

ELŻBIETA JANCEWICZ, EWA FALKOWSKA

Refugia lodowcowe w Europie: co wiemy o historii współczesnych gatunków roślin i zwierząt

Glacial refugia in Europe: what do we know about the history of contemporary plant and animal species

ABSTRACT

Jancewicz E., Falkowska E. 2017. Refugia lodowcowe w Europie: co wiemy o historii współczesnych gatunków roślin i zwierząt. Sylwan 161 (12): 982-990.

Modern research methods provide many new possibilities to reconstruct the history of species and the colonization of land after its release from the Pleistocene ice sheet. New laboratory techniques and research trends form another, new and interdisciplinary approach to these issues. In this paper, we present the history of plant and animal species during the last glaciation (Vistulian, 115-11.7 ka BP) and after the melting of the ice sheets. We also summarize the evolution of theories and views on this subject. Initially, the role of glacial refugia that are the places of survival of the species and the source of expansion to the north of the continent after the release of Europe from the ice sheet, were attributed to the Iberian, Apennine and Balkan peninsulas. This was due to the fact that in Europe only in these regions favourable conditions for the survival of temperate species existed. However, numerous paleozoological, palaeobotanical and paleoclimatological fossil evidences from the Vistulian period, and extensive molecular research on contemporary populations of species inhabiting different areas of the continent show a completely different image of glacial refugia and another model of postglacial expansion. The paper describes documented significance of extensive refugia (macrorefugia) that existed in the Carpathians, the Crimea, the Ural, the Caucasus and the Russian Plain in postglacial colonization of Europe. It shows also importance of small northern refugia often found near the border of the ice-sheet in survival of boreal species. One of the nearest refugium in the vicinity of the border of the ice sheet in last glacial maximum period was the refugium located in the Kraków-Częstochowa Upland (S Poland) and in the Świętokrzyskie Mountains (C Poland).

KEY WORDS

postglacial colonization, last glacial maximum, northern criptic refugia, Vistulian

ADDRESSES

Elżbieta Jancewicz ⁽¹⁾ – e-mail: elzbieta.jancewicz@wl.sggw.pl

Ewa Falkowska ⁽²⁾ – e-mail: ewa.falkowska@uw.edu.pl

⁽¹⁾ Wydział Leśny, SGGW w Warszawie; ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa

⁽²⁾ Wydział Geologii, Uniwersytet Warszawski; ul. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa

Wstęp

Na półkuli północnej w okresie plejstocenu i holocenu (2,58 mln lat temu do czasów współczesnych) [Cohen i in. 2013] rytm zmian klimatycznych wywoływał kolejne etapy ochłodzeń i ociepleń połączonych odpowiednio z rozwojem i cofaniem się pokrywy kolejnych lądolodów. Okresy

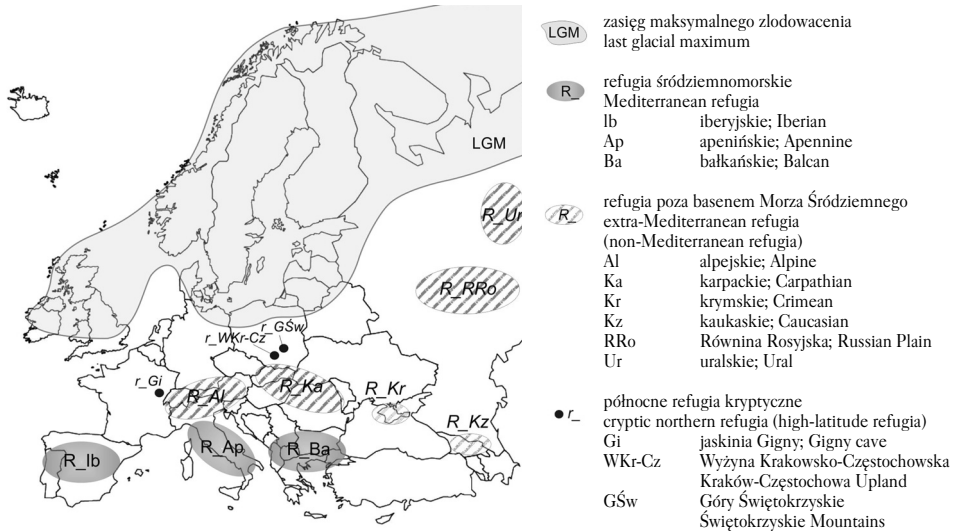
ochłodzeń i nasuwanie się (wkraczanie) lądolodu zmuszały rośliny i zwierzęta do wycofywania się z zajmowanych terenów do miejsc zapewniających warunki odpowiednie do życia. Następujące między zlodowaceniami okresy ociepleń pozwalały z kolei po ustąpieniu/skurczeniu się pokrywy lodowej na ponowną kolonizację opuszczonych uprzednio terenów. Historia gatunków w czasie zlodowaceń oraz ich historia polodowcowa nie do końca są znane i dlatego zawsze były przedmiotem zainteresowania badaczy z wielu dziedzin nauki. Współczesne metody badawcze dają wiele nowych możliwości odtwarzania tych historii i śledzenia tras kolonizacji terenów po ich uwolnieniu spod lądolodu, a nowe techniki i trendy badawcze kształtują nowe podejście do tych zagadnień.

Celem pracy jest prezentacja wiedzy z różnych dziedzin w zakresie historii gatunków roślin i zwierząt w okresie zlodowaceń i po ich ustąpieniu oraz opis ewolucji poglądów na ten temat dla najpełniejszego odtworzenia historii europejskich gatunków, ważnej dla zrozumienia współczesnego ich rozmieszczenia i właściwości ekologicznych populacji. W prezentowanym artykule analizie poddany zostanie okres ostatniego zlodowacenia – zlodowacenia Wisły (Vistulian), które w rejonie alpejskim określane jest jako Würm, a w Ameryce Północnej – Wisconsin.

Co się działo z gatunkami w okresie zlodowaceń? Spór o refugia

Kiedy 115-11,7 tys. lat temu w okresie Vistulianu [Cohen i in. 2013] północ Europy pokryta była lądolodem, dogodne warunki do życia dla gatunków o umiarkowanych wymaganiach panowały na południu kontynentu – w rejonie śródziemnomorskim: na półwyspach Iberyjskim, Apenińskim i Bałkańskim [Willett 1950; Huntley 1988; Bennett i in. 1991]. Z obszarami tymi zaczęto więc wiązać istnienie refugium lodowcowych [Frenzel, Troll 1952; Taberlet i in. 1998; Hewitt 1999, 2000], czyli miejsc przetrwania gatunków, które miały być następnie źródłem ekspansji polodowcowej gatunków do środkowej i północnej Europy (ryc.). Rola refugium śródziemnomorskich (Mediterranean refugium) w polodowcowej historii gatunków nie była jednak jednoznaczna i od lat toczył się na jej temat spór. Został on w dużym stopniu wywołany (1) rozwojem badań molekularnych, które pozwoliły zweryfikować i uzupełnić wyniki badań paleontologicznych i paleobotanicznych oraz zbadać sieć powiązań filogeograficznych w obrębie współczesnego rozmieszczenia gatunków, (2) wykorzystaniem technik komputerowych do tworzenia modeli klimatu i do odtwarzania szaty roślinnej w plejstocenie w oparciu o dane paleoklimatyczne i paleobotaniczne oraz (3) wykorzystaniem modelowania komputerowego w zakresie tworzenia modeli rozmieszczenia gatunków roślin i zwierząt w czasie zlodowaceń, w tym w okresie maksymalnego zasięgu zlodowacenia (LGM, last glacial maximum), w oparciu o ówczesne dane klimatyczne i wymagania gatunków. To kompleksowe podejście zmieniło mocno obraz dotyczący wiedzy na temat rozmieszczenia i roli poszczególnych refugium w polodowcowej kolonizacji Europy. Częściowo zanegowano nawet rolę półwyspów Apenińskiego, Iberyjskiego i Bałkańskiego jako źródeł ekspansji polodowcowej gatunków. Według Biltona i in. [1998] były to raczej obszary endemizmu niż refugia, a gatunki strefy umiarkowanej przetrwały zlodowacenie w innych sprzyjających im klimatycznie miejscach, położonych na północ od rejonów przyjętych za Taberletem i in. [1998] oraz Hewitem [1999, 2000].

Dlatego możemy założyć, że (1) w okresie zlodowaceń nie wszystkie gatunki musiały być zepchnięte w rejony współczesnej południowej Europy do refugium opisanych jako śródziemnomorskie, (2) na północ od tych refugium, w warunkach dogodnych klimatycznie, gdzie panowała odpowiednia temperatura oraz wilgotność i gdzie mogła się wykształcić roślinność, w miejscach położonych na przedpolu lądolodu mogły przetrwać liczne borealne gatunki roślin i zwierząt o różnych wymaganiach ekologicznych w granicach panującej ówczesnie temperatury, bo taki



Ryc.

Rozmieszczenie refugium lodowcowych w okresie maksymalnego zasięgu zlodowacenia
Location of glacial refugia during the last glacial maximum

układ dawał im przewagę w kolonizowaniu nowych miejsc po ustąpieniu lądolodu oraz (3) miejsca dogodne do życia nie musiały być rozległe geograficznie, mogły to być niewielkie enklawy wśród miejsc niekorzystnych i trudnych do zasiedlenia w okresie maksymalnego zasięgu lądolodu.

Refugia poza basenem Morza Śródziemnego

W kontekście tej dyskusji podniesiono również rolę innych rozległych geograficznie miejsc położonych na północ i na wschód od refugium śródziemnomorskich (ryc.), nie tylko na kontynencie europejskim, na obszarze których – nawet w okresie maksymalnego zlodowacenia – również panowały dogodne do przetrwania warunki klimatyczne, gdzie stwierdzono obecność licznych gatunków roślin i zwierząt i skąd rozpoczynała się polodowcowa kolonizacja środkowej i północnej Europy. Jednym z takich rozległych geograficznie miejsc był obszar Karpat [Hewitt 1996; Bilton i in. 1998].

REFUGIUM KARPACKIE. Na licznych stanowiskach stwierdzono tam w osadach z okresu ostatniego zlodowacenia obecność pyłków wielu gatunków i rodzajów drzew, które obecnie występują na północy i w centrum Europy, m.in. sosny zwyczajnej *Pinus sylvestris*, brzozy *Betula* sp., świerka *Picea* sp., jałowca *Juniperus* sp., modrzewia *Larix* sp., grabu pospolitego *Carpinus betulus*, wierzby *Salix* sp. [Willis i in. 2000] oraz szczątki licznych gatunków bezkręgowców, m.in. leśnych ślimaków: ślimaka nadobnego *Faustina faustina*, ślimaka Rossmasslera *F. rossmaessleri* i ślimaka *Vitrea transsylvanica* [Juříčková i in. 2014] oraz zwierząt kręgowych, występujących obecnie m.in. również na terenie Polski: bobra *Castor fiber*, borsuka *Meles meles*, chomika europejskiego *Cricetus cricetus*, dzika *Sus scrofa*, gronostaja *Mustela erminea*, jelenia *Cervus elaphus*, jeża *Erinaceus europaeus*, karczownika *Arvicola terrestris*, kreta *Talpa europea*, kuny leśnej *Martes martes*, lisa *Vulpes vulpes*, łasicy *Mustela nivalis*, łosia *Alces alces*, myszy zaroślowej *Apodemus sylvaticus*, niedźwiedzia brunatnego *Ursus arctos*, nornicy rudej *Clethrionomys glareolus*, nornika północnego *Microtus oeconomus*, nornika zwyczajnego *M. arvalis* i nornika śnieżnego *M. nivalis*, popielicy *Glis glis*, ryjówki aksa-

mitnej *Sorex araneus* i ryjówki górskiej *S. alpinus*, rzęsortka rzeczka *Neomys fodiens*, rysia *Lynx lynx*, sarny *Capreolus capreolus*, smużki *Sicista* sp., susła moręgowanego *Spermophilus citellus*, wilka *Canis lupus*, zająca bielaka *Lepus timidus* i zająca szaraka *L. europaeus* oraz żbika *Felis silvestris* [Nadachowski, Wolsan 1987; Kowalski 2001; Pazonyi 2004; Sommer, Nadachowski 2006; Sommer, Zachos 2009]. Rola tego refugium, zaliczanego za sprawą położenia geograficznego do tzw. refugium północnych (northern refugium) [Provan, Bennett 2008], wydaje się być znacząca w historii polodowcowej kolonizacji Europy środkowej i północnej i jest dobrze udokumentowana. Potwierdzono to w badaniach molekularnych w zakresie filogeografii współcześnie szeroko rozmieszczonych populacji różnych gatunków roślin i zwierząt, a doniesienia dotyczące kolejnych gatunków pojawiają się w literaturze. Spośród kręgowców takie dane o pochodzeniu licznych europejskich populacji z refugium karpacciego postulowano dla zwierząt kręgowych zmienno- i stałocieplnych, m.in. dla żaby moczarowej *Rana arvalis* [Babik i in. 2004], traszki zwyczajnej *Lissotriton vulgaris* i traszki karpacciej *L. montandoni* [Babik i in. 2005], kumaka nizinnego *Bombina bombina* i kumaka górskiego *B. variegata* [Fijarczyk i in. 2011], ryjówki aksamitnej i ryjówki malutkiej *Sorex minutus* [Bilton i in. 1998], nornicy rudej [Bilton i in. 1998, Deffontaine i in. 2005; Kotlík i in. 2006; Wójcik i in. 2010, Filipi i in. 2015], nornika burego *Microtus agrestis* [Jaarola, Searle 2002; Stojak i in. 2016], nornika północnego [Brunhoff i in. 2003; Jancewicz i in. 2015], jelenia szlachetnego [Sommer i in. 2008; Sommer, Zachos 2009], sarny europejskiej [Sommer, Zachos 2009], rysia [Gugolz i in. 2008; Ratkiewicz i in. 2012], łasicy łaski [McDevitt i in. 2012] i kuny leśnej [Ruiz-Gonzalez i in. 2013].

INNE ROZLEGŁE REFUGIA PÓLNOCNIE I WSCHODNIE. Obok rozległego geograficznie refugium karpacciego w centralnej Europie zaczęto dostrzegać także rolę innych refugium położonych w różnych częściach Eurazji (ryc.): w centrum Europy – refugium alpejskiego [Schmitt, Müller 2007; Schmitt 2017], na wschodzie kontynentu europejskiego i na granicy Europy i Azji – refugium krymskiego, kaukaskiego, uralskiego i refugium na Równinie Rosyjskiej [Hewitt 1996; Grichuk 1984; Markova 1984; Bilton i in. 1998; Bachura, Kosintsev 2007; Svenning i in. 2008; Fløjgaard i in. 2009; Markova 2011] oraz w Azji – refugium syberyjskiego [Lattin 1967 za Schmitt, Varga 2012], które dały lub mogły dać początek polodowcowej kolonizacji różnych (również południowych) części Europy [Schmitt, Varga 2012 oraz prace cytowane w tym opracowaniu]. Ekspansję ze wschodu na tereny centralnej, wschodniej i północnej Europy postuluje się m.in. dla kumaka nizinnego [Szymura i in. 2000], nornicy rudej [Filipi i in. 2015], nornika północnego [Brunhoff i in. 2003], ryjówki aksamitnej [Polyakov i in. 2001] i chomika europejskiego [Neumann i in. 2005], a ekspansję z rejonu Alp m.in. dla górówki meduzy *Erebia medusa* – motyla z rodziny rusałkowatych *Nymphalidae* [Schmitt, Müller 2007].

MAŁE PÓLNOCNIE REFUGIA KRYPTYCZNE. Złożony obraz kolonizacji Europy północnej i środkowej dodatkowo skomplikował fakt, że liczne dowody kopalne szczątków kręgowców wskazują, iż możliwe jest również istnienie tam małych lokalnych refugium na szerokościach geograficznych wyższych (high-latitude refugia) niż refugia południowe (śródziemnomorskie) na półwyspach Iberyjskim, Apenińskim i Bałkańskim oraz uznane już i dobrze udokumentowane czwarte europejskie refugium w Karpatach [Cruzan, Templeton 2000; Stewart, Lister 2001; Pearson 2006; Schmitt 2007; Rull 2009; Schmitt, Varga 2012]. Te małe, lokalne refugia, nazwane przez Stewarta i Listera [2001] północnymi refugiami kryptycznymi (cryptic northern refugia), a przez Rulla [2009] oraz Schmitta i Vargę [2012] małymi refugiami lub mikrorefugiami (microrefugia), położone mogły być wszędzie tam, gdzie w okresie zlodowacenia panowały nawet na niewielkich obszarach na tyle korzystne warunki klimatyczne i siedliskowe, by zapewnić dostateczne warunki

do życia. Mogły to być miejsca położone nawet bardzo blisko granicy lądolodu (m.in. w południowej i środkowej Polsce, ryc.) [Madeyska 1981; Nadachowski 1989] albo enklawy wyniesione ponad lądolód, w geologii określane jako nunataki (w północnej Skandynawii) [Fedorov, Stenseth 2001].

Według wielu autorów [Cruzan, Templeton 2000; Stewart, Lister 2001; Pearson 2006; Schmitt 2007; Schmitt, Varga 2012] takie małe lokalne refugia północne mogły odgrywać dużo bardziej istotną rolę w kolonizacji polodowcowej niż tzw. refugia południowe z basenu Morza Śródziemnego. Mogły być one źródłem ekspansji małych lokalnych populacji, które tam przetrwały okres zlodowaceń i następnie dały początek nowym populacjom gatunków zimnolubnych, znacznie przyspieszając proces kolonizacji obszarów, z których wycofał się lądolód [Pearson 2006]. Rola tych małych kryptycznych refugium mogła być tym większa, że sukces w rozprzestrzenianiu się gatunków z lokalnych refugium na niewielkie odległości musiał być większy niż w przypadku pokonywania dużych odległości z dużych i rozległych, ale położonych daleko od terenów pokrytych lądolodem refugium południowych (śródziemnomorskich) [Stewart, Lister 2001]. Ponadto zasięg występowania gatunków borealnych, zimnolubnych i przystosowanych do życia w niskiej temperaturze nie musiał być ograniczony w okresie zlodowacenia do odległych miejsc o łagodnym klimacie w basenie Morza Śródziemnego.

Warunki klimatyczne i środowiskowe na przedpolu lądolodu

Klimat, jaki panował w okresie LGM, przypominał ten panujący obecnie w Syberii i Jakucji – z ostrymi zimami i niewielkimi opadami [Starkel 1977], a badania składu roślinności na podstawie panujących wówczas temperatury i wilgotności oraz znajdujących w osadach datowanych na ostatnie zlodowacenie pyłków drzew i szczątków roślin sugerują, że na terenie dzisiejszej Europy Środkowej dominującym biotem była tundra w różnych jej odmianach [Starkel 1988; Binney i in. 2017]. Rekonstrukcja zespołów roślinnych dla okresu zlodowacenia w oparciu o analizy paleozoologiczne i paleobotaniczne oraz modelowanie rozmieszczenia roślinności z użyciem danych paleoklimatycznych wskazują, że warunki panujące w czasie LGM na terenach środkowej Europy gwarantowały możliwość przetrwania gatunkom borealnych stref umiarkowanych [Madeyska 1981; Starkel 1988; Ralska-Jasiewiczowa i in. 2004; Svenning i in. 2008; Fløjgaard i in. 2009]. Dominowała roślinność z przewagą lasotundry, a brak drenażu wód pochodzących z degradacji wiecznej zmarzliny sprzyjał tworzeniu się środowisk podmokłych [Madeyska 1981]. W takich warunkach mogły przetrwać tylko nieliczne gatunki o specyficznych właściwościach. W oparciu o dane paleoklimatyczne i współczesne rozmieszczenie gatunków opracowano wiele modeli potencjalnego rozmieszczenia gatunków w okresie zlodowaceń. Przykładowo spośród użytych w modelach 22 współcześnie występujących w Europie gatunków drzew o szerokim zasięgu rozmieszczenia [Svenning i in. 2008] i 5 pospolitych gatunków gryzoni [Fløjgaard i in. 2009] sprzyjające warunki do życia blisko granicy lądolodu mogły znaleźć jedynie gatunki nieliczne, tj. 7 gatunków drzew: brzoza brodawkowata *Betula pendula* i brzoza omszona *B. pubescens*, olsza szara *Alnus incana*, świerk pospolity *Picea abies*, sosna zwyczajna, topola osika *Populus tremula*, wierzba iwa *Salix caprea*, a z gryzoni jedynie dwa gatunki: nornik północny i leming norweski *Lemmus lemmus* oraz – w stopniu bardziej ograniczonym, bardziej na południe od granicy lądolodu – kolejne dwa: nornik bury i nornica ruda. W literaturze obecne są również inne modele, opracowane z użyciem różnych danych, jednak do wyników modelowania należy podchodzić ostrożnie, bo nie zawsze obraz otrzymany na podstawie modelu odzwierciedla rzeczywiste właściwości gatunków: np. gatunki o cechach borealnych, które obecnie znane są ze swego północnego występowania, według modeli nie zawsze wykazują i potwierdzają pochodzenie z refugium północnych [Bhagwat, Willis 2008].

Mozaikowaty układ środowisk w okresie zlodowaceń sprzyjał wytwarzaniu się lokalnych swoistych wysp środowiskowych położonych w różnych odległościach od makrorefugiów [Rull 2009] o mniej lub bardziej sprzyjających do życia warunkach [Schmitt, Varga 2012] oraz wytwarzaniu stref ekotonu, w których – ze względu na ograniczenie liczby i rozległości miejsc dogodnych do życia – mogły żyć obok siebie gatunki, które współcześnie w Europie zajmują odmienne środowiska [Schmitt, Varga 2012]. Największą szansę na przetrwanie w tych trudnych warunkach i szybkie rozprzestrzenienie się po ustąpieniu lądolodu miały eurytypowe gatunki zimnolubnych ssaków o cechach borealnych, małych rozmiarach ciała (o masie poniżej 5 kg) i stosunkowo niewielkich areałach osobniczych [Bhagwat, Willis 2008] oraz drzewa wytwarzające małe nasiona (<100 mg) [Welling i in. 2004]. Wydaje się, że gatunki o takich cechach gwarantowały odpowiednie przystosowanie do życia w małych północnych refugiach.

W warunkach swoistej nieciągłości krajobrazu rozciągnięte w czasie trwanie sprzyjało izolacji populacji i różnicowaniu się genów. Dziś w oparciu o wyniki badań molekularnych licznych gatunków zwierząt postuluje się, że gatunki wykazujące silnie zróżnicowaną strukturę genetyczną mogą mieć historię związaną z przetrwaniem okresu zlodowaceń w małych refugiach kryptycznych [Ruiz-Gonzalez i in. 2013].

Pochodzenie współczesnych populacji z lodowcowych małych refugiów kryptycznych potwierdzono w badaniach molekularnych m.in. dla kilku gatunków borealnych gryzoni (np. leminga norweskiego, nornicy rudej, nornika północnego) i kilku gatunków ssaków drapieżnych (m.in. łasicy i kuny leśnej) [Fedorov, Stenseth 2001; Kotlík i in. 2006; McDevitt i in. 2012; Ruiz-Gonzalez i in. 2013; Jancewicz i in. 2015].

Małe refugium kryptyczne na terenie Polski: przypadek nornika północnego

W okresie LGM również na terenie Polski, nawet na szerokości powyżej 50°N, panowały warunki odpowiednie do życia dla wielu gatunków roślin i zwierząt, z których niektóre przetrwały do czasów współczesnych. Z Wyżyny Krakowsko-Częstochowskiej i Gór Świętokrzyskich opisano w osadach plejstocenijskich datowanych na ostatnie zlodowacenie obecność szczątków kilku gatunków małych kręgowców związanych obecnie z różnymi środowiskami [Madeyska 1981; Nadachowski 1989], m.in. nornika północnego i nornicy rudej. Nornik północny to wilgociolubny, borealny gatunek gryzonia, którego współczesny zasięg występowania [van Apeldoorn 1999] sięga dużo bardziej na północ niż w czasach przed zlodowaczeniami [Kowalski 2001], a południowo-zachodnia granica współczesnego zwartego zasięgu przebiega przez Polskę [Sałata-Piłacińska 1990]. Badania genetyczne przeprowadzone we współczesnych populacjach tego gatunku we wschodniej Polsce w różnych odległościach od granicy maksymalnego zasięgu lądolodu w LGM [Jancewicz i in. 2015] pokazały, że norniki wywodzące się z różnie rozmieszczonych populacji są w pewnym stopniu odrębne genetycznie i ekologicznie oraz że norniki z populacji najbardziej południowych (dolina Sanu, dolina i dorzecze Tanwi) najprawdopodobniej przetrwały zlodowacenie w małym lokalnym refugium, być może położonym na terenie Polski w pobliżu granicy współczesnego zasięgu gatunku na Wyżynie Krakowsko-Częstochowskiej i w Górach Świętokrzyskich, i właśnie stamtąd rozpoczęły ekspansję w kierunku północnym. Na Wyżynie Krakowsko-Częstochowskiej i w Górach Świętokrzyskich stwierdzono w osadach z okresu LGM liczne skamieniałości tych zwierząt [Madeyska 1981; Nadachowski 1989]. Wyniki cytowanych badań genetycznych, paleontologicznych i paleoklimatycznych pozwalają sądzić, że norniki zasiedlające obecnie południową Polskę w pobliżu granicy zasięgu przetrwały czas LGM w ograniczonej liczności w bardzo trudnych warunkach klimatycznych i środowiskowych, co miało skutki gene-

tyczne, wynikające z przejścia populacji przez tzw. wąskie gardło. Natomiast norniki z populacji w północno-wschodniej Polsce, genetycznie najbardziej podobne do współcześnie izolowanych poza zwartym zasięgiem występowania norników węgierskich, wywodzą się z prawdopodobnie z rozległego refugium karpackiego, gdzie również w osadach z okresu LGM opisano liczne szczątki tego gatunku gryzonia [Pazoni 2004]. Współczesne populacje węgierskie najprawdopodobniej przetrwały okres zlodowacenia w tym miejscu.

Wiedza ta koresponduje z opisanym wcześniej modelem szerokiego rozmieszczenia gatunku w okresie plejstocenu [Kowalski 2001], w tym w czasie LGM [Fløjgaard i in. 2009]. Obecność nornika północnego w czasie Vistulianu w małych kryptycznych refugiach stwierdzono również w innych miejscach w środkowej Europie, ale w dużo większej odległości od granicy lądolodu w LGM niż Wyżyna Krakowsko-Częstochowska i Góry Świętokrzyskie, m.in. w jaskini Gigny we wschodniej Francji (poniżej 47°N) [Chaline i in. 1995]. Współcześnie nornik północny nie występuje w tej części Europy [van Apeldoorn 1999].

Podsumowanie

Rola rozległych refugium lodowcowych w Europie poza basenem Morza Śródziemnego i w Azji oraz małych kryptycznych refugium północnych w historii współczesnych gatunków jest dobrze udokumentowana, a rosnąca liczba publikacji na ten temat wynika z interdyscyplinarnego podejścia do problemu. W odtwarzaniu historii i poznawaniu filogeografii gatunków niezbędne jest łączenie danych z różnych dziedzin nauki – paleontologii (paleozoologii i paleobotaniki), paleoklimatologii, genetyki, współczesnego rozmieszczenia i wymagań ekologicznych gatunków oraz śledzenie uniwersalnych wzorców filogenetycznych. Populacje tego samego gatunku, rozwijając się w izolowanych miejscach przetrwania, różnicowały się genetycznie w różny sposób. Po rozpoczęciu ekspansji na tereny uwolnione spod lądolodu mogły mieszać się i tym samym wzbogacać ogólną pulę genową gatunku, co przekłada się na wysoką różnorodność genetyczną współcześnie [Schmitt, Varga 2012]. To z kolei gwarantuje tym populacjom większy sukces w utrzymaniu się we współcześnie zmieniającym się środowisku.

Literatura

- van Apeldoorn R. C. 1999. *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776). W: Mitchell-Jones A. J., Amori G., Bogdanowicz W., Krystufek B., Reijnders P. J. H., Spitzenberger E., Stubbe M., Thissen J. B., Vohralik V., Zima J. [red.]. Atlas of European Mammals. Academic, London. 244-245.
- Babik W., Branicki W., Crnobrnja-Isailović J., Cogălniceanu D., Sas I., Olgun K., Poyarkov N. A., Garcia-París M., Arntzen J. W. 2005. Phylogeography of two European newt species – discordance between mtDNA and morphology. *Molecular Ecology* 14: 2475-2491.
- Babik W., Branicki W., Sandera M., Litvinchuk S., Borki J., Irvin T., Rafiński J. 2004. Mitochondrial phylogeography of the moor frog, *Rana arvalis*. *Molecular Ecology* 13: 1469-1480.
- Bachura O., Kosintsev P. 2007. Late Pleistocene and Holocene small- and large-mammal faunas from the Northern Urals. *Quaternary International* 160: 121-128.
- Bennett K. D., Tzedakis P. C., Willis K. J. 1991. Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography* 18: 103-115.
- Bhagwat S. A., Willis K. J. 2008. Species persistence in northerly glacial refugia of Europe: a matter of chance or biogeographical traits? *Journal of Biogeography* 35: 464-482.
- Bilton D. T., Mirol P. M., Mascheretti S., Fredga K., Zima J., Searle J. B. 1998. Mediterranean Europe as an area of endemism for small mammals rather than a source for northwards postglacial colonization. *Proceedings of the Royal Society B* 265: 1219-1226.
- Binney H., Edwards M., Macias-Fauria M., Lozhkin A., Anderson P., Kaplan J. O., Andreev A., Bezrukova E., Blyakharchuk T., Jankovska V., Khazina I., Krivonogov S., Kremenetski K., Nield J., Novenko E., Ryabogina N., Solovieva N., Willis K., Zernitskaya V. 2017. Vegetation of Eurasia from the last glacial maximum to present: Key biogeographic patterns. *Quaternary Science Reviews* 157: 80-97.

- Brunhoff C., Galbreath K. E., Fedorov V. B., Cook A., Jaarola M. 2003. Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes. *Molecular Ecology* 12: 957-968.
- Chaline J., Brunet-Lecomte P., Campy M. 1995. The last glacial/interglacial record of rodent remains from the Gigny karst sequence in the French Jura used for paleoclimatic and paleoecological reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology* 117: 229-252.
- Cohen K. M., Finney S. C., Gibbard P. L., Fan J.-X. 2013, updated 2017. The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodes 36: 199-204. www.stratigraphy.org
- Cruzan M. B., Templeton A. R. 2000. Paleoecology and coalescence: phylogeographic analysis of hypotheses from the fossil record. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 491-496.
- Deffontaine V., Libois R., Kotlík P., Sommer R., Nieberding C., Paradis E., Searle J. B., Michaux J. R. 2005. Beyond the Mediterranean peninsulas: evidence of central European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). *Molecular Ecology* 14: 1727-1739.
- Fedorov V. B., Stenseth N. C. 2001. Glacial survival of the Norwegian lemming (*Lemmus lemmus*) in Scandinavia: inference from mitochondrial DNA variation. *Proceedings of the Royal Society B* 268: 809-814.
- Fijarczyk A., Nadachowska K., Hofman S., Litvinchuk S. N., Babik W., Stuglik M., Gollmann G., Choleva L., Cogălniceanu D., Vukov T., Džukić G., Szymura J. 2011. Nuclear and mitochondrial phylogeography of the European fire-bellied toads *Bombina bombina* and *Bombina variegata* supports their independent historie. *Molecular Ecology* 20: 3381-3398.
- Filipi K., Marková S., Searle J. B., Kotlík P. 2015. Mitogenomic phylogenetics of the bank vole *Clethrionomys glareolus*, a model system for studying end-glacial colonization of Europe. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 82: 245-257.
- Fløjgaard C., Normand S., Skov F., Svenning J.-C. 2009. Ice age distributions of European small mammals: insights from species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 36: 1152-1163.
- Frenzel B., Troll C. 1952. Die Vegetationszonen des nördlichen Eurasiens während der letzten Eiszeit. *Eiszeitalter und Gegenwart* 2: 154-167.
- Grichuk V. P. 1984. Late Pleistocene vegetation history. W: Velichko A. A., Wright H. E. Jr., Barnosky C. W. [red.]. Late quaternary environments of the Soviet Union. Longman, London. 155-178.
- Gugolz D., Bernascon M. V., Breitenmoser-Würsten C., Wandeler P. 2008. Historical DNA reveals the phylogenetic position of the extinct Alpine lynx. *Journal of Zoology* 275: 201-208.
- Hewitt G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907-913.
- Hewitt G. M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247-276.
- Hewitt G. M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87-112.
- Huntley B. 1988. Glacial and Holocene vegetation history – 20 ky to present: Europe. W: Huntley B., Webb T. III [red.]. Vegetation history. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 341-383.
- Jaarola M., Searle J. B. 2002. Phylogeography of field voles (*Microtus agrestis*) in Eurasia inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Ecology* 11: 2613-2621.
- Jancewicz E., Falkowska E., Ratkiewicz M. 2015. mtDNA evidence for a local northern latitude Pleistocene refugium for the root vole (*Microtus oeconomus*, *Arvicolinae*, *Rodentia*) from Eastern Poland. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 53: 331-339.
- Juříčková L., Horáčková J., Ložek V. 2014. Direct evidence of central European forest refugia during the last glacial period based on mollusc fossils. *Quaternary Research* 82: 222-228.
- Kotlík P., Deffontaine V., Mascheretti S., Zima J., Michaux J. R., Searle J. B. 2006. A northern glacial refugium for bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 103: 14860-14864.
- Kowalski K. 2001. Pleistocene rodents of Europe. *Folia Quaternaria* 72: 3-389.
- de Lattin G. 1967. Grundriss der Zoogeographie. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Madeyska T. 1981. Środowisko człowieka w środkowym i górnym paleolicie na ziemiach polskich w świetle badań geologicznych. *Studia Geologica Polonica* 69: 7-125.
- Markova A. K. 1984. Late Pleistocene mammal fauna of the Russian Plain. W: Velichko A. A., Wright Jr. H. E., Barnosky C. W. [red.]. Late quaternary environments of the Soviet Union. Longman, London. 209-222.
- Markova A. K. 2011. Small mammals from Palaeolithic sites of the Crimea. *Quaternary International* 231: 22-27.
- McDevitt A. D., Zub K., Kawalko A., Oliver M. K., Herman J. S., Wójcik J. M. 2012. Climate and refugial origin influence the mitochondrial lineage distribution of weasels (*Mustela nivalis*) in a phylogeographic suture zone. *Biological Journal of the Linnean Society* 106: 57-69.
- Nadachowski A. 1989. Origin and history of the present rodent fauna in Poland based on fossil evidence. *Acta Theriologica* 34: 37-53.
- Nadachowski A., Wolsan M. 1987. A new location of the Late Pleistocene fauna in the Polish Carpathians. *Current Research in the Pleistocene* 4: 112-114.

- Neumann K., Michaux J. R., Maak S., Jansman H. A. H., Kayser A., Mundt G., Gattermann R. 2005. Genetic spatial structure of European common hamsters (*Cricetus cricetus*) – a result of repeated range expansion and demographic bottlenecks. *Molecular Ecology* 14: 1473-1483.
- Pazonyi P. 2004. Mammalian ecosystem dynamics in the Carpathian Basin during the last 27,000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology* 212: 295-314.
- Pearson R. G. 2006. Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 111-113.
- Polyakov A. V., Panov V. V., Ladygina T. Yu., Bochkarev M. N., Rodionova M. L., Borodin P. M. 2001. Chromosomal evolution of the common shrew *Sorex araneus* L. from the southern Urals and Siberia in the postglacial period. *Russian Journal of Genetics* 37: 351-357.
- Provan J., Bennett K. D. 2008. Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 564-571.
- Ralska-Jasiewiczowa M., Latałowa M., Wasylkowa K., Tobolski K., Madeyska T., Wright H. E. Jr., Turner Ch. [red.]. 2004. Late Glacial and Holocene history of vegetation in Poland based on isopollen maps. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.
- Ratkiewicz M., Matosiuk M., Kowalczyk R., Konopiński M. K., Okarma H., Ozolins J., Männil P., Ornicans A., Schmidt K. 2012. High levels of population differentiation in Eurasian lynx at the edge of the species' western range in Europe revealed by mitochondrial DNA analyses. *Animal Conservation* 15: 603-612.
- Ruiz-Gonzalez A., Madeira M. J., Randi E., Abramov A. V., Davoli F., Gómez-Moliner B. J. 2013. Phylogeography of the forest-dwelling European pine marten (*Martes martes*): new insights into cryptic northern glacial refugia. *Biological Journal of the Linnean Society* 109: 1-18.
- Rull V. 2009. Microrefugia. *Journal of Biogeography* 36: 481-484.
- Sałata-Piłacińska B. 1990. The southern range of the root vole in Poland. *Acta Theriologica* 35: 3-67.
- Schmitt T. 2007. Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. *Frontiers in Zoology* 4: 11.
- Schmitt T. 2017. Molecular biogeography of the high mountain systems of Europe: an overview. W: Catalan J., Ninot J. M., Aniz M. M. [red.]. High mountain conservation in a changing world. *Advances in Global Change Research* 62. Springer International Publishing. 63-74.
- Schmitt T., Müller P. 2007. Limited hybridization along a large contact zone between two genetic lineages of the butterfly *Erebia medusa* (*Satyrinae*, *Lepidoptera*) in Central Europe. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 45: 39-46.
- Schmitt T., Varga Z. 2012. Extra-Mediterranean refugia: the rule and not the exception? *Frontiers in Zoology* 9: 22.
- Sommer R. S., Nadachowski A. 2006. Glacial refugia of mammals in Europe evidence from fossil records. *Mammal Review* 36: 251-265.
- Sommer R. S., Zachos F. E. 2009. Fossil evidence and phylogeography of temperate species: 'glacial refugia' and post-glacial recolonization. *Journal of Biogeography* 36: 2013-2020.
- Sommer R. S., Zachos F. E., Street M., Jöris O., Skog A., Benecke N. 2008. Late Quaternary distribution dynamics and phylogeography of the red deer (*Cervus elaphus*) in Europe. *Quaternary Science Reviews* 27: 714-733.
- Starkel L. 1977. The palaeogeography of mid- and east Europe during the Last Cold Stage, with west European comparisons. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 280: 351-372.
- Starkel L. 1988. Paleogeography of the periglacial zone in Poland during the maximum advance of the Vistulian Ice Sheet. *Geographia Polonica* 55: 151-164.
- Stewart J. R., Lister A. M. 2001. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 608-613.
- Stojak J., McDevitt A. D., Herman J. S., Kryštufek B., Uhlíková J., Purger J. J., Lavrenchenko L. A., Searle J. B., Wójcik J. M. 2016. Between the Balkans and the Baltic: Phylogeography of a common vole mitochondrial DNA lineage limited to central Europe. *PLoS ONE* 11(12): e0168621. DOI: 10.1371/journal.
- Svenning J.-C., Normand S., Kageyama M. 2008. Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modelling. *Journal of Ecology* 96: 1117-1127.
- Szymura J., Uzzell T., Spolsky C. 2000. Mitochondrial DNA variation in the hybridizing fire-bellied toads, *Bombina bombina* and *B. variegata*. *Molecular Ecology* 9: 891-899.
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A. G., Cosson J. F. 1998. Comparative phylogeography and colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 453-464.
- Welling P., Tolvanen A., Laine K. 2004. The alpine soil seed standing vegetation bank in relation to field seedlings and in subarctic Finland. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 36: 229-238.
- Willett H. C. 1950. The general circulation at the Last (Würm) Glacial Maximum. *Geografiska Annaler* 32: 179-187.
- Willis K. J., Rudner E., Sümegi P. 2000. The full-glacial forests of central and southeastern Europe. *Quaternary Research* 53: 203-213.
- Wójcik J. M., Kawałko A., Marková S., Searle J. B., Kotlík P. 2010. Phylogeographic signatures of northward post-glacial colonization from high-latitude refugia: a case study of bank voles using museum specimens. *Journal of Zoology* 281: 249-262.