

Refugia nejen glaciální a distribuce biodiverzity

Když ve střední Evropě mluvíme o refugii, nejčastěji máme na mysli refugia glaciální. Chladné a suché klima v průběhu glaciálů – ledových dob – bylo příčinou regionálního vymření většiny druhů přizpůsobených podnebí mírného pásu a dnes představujících hlavní část naší fauny a flóry. Jejich současné areály jsou výsledkem postglaciálního šíření z míst, kde tyto druhy přežily chladné období – tedy z glaciálních refugii.

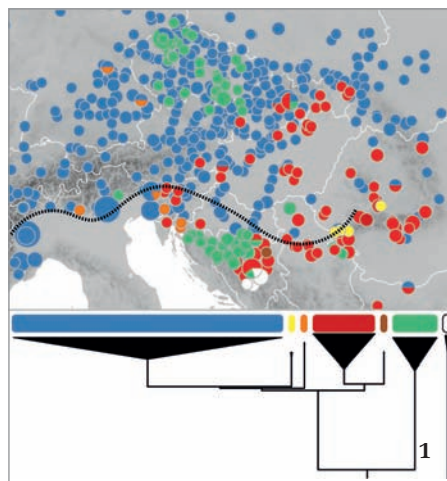
Refugium znamená ale obecně útočiště, kde přežívají populace daného druhu, případně určitá vyhraněná společenstva, při razantním zmenšení areálu, ať již je způsobené čímkoli. Můžeme tak např. mluvit o interglaciálních refugii u druhů, pro které bylo naopak glaciální klima příznivé, nebo o (posledních) refugii druhů, které člověk přivedl na pokraj vymření (obr. 3). Refugia se obecně nacházejí v oblasti, kde podmínky pro daný druh při změně prostředí (ochlazení, úbytku srážek, osídlení lidmi apod.) nepřekročily mez jeho tolerance. Při hrubším geografickém měřítku pozorování mluvíme o refugii i tam, kde podmínky příznivé pro druh zůstaly zachovány alespoň někde v regionu, v dosahu druhu (např. v nižších polohách, než bylo původní rozšíření). Záleží přitom na rychlosti změn a čase, který má druh na kolonizaci nových oblastí, jak daleko může takové místo být od původního místa výskytu. Zásadní také je, jaké má druh migrační schopnosti, zda jde o rychlého, nebo pomalého kolonizátora.

Pokud je obecným znakem refugii stabilita, můžeme se ptát po stáří refugii, tedy jak dlouho jsou kontinuálně stabilní. Stabilita přitom není absolutní, vztahuje se i ke schopnosti konkrétního druhu adaptovat se na nové podmínky. Stabilita tedy znamená, že rychlost změn nepřekračuje rychlost adaptace. Refugia mohou mít velmi krátké trvání, mohou se vztahovat jen k jedné, v čase nejbližší události, nebo mohou být dlouhodobá. Pravděpodobnost existence refugia v dané oblasti hodně závisí na poloze, topografii nebo geologii místa, a proto jsou některá refugia opakovaně při opakujících se událostech nebo v kontextu velmi dlouhodobých změn. Žádné refugium ale není věčné a mluvíme-li o refugiu, musíme vždy specifikovat k jaké konkrétní události a jakému období se vztahuje.

Na příkladu střídání dob ledových a meziledových si můžeme ukázat, že změna podmínek přináší příchod jiných druhů, pro které jsou změněné podmínky naopak příznivé: v glaciálu se na našem území vyskytovaly druhy chladných stepí a tundry, které zde našly příležitost k rozšíření svého areálu. Dnes, v teplém období sou-

časného interglaciálu – holocénu, tyto druhy přežívají v refugii. Příkladem může být horské refugium tundrového ostružiníku morušky (*Rubus chamaemorus*) v Krkonoších nebo refugium drobného plže zrnovky *Pupilla loessica* ve střední Asii. Ta byla přitom opakovaně běžným druhem střední Evropy během ledových dob. Periodické změny podmínek vedou k tomu, že jsou v každou dobu některé druhy omezené výskytem na refugia, zatímco jiné obývají areály přesahující oblast svého stabilního výskytu.

Pokud změněné podmínky neumožní přežití druhu, dojde k jeho vymření, buď lokálnímu, nebo celkovému. S vymřením místní populace, druhu nebo třeba i celých skupin (při událostech velkého rozsahu, jako byla např. známá velká vymírání na konci permu nebo křídly) mizejí i s nimi spojené fylogenetické linie. Ztrácí se kus diverzity spolu s celou historií jejího vzniku. Máme-li tedy na světě různé stabilní oblasti, nezávisle na příčinách a formě nestability okolního prostředí, liší se tyto oblasti i diverzitou vnitrodruhových linií, druhů a celých skupin. Tento princip lze v Evropě dobře demonstrovat na úrovni vnitrodruhové genetické diverzity. U mnoha druhů je v současnosti ve střední, východní a severní Evropě genetická diverzita silně redukována na jednu nebo několik málo diverzifikovaných linií, které před-



stavují jen malý výsek celkové variability druhu. Tyto druhy zde v průběhu posledního glaciálu vymřely a s nimi zmizely i veškeré lokální odlišnosti místních linií. Naopak v refugii (obvykle na jihu Evropy) se tamní diverzita rozvíjí nepřerušeno po dlouhou dobu. Výsledkem je, že jižní populace mají bohatší genetickou variabilitu, často geograficky strukturovanou s lokálně endemickými liniemi, zatímco více na sever jsou plošně mnohem rozsáhlejší části areálů geneticky jednodušší. To proto, že během postglaciální kolonizace alely, které se ocitly na počátku expanze areálu v čele kolonizační vlny, obsadí celé území.

Podobně to bývá i na druhové úrovni. Globálně se endemity, tedy druhy s malými areály, koncentrují do oblastí se stabilnějším klimatem. Změny podmínek prostředí totiž obecně přináší vymírání místních druhů, a neobsahuje-li areál druhu nějaké refugium, vymře úplně. Pokud je čas uplynulý od poslední vlny vymírání do současnosti kratší než doba nutná k opětovné diverzifikaci a vytvoření místních druhů, pozorujeme snížení diverzity. Pokud už oblast kolonizovaly nové druhy odjinud, vidíme i prostorovou homogenizaci bioty. Dobrým příkladem jsou nejen současné areály mnoha druhů bezobratlých střední a severní Evropy, mnohem větší než oblasti výskytu jejich jihoevropských příbuzných, ale naopak i situace v průběhu glaciálů s velkými areály severovýchodních a středoasijských druhů.

Zabýváme-li se glaciálními refugii, je převážně řeč o několika posledních glaciálních cyklech. Ty ale představují vyvrcholení procesu ochlazování klimatu trvajících zhruba 50 milionů let. Po miocenním klimatickém optimu (asi před 17 až 14,7 miliony let) se klima globálně průběžně ochlazovalo. Tento proces vyvrcholil ledovými dobami, které byly nejdelší a nejmuchladnější během posledního přibližně půl milionu let. Z Evropy vymizeli primáty (s výjimkou rodu *Homo*) a palmy, tropické a subtropické skupiny plžů, náročnější rody stromů zde vymíraly ještě i v průběhu pleistocénu. Z tohoto pohledu bychom mohli za refugia označit zejména tropické oblasti a nevidí, že se zde pojem refugium může prostorově překrývat i s místem vzniku jednotlivých skupin. Refugiální koncept můžeme aplikovat i na řešení klasické otázky, proč je v tropech tak velká diverzita, především hlubších linií, nejen druhů. V biologické tradici vycházející z oblastí silně zasažených glaciály – např. Velká Británie byla v posledním glaciálu převážně pokrytá ledovcem! – musí tropická diverzita nutně budít úžas. S ohledem na to, že diverzita má tendenci narůstat, dokud nenarazí na limity prostředí, nebo ji nevymaže vymírání, bychom ale mohli uvažovat i opačně. Vysokou diverzitu můžeme v kontextu vývoje evropské bioty v pleistocénu vnímat spíše jako výchozí stav a nízkou diverzitu jako jev vyžadující vysvětlení. Je ale potřeba dodat, že i v tropech najdeme glaciální (tedy poměrně mladá) refugia a rekolonizované oblasti.

Poučením z glaciálních refugii je pro mě osobně hlavně skutečnost, že rozšíření druhů a distribuce diverzity v prostoru



1 Rozšíření hlavních mitochondriálních linií hlemýždě zahradního (*Helix pomatia*, viz fylogenetický strom dole). Tečkovaná čára ukazuje odhadovanou severní hranici glaciálních refugií druhu, předpokládanou na základě genetických dat a polohy refugií jiných druhů jižně od Alpského ledovce a Panonské pánve. Zelená linie se v oblasti Chorvatska a Bosny skládá ze tří podlinií s nepřekrývajícími se areály. Orig. O. Korábek

2 Glaciální refugia hlemýždě zahradního a papáskovky žíhané (*Caucasotachea vindobonensis*) pravděpodobně existovala v oblasti dnešního kantonu Tuzla, Bosna a Hercegovina. Foto R. Bréget, v souladu s podmínkami použití

3 Refugia se netýkají jen minulosti a klimatu, máme je kolem sebe i dnes a nová vznikají vymíráním druhů. Příkladem je refugium perlorodky říční (*Margaritifera margaritifera*) v bočním rameni říčky Blаницe. Nezahrnuje jen biotop, ale k jeho funkci a zachování je nutné i širší krajinné okolí. Velikost a míra zachovalosti refugia nutná k přežití druhu závisí na tom, jak dlouho v něm musí druh vydržet. V případě perlorodky je potřeba refugia co nejdříve zvětšit a zlepšit jejich stav.

4 Hlemýžď *H. godetiana* – vzácný a málo prozkoumaný druh žijící na Kykladech a vymřelý na ostrovech Rhodos a Karpathos. Je to zřejmě starý druh bez blízkých příbuzných, sesterský zbytku rodu *Helix* nebo patřící do příbuzného rodu *Maltzanella*. Výskyt takových vývojově izolovaných druhů indikuje dlouhodobá refugia, tak jako na Rhodu a v přilehlém Turecku rostoucí ambroň východní (*Liquidambar orientalis*) a na Krétě zelkova Krétská (*Zelkova abelicea*), oba známé neogenní reliktní stromy. Snímky O. Korábka, není-li uvedeno jinak

jsou proměnlivé v závislosti na klimatických cyklech na časové škále výrazně kratší než doba vzniku a trvání většiny druhů. Současné areály jsou tak jenom aktuální stav dynamického procesu. Jeden z důsledků si ukážeme na konkrétním příkladu plžů hlemýždě zahradního (*Helix pomatia*) a papáskovky žíhané (*Caucasotachea vindobonensis*), dříve řazené mezi páskovky rodu *Cepaea*.



Stabilita prostředí, nebo neschopnost disperze?

Suchozemští plži jsou známi tím, že se pomalu pohybují a obtížně šíří. Svých areálů dosáhli nikoli po vlastní noze, ale pomocí pasivního šíření. O jeho mechanismech a četnosti máme u většiny druhů mlhavé ponětí, významnou roli ale bezpochyby hrají ptáci (Živa 2015, 5: 253–254). Obecně se předpokládá, že pasivní šíření je snazší pro menší druhy, takže šnek velikosti hlemýždě by se měl šířit obzvláště pomalu. V každém případě i u mnoha zřejmě menších druhů platí, že pasivní šíření na větší vzdálenosti není dost časté na to, aby smazalo rozdíly mezi regionálními nebo místními populacemi. Proto se často jedna od druhé liší vzhledem i geneticky, přičemž jejich areály jsou více či méně izolované. Tato alopatrická geografická struktura diverzity je typická zejména pro Pyrenejský a Balkánský poloostrov, kde najdeme obecně velkou druhovou diverzitu suchozemských plžů a mnoho endemických druhů s malými areály.

Podobná struktura je částečně vidět i v jižní části areálu hlemýždě a papáskovky v rozšíření mitochondriálních genetických linií, u kterých lze předpokládat stáří i ve stovkách tisíc let. Bosna společně s jihozápadem Chorvatska mají u obou druhů svou specifickou linii, bazální v rámci druhu. Papáskovka má unikátní linii i při pobřeží řecké Thesálie a další linie mají na Balkáně velkou vnitřní diverzitu. U hlemýždě je patrná v Bosně a jejím okolí hranice mezi výskytem jednotlivých linií (obr. 1). Takové omezené areály a známky geografické struktury a alopatrické náhrady

jedné linie jinou jsou v malakologické literatuře běžně vysvětlovány špatnými schopnostmi šíření druhů plžů. Na rozdíl od většiny jihoevropských druhů ale hlemýžď zahradní a papáskovka žíhaná mají i druhou část areálu, mimo jih Evropy. Po konci glaciálu se rozšířili na sever – hlemýžď během méně než tří tisíciletí až na sever Čech, papáskovka až k Baltskému moři. U papáskovky je ale obdivuhodný hlavně rozsah šíření na východ, kde pronikla ke Kaspickému moři, přes dva tisíce km vzdušnou čarou od jejích glaciálních refugií na Balkáně. Je možné, že podobnou vzdálenost (Bulharsko–Ázerbájdžán) překonal i jeden druh hlemýždě (*H. albescens*), ale zatím chybějí vzorky pro podrobnou genetickou studii, která by jeho přesun doložila.

Je tedy patrné, že i málo pohybliví hlemýždi se dovedou efektivně šířit, ale nebýt střídání dob ledových a meziledových, těžko bychom se to dozvěděli. Po konci poslední doby ledové se před uvedenými druhy otevřel prázdný prostor neobsazený konkurenčními druhy nebo vlastními populacemi, který poměrně rychle kolonizovaly. Kdybychom žili v glaciálu, viděli bychom mnohem menší rozšíření. Neznali bychom jejich skutečné schopnosti šíření a ani by nás nenapadlo se ptát, jestli mají oproti méně rozšířeným příbuzným speciálně širokou niku nebo mají zvláště dobré kolonizační schopnosti, kdybychom věděli jen o jejich menším glaciálním rozšíření.

Při úvahách o biodiverzitě a příčinách její nerovnoměrné distribuce bychom tedy neměli zapomínat, že to, co vidíme, může být pouze jedna fáze určitého procesu, v případě glaciálů dokonce cyklického. Pohybujeme se tak mezi různými refugii a druhy dočasně rozšířenými z refugií. Také bychom měli mít na paměti, že věda o biodiverzitě se vyvinula v oblastech, jejichž diverzita byla silně ovlivněna dlouhodobým ochlazováním klimatu a glaciálními cykly. Klimatické změny v Evropě vedly k vymírání nejprve tropických a subtropických druhů, a následně k opakovaným regionálním vymíráním druhů mírného pásu. Podivná struktura biodiverzity je proto asi spíše u nás než na Balkáně, nebo dokonce v tropech.

Použitá literatura uvedena na webu Živa.