KOSMOS
PROBLEMY NAUK BIOLOGICZNYCH

Tom 65 **2016**
Numer 1 **(310)**
Strony **69–79**

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika

ZOFIA KORBUT*, AGATA BANASZEK

Uniwersytet w Białymstoku
Instytut Biologii
K. Ciołkowskiego 1J, 15-245 Białystok
E-mail: zofia.korbut@gmail.com

HISTORIA GATUNKÓW REAGUJĄCYCH ZMIANAMI ZASIĘGU NA GRADIENT KLIMATYCZNY OCEANICZNO-KONTYNENTALNY W EUROPIE – PRZYPADEK CHOMIKA EUROPEJSKIEGO (*CRICETUS CRICETUS* L.)

WPROWADZENIE

Zmiany zasięgów występowania gatunków od zawsze powiązane były z okresowymi zmianami klimatu panującego na Ziemi. Następujące po sobie kolejne glacjały (zlodowacenia) i interglacjały (okresy międzylodowcowe) ułatwiały lub uniemożliwiały taksonom zajmowanie poszczególnych obszarów geograficznych. Skutkiem tego, w zależności od indywidualnych wymagań środowiskowych gatunku, było zmniejszenie istniejącego zasięgu występowania lub jego rozszerzenie poprzez kolonizację nowych obszarów (HEWITT 1996, 2004; STEWART i współaut. 2010). Wpływ czwartorzędowych, cyklicznych zmian klimatu na rozmieszczenie oraz zróżnicowanie genetyczne gatunków od wielu lat jest ważnym tematem badań przedstawicieli różnych dyscyplin naukowych. Oprócz wiedzy na temat przeszłych zmian zasięgów gatunków, badania tego typu pozwalają również przewidzieć jak obecne zmiany klimatu mogą wpływać na rozmieszczenie organizmów (STEWART i LISTER 2001, STEWART i współaut. 2010). W większości analiz biogeograficznych skupiano się jak dotąd tylko na jednym gradiencie klimatycznym obecnym w Europie, gradiencie równoleżnikowym, którego najważniejszym czynnikiem jest temperatura malejąca w kierunku północnym. Niemniej jednak w warunkowaniu rozmieszczenia niektórych gatunków istotną rolę odgrywać może również gradient klimatyczny południkowy, o charakterze oceaniczno-kontynentalnym (ŘÍČANOVÁ i współaut. 2011). Przykładami gatunków, które reagują zmianami zasięgu występowania zarówno na warunki klimatyczne suche i zimne, jak również ciepłe i wilgotne są przede wszystkim gatunki stepowe takie jak suseł moręgowany (*Spermophilus citellus*), suhak (*Saiga tatarica*), gatunki z rodziny szczekuszkowatych czy chomik europejski (*Cricetus cricetus*), którego przypadek zostanie dokładniej omówiony w niniejszym artykule.

KONCEPCJA REFUGIUM W ŚWIETLE WYNIKÓW NAJNOWSZYCH BADAŃ

Odpowiedzią gatunków na zmieniający się klimat było niejednokrotnie znaczne skurczenie się zasięgu ich występowania do niewielkich obszarów, na których panowały warunki pozwalające na przetrwanie niekorzystnego okresu. W literaturze obszary takie przyjęło się nazywać refugiami (HEWITT 1996, 2000). Lokalizacja refugiów dla poszczególnych gatunków zależy w dużej mierze od indywidualnych tolerancji klimatycznych gatunków. Jako pierwsze, na podstawie dowodów paleontologicznych oraz wyni-

Słowa kluczowe: chomik europejski, filogeografia refugia, rozmieszczenie geograficzne, zmiany klimatu

*Autorka publikacji Zofia Korbut jest uczestniczką projektu „Stypendia dla doktorantów województwa podlaskiego", współfinansowanego w ramach Programu Operacyjnego Kapitał Ludzki, Działanie 8.2 Transfer wiedzy, Poddziałanie 8.2.2 Regionalne Strategie Innowacji, ze środków Europejskiego Funduszu Społecznego, budżetu państwa oraz środków budżetu Województwa Podlaskiego.

ków analiz filogeograficznych, zostały opisane tzw. refugia glacjalne, w których gatunki stref umiarkowanych przetrwały okres ostatniego, plejstoceńskiego zlodowacenia. Zlodowacenie to miało istotny wpływ nie tylko na współczesne rozmieszczenie, ale również ewolucję taksonów roślin i zwierząt (BENNETT i współaut. 1991; HOLDER i współaut. 1999; HEWITT 2000, 2004). Znaczne ochłodzenie się klimatu oraz obecność lądolodu w północnej części Europy, uniemożliwiły gatunkom wyższych stref geograficznych zajmowanie dotychczasowych obszarów, zmuszając je tym samym do przesunięcia swych zasięgów na południe kontynentu (TABERLET i CHEDDADI 2002, BENNETT i PROVAN 2008). Większość z nich znalazła schronienie w trzech głównych refugiach glacjalnych mieszczących się w basenie Morza Śródziemnego. Należą do nich: Półwysep Iberyjski, Półwysep Apeniński, a także Bałkany (TABERLET i współaut. 1998, HEWITT 2000). Ze względu na dobrze rozwiniętą szatę roślinną, a w szczególności obecność w tym rejonie lasów liściastych, refugia te stanowiły schronienie przede wszystkim dla taksonów strefy umiarkowanej, takich jak np. niedźwiedź brunatny (*Ursus arctos*) (RANDI i współaut. 1994, TABERLET i BOUVET 1994), zębiełek karliczek (*Crocidura suaveolens) (*DUBEY i współaut. 2006), jeż (*Erinaceus* sp.) (SANTUCCI i współaut. 1998), konik wąsacz (*Chorthippus parallelus*) (LUNT i współaut. 1998), salamandra plamista (*Salamandra salamandra*) (GÓMEZ i LUNT 2007), traszki (*Triturus* sp.) (WIELSTRA i współaut. 2013), buk zwyczajny (*Fagus sylvatica*) (DEMESURE i współaut. 1996) czy dąb (*Quercus* spp.) (ZAGWIJN 1992, MAGRI i współaut. 2007).

Szczegółowe badania filogeograficzne prowadzone w rejonie Morza Śródziemnego ujawniły złożoną strukturę omawianych refugiów. Według GOMEZ i LUNT (2007) każde z trzech „klasycznych" refugiów śródziemnomorskich składało się z wielu mniejszych, często oddzielonych od siebie masywami górskimi, rozmieszczonych w różnych częściach półwyspów. Dodatkowo, liczne badania filogeograficzne wskazują także na obecność refugiów w rejonie Morza Śródziemnego rozmieszczonych w innych lokalizacjach niż wspomniane wyżej półwyspy. Przykładami takich obszarów są: północna Afryka, Turcja, Katalonia oraz wyspy Morza Śródziem-



Ryc. 1. Europejski zasięg występowania chomika europejskiego (*Cricetus cricetus*).

Kolorem szarym oznaczono zasięg utworzony na podstawie aktualnych informacji o występowaniu gatunku w poszczególnych państwach (ZIOMEK i BANASZEK 2007, WEINHOLD 2008, LA HAYE i współaut. 2012, TKADLEC i współaut. 2012, RUSIN i współaut. 2013, KORBUT i współaut. 2013, REINERS i współaut. 2014). Zasięg gatunku nie został przedstawiony w państwach, w których brak aktualnych informacji o występowaniu. Linią przerywaną oznaczono zasięg historyczny (MITCHELL-JONES i współaut. 1999).

nego (MEDAIL i DIADEMA 2009). Podczas cyklicznych zmian klimatu mogło dochodzić do kurczenia się lub zwiększania zasięgu występowania populacji również w obrębie poszczególnych refugiów śródziemnomorskich, powodując tym samym izolację poszczególnych populacji lub tworzenie się stref wtórnego kontaktu i hybrydyzacji. Skutkiem tego może być obecne duże zróżnicowanie genetyczne zamieszkujących je gatunków oraz brak wyraźnych wzorców filogeograficznych w porównaniu do populacji pochodzących z północnej i centralnej części Europy (BILTON i współaut. 1998, NIETO FELINER 2011). Ponadto, kwestionowana jest również rola tych refugiów w poglacjalnej kolonizacji Europy. Wyniki badań BILTON i współaut. (1998) wskazują na znaczną odrębność haplotypów drobnych ssaków występujących na półwyspach śródziemnomorskich od pozostałych haplotypów europejskich. Może to świadczyć o stosunkowo niewielkim udziale osobników pochodzących z tych terenów w kolonizacji odsłoniętych przez lodowiec obszarów Europy, wskazując tym samym na kolonizację z innych źródeł. Innym możliwym scenariuszem wyjaśniającym duże różnice pomiędzy haplotypami populacji zamieszkujących półwyspy śródziemnomorskie i środkową Europę może być niewłaściwe pobranie prób do badań. Według GOMEZ i LUNT (2007) w poglacjalnej kolonizacji Europy mogły uczestniczyć niewielkie populacje zamieszkujące północną część śródziemnomorskiego obszaru refugialnego. W tym przypadku uwzględnienie w badaniach wyłącznie prób pobranych z południowych części refugiów, jako reprezentatywnych dla całego obszaru, może niekiedy prowadzić do błędnych interpretacji. Dlatego też istotnym jest, aby przeprowadzać dokładne próbkowanie całego obszaru refugialnego (GOMEZ i LUNT 2007). Biorąc jednak pod uwagę wszystkie opisane wyżej zależności możemy stwierdzić, iż śródziemnomorskie obszary refugialne stanowią obecnie swoisty rezerwuar gatunków endemicznych oraz różnorodności genetycznej (BILTON i współaut. 1998, MEDAIL i DIADEMA 2009, NIETO FELINER 2011).

W ostatnich latach liczne badania prowadzone przez paleontologów i genetyków dostarczyły dowodów na istnienie refugiów również w wyższych szerokościach geograficznych: w centralnej i wschodniej Europie (KOTLIK i współaut. 2006, SOMMER i NADACHOWSKI 2006, PROVAN i BENNETT 2008, BHAGWAT i WILLIS 2008). Zostały one określone jako tzw. „kryptyczne refugia północne" (STEWART i LISTER 2001). Najprawdopodobniej były to niewielkie obszary o lokalnie korzystniejszym klimacie, w którym mogły utrzymać się populacje gatunków tolerujących klimat umiarkowany i zimny (PROVAN i BENNETT 2008), zasiedlając później odsłonięte przez lodowiec wolne nisze ekologiczne i hamując tym samym rekolonizację terenu przez populacje zamieszkujące refugia południowe (DEFFONTAINE i współaut. 2005). Przykładami gatunków, u których odkryto istnienie tzw. „refugiów północnych" są: niedźwiedź brunatny **(***Ursus arctos*) (TABERLET i BOUVET 1994, SOMMER i BENECKE 2005), nornica ruda (*Myodes glareolus*) (KOTLIK i współaut. 2006, WÓJCIK i współaut. 2010), kuna leśna (*Martes martes*) (DAVISON i współaut. 2001), łasica (*Mustela nivalis)* (MCDEVITT i współaut. 2012), turzyca palczasta (*Carex digitata*) (TYLER 2002) czy śledzionka skalna (*Asplenum ceterah*) (TREWICK i współaut. 2002), która ma refugium glacjalne w Karpatach, a także nornik bury (*Microtus agrestis*) i nornik północny (*M. oeconomus*) posiadające swoje refugia w centralnej Europie oraz w górach Ural (JAAROLA i SEARLE 2002, BRUNHOFF i współaut. 2003).

Przedstawione dwa typy refugiów opisano u gatunków, u których maksymalne zawężenie zasięgu występowania miało miejsce podczas zlodowacenia. W literaturze coraz częściej poruszany jest również temat gatunków zimnolubnych, zamieszkujących strefy okołobiegunowe, które maksimum zasięgu występowania osiągały w czasie trwania glacjałów (DALEN i współaut. 2005, STEWART i DALEN 2008). Wraz z ocieplaniem się klimatu dochodziło do zmniejszania liczby dostępnych dla nich siedlisk, co skutkowało znacznym skurczeniem się zasięgu ich występowania. Miejsca, które gatunki te zamieszkują podczas interglacjałów określane są jako tzw. refugia polarne. Zlokalizowane są one przede wszystkim w najbardziej wysuniętych na północ krańcach Eurazji i na wyspach: Grenlandii, Svalbard, Wyspie Wrangla czy Wyspach Nowosyberyjskich (STEWART i współaut. 2010). Do taksonów zamieszkujących te rejony należą np.: lemingi (*Lemmus lemmus*) (FEDOROV i STENSETH 2001), lis polarny (*Alopex lagopus*) (DALEN i współaut. 2005), renifer (*Rangifer tarandus*) (FLAGSTAD i RØED 2003) czy piżmowół (*Ovibos moschatus*) (MACPHEE i współaut. 2005).

W przypadku refugiów polarnych mamy także do czynienia z refugiami kryptycznymi. Położone są one w niższych szerokościach geograficznych, w obszarach wysokogórskich, takich jak Alpy czy Pireneje, gdzie przez cały rok utrzymuje się niska temperatura (STEWART i współaut. 2010). Gatunki zimnolubne zamieszkujące kryptyczne refugia południowe to przede wszystkim izolowane populacje występujące w *górach jako* relikty glacjalne, np. dębik ośmiopłatkowy (*Dryas octopetala*) (SKREDE i współaut. 2006), brzoza karłowa-

ta (*Betula nana*) (STEWART i LISTER 2001, JADWISZCZAK i współaut. 2012) czy pardwa górska (*Lagopus mutuj*) (HOLDER i współaut. 1999).

Przedstawione powyżej koncepcje refugiów dotyczą zmian klimatu w obrębie gradientu równoleżnikowego, przebiegającego z północy na południe. W ostatnich latach STEWART i współaut. (2010) przedstawili, pomijaną dotychczas w badaniach, koncepcję południkowego gradientu klimatycznego. Według autorów przebiegająca z zachodu na wschód zmiana klimatu z oceanicznego na typowo kontynentalny również może odgrywać istotną rolę w rozmieszczeniu gatunków podczas plejstoceńskich cykli zlodowaceń. Taksony wykazujące adaptacje do wilgotnego i łagodniejszego klimatu, będą liczniej zasiedlały zachodnią część kontynentu, podczas gdy taksony charakterystyczne dla stepów, przystosowane do suchego klimatu z dużymi rocznymi amplitudami temperatur, będą zajmować terytoria położone na wschód, w głębi kontynentu (ŘÍČANOVÁ i współaut. 2011). Zasięg wpływów obu klimatów zmieniał się cyklicznie wraz z następującymi po sobie glacjałami i interglacjałami. Podczas zlodowaceń, gdy klimat ulegał ochłodzeniu, dochodziło do zwiększenia wpływu klimatu kontynentalnego w kierunku zachodnim. W okresach tych, strefy stepów stawały się szeroko rozpowszechnione na terenie całej Eurazji. W czasie interglacjałów, kiedy klimat stawał się cieplejszy i bardziej wilgotny, roślinność stepowa była zastępowana przez lasy liściaste. Wraz z przesuwaniem się wpływów klimatu oceanicznego w kierunku wschodnim, dochodziło do kurczenia się zasięgu występowania gatunków o adaptacjach kontynentalnych i analogicznie, wraz z ochłodzeniem się klimatu gatunki te poszerzały swój zasięg występowania w kierunku zachodnim. W tym przypadku ich rejony refugialne zlokalizowane były wśród rozległych eurazjatyckich stepów oraz na mniejszych obszarach w centralnej Europie, w których pomimo ocieplającego się klimatu zdołała utrzymać się roślinność stepowa (STEWART i współaut. 2010).

GATUNKI REAGUJĄCE ZMIANAMI ZASIĘGU NA GRADIENT KLIMATYCZNY OCEANICZNO-KONTYNENTALNY

Przykładem gatunku, u którego zmiany zasięgu występowania przebiegają w opisany powyżej sposób jest suseł moręgowany (*Spermophilus citellus*). Ten niewielki gryzoń z rodziny wiewiórkowatych zamieszkuje pokryte niską roślinnością stepową tereny Europy Środkowej i Wschodniej (MITCHELL-JONES i współaut. 1999). W Polsce suseł moręgowany był obecny jeszcze do lat 80. XX w., po czym nie udało się stwierdzić żadnej wolno żyjącej populacji. Od 2005 r. na obszarze południowo-zachodniej Polski suseł jest gatunkiem reintrodukowanym (MATĚJŮ i współaut. 2010). Suseł, jako typowy gatunek hibernujący, wymaga dużych różnic temperatur pomiędzy miesiącami letnimi a zimowymi, co jest charakterystyczną cechą klimatu kontynentalnego. Potwierdzają to również dane z zapisu kopalnego, które wskazują na znacznie większy zasięg występowania tego gatunku podczas plejstoceńskich zlodowaceń. Szczątki znajdowane były w Niemczech, południowej i centralnej Francji, Wielkiej Brytanii, na wybrzeżu Morza Adriatyckiego oraz na północy Włoch, nawet w Alpach. Analizy filogeograficzne wykazały wyraźny podział w obrębie gatunku na dwie grupy: Północną i Południową. Grupa Południowa wywodzi się z terenów południowo-wschodniej Bułgarii i zamieszkuje obszary położone wzdłuż wybrzeża Morza Czarnego, europejskiej części Turcji, Macedonii oraz Grecji. Natomiast populacje źródłowe grupy Północnej zamieszkują południową Serbię oraz północną Macedonię. W okresach sprzyjających warunków klimatycznych grupa Północna wielokrotnie kolonizowała obszary centralnej i zachodniej Europy, dwoma głównymi szlakami migracji: w kierunku północno-wschodnim, do Rumunii i Mołdawii, oraz w kierunku północno-zachodnim, do Kotliny Panońskiej i centralnej Europy. Ekspansje na nowe terytoria podczas zlodowaceń związane były z dalszym niż obecnie zasięgiem oddziaływania klimatu kontynentalnego i z rozpowszechnieniem siedlisk stepowych. W czasie interglacjałów, dochodziło z kolei do zmniejszania zasięgu występowania tego gatunku w kierunku obszarów refugialnych, które dla populacji należących do grupy Południowej były zlokalizowane w południowo-wschodniej części Bałkanów, a dla populacj grupy Północnej w południowej części Kotliny Panońskiej (ŘÍČANOVÁ i współaut. 2011).

Podobnie przedstawia się sytuacja innego gatunku, smużki stepowej (*Sicista subtilis*). Jest to gryzoń z rodziny skoczkowatych, charakterystyczny dla stepowych obszarów umiarkowanych szerokości geograficznych (MITEV 2004). Obecny zasięg jej występowania jest rozerwany. W środkowej Europie obejmuje on dwie reliktowe, izolowane od siebie populacje. Jedna z nich występuje na Węgrzech, druga w południowo-wschodniej Rumunii. Dalszy obszar występowania gatunku, zlokalizowany w Europie Wschodniej, jest bardzo rozległy. Rozpoczyna się w centralnej Ukrainie i sięga daleko na wschód, obejmując strefę stepową Rosji, aż do jeziora

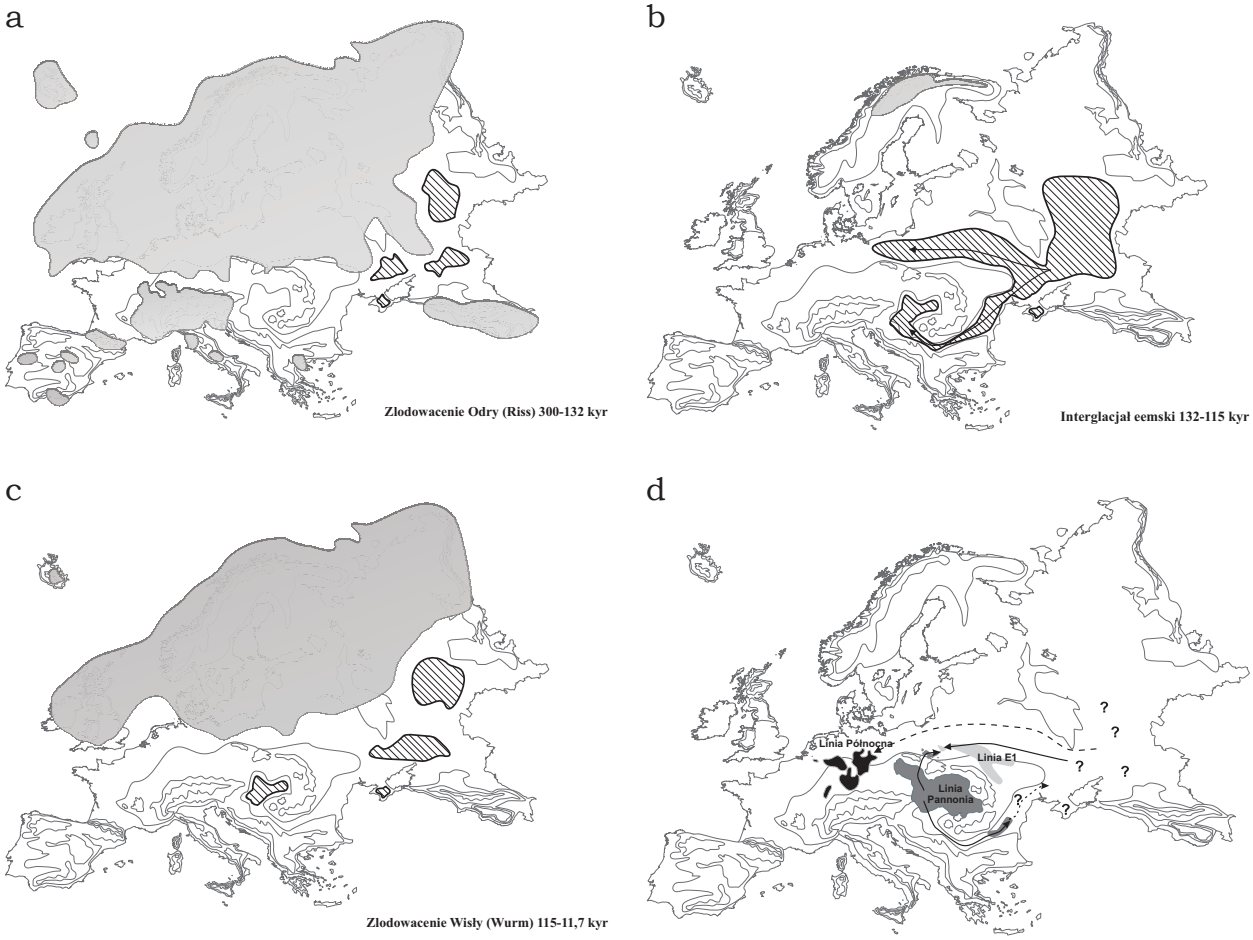
Bajkał (MITCHELL-JONES i współaut. 1999). Wyniki badań MITEV (2004) pokazują jednak, że podczas plejstocenu zasięg występowania tego gatunku był większy. Autor tłumaczy to obecnością odpowiednich siedlisk rozwiniętych w czasie plejstocenu na południowych obszarach Europy Centralnej. Z początkiem holocenu, kiedy zaczął przeważać wpływ klimatu oceanicznego, doszło do ograniczenia zasięgu występowania i wycofania się tego gatunku w kierunku wschodnim.

Obecność stepów w centralnej Europie podczas zlodowaceń sprzyjała także gatunkom z rodziny szczekuszkowatych (ERBAJEVA 1994). Szczekuszka malutka (*Ochotona pusilla*), obecnie występująca jedynie na terenach Rosji i Kazachstanu, w czasach plejstocenu zasięgiem swym obejmowała również tereny zachodniej Europy (południowa Anglia, Francja, Włochy, Grecja). Wraz z końcem epoki plejstocenu doszło do gwałtownego skurczenia się zasięgu występowania tej rodziny w Europie (ERBAJEVA 1994). Znaczna utrata zasięgu występowania podczas holoceńskiego ocieplania się klimatu opisana jest również dla suhaka (*Saiga tatarica*) (CAMPOS i współaut. 2010). Przed epoką holocenu gatunek ten był szeroko rozpowszechniony nawet w zachodniej Palearktyce. Wraz z zastępowaniem ekosystemów stepowych przez lasy obszar występowania gatunku został ograniczony do stepowych równin Azji Środkowej (CAMPOS i współaut. 2010).

ZMIANY ZASIĘGU WYSTĘPOWANIA CHOMIKA EUROPEJSKIEGO (*CRICETUS CRICETUS*)

Chomik europejski (*Cricetus cricetus*) jest gatunkiem gryzonia z rodziny chomikowatych, jedynym obecnie żyjącym przedstawicielem rodzaju *Cricetus*. Jego zasięg występowania rozciąga się od rzeki Jenisej w Azji, aż do krajów Europy Centralnej i Zachodniej, gdzie tworzy izolowane populacje w Belgii, Holandii czy Francji (Ryc. 1). Północna granica występowania gatunku sięga zwykle 45-55°N, w Rosji dochodząc czasem do 59°N. Gatunek ten jako jedyny przedstawiciel rodziny chomikowatych zamieszkuje terytoria położone w centralnej i zachodniej Europie (NECHAY 2000, WILSON i REEDER 2005). Naturalnym środowiskiem życia chomika europejskiego są nizinne, otwarte tereny stepowe lub stepowo-leśne o znacznym nasłonecznieniu. Ze względu na tworzenie skomplikowanych i rozgałęzionych nor, istotnym czynnikiem mającym wpływ na rozmieszczenie gatunku jest typ gleby. Chomiki preferują podłoża lessowe i lessopodobne, które ze względu na znaczną spoistość, a zarazem porowatość oraz przewiewność pozwalają na budowę trwałych gniazd o odpowiedniej wilgotności i cyrkulacji powietrza. Czynnik ten jest również przyczyną unikania przez chomika obszarów górskich, położonych powyżej 1500 m n.p.m., gdzie płytko zalegające pod powierzchnią ziemi skały uniemożliwiają budowę nor (NECHAY 2000, ZIOMEK i BANASZEK 2008). Obecnie, ze względu na łatwo dostępną bazę pokarmową oraz odpowiednie warunki glebowe, chomik europejski związany jest z terenami rolniczymi i zamieszkuje przede wszystkim pola uprawne. Jako gatunek charakterystyczny dla klimatu kontynentalnego, do przebycia zimowej hibernacji potrzebuje mroźnych zim, bez długotrwałych okresów odwilży. Takie zimy może przetrwać bez większych problemów głęboko ukryty w norze, wybudzając się sporadycznie oraz rzadko korzystając ze zgromadzonych zapasów jedzenia (ZIOMEK i BANASZEK 2008).

Badania paleontologiczne dowodzą, że chomik europejski występował niegdyś na obszarze większym niż jego obecny zasięg występowania. Kopalne szczątki gatunku znajdowane były na terenie całej Europy Centralnej i Zachodniej, aż po północną Hiszpanię i Wielką Brytanię (KOWALSKI 2001). Nie zawsze jednak obszar występowania gatunku był tak rozległy. Pod koniec przedostatniego zlodowacenia plejstoceńskiego, określanego zlodowaceniem Odry (Riss), warunki klimatyczne były zbyt surowe i zimne, aby chomiki mogły przeżyć w centralnej i zachodniej części Europy. Okres ten przetrwały prawdopodobnie w refugiach zlokalizowanych w pasie stepów Europy Wschodniej oraz na Półwyspie Krymskim (Ryc. 2a) (MARKOVA i współaut. 2010). Wraz z końcem zlodowacenia i początkiem interglacjału eemskiego chomik mógł ponownie zasiedlić obszar Europy Centralnej. Ponieważ gatunek ten nie zamieszkuje wysokich gór, mógł to zrobić dwiema drogami: północną, pasem nizin europejskich, oraz południową, przez Rumunię do Kotliny Panońskiej tak, aby ominąć Karpaty (Ryc. 2b) (ZIOMEK i BANASZEK 2008). Pierwsze ślady w zapisie kopalnym z centralnej Europy wskazują na pojawienie się chomika europejskiego na tym terenie na początku interglacjału eemskiego (NADACHOWSKI 1989). Ekspansja gatunku na zachód mogła jednak zostać zahamowana poprzez związaną z ocieplającym się klimatem utratę dogodnych do życia siedlisk. Ocieplający się podczas interglacjału klimat spowodował znaczny rozwój lasów liściastych i w efekcie chomik został wyparty z większości terenów Europy Centralnej (NEUMANN i współaut. 2005). Początkowe stadia ostatniego zlodowacenia, czyli zlodowacenia Wisły (Wurm), i związane z nimi zwiększanie się



Ryc. 2. Zmiany zasięgu występowania chomika europejskiego (*Cricetus cricetus*) w czasie czwartorzędowych zmian klimatu.

(a) hipotetyczna lokalizacja refugiów chomika europejskiego w stepowych obszarach dzisiejszej Ukrainy i Rosji podczas zlodowacenia Odry (Riss), (b) drogi migracji chomika europejskiego podczas interglacjału eemskiego z refugiów wschodnich do Europy Centralnej i Zachodniej, (c) hipotetyczna lokalizacja refugiów chomika europejskiego podczas zlodowacenia Wisły (Wurm) w stepowych obszarach Europy Wschodniej i w Kotlinie Panońskiej, (d) rozmieszczenie opisanych do tej pory linii filogeograficznych chomika europejskiego w Europie Zachodniej i Centralnej (NEUMANN i współaut. 2005, BANASZEK i współaut. 2010, Korbut, dane niepubl.) oraz drogi ich migracji po ustąpieniu zlodowacenia Wisły. Znaki zapytania – brak danych o występujących liniach filogeograficznych.

udziału siedlisk stepowych, sprzyjały ekspansji gatunku w kierunku Europy Zachodniej. Maksimum ostatniego zlodowacenia spowodowało jednak ponowne ograniczenie zasięgu i wycofanie gatunku z zajmowanych dotychczas terenów nizin europejskich. Ze względu na znacznie mniejszy zasięg granicy lądolodu niż miało to miejsce w przypadku zlodowacenia Odry, chomik europejski mógł jednak przetrwać ten okres w refugium zlokalizowanym w Europie Centralnej, w Kotlinie Panońskiej (Ryc. 2c). Dane paleontologiczne oraz analizy genetyczne potwierdzają nieprzerwaną obecność gatunku na terenie Niziny Węgierskiej od 50 tysięcy lat (JANOSSY 1986, NEUMANN i współaut. 2005). Pod koniec zlodowacenia Wisły, gdy klimat stawał się łagodniejszy, a także, gdy rozpoczął się trwający do dziś interglacjał, doszło do ponownej ekspansji chomika na tereny Europy Centralnej i Zachodniej (Ryc. 2d). Tym razem migracja przebiegała nie tylko z refugiów wschodnich, ale również z refugium położonego w Kotlinie Panońskiej. Analizy sekwencji mitochondrialnego DNA (mtDNA) pozwoliły wyróżnić u tego gatunku trzy linie filogeograficzne (Ryc. 2d) oraz wskazać potencjalne drogi migracji każdej z nich. Linia Pannonia, wywodząca się z refugium w Kotlinie Panońskiej, obecnie zamieszkuje również obszary położone poza łukiem Karpat (NEUMANN i współaut. 2005). Ekspansja tej linii przebiegała w kierunku północnym, na południowe obszary Polski przez Bramę Mo-

rawską (BANASZEK i współaut. 2010), a także w kierunku południowym na terytorium zachodniej i południowej Rumunii (Korbut, dane niepubl.). Jedna z fal migracji w kierunku północnym ruszyła dalej, w kierunku wschodnim, zasiedlając obszary zachodniej Ukrainy (KORBUT i współaut. 2013) (Ryc. 2d). Kolejna linia filogeograficzna, linia Północna, zamieszkuje obecnie Holandię, Belgię, Francję oraz Niemcy (Ryc. 2d), przy czym drogi jej migracji oraz lokalizacja refugium pozostają nieznane (NEUMANN i współaut. 2005). Linia ta migrowała ze wschodu najprawdopodobniej pasem nizin europejskich, jednak z powodu braku przedstawicieli tej linii w Polsce trudno jest wskazać lokalizację populacji źródłowych. Nie ma również danych o historycznym występowaniu linii Północnej na tych terenach. Z tego powodu nie wiadomo, czy jej obecny brak jest wynikiem spadku liczebności populacji w ostatnich latach i znacznym skurczeniem się zasięgu występowania gatunku, czy może linia ta nigdy nie zamieszkiwała terenów Polski. Trzecia linia, o nazwie E1, znana jest jedynie z obszarów Polski oraz Ukrainy (Ryc. 2d) i wywodzi się z refugium położonego wśród ukraińskich stepów (BANASZEK i współaut. 2010). Postępujące podczas holocenu ocieplenie i ostatecznie stabilizacja klimatu, doprowadziły do rozwoju w Europie lasów liściastych, co z kolei stwarzało niekorzystne warunki siedliskowe dla gatunków charakterystycznych dla klimatu kontynentalnego (MITCHELL 2005, ŘÍČANOVÁ i współaut. 2011). Niemniej jednak, gdy u innych gatunków stepowych dochodziło do kurczenia się zasięgu zajmowanych przez nie terytoriów, chomik europejski mógł przetrwać na tych terenach zasiedlając utworzone przez człowieka pola uprawne. W rezultacie współczesny, wysunięty na zachód zasięg występowania gatunku uważa się za efekt neolitycznego rozwoju gospodarki rolnej, stwarzającej nowe, dogodne siedliska (NECHAY 2000).

Niestety, pomimo dostępności odpowiednich do życia siedlisk, od lat 70. XX w. zauważalne jest znaczne zmniejszenie zasięgu występowania chomika (WEINHOLD 2008). Pierwsze doniesienia na temat spadku liczebności populacji pochodzą z krajów Europy Zachodniej. Na terenie francuskiej Alzacji w ciągu ostatnich 40 lat zasięg występowania gatunku zmalał do mniej niż 10% dawnego zasięgu. Utrata zasięgu była również powiązana ze spadkiem liczebności populacji w tym regionie. W efekcie chomik europejski występuje w Alzacji w dwóch małych, izolowanych populacjach (REINERS i współaut. 2014). Podobną sytuację stwierdzono w Belgii, gdzie gatunek ten jest także zagrożony wyginięciem i tworzy dwie izolowane od siebie populacje (LA HAYE i współaut. 2012). W Holandii chomik zasiedlał jedynie południowo-wschodnią część kraju, z której zniknął całkowicie pod koniec lat 90. Obecnie żyjąca tam populacja jest efektem wieloletnich programów reintrodukcji gatunku (WEINHOLD 2008). W Niemczech i w północno-wschodniej Austrii, gdzie rolnictwo cierpiało niegdyś z powodu masowych pojawów tych gryzoni, w drugiej połowie XX w. zasięg gatunku skurczył się znacząco i stał się pofragmentowany (NECHAY 2000). Również w Polsce chomiki utraciły większość zajmowanego zasięgu i występują obecnie w dwóch izolowanych od siebie miejscach: na Wyżynie Małopolskiej oraz na Wyżynie Lubelskiej i Roztoczu (ZIOMEK i BANASZEK 2007). Sytuacja przedstawia się nieco lepiej w przypadku populacji zamieszkujących Kotlinę Panońską, jednak i tutaj trend spadkowy zaczyna być zauważalny. Niedawne badania prowadzone na terenie Czech ujawniły spadek liczebności żyjących tam populacji oraz ich wycofanie się do najkorzystniejszych siedlisk położonych w dolinach rzecznych (TKADLEC i współaut. 2012). Na Węgrzech natomiast chomik występuje wciąż dość powszechnie, chociaż stwierdzono ograniczanie zasięgu jego występowania od zachodu. Ponadto, jego populacje nie wykazują już masowych pojawów, którymi charakteryzowały się w przeszłości (NECHAY 2000).

Gwałtowne wycofanie się gatunku z terenów Europy Zachodniej spowodowało podjęcie w tych krajach kompleksowych programów ochrony polegających między innymi na hodowli konserwatorskiej i reintrodukcji. Czy programy te mają szanse powodzenia, to znaczy odwrócenia negatywnych trendów w zmianach liczebności i zasięgu gatunku? Niestety najprawdopodobniej nie, gdyż wycofywanie się gatunku z terenów Europy Zachodniej i Centralnej może być powiązane z przesuwającym się w kierunku wschodnim wpływem klimatu oceanicznego. Biorąc pod uwagę historię gatunku należy pamiętać, że obszary te były zawsze mało stabilne dla chomika i w przypadku niekorzystnych zmian klimatu wycofywał się on z nich w pierwszej kolejności. Obecne ograniczanie zasięgu może być więc odpowiednikiem plejstoceńskich zmian zasięgu występowania gatunku, powodowanych cyklicznymi zmianami klimatu (ZIOMEK i BANASZEK 2008). Pomimo iż chomik europejski uniezależnił się od obecności środowisk stepowych, zasiedlając stworzone przez człowieka agrocenozy, to do normalnego funkcjonowania potrzebuje czynników typowych dla klimatu kontynentalnego, przede wszystkim mroźnych zim. Ocieplenie klimatu w ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat

skutkowało często znaczną niestabilnością zim, stwarzając tym samym niekorzystne warunki siedliskowe. Obecny coraz częściej brak typowych, mroźnych zim sprawia, że okresy wybudzania się chomika ze stanu hibernacji są częstsze i dłuższe. Powoduje to zbyt szybkie wyczerpywanie zgromadzonych zapasów, których chomik nie może zimą uzupełnić (ZIOMEK i BANASZEK 2008). Natomiast w programach konserwatorskich gatunku, jako przyczyny zmniejszania zasięgu i załamania liczebności populacji przywoływane są przede wszystkim zmiany w rolnictwie: intensyfikacja rolnictwa, zmiana systemu upraw (wielkoobszarowe monokultury zamiast zróżnicowanych upraw), urbanizacja terenów pierwotnie rolniczych, fragmentacja siedlisk czy też bezpośrednie tępienie chomika, uważanego za szkodnika upraw (NECHAY 2000, ZIOMEK i BANASZEK 2008, TKADLEC i współaut. 2012, RUSIN i współaut. 2013). Czynniki te mają bezsprzecznie negatywny wpływ na gatunki powiązane z agrocenozami, ale warto zwrócić uwagę, że większość z nich pojawiła się w różnych kombinacjach zanim chomik europejski zaczął bardzo gwałtownie zmniejszać swój europejski zasięg. Na przykład w Europie Zachodniej metoda uprawy w wielkoobszarowych monokulturach znacząco poprzedza załamanie populacji chomika. Również mechanizacja rolnictwa nie jest czynnikiem krytycznym w ograniczaniu jego liczebności, ponieważ chomiki przyzwyczaiły się do zabiegów agrotechnicznych i pomimo ich powszechnego stosowania nie wszędzie dochodzi do wycofywania się gatunku z takich pól. Nie sugerujemy jednak, że czynniki zagrożenia związane z rolnictwem są nieistotne. Mogą one działać synergistycznie ze zmianą klimatu, co w efekcie przyspiesza zanikanie gatunku w Europie Zachodniej i Centralnej. Niekorzystne dla chomika zmiany w rolnictwie mogą niekiedy przyczyniać się do ginięcia gatunku, nawet na obszarach położonych w strefie wpływów klimatu kontynentalnego. Na przykład chomik występował niegdyś bardzo licznie na terenie całej Ukrainy, a obecnie jego zasięg jest ograniczony jedynie do trzech większych obszarów: północno-wschodniej i zachodniej Ukrainy oraz Krymu (RUSIN i współaut. 2013). Szczególnie niepokojący jest fakt, że chomik zniknął z obszarów stepowych Ukrainy Wschodniej. Prawdopodobnie są za to odpowiedzialne gwałtowne zmiany w rolnictwie ukraińskim, które zaszły w ciągu ostatnich 20-30 lat. Negatywny wpływ na populacje chomika ma spadek powierzchni upraw zbóż ozimych i roślin pastewnych, które są zastępowane polami rzepaku, słonecznika i soi, oraz wypalanie pól na wielką skalę nie tylko po żniwach, ale też wiosną (RUSIN i współaut. 2013).

Zważywszy na to, że stepowe tereny Ukrainy Wschodniej zapewne były niegdyś obszarami refugialnymi chomika (NEUMANN i współaut. 2005), wyginięcie gatunku na tych terenach może mieć bardzo niekorzystny wpływ na szanse jego przetrwania. Dotychczas chomik europejski był obecny na tym obszarze nieprzerwanie od interglacjału eemskiego (KOWALSKI 2001). W związku z tym, po okresach dla niego niekorzystnych, gdy dochodziło do znacznej redukcji liczebności i ograniczenia zasięgu występowania, zamieszkujące ten teren populacje mogły służyć jako populacje źródłowe do ekspansji w kierunku zachodnim. Niestety populacje te są już prawdopodobnie bezpowrotnie utracone. W tym przypadku nasuwa się pytanie, czy jest szansa na zachowanie gatunku na terenie Europy, jeśli ginie on nawet na obszarze niegdyś refugialnym? Istotny w tej kwestii może okazać się drugi obszar refugialny chomika europejskiego, zlokalizowany w Kotlinie Panońskiej. Obszar ten jest wciąż zamieszkiwany przez niego dosyć licznie, niemniej jednak i tu zauważalny jest trend spadkowy oraz wycofywanie się gatunku od zachodu. Dlatego też, aby nie doprowadzić do sytuacji, jaka ma miejsce wśród populacji ukraińskich, wszelkie działania konserwatorskie należy podjąć jak najwcześniej. Przetrwanie gatunku w Europie może zależeć od obecności populacji źródłowych i populacje z Kotliny Panońskiej; chociaż nie są krytycznie zagrożone, powinny zostać objęte programem ochronnym lub przynajmniej szczegółowym monitoringiem zmian. Jednak obecnie największą uwagę poświęca się populacjom zamieszkującym zachodni kraniec zasięgu gatunku. Jeśli planowane działania konserwatorskie mają być skuteczne w skali całej Europy, to musimy wziąć pod uwagę wszystkie możliwe czynniki wpływające na załamanie liczebności gatunku. Zważywszy na to, że na niekorzystne dla chomika oddziaływanie klimatu oceanicznego nie mamy żadnego wpływu, w programach ochrony należy zwrócić szczególną uwagę przede wszystkim na tereny, gdzie warunki klimatyczne będą wspierać występowanie gatunku. Stąd, istotna staje się ochrona populacji zamieszkujących Kotlinę Panońską, a także populacji pozostałych we wschodniej części zasięgu gatunku. Takie rozwiązanie mogłoby przyczynić się do osiągnięcia długoterminowych efektów, a nie jedynie doraźnych korzyści.

PODSUMOWANIE

Zmiany zasięgu występowania gatunków roślin i zwierząt od zawsze powiązane były z

cyklicznymi zmianami klimatu na Ziemi. Należy jednak pamiętać, że opisywany najczęściej gradient klimatyczny równoleżnikowy, czyli zmiany temperatury przebiegające z północy na południe, nie jest jedynym gradientem klimatycznym obecnym w Europie. Równie ważnym, a często pomijanym w badaniach, jest gradient klimatyczny południkowy, związany ze zmianą klimatu oceanicznego w kontynentalny, gdy przesuwamy się z zachodu na wschód kontynentu. Gradient ten ma istotny wpływ na zmiany zasięgu występowania gatunków charakterystycznych dla klimatu kontynentalnego. Z tego powodu, przy analizach filogeograficznych, a także przy planowaniu skutecznych programów ochrony takich gatunków należy uwzględniać oba gradienty klimatyczne.

Streszczenie

Zmiany zasięgu występowania gatunków zależne są w dużej mierze od zmieniającego się cyklicznie klimatu. W przeszłości glacjały oraz interglacjały niejednokrotnie doprowadzały do zwiększenia lub utraty zajmowanego przez taksony obszaru. Niekorzystny dla siebie okres czasu gatunki mogły przetrwać w miejscach określanych jako refugia. Lokalizacja obszarów refugialnych mogła być różna, w zależności od tolerancji klimatycznych oraz wymagań środowiskowych organizmów. Dotychczasowe analizy bio- i filogeograficzne gatunków europejskich brały pod uwagę tylko jeden, równoleżnikowy gradient klimatyczny, czyli zmiany temperatury przebiegające z północy na południe. Jednak, w przypadku niektórych gatunków istotnym czynnikiem wpływającym na ich rozmieszczenie jest gradient klimatyczny oceaniczno – kontynentalny, który w Europie jest południkowy. Przykładem takiego gatunku jest chomik europejski (*Cricetus cricetus*), który w ostatnich latach utracił znaczną część swojego zasięgu występowania w Europie Zachodniej i Centralnej. Przyczyn tak gwałtownego spadku liczebności populacji i zmniejszenia zasięgu doszukiwano się w intensyfikacji rolnictwa i urbanizacji terenów dotychczas rolniczych. Niemniej jednak istotnym czynnikiem mogą być także, pomijane dotychczas wpływy klimatu i przesunięcie się gradientu klimatycznego oceanicznego w kierunku wschodnim.

LITERATURA

BANASZEK A., JADWISZCZAK K. A., RATKIEWICZ M., ZIOMEK J., NEUMANN K., 2010. *Population structure, colonization processes and barriers for dispersal in the common hamster Cricetus cricetus (L.) populations in Poland.* J. Zool. Syst. Evol. Res. 48, 151-158.

BENNETT K. D., PROVAN J., 2008. *What do we mean by 'refugia'?* Quat. Sci. Rev. 27, 2449-2455.

BENNETT K. D., TZEDAKIS P. C., WILLIS K. J., 1991. *Quaternary refugia of north European trees.* J. Biogeogr. 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?.* J. Biogeogr. 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.* P. Roy. Soc. Lond. B Bio. 265, 1219-1226.

BRUNHOFF C., GALBREATH K. E., FEDOROV V. B., COOK J. A., JAAROLA M., 2003. *Holarctic phylogeography of the root vole (Microtus oeconomus): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes.* Mol. Ecol. 12, 957-968.

CAMPOS P. F., KRISTENSEN T., ORLANDO L., SHER A., KHOLODOVA M. V., GÖTHERSTRÖM A., HOFREITER M., DRUCKER D. G., KOSINTSEV P., TIKHONOV A., BARYSHNIKOV G. F., WILLERSLEV E., GILBERT M. T. P., 2010. *Ancient DNA sequences point to a large loss of mitochondrial genetic diversity in the saiga antelope (Saiga tatarica) since the Pleistocene.* Mol. Ecol. 19, 4863-4875.

DALÉN L., FUGLEI E. V. A., HERSTEINSSON P., KAPEL C. M., ROTH J. D., SAMELIUS G., ANGERBJÖRN A., 2005. *Population history and genetic structure of a circumpolar species: the arctic fox.* Biol. J. Linn. Soc. 84, 79-89.

DAVISON A., BIRKS J. D., BROOKES R. C., MESSENGER J. E., GRIFFITHS H. I., 2001. *Mitochondrial phylogeography and population history of pine martens Martes martes compared with polecats Mustela putorius.* Mol. Ecol. 10, 2479-2488.

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).* Mol. Ecol. 14, 1727-1739.

DEMESURE B., COMPS B., PETIT R. J., 1996. *Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (Fagus sylvatica L.) in Europe.* Evolution 50, 2515-2520.

DUBEY S., ZAITSEV M., COSSON J. F., ABDUKADIER A., VOGEL P., 2006. *Pliocene and Pleistocene diversification and multiple refugia in a Eurasian shrew (Crocidura suaveolens group).* Mol. Phylogenet. Evol. 38, 635-647.

ERBAJEVA M. A., 1994. *Phylogeny and evolution of Ochotonidae with emphasis on Asian ochotonids.* Nat. Sci. Museum Monogr. 8, 1-13.

FEDOROV V. B., STENSETH N. C., 2001. *Glacial survival of the Norwegian lemming (Lemmus lemmus) in Scandinavia: inference from mitochondrial DNA variation.* Proc. Royal Soc. London, Ser. B 268, 809-814.

FLAGSTAD Ø., RØED K. H., 2003. *Refugial origins of reindeer (Rangifer tarandus L.) inferred from mitochondrial DNA sequences.* Evolution 57, 658-670.

GÓMEZ A., LUNT D. H. 2007. *Refugia within refugia: patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula.* [W:] *Phylogeography of southern European refugia.* WEISS S., FERRAND N. (red.). Springer, Netherlands, 155-188.

HEWITT G. M., 1996. *Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation.* Biol. J. Linn. Soc. 58, 247-276.

HEWITT G., 2000. *The genetic legacy of the Quaternary ice ages.* Nature 405, 907-913.

HEWITT G. M., 2004. *Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary.* Philos. T. R. Soc. Lon. B 359, 183-195.

HOLDER K., MONTGOMERIE R., FRIESEN V. L., 1999. *A test of the glacial refugium hypothesis using patterns of mitochondrial and nuclear DNA sequence variation in rock ptarmigan (Lagopus mutus).* Evolution 53, 1936-1950.

JAAROLA M., SEARLE B., 2002. *Phylogeography of field voles (Microtus agrestis) in Euroasia inferred from mitochondrial DNA sequences.* Mol. Ecol. 11, 2613-2621.

JADWISZCZAK K. A., DRZYMULSKA D., BANASZEK A., JADWISZCZAK P., 2012. *Population History, Genetic Variation and Conservation Status of the Endangered Birch Species Betula nana L. in Poland.* Silva Fenn. 46, 465-477.

JÁNOSSY D., 1986. *Pleistocene vertebrate faunas of Hungary.* Dev. Paleontol. Stratigraph. 8, Elsevier, Amsterdam.

KORBUT Z., BANASZEK A., RUSIN M., YU., 2013. *The distribution of the common hamster (Cricetus cricetus) in western Ukraine.* Zool Pol. 58, 99-112.

KOTLÍK P., DEFFONTAINE V., MASCHERETTI S., ZIMA J., MICHAUX J. R., SEARLE J. B., 2006. A *northern glacial refugium for bank voles (Clethrionomys glareolus).* Proc. Natl. Acad. Sci. USA 103, 14860-14864.

KOWALSKI K., 2001. *Pleistocene rodents of Europe.* Folia Quaternaria 72, 3-389.

LA HAYE M. J. J., NEUMANN K., KOELEWIJN H. P., 2012. *Strong decline of gene diversity in local populations of the highly endangered Common hamster (Cricetus cricetus) in the western part of its European range.* Conserv. Genet. 13, 311-322.

LUNT D. H., IBRAHIM K. M., HEWITT G. M., 1998. *MtDNA phylogeography and postglacial patterns of subdivision in the meadow grasshopper Chorthippus parallelus.* Heredity 80, 633-641.

MACPHEE R. D., TIKHONOV A. N., MOL D., GREENWOOD A. D., 2005. *Late Quaternary loss of genetic diversity in muskox (Ovibos).* BMC Evol. Biol. 5, 49.

MAGRI D., FINESCHI S., BELLAROSA R., BUONAMICI A., SEBASTIANI F., SCHIRONE B., SIMEONE M. C., VENDRAMIN G. G., 2007. *The distribution of Quercus suber chloroplast haplotypes matches the palaeogeographical history of the western Mediterranean.* Mol. Ecol. 16, 5259-5266.

MARKOVA A. K., SMIRNOV N. G., KOZHARINOV A. V., KAZANTSEVA N. E., SIMAKOVA A. N., MATĚJŮ J., ŘÍČANOVÁ Š., AMBROS M., KALA B., HAPL E., MATĚJŮ K., 2010. *Reintroductions of the European ground squirrel (Spermophilus citellus) in Central Europe (Rodentia: Sciuridae).* Lynx 41, 175-191.

MCDEVITT A. D., ZUB K., KAWAŁKO A., OLIVER M. K., HERMAN J. S., WOJCIK J. M., 2012. *Climate and refugial origin influence the mitochondrial lineage distribution of weasels (Mustela nivalis) in a phylogeographic suture zone.* Biol. J. Linn. Soc. 106, 57-69.

MÉDAIL F., DIADEMA K., 2009. *Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin.* J. Biogeogr. 36, 1333-1345.

MITCHELL F. J., 2005. *How open were European primeval forests? Hypothesis testing using palaeoecological data.* J. Ecol. 93, 168-177.

MITCHELL-JONES A. J., AMORI G., BOGDANOWICZ W., KRYSTUFEK B., REIJNDERS P. J. H., SPITZENBERGER F., STUBBE M., THISSEN J. B. M., VOHRALIK V., ZIMA J., 1999. *The atlas of European mammals.* Academic Press, London.

MITEV I., 2004. *New data on the Holocene distribution of the Southern Birch Mouse (Sicista subtilis (Pallas, 1773)) in Bulgaria.* Historia Naturalis Bulgarica 16, 133-138.

NADACHOWSKI A., 1989. *Origin and history of the present rodent fauna in Poland based on fossil evidence.* Acta Theriol. 34, 37-53.

NECHAY G., 2000. *Status of hamsters: Cricetus cricetus, Cricetulus migratorius, Mesocricetus newtoni and other hamster species in Europe.* Nature Environ. 106, Council of Europe Publishing, Strasbourg.

NEUMANN K., MICHAUX J. R., MAAK S., JANSMAN H., KAYSER A., MUNDT G., GATTERMANN G., 2005. *Genetic spatial structure of European common hamsters - a result of repeated range expansion and demographic bottlenecks.* Mol. Ecol. 14, 1473-1483.

NIETO FELINER G., 2011. *Southern European glacial refugia: a tale of tales.* Taxon 60, 365-372.

PROVAN J., BENNETT K. D., 2008. *Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia.* Trends Ecol. Evol. 23, 564-571.

RANDI E., GENTILE L., BOSCAGLI G., HUBER D., ROTH H. U., 1994. *Mitochondrial DNA sequence divergence among some west European brown bear (Ursus arctos L.) populations. Lessons for conservation.* Heredity 73, 480-489.

REINERS T. E., EIDENSCHENK J., NEUMANN K., NOWAK C., 2014. *Preservation of genetic diversity in a wild and captive population of a rapidly declining mammal, the Common hamster of the French Alsace region.* Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde 79, 240-246.

ŘÍČANOVÁ Š., BRYJA J., COSSON J. F., GEDEON C., CHOLEVA L., AMBROS M., SEDLÁČEK F., 2011. *Depleted genetic variation of the European ground squirrel in Central Europe in both microsatellites and the major histocompatibility complex gene: implications for conservation.* Conserv. Genet. 12, 1115-1129.

RUSIN M.YU., BANASZEK A., MISHTA A.V., 2013. *The common hamster (Cricetus cricetus) in Ukraine: evidence for population decline.* Folia Zool. 62, 207-213.

SANTUCCI F., EMERSON B. C., HEWITT G. M., 1998. *Mitochondrial DNA phylogeography of European hedgehogs.* Mol. Ecol. 7, 1163-1172.

SKREDE I., EIDESEN P. B., PORTELA R. P., BROCHMANN C., 2006. *Refugia, differentiation and postglacial migration in arctic-alpine Eurasia, exemplified by the mountain avens (Dryas octopetala L.).* Mol. Ecol. 15, 1827-1840.

SOMMER R. S., BENECKE N., 2005. *The recolonization of Europe by brown bears Ursus arctos Linnaeus, 1758 after the Last Glacial Maximum.* Mammal Rev. 35, 156-164.

SOMMER R. S., NADACHOWSKI A., 2006. *Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records.* Mammal Rev. 36, 251-265.

STEWART J. R., LISTER A. M., 2001. *Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota.* Trends Ecol. Evol. 16, 608-613.

STEWART J. R., DALÉN L., 2008. *Is the glacial refugium concept relevant for northern species? A comment on Pruett and Winker 2005.* Clim. Change 86, 19-22.

STEWART J. R., LISTER A. M., BARNES I., DALÉN L., 2010. *Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time.* P. Roy. Soc. B-Biol. Sci. 277, 661-671.

TABERLET P., BOUVET J., 1994. *Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear Ursus arctos in Europe.* P. R. Soc. Lond. B. Bio. 255, 195-200.

TABERLET P., CHEDDADI R., 2002. *Quaternary refugia and persistence of biodiversity.* Science 297, 2009-2010.

TABERLET P., FUMAGALLI L., WUSTOSAUCY A. G., COSSON J. F., 1998. *Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe.* Mol. Ecol. 7, 453-464.

TKADLEC E., HEROLDOVÁ M., VÍŠKOVÁ V., BEDNÁŘ M., ZEJDA J., 2012. *Distribution of the common hamster in the Czech Republic after 2000: retreating to optimum lowland habitats.* Folia Zool. 61, 246-253.

TREWICK S. A., MORGAN-RICHARDS M., RUSSELL S. J., HENDERSON S., RUMSEY F. J., PINTER I., BARRETT J. A., GIBBY M., VOGEL J. C., 2002. *Polyploidy, phylogeography and Pleistocene refugia of the rockfern Asplenium ceterach: evidence from chloroplast DNA.* Mol. Ecol. 11, 2003-2012.

TYLER T., 2002. *Geographical distribution of allozyme variation in relation to post-glacial history in Carex digitata, a widespread European woodland sedge.* J. Biogeogr. 29, 919-930.

WEINHOLD U., 2008. *Draft European action plan for the conservation of the common hamster (Cricetus cricetus L., 1758).* Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats, 28th Meeting of the Standing Committee, Strasbourg, France.

WIELSTRA B., CRNOBRNJA-ISAILOVIĆ J., LITVINCHUK S. N., REIJNEN B. T., SKIDMORE A. K., SOTIROPOULOS K., TOXOAPEUS A. G., TZANKOV N., VUKOV T., ARNTZEN J. W., 2013. *Tracing glacial refugia of Triturus newts based on mitochondrial DNA phylogeography and species distribution modeling.* Front. Zool. 10, 13.

WILSON D. E., REEDER D. M., 2005. *Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference.* Johns Hopkins University Press, Baltimore.

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.* J. Zool. 281, 249-262.

ZAGWIJN W. H., 1992. *Migration of vegetation during the Quaternary in Europe.* Courier Forschungsinstitut Senckenberg 153, 9-20.

ZIOMEK J., BANASZEK A., 2007. *The common hamster, Cricetus cricetus in Poland: status and current range.* Folia Zool. 56, 235-242.

ZIOMEK J., BANASZEK A., 2008. *Chomik europejski. Monografie Przyrodnicze.* Wydawnictwo Klubu Przyrodników, Świebodzin.

KOSMOS Vol. 65, 1, 69–79, 2016

THE HISTORY OF SPECIES REACTING WITH RANGE SHIFTS TO THE OCEANIC-CONTINENTAL CLIMATE GRADIENT IN EUROPE. THE CASE OF THE COMMON HAMSTER (*CRICETUS CRICETUS* L.)

ZOFIA KORBUT, AGATA BANASZEK

University of Białystok, Institute of Biology, K. Ciołkowskiego 1J, 15-245 Białystok, e-mail: zofia.korbut@gmail.com

Summary

Species 'range shifts' oscillated in response to cyclical climate changes. Glacial and interglacial cycles in the past often led to increase or contraction of the taxa range. The places where species persist during the period of the species' maximum contraction in range have been described as refuges. The location of refuges' areas depends mainly on the climate adaptation and environmental tolerance of individual species. Most of the bio- and phylogeographic studies performed so far in Europe recognized only one climatic gradient, which is latitudinal (important factor is temperature decreasing northwards). The other climatic gradient, that is often ignored in phylogeographic research, is the oceanic – continental one that in Europe is longitudinal. The common hamster (*Cricetus cricetus*) is the species adapted to continental climate which has lost large parts of its previous range in Western and Central Europe. The causes for this decline are not clearly understood but the main reasons taken under consideration are the changes occuring in agricultural management and urbanization of formerly agricultural areas. However, current shrinkage of the range may also be a response to oceanic climate gradient extending eastwards in Europe.