

dr inż. Elżbieta JancewiczSzkola Głowna
Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie**dr hab. Ewa Falkowska**

Uniwersytet Warszawski

**Dr inż. Elżbieta Jancewicz**

jest adiunktem na Wydziale Leśnym SGGW, w Samodzielnym Zakładzie Zoologii Leśnej i Łowiectwa. Zajmuje się ekologią drobnych ssaków, bada relacje w zespołach tych kręgowców oraz zależności między małymi ssakami a środowiskiem w różnych skalach przestrzennych.

elzbieta.jancewicz@wl.sggw.pl

**Dr hab. Ewa Falkowska**

jest geologiem, pracownikiem Katedry Ochrony Środowiska i Zasobów Naturalnych Wydziału Geologii UW. Zajmuje się geomorfologią i geochemią oraz geologicznymi uwarunkowaniami współczesnych zjawisk przyrodniczych.

Ewa.Falkowska@uw.edu.pl

Kiedy w okresie Vistulianu (zlodowacenie Wisły, 115–11,7 tys. lat temu) północ Europy pokryta była lądolodem, najlepsze warunki do życia były tam, gdzie występowały odpowiednie temperatura i wilgotność oraz gdzie mogła się wykształcić roślinność. Dla gatunków o umiarkowanych wymaganiach takie miejsca były na południu kontynentu: na półwyspach Iberyjskim, Apenińskim i Bałkańskim. Borealne, zimnolubne gatunki mogły zaś przetrwać ten niekorzystny czas na przedpolu lądolodu, daleko na północ od rejonów śródziemnomorskich. Nie musiały to być obszary rozległe geograficznie. Mogły to być niewielkie enklawy pośród miejsc niekorzystnych i trudnych do zasiedlenia. Pozostanie w tych ekstremalnie trudnych warunkach opłacało się ewolucyjnie licznym gatunkom: dawało im przewagę w kolonizowaniu nowych miejsc po ustąpieniu lądolodu.

Informacje o śladach obecności licznych gatunków roślin i zwierząt z dala od refugium śródziemnomorskich znajdujemy w wynikach badań paleontologicznych. Ale jeszcze do niedawna brak interdyscyplinarnego podejścia do badań sprawiał, że wiedza na ten temat była ograniczona.

Interwiedza

Istnienie refugium lodowcowych wiązano początkowo właśnie z obszarami śródziemnomorskimi. Ale funkcja tych obszarów w polodowcowej historii gatunków nie była jednoznaczna i od lat budziła naukowe spory. Niektórzy badacze wręcz negowali rolę półwyspów Apenińskiego, Iberyjskiego i Bałkańskiego jako źródeł ekspansji polodowcowej gatunków, traktując je bardziej jako obszary endemizmu. Gatunki strefy umiarkowanej nie musiały być przecież spychane daleko na południe Europy, bo nie było ekologicznej potrzeby, by uciekać z przedpola lądolodu, skoro warunki tam panujące były dla nich znośne. Mogły przetrwać zlodowacenie w innych sprzyjających im klimatycznie i środowiskowo miejscach, położonych na północ od rejonów śródziemnomorskich. Hipotezy te zostały poparte faktami naukowymi. Interdyscyplinarne i kompleksowe podejście, w którym połączono wyniki badań paleobotanicznych, paleozo-

WYBORY GRYZONI

Uciekać daleko i później wracać czy przycziąć się i zostać? Takie dylematy miały drobne ssaki podczas ostatniego zlodowacenia.

Niektóre przetrwały.
W jaki sposób i gdzie?

ologicznych i paleoklimatycznych oraz wyniki badań molekularnych i zaawansowane modelowanie warunków w okresie maksymalnego zasięgu lądolodu (LGM, last glacial maximum) zmieniło mocno obraz dotyczący wiedzy na temat rozmieszczenia i roli poszczególnych refugium w polodowcowej kolonizacji Europy. Dane kopalne zweryfikowano i uzupełniono o sieć powiązań filogenetycznych, a w oparciu o dane paleoklimatyczne i paleobotaniczne, wsparte wiedzą o wymaganiach ekologicznych gatunków, odtworzono za pomocą skomplikowanych modeli matematycznych plejstocenijskie rozmieszczenie zbiorowisk roślinnych oraz rozmieszczenie gatunków roślin i zwierząt. To daje szerszą perspektywę i pełniejszy obraz sytuacji w Plejstocenie i pozwala lepiej zrozumieć współczesne rozmieszczenie gatunków oraz powiązania między często odległymi geograficznie populacjami. Wyniki tych badań wskazują, że po ustąpieniu lądolodu tereny Europy nie były kolonizowane tylko ze śródziemnomorskiej strefy kontynentu.

DR INŻ. ELŻBIETA JANCEWICZ, DR HAB. EWA FALKOWSKA



JAKUB OSTAŁOWSKI

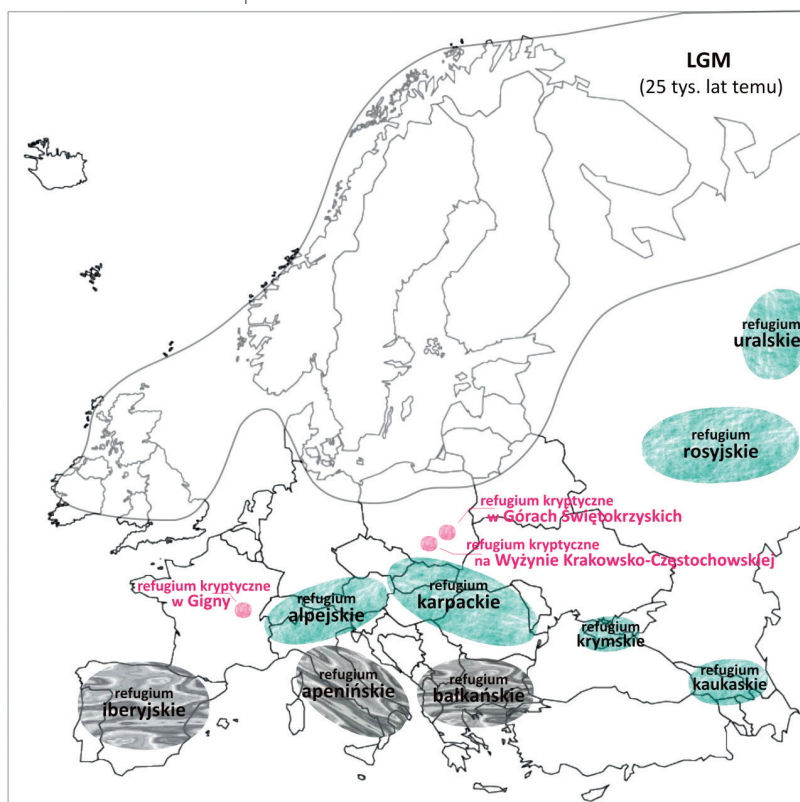
Kolonizacja polodowcowa

Bardzo dobrze udokumentowane jest refugium karpackie i jego rola w polodowcowej historii gatunków. Wiele gatunków drzew, które obecnie występują także w Polsce, przetrwało zlodowacenie właśnie tam. Na licznych stanowiskach w Karpatach stwierdzono w osadach z okresu ostatniego zlodowacenia obecność pyłków m.in. sosny zwyczajnej, świerka pospolitego, modrzewia europejskiego, brzozy brodawkowatej, grabu pospolitego. Znalezione też szczątki wielu gatunków zwierząt, a później pochodzenie wielu współczesnych populacji z tego refugium potwierdzono metodami molekularnymi, m.in. dla dzika, niedźwiedzia brunatnego, wilka szarego, lisa pospolitego, żbika, kuny leśnej, borsuka, bobra, zająca szaraka i bielaka, kilku gatunków małych gryzoni i ryjówek oraz kilku gatunków ślimaków.

Oprócz rozległego geograficznie refugium karpackiego w centrum Europy było jeszcze inne, nieco

mniejsze refugium lodowcowe – alpejskie. Duże znaczenie w kolonizacji polodowcowej miały też refugia wschodnie, rozmieszczone w różnych częściach Eurazji: na Krymie, Kaukazie, Uralu, na Równinie Rosyjskiej oraz na Syberii. Dały one lub mogły dać początek polodowcowej kolonizacji różnych – również południowych – stref Europy.

Ten i tak już złożony obraz źródeł ekspansji polodowcowej staje się jeszcze bardziej skomplikowany, bo liczne dowody kopalne z zakresu paleozoologii wskazują, iż poza rozległymi możliwe było również istnienie małych refugium na jeszcze wyższych szerokościach geograficznych, a więc znacznie dalej na północ niż uznane już i udokumentowane europejskie makrorefugia na półwyspach Iberyjskim, Apenińskim i Bałkańskim oraz w Karpatach. Te lokalne terytoria, w literaturze określane jako mikrorefugia lub północne refugia kryptyczne, mogły powstać wszędzie tam, gdzie w okresie zlodowacenia nawet na niewielkich obszarach panowały na tyle korzystne warunki kli-



Rozmieszczenie refugium lodowcowych w okresie maksymalnego zasięgu zlodowacenia (LGM). Kolorem szarym zaznaczono refugia południowe (śródziemnomorskie), zielonym – refugia północne i wschodnie, różowym – północne refugia krytyczne (Jancewicz i Falkowska 2017, zmodyfikowane).

matyczne i siedliskowe, by zapewnić dostateczne warunki do życia, nawet bardzo blisko granicy lądolodu. Mogły odgrywać o wiele ważniejszą rolę w kolonizacji polodowcowej niż rozległe południowe refugia śródziemnomorskie. Mogły być źródłem ekspansji małych lokalnych populacji gatunków zimnolubnych, które tam właśnie przetrwały okres zlodowaceń i rozprzestrzeniając się, dały początek nowym populacjom, znacznie przyspieszając proces kolonizacji obszarów, z których wycofał się lądolód.

Ekonomia przetrwania

Sukces w rozprzestrzenianiu się gatunków z lokalnych refugium na niewielkie odległości na pewno był większy niż w przypadku pokonywania dużych odległości z odległych refugium południowych. Przewagę nad innymi gatunkami miały więc gatunki zimnolubne, borealne, przystosowane do życia w bardzo niskich temperaturach, bo warunki klimatyczne na przedpolu lądolodu w okresie LGM były takie jak obecnie na Syberii i w Jakucji. Zimy były ostre, temperatury niskie, opadów było niewiele. Dominującym biotem była tundra w różnych jej odmianach z przewagą lasotundry, a brak możliwości odpływu wód pochodzących z roztopiającej się latem górnej części wiecznej zmarzliny sprzyjał tworzeniu się środowisk podmokłych. Wytworzył się mozaikowaty układ środowisk, a w nim

swoiste lokalne wyspy środowiskowe o bardziej lub mniej sprzyjających do życia warunkach. Tu mogły przetrwać tylko nieliczne gatunki o specyficznych właściwościach ekologicznych.

Tak było również na szerokości geograficznej powyżej 50°N, również na obszarze dzisiejszej środkowej i południowej Polski (część północna przykryta była lądolodem), a więc stosunkowo blisko granicy lądolodu w LGM. Tu w okresie ostatniego zlodowacenia było małe refugium krytyczne dla wielu współcześnie żyjących gatunków ssaków. Ze stanowisk na Jurze Krakowsko-Częstochowskiej i w Górach Świętokrzyskich datowanych na ostatnie zlodowacenie opisano szczątki kilku gatunków małych kregowców, m.in. nornika północnego – małego gryzonia z rodziny chomikowatych związanego obecnie z odmiennymi środowiskami.

Badania genetyczne przeprowadzone we współczesnych populacjach nornika północnego we wschodniej Polsce wykazały, że norniki wywodzące się z różnie rozmieszczonych populacji są w pewnym stopniu odrębne genetycznie. Niektóre z nich (wszystkie z północnej i niektóre ze środkowej części wschodniej Polski) wykazują wspólne pochodzenie z nornikami z izolowanych populacji z terenów Słowacji i Węgier oraz Holandii i wywodzą się najprawdopodobniej z refugium karpacciego, a te południowopolskie (z doliny Sanu oraz doliny i dorzecza Tanwi) – nie. Potomkowie norników występujących na południu Polski i niektórych norników z Polesia oraz z dolin Nurca i Narewki przetrwały ostatnie zlodowacenie w małych krytycznych refugiach na Wyżynie Krakowsko-Częstochowskiej oraz w Górach Świętokrzyskich i stamtąd rozpoczęły ekspansję w kierunku północnym. Z powodu bardzo trudnych warunków życia była to jednak mała liczebnie populacja, a to ma skutki genetyczne widoczne w wynikach badań współczesnych norników.

Szcątki norników północnych z okresu ostatniego zlodowacenia stwierdzono też w osadach w jaskini Gigny na przedpolu Alp we Francji (46°25'N). Jednak refugia południowopolskie znajdujące się w Górach Świętokrzyskich i na Wyżynie Krakowsko-Częstochowskiej położone były bliżej granicy lądolodu w LGM. To do tej pory jedyne udokumentowane i potwierdzone metodami molekularnymi refugia położone tak daleko na północ, z których wywodzące się ssaki przetrwały do czasów współczesnych.

Dziś na podstawie wyników badań molekularnych licznych gatunków zwierząt postuluje się, że gatunki wykazujące silnie zróżnicowaną strukturę genetyczną mogą mieć historię związaną z przetrwaniem okresu zlodowaceń w mikrorefugiach, w małych północnych refugiach krytycznych.

ELŻBIETA JANCEWICZ,
EWA FALKOWSKA

Chcesz wiedzieć więcej?

Futuyma D. J. (2008). *Ewolucja*. Warszawa: Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego.

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