

KONCEPCJA REFUGIÓW GLACJALNYCH W EUROPIE

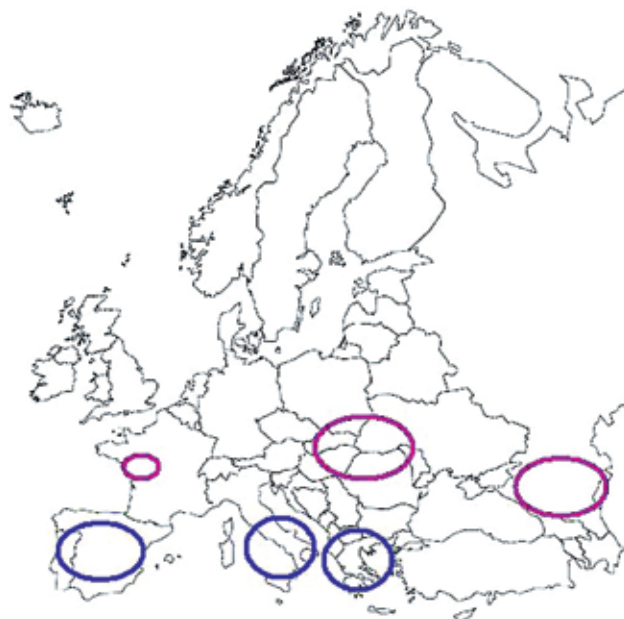
Joanna Stojak (Białowieża)

Trwające ponad 100 tysięcy lat ostatnie zlodowacenie, spowodowane zmianami w nasłonecznieniu Ziemi związanymi z periodycznymi wahaniami parametrów orbity ziemskiej, wywarło olbrzymi wpływ na obecne rozmieszczenie gatunków ssaków w Europie. Zlodowacenie to obejmowało sześć okresowych oziębień (tzw. zdarzeń Heinricha), z których najmłodsze (H1) znane jest jako LGM (ang. *Last Glacial Maximum* – maksimum ostatniego zlodowacenia, trwające około 27,5–19 tysięcy lat temu) oraz kilkadziesiąt ociepleń (trwających ok. 1500 lat każde, tzw. zdarzenia Dansgaard-Oeschgera), z temperaturami podobnymi do tych współcześnie panujących w Europie środkowej.

Zróźnicowanie struktury genetycznej populacji zależy od procesów mikroewolucyjnych: dryfu genetycznego, migracji czy przepływu genów między populacjami. Olbrzymi wpływ na wymienione procesy mają niewątpliwie czynniki antropogeniczne oraz bariery geograficzne i środowiskowe (np. łańcuchy górskie, fragmentacja lasów). Różne gatunki charakteryzuje odmienna odporność na zmienność warunków temperaturowych czy życie w ubogich, niejednorodnych środowiskach. Gatunki ciepłolubne są bardziej podatne na duże wahania temperaturowe niż organizmy tolerujące zimno, podobnie jak mieszkańcy terenów zalesionych bardziej drastycznie odczuwają zmiany w roślinności wywołane zmianami klimatycznymi w porównaniu z mieszkańcami stepu czy tundry. Powszechnie wiadomym jest zatem, że ostatnie zlodowacenie wyparło wiele gatunków poza tereny pokryte lodem, zmuszając je do poszukiwania bardziej sprzyjających warunków klimatycznych i środowiskowych. Spowodowało to ograniczenie rozmieszczenia gatunków do małych refugium, skutkując utratą alleli i zmniejszeniem różnorodności. Analiza oraz porównanie historycznych wzorców migracji i rozproszenia może dać wgląd we współczesne rozmieszczenie genetycznej i fenotypowej zmienności, ważnych także dla ochrony przyrody.

Naukę analizującą wpływ ostatniego zlodowacenia na rozmieszczenie i ewolucję współczesnej flory i fauny nazwano filogeografią. Dziedzina ta rozpatruje (w oparciu o analizy molekularne i skamieniałości) kwestie takie jak wpływ barier geograficznych na przepływ i izolację genów (np. pasmo Alp na włoskie populacje), strukturę genetyczną europejskich

populacji (wyróżniając m.in. linie filogenetyczne) czy umiejscowienie stref kontaktu, w których spotykają się populacje z różnych refugium. Filogeografia dąży tym samym do odtworzenia najbardziej prawdopodobnych „scenariuszy” rekolonizacji obszarów Europy z refugium glacialnych.



Ryc. 1. Lokalizacja refugium glacialnych na mapie Europy. Kolorem niebieskim zaznaczono refugia południowe, kolorem fioletowym – północne.

Ocena zmienności loci mikrosatelitarnych jądrowego DNA (ang. *short tandem repeats*, STR) umożliwia charakterystykę struktury genetycznej populacji oraz wyznaczenie grup genetycznych wraz z określeniem ich rozmieszczenia na mapie Europy. Mikrosatelity nie są wynikiem mutacji, lecz poślizgu replikacyjnego (ang. *replication slippage*), polegającego na tym, że w wyniku niewielkiego niedopasowania obu nici DNA w trakcie procesu replikacji, niewielki fragment jednej z nich zostaje powielony kilkukrotnie (lub usunięty zupełnie). Zazwyczaj sekwencje mikrosatelitarne DNA zawierają 10–50 powtórzeń motywu o długości do 6 par zasad.

Z kolei sposób dziedziczenia mitochondrialnego DNA (niemal wyłącznie w linii matczynej) zapewnia zachowanie geograficznych wzorców cytoplazmatycznej zmienności, będącej wynikiem historycznych procesów (np. migracji). Analizy molekularne skupiają się na dwóch regionach mitochondrialnego DNA (mtDNA) – rejonie kontrolnym (ang. *control region*, CR) oraz sekwencji cytochromu b.

Rejon kontrolny, zwany inaczej pętlą D (ang. *Displacement loop*, D-loop), mimo pełnienia niezwykle istotnych funkcji, wydaje się być najszybciej ewoluującą częścią mtDNA. Obszar ten zawiera dwa wysoce zmienne regiony oraz promotory transkrypcji łańcuchów ciężkiego H (ang. *heavy*) i lekkiego L (ang. *light*). Mimo iż właśnie w tym obszarze następuje inicjacja transkrypcji, okazuje się on jedynym zwierzęcym mitochondrialnym rejonem niekodującym, w którym nie zachodzi naprawa zaistniałych mutacji. Wśród 141 zmiennych miejsc nukleotydowych aż 105 jest filogenetycznie informacyjnych.

Cytochrom b jest składnikiem kompleksu III łańcucha oddechowego (kompleks ubichinon – reduktaza cytochromu c), procesu komórkowego wymagającego udziału białek kodowanych zarówno przez genom mitochondrialny, jak i jądrowy (co zapewnia koewolucję obu genomów). Analiza zmienności sekwencji cytochromu b pozwala na wyróżnienie linii filogenetycznych badanego gatunku, umożliwiając tym samym rekonstrukcję prawdopodobnych „scenariuszy” rekolonizacji oraz identyfikację potencjalnych refugium glacialnych, z których gatunek ten zasiedlił wtórnie dany obszar. Wśród 209 zmiennych miejsc nukleotydowych (co daje 116 możliwych haplotypów) aż 113 jest filogenetycznie informacyjnych.

Najpopularniejszą metodą datowania wieku skamieniałości jest określanie zawartości izotopów promieniotwórczych w badanych próbach. Izotopem nazwano odmianę pierwiastka chemicznego o tych samych właściwościach chemicznych i liczbie atomowej, ale o różnej liczbie neutronów (czyli mających różną masę atomową). Metoda radiowęglowa wykorzystuje w tym celu izotopy węgla, który w naturze występuje najczęściej w postaci ^{12}C . Innymi izotopami są stabilny ^{13}C oraz niestabilny ^{14}C . Połowieczny czas rozpadu ^{14}C jest znany (około 5700 lat), co pozwala na obliczanie proporcji tego niestabilnego izotopu do stabilnych ^{12}C i ^{13}C , a tym samym ustalanie wieku skamieniałości.

Analizy te pozwalają na stopniowe lokalizowanie istniejących w czasie zlodowacenia refugium, a w przyszłości umożliwią lepsze zrozumienie w jaki sposób ewoluowały poszczególne populacje, żyjące w ekstremalnych warunkach klimatycznych późnego plejstocenu. Informacje te stanowią cenną wskazówkę w prognozowaniu wpływu aktualnie obserwowanych zmian klimatu na współczesne populacje.

Obecnie kwestia lokalizacji owych glacialnych refugium, w których organizmy przetrwały okres zlodowacenia, pozostaje nierozstrzygnięta. Najbardziej popularna teoria (ang. *southern refuge hypothesis*) dowiodła istnienia południowoeuropejskich refugium

w obszarze Morza Śródziemnego (Półwyspy Iberyjski, Apeniński oraz Bałkański). Dane paleontologiczne i genetyczne wskazują jednak na współistnienie dodatkowych, kryptycznych refugium w Europie Środkowej i Wschodniej (ang. *northern refuge hypothesis*).

Refugia południowe

Dowody kopalne (m.in. skamieniałości niedźwiedzia brunatnego *Ursus arctos*) odkryte na terenie Słowenii i Chorwacji pozwoliły na wysunięcie przypuszczenia, iż znajdowały się tam tzw. gorące miejsca (ang. *hot spots*) genetycznej wymiany pomiędzy dwoma tradycyjnymi refugiami (Półwyspem Bałkańskim i Półwyspem Apenińskim).

Datowanie dowodów kopalnych przeprowadzono głównie z zastosowaniem metody radiowęglowej. Podkreślić należy, że pomocne we wskazaniu potencjalnego glacialnego refugium mogą być jedynie skamieniałości tych gatunków ssaków, które występowały powszechnie w strefie umiarkowanej, zajętej następnie przez lodowiec, a których skamieniałości odnalezione w owym potencjalnym refugium zostały jednoznacznie datowane na okres LGM.

Dominującymi wśród dowodów kopalnych gatunkami są m.in.: jelen szlachetny *Cervus elaphus* (80% wszystkich odnalezionych skamieniałości), lis rudy *Vulpes vulpes* (70%, skamieniałości lisa rzadko były odnajdywane na terenie półwyspu Bałkańskiego) czy sarna europejska *Capreolus capreolus*.

Bardzo częstymi znaleziskami na terenach refugium południowych, datowanymi na okres ostatniego zlodowacenia, okazały się również skamieniałości mamuta właściwego *Mammuthus primigenius* i renifera *Rangifer tarandus*. Z kolei skamieniałości łosia *Alces alces* w ogóle nie odkryto na obszarach półwyspu Iberyjskiego, co najprawdopodobniej równoznaczne jest z całkowitą nieobecnością tego ssaka na tamtych terenach w okresie późnego plejstocenu.

Istnieje kilka wzorców rekolonizacji Europy z refugium południowych. Zazwyczaj po ustąpieniu lodowca gatunki skupione na trzech półwyspach opuszczały je i stopniowo docierały coraz dalej na północ, zasiedlając całą Europę (np. jeź zachodni *Erinaceus europaeus* czy jeź wschodnioeuropejski *E. concolor*).

Występowały również przypadki zasiedlenia przez gatunki tylko jednego refugium, jak w przypadku klenia *Leuciscus cephalus*. Ryba ta wycofała się rzekami na półwysp Bałkański, a po ustąpieniu lodowca z powrotem zasiedliła resztę kontynentu.

Zwrócić należy również uwagę na znaczny wpływ pasm górskich, m.in. Alp czy Pirenejów, na historię

ewolucyjną różnych gatunków. Nie tylko stanowią one część refugium, ale i barierę, sprzyjającą często procesom dywergencji i specjacji.

Analizy filogeograficzne konika polnego *Chorthippus parallelus* wykazały, że gatunek ten występował w trakcie LGM we wszystkich trzech refugiach, jednak całą Europę skolonizowały jedynie osobniki z populacji bałkańskiej. Populacje iberyjskie i włoskie nie potrafiły przekroczyć bariery, jaką stanowiły łańcuchy górskie, do tej pory pozostając uwięzionymi w refugiach.

Ciekawym przykładem okazuje się historia ewolucyjna niedźwiedzia *Ursus arctos*. Gatunek ten zasiedlił obszar Europy z terenów Półwyspów Iberyjskiego i Bałkańskiego, a populacja zamieszkująca Półwysep Apeniński nigdy go nie opuściła. Co więcej, okazuje się, że niedźwiedź mógł przetrwać także w Europie Środkowej, w regionie karpackim.

Kryptyczne refugia północne

W Czwartorzędzie nastąpiły tak istotne zmiany klimatyczne, że zasięg lasów iglastych ograniczony został jedynie do obszarów półwyspów na południu Europy, a centralne regiony kontynentu pokrywały step i tundra. Mimo iż większość dowodów kopalnych jednoznacznie potwierdza migrację różnych gatunków na tereny śródlądowe, odnaleziono i takie skamieniałości, które udowadniają współistnienie dodatkowych obszarów, na których niektóre populacje mogły przetrwać niekorzystne warunki klimatyczne.

Naukowcom niezwykle precyzyjnie udało się zrekonstruować historie filogeograficzne trzech typowych drapieżników z okresu Holocenu – niedźwiedzia brunatnego *Ursus arctos*, borsuka *Meles meles* oraz lisa rudego *Vulpes vulpes*. Wykazują one jednoznacznie, że gatunki te na krótko przed i zaraz po LGM zamieszkiwały tereny Centralnej Europy, natomiast w jego trakcie przetrwały zarówno na obszarach śródlądowych półwyspów, jak i w regionie karpackim.

Hipotezę tę potwierdzają liczne analizy paleontologiczne. Wiek odnalezionych na obszarze południowo-zachodniej Francji (Dordogne) skamieniałości, m.in. jelenia szlachetnego *Cervus elaphus*, sarny europejskiej *Capreolus capreolus*, lisa rudego *Vulpes vulpes*, tura *Bos primigenius* czy dzika *Sus stroma*, został oszacowany na okres obejmujący niemal dokładnie okres maksymalnego zasięgu lądolodu skandynawskiego (20 000–22 000 lat temu).

Na uwagę zasługują odkryte na terenie południowej Polski (w jaskini Deszczowej i jaskini Mamutowej) skamieniałości gatunków ssaków termofilnych, takich

jak popielica *Glis glis* czy kuna leśna *Martes martes* oraz skamieniałości renifera *Rangifer tarandus*, niedźwiedzia brunatnego *U. arctos*, jelenia szlachetnego *C. elaphus*, lisa rudego *V. vulpes* i lisa polarnego *Alopex lagopus*.

Analiza pyłków drzew również dowodzi, że nie wszystkie gatunki przetrwały w refugiach południowych. Drzewa cechujące się większą odpornością na niskie temperatury przetrwały także na innych obszarach, np. sosna zwyczajna *Pinus sylvestris* występowała podczas LGM na Bałkanach, południowym Uralu i północnej Mongolii.

Niezwykle cennych informacji o przebiegu rekolonizacji terenów Europy z refugium glacialnych oraz lokalizacji owych obszarów dostarczają analizy filogeograficzne małych ssaków (głównie gryzoni). Badania genetyczne zmienności mitochondrialnej sekwencji cytochromu b oraz loci mikrosatelitarnych jądrowego DNA nornicy rudej *Myodes glareolus* z terenów Polski jednoznacznie wykazały występowanie na tym obszarze trzech grup filogenetycznych, z których przeważającą okazała się linia karpacka. Istnienie refugium karpackiego potwierdzają także analizy genetyczne łasicy *Mustela nivalis*.

Podobnie jak w przypadku Alp czy Pirenejów, pasmo Karpat stanowiło dla niektórych gatunków barierę. Potwierdzają to m.in. analizy filogeograficzne chomika europejskiego *Cricetus cricetus*. Na terenie Polski (na południowym-wschodzie kraju) występują dwie linie filogenetyczne tego gatunku – E1 i Pannonia. Linia E1 przetrwała ostatnie zlodowacenie w strefie wschodnioeuropejskich stepów, z kolei Pannonia przedostała się na terytorium Polski z refugium położonych w Kotlinie Karpackiej przez Bramę Morawską, stanowiącą obniżenie między Karpatami Zachodnimi i Pogórzem Śląskim a Sudetami Wschodnimi.

Po podsumowaniu licznych badań dotyczących lokalizacji refugium północnych, zarówno molekularnych, jak i paleontologicznych, rozszerzyć należy zasięg tych obszarów o rejony Węgier, Słowacji, Czech i Mołdawii, między rzekami Prut i Dniestr, aż do południowych krańców Polski.

Podsumowanie

Każdy z dotychczas stworzonych „scenariuszy” rekolonizacji terenów Europy jest modelem hipotetycznym, nie potwierdzonym niestety precyzyjnymi danymi geograficznymi i jednoznacznym materiałem dowodowym. Co więcej, modele te rzadko odnoszą się do informacji o gatunkach współcześnie zagrożonych, a przecież jednym z założeń filogeografii jest ocena

wpływu globalnych zmian klimatu na obecnie żyjące populacje w odniesieniu do historii ich gatunku.

Podczas tworzenia modeli czy symulacji prawdopodobnego „scenariusza” rekolonizacji nie należy zapominać o czynniku antropogenicznym. Niektóre gatunki wymagały w trakcie zasiedlania nowych terenów „pomocy” człowieka. Badania paleontologiczne przeprowadzone na terenie wysp Orkney (Wielka Brytania) nie wykazały obecności współcześnie powszechnie występującego na tych terenach nornika zwyczajnego *Microtus arvalis*, zarówno w trakcie, jak i po ustąpieniu lodowca. Znajomość ekologii tego gatunku (związany jest z polami uprawnymi) nasunęła myśl o zawleczeniu go przez człowieka z innych terenów Europy, np. podczas transportu zboża lub zwierząt hodowlanych. Potwierdziła to analiza mitochondrialnej sekwencji cytochromu b – odnaleziony na wyspach Orkney haplotyp okazał się odpowiadać haplotypowi linii zachodniej, zamieszkującej tereny Belgii i Francji.

Odkrycie i potwierdzenie istnienia refugium północnych można uznać za przełom w analizach filogenetycznych. Droga z refugium karpaccich w rejony Morza Bałtyckiego może być nawet o połowę krótsza niż z refugium śródziemnomorskich. Dane te zgodne są z faktem, iż na terenie np. południowych Niemiec małe ssaki czy przedstawiciele rodziny łasicowatych nie tylko pojawiły się bardzo szybko po ustąpieniu

lodowca, ale i występowały na tym terenie tymczasowo w okresach krótkich ociepleń klimatu. Zaobserwowane szybsze zasiedlanie niektórych obszarów przez określoną linię filogenetyczną skutkowało dominacją właśnie tych alleli, które owa linia reprezentowała.

Interesującym przykładem, o którym również warto wspomnieć w tym artykule jest historia ewolucyjna i filogeografia wilka *Canis lupus*. Analizy molekularne przeprowadzone w 2010 roku wykazały istnienie dwóch haplogrup, geograficznie częściowo zachodzących na siebie, występujących z różną frekwencją w różnych populacjach. Obie haplogrupy występują na terenie Eurazji, ale tylko haplogrupa 1 występuje we współczesnych północnoamerykańskich populacjach wilków. Z kolei analiza kopalnych osobników europejskich (44 000–1200 lat temu) wykazała istnienie w tych populacjach jedynie haplogrupy 2, współcześnie stopniowo wypieranej przez haplogrupę 1.

Opracowanie pełnego, dokładnego i akceptowanego przez wszystkich filogeografów „scenariusza” rekolonizacji Europy nie jest jeszcze możliwe. Dotychczasowe hipotezy wciąż budzą kontrowersje i wymagają intensywnego poszukiwania nowych danych paleontologicznych i genetycznych. Być może już niedługo umożliwią one opracowanie pełniejszego modelu, wyjaśniającego w satysfakcjonujący sposób post-glacialną historię kontynentu.

Mgr Joanna Stojak, Instytut Biologii Ssaków Polskiej Akademii Nauk, Białowieża. E-mail: jstojak@ibs.bialowieza.pl.

Z CZEGO WYNIKA ZRÓŻNICOWANIE CECH PIGMENTACYJNYCH LUDZI?

Agnieszka Augustyn (Kraków)

Łatwość podróżowania w dzisiejszych czasach czy też częste migracje z powodów ekonomicznych to tylko niektóre z czynników, które powodują, że coraz częściej na ulicach spotykamy ludzi bardzo różniących się barwą czy też odcieniem skóry, włosów, oczu. Na pewno zastanawialiśmy się nie raz, z czego to zróżnicowanie wynika. Odpowiedzi na to pytanie, przynajmniej częściowo, powinna dostarczyć czytelnikowi lektura tego artykułu.

Zróżnicowanie barwy skóry jest jedną z najbardziej charakterystycznych cech człowieka współczesnego. W połowie XVIII wieku John Mitchel, a później Samuel Stanhope Smith, zauważyli, że natężenie koloru skóry człowieka ma układ

równoleżnikowy – od ciemnoskórych mieszkańców okolic równika do coraz słabiej pigmentowanych populacji zamieszkujących tereny na północ i południe od niego. Natężenie pigmentacji skóry populacji zamieszkujących różne regiony świata przedstawia poniższa mapa (ryc. 1).

Początkowo fakt występowania równoleżnikowego gradientu pigmentacji skóry wiązano z różnicami w temperaturze w różnych strefach klimatycznych. Jednak w wieku XX wskazano, że różnice w pigmentacji są powiązane z natężeniem promieniowania ultrafioletowego (UV), jakie dociera do poszczególnych okolic Ziemi, bardziej niż z jakimkolwiek innym czynnikiem środowiskowym. Rozwój metod