

Historia migracji roślinności kserotermicznej na teren Polski południowej w świetle badań molekularnych

ELŻBIETA CIEŚLAK

CIEŚLAK, E. 2015. Migration history of xerothermic plants on the area of the southern Poland, in terms of molecular data. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica* 22(1): 3–13, 2015. Kraków. PL ISSN 1640-629X.

ABSTRACT: The paper presents a discussion of the information about xerothermic species obtained by modern molecular techniques, compared to the knowledge based on classic research. Molecular data can be an important new element in the study of the origin and the time of migration of xerothermic species to southern Poland and more broadly, to Central Europe. The results of the molecular study indicate that among the species of plants there are those that have been occurring and differentiating in Central and Eastern Europe for a time longer than that since the last glacial period, as reported previously in the literature. The analysis indicated also that the main migration route of the xerothermic species ran westward along the northern side of the Carpathian Mts but did not support the existence of a direct route from the south via the Moravian Gate. The divergence of genetic lineages identified in the study in southern Poland suggests that the populations from the Wyżyna Małopolska upland had an independent history and are older than those from the Wyżyna Lubelska upland.

KEY WORDS: xerothermic species, phylogeography, southern Poland, migration routes, time of migrations

E. Cieślak, Instytut Botaniki im. W. Szafera, Polska Akademia Nauk, ul. Lubicz 46, 31-512 Kraków, Polska; e-mail: e.cieslak@botany.pl

WSTĘP

W dyskusji nad pochodzeniem flor i historią mechanizmów kształtujących zasięgi różnych grup gatunków, obok klasycznych badań z zakresu florystyki, fitosocjologii i paleobotaniki, bardzo duże znaczenie mają badania dotyczące zmienności i zróżnicowania genetycznego gatunków. Dane te dla wielu grup gatunków stanowią ważny element w poznaniu ich genetyki i często dopiero one są punktem wyjścia do dyskusji nad czynnikami i procesami wpływającymi na geograficzne rozmieszczenie linii genetycznych danego gatunku w obrębie zasięgu (AVISE 2000a, b; TABERLET i in. 1998). Do modelowych układów biogeograficznych w Europie należy np. analizowana od kilku lat przez wielu badaczy flora wysokogórska, rozmieszczona w dobrze wyodrębnionych siedliskach wysokich gór (THIEL-EGENTER i in. 2009; SCHÖNSWETTER i in. 2005; RONIQUIER 2011 i literatura tam cytowana; RONIQUIER i in. 2012). W tym kontekście równie interesującą, a wciąż mało poznaną grupą

roślin w skali Europy Środkowej, są gatunki przywiązane do siedlisk kserotermicznych. Ich ekstralocalne stanowiska, znajdujące się w obszarach o szczególnej kombinacji warunków orograficznych, glebowych i mikroklimatycznych, tworzą charakterystycznie powtarzający się wzorzec wyspowo rozmieszczonych populacji (MEDWECKA-KORNAŚ & KORNAŚ 1977).

Ogólnie centrum występowania gatunków kserotermicznych obejmuje obszar Pontyjski, Nizinę Węgierską, szeroko ujęty basen Morza Śródziemnego oraz centralną Azję. Szczegółowo natomiast, w zależności od typu geograficznego rozmieszczenia, wyróżniamy wśród nich głównie gatunki pontyjsko-pannońskie, submediterańskie oraz irano-turańskie (MEDWECKA-KORNAŚ & KORNAŚ 1977; PAWŁOWSKA 1977).

Różnorodność czynników wpływających na kształt zasięgów i typ rozmieszczenia gatunków kserotermicznych spowodowała, że gatunki te stanowiły i stanowią interesujący przedmiot badań biogeograficznych. W przypadku tej grupy roślin, nadal nierozwiązaną kwestią jest ustalenie, na ile współczesny, wyspowy charakter zasięgów tych gatunków w Europie Środkowej jest uwarunkowany czynnikami historycznymi i ma charakter reliktowy, a na ile jest efektem niedawnej migracji. Odrębną kwestią pozostaje problem, w jakim stopniu zasięgi te są związane z działalnością człowieka, którego presja na środowisko od holoceńskiego optimum klimatycznego (m.in. przez prowadzenie gospodarki rolno-pasterskiej i procesy związane z odlesianiem obszarów na żyznych węglanowych glebach) ułatwiała zarówno migracje, jak i osiedlanie się tego typu gatunków (MEDWECKA-KORNAŚ & KORNAŚ 1977). Problematyka ta wpisuje się w ciągle aktualną dyskusję na temat powtórnej kolonizacji Europy Środkowej, szczególnie jej północnych obszarów, po okresie zlodowaceń plejstoceńskich (POTT 1995; HEWITT 1999; BREDEKAMP i in. 2002). Jednak odtwarzanie szlaków migracji gatunków kserotermicznych, a szczególnie czasu ich przebiegu, napotyka na duże trudności wobec właściwie braku zarówno ich szczątków kopalnych, jak i osadów pyłkowych. Ustalanie szlaków migracji dla gatunków występujących na obszarach stepowych Europy południowej, opierało się zasadniczo na analizie chorologicznej (KOZŁOWSKA 1931; PAWŁOWSKA 1977; SZAFER 1977).

Natomiast te nieliczne dane paleobotaniczne, które są odnotowywane (jak np. z rodzaju *Artemisia*, ŚRODOŃ 1977), nie dotyczą gatunków związanych z południowymi stepami Europy, ale występujących na obszarze stepów północnych obszarów Euroazji (północne części wschodniej Europy i ich azjatyckie przedłużenia). Uważa się, że we florze tundry glacialnej, gatunki te, dzięki odporności na bardzo niskie temperatury, stanowiły znaczną grupę (SZAFER 1977; ŚRODOŃ 1977). W Europie Środkowej, bezleśne obszary zimnej tundry glacialnej z udziałem roślin charakterystycznych dla tych stepów i światłolubnych krzewów, były często określane mianem „zimnego stepu” (KULCZYŃSKI 1927; SZAFER 1946).

W Polsce zbiorowiska roślinności kserotermicznej występują w dużym rozproszeniu. Dominują w południowo-wschodniej części kraju i stają się coraz rzadsze w kierunku północnym. W tym też kierunku następuje ubożenie flory zbiorowisk kserotermicznych. Wspomniane zróżnicowanie jest ściśle powiązane z historią zlodowaceń plejstoceńskich na kontynencie europejskim. W ich konsekwencji, wędrówki gatunków stepowych na teren Polski, przebiegały różnymi szlakami i w różnym czasie, dlatego w poszczególnych obszarach w skład zbiorowisk murawowych mogą wchodzić gatunki różnego pochodzenia (różnych elementów historycznych) (MEDWECKA-KORNAŚ & KORNAŚ 1977).

Hipotezy dotyczące szlaków migracyjnych gatunków kserotermicznych na obszar Polski (i szerzej Europy Środkowej) formułowane były w literaturze co najmniej od pierwszej połowy XX w. Oparte były na wynikach bądź to regionalnych opracowań florystycznych (np. DZIUBAŁTOWSKI 1916, 1923; SZAFER 1918; KOZŁOWSKA 1923, 1928, 1930; GAJEWSKI 1937; MEDWECKA-KORNAŚ 1952; CYUNEL 1959; TACIK 1959; CEYNOWA 1968), bądź też prac poświęconych taksonomii krytycznych grup gatunków (CEYNOWA-GIEŁDOŃ 1976), jak również zbiorowiskom muraw kserotermicznych (KOZŁOWSKA 1923, 1928). Ustalenie, czy migracje te miały charakter zdarzeń jednostkowych oraz określenie czasu ich trwania, w dużej mierze opierało się na wnioskowaniu pośrednim, opartym zarówno na danych chorologicznych, jak i taksonomicznych (np. DZIUBAŁTOWSKI 1916; KOZŁOWSKA 1925, 1931; CEYNOWA-GIEŁDOŃ 1976).

Uważa się, że na teren Polski główne kierunki wędrówek gatunków kserotermicznych prowadziły ze wschodu i południowego-wschodu na północ, co jest związane z obecnością terenów z naturalną florą stepową w południowo-wschodniej części kontynentu. Szlaki tych wędrówek prowadziły zasadniczo poprzez Naddniestrze i wzdłuż północnej krawędzi Karpat w kierunku zachodnim oraz bezpośrednio z południa z Niziny Pannońskiej przez Bramę Morawską. Bezpośrednio z obszarów pannońskich szlak migracyjny mógł również prowadzić przez Karpaty, przechodząc w poprzek Beskidów ze Spisza przełomowymi dolinami Dunajca i Popradu do Sądecczyzny (PAWŁOWSKI 1925; TACIK 1959) i/lub przełęczce graniczne w Beskidzie Niskim oraz wzdłuż dolin Wisłoki, Jasiołki i Wisłoka (PAWŁOWSKI 1925; CYUNEL 1959; PAWŁOWSKA 1977). Dla gatunków kserotermicznych podawana jest również migracja z kierunku zachodniego na wschód, z Turynii i Niżu Niemieckiego, szlakiem prowadzącym Pradolina Toruńsko-Eberswaldzką i/lub przedpołem Sudetów i dalej na obszar wyżyn Polski południowej (MEDWECKA-KORNAŚ & KORNAŚ 1977; SZAFER 1977). Zasadniczo przyjmuje się, że na obszarze Polski wędrówka tej grupy roślin odbywała się nieprzerwanie od czasu ostatniego glacjału aż po nowsze okresy przemian klimatu i flory w holocenie (SZAFER 1946, 1977).

FILOGEOGRAFIA GATUNKÓW ROŚLIN KSEROTHERMICZNYCH W EUROPIE ŚRODKOWEJ

Dotychczasowe badania dotyczące filogeografii oraz genetyki populacyjnej i konserwatorskiej gatunków kserotermicznych w Polsce, jak i szerzej w Europie, były bardzo nieliczne, zarówno w odniesieniu do gatunków roślin, jak i zwierząt. Stan ten jest po części wynikiem niewielkiego udziału stepowych gatunków i siedlisk na zachodzie Europy, gdzie badania filogeograficzne rozwijały się najprężniej. W efekcie, w pracach podsumowujących historię zmian zasięgu i aktualnego zróżnicowania flory i fauny europejskiej, wzorce filogeograficzne gatunków kontynentalno-stepowych były pomijane lub marginalizowane (TABERLET i in. 1998; HEWITT 1999; SCHMITT 2007). Wyniki analiz filogeograficznych roślin kserotermicznych z uwzględnieniem obszarów z Europy Środkowej i obszarów przyległych, opublikowano dopiero w ostatnich latach. Dotyczy to zarówno pojedynczych gatunków (np. WRÓBLEWSKA 2008; HENSEN i in. 2010; CIEŚLAK 2013; SZCZEPANIAK 2013), jak i grup gatunków reprezentujących dany element geograficzny (CIEŚLAK 2014). Odrębną grupę

stanowią prace (również nieliczne), dotyczące badań nad zmiennością genetyczną gatunków w kontekście zachowania różnorodności regionalnej w skali danego kraju (KRZAKOWA i in. 2006; KRZAKOWA & MICHALAK 2007; SZCZEPANIAK & CIEŚLAK 2003, 2006, 2007, 2009; SZCZEPANIAK i in. 2007, 2009; BĄBA i in. 2012a, b).

Dla flory Polski do tej pory najlepiej udokumentowaną analizę filogeograficzną przeprowadzono dla gatunków reprezentujących element pontyjsko-pannoński i związanych z siedliskami murawowymi w południowej Polsce oraz charakteryzujących zespół *Inuletum ensifoliae* (KOZŁOWSKA 1925) z klasy *Festuco-Brometea* (MATUSZKIEWICZ 2005). Są to: *Carlina onopordifolia*, *Cirsium pannonicum*, *Inula ensifolia*, *Linum flavum*, *L. hirsutum* (CIEŚLAK 2014) oraz *Irys aphylla* (WRÓBLEWSKA & BRZOSKO 2006; WRÓBLEWSKA 2008).

Wyniki badań struktury genetycznej grupy gatunków roślin kserotermicznych elementu pontyjsko-pannońskiego wykazały dużą zbieżność w odniesieniu do poziomu zmienności, jak i przestrzennego rozkładu tej zmienności w zasięgu obejmującym obszar Europy Środkowej (CIEŚLAK 2014). Ta spójność wyników daje możliwość ustalenia historycznych związków pomiędzy obszarami w różnych częściach zasięgu i w rezultacie podjęcia dyskusji o ich historii kształtowania się na obszarze Europy Środkowej, w tym i w Polsce. Nasuwa się jednak pytanie, czy i na ile informacje uzyskane w oparciu o nowoczesne techniki molekularne w odniesieniu do dotychczas znanych danych, opartych na klasycznych badaniach, będą istotnym i nowym elementem w dyskusji nad pochodzeniem i kształtowaniem się zasięgów gatunków kserotermicznych w północnej części Europy Środkowej.

W dotychczasowych opracowaniach zawsze podkreślana była dominująca rola szlaku migracji z obszarów położonych na wschód od granic Polski (PAWŁOWSKA 1977). Szczególnie w przypadku Polski południowo-wschodniej podkreślano, że wędrówkom gatunków kserotermicznych z tego kierunku sprzyjał zasadniczy brak wyraźnych barier oraz dogodne ukształtowanie fizjograficzne pomiędzy wyżynami Polski południowej a Wyżyną Podolską. Wyniki badań filogeograficznych potwierdziły, że w wędrówce na teren Polski szlak ze wschodu na zachód, prowadzący po północnej stronie Karpat, odegrał zasadniczą rolę (CIEŚLAK 2014). W literaturze dotyczącej gatunków kserotermicznych, za równie ważny jak ten ze wschodu, uważany jest szlak prowadzący bezpośrednio z południa. Niezależnie dyskutowano również na ile, w wędrówce z południa, łuk Karpat był barierą dla gatunków kserotermicznych. Autorzy prac przyjmowali, że Karpaty stanowiły barierę i były jedynie „obserwatorami wędrówek z południa na północ” (PAWŁOWSKI 1925; KORNAŚ 1955), a wędrówka roślin była możliwa dzięki Bramie Morawskiej pomiędzy Sudekami i Karpatami (SZAFFER 1926; MEDWECKA-KORNAŚ & KORNAŚ 1977; PAWŁOWSKA 1977). W przypadku danych molekularnych, wykazana odrębność genetyczna populacji po północnej stronie w stosunku do populacji po południowej stronie łuku Karpat wskazuje, że zasadniczo wędrówki po obu stronach łuku Karpat odbywały się niezależnie, a dla wędrówek bezpośrednio z obszarów południowych grzbiety górskie Sudetów i Karpat stanowiły naturalną barierę (CIEŚLAK 2014). W oparciu o dane z literatury nie potwierdzono zatem migracji roślin kserotermicznych z południa na północ przez Bramę Morawską. Tak więc wyniki analiz molekularnych wskazują na znacznie mniejszą rolę Bramy Morawskiej niż dotąd wnioskowano. Odnotowano natomiast, że wędrówka roślin kserotermicznych mogła odbywać się przez wspomniane wcześniej doliny w Karpatach, ale była raczej sporadyczna

i o małym natężeniu (WRÓBLEWSKA & BRZOSKO 2006; CIEŚLAK 2014). Na podstawie danych z analiz molekularnych stwierdzono również, że najprawdopodobniej nie doszło do migracji analizowanej grupy gatunków na tereny południowej Polski z kierunku zachodniego szlakiem po północnej stronie Sudetów, przedpołem Rudaw i Sudetów (CIEŚLAK 2014).

W badaniach filogeograficznych interesującą kwestią jest wykazany na terenie Polski wyraźny podział genetyczny populacji z Wyżyny Małopolskiej i Lubelskiej. Wskazuje to, że wędrówki na te Wyżyny, z obszarów położonych na południowy wschód od granic Polski, odbywały się niezależnie i prawdopodobnie nie dochodziło do migracji na Wyżynę Małopolską z Wyżyny Lubelskiej (CIEŚLAK 2014). Wykazana tak zdecydowana odrębność genetyczna populacji gatunków kserotermicznych z Wyżyny Małopolskiej i Wyżyny Lubelskiej wnosi nowe spojrzenie w odniesieniu do dotychczasowych danych z literatury (SZAFER 1977).

Zaobserwowane podobieństwo genetyczne populacji z Wyżyny Lubelskiej do populacji z Wyżyny Podolskiej, a nie z Wyżyny Małopolskiej dowodzi, że populacje z Wyżyny Małopolskiej mogą być pozostałością starej fali migracyjnej, do której doszło po zlodowaceniach San1 i San 2, czyli między około 650–440 ka (LINDNER & MARKS 2008). Może to wskazywać na starszy wiek populacji z Wyżyny Małopolskiej w stosunku do populacji z Wyżyny Lubelskiej. Taki wniosek był już wysuwany przez DZIUBAŁTOWSKIEGO (1916), który podawał, że rośliny „kserofytowe” (zamiennie nazywał je stepowymi) na Wyżynę Małopolską przywędrowały w okresie międzylodowcowym, czemu miał sprzyjać klimat oraz dostępność siedlisk po wycofujących się największych zlodowaceniach San1 i San2 na ziemiach polskich. Podobnie uważała KOZŁOWSKA (1923, 1926) – według niej pierwsze przenikanie gatunków związanych ze zbiorowiskiem *Inuletum ensifoliae* na teren Wyżyny Małopolskiej, musiało przebiegać po „ustąpieniu zlodowacenia L3” (po zlodowaceniach San1 i San2) względnie z „następowaniem L4” (zlodowacenie Odry i Warty, około 130 ka). Niemniej jednak, główna fala migracyjna tego elementu na teren Wyżyny Małopolskiej miała miejsce zdaniem KOZŁOWSKIEJ (1928) w późniejszym okresie postglacjalnym. W przypadku Wyżyny Lubelskiej przyjmuje się, że szlak migracyjny roślinności ciepłolubnej prowadził z południowego wschodu między innymi przez Opole i Roztocze i migracja odbywała się nieprzerwanie od czasu ostatniego glacjału (SZAFER 1977), tj. od około 18–19 ka (WYSOTA i in. 2002).

BADANIA FILOGEOGRAFICZNE INNYCH ORGANIZMÓW KSEROTERMICZNYCH

Pod względem filogeograficznym dobrze poznaną grupą wśród zwierząt pochodzenia stepowego są gryzonie (np. BIEDRZYCKA & KONOPIŃSKI 2008; KRYŚTUFEK i in. 2009; BANASZEK i in. 2011). Dostępne są opracowania dotyczące genetyki populacji niektórych stepowych ptaków (np. ZINK i in. 2008; KVIST i in. 2011; MARTIN i in. 2002) czy gadów (np. SANTOS i in. 2008). Większość wyników badań nad gatunkami zwierząt kserotermicznych pozwala na stwierdzenie, że były one prawdopodobnie szerzej rozmieszczone i pospolitsze w okresie zlodowaceń, kiedy to znaczne obszary Europy pokrywała roślinność stepo-tundry. Bezkręgowce stepowe były jak dotąd badane sporadycznie, przykłady dotyczą gatunków motyli (np. WAHLBERG & SACCHERI 2007; PRZYBYŁOWICZ i in. 2013) czy szarańczaków

(np. ORTEGO i in. 2009). Z obszaru Europy Środkowej, w tym z Polski, badaniami genetycznymi objęto głównie stepowe chruściki (KAJTOCH 2011; KUBISZ i in. 2012; KAJTOCH i in. 2014a, b). Wyniki tych prac dowodzą, że w przypadku gatunków stepowych znaczące zróżnicowanie genetyczne powiązane jest z rozmieszczeniem geograficznym populacji, co wskazuje na dłuższą niż holoceniową historię ich występowania w Europie środkowo-wschodniej. Wniosek mówiący, że koleopterofauna stepowa ma długą historię występowania na tym obszarze sugeruje, że siedliska stepowe wraz z gatunkami roślin kserotermicznych też musiały istnieć na tym obszarze od dawna.

PODSUMOWANIE

Uzyskane dla roślin i zwierząt kserotermicznych wzorce zróżnicowania genetycznego w obszarze Europy Środkowej skłaniają do wniosku, że postulat stosunkowo niedawnej migracji tej grupy gatunków jest raczej trudny do utrzymania. Okazuje się bowiem, że na terenie Polski południowej również gatunki nie związane z „zimnym stepem” mogą reprezentować starszy element niż tylko późno glacialny czy holoceniowy, jak jest najczęściej podawane. Konsekwencją przyjęcia takiego założenia jest wniosek, że grupę gatunków charakterystycznych dla zbiorowiska *Inuletum* na Wyżynie Małopolskiej należy uznać za gatunki reliktowe (CIEŚLAK 2014). Jak już wspomniano wyżej nie jest to wniosek nowy. Należy tutaj przywołać prace DZIUBAŁTOWSKIEGO (1916), SZAFERA (1923, 1930) i KOZŁOWSKIEJ (1923), w których był już dyskutowany i postulowany starszy wiek gatunków kserotermicznych na Wyżynie Małopolskiej niż późnoglacialny. Dodatkowo wykazana odrębność genetyczna populacji z Wyżyny Małopolskiej i Wyżyny Lubelskiej czy wykazanie marginalnej roli szlaku przez Bramę Morawską wskazuje, jak ważne były historyczne uwarunkowania lokalne w kształtowaniu się zasięgów w północnej części Europy Środkowej.

To krótkie podsumowanie pokazuje, że dane filogeograficzne dają nowe argumenty do dyskusji nad historią gatunków kserotermicznych w Polsce i szerzej w Europie Środkowej. W przypadku gatunków kserotermicznych ważne jest aby badania takie były kontynuowane, ale z uwzględnieniem gatunków reprezentujących element submediterański czy irano-turański. W perspektywie, dopiero takie sumaryczne zestawienie wyników pozwoli na stawianie nowych hipotez, pewniejsze wnioski i szerszą dyskusję nad historią gatunków kserotermicznych w tym terenie.

Podziękowania. Autorka składa podziękowania recenzentowi za uwagi dotyczące manuskryptu. Badania wykonano w ramach grantów MNiSW nr NN304 154633 i NCN nr NN 304 300 940 oraz działalności statutowej Instytutu Botaniki PAN.

LITERATURA

- AVISE J. C. 2000a. Phylogeography: the history and formation of species. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- AVISE J. C. 2000b. Markery molekularne, historia naturalna i ewolucja. Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa.

- BANASZEK A., JADWISZCZAK K. A. & ZIOMEK J. 2011. Genetic variability and differentiation in the Polish common hamster (*Cricetus cricetus* L.): Genetic consequences of agricultural habitat fragmentation. – *Mammalian Biology* **76**: 665–671.
- BĄBA W., KUROWSKA M., KOMPALA-BĄBA A., WILCZEK A., DŁUGOSZ J. & SZAREJKO I. 2012a. Genetic diversity of the expansive grass *Brachypodium pinnatum* in a changing landscape: Effect of habitat age. – *Flora* **207**(5): 346–353.
- BĄBA W., KUROWSKA M., KOMPALA-BĄBA A., WILCZEK A., DŁUGOSZ J., & SZAREJKO I. 2012b. Genetic diversity of populations of *Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv.: expansive grass in a fragmented landscape. – *Polish Journal of Ecology* **60**(1): 31–40.
- BIEDRZYCKA A. & KONOPIŃSKI M. K. 2008. Genetic variability and the effect of habitat fragmentation in spotted suslik *Spermophilus suslicus* populations from two different regions. – *Conservation Genetic* **9**: 1211–1221.
- BREDENKAMP G. J., SPADA F. & KAZMIERCZAK E. 2002. On the origin of northern and southern hemisphere grasslands. – *Plant Ecology* **163**(2): 209–229.
- CEYNOWA M. 1968. Zbiorowiska roślinności kserotermicznej nad dolną Wisłą. – *Studia Societatis Scientiarum Torunensis, Sec. D*, **8**(4): 1–156.
- CEYNOWA-GIELDON M. 1976. Ostnice sekcji “Pennatae” w Polsce. – *Rozprawy. Uniwersytet Mikołaja Kopernika, Toruń*.
- CIEŚLAK E. 2013. The genetic structure and variation of *Serratula lycopifolia* populations (Vill.) Kern. (*Asteraceae*) in Poland and adjacent regions. – *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* **82**(1): 67–75.
- CIEŚLAK E. 2014. Phylogeography of Pontic-Pannonian species in Central Europe. – *Polish Botanical Studies, Guidebook Seria* **30**: 1–53.
- CYUNEL E. 1959. Studia nad rozmieszczeniem gatunków kserotermicznych w polskich Karpatach zachodnich. – *Fragmenta Floristica et Geobotanica* **5**(3): 409–439.
- DZIUBAŁTOWSKI S. 1916. Stosunki geo-botaniczne nad dolną Nidą. – *Pamiętnik Fizyograficzny* **23**: 107–202.
- DZIUBAŁTOWSKI S. 1923. La distribution et l'écologie des associations steppiques sur le plateau de la Petite Pologne. – *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* **1**(3): 185–200.
- GAJEWSKI W. 1937. Les éléments de la flore de la Podolie polonaise. Towarzystwo Naukowe Warszawskie, Warszawa.
- HENSEN I., KILIAN C., WAGNER V., DURKA W., PUSCH J. & WESCHE K. 2010. Low genetic variability and strong differentiation among isolated populations of the rare steppe grass *Stipa capillata* L. in Central Europe. – *Plant Biology* **12**: 526–536.
- HEWITT G. M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. – *Biological Journal of the Linnean Society* **68**: 87–112.
- KAJTOCH Ł. 2011. Conservation genetics of xerothermic beetles in Europe: the case of *Centricnemus leucogrammus*. – *Journal of Insect Conservation* **15**: 787–797.
- KAJTOCH Ł., KUBISZ D., GUTOWSKI J. M. & BABIK W. 2014a. Evolutionary units of *Coraebus elatus* (Coleoptera: Buprestidae) in central and eastern Europe – implications for origin and conservation. – *Insect Conservation and Diversity* **7**: 41–54.
- KAJTOCH Ł., MAZUR M., KUBISZ D., MAZUR M. A. & BABIK W. 2014b. Low effective population sizes and limited connectivity in xerothermic beetles: Implications for the conservation of an endangered habitat. – *Animal Conservation* **17**: 454–466.
- KORNAŚ J. 1955. Charakterystyka geobotaniczna Gorców. – *Monographiae Botanicae* **3**: 1–216.
- KOZŁOWSKA A. 1923. Stosunki geobotaniczne ziemi Miechowskiej. – *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej, Kraków* **57**: 1–68.

- KOZŁOWSKA A. 1925. Zmienność kostrzewy owczej (*Festuca ovina* L.) w związku z sukcesją zespołów stepowych na Wyżynie Małopolskiej. – Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej, Kraków **59**: 63–110.
- KOZŁOWSKA A. 1928. Naskalne zbiorowiska roślin na Wyżynie Małopolskiej. – Rozprawy Wydziału Matematyczno-Przyrodniczego Polskiej Akademii Umiejętności, Seria A/B, **67**: 325–373.
- KOZŁOWSKA A. 1930. Resztki stepów na Pokuciu godne ochrony. – Ochrona Przyrody **10**: 61–72.
- KOZŁOWSKA A. 1931. Elementy genetyczne i pochodzenie flory stepowej polski. – Mémoires de l'Académie Polonaise des Sciences et des lettres classe des sciences mathématiques et naturelles, Serie B, **4**: 1–110.
- KRYŠTUFEK B., BRYJA J. & BUŽAN E. V. 2009. Mitochondrial phylogeography of the European ground squirrel, *Spermophilus citellus*, yields evidence on refugia for steppic taxa in the southern Balkans. – Heredity **103**: 129–135.
- KRZAKOWA M. & MICHALAK M. 2007. Genetic variability of selected marginal populations of *Stipa capillata* L. – Biological Letters **44**(1): 127–135.
- KRZAKOWA M., MICHALAK M. & JUDEK M. 2006. Genetic differences among the four *Stipa* species endangered and protected in Poland. – Biodiversity: Research and Conservation **1–2**: 45–49.
- KUBISZ D., KAJTOCH Ł., MAZUR M. A., LIS A. & HOLECOVÁ M. 2012. Conservation genetics of highly isolated populations of xerothermic *Crioceris quatuordecimpunctata* (Coleoptera: Chrysomelidae). – Invertebrate Biology **131**: 333–344.
- KULCZYŃSKI S. 1927. Borealny i arktyczno-górski element we florze Europy Środkowej. – Rozprawy Wydziału Matematyczno-Przyrodniczego Polskiej Akademii Umiejętności, Serja III, Dział A/B, Kraków **23/24**: 1–96.
- KVIST L., GIRALT D., VALERA F., HOI H., KRISTIN A., DARCHIASHVILI G. & LOVASZI P. 2011. Population decline is accompanied with loss of genetic diversity in the Lesser Grey Shrike *Lanius minor*. – Ibis **153**: 98–109.
- LINDNER L. & MARKS L. 2008. Pleistocene stratigraphy of Poland and its correlation with stratotype sections in the Volhynian Upland (Ukraine). – Geochronometria **31**: 31–37.
- MARTÍN C. A., ALONSO J. C., ALONSO J., PITRA C. & LIECKFELDT D. 2002. Great bustard population structure in central Spain: concordant results from genetic analysis and dispersal study. – Proceedings of the Royal Society London, Series B, Biological Sciences **269**: 119–125.
- MATUSZKIEWICZ W. 2005. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- MEDWECKA-KORNAŚ A. 1952. Rezerваты stepowe nad dolną Nidą. – Chrońmy Przyrodę Ojczystą **8**(6): 3–20.
- MEDWECKA-KORNAŚ A. & KORNAŚ J. 1977. Zespoły stepów i suchych muraw. – W: W. SZAFER & K. ZARZYCKI (red.), Szata roślinna Polski. 3 ed., **1**, s. 352–362. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- ORTEGO J., BONAL R., CORDERO P. J. & APARICIO J. M. 2009. Phylogeography of the Iberian populations of *Mioscirtus wagneri* (Orthoptera: Acrididae), a specialized grasshopper inhabiting highly fragmented hypersaline environments. – Biological Journal of the Linnean Society **97**: 623–633.
- PAWŁOWSKA S. 1977. Elementy flory polskiej. – W: W. SZAFER & K. ZARZYCKI (red.), Szata roślinna Polski. 3 ed., **1**, s. 131–206. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- PAWŁOWSKI B. 1925. Stosunki geobotaniczne Sądeczczyzny. – Prace Monograficzne Komisji Fizjograficznej, Polska Akademia Umiejętności, Kraków **1**: 1–342.
- POTT R. 1995. The origin of grassland plant species and grassland communities in Central Europe. – Fitosociologia **29**: 7–32.

- PRZYBYŁOWICZ L., LUKHTANOV V. & LACHOWSKA-CIERLIK D. 2013. Towards the understanding of the origin of the Polish remote population of *Polyommatus (Agrodiaetus) ripartii* (Lepidoptera: Lycaenidae) based on karyology and molecular phylogeny. – Journal of Zoological Systematics & Evolutionary Research **52**: 44–51.
- RONIKIER M. 2011. Biogeography of high mountain plants in the Carpathians: an emerging phylogeographical perspective. – Taxon **60**: 373–389.
- RONIKIER M., SCHNEEWEISS G. M. & SCHÖNSWETTER P. 2012. The extreme disjunction between Beringia and Europe in *Ranunculus glacialis* s. l. (*Ranunculaceae*) does not coincide with the deepest genetic split – a story of the importance of temperate mountain ranges in arctic-alpine phylogeography. – Mol. Ecol. **21**: 5561–5578.
- SCHMITT T. 2007. Molecular biogeography of Europe: pleistocene cycles and postglacial trends. – Frontiers in Zoology **4**: 1–13.
- SCHÖNSWETTER P., STEHLIK I., HOLDEREGGER R. & TRIBSCH A. 2005. Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. – Mol. Ecol. **14**: 3547–3555.
- SZAFER W. 1918. Uwagi o florze stepowej okolic Buska. – Pamiętnik Fizyograficzny, Warszawa **25**: 1–10.
- SZAFER W. 1923. Trzeciorzędowe rośliny górskie na wale scytyjskim w ostoi podolsko-wołyńskiej – Les plantes tertiaires montagnardes sur la chaîne scythique dans le refuge de Podolie et de Volhynie. – Acta Societatis Botanicorum Poloniae **1**: 97–119.
- SZAFER W. 1926. Znaczenie Bramy Morawskiej jako drogi migracji roślin z południa do Polski. Sborník I. Sjezdu Slovanských Geografů a Etnografů v Praze 1924. s. 209. Vydal Vybor Sjezdu. Geografický Ustav Karlovy University. Albertov 6. Praha.
- SZAFER W. 1930. Element górski we florze niżu polskiego. – Rozprawy Wydziału Matematyczno-Przyrodniczego, Polska Akademia Umiejętności, Serja III, Dział B, **69**: 1–112 + 17 tab.
- SZAFER W. 1946. Zarys historii rozwoju flory holarktydy. – Rocznik Polskiego Towarzystwa Geologicznego, Kraków, **16**: 177–252.
- SZAFER W. 1977. Szata roślinna Polski niżowej. – W: W. SZAFER & K. ZARZYCKI (red.), Szata roślinna Polski. 3 wyd., **2**, s. 17–188. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- SZCZEPANIAK M. 2013. Struktura filogeograficzna gatunków kompleksu *Melica ciliata*–*M. transsilvanica* (Poaceae) w Europie. – Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica **20**(1): 109–130.
- SZCZEPANIAK M., BIENIEK W., BOROŃ P., SZKLARCZYK M. & MIZIANTY M. 2009. A contribution to characterisation of genetic variation in some natural Polish populations of *Elymus repens* (L.) Gould and *Elymus hispidus* (Opiz) Melderis (*Poaceae*) as revealed by RAPD markers. – Plant Biology **10**(5): 766–773.
- SZCZEPANIAK M., CIEŚLAK E. & BEDNAREK P. 2007. Natural hybridization between *Elymus repens* and *E. hispidus* assessed by AFLP analysis. – Acta Societatis Botanicorum Poloniae **76**(3): 225–234.
- SZCZEPANIAK M. & CIEŚLAK E. 2003. Assessment of genetic variation in *Elymus repens* and *E. hispidus* using AFLP markers and its implications for intraspecific taxonomy. – W: L. FREY (red.), Problems of grass biology., s. 271–286. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.
- SZCZEPANIAK M. & CIEŚLAK E. 2006. Genetic variation and structure in natural populations of *Melica ciliata* and *M. transsilvanica* (Poaceae) as indicated by AFLP markers. – Biodiversity: Research and Conservation **3–4**: 39–43.
- SZCZEPANIAK M. & CIEŚLAK E. 2007. Low level of genetic variation within *Melica transsilvanica* populations from the Kraków-Częstochowa Upland and the Pieniny Mts. revealed by AFLPs analysis. – Acta Societatis Botanicorum Poloniae **76**(4): 321–331.
- SZCZEPANIAK M. & CIEŚLAK E. 2009. Genetic diversity of *Melica transsilvanica* Schur (*Poaceae*) at its northern range limit. – Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica **51**(1): 71–82.

- ŚRODOŃ A. 1977. Roślinność Polski w czwartorzędzie. – W: W. SZAFAER & K. ZARZYCKI (red.), Szata roślinna Polski. 3 wyd. **1**, s. 527–569. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- TABERLET P., FUMAGALLI L., WUST-SAUCY A. G. & COSSON J. F. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. – *Molecular Ecology* **7**: 453–464.
- TACIK T. 1959. Zapiski florystyczne z południowej części Wyżyny Małopolskiej wraz z uwagami o zasięgach i wędrówkach kilku rzadszych gatunków. – *Fragmenta Floristica et Geobotanica* **5**(30): 365–383.
- THIEL-EGENTER C., GUGERLI F., ALVAREZ N., BRODBECK S., CIEŚLAK E., COLLI L., ENGLISH T., GAUDEUL M., GIELLY L., KORBECKA G., NEGRINI R., PAUN O., PELLECCIA M., RIOUX D., RONIKIER M., SCHÖNSWETTER P., SCHÜPFER F., TABERLET P., TRIBSCH A., VAN LOO M., WINKLER M., HOLDEREGGER & INTRBIO DIV CONSORTIUM. 2009. Effects of species traits on the genetic diversity of high-mountain plants: a multi-species study across the Alps and the Carpathians. – *Global Ecology and Biogeography* **18**(1): 78–87.
- WAHLBERG N. & SACCHERI I. 2007. The effects of Pleistocene glaciations on the phylogeography of *Melitaea cinxia* (Lepidoptera: Nymphalidae). – *European Journal of Entomology* **104**: 675–684.
- WRÓBLEWSKA A. & BRZOSKO E. 2006. The genetic structure of the steppe plant *Iris aphylla* L. at the northern limit of its geographical range. – *Botanical Journal of the Linnean Society* **152**(2): 245–255.
- WRÓBLEWSKA A. 2008. From the center to the margins of geographical range: molecular history of steppe plant *Iris aphylla* L. in Europe. – *Plant Systematics and Evolution* **272**: 49–65.
- WYSOTA W., LANKAUF K. R., SZMAŃDA J., CHRUSCIŃSKA A., OCZKOWSKI H. L. & PRZEGIĘTKA K. R. 2002. Chronology of the Vistulian (Weichselian) glacial events in the Lower Vistula region, middle-north Poland. – *Geochronometria* **21**: 137–142.
- ZINK R., PAVLOVA A., DROVETSKI S. & ROHWER S. 2008. Mitochondrial phylogeographies of five wide-spread Eurasian bird species. – *Journal of Ornithology* **149**: 399–413.

SUMMARY

Hypotheses concerning origins, routes and timing of the xerothermic species' migration into Polish (and, wider, Central European) territory were formulated in the literature in the 1st half of the 20th century at least. They were generally based on chorological, and taxonomical data.

Development of modern molecular techniques and their wide use in botanical studies caused a new interest on historical biogeography, due to new possibilities to study problems and verification of hypotheses that could not be addressed based on the data available earlier. Till present, in the Polish flora the best documented phylogeographic analyses were carried out for the species representing the Pontic-Pannonian element and being components of the *Inuletum ensifoliae* association. The aim of the study was an attempt to establish if the information gathered based on the modern molecular techniques in comparison of that earlier known thanks to the classical research, were an important and new element in discussion on the origin and formation of the xerothermic species' ranges in the northern part of the Central Europe. Analysis of the genetic variation of the selected group of steppe species showed it to represent a comparable pattern of genetic structure in all the studied species, and revealed location-dependent differences in the distribution of genetic lineages in the populations.

These results show, that among the steppe species are such, that occurred and differentiated in Central European territory for the time longer than the end of the last glacial, as it was reported until recently.

The divergence of genetic lineages identified in the study suggests that the populations from the Wyżyna Małopolska upland had an independent history and are older than those from the Wyżyna Lubelska upland. Thus the populations from the Wyżyna Małopolska upland may represent remnants of a more ancient migration wave which may have arrived immediately after the Sanian 1 and Sanian 2 glaciations. For these species it may have been the only migration wave that reached the Wyżyna Małopolska upland.

They would then be relicts of the Pleistocene glacial period in this region. The range of the subsequent migration wave(s) in the late glacial and/or postglacial period would have been limited to the Wyżyna Lubelska upland.

The analysis did not support the existence of a direct route from the south via the Moravian Gate. Examination of individual migration routes of the xerothermic species from the south to the north of Central Europe, including the uplands of southern Poland, indicated that the main migration route ran westward along the northern side of the Carpathian Mts.

Przyjęto do druku: 05.05.2015 r.