

Rośliny arktyczno-alpejskie w Europie a zmiany klimatyczne

Katarzyna MARCYSIAK

MARCYSIAK K. 2010. **Arctic-alpine plants and climate change in Europe.** *Wiadomości Botaniczne* 54(3/4): 21–29.

Arctic-alpine plant species in Europe are distributed in the north of the continent and in the mountains of the Alpine system. Plants adapted to cold climate appeared on Earth more than 30 Ma with the beginning of the climate cooling. First traces of the tundra vegetation on the northern hemisphere came from 2–3 Ma. The Pleistocene oscillations of temperature caused repeated migrations of the tundra plants leading to the arctic-alpine disjunction in their ranges.

Contemporary distribution of the arctic-alpine species is strongly influenced by temperature and the type of substratum, while migrations affected the intra-specific variability of those plants. Phylogeographic studies, trying to reconstruct those Pleistocene migrations with modern molecular methods indicated the lack of a common model of migration, even for species with similar habitat requirements.

The global warming may cause the partial loss of the intraspecific diversity of the arctic-alpine plants and the expansion of genotypes more tolerant to higher temperatures. The temperature rising will undoubtedly make vegetation belts in the mountains to move up, while in the arctic areas, to the north. Important ways helping to survive adverse conditions by the arctic-alpine species are the ability to long distance dispersal and to find specific niches, sometimes hidden among the unsuitable habitats.

KEY WORDS: glaciation, phylogeography, Pleistocene migrations, refugia

Katarzyna Marcysiak, Katedra Botaniki, Uniwersytet Kazimierza Wielkiego, ul. Ossolińskich 12, 85-093 Bydgoszcz, e-mail: marc@ukw.edu.pl

POWSTANIE ROŚLIN ARKTYCZNO-ALPEJSKICH

W obecnym klimacie, arktyczno-alpejskie gatunki roślin w Europie mają dwa główne obszary występowania: tereny arktyczne na północy kontynentu oraz góry systemu alpejskiego (Pawłowska 1972, Jalas, Suominen 1973, Ingrouille 1995, Preston, Hill 1997, Dahl 1998).

Zimnolubna roślinność charakterystyczna dla tundry pojawiła się najpierw na półkuli

południowej, w okolicach bieguna, ok. 34 mln lat temu, co było związane z rozwojem pokrywy lodowej Antarktyki (Willis, McElwain 2002, Thorn, DeConto 2006, Edgar et al. 2007, Merico et al. 2008, Eldrett et al. 2009). W tym czasie rozpoczęły się zmiany klimatyczne na całej Ziemi: średnia temperatura stopniowo, systematycznie spadała, np. na terenach obecnej środkowej Europy z 21°C w środkowym eocenie, po 18°C w oligocenie, 16°C w miocenie i 14°C w pliocenie (Willis, McElwain 2002, Ehlers,

Gibbard 2007, Syabryaj et al. 2007). Konsekwencją spadku temperatury były równoległe zmiany dokonujące się w pokrywie roślinnej, m.in. spadek udziału roślin drzewiastych we florach kopalnych (Erdei et al. 2007, Syabryaj et al. 2007). Rosła natomiast liczba gatunków roślin zielnych, przystosowanych do znoszenia klimatu suchego, zarówno gorącego, jak i zimnego. Rodziny, do których zaliczono takie gatunki pojawiają się licznie w eocenie – przybyło ich wówczas 12, oraz w oligocenie, dla którego podaje się 11 nowych rodzin. W sumie liczba tych rodzin zwiększyła się z 16 na początku eocenu do 43 w pliocenie (Willis, McElwain 2002, Barreda, Palazzesi 2007).

WYKSZTAŁCANIE SIĘ TYPU ZASIĘGU ARKTYCZNO-ALPEJSKIEGO

Obecnie uważa się, że zlodowacenia na półkuli północnej zaczęły się rozwijać także już ponad 30 mln lat temu (Eldrett et al. 2007, 2009), jednak udokumentowane ślady występowania roślin tundry na tym obszarze pochodzą dopiero sprzed 2–3 mln lat (Willis, McElwain 2002).

Największe zmiany klimatyczne miały miejsce w Plejstocenie, kiedy rozpoczęła się epoka lodowa. W okresie tym przez większość czasu (około 80%) panowały warunki klimatyczne typowe dla glacjału. W Europie, w wyższych szerokościach geograficznych, przy temperaturze niższej od dzisiejszej o co najmniej 10°C utworzyły się lodowce. Towarzyszyły im lokalne zlodowacenia w wielu masywach górskich Europy. W tym czasie, w niższych szerokościach panował klimat bardzo suchy, temperatura była niższa od obecnej o 2–5°, a stężenie CO₂ wynosiło 180 p.p.m., podczas gdy w interglacjalach wzrastało do 280 p.p.m. (Mannion 2001, van Andel 2002, Shin et al. 2003, Willis, Niklas 2004, Birks 2008, Birks, Willis 2008). W tych warunkach, w północno-zachodniej części Niżu Europejskiego rozwinęła się tundra, natomiast we wschodniej części wykształciły się stepy (Tarasov et al. 2000, Simakova 2006). Tundrę tworzyły gatunki roślin, które dziś, ze względu na zajmowany obszar, nazywamy arktycznymi

bądź alpejskimi. Na Nizinie Europejskiej potwierdzono występowanie co najmniej 70 takich gatunków w okresach zlodowaceń. Miały one wówczas przeważnie znacznie szersze zasięgi niż obecnie (Birks, Willis 2008).

Okresy glacialne poprzedzane były interglacjami, podczas których temperatura wzrastała do poziomu obecnie obserwowanego, lub nawet nieco wyższego (Kukla et al. 2002, Willis, Niklas 2004). Tereny niżowe Europy stawały się wówczas dostępne dla roślin ciepłolubnych, które w glacialu znajdowały warunki do życia głównie na południowych krańcach kontynentu, w śródziemnomorskich ostojach flor (Hewitt 2004, Willis, Niklas 2004, Birks, Willis 2008). Podczas ociepleń gatunki arktyczne były wypierane z dotychczasowych stanowisk i znajdowały schronienie w swoistych refugiach, przeważnie na obszarach zajętych w glacialu przez lodowce (Schönschwetter et al. 2005, Birks 2008). Rośliny te są dostosowane do surowych arktycznych warunków, a niektóre mają charakter pionierski, np. *Salix herbacea* (Beerling 1998, Alsos et al. 2009). Zasiedlanie nowych terenów związane było z podziałem populacji roślin tundry i ich wędrówką na północ Europy do Arktyki oraz do piętra alpejskiego w górach, gdzie pozostawały one przez czas interglacjału we wzajemnej izolacji.

Po cieplejszym okresie następowało kolejne ochłodzenie i następny glacjał. Po raz kolejny północ Europy i najwyższe partie gór pokrywały się lodowcami, a gatunki arktyczne były spychane na obszary niżu. W tych warunkach mogło dochodzić do spotkania dotychczas izolowanych populacji i przepływu genów pomiędzy nimi (Hewitt 1995, Comes, Kadereit 1998, Hewitt 1999, Hewitt 2000). Proces ten powtarzał się, ponieważ Europa doznała w plejstocenie co najmniej czterech dużych i kilku pomniejszych glacjałów, poprzedzanych interglacjami, w których można wyróżnić chłodniejsze stadiały i cieplejsze interstadiały. Fluktuacjom temperatury towarzyszyły wędrówki roślin arktycznych, którym kres jak na razie położyło ostatnie holoceńskie ocieplenie (około 12–10 tys. lat temu), trwające do dziś. Sytuacji tej nie zmieniły

chwilowe ochłodzenia, np. Mała Epoka Lodowa w latach 1560–1730 (Rutherford, D'Hondt 2000, Mannion 2001, Bjune et al. 2004).

Gatunki arktyczno-alpejskie przeżyły zatem już kilkakrotnie duże globalne ocieplenia i ochłodzenia, których efektem jest współczesny obraz rozmieszczenia tych roślin, w szczególności dysjunkcja w ich ogólnych zasięgach występująca między obszarem arktycznym na północy a piętrzem subalpejskim, alpejskim i subniwalnym gór w centrum i na południu Europy.

CZYNNIKI KSZTAŁTUJĄCE WSPÓŁCZESNE ROZMIESZCZENIE GATUNKÓW ARKTYCZNO-ALPEJSKICH

Przyczyn, które ukształtowały współczesne zasięgi roślin arktyczno-alpejskich było zapewne więcej, jednakże niewątpliwie wiodącą rolę odegrały plejstocenyjskie fluktuacje klimatyczne. Wyraźną zależność od klimatu obserwujemy u wielu gatunków arktyczno-alpejskich. Dobrym przykładem może być *Ranunculus glacialis*, który rośnie w obszarach, gdzie maksymalna temperatura lata nie przekracza 22°C; analogicznie dla *Salix herbacea*, *S. reticulata* i *Silene acaulis* maksymalna temperatura lata to 24°C. Ta zależność od średnich temperatur lata związana jest między innymi z faktem, że gatunki arktyczne, przystosowane do niskiego stężenia CO₂, mają szeroko otwarte szparki, w celu efektywniejszego pobierania tego gazu z atmosfery i zbyt wolno zamykają je w przypadku wzrostu temperatury. Silnej dyfuzji sprzyja między innymi okrągły kształt liści (Dahl 1998), lub u niektórych gatunków, jak *Salix herbacea*, liście amfistomatyczne (Beerling 1998). Kolejnym powodem złej tolerancji wysokiej temperatury jest niska odporność na przegrzanie w wyniku bezpośredniego napromieniowania; rośliny arktyczne nastawione są raczej na kumulowanie ciepła, czemu sprzyja poduszkowy typ wzrostu. Przy zwiększonym promieniowaniu słonecznym, temperatura w takich poduchach może szybko osiągać wartości letalne dla roślin (Dahl 1998).

Rośliny przejawiają fizjologiczne i morfologiczne reakcje także na zmiany innych

czynników abiotycznych, np. na stężenie CO₂. Doświadczalnie wykazano, że reakcją niektórych gatunków roślin na zwiększoną zawartość tego gazu w powietrzu jest podwyższenie temperatury nukleacji lodu w komórkach liści, co zwiększa ich wrażliwość na mróz. Spośród roślin arktyczno-alpejskich taką reakcję wykazują np. *Salix herbacea* i *Vaccinium uliginosum*. Nie zbadano dotychczas czy i jak wpływa to na odporność tych roślin na ocieplenie (Beerling et al. 2001). U *S. herbacea* obserwowano ponadto spadek wartości indeksu szparkowego wraz ze wzrostem ciśnienia cząsteczkowego CO₂, zachodzącego zarówno na przestrzeni czasu jak i na gradiencie wysokości (Rundgren, Beerling 1999, Beerling, Rundgren 2000).

Czynnikiem, który ukształtował (ograniczył) współczesne zasięgi roślin arktyczno-alpejskich była też na pewno konkurencja gatunków ciepłolubnych oraz, w pewnym zakresie, także konkurencja między gatunkami o podobnych wymaganiach klimatycznych. Stwierdzono bowiem, że w warunkach tundry gęsta pokrywa roślin naczyniowych i mszaków, szczególnie torfowców, ogranicza rekrutację siewek, w tym krzewinek, takich jak arktyczno-alpejskie wierzby czy dębik ośmiopłatkowy, których nasiona potrzebują odsłoniętej gleby do wykiełkowania (Gough 2006).

Ze wzrostem temperatury, w glebie zwiększa się tempo mineralizacji, szczególnie azotu i fosforu, dzięki czemu na ubogie wcześniej podłoża mogą wkraczać bardziej wymagające, a jednocześnie bardziej ekspansywne gatunki, stanowiące konkurencję dla roślin arktycznych, charakteryzujących się zwykle powolnym wzrostem (Crawford 2008).

Analizując główne czynniki kształtujące obraz rozmieszczenia gatunków arktyczno-alpejskich nie należy zapominać o preferencjach roślin co do podłoża. Dwóm najczęstszym typom podłoża w górach, granitowemu i wapiennemu, odpowiadają postacie tundry: rosnąca na kwaśnych ubogich glebach, oraz na glebach zasobnych w węglan wapnia. Niektóre gatunki rosną na obu typach – np. *Polygonum viviparum*, *Oxyria digyna* i *Rhodiola rosea*,

inne są przywiązane do podłoża wapiennego, jak *Dryas octopetala*, *Salix reticulata* czy *Astragalus alpinus*, wiele rośnie tylko na ubogich glebach lub granitowych skałach, np. *Salix herbacea*, *Cerastium trigynum*, *Ranunculus glacialis* (Pawłowski 1956, Gough 2006). Przystosowania do typu podłoża warunkowane są przez jego właściwości fizyczne, takie jak szybkość wietrzenia czy dostępność wody, ale znacznie bardziej przez właściwości chemiczne. Na przykład w kwaśnym środowisku wzrasta rozpuszczalność niektórych metali, w tym manganu, żelaza czy wyjątkowo toksycznego glinu. Rosnące na takim podłożu rośliny wykształciły różne mechanizmy obronne. Na podłożu wapiennym z kolei, gdzie rozpuszczalność wspomnianych metali i ich dostępność jest niższa, rośliny mogą chorować z powodu niedostatku niektórych z nich (Crawford 2008).

PLEJSTOCENSKIE WĘDRÓWKI ROŚLIN ARKTYCZNO-ALPEJSKICH W EUROPIE

Rośliny arktyczno-alpejskie zajęły swoje dzisiejsze stanowiska dzięki wędrówkom pod wpływem zmian klimatu. Obecnie próbuje się odtworzyć ich migracje na podstawie współczesnego podobieństwa mierzonego metodami molekularnymi, jak AFLP, markery satelitarne czy analizy chloroplastowego DNA. Pierwszymi analizami obejmowano zwykle części zasięgów (Nordal, Jonsell 1988, Hungerer, Kadereit 1998, Conti et al. 1999, Marhold et al. 2002), obecnie pojawiają się analizy dotyczące większych obszarów występowania, często łączące kilka metod (np. Alsos et al. 2009).

Wśród gatunków plejstocenkiej tundry były zarówno rośliny tworzące duże, liczne populacje, które stanowiły większą część biomasy zbiorowisk, jak i gatunki występujące w niewielkich skupieniach lub pojedynczo. Do gatunków decydujących o fizjonomii tundry należały bez wątpienia takie, jak *Dryas octopetala* czy *Salix herbacea*, które z tego m.in. powodu były obiektem molekularnych analiz biogeograficznych. Według Skrede et al. (2006), europejskie populacje *Dryas octopetala* tworzone są

przez dwie linie. Rośliny z przedpola plejstocenckiego lądolodu zasiedliły północ i zachód kontynentu, zawędrowały też do zachodniej Skandynawii. Z kolei do wschodniej Skandynawii i Karpat, w tym Tatr, przybyły rośliny z północnej Syberii. Strefa hybrydyzacji między tymi dwiema liniami przebiega prawdopodobnie w Tatrach, oraz w Skandynawii, gdzie istnienie jej potwierdzono także dla wielu innych gatunków (Taberlet 1998, Hewitt 1999).

Wędrówkę wierzby zielnej można wyjaśnić przy pomocy tak zwanej klasycznej hipotezy, tzn. z przedpola lądolodu w zachodniej Europie kolonizowała ona tereny położone na północ i południe. Migracja na północ, do Skandynawii, odbywała się szybko, szerokim frontem, czego efektem jest zachowana wysoka zmienność genetyczna *Salix herbacea* na tym terenie. Z niżu europejskiego wierzba zielna wędrowała także na wschód, przez Tatry, w pozostałe części Karpat. Natomiast po osiągnięciu Skandynawii, stamtąd kolonizowała Svalbard i Islandię. Jedynie charakter populacji pirenejskich wskazuje na ich dłuższą izolację (Alsos et al. 2009).

Wędrówki roślin nie tworzących dużych populacji, występujących w małych skupieniach, niekiedy pojedynczo, przebiegały według różnych schematów. *Minuartia biflora* migrowała zgodnie z klasyczną hipotezą, na północ i południe od plejstocenkiej tundry na Niżu Europejskim. Podobnie rzadki w Alpach *Ranunculus pygmaeus* przybył w ten region po ustąpieniu zlodowaceń z ostoi w północnej Syberii, poprzez Tatry, przy wyraźnym efekcie genetycznego wąskiego gardła, wskutek czego jego zmienność genetyczna na terenie Alp jest niewielka (Schönswetter et al. 2006). Odmienny przypadek prezentuje *Ranunculus glacialis*, który przeżył zlodowacenia m.in. w kilku izolowanych refugium na obrzeżach Alp. Dzięki temu pula genetyczna tego gatunku w Alpach jest bogata. Po wycofaniu się lądolodu, jaskier lodnikowy skolonizował tereny Skandynawii, z widocznym efektem założyciela, co sprawiło, że na tym obszarze jego różnorodność genetyczna jest niska (Schönswetter et al. 2003).

Dotychczasowe badania wskazują na brak wspólnego modelu migracji roślin arktyczno-alpejskich, nawet dla gatunków o podobnych wymaganiach siedliskowych. Większość roślin wędrowała do nowo powstających siedlisk z wykorzystaniem wielu dróg i sposobów. Migracje te miały wpływ głównie na ich wewnątrzgatunkową zmienność, czyli zróżnicowanie puli genetycznej, co ma szczególne znaczenie dla ochrony tych roślin.

ZAGROŻENIA I SZANSE ROŚLIN ARKTYCZNO-ALPEJSKICH WOBEC OCIEPLENIA KLIMATU

Wśród wyróżnionych przez *Intergovernmental Panel on Climate Change* typów ekosystemów szczególnie narażonych na zmiany klimatu znalazły się m.in. tundra i regiony górskie (Solomon et al. 2007). W zależności od przyjętego scenariusza, w roku 2055 temperatura w górach północnej Europy może wzrosnąć o 2,7 do 3,6°C, a w roku 2088 o 3,4–5,9°C (Nogués-Bravo et al. 2007).

Na zagrożonych ociepleniem terenach już obserwowane są zmiany flor. W przeprowadzonych w drugiej połowie lat 90. badaniach bogactwa florystycznego piętra subniwalnego alpejskich trzytysięczników, stwierdzono wzrost tego bogactwa, w porównaniu do danych historycznych z lat 1835–1953. Liczba gatunków uległa wyraźnemu zwiększeniu na 21 spośród 30 przebadanych szczytów (Gottfried, Grabherr 2003). Zmiany we florze notuje się także na terenie Ameryki Północnej. W Montanie, na obszarze Glacier National Park, obserwacje siedmiu arktyczno-alpejskich gatunków na południowym krańcu zasięgu wykazały spadek pokrycia czterech z nich po trzynastu latach obserwacji (Lesica, McCune 2004).

W Arktyce odnotowuje się większy wzrost i grubość pędów wierzb i olsz, czy wcześniejsze pojawianie się niektórych roślin wiosną (np. *Oxyria digyna*). Z drugiej strony, na skutek przesuszania dotąd bagnistych terenów, zmniejsza się ilość owoców np. *Vaccinium uliginosum* czy *Rubus chamaemorus* (Crawford 2008).

Analiza reakcji *Vaccinium uliginosum* i *Empetrum nigrum* na wzrost temperatury przeprowadzona w warunkach doświadczalnych wykazała intensywniejsze kiełkowanie nasion obu gatunków pod wpływem wyższej temperatury lata. Natomiast cieplejsze zimy mogą być zagrożeniem dla *V. uliginosum*, bowiem staje się ona bardziej narażona na infekcje grzybów (Graae et al. 2008).

Ocieplenie klimatu niewątpliwie spowoduje w górach przesuwanie się pięter roślinności w kierunku szczytów, natomiast w rejonach arktycznych ekspansję wielu gatunków roślin na północ. Niektórzy autorzy uważają ten proces za pozytywny aspekt ocieplenia, zwiększający bioróżnorodność tych obszarów (Crawford 2008).

Niekorzystne warunki klimatyczne rośliny mogą przetrwać w refugium. Zagadnienie to od lat jest przedmiotem wielu badań. W ostojach zachowały się, jak dotąd, najczęściej bogate pule genetyczne gatunków. Generalnie, im większy zasięg i liczba refugium, tym większe szanse na utrzymanie wysokiej wewnątrzgatunkowej różnorodności. Podczas zlodowaceń, głównymi ostojami roślin ciepłolubnych w Europie były południowe półwyspy (Hewitt 1995, Hewitt 1999, Willis, van Andel 2004, Birks, Willis 2008). W tym czasie rośliny arktyczne znajdowały korzystne warunki rozwoju na wielu terenach peryglacialnych. Część z nich mogła także występować w ukrytych refugium, tworzących swoiste wyspy wśród lądolodu. Kwestia występowania nunataków i ich roli w zachowaniu zmienności wewnątrzgatunkowej na terenie Skandynawii jest nadal dyskusyjna, a istnienie ich ma zarówno swoich zwolenników, jak i przeciwników (Nordal 1987, Abbott et al. 2000, Gugerli, Holderegger 2001, Stewart, Lister 2001, Brochmann et al. 2003, Birks et al. 2005). Są też opinie mówiące, że przeżycie roślin na obszarach nunataków było nieistotne, bowiem niewielki zakres zmienności, jaki tam został zachowany, był potem „wchłonięty” przez szeroką falę migracji postglacialnej (Gabrielsen et al. 1997). Niemniej, znaleziono stratygraficzne dowody potwierdzające istnienie nunataków w Norwegii (Paus et al. 2006). Potwierdzone zostało

także, metodami molekularnymi, przeżycie zlodowaceń przez niektóre gatunki w refugiach na obrzeżach lodowców w Alpach oraz Karpatach (Tribsch, Schönswetter 2003, Schönswetter et al. 2003, 2005, Ronikier et al. 2008).

Wobec ocieplania się klimatu, bardziej istotne są współczesne ostoje gatunków arktycznych. Ich obecne miejsca występowania poza Arktyką, szczególnie w masywach górskich, należy uznać za swoiste refugia. Oprócz głównych centrów występowania, gatunki arktyczne mogły i mogą utrzymywać się w ukrytych refugiach, umiejscowionych nie tylko w górach ale również na niżu. W Wielkiej Brytanii odnaleziono stanowiska 34 gatunków arktycznych poza głównym górskim zasięgiem, z których 22 „schodzi w dół” aż do poziomu morza (Willis 1996, Willis, van Andel 2004, Birks, Willis 2008, Provan, Bennett 2008, van Geel et al. 2008). Te ukryte ostoje są jednak często związane z pewnymi specyficznymi typami wybrzeży, np. klifami, które znajdują się na liście siedlisk zagrożonych ociepleniem klimatu i związanym z nim podniesieniem poziomu wód (Solomon et al. 2007).

Niektóre gatunki arktyczne wytworzyły ekoptypy przystosowane do różnych warunków, np. *Saxifraga oppositifolia* na suchych, eksponowanych stanowiskach tworzy kępy, a łodygi mają krótkie międzywęzła, podczas gdy osobniki z zimnych, nisko położonych wybrzeży charakteryzują się płozącym wzrostem i dłuższymi międzywęzłami (Crawford 2008). Podobnie znane są różne formy *Dryas octopetala*, różniące się wielkością liści, w zależności od warunków mikroklimatu (Birks 2008).

Zdolność zasiedlania odpowiednich nisz, tworzących często niewielkie enklawy wśród innych biotopów, zawdzięczają rośliny arktyczno-alpejskie, w dużej mierze przystosowaniu diaspory do przenoszenia na duże odległości. Wiele gatunków produkuje lekkie nasiona, opatrzone dodatkowo aparatami lotnymi (np. wierzby), co sprawia, że nowe tereny mogą być zasiedlane szybko i często z różnych źródeł (Abbott et al. 2000, Birks, Willis 2008, Crawford 2008).

Powstanie gatunków roślin przystosowanych do surowego, zimnego klimatu wiązało się

z postępującym ochłodzeniem na Ziemi, które rozpoczęło się u schyłku eocenu. Ich współczesne rozmieszczenie ukształtowało się w kolejnych epokach, a największe znaczenie miały wahania klimatyczne czwartorzędu. To pod ich wpływem następowały wielokrotne migracje gatunków, prowadzące m.in. do powstania dysjunkcji arktyczno-górskiej. Duże globalne ocieplenie może być dla gatunków arktyczno-alpejskich poważnym zagrożeniem. Efektem ocieplenia klimatu może być zanik części stanowisk, a także części wewnątrzgatunkowego zróżnicowania roślin arktyczno-alpejskich i ekspansja genotypów lepiej przystosowanych do wyższych temperatur (Crawford 2008).

Próby oszacowania zmian, jakie zajądą w ekosystemach wysokogórskich i w obszarach tundry, są obecnie przedmiotem wielu teoretycznych analiz i badań doświadczalnych, prowadzonych w różnej skali (por. np. program ITEX – International Tundra Experiment) (Sætersdal et al. 1998, Gugerli, Bauert 2001, Graae et al. 2008, Trivedi et al. 2008, Wookey 2008).

PODZIĘKOWANIA. Pragnę podziękować Prof. dr. hab. Adamowi Boratyńskiemu za konsultacje podczas pracy nad artykułem.

LITERATURA

- ABBOTT R. J., SMITH L. C., MILNE R. I., CRAWFORD R. M. M., WOLFF K., BALFOUR J. 2000. Molecular analysis of plant migration and refugia in the Arctic. *Science* **289**(5483): 1343–1346.
- ALSOS I. G., ALM T., NORMAND S., BROCHMANN C. 2009. Past and future range shifts and loss of diversity in Dwarf Willow (*Salix herbacea* L.) inferred from genetics, fossils, and modelling. *Global Ecology and Biogeography* **18**(2): 223–239.
- BARREDA V., PALAZZESI L. 2007. Patagonian vegetation turnovers during the Paleogene-Early Neogene: origin of arid-adapted floras. *The Botanical Review* **73**(1): 31–50.
- BEERLING D. J. 1998. *Salix herbacea*. *J. Ecol.* **86**(5): 872–895.
- BEERLING D. J., RUNDGREN M. 2000. Leaf metabolic and morphological responses of dwarf willow (*Salix herbacea*) in the sub-arctic to the past 9000 years of global environmental change. *New Phytol.* **145**(2): 257–269.

- BEERLING D. J., TERRY A. C., HOPWOOD C., OSBORNE C. P. 2001. Feeling the cold: atmospheric CO₂ enrichment and the frost sensitivity of terrestrial plant foliage. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **182**: 3–13.
- BIRKS H. H. 2008. The Late-Quaternary history of arctic and alpine plants. *Plant Ecology & Diversity* **1**(2): 135–146.
- BIRKS H. H., LARSEN E., BIRKS H. J. B. 2005. Did tree – *Betula*, *Pinus* and *Picea* survive the last glaciations along the west coast of Norway? A review of the evidence, in light of Kullman (2002). *J. Biogeogr.* **32**: 1461–1471.
- BIRKS H. J. B., WILLIS K. J. 2008. Alpines, trees and refugia in Europe. *Plant Ecology & Diversity* **1**(2): 147–160.
- BJUNE A. E., BIRKS H. J. B., SEPPÄ H. 2004. Holocene vegetation and climate history on a continental-oceanic transect in northern Fennoscandia based on pollen and plant macrofossils. *Boreas* **33**: 211–223.
- BROCHMANN C., GABRIELSEN T. M., NORDAL I., LANDVIK J. Y., ELVEN R. 2003. Glacial survival or *tabula rasa*? The history of North Atlantic biota revisited. *Taxon* **52**: 417–450.
- COMES H. P., KADEREIT J. W. 1998. The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends in Plant Science* **3**(11): 432–438.
- CONTI E., SOLTIS D. E., HARDIG T. M., SCHNEIDER J. 1999. Phylogenetic relationship of the silver saxifrages (*Saxifraga*, Sect. *Ligulatae* Haworth): implications for the evolution of substrate specificity, life histories, and biogeography. *Molec. Phylogenet. Evol.* **13**(3): 536–555.
- CRAWFORD R. M. M. 2008. Cold climate plants in a warmer world. *Plant Ecology & Diversity* **1**(2): 285–297.
- DAHL E. 1998. The phytogeography of Northern Europe. Cambridge University Press, New York.
- EDGAR K. M., WILSON P. A., SEXTON P. F., SUGANUMA Y. 2007. No extreme bipolar glaciation during the main Eocene calcite compensation shift. *Nature* **448**: 908–911.
- EHLERS J., GIBBARD P. L. 2007. The extent and chronology of Cenozoic Global Glaciation. *Quaternary International* **164–165**: 6–20.
- ELDRITT J. S., GREENWOOD D. R., HARDING I. C., HUBER M. 2009. Increased seasonality through the Eocene to Oligocene transition in northern high latitudes. *Nature* **459**: 969–974.
- ELDRITT J. S., HARDING I. C., WILSON P. A., BUTLER E., ROBERTS A. P. 2007. Continental ice in Greenland during the Eocene and Oligocene. *Nature* **446**: 176–179.
- ERDEI B., HABLY L., KÁZMÉR M., UTESCHER T., BRUCH A. A. 2007. Neogene flora and vegetation development of the Pannonian domain in relation to palaeoclimate and palaeogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **253**: 115–140.
- GABRIELSEN T. M., BACHMANN K., JAKOBSEN K. S., BROCHMANN C. 1997. Glacial survival does not matter: RAPD phylogeography of Nordic *Saxifraga oppositifolia*. *Molecular Ecology* **6**: 831–842.
- GOTTFRIED P. H., GRABHERR G. 2003. Effects of climate change on the alpine and nival vegetation of the Alps. *Journal Mountain Ecology* **7**(Suppl.): 9–12.
- GOUGH L. 2006. Neighbour effects on germination, survival, and growth in two arctic tundra plant communities. *Ecography* **29**: 44–56.
- GRAAE B. J., ALSOS I. G., EJRNAES R. 2008. The impact of temperature regimes on development, dormancy breaking and germination of dwarf shrub seeds from arctic, alpine and boreal sites. *Plant Ecology* **198**: 275–284.
- GUGERLI F., BAUERT M. R. 2001. Growth and reproduction of *Polygonum viviparum* show weak responses to experimentally increased temperature at a Swiss Alpine site. *Bot. Helvet.* **111**(2): 169–180.
- GUGERLI F., HOLDEREGGER R. 2001. Nunatak survival, *tabula rasa* and the influence of the Pleistocene ice-ages on plant evolution in mountain areas. *Trends in Plant Science* **6**(9): 397–398.
- HEWITT G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* **405**: 907–913.
- HEWITT G. M. 1995. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biol. J. Linn. Soc.* **58**: 247–276.
- HEWITT G. M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biol. J. Linn. Soc.* **68**: 87–112.
- HEWITT G. M. 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philos. Trans., Ser. B* **359**: 183–195.
- HUNGERER K. B., KADEREIT J. K. 1998. The phylogeny and biogeography of *Gentiana* L. sect. *Ciminalis* (Adans.) Dumort.: a historical interpretation of distribution ranges in the European high mountains. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **1**(1): 121–135.
- INGROUILLE M. 1995. Historical ecology of the British flora. Chapman & Hall, London, Glasgow, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras.
- JALAS J., SUOMINEN J. (red.) 1973. Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe, 2. Gymnospermae. The Committee for Mapping the Flora of Europe and Societas Biologica Fennica Vanamo, Helsinki.
- KUKLA G. J., BENDER M. L., DE BEAULIEU J.-L., BOND G., BROECKER W. S., CLEVERINGA P., GAVIN J. E., HERBERT T. D., IMBRIE J., JOUZEL J., KEIGWIN L. D., KNUDSEN K.-L., MCMANUS J. F., MERKT J., MUHS D. R.,

- MÜLLER H. 2002. Last interglacial climates. *Quatern. Res.* **58**: 2–13.
- LESICA P., MCCUNE B. 2004. Decline of arctic-alpine plants at the southern margin of their range following a decade of climatic warming. *Journal of Vegetation Science* **15**: 679–690.
- MANNION A. M. 2001. Zmiany środowiska Ziemi. Historia środowiska przyrodniczego i kulturowego. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- MARHOLD K., HUTHMANN M., HURKA H. 2002. Evolutionary history of the polyploidy complex of *Cardamine amara* (Brassicaceae): isozyme evidence. *Plant Systematic and Evolution* **233**(1–2): 15–28.
- MERICO A., TYRRELL T., WILSON P. A. 2008. Eocene/Oligocene ocean de-acidification linked to Antarctic glaciation by sea-level fall. *Nature* **452**: 979–983.
- NOGUÉS-BRAVO D., ARAÚJO M. B., ERREA M. P., MARTÍNEZ-RICA J. P. 2007. Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st century. *Global Environmental Change* **17**: 420–428.
- NORDAL I. 1987. *Tabula rasa* after all? Botanical evidence for ice-free refugia in Scandinavia reviewed. *J. Biogeogr.* **14**: 377–388.
- NORDAL I., JONSELL B. 1988. A phylogeographic analysis of *Viola rupestris*: three post-glacial immigration routes into the Nordic area? *Bot. J. Linn. Soc.* **128**: 105–122.
- PAUS A., VELLE G., LARSEN J., NESJE A., LIE Ø. 2006. Lateglacial nunataks in central Scandinavia: biostratigraphical evidence for ice thickness from Lake Flåfjættjønn, Tynset, Norway. *Quaternary Science Reviews* **25**: 1228–1246.
- PAWŁOWSKA S. 1972. Charakterystyka statystyczna i elementy flory polskiej. W: W. SZAFER, K. ZARZYCKI (red.), Szata roślinna Polski, 1. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, s. 129–206.
- PAWŁOWSKI B. 1956. Flora Tatr, 1. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- PRESTON C. D., HILL M. O. 1997. The geographical relationships of British and Irish vascular plants. *Bot. J. Linn. Soc.* **124**: 1–120.
- PROVAN J., BENNETT K. D. 2008. Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends Ecol. Evol.* **23**(10): 564–571.
- RONIKIER M., CIEŚLAK E., KORBECKA G. 2008. High genetic differentiation in the alpine plant *Campanula alpina* Jacq. (Campanulaceae): evidence for glacial survival in several Carpathian regions and long-term isolation between the Carpathians and the Alps. *Molecular Ecology* **17**: 1763–1775.
- RUNDGREN M., BEERLING D. 1999. A Holocene CO₂ record from the stomatal index of *Salix herbacea* L. leaves from northern Sweden. *The Holocene* **9**(5): 509–513.
- RUTHERFORD S., D'HONDT S. 2000. Early onset and tropical forcing of 100 000-year Pleistocene glacial cycles. *Nature* **408**: 72–75.
- SÆTERSDAL M., BIRKS H. J., PEGLAR S. 1998. Predicting changes in Fennoscandian vascular-plant species richness as a result of future climatic change. *J. Biogeogr.* **25**: 111–122.
- SCHÖNSWETTER P., POPP M., BROCHMANN C. 2006. Rare arctic plants of the European Alps have different immigration histories: the snow bed species *Minuartia biflora* and *Ranunculus pygmaeus*. *Molecular Ecology* **15**: 709–720.
- SCHÖNSWETTER P., PAUN O., TRIBSCH A., NIKLFELD H. 2003. Out of the Alps: colonization of Northern Europe by east alpine populations of the glacier buttercup *Ranunculus glacialis* L. (Ranunculaceae). *Molecular Ecology* **15**: 709–720.
- SCHÖNSWETTER P., STEHLIK I., HOLDEREGGER R., TRIBSCH A. 2005. Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Molecular Ecology* **14**: 3547–3555.
- SHIN S.-I., LIU Z., OTTO-BLIESNER B., BRADY E. C., KUTZBACH J. E., HARRISON S. P. 2003. A simulation of the Last Glacial Maximum climate using the NCAR-CCSM. *Climate Dynamics* **20**: 127–151.
- SIMAKOVA A. N. 2006. The vegetation of the Russian Plain during the second part of the Late Pleistocene (33–18 ka). *Quaternary International* **149**(1): 110–114.
- SKREDE I., BRONKEN EIDENSEN P., PINEIRO PORTELA R., BROCHMAN C. 2006. Refugia, differentiation and post-glacial migration in arctic-alpine Eurasia, exemplified by the mountain avens (*Dryas octopetala* L.). *Molecular Ecology* **15**(7): 1827–1840.
- SOLOMON S., QIN D., MANNING M., CHEN Z., MARQUIS M., AVERYT K. B., TIGNOR M., MILLER H. L. (red.) 2007. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, New York, <http://www.ipcc.ch/publications_and_data/publications_ipcc_fourth_assessment_report_wg1_report_the_physical_science_basis.htm>, dostęp: 29 października 2010.
- STEWART J. R., LISTER A. M. 2001. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends Ecol. Evol.* **16**(11): 608–613.
- SYABRYAJ S., UTESCHER T., MOLCHANOFF S., BRUCH A. A. 2007. Vegetation and palaeoclimate in the Miocene of Ukraine. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **253**: 169–184.
- TABERLET P. 1998. Biodiversity at the intraspecific level: the comparative phylogeographic approach. *J. Biogeogr.* **64**: 91–100.

- TARASOV P. E., VOLKOVA V. S., WEBB T., GUIOT J., ANDREEV A. A., BEZUSKO L. G., BEZUSKO T. V., BYKOVA G. V., DOROFYUK N. I., KVAVADZE E. V., OSIPOVA I. M., PANOVA N. K., SEVASTYANOV D. V. 2000. Last glacial maximum biomes reconstructed from pollen and plant macrofossil data from northern Eurasia. *J. Biogeogr.* **27**: 609–620.
- THORN V., DECONTO R. 2006. Antarctic climate at the Eocene/Oligocene boundary – climate model sensitivity to high latitude vegetation type and comparisons with the palaeobotanical record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **231**(1/2): 134–157.
- TRIBSCH A., SCHÖNSWETTER P. 2003. Patterns of endemism and comparative phylogeography confirm paleo-environmental evidence for Pleistocene refugia in the eastern Alps. *Taxon* **52**: 477–497.
- TRIVEDI M. R., MORECROFT M. D., BERRY P. M., DAWSON T. P. 2008. Potential effects of climate change on plant communities in three montane nature reserves in Scotland, UK. *Biol. Conservation* **141**: 1665–1675.
- VAN ANDEL T. H. 2002. The climate and landscape of the middle part of the Weichselian Glaciation in Europe: The Stage 3 Project. *Quatern. Res.* **57**: 2–8.
- VAN GEEL B., APTROOT A., BAITTINGER C., BIRKS H. H., BULL I. D., CROSS H. B., EVERSHED R. P., GRAVENDIEN B., KOMPANJE E. J. O., KUPERUS P., MOL D., NIEROP K. G. J., PALS J. P., TIKHONOV A. N., VAN REENEN G., VAN TIENDEREN P. H. 2008. The ecological implications of a Yakutian mammoth's last meal. *Quatern. Res.* **69**: 361–376.
- WILLIS K. J. 1996. Where did all the flowers go? The fate of temperate European flora during glacial periods. *Endeavour* **20**: 110–114.
- WILLIS K. J., MCELWAIN J. C. 2002. The evolution of plants. Oxford University Press, Oxford, New York.
- WILLIS K. J., NIKLAS K. J. 2004. The role of Quaternary environmental change in plant macroevolution: the exception or the rule? *Philos. Trans., Ser. B* **359**: 159–172.
- WILLIS K. J., VAN ANDEL T. H. 2004. Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation. *Quaternary Science Review* **23**: 2369–2387.
- WOOKEY P. A. 2008. Experimental approaches to predicting the future of tundra plant communities. *Plant Ecology & Diversity* **1**(2): 299–307.