálních refugií na vápenatém skalním podloží, zatímco červená území na křemičitém podloží. Černá přerušovaná čára ohraničuje maximální rozlohu zalednění a bíla přerušovaná čára představuje glaciální sněhovou linii.

3. Alpská glaciální refugia

Refugia jsou území, kde mohly organismy přežít nepříznivá období, jako byly například glaciály (Holderegger & Thiel-Egenter, 2009). Takovým refugiím se pak říká glaciální refugia. Organismy se vyskytovaly v refugiích v omezeném počtu s omezenou distribucí (Bennett, K. D. & Provan, J., 2008) a po nástupu příznivých podmínek následně znovu expandovaly. Z počátku se předpokládalo, že většina evropských refugií se nacházela v jižní Evropě, hlavně na Iberském, Apeninském a Balkánském poloostrově (Hewitt, 1999; Dobrowski, 2011; Pinceel et al., 2005; Dépraz et al., 2008). Ovšem druhy, které byly adaptované na obecně chladnější prostředí, pravděpodobně neměly v jižní Evropě vhodné podmínky pro přežití a přežívaly tak hlavně v severněji položených refugiích (Hewitt, 2004; Pinceel et al., 2005; Schmitt & Varga, 2012).

Refugia se mohou nacházet jak v nížinách, tak v horách. Co se týče glaciálních refugií pro horské organismy můžeme rozlišovat tři hlavní typy: nunatoky, periferní refugia a nížinná refugia (Holderegger & Thiel-Egenter, 2009).

3.1. Typy refugií

Nunatoky jsou glaciální útočiště nacházející se v samém jádru pohoří na horských vrcholcích, které vyčnívají nad ledovci (Holderegger & Thiel-Egenter, 2009). Tato území představovala prostorově omezená stanoviště, která byla, minimálně v období léta, bez sněhové pokrývky. Jako nunatoky se mohly chovat například všechny vysoké vrcholy evropských Alp, které vyčnívaly nad ledovcem (Holderegger & Thiel-Egenter, 2009). Glaciály přežily v alpských nunatacích například druhy *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758) (Gittenberger et al., 2004) a *Eritrichium nanum* (Stehlik et al., 2001).

Periferní refugia se nacházela podél hranice horských systémů, jejichž hranice zalednění se v různých fázích glaciálních cyklů měnila. Mezi takové horské systémy se řadí například Karpaty, Pyreneje nebo evropské Alpy (Harl et al., 2014a; Schönswetter et al., 2005; Nägele & Hausdorf, 2015; Ronikier et al., 2008; Casazza et al., 2008). V těchto polohách na jihu Alp přežila glaciál třeba morfologicky specifická a geneticky izolovaná populace druhu *Perforatella incarnata* (Müller, 1774), popsaná *P. incarnata armata* (Adamcová et al., 2024).

Nížinná refugia se nacházela mimo horské oblasti, a tudíž mimo dosah zalednění během všech glaciálů (Holderegger & Thiel-Egenter, 2009). Představovala vhodná útočiště pro druhy, které se vyskytovaly bezprostředně v blízkosti zaledněných horských systémů (Holderegger & Thiel-Egenter, 2009). Například Schönswetter et al., (2004) se domnívá, že rostlinný druh *Oxytropis campestris* pravděpodobně přežil glaciály v přilehlých nížinných refugiiích. Usuzuje tak z nízké genetické divergence místních poddruhů. Pro žádný druh plže však podobné doklady nemáme.

3.2. Velikost horských refugií

Velikost refugia záleží na schopnosti šíření organismů. Organismy s omezenými schopnostmi disperze, jako jsou například suchozemští plži (Schilthuizen & Lombaerts, 1994; Gittenberger, 2012), pravděpodobně přežily glaciály v menších refugiiích přímo v Alpách (Harl et al., 2014a; Scheel & Hausdorf, 2012; Schmitt & Varga, 2012) či jejich okolí. Podobné doklady máme i z jiných středoevropských horských pásem, například z Karpat (Ložek, 2006; Juříčková et al., 2014, 2018). Můžeme tedy předpokládat, že během postglaciálního šíření takový druh moc svůj areál nerozšíří (Nagele & Hausdorf, 2015). Právě díky této vlastnosti jsou suchozemští plži často využíváni při lokalizaci refugií, určování směru postglaciálního šíření organismů nebo k porozumění s tím spojených evolučních procesů (např. Pinceel et al., 2005; Korábek et al., 2018; Weigand et al., 2012; Davison, 2002; Pfenninger & Posada, 2002)

3.3. Refugia v Alpách

Vzhledem k tomu, že nemáme důkazy pro větší zalednění východních Alp, můžeme se s velkou jistotou domnívat, že východní Alpy hrály důležitou roli jako glaciální refugia. Toto potvrzuje i vysoká biodiverzita a množství endemických druhů v tomto regionu (viz kapitola Alpy jako centrum biodiverzity, kapitola Endemismus, Tabulka 1). Přestože byly západní Alpy mnohem více a déle zaledněné, i zde bychom mohli najít místa, která mohla sloužit jako potenciální refugia. Například pro druh *Trochulus villosus* (Draparnaud, 1805) uvažovali Dépraz et al. (2008) nejméně dvě refugia v periglaciální oblasti pohoří Jura a v nezaledněné oblasti v okolí hory Napf (západní Alpy).

Ideálním místem pro refugium, především kalcifilních druhů, v severních Alpách, by mohla být jejich východní strana, kde se nacházely dlouhodobě nezaledněné vápencové oblasti (Harl et al., 2014b). Toto území Alp pravděpodobně poskytovalo refugium dvou endemických poddruhů suchozemských plžů *Trochulus oreinos oreinos* (Wagner, 1915) a *Trochulus oreinos scheerpeltzi* (Mikula, 1957) (Duda et al., 2010) a velké řadě endemických rostlin (např. Tribsch & Schönswetter, 2003).

3.4. Metody studia refugií

Pro studium refugií se dají použít dvě metody – studium fosilního záznamu nebo pomocí molekulární fylogeneze. Fosilní záznam nám přímo dokazuje přítomnost určitých druhů v určitém čase na určitém místě. Díky němu téměř s jistotou víme, že daný druh na místě nálezu opravdu žil. Protože se schránky měkkýšů nacházejí prakticky ve všech typech vápenitých sedimentů (např. Ložek, 1964) je jejich využití velké. K datování fosilních materiálů se nejčastěji používá radiokarbonová metoda, která využívá rozpad radioaktivního izotopu uhlíku ^{14}C k měření doby, kdy daný organismus uhynul (Hajdas et al., 2021). U měkkýšů je výhodou, že se dá datovat přímo z jejich schránek, čímž můžeme doložit výskyt konkrétních druhů (např. Korábek et al., 2018, 2020; Adamcová et al., 2024). Problém je, že fosilní doklady v archeologickém kontextu Alp sice máme, ale jen minimum je jich datovaných (např. Frank, 2006). Z jiných oblastí střední Evropy, jako jsou například Karpaty nebo Český masiv, které jsou z hlediska měkkýší sukcese nejprozkoumanější oblastí na světě máme radiokarbonových dat řadu (např. Juříčková et al. 2018, 2019; Horsáková et al., 2024).

Druhou metodou je molekulární fylogeneze, která zkoumá genetickou diverzitu taxonů studovaného areálu. Tato metoda používá různé sekvence DNA získané z jedinců napříč areálem výskytu daného taxonu (Hewitt, 2004). Ty jsou následně geograficky zobrazeny, což umožňuje vizualizovat jejich prostorové vztahy, odvodit evoluční původ a historii populací, poddruhů a druhů. Tradičně se využívá mitochondriální DNA (mtDNA) nebo jaderná nekódující DNA (ncDNA). U rostlin lze pak použít i DNA chloroplastu (cpDNA). Použití každé sekvence má své výhody a nevýhody, záleží například na tom, jak staré události chceme mapovat. MtDNA má relativně vysokou rychlost nukleotidové divergence, což se hodí pro studování událostí posledních několik milionů let. CpDNA a ncDNA jsou však pro tak mladé divergence méně užitečné (Hewitt, 2004). Díky zmapované genetické diverzitě na

současném studovaném areálu můžeme odhadnout, zda se tam nacházelo refugium. Pokud se tam daný druh v minulosti nacházel dlouhou dobu, genetická diverzita bude rozmanitější a tím pádem si můžeme myslet, že v těchto místech bylo refugium. Naopak, pokud se daný druh nacházel na daném místě krátkou dobu, například když se část linie druhu z refugia oddělila a přemístila jinam, najdeme tam nízkou diverzitu, a tudíž si můžeme myslet, že studovaná linie je mladá.

4. Alpy jako centrum biodiverzity

Alpy jsou obecně uznávaným centrem biodiverzity (Harl et al., 2014a, b). Podíl na této skutečnosti mají vedle alpských refugií (viz kapitola Alpská glaciální refugia) i vysoká míra endemismu tohoto pohoří (viz kapitola Endemismus). Vysoká míra endemismu může být způsobena vysokou mírou diverzity prostředí a izolovaností jednotlivých biotopů bariérami jako jsou jednotlivé horské hřebeny, hluboce zaříznutá údolí, či řeky (Spehn & Körner, 2005). Efektivní bariéru tohoto typu tvořilo jezero Maggiore a údolí Val Camonica v severní Itálii a stálo tak za diverzifikačními liniemi alpských štírů druhu *Euscorpium* (*Alpiscorpius*), kteří v této části Alp našli své refugium (Štundlová et al., 2019).

Častou bariérou v rozšíření suchozemských plžů může být i změna podloží. Většina druhů suchozemských plžů je vázána na vápencové podloží jednoduše z toho důvodu, že využívají vápník pro stavbu své ulity (Juříčková et al., 2008; Martin & Sommer, 2004). Křemičitá podloží nebo obecně podloží s nízkým obsahem vápníku tak představují účinné migrační bariéry pro mnoho druhů (Harl et al., 2014b).

Tato geografická izolace biotopů způsobuje izolaci málo pohyblivých plžů vedoucí často ke speciaci uvězněných populací, a tudíž vyšší míru biodiverzity. Steinbauer et al. (2016) se zabývali otázkou, zda oblasti vyšších nadmořských výšek, jak na ostrovech, tak na kontinentálních pohořích, jež jsou od sebe oddělené na delší vzdálenosti, jsou předpokladem pro vyšší počet endemitů, a tudíž větší druhovou diverzitu. Ukázali, že procento endemismu pozitivně koreluje s teplotou, druhovým bohatstvím a izolací území, u které potvrdili nejvyšší pozitivní korelaci, s množstvím endemických druhů, ze všech čtyř proměnných. Jednotlivé populace organismů, které byly topograficky odděleny, se mohly dále přizpůsobovat novým podmínkám a dát tak vznik novým druhům (speciovat). Steinbauer et al. (2016) došli k závěru, že nárůst speciace způsobené topografickou izolací by mohl hrát důležitou roli v objasnění latitudinálních gradientů beta a gama diverzity a také variací těchto gradientů v průběhu geologického času. Předpokládají také, že pokud elevace zvyšuje speciaci, budoucí speciace by mohla být maximalizována ochranou horských oblastí, obzvláště těch v nižších zeměpisných šířkách.

Obecně můžeme říct, že hodnota genetické diverzity řady druhů v Alpách se snižuje směrem na západ (Shmitt, 2009; Schönschwetter et al., 2005).

Červená listina ohrožených druhů IUCN uvádí 554 původních druhů suchozemských plžů ze skalnatých oblastí, z čehož je nejvyšší diverzita evropských horských druhů v Dinárských horách. Na druhém místě jsou právě Alpy a na třetím Karpaty (IUCN, 2012; Rabitsch et al., 2016).

Jedním z rodů suchozemských plžů, kteří mají centrum diverzity v Alpách, je rod *Orcula* (Held, 1837) (Harl et al., 2014b). Ze třinácti druhů tohoto rodu se devět vyskytuje v Alpách (Harl et al., 2014b) a mnoho z nich je alpskými endemity (viz Tabulka 1). Druhovú diverzita tohoto rodu je ovlivněna paleografickými událostmi miocénu až pliocénu, ale vliv také pravděpodobně měla výše zmíněná bariéra způsobená změnou složení podloží a také divergence populací v glaciálních refugiích během pleistocénu (Harl et al., 2014b). Harl et al. (2014a) se zaměřili na diverzitu druhu *Orcula dolium* (Draparnaud, 1801), jenž je hojný jak v Alpách, tak v Západních Karpatech. Výsledky jejich fylogenetické analýzy ukazují, že druh *Orcula dolium* je původem ze Západních Karpat (podpořeno i fosilním záznamem) a jeho diverzifikace proběhla již někdy na přechodu miocénu a pliocénu. Studie navrhuje, že alpská diverzita toho druhu mohla vzniknout dvěma způsoby – buď byla zapříčiněna jednou migrační událostí několika jednotlivců, kteří měli vysokou mitochondriální diverzitu nebo proběhlo více migračních událostí a každá obsahovala jedince s jinou převažující mitochondriální variantou. Vzhledem k tomu, že alpské větve druhu mají původ v diverzitě Západních Karpat, můžeme se domnívat, že nejpravděpodobnější migrační trasou byla právě trasa z východu na západ (Harl et al., 2014a).

Velmi rozšířený druh suchozemského plže, jenž také našel své refugium ve východních Alpách je *Arion fuscus* (Müller, 1774). Pinceel et al. (2005) studovali jeho diverzitu v tomto regionu jen pomocí fylogenetických analýz, protože jako zástupce plžů bez schránky se nemohl dochovat jakýkoliv fosilní záznam. Jejich výsledky ukázaly dvě hlavní evoluční linie (jednu z Balkánu a druhou z Alp a zbytku Evropy), mezi kterými neprobíhal genový tok, což naznačuje přítomnost jakési bariéry, ať už v podobě geografické izolace nebo reprodukční biologické bariéry.

Ačkoli jsou Alpy největším pohořím Evropy a bylo zde publikováno několik monografií zabývajících se suchozemskými plži (např.: Welter-Schultes, 2012; Frank, 2006; Turner, 1998), stále se zde nacházejí nové nepopsané druhy (např.: Duda et al., 2017).

5. Endemismus

Jako endemický taxon můžeme označit takový taxon, který se vyskytuje pouze v určité oblasti, může to být stejně tak kontinent jako třeba malý ostrov (Anderson, 1994). Je-li areál druhu malý je značně ohrožený jakoukoliv změnou prostředí. Z toho vyplývá, že je mnohem náchylnější k vymření než druhy neendemické (Kubíková, 2020).

5.1. Východní Alpy jako centrum endemismu

Není překvapením, že Alpy, jako nejrozsáhlejší a nejvyšší horský systém Evropy s vysokou mírou biodiverzity, jsou také místem s největším množstvím endemických druhů (Schmitt, 2009). Konkrétněji pak východní Alpy jsou velkým centrem endemismu (Tribisch & Schönswetter, 2003; Tribisch, 2004). Příčiny vyššího endemismu ve východních Alpách jsem rozebírala v kapitole Kvartérní klimatický cyklus.

Největším regionálním centrem endemismu ve východních Alpách je oblast v údolí mezi jezery Lago di Como a Lago di Garda v Itálii (Tribisch, 2004). Co se suchozemských plžů týče, v této oblasti se nachází několik endemických taxonů (Nägele & Hausdorf, 2015). Nägele & Hausdorf (2015) zmapovali současné areály čtyř endemických taxonů suchozemských plžů (*Cochlostoma porroi*, *Clausilia brembina*, *Clausilia whateliana* a *Charpentieria itala*) s cílem zjistit, jak moc se jejich areály shodují s nezaledněným územím během glaciálů. Zjistili, že tyto taxony obývají téměř shodné horské areály, které zůstávaly během glaciálů nezaledněné. Taxony se vyskytovaly v šesti různých regionech s tím, že pro každý region byl charakteristický aspoň jeden endemický druh. Ve zmíněných regionech se endemické druhy vyskytovaly v hlubokých údolích jako jsou například Val Taléggio, Val Serina a Val Lorina (Nägele & Hausdorf, 2015), kde i během glaciálů panovaly poměrně mírné klimatické podmínky (Stewart & Lister, 2001).

S množstvím endemitů souvisí fakt, že Alpy zřejmě hrály důležitou roli jako glaciální refugia mnoha druhů. Schmitt (2009) definoval dva typy hotspotů pro místní endemity. Prvním typem jsou druhy s omezenými areály na periferní oblasti Alp, které jsou převážně vázané na nižší nadmořské výšky. Tento typ refugií se nacházel na jihozápadě a jihovýchodě Alp a představoval velké nezaledněné území a tím pádem i důležité centrum glaciálních refugií. Z

těchto míst se druhy pohybovaly pouze altitudinálně a nijak výrazně nezvětšovaly svůj areál. Za druhé mohly druhy přežít více v centru pohoří, v takzvaných nunatacích (viz kapitola Alpská glaciální refugia).

Poslední studie ukazují, že jedním z nejdůležitějších faktorů ovlivňujících endemismus ve východních Alpách bylo pleistocenní zalednění (Tribsch, 2004). Tribsch ve své studii o endemismu cévnatých rostlin ukazuje přímou korelaci těchto dvou jevů. Z toho vyplývá, že vysoký podíl endemismu a horských refugií se nacházel právě v těchto nezaledněných oblastech. V neposlední řadě se ještě zmiňuje o tom, že vikariance, vzniklá právě díky zalednění, je nejdůležitějším faktorem ovlivňujících distribuci cévnatých rostlin a formování oblastí endemismu. Dodává také, že důležitými vikariantními faktory byla území tvořená nevápnitými horninami, která představovala migrační bariéru například mezi severními a jižními Alpami, které byly především vápenité. Pro suchozemské plže, kteří jsou víceméně vázání pouze na vápenité podklady, mohla tato území odlišného složení také sehrát důležitou roli v jejich postglaciálním šíření.

Ve východních Alpách najdeme také mnoho druhů endemických rostlin (např. Tribsch & Schönswetter, 2003; Tribsch, 2004; Tkach et al., 2019). Jedno z center endemismu pro rostliny se nachází na jižní a východní hranici východních Alp v oblasti četných refugií (Tribsch & Schönswetter, 2003). Dalším velkým centrem endemismu pro rostliny jsou jihozápadní Alpy (Médail & Verlaque, 1997; Casazza et al., 2008; Guerrina et al., 2024). Jedno z center endemismu tohoto území se nachází v Roya Valley, jež odděluje Přímořské a Ligurské Alpy a zároveň sloužilo jako periferní refugium druhů (Casazza et al., 2008).

Podobná situace, co se týče lokalizace refugií, se vyskytuje i u endemických živočichů, konkrétně u suchozemských plžů (viz kapitola Alpské endemické druhy suchozemských plžů).

5.2. Alpské endemické druhy suchozemských plžů

Pro lepší přehled alpských endemických plžů jsem se rozhodla vytvořit souhrnnou tabulku (Tab. 1). Celkem jsem našla informace o 40 endemických taxonech alpských suchozemských plžů. Skutečný počet bude pravděpodobně vyšší, protože se stále popisují nové taxony. Z celkového počtu druhů je 37 % východoalpských endemitů, 25 % jihoalpských endemitů, 12 % západoalpských a 10 % severovýchodoalpských endemitů. Další části Alp jsou zastoupeny v ještě menší míře (viz Graf 1). Z tohoto souhrnu je vidět, že východní Alpy jsou pro suchozemské plže významným evropským centrem endemismu.

Dále jsem se blíže podívala na ekologické preference alpských endemitů. Více než polovina taxonů preferuje lesní habitaty (vlhko a stín). Z této skutečnosti můžeme soudit, že většina endemických druhů suchozemských plžů vznikla v oddělených horských údolích, kde převažovaly lesy a kde se nacházela jejich refugia. Zbytek druhů, jež preferují sušší skalní habitaty, měly pravděpodobně svá refugia v nunatacích na vrcholcích hor.

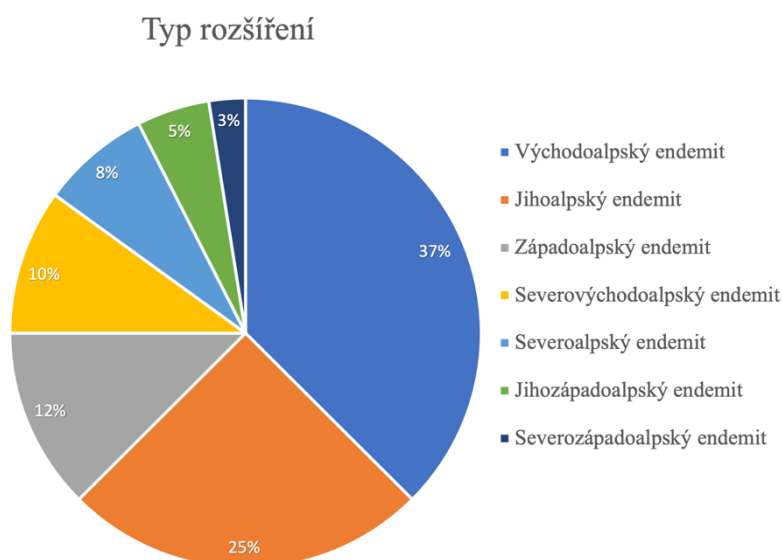
Obecně jsou ale habitaty jednotlivých druhů nedostatečně zmapované, což může ovlivnit paleontologický výzkum. Například pokud máme druh suchozemského plže, o kterém dnes víme, že je lesní, ale přesto máme jen pár nálezů mimo les, neměli bychom tuto skutečnost opomíjet. Pokud totiž hodnotíme i fosilní záznam tohoto druhu, můžeme zjistit, že během glaciálu opravdu dokázal žít i mimo les. Pakliže poté nalezneme takový druh ve fosilním záznamu a žádný jiný lesní druh už ne, nemůžeme tento nález brát jako věrohodný indikátor lesa. Proto i údaje o ekologických preferencích endemických taxonů, které jsem našla v literatuře, jsou značně omezené, a tudíž pouze orientační.

V neposlední řadě u řady taxonů, uvedených v tabulce 1, neexistuje a fylogenetická analýza, a tím pádem neznáme vztahy mezi nimi. Především různé alpské poddruhy byly vesměs stanoveny pouze na základě morfologických charakteristik a jejich počet se tedy může změnit.

Název taxonu	Typ rozšíření	Ekologické preference
<i>Arianta chamaeleon</i>	Východoalpský endemit	Vlhká horská stanoviště ve vegetaci
<i>Arianta schmidtii</i>	Východoalpský endemit	Na kamenech v porostu
<i>Cylindrus obtusus</i>	Východoalpský endemit	Vlhká vysokohorská travnatá vřesoviště
<i>Deroceras rodnae</i>	Západoalpský endemit	Chladné, vlhké listnaté a smíšené lesy
<i>Drepanostoma nautiliforme</i>	Jihozápadoalpský endemit	Vlhké a tmavé habitaty listnatých lesů
<i>Edentiella subtectata</i>	Východoalpský endemit	Sušší a teplejší habitaty
<i>Falkneira camerani</i>	Východoalpský endemit	Horské lesy
<i>Helicodonta angigyra</i>	Jihoalpský endemit	Vlhké skály horských listnatých lesů
<i>Charpentieria dyodon</i>	Jihozápadoalpský endemit	Vlhká horská stanoviště
<i>Chilostoma ambrosi</i>	Jihoalpský endemit	Horské skalní habitaty
<i>Chilostoma achesates adelozona</i>	Jihoalpský endemit	Vlhké, stinné erozní strže
<i>Chilostoma achesates rhaeticum</i>	Východoalpský endemit	Stinné vlhké skály pod vegetací
<i>Chondrina bergomensis</i>	Jihoalpský endemit	Vápencové skály
<i>Chondrina generosensis</i>	Jihoalpský endemit	Chladné skalní povrchy
<i>Mediterranea polygyra</i>	Západoalpský endemit	Pravděpodobně vlhké habitaty
<i>Clausilia corynodes</i>	Severovýchodoalpský endemit	Stinné, vlhké biotopy, výhradně na skále (vápenec)
<i>Clausilia corynodes brandti</i>	Severovýchodoalpský endemit	Stinné vlhké biotopy
<i>Noricella oreinos</i>	Severovýchodoalpský endemit	Vysoké nadmořské výšky ve skalnatých alpských oblastech
<i>Noricella scheerpeltzi</i>	Severovýchodoalpský endemit	Vysoké nadmořské výšky ve skalnatých alpských oblastech
<i>Orcula austriaca</i>	Východoalpský endemit	Vlhké tmavé soutěsky
<i>Orcula austriaca faueri</i>	Východoalpský endemit	Skalnaté vápencové biotopy
<i>Orcula austriaca pseudofuchsi</i>	Východoalpský endemit	Skalnaté vápencové biotopy
<i>Orcula conica</i>	Jihoalpský endemit	Vlhké vápencové suťové svahy
<i>Orcula dolium edita</i>	Východoalpský endemit	Na suť bohaté lesní svahy, přízemní opad
<i>Orcula dolium raxae</i>	Východoalpský endemit	Pravděpodobně vápencové skály
<i>Orcula fuchsi</i>	Severoalpský endemit	Vlhké tmavé soutěsky
<i>Orcula gularis oreina</i>	Východoalpský endemit	Vlhká, chladná místa pod vápencovými balvany
<i>Orcula pseudodolium</i>	Severoalpský endemit	Pod skalní sutí ve vegetaci
<i>Orcula restituta</i>	Jihoalpský endemit	Skalnaté křovinaté oblasti
<i>Orcula spoliata</i>	Jihoalpský endemit	Skalní suť, v trávě
<i>Orcula tolminensis</i>	Východoalpský endemit	Pod vegetací na vápencových skalách

<i>Pagodulina pagodula principalis</i>	Východoalpský endemit	Tmavé a stinné habitaty
<i>Retinella giustii</i>	Západoalpský endemit	Pod kameny v listnatých lesích
<i>Solatopupa psarolena</i>	Západoalpský endemit	Horské habitaty
<i>Tandonia nigra</i>	Jihoalpský endemit	Ve vlhku pod kameny
<i>Raeticella biconica</i>	Západoalpský endemit	Alpské pastviny bohaté na humus
<i>Trochulus cealatus</i>	Severozápadoalpský endemit	Vlhké a chladné habitaty
<i>Trochulus clandestinus</i>	Severoalpský endemit	U vody v listnatých lesích
<i>Truncatellina monodon</i>	Východoalpský endemit	Suché louky
<i>Vitrinobrachium tridentinum</i>	Jihoalpský endemit	Vlhké horské lesy

Tabulka 1: Seznam endemických taxonů Alp (Turner, 1998; Frank, 2006; Hausdorf & Walther, 2020; Haase et al., 2013; Harl et al., 2014b; Duda et al., 2010; Welter-Schultes, 2012)



Graf 1: Typ rozšíření endemických taxonů z Tabulky 1.

6. Pasivní disperze plžů

Suchozemští plži, jakožto živočichové s nízkou schopností aktivního pohybu, nejsou schopni disperze na dlouhé vzdálenosti. Tím pádem také nejsou schopni sami o sobě překonávat jakékoliv překážky, jako jsou například hory, údolí, jezera, moře atd. I přes to jsou ale schopni se šířit z původních území. Šířit se snadněji a na delší vzdálenosti plži mohli díky pasivnímu způsobu pohybu.

6.1. Způsoby pasivní disperze

6.1.1. Disperze pomocí větru

Prvním způsobem je pasivní disperze za pomoci větru. Tento způsob je považován za důležitý faktor pro šíření malých druhů suchozemských plžů (Kirchner et al., 1997). Například je možné, že poměrně rychlé šíření malých druhů z Alp na sever a na vrcholky hor v pozdním glaciálu a na počátku Holocénu v Evropě je způsobeno právě větrným způsobem distribuce (Ant, 1963 z Kirchner et al., 1997). Malé druhy plžů mohou být tímto způsobem přenášeny spolu se zrnky písku, ve svinutých listech nebo na jiné větrem unášené vegetaci (Rees, 1965).

Přímý důkaz tohoto způsobu disperze podal Kirchner et al. (1997) kdy ve své práci popsal přenos suchozemského plže rodu *Truncatellina* (Lowe, 1852) mezi jednotlivými středomořskými ostrovy. Z Alp takovéto přímé důkazy sice nemáme, ale dalo by se polemizovat o nepřímých důkazech. Například suchozemský plž *Columella columella* (Martens, 1830) žije na vysokohorských loukách mezi 1000-2900 metry nad mořem. Velikost ulity tohoto druhu se pohybuje kolem 3 milimetrů, je tedy dostatečně malý na to, aby mohl být přenášen z vrcholku na vrcholek větrem. Pokud bychom osekvenovali jednotlivé populace z různých horských vrcholků mohli bychom zjistit jejich genetickou podobnost, a tudíž říct, zda se v tomto případě tento způsob disperze uplatňuje. Tato skutečnost však nebyla nikdy zkoumána.

6.1.2. Ornitodisperze

Další způsob pasivní disperze je ornitodisperze. Ptáci jsou obecně považováni za nejdůležitější činitele vzdušného šíření měkkýšů (Rees, 1965) hned z několika důvodů: pravidelně migrují na velké vzdálenosti; území, ve kterém shánějí potravu, je obvykle značně rozsáhlé; a v neposlední řadě jsou dostatečně velcí na to, aby mohli bez větších obtíží působit jako přenašeč menších druhů (Rees, 1965). Nejběžněji jsou plži, nebo jacíkoliv malí živočichové, přichyceni na peří nebo nohách ptáků. Rees (1965) se ve své práci také zmínil o možnosti přenosu plžů v gastrointestinálním traktu ptáků. Pro tento způsob disperze máme již mnoho důkazů viz Wada et al (2012), Simonová et al. (2016).

Stejně jako v předchozím případě můžeme o tomto způsobu pasivní disperze z Alp většinou jen polemizovat. Je tu však případ dvou druhů *Pyramidula saxatilis* (Hartman, 1842) a *Pyramidula pusilla* (Vallot, 1801). Horsáková et al. (2024) zjistili pomocí molekulární fylogeneze, a dokonce i fosilních záznamů, že všechny karpatské populace druhu *P. saxatilis* byly geneticky homogenní a podobné těm z východních Alp. U druhu *P. pusilla* zaznamenali odlišnou genetickou linii na jihu Západních Karpat. Co se fosilního záznamu týče, oba druhy byly nalezeny ve třech fosilních profilech od středního holocénu a v jednom již v pozdním glaciálu. Tato zjištění naznačují, že *P. saxatilis* se z východních Alp, kde pravděpodobně bylo její refugium, šířila po LGM do Západních Karpat v důsledku klimatických změn, především s nárůstem letních srážek během pozdně glaciálních interstadiálů a poté až středního holocénu. Důkazy pro *P. pusilla* jsou podobné. Takovéto šíření by bylo možné pravděpodobně jen díky ptákům.

6.1.3. Disperze pomocí hmyzu

Třetí způsob pasivního šíření plžů, který popisuje Rees (1965) je za pomoci hmyzu. Úloha hmyzu ve vzdušném šíření má s největší pravděpodobností pouze lokální význam. Je velmi nepravděpodobné, že by měla nějaký zásadní význam na šíření plžů na dlouhé vzdálenosti.

Pro tento způsob šíření plžů v Alpách opět nejsou žádné důkazy a byl by také zřejmě velmi nepravděpodobný.

6.1.4. Disperze po vodě

Dalším způsobem pasivní disperze je takzvaný rafting neboli přenos živočichů na plovoucích předmětech po vodě (Simonová, 2017). Tento způsob umožňuje živočichům překonávání i velkých vodních ploch, nebo šíření po proudu řek (Kew, 1893; Dörge et al., 1999).

Pasivní transport pomocí vody v Alpách může zprostředkovávat například řeka Dunaj, která by mohla hrát roli v disperzi druhů směrem na východ. Opět nemáme pro plže přímé důkazy tohoto jevu.

6.1.5. Disperze za pomoci člověka

V neposlední řadě také člověk a jeho činnost do velké míry ovlivňuje disperzi nejen plžů. S nástupem zemědělské kolonizace se člověk snažil udržet krajinu otevřenou, což mělo pozitivní vliv na šíření stepních druhů i tehdy, kdy už by byla středoevropská krajina zarostlá lesem. S postupným rozvojem zemědělství a industrializace se rozšířily i možnosti pasivního transportu jak plžů, tak i dalších organismů.

Přímé doklady antropogenního transportu plžů z Alp nemáme. Weigand et al. (2012) se ale domnívá, že by tento způsob transportu mohl stát za rozšířením jedinců rodu *Carychium* (Müller, 1773), jejichž původní populace se nacházely ve východních a západních Alpách, na Azorské ostrovy a do Severní Ameriky.

6.2. Úspěšnost šíření

Úspěšnost šíření pasivním transportem závisí na tom, do jak podobných habitatů se díky nim plž dostane. Abiotický transport, jako je například vzdušný a antropogenní transport (na autech, s dováženými potravinami atd.), je náhodný, a ne vždycky se plž dostane do prostředí, kde by mohl daný druh přežít (Dörge et al., 1999). Na rozdíl od biotického transportu, jako je ornitodisperze (Dörge et al., 1999), která je méně náhodná. Tyto způsoby transportu jsou více směřované a propojují podobné typy prostředí. Transportované organismy mají tak větší

šanci, že se dostanou do vhodného habitatu, kde budou prosperovat (Dörge et al., 1999; Simonová, 2017).

7. Šíření alpských druhů po době ledové

Po skončení glaciálu se druhy mohly začít šířit ze svých refugií v Alpách dál do dříve nehostinné krajiny. Toto postglaciální šíření bylo ovlivněno mnoha faktory, zejména klimatickými podmínkami (Normand et al., 2009) a schopností druhů se buď aktivně nebo pasivně šířit (viz kapitola Pasivní šíření plžů). Zatímco obecné trendy v dynamice střeoevropské postglaciální rekolonizace jsou poměrně dobře známy (Giesecke et al., 2011; Svenning et al., 2008), často nám chybí studie na středních, například metapopulačních, měřítcích (Juříčková et al., 2018). Výzkumy na těchto menších měřítcích by nám pomohly lépe lokalizovat refugia, vznik endemických center, míry a trajektorie postglaciální kolonizace a další (Juříčková et al., 2018). Dále by nám to také pomohlo určit význam nestředomořských refugií v postglaciální kolonizaci Evropy temperátními druhy, jelikož je jejich role stále nejasná. A právě sledování postglaciálního šíření alpských nebo karpatských endemitů, z příslušných horských komplexů, by mohlo pomoci problém objasnit (Juříčková et al., 2021).

Druhy se po skončení glaciálu nejčastěji šířily na sever, a tudíž by stálo za to studovat posuny a možné fluktuace severních hranic jejich rozšíření. Juříčková et al. (2021) zpracovali a radiokarbonově odatovali sukcese měkkýšů z pěti profilů, tři z Blanského lesa a dvě z NP Podyjí, jež se nacházejí 100 km severně od Alp. Šíření lesních druhů pravděpodobně záviselo na výskytu bukových lesů, narozdíl od druhů žijících na skalách, jejichž rozšíření bylo nejspíše limitováno živinami (Juříčková et al., 2021).

Alpský endemit *Chilostoma achates* (Rossmässler, 1835) žijící na skalách dosáhl jižní hranice Českého masivu už během pozdního glaciálu, ale opět se během středního Holocénu stáhnul na jih do svého současného alpského areálu (Juříčková et al., 2021). V období, kdy se *Ch. achates* stáhl zpět na jih, expandoval na sever lesní druh *Aegopis verticillus* (Férussac, 1819). První výskyt druhu *A. verticillus* v oblasti Českého masivu byl radiokarbonově datován na přibližně 5700 cal yr BP. Způsob, jakým se druhy šířily souvisí s jejich velikostí (Juříčková et al., 2021). *Ch. achates* a *A. verticillus* jsou větší druhy, tudíž se pravděpodobně šířily svépomocí nebo pomocí ornitodisperze ale jen na kratší vzdálenosti a jejich areály byly víceméně souvislé (Juříčková et al., 2021). Druhy menší, jako například *Pagodulina pagodula* (Des Moulins, 1830) a *Macrogastra densestriata* (Rossmässler, 1836), se mohly pasivně šířit s ptáky na větší vzdálenosti a osídlit tak i odlehlejší, či méně dostupné alpské hřebeny, ale i území severně od Alp.

Nízká geomorfologická diverzita na východě zamezila většině alpských druhů disperzi tímto směrem i během přijatelných klimatických podmínek (Juříčková et al., 2021). Tuto bariéru dokázaly ovšem překonat dva druhy, a to *Aegopinella ressmannii* (Westerlund, 1883) a *Trochulus striolatus* (Pfeiffer, 1828), které jsou vázané na záplavové oblasti, a tak řeky u nich hrají důležitou roli v pasivní disperzi (Juříčková et al., 2021).

Postglaciální expanze na jih, byla narozdíl od té na sever, vzácná (Korábek et al., 2023). Jedním z faktorů, proč tomu tak mohlo být je to, že území na jihu už byla obsazena druhy s podobnými nároky na habitat (Korábek et al., 2023).

Dále nesmíme opomenout možnou postglaciální expanzi na západ. Interglaciální expanze druhů na západ, z refugií ve střední a jižní Evropě, měla za následek zvýšení druhové diverzity západní Evropy během pleistocénu. Důvodem nižší druhové diverzity v holocénu je vymření některých pleistocénních druhů nebo to, že se některé druhy vrátily zpátky na východ (Limondin-Lozouet & Preece, 2014). Kolonizace západních částí Evropy lesními druhy plžů byla závislá na rozšíření lesa tímto směrem. S postupným nástupem lesních habitatů postupovala i kolonizace lesních plžů od těch s menšími nároky na stanoviště až po ty striktně stíno a vlhkomilné (Limondin-Lozouet et al., 2020). Na pořadí přichozích druhů do nových areálů měla taky vliv vzdálenost jejich refugií od kolonizovaného území. Více teplomilné druhy byly během glaciálů nuceny ustoupit více na jih, tudíž jejich pozdější kolonizace na západ byla zpožděná (Limondin-Lozouet & Preece, 2014).

Dalším místem, ze kterého se, tentokrát z východu na západ, šířily mateřské populace byly Západní Karpaty, jež také představovaly důležité glaciální refugium suchozemských plžů, jak už jsem popsala výše (např. Juříčková et al., 2018; Horsák et al., 2019).

8. Závěr

Alpy svou jedinečností už mnoho let přitahují pozornost mnoha přírodovědců. Za tuto jedinečnost vděčí své vysoké topologické heterogenitě a širokému gradientu environmentálních podmínek, které stojí za vznikem nepřeberného množství habitatů různého typu. Jakožto vysokohorský systém, mnoho habitatů je od sebe významně biograficky izolováno, což často vedlo ke speciaci, dokonce i ke vzniku endemických druhů. Během kvartérního klimatického cyklu byla těmito izolovanými areály refugia, která se v Alpách nacházela především v jejich východní části, protože právě tato část byla během glaciálů méně zaledněná než západní Alpy. Tím, že se na tomto území nacházelo mnoho glaciálních refugií, ať už na periferiích masivů v zalesněných údolích, nebo na vrcholcích hor v nunatacích, mohla zde své útočiště nalézt velká řada rozmanitých druhů a vytvořit zde tak mateřské populace, ze kterých po skončení glaciálů zpětně rekolonizovaly Evropu.

Já jsem se ve své práci zabývala touto problematikou u suchozemských plžů. Sestavila jsem tabulku endemických taxonů a zaměřila se na jejich rozšíření a ekologické preference. Z tabulky vyplývá, že velká část taxonů je endemických ve východních Alpách (viz Graf 1), což potvrzuje teorii o velké koncentraci refugií právě na tomto území. Rozhodla jsem se blíže se podívat na ekologické preference jednotlivých taxonů a určit v jakém typu refugií většina přežila. Vzhledem k nedostatečně zmapovaným ekologickým preferencím jednotlivých taxonů a nedořešené fylogenetické analýze mezi taxony, jsem pouze naznačila, jaké typy habitatů jednotlivé taxony upřednostňují. Většina taxonů se vyskytuje v lesních habitatech, můžeme se tedy domnívat, že valná část taxonů suchozemských plžů našla refugia právě na periferiích masivů v zalesněných údolích, odkud se, jakožto živočichové s velmi omezenou schopností aktivní disperze, po skončení glaciálů šířili omezeně a příliš tak svoje areály nerozšířily.

Nejčastěji se druhy po skončení glaciálů šířily na sever, odkud se během glaciálů stáhly spíše jižně. Některé druhy se mohly šířit i na jih, tento směr však nebyl tolik preferován, protože na jihu, z důvodu příznivějších podmínek i během glaciálů, už mohly žít druhy s podobnými ekologickými nároky. S expanzí druhů suchozemských plžů na západ souvisí postupné zalesňování, jelikož většina druhů expandujících na západ byla lesní. Pořadí, v jakém druhy plžů kolonizovaly území, záviselo především na jejich ekologických nárocích a vzdálenosti jejich refugií od kolonizovaného území. Zpravidla se zpočátku na nově kolonizovaných územích objevovaly druhy, jejichž refugia se nacházela blízko kolonizovaného území a druhy

s nižšími požadavky na specifický habitat, tudíž druhy s poměrně širokými areály, které tolik neomezovala nízká vlhkost a nedostatek stinných stanovišť. S postupným vznikem lesa se ze vzdálenějších refugií začaly objevovat více chladno a stínomilné druhy.

Obecně můžeme říct, že Alpy poskytovaly vhodná útočiště pro mateřské populace velké řady druhů, ať už těch s dobrou nebo špatnou schopností aktivní disperze, které odsud v postglaciálním období osídlily nejen značnou část Evropy.

9. Citovaná literatura

Sekundárně citované práce jsou označeny *.

- Adamcová, T., Juříčková, L., Proćków, M., Neuberts, E., Petrusek, A., Korábek, O. (2024). Taxonomic revision and dissolution of the genus *Monachoides* (Gastropoda, Stylommatophora). *Zoologica Scripta*.
- Anderson, S. (1994). Area and endemism. *The quarterly review of biology*, 69(4), 451-471.
- *Ant, H. (1963). Faunistische, ökologische und tiergeographische Untersuchungen zur Verbreitung der Landschnecken in Nordwestdeutschland. *Abhandlungen Landesmuseum für Naturkunde Münster*. 25:(5-125).
- Becker, P., Funk, M., Schlüchter, C., Hutter, K. (2017). A study of the Würm glaciation focused on the Valais region (Alps). *Geographica Helvetica*, 72(4), 421-442.
- Bennett, K. D., Provan, J. (2008). What do we mean by 'refugia'? *Quaternary Science Reviews*, 27, 2449-2455.
- Casazza, G., Zappa, E., Mariotti, M. G., Médail, F., & Minuto, L. (2008). Ecological and historical factors affecting distribution pattern and richness of endemic plant species: the case of the Maritime and Ligurian Alps hotspot. *Diversity and Distributions*, 14(1), 47-58.
- Davison, A. (2002). Land snails as a model to understand the role of history and selection in the origin of biodiversity. *Population Ecology*, 44(3), 129-136.
- Dépraz, A., Cordellier, M., Hausser, J., & Pfenninger, M. (2008). Postglacial recolonization at a snail's pace (*Trochulus villosus*): confronting competing refugia hypotheses using model selection. *Molecular Ecology*, 17(10), 2449–2462.
- Dobrowski, S. Z. (2011). A climatic basis of microrefugia: influence of terrain on climate. *Global Change Biology*, 17(2), 1022-1035.
- Dörge, N., Walther, C., Beinlich, B., Plachter, H. (1999) The significance of passive transport for dispersal in terrestrial snails (Gastropoda, Pulmonata). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz*, 8(1), 1-10.
- Duda, M., Kruckenhauser, L., Haring, E., Sattmann, H. (2010). Habitat requirements of the pulmonate land snails *Trochulus oreinos oreinos* and *Cylindrus obtusus* endemic to the Northern Calcareous Alps, Austria. *Eco. Mont*, 2(2), 5-12.

- Duda, M., Schindelar, J., Macek, O., Eschner, A., Kruckenhauser, L. (2017). First record of *Trochulus cldestinus* (Hartmann, 1821) in Austria (Gastropoda: Eupulmonata: Hygromiidae). *Malacologica Bohemoslovaca*, 16, 37-43.
- Frank, C. (2006). Plio-pleistozäne und holozäne Mollusken Österreichs (Vol. 62, p. 860). Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften.
- Giesecke, T., Bennett, K. D., Birks, H. J. B., Bjune, A. E., Bozilova, E., Feurdean, A., Finsinger, W., Froyd, C., Pokorný, P., Rösch, M., Seppä, H., Tonkov, S., Valsecchi, V., Wolters, S. (2011). The pace of Holocene vegetation change – testing for synchronous developments. *Quaternary Science Reviews*, 30(19-20), 2805-2814.
- Gittenberger, E., Piel, W. H., Groenenberger, D. S. J. (2004). The Pleistocene glaciations and the evolutionary history of the polytypic snail species *Arianta arbustorum* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30(1), 64-73.
- Gittenberger, E. (2012). Long-distance dispersal of molluscs: ,Their DIstribution at first perplexed me much.‘. *Journal of Biogeography*, 39(1), 10-11.
- Guerrina, M., Dagnino, D., Minuto, L., Médail, F., Casazza, G. (2024). Unveiling the hypotheses of endemic richness: A study case in the Southwestern Alps. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 125792.
- Haase, M., Esch, S., Misof, B. (2013). Local adaptation, refugial isolation and secondary contact of alpine populations of the land snail *Arianta arbustorum*. *Journal of Molluscan Studies*, 79(3), 241-248.
- Hajdas, I., Ascough, P., Garnett, M. H., Fallon, S. J., Pearson, C. L., Quarta, G., Spalding, K. L., Yamaguchi, H., Yoneda, M. (2021). Radiocarbon dating. *Nature Reviews Methods Primers*. 1(1)
- Harl, J., Duda, M., Kruckenhauser, L., Sattmann, H., Haring, E. (2014)a. In search of glacial refuges of the land snail *Orcula dolium* (Pulmonata, Orculidea) - An integrative approach using DNA sequence and fossil data. *PLoS One*, 9(5), e96012.
- Harl, J., Páll-Gergely, B., Kirchner, S., Sattmann, H., Duda, M., Kruckenhauser, L., Haring, E. (2014)b. Phylogeography of the land snail genus *Orcula* (Orculidae, Stylommatophora) with emphasis on the Eastern Alpine taxa: speciation, hybridization and morphological variation. *BMC Evolutionary Biology*, 14, 1-26.
- Hausdorf, B., Walther, F. (2020). A forgotten subspecies of the land species *Arianta arbustorum* from a Pleistocene refuge in the Western Alps, *Journal of Molluscan Studies*. 87(2), eyab017.

- Hewitt, G. M. (1999). Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68 (1-2), 87-112.
- Hewitt, G. M. (2004). The structure of biodiversity – insights from molecular phylogeography. *Frontiers in Zoology*, 1(1).
- Holderegger, R., Thiel-Egenter, C. (2009). A discussion of different types of glacial refugia used in mountain biogeography and phylogeography. *Journal of Biogeography*, 36(3), 476-480.
- Horsák, M., Limondin-Lozouet, N., Juříčková, L., Granai, S., Horáčková, J., Legentil, C., Ložek, V. (2019) Holocene succession patterns of land snails across temperate Europe: East to west variation related to glacial refugia, climate and human impact, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 424, 13-24.
- Horsáková, V., Divíšek, J., Líznarová, E., Kubíková, K., Juříčková, L., Horsák, M. (2024). Alpine travellers in the Carpathians: The story of two rock-dwelling snails told by genes and fossils. *Journal of Biogeography*, 1-16.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature). (2012). IUCN red list categories and criteria.
- Ivy-Ochs, S., Kerschner, H., Kubik, P. W., Schlüchter, C. (2006)a. Glacier response in the European Alps to Heinrich Event 1 cooling: the Gschnitz stadial. *Journal of Quaternary science*. 21(2), 115-130.
- Ivy-Ochs, S., Kerschner, H., Reuther, A., Maisch, M., Sailer, R., Schaefer, J., Kubik, P. W., Synal, H. A., Schlüchter, C. (2006)b. The timing of glacier advances in the northern European Alps based on surface exposure dating with cosmogenic ^{10}Be , ^{26}Al , ^{36}Cl and ^{21}Ne . *Geological Society of America*.
- Ivy-Ochs, S., Kerschner, H., Reuther, A., Preusser, F., Heine, K., Maisch, M., Kubik, P. W., Schlüchter, C. (2008). Chronology of the last glacial cycle in the European Alps. *Journal of Quaternary science*, 23(6-7), 559-573.
- Juříčková, L., Horsák, M., Cameron, R., Hylander, K., Míková, A., Hlaváč, J. Č., Rohovec, J. (2008). Land snail distribution patterns within a site: The role of different calcium sources. *European Journal of Soil Biology*, 44, 172-179.
- Juříčková, L., Horáčková, J., Ložek, V. (2014). Direct evidence of central European forest refugia during the last glacial period based on molluscs fossils. *Quaternary Research*, 82(1), 222-228.
- Juříčková, L., Pokorný, P., Hošek, J., Horáčková, J., Květoň, J., Zahajská, P., Jansová, A., Ložek, V. (2018). Early postglacial recolonisation, refugial dynamics and the origin of a

- major biodiversity hotspot. A case study from the Malá Fatra mountains, Western Carpathians, Slovakia. *The Holocene*, 28(4), 583-594.
- Juříčková, L., Horáčková, J., Jansová, A., Kovanda, J., Harčár, J., Ložek, V. (2019). A glacial refugium and zoogeographic boundary in the Slovak eastern Carpathians. *Quaternary Research*, 91(1), 383-398.
- Juříčková, L., Menšík, J., Horáčková, J., Ložek, V. (2021). Mollusc successions reveal northward postglacial shifts of Alpine species ranges (Bohemian Massif, Czech Republic). *The Holocene*, 31(8), 1327-1338.
- Kew, H. W. (1893). The dispersal of shells: An inquiry into the means of dispersal possessed by fresh-water and land Mollusca (Vol. 75). Kegan Paul, Trench, Trübner.
- Kirchner, CH., Krätzner, R., Welter-Schultes, F. W. (1997). Flying snails How far can *Truncatellina* (Pulmonata: Vertiginidae) be blown over the sea? *Journal of Molluscan Studies*, 63(4), 479-487.
- Korábek, O., Petrusek, A., Juříčková, L. (2018). Glacial refugia and postglacial spread of an iconic large European land snail, *Helix pomatia* (Pulmonata: Helicidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 123, 218-234.
- Korábek, O., Petrusek, A., Juříčková, L. (2020). Inferring the sources of postglacial range expansion in two large European land snails. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 58(4), 944-956.
- Korábek, O., Adamcová, T., Pročków, M., Petrusek, A., Hausdorf, B., Juříčková, L. (2023). In both directions: Expansions of European land snails to the north and south from glacial refugia. *Journal of Biogeography*, 50, 654-668.
- Kubíková, K. (2020). Západní Karpaty jako hotspot diverzity během kvartérního klimatického cyklu. Bakalářská práce, vedoucí Juříčková, Lucie. Praha: Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie.
- Limondin-Lozouet, N., Preece, R. C. (2014). Quaternary perspectives on the diversity of land snail assemblages from northwestern Europe. *Journal of Molluscan Studies*, 80, 224-237.
- Limondin-Lozouet, N., Dabkowski, J., Antoine, P. (2020). Palaeoenvironmental dynamics of the MIS 11 interglacial in north-western Europe based on the malacological succession from La Celle (Seine Valley, France): Relationship with glacial refugia and palaeobiodiversity. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 560, 110044.
- Ložek, V. (1964). Quartärmollusken der Tschechoslowakei. Rozpravy Ústředního ústavu geologického, vol. 31. *Československá akademie věd, Praha*, 374 pp.

- Ložek, V. (2006). Last Glacial paleoenvironments of the West carpathians in the light of fossil malacofauna. *Journal of Geological Sciences*, 73-84.
- Martin, K., Sommer, M., (2004). Effects of soil properties and land management on the structure of grassland snail assemblages in SW Germany. *Pedobiologia*, 48(3), 193-203.
- Médail, F., Verlaque, R. (1997). Ecological characteristics and rarity of endemic plants from southeast France and Corsica: Implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 80, 269-281.
- Monegato, G., Scardia, G., Hajdas, I., Rizzini, F., Piccin, A. (2007). The Alpine LGM in the boreal ice-sheets game. *Scientific Reports*, 7, 2078.
- Normand, S., Treier, U. A., Randin, C., Vittoz, P., Guisan, A., Svenning, J. C. (2009). Importance of abiotic stress as a range limit determinant for European plants: insights from species responses to climatic gradients. *Global Ecology and Biogeography*, 18(4), 437-449.
- Nägele, K. L., Hausdorf, B. (2015). Comparative phylogeography of land snail species in mountain refugia in the European Southern Alps. *Journal of Biogeography*, 42(5), 821-832.
- *Penck, A., Brückner, E. (1909). Die Alpen im Eiszeitalter. Tauchnitz: Leipzig.
- Pfenninger, M., Posada, D. (2002). Phylogeographic history of the land snail *Candidula unifasciata* (Helicellinae, Stylommatophora): fragmentation, corridor migration, and secondary contact. *Evolution*, 56(9), 1776-1788.
- Pinceel, J., Jordaens, K., Pfenninger, M., Backeljau, T. (2005). Ranges-wide phylogeography of a terrestrial slug in Europe: evidence of Alpine refugia and rapid colonization after the Pleistocene glaciations. *Molecular Ecology*, 14, 1133-1150.
- Rabitsch, W., Graf, W., Huemer, P., Kahlen, M., Komposch, C., Paill, W., Reischütz, A., Reischütz, P. L., Moser, D., Essl, F. (2016). Biogeography and ecology of endemic invertebrate species in Austria: a cross-taxon analysis. *Basic and Applied Ecology*, 17(2), 95-105.
- Rees, W. J. (1965). The aerial dispersal of Mollusca. *Journal of Molluscan Studies*, 36(5), 299-282
- Reitner, J. M. (2007). Glacial dynamics at the beginning of Termination I in the Eastern Alps and their stratigraphic implications. *Quaternary International*, 164, 64-84.
- Ronikier, M., Cieślak, E., Korbecka, G. (2008). High genetic differentiation in the alpine plant *Campula alpina* Jacq. (Campanulaceae): evidence for glacial survival in several

- Carpathian regions and long-term isolation between the Carpathians and the Alps. *Molecular Ecology*, 17(7), 1763-1775.
- Scheel, B. M., Hausdorf, B. (2012). Survival and differentiation of subspecies of the land snail *Charpentieria itala* in mountain refuges in the Southern Alps. *Molecular Ecology*, 21, 3794-3808.
- Schilthuizen, M., Lombaerts, M. (1994). Population structure and levels of gene flow in the mediterranean land snail *Albinaria corruga* (Pulmonata: Clausiliidae). *Evolution*, 48(3), 577-586.
- Schlüchter, C., (2004). The Swiss glacial record – a schematic summary. *In Developments in Quaternary Science*, 2, 413-418.
- Schmitt, T. (2009). Biogeographical and evolutionary importance of the European high mountain systems. *Frontiers in Zoology*, 6, 1-10.
- Schmitt, T., Varga, Z. (2012). Extra-Mediterranean refugia: The truth and not the exception? *Frontiers in Zoology*, 9, 1-12.
- Schönswetter, P., Tribsch, A., Niklfeld, H. (2004). Amplified fragment length polymorphism (AFLP) reveals no genetic divergence of the Eastern Alpine endemic *Oxytropis campestris* subsp. *tirolensis* (Fabaceae) from widespread subsp. *campestris*. *Plant Systematics and Evolution*, 244, 245-255.
- Schönswetter, P., Stehlik, I., Holderegger, R., Tribsch, A. (2005). Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Molecular Ecology*, 14(11), 3547-3555.
- Simmler, G. (1910). Monographie der Gattung *Saponaria*, Denkschriften der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 433-509.
- Simonová, J., Simon, O. P., Kapic, S., Nehasil, L., Horsák, M. (2016). Medium-sized forest snails survive passage through birds' digestive tract and adhere strongly to birds' legs: more evidence for passive dispersal mechanisms. *Journal of Molluscan Studies*, 82(3), 422-426.
- Simonová, J. (2017). Pasivní disperze suchozemských plžů (Gastropoda: Pulmonata) se zaměřením na endodisperzi prostřednictvím ptáků. Bakalářská práce, vedoucí Juříčková, L. Praha: Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie.
- Spehn, E. M., Körner, C. (2005). A global assessment of mountain biodiversity and its function. *Global change and mountain regions: An overview of current knowledge*, 393-400.

- Stehlik, I., Schneller, J. J., Bachmann, K. (2001). Resistance or emigration: response of the high alpine plant *Eritrichium nanum* (L.) Gaudin to the ice age within the Central Alps. *Molecular Ecology*, 10(2), 357-370.
- Steinbauer, M. J., Field, R., Grytnes, J. A., Trigass, P., Ah-Peng, C., Attorre, F., Birks, H. J. B., Borges, P. A. V., Cardoso, P., Chou, C. H., Sanctis, M. D., Sequeira, M. M. D., Duarte, M. C., Elias, R. B., Fernández-Palacios, J. M., Gabriel, R., Gereau, R. E., Gillespie, R. G., Greimler, J., Harter, D. E. V. H., Huang, T. J., Irl, S. D. H., Jeanmonod, D., Jentsch, A., Jump, A. S., Kueffer, C., Nogu, S., Otto, R., Price, J., Romeiras, M. M., Strasberg, D., Stuessy, T., Svenning, J. C., Vetaas, O. R., Beierkuhnlein, C. (2016). Topography-driven isolation, speciation and a global increase of endemism with elevation. *Global Ecology and Biogeography*, 25(9), 1097-1107.
- Stewart, J. R., Lister, A. M. (2001). Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 608-613.
- Svenning, J. C., Normand, S., Kageyama, M. (2008). Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modelling. *Journal of Ecology*, 96(6), 1117-1127.
- Štundlová, J., Šmíd, J., Nguyen, P., Šťáhlavský, F. (2019). Cryptic diversity and dynamic chromosome evolution in Alpine scorpions (Euscorpiidae: Euscorpius). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 134, 152-163.
- Tkach, N., Röser, M., Suchan, T., Cieślak, E., Schönswetter, P., Ronikier, M. (2019). COntasting evolutionary origins of two mountain endemics: *Saxifraga wahlenbergii* (Western Carpathians) and *S. styriaca* (Eastern Alps). *BMC Evolutionary Biology*, 19, 1-19.
- Tribsch, A., Schönswetter, P. (2003). Patterns of endemism and comparative phylogeography confirm paleoenvironmental evidence for Pleistocene refugia in the Eastern Alps. *Taxon*, 52(3), 477-497.
- Tribsch, A. (2004). Areas of endemism of vascular plants in the Eastern Alps in relation to Pleistocene glaciation. *Journal of Biogeography*, 31, 747-760.
- Turner, H. K. (1998). Atlas Der Mollusken Der Schweiz Und Liechtensteins, Fauna Helvetica.
- Wada, S., Kawakami, K., Chiba, S. (2012). Snails can survive passage through a bird's digestive system. *Journal of Biogeography*, 39(1), 69-73.
- Weigand, A. M., Pfenninger, M., Jochum, A., Klausmann-Kolb, A. (2012). Alpine crossroads or origin of genetic diversity? Comparative phylogeography of two sympatric microgastropod species. *PLoS ONE*, 7(5), e37089.

Welter-Schultes, F. W., (2012), European non.marine molluscs, a guide for species identification, první vydání, Göttingen, Planet Poster Editions.