

DAGMARA BŁOŃSKA

*Wydział Biologii i Ochrony Środowiska
Uniwersytet Łódzki
Pilarskiego 14/16, 90-231 Łódź
E-mail: d.blonska@gmail.com*

GENEZA SŁODKOWODNEJ ICHTIOFAUNY POLSKI

AKTUALNY STAN ICHTIOFAUNY SŁODKOWODNEJ W POLSCE

Polska należy do atlantycko-bałtyckiej prowincji zoogeograficznej (BĂNĂRESCU 1990). Skład gatunkowy ichtiofauny Polski jest dość jednorodny, brak w niej endemitów i, w porównaniu z południową i południowo-wschodnią Europą, jest uboższy pod względem liczby gatunków (ROLIK i REMBISZEWSKI 1987). Lista gatunków aktualnie żyjących w naszych wodach podlega ciągłym zmianom, gdyż po pierwsze, weryfikowany jest status taksonomiczny niektórych gatunków rodzimych, np. kóz z rodzaju *Cobitis*, czy brzanek z rodzaju *Barbus* (BOROŃ i KOTUSZ 2004), po drugie, wciąż przybywa gatunków obcego pochodzenia (GRABOWSKA i współaut. 2010). Zgodnie z opracowaniem BOROŃ i KOTUSZA (2004) obecnie mamy w Polsce 57 rodzimych gatunków ryb, w tym najwięcej z ro-

dziny karpiowatych (Cyprinidae) (Tabela 1). Jedną trzecią gatunków ryb występujących obecnie w wodach słodkich Polski stanowią gatunki obcego pochodzenia (Tabela 2), z czego 26 utworzyło samorozradzające się populacje (naturalizowane), pozostała część żyje w naszych wodach, ale nie rozmnaża się w naturze i ich populacje muszą być stale zasilane przez zarybienia.

Rozmieszczenie ryb w Polsce warunkowane jest przede wszystkim poprzez czynniki historyczne, antropogeniczne oraz aktualne uwarunkowania siedliskowe. Obecnie obserwujemy ogromny wpływ człowieka, ale to zdarzenia mające miejsce miliony lat temu (zwłaszcza w plejstocenie) ukształtowały w znaczącym stopniu pierwotną strukturę ichtiofauny.

ZASTOSOWANIE METOD GENETYCZNYCH W FILOGEOGRAFII

Prężnie rozwijająca się filogeografia to nauka, która pozwala na rekonstrukcję historii gatunków i ich wędrówek. Związana z filogenezą, bada stopień spokrewnienia gatunków oraz kiedy nastąpiło odseparowanie od wspólnego przodka (HEWITT 1999, FIJARCZYK 2008). Niezwykle pomocne w filogeograficznych badaniach pokrewieństw są różnorodne metody stosowane w genetyce. Metod tych jest oczywiście wiele, w zależności od tego jakiej informacji potrzebujemy oraz jakim materiałem dysponujemy, możemy wybrać najbardziej efektywną i możliwie najmniej kosztowną, np. do niektórych

będziemy potrzebować żywych ryb (badanie chromosomów), w innych wystarczą świeżo i głęboko zamrożone (badanie polimorfizmu białek enzymatycznych); są także i takie, w których wystarczy mała próbka materiału biologicznego, np. zasuszone łuski (badanie polimorfizmu DNA z zastosowaniem fazy PCR) (ŁUCZYŃSKI 2004). Z badań częściej stosowanych możemy wymienić m.in. analizę restrykcyjną polimorfizmu mitochondrialnego DNA oraz badanie polimorfizmu mikrosatelitów. Pierwsza z nich polega na wykorzystaniu zdolności specyficznych enzymów, zwanych enzymami restrykcyjnymi,

Tabela 1. Wykaz gatunków rodzimych ichtiofauny Polski (BOROŃ i KOTUSZ 2004; WITKOWSKI i współaut. 2004, 2009).

Gatunek	Dorzecze
<i>Acipenser oxyrhynchus</i> jesiotr ostronosy	Wisły i Odry
<i>Abramis ballerus</i> rozpiór	Wisły i Odry
<i>Abramis bjoerkna</i> krap	Wisły i Odry
<i>Abramis brama</i> leszcz	Wisły i Odry
<i>Abramis sapa sapa</i>	Wisły
<i>Alburnoides bipunctatus</i> piekielnica	Wisły i Odry
<i>Alburnus alburnus</i> ukleja	Wisły i Odry
<i>Alosa alosa</i> alosa	Wisły i Odry
<i>Alosa fallax</i> parposz	Wisły i Odry
<i>Anguilla anguilla</i> węgorz	Wisły i Odry
<i>Aspius aspius</i> boleń	Wisły i Odry
<i>Barbatula barbatula</i> śliz	Wisły i Odry
<i>Barbus barbus</i> brzana	Wisły i Odry
<i>Barbus cyclolepis waleckii</i> brzana karpacka	Wisły
<i>Barbus peloponnesius</i> brzanka	Wisły
<i>Carassius carassius</i> karaś	Wisły i Odry
<i>Chondrostoma nasus</i> świnka	Wisły i Odry
<i>Cobitis elongatoides</i> koza dunajska	Odry
<i>Cobitis taenia</i> koza	Wisły i Odry
<i>Coregonus albula</i> sielawa	Wisły i Odry
<i>Coregonus lavaretus</i> sieja	Wisły i Odry
<i>Cottus gobio</i> głowacz białopłetwy	Wisły i Odry
<i>Cottus poecilopus</i> głowacz przegopłetwy	Wisły i Odry
<i>Esox lucius</i> szczupak	Wisły i Odry
<i>Eudontomyzon mariae</i> minóg ukraiński	Wisły i Odry
<i>Eupallasella percnurus</i> strzebla błotna	Wisły i Odry
<i>Gasterosteus aculeatus</i> ciernik	Wisły i Odry
<i>Gobio albipinnatus</i> kielb białopłetwy	Wisły i Odry
<i>Gobio gobio</i> kielb	Wisły i Odry
<i>Gobio kessleri</i> kielb Kesslera	Wisły
<i>Gymnocephalus cernuus</i> jazgarz	Wisły i Odry
<i>Hucho hucho</i> głowacica	Wisły i Odry
<i>Lampetra fluviatilis</i> minóg rzeczny	Wisły i Odry
<i>Lampetra planeri</i> minóg strumieniowy	Wisły i Odry
<i>Leucaspis delineatus</i> słonecznica	Wisły i Odry
<i>Leuciscus cephalus</i> kleń	Wisły i Odry
<i>Leuciscus idus</i> jaź	Wisły i Odry
<i>Leuciscus leuciscus</i> jelec	Wisły i Odry
<i>Lota lota</i> miętus	Wisły i Odry
<i>Misgurnus fossilis</i> piskorz	Wisły i Odry
<i>Osmerus eperlanus</i> stynka	Wisły i Odry
<i>Pelecus cultratus</i> ciosa	Wisły i Odry
<i>Perca fluviatilis</i> okoń	Wisły i Odry
<i>Petromyzon marinus</i> minóg morski	Wisły i Odry
<i>Phoxinus phoxinus</i> strzebla potokowa	Wisły i Odry
<i>Pungitius pungitius</i> cierniczek	Wisły i Odry
<i>Rhodeus sericeus</i> różanka	Wisły i Odry
<i>Rutilus rutilus</i> płóc	Wisły i Odry
<i>Sabanejewia aurata</i> koza złotawa	Wisły i Odry
<i>Salmo salar</i> łosoś	Wisły i Odry
<i>Salmo trutta</i> m. <i>fario</i> pstrąg potokowy	Wisły i Odry
<i>Salmo trutta</i> m. <i>lacustris</i> troć jeziorna	Wisły i Odry
<i>Salmo trutta</i> m. <i>trutta</i> troć wędrowna	Wisły i Odry
<i>Sander lucioperca</i> sandacz	Wisły i Odry
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> wzdrega	Wisły i Odry
<i>Silurus glanis</i> sum	Wisły i Odry
<i>Thymallus thymallus</i> lipień europejski	Wisły i Odry
<i>Tinca tinca</i> lin	Wisły i Odry
<i>Vimba vimba</i> certa	Wisły i Odry

Tabela 2. Wykaz gatunków obcych dla ichtiofauny Polski (BRYLIŃSKA 2000; GRABOWSKA i współaut. 2008, 2010).

Gatunek/Species	Naturalny obszar występowania	Rok introdukcji	Motyw introdukcji
<i>Cyprinus carpio</i> karp	dorzecze Dunaju	1200–1300	akwakultura
<i>Acipenser gueldenstaedtii</i> jesiotr rosyjski	Morze Czarne i Kaspijskie	1985	akwakultura
<i>Polyodon spathula</i> wisłonos amerykański	Missisipi i jej dopływy	1996	akwakultura
<i>Carassius auratus</i> karaś złocisty	wschodnia i centralna Azja	brak danych	brak danych
<i>Carassius auratus gibelio</i> karaś srebrzysty	wschodnia Azja	1930–1933	przypadkowo
<i>Ctenopharyngodon idella</i> amur biały	wschodnia Azja	1964	kontrola niepożądanych organizmów wodnych
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> tołpyga biała	wschodnia Azja	1965	kontrola niepożądanych organizmów wodnych
<i>Hypophthalmichthys (Aristichthys) nobilis</i> tołpyga pstra	wschodnia Azja	1965	kontrola niepożądanych organizmów wodnych
<i>Pseudorasbora parva</i> czebaczek amurski	wschodnia Azja	1990	przypadkowo
<i>Ictiobus niger</i> buffalo czarny	Ameryka Północna	1989	akwakultura
<i>Ameiurus (=Ictalurus) nebulosus</i> sumik karłowaty	Ameryka Północna	1885	sport/ wędkarstwo
<i>Umbra pygmaea</i> muławka wschodnioamerykańska	Ameryka Północna	1995	cele ozdobne/ akwarystyka
<i>Coregonus peled</i> peluga	Syberia	1966	„poprawa naturalnego składu”
<i>Coregonus muksun</i> muksun	Syberia	1984	„poprawa naturalnego składu”
<i>Salvelinus fontinalis</i> pstrąg źródłany	Ameryka Północna	1890	sport/ wędkarstwo
<i>Oncorhynchus mykiss</i> pstrąg tęczowy	Ameryka Północna	1881–1889	sport/ wędkarstwo, akwakultura
<i>Micropterus salmoides</i> bass wielkogębowy	Ameryka Północna	1912	akwakultura, kontrola niepożądanych organizmów wodnych
<i>Lepomis gibbosus</i> bass słoneczny	Ameryka Północna	1927	cele ozdobne/ akwarystyka
<i>Oreochromis niloticus</i> tilapia nilowa	Afryka	1994	akwakultura
<i>Perccottus glenii</i> trawianka	wschodnia Azja	1993	przypadkowo
<i>Neogobius gymnotrachelus</i> babka łysa	region pontokaspijski	1995	samoistne przenikanie
<i>Neogobius fluviatilis</i> babka szczupła	region pontokaspijski	1997	samoistne przenikanie
<i>Neogobius melanostomus</i> babka bycza	region pontokaspijski	2002	przypadkowo
<i>Proterorhinus semilunaris</i> babka rurkonosa	region pontokaspijski	2008	samoistne przenikanie

które mają zdolność rozpoznawania charakterystycznych sekwencji nukleotydów. Takie pocięte przez nie fragmenty DNA poddaje się elektroforezie i w efekcie otrzymujemy „wzór” (haplotyp) indywidualny dla każdego gatunku (ŁUCZYŃSKI 2004). Badanie mitochondrialnego DNA (mtDNA) dodatkowo pozwala rozpoznać stopień pokrewieństwa, gdyż mtDNA dziedziczone jest po matce (co może mieć istotne znaczenie m. in. w badaniach linii rodowodowych oraz konstruowaniu drzew filogenetycznych) (ŁUCZYŃSKI 2004). Zdecydowana większość genomu zawiera sekwencje nie kodujące informacji o strukturze białek, i do takich właśnie należą mikrosatelitarne DNA, inaczej mikrosatelity

(ŁUCZYŃSKI 2004). Są to sekwencje ułożone jedna za drugą, krótkie i powtarzające się niekiedy wielokrotnie, a liczba tych powtórzeń jest różna u różnych osobników, co czyni mikrosatelity wyjątkowo użytecznymi w dociekaniu różnic genetycznych między osobnikami, populacjami czy gatunkami ryb, a także rozpoznawaniu osobników hybrydowych (ŁUCZYŃSKI 2004, FIJARCZYK 2008). Zatem obie metody podają nam wyjątkowe i charakterystyczne dla danego gatunku, bądź osobnika zapisy, które następnie możemy analizować adekwatnie do założonych celów.

Zakładając, że obecny genotyp większości populacji ryb słodkowodnych, podobnie jak

innych zwierząt i roślin europejskich, został znacząco zmieniony w wyniku zlodowaceń plejstoceniowych, warto cofnąć się o ponad milion lat. Bazując na śladach z minionych epok zachowanych w DNA współczesnych gatunków możemy dokładnie prześledzić zmiany w zapisie genetycznym populacji oraz dokonać

analizy wędrówek organizmów, czym zajmuje się wspomniana wcześniej filogeografia. Dalej spróbuję wykazać, że to głównie czwartorzędowe zmiany klimatu tak mocno wpłynęły na strukturę genetyczną i zasięgi geograficzne współczesnych organizmów.

ŻYCIE RYB W PLEJSTOCENIE

Czwartorzęd jest okresem, który rozpoczął się 2,59 mln lat temu i trwa do dziś. Możemy wyróżnić w nim dwie mniejsze jednostki zwane epokami: wcześniejszy plejstocen i obecny holocen. Zdecydowanie bardziej surowe warunki panowały w plejstocenie, głównie ze względu na powta-

rzające się transgresje i regresje lądolodów. W tym czasie rzeźba wielu obszarów zmieniła się diametralnie, również w Polsce, która znajdowała się w zasięgu oddziaływania lodowca. Dziewięć głównych zlodowaceń (Ryc. 1) i przedzielających je interglacjałów (LINDNER i MARKS 1995) zmienia-



Ryc. 1. Zasięg lądolodu na obszarze Polski w plejstocenie.

ło ukształtowanie powierzchni oraz dolin rzecznych, tak ważnych dla ryb. Droga wycofywania się ryb słodkowodnych możliwa była jedynie przez istniejącą ówczesnie sieć hydrologiczną. Ta zaś zmieniała się przez każdorazowe nasuwanie się mas lodowych, a ich wycofywanie się stwarzało zupełnie nowe warunki. Zmieniał się kierunek spływu wód oraz pojawiały się nowe habitaty, takie jak jeziora zaporowe. Początkowo były to obszary wolne od konkurencji czy drapieżnictwa, bogate w zasoby (BERNATCHEZ i WILSON 1998), a więc korzystne dla zasiedlania i rozwoju populacji. Stawały się one miejscami, z których ryby mogły dokonywać dalszej ekspansji. Pomiędzy nasuwającymi się stopniowo masami lodu z północy a tworzącymi barierę górami na południu powstała równina tundry i arktycznych stepów (HEWITT 1999). Jedynie na obszarach południowych Europy nastę-

powołało pustynnienie, które powodowane było wiązaniem ogromnych ilości wody w lodowcach. Zatem ryby musiały przetrwać przez trwającą ponad milion lat epokę, w której naprzemiennie występowały okresy cieplejsze (interglacjały) oraz chłodniejsze (glacjały). Wiele gatunków znalazło schronienie w refugiach glacialnych. W Europie ostoje takie znajdowały się na obszarach gdzie nie dotarł lodowiec m. in. na Półwyspie Bałkańskim, Iberyjskim i Apenińskim oraz w zachodniej Europie (tzw. refugium atlantyckie). W przypadku ichtiofauny Polski, głównym refugium glacialnym okazał się być region pontokaspjski (WITKOWSKI i współaut. 2004), gdyż w przypadku innych refugiumów barierą dla wycofujących się na południe i wracających w holocenie gatunków stanowiły łańcuchy górskie Karpat, Alp i Pirenejów oraz brak dogodnych dla tych wędrówek połączeń wodnych.

POSTGLACJALNA POLSKA

W czasie zlodowacenia sanu 2 Polska została na niemalże całym obszarze przykryta lodem (Ryc. 1). Spowodowało to niemal całkowite wyginięcie ryb; jedynie nieliczne gatunki mogły dotrzeć do refugium pontokaspjskiego. Stamtąd, dopiero w okresie interglacjałów, ryby te, wraz z gatunkami rodzimymi tego refugium, mogły zasiedlać na nowo stopniowo odkrywane przez lodowiec tereny. Z uwagi na preferencje ekologiczne i plastyczność ewolucyjną kolonizowanie nowych siedlisk odbywało się w różnym czasie i tempie (WITKOWSKI i współaut. 2004). Głównymi drogami powrotu z południa były szlaki: Dniepr-Niemen-Wisła oraz Dniestr-San-Wisła. Zlodowacenie wisły (nazywane także północnopolskim lub bałtyckim) było najmłodszym jakie nawiedziło obszar Polski, ale jednocześnie miało decydujące znaczenie dla obecnego ukształtowania sieci hydrograficznej kraju. Warunki panujące na przedpolu lądolodu sprzyjały utworzeniu się jeziora zaporowego Niemna-Biebrzy-Narwi-Wisły-Warty-Baryczy-Odry. Wody ekstraglacialne odprowadzane były na zachód, do dorzecza Łaby (LINDNER i MARKS 1995) (Ryc.1). Doprowadziło to do połączenia się ówczesnych sieci rzecznych systemów praOdry i praWisły, co miało istotne znaczenie dla kształtowania ichtiofauny wkraczającej z refugium glacialnych (WITKOWSKI i współaut. 2004). Powstałe jezioro zaporowe stworzyło nowe

warunki dla wędrujących Dnieprem gatunków. Początkowo były to gatunki limnofilne, preferujące wody stojące lub wolno płynące (WITKOWSKI 1984). Uważa się, że proces ten dotyczył przeważnie dużych i średniej wielkości ryb karpowatych, które i dziś zasiedlają zarówno nizinne rzeki, jak i jeziora. Kiedy pod koniec plejstocenu bezpośrednie połączenie z Dnieprem zanikło, wody jezior położonych w dorzeczu Niemna skierowały się gwałtownie w kierunku środkowej Wisły, która płynęła już swobodnie do Bałtyku (WITKOWSKI 1984). Ta faza umożliwiła migrację gatunkom przystosowanym do życia w wodach płynących. Połączenie dorzeczy Wisły i Odry pod koniec ostatniego zlodowacenia przyczyniło się do ujednoczenia składu gatunkowego; nie jest on jednak identyczny. Występują różnice w liczbie gatunków autochtonicznych: w dorzeczu Odry 54, Wisły 57 (patrz Tabela 1) (WITKOWSKI i współaut. 2004), oraz w morfologii populacji tego samego gatunku z tych dwóch dorzeczy. Możliwe, że niektóre gatunki ryb kolonizując obszar Polski zatrzymały się w dorzeczu Wisły i nie zdążyły przedostać się do dorzecza Odry, ponieważ nastąpiło ich rozdzielenie. Przypuszczenie to potwierdza obecność w dorzeczu Wisły brzanki (*Barbus carpathicus*), sapy (*Abramis sapa*) oraz kielbia Kesslera (*Romanogobio kessleri*), które prawdopodobnie jako jedne z ostatnich kolonizowały obszar

Polski i nie zdążyły już dotrzeć do systemu rzeczno Odry. Dla innych, jak koza złotawa (*Sabanejewia aurata*) czy minóg ukraiński (*Eudontomyzon mariae*), dorzecze Odry jest zachodnią granicą współczesnego zasięgu. Dodatkowym argumentem jest także to, że gatunki takie jak piekielnica (*Alburnoides bipunctatus*), kielb białopłetwy (*Romanogobio albipinnatus*), strzebla błotna (*Eupallasella perenurus*) czy głowacz przęgopłetwy (*Cottus poecilopus*), w dorzeczu Wisły mają zwarte areale lub licznie występują na wielu stanowiskach, a w dorzeczu Odry notowane są na nielicznych i niedawno odkrytych stanowiskach (WITKOWSKI i współaut. 2004). Natomiast koza dunajska (*Cobitis elongatoides*) swoje stanowiska posiada jedynie w dorzeczu Odry, gdyż kolonizowała wody Polski od zachodu i dla odmiany nie dotarła do dorzecza Wisły. Istniejące, wspomniane wcześniej połączenie Niemna i dorzecza Wisły umożliwiło kolonizację tą drogą, na co wskazują

podobieństwa i różnice morfologiczne pomiędzy gatunkami w tych dorzeczach. WITKOWSKI (1984) porównał populacje 28 gatunków z Biebrzy, z populacjami z innych rzek w dorzeczu Wisły oraz z Niemna i Dźwiny. Wykazał, że gatunki reofilne, takie jak jelec, kleń, boleń, brzana i kielb z Biebrzy, mają pośrednie cechy metryczne i merystyczne w stosunku do populacji z dorzecza Niemna i rzeki Wisły. Natomiast inne gatunki, głównie limnofilne, jak wzdreğa, krąp, leszcz czy karaś, pod względem morfologicznym są bardziej podobne do tych gatunków z Niemna i Dźwiny, niż do populacji z dorzecza Wisły, którego Biebrza jest częścią. Zatem różne połączenia wodne, alternatywne drogi migracji oraz zmieniające się warunki środowiska dały rybom szansę na podbój uwolnionego spod wpływu lodowca obszaru. Teorie te w ostatnich latach dodatkowo potwierdzone są przez badania filogeograficzne.

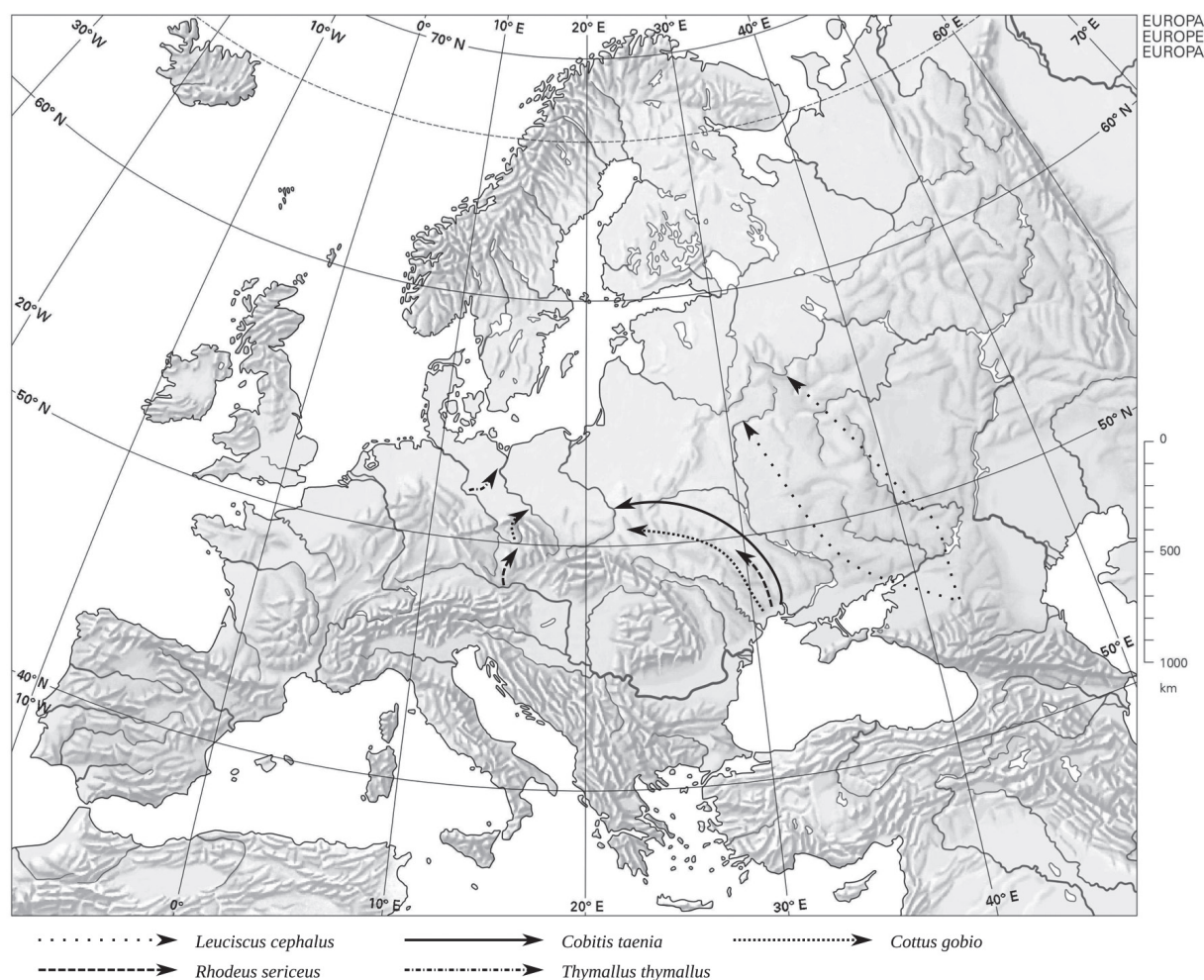
DROGI ZASIEDLANIA OBSZARU POLSKI NA PRZYKŁADZIE WYBRANYCH GATUNKÓW RYB

Wiele jest publikacji dotyczących filogeografii ryb słodkowodnych w Europie, jednak tylko niewielka ich część obejmuje obszar Polski, a jeszcze mniej jest takich, które oparte są o materiał z dorzecza Dniepru, tak ważnego dla rekolonizacji postglacjalnej Polski. W pracy tej przedstawione zostały gatunki, wykorzystujące główne drogi rekolonizacji postglacjalnej, przede wszystkim te, dla których dostępne są dane z obszaru Polski.

Wydawałoby się, że niekorzystne warunki panujące w plejstocenie nie dawały rybom żadnych szans na przetrwanie i jedynym wyjściem było wycofanie się na południe. Dla większości gatunków (np. kleń, okoń, łosoś) tak właśnie było, jednak są takie, którym udało się znaleźć schronienie na niewielkich, wolnych od lodu obszarach np. w górach. Dotyczy to głównie gatunków zimnolubnych, jak np. głowacz białopłetwy (*Cottus gobio*) (ENGLBRECHT i współaut. 2000). Najstarsza populacja tego gatunku, która skolonizowała Europę jeszcze w pliocenie, pochodziła z regionu pontokaspijskiego i swoją wędrówkę odbywała przez ówczesny praDunaj. Tymczasem na obszarze Polski znaleziono wyraźnie inne niż w zachodniej Europie haplotypy, czyli linie genetyczne, które wskazują na oddzielną kolonizację (analiza mtDNA). Mogło się to odbywać jako odgałęzienie linii kolonizacyjnej z dolnego „praDunaju”, która na-

stępnie migrowała bezpośrednio na północ przez Dniestr. Ponadto, w późnym pliocenie, jedna z populacji z Europy środkowej dotarła do wybrzeży Morza Północnego, a stąd wzdłuż wybrzeża możliwa była dalsza kolonizacja rzek w zlewisku tego morza, stąd różnice genetyczne między populacjami głowacza z górnego (kolonizowanego z refugium dunajskiego tj. zachodniej części refugium pontokaspijskiego) i dolnego Renu (kolonizowanego z refugium atlantyckiego) (Ryc. 2). Z uwagi na wymagania środowiskowe tego gatunku, który toleruje niskie temperatury i może żyć w małych zbiornikach wodnych, prawdopodobne jest, że udało mu się także przetrwać w niezamarzającym Menie (ENGLBRECHT i współaut. 2000). Tak więc, głowaczowi udało się znaleźć kilka możliwości utrzymania się przy życiu w ciężkich warunkach epoki lodowcowej. Niestety brak jest danych, czy również w przypadku Polski istnieją różnice między populacjami z pogórza karpackiego oraz z szybko płynących rzek Polski północnej, gdzie możliwa była inna droga kolonizacji.

Podobnie jak u głowacza, wyglądała sytuacja u lipienia europejskiego. Badania KOSKINENA i współaut. (2000), WEISSA i współaut. (2002) oraz GUMA i współaut. (2005), oparte na analizie mitochondrialnego DNA i mikrosatelit, wskazują na dorzecze dolnego Duna-



Ryc. 2. Kierunki kolonizacji postglacjalnej wód śródlądowych Polski przez wybrane gatunki ryb śródlądowych.

ju jako główne źródło kolonizacji obszarów Europy środkowej i wschodniej. Osobniki z tego refugium nie miały jednak udziału w późniejszej rekolonizacji północnej i północno-wschodniej Europy. Przyjmuje się, że lipień przetrwał zlodowacenia chroniąc się w wolnych od lodu rzekach systemu Łaby lub Wisły (GUM i współaut. 2005) (Ryc. 2) i już wówczas nastąpiło rozdzielenie i różnicowanie pomiędzy populacjami południowymi a północnymi (COSTEDOAT i GILLES 2009). Zatem, w przypadku lipienia, to nie czwartorzędowe zlodowacenia były główną przyczyną dużej rozbieżności między poszczególnymi liniami.

Odmianą trasę wędrówki znalazła dla siebie koza (*Cobitis taenia*). Prawdopodobnie najstarsza populacja kozy w Europie pochodzi z ograniczonego obszaru północnej części zlewiska Morza Czarnego. Refugium

pontokaspijskie było dla niej schronieniem w czasie zlodowaceń, a populacje z obszaru Polski uzupełniane były przez osobniki, które swoją ostoję miały w Bohu lub/i na Półwyspie Krymskim oraz w dolnym biegu Dniepru (analiza mtDNA) (Ryc. 2). Co ciekawe, *Cobitis taenia* jest nieobecna w Dunaju, jednym z głównych źródeł osobników dla późniejszej postglacjalnej kolonizacji. Zatem nie wykorzystywała także systemu rzeczno Dunaju jako drogi wycofywania się. Możliwe, że przeszkodę nie do pokonania stanowił dla kozy łańcuch Karpat. Blisko spokrewniona *Cobitis elongatoides*, w przeciwieństwie do *Cobitis taenia*, wykorzystywała drogę przez Dunaj i prawdopodobnie późniejszy kontakt obu tych gatunków w dorzeczu Odry umożliwił ich hybrydyzację (i dalsze rozprzestrzenianie się gynogenetycznych klonów) (CULLING i współaut. 2006).

Jak wykazała analiza mtDNA, dla klenia (*Leuciscus cephalus*) źródłem postglacjalnej kolonizacji obszaru Polski było refugium pontokaspjskie, przez Wołgę i Don (Ryc. 2). Możliwości kolonizacji w zlewisku Morza Bałtyckiego pojawiły się znacznie później, o czym świadczy niewielkie zróżnicowanie genetyczne w populacjach z tego obszaru. Drugą, bardzo prawdopodobną drogą były kształtujące się w czasie ostatniego zlodowacenia okresowe połączenia między Dnieprem a Niemnem (DURAND i współaut. 1999).

Podane wyżej przykłady są dowodem na to, że refugium pontokaspjskie było istotnym źródłem rekolonizacji Polski. Obszar tego refugium nie był jednorodny, jeśli chodzi o możliwe drogi rekolonizacji, część gatunków wędrowała przez Dunaj (zachodnia część refugium), część przez Dniestr lub Dniepr (północna część). Naturalne wydaje się, że w przypadku Polski większą rolę odegrała trasa północna (Dniestr-Dniepr), ponieważ na trasie południowej (Dunaj) łańcuch Karpat stanowił przeszkodę, często nie do pokonania (np. dla *Cobitis taenia*). Niestety z powodu braku materiału genetycznego do

badzeń molekularnych, szczególnie z białoruskiej i ukraińskiej części drogi rekolonizacji, nie ma dostatecznej liczby danych potwierdzających tę hipotezę. Na słusność tej hipotezy wskazują różnice w dorzeczach Odry i Wisły pod względem liczby oraz morfologii poszczególnych gatunków. Zatem możliwe, że połączenie systemów rzecznych Wisły i Niemna zachowało się dłużej niż systemów Odry i Wisły, w związku z tym potwierdzałoby to znaczące zasilanie dorzecza Wisły osobnikami migrującymi przez Dniestr. Oczywiście nie należy pomijać możliwości rekolonizacji przez Dunaj, który stał się głównym szlakiem do Europy Zachodniej. Ta droga rekolonizacji odgrywała mniejszą rolę, ale także znaczącą i możliwe, że Dunaj stanowił częściowo drogę kolonizacji Odry (stąd różnice w ichtiofaunie dorzeczy Odry i Wisły). Przykładem potwierdzającym tę teorię są wyniki analiz filogeograficznych dla różanki (*Rhodeus sericeus*), która rekolonizowała Polskę z dwóch stron: przez Dunaj-Łabę-Odrę oraz z północnej części zlewiska Morza Czarnego aż do Wisły (analiza mtDNA) (BOHLEN i współaut. 2006) (Ryc. 2).

KOLONIZACJI CIĄG DALSZY

Proces kolonizacji nie jest związany jedynie z pojawieniem się drastycznych zmian środowiskowych. Miał miejsce zarówno przed pojawieniem się, w czasie, jak i po ustąpieniu lodowca, jest to więc zjawisko naturalne, charakteryzujące się większą lub mniejszą intensywnością. Mimo iż od ostatniego zlodowacenia dzieli nas około 10–12 tysięcy lat nadal obserwujemy pojawianie się nowych gatunków. Współcześnie najczęściej związane jest ono z działalnością człowieka, przede wszystkim introdukcjami, istnieją jednak przykłady naturalnych ekspansji. Gatunkami, które w sposób naturalny kolonizują obszar Polski są pontokaspjskie babki. Obecnie stwierdzone jest występowanie 4 gatunków na obszarze Polski: babka łyśa (*Neogobius gymnotrachelus*), babka szczupła (*Neogobius fluviatilis*), babka bycza (*Neogobius melanostomus*) oraz babka rurkonosa (*Proterorhinus semilunaris*). Pierwsze wzmianki o pojawieniu się babek w wodach śródlądowych Polski pochodzą z 1995 r. (babka łyśa) i 1997 r. (babka szczupła) (DANILKIEWICZ 1996, 1998). Możliwość kolonizacji Polski pojawiła się wraz z utworzeniem w ciągu ostatnich 200 lat kanałów, które sztucznie

połączyły izolowane wcześniej zlewiska mórz Czarnego i Bałtyckiego. Powstały dzięki temu korytarze ekologiczne umożliwiające inwazje organizmów wodnych z rejonu pontokaspjskiego (BIJ DE VAATE i współaut. 2002), które poniekąd odtwarzają istniejące wcześniej naturalnie postglacjalne szlaki rekolonizacji (AHNELT i współaut. 1998). Dla obszaru Polski szczególnie ważne są dwa z nich: korytarz północny, który tworzą: Wołga-Jezioro Białe-Jezioro Onega-Jezioro Ładoga-Newa-Morze Bałtyckie oraz korytarz centralny: Dniepr-Wisła-Odra-Łaba-Ren (BIJ DE VAATE i współaut. 2002). Babka bycza korzystała z korytarza północnego (GRABOWSKA i współaut. 2008), natomiast babka łyśa, szczupła i rurkonosa z korytarza centralnego (SEMENCHENKO i współaut. 2011). Babki dość szybko rozprzestrzeniają się na obszarze kraju, od 122 km/rok (babka szczupła), do 608 km/rok (babka rurkonosa). Nie wiadomo dlaczego ich gwałtowna ekspansja rozpoczęła się dopiero w latach 90. XX w. Może się to wiązać ze wzrostem zanieczyszczenia dużych rzek europejskich ściekami przemysłowymi oraz wodami popokalanianymi, co spowodowało zwiększenie zasolenia. Takie warunki mogą sprzyjać ko-

lonizacji przez gatunki euryhalinowe, jakimi są babki. Ryby te rozprzestrzeniają się również wzdłuż Dunaju, czyli tzw. korytarzem południowym. Badania dorzecza Dunaju dowodzą, że ekspansję babek wspomaga intensywny transport rzeczny oraz związane z tym przekształcenia brzegów np. umacnianie ich kamieniami czy budowa portów (WEISNER 2005, SEMENCHENKO i współaut. 2011). Niektórzy postrzegają migracje babek jako kon-

tynuację postglacjalnej kolonizacji (AHNELT i współaut. 1998), która wspierana jest przez działalność człowieka, dzięki czemu gatunki o cechach sprzyjających inwazji (np. duża plastyczność fenotypowa, efektywna strategia rozrodcza, oportunistyczna strategia żerowania) coraz lepiej radzą sobie w opanowywaniu nowych arealów (SEMENCHENKO i współaut. 2011).

GENEZA SŁODKOWODNEJ ICHTHIOFAUNY POLSKI

Streszczenie

Na współczesny skład gatunkowy ryb i minogów w Polsce ogromny wpływ miały zlodowacenia plejstoceni. Wielokrotne transgresje i regresje lądolodu powodowały nieustanne przemieszczanie się gatunków oraz ucieczkę do refugium glacialnych. Sieć rzeczna w plejstocenie zmieniała się wielokrotnie, a ryby migrowały w czasie interglacjalów zarówno na południe jak i na północ. Filogeografia pozwala na odtwarzanie tych wędrówek za pomocą metod genetycznych, takich jak analiza mtDNA czy mikrosatelity. Możemy wyróżnić kilka głównych szlaków m.in. Dniepr-Niemen-Wisła oraz Dniestr-San-Wisła. Głównym źródłem rekolonizacji postglacjalnej Polski było refugium pontokaspjskie. Ryby rekolonizu-

jąc tą część Europy (Polskę) wykorzystywały przede wszystkim Dniestr lub Dniepr, łańcuch Karpat stanowił często przeszkodę nie do pokonania, stąd wiele gatunków nie korzystało z Dunaju. W pracy tej przedstawione zostały drogi rekolonizacji postglacjalnej wybranych gatunków ryb: głowacza białopłetwego (*Cottus gobio*), lipienia europejskiego (*Thymallus thymallus*), kozy (*Cobitis taenia*) oraz klenia (*Leuciscus cephalus*). Ponadto, niektórzy postrzegają migrację występujących w Polsce czterech gatunków babek (*Neogobius gymnotrachelus*, *Proterorhinus semilunaris*, *Neogobius fluviatilis*, *Neogobius melanostomus*), jako przykład kontynuacji rekolonizacji postglacjalnej.

THE ORIGIN OF FRESHWATER ICHTHYOFAUNA OF POLAND

Summary

Pleistocene ice ages have exerted considerable influence on contemporary fish and lamprey composition in Poland. Multiple transgressions and regressions of ice caused that many species had to displace or escape to the ice age refugia. The pattern of drainage systems in the territory of Poland in the Pleistocene changed many times and fishes colonized ice-free areas southwards or northwards. Phylogeography lets us reconstruct their migration routes using genetic methods, like mtDNA analysis or microsatellites. Being aquatic organisms fish may migrate only along inland waters. We can distinguish several major routes e.g. Dnieper-Neman-Vistula and Dniester-San-Vistula. The main source of postglacial dispersion of most

species in Poland was Ponto-Caspian refugium, which was not homogenous. The major route of recolonization of this part of Europe became the Dniester and Dnieper (northern trail); because of the Carpathians Mountain Range many species were not able to use the Danube (southern trail). In this paper, bullhead (*Cottus gobio*), grayling (*Thymallus thymallus*), spined loach (*Cobitis taenia*) and chub (*Leuciscus cephalus*) recolonization patterns were reviewed. There are some assumptions that migration of four goby species (*Neogobius gymnotrachelus*, *Proterorhinus marmoratus*, *Neogobius fluviatilis*, *Neogobius melanostomus*) being observed in Poland is an example of a present-day recolonization pattern.

LITERATURA

- AHNELT H., BĂNĂRESCU P., SPOLWIND R., HARKA Á., WAIDBACHER H., 1998. *Occurrence and distribution of three gobiid species (Pisces, Gobiidae) in the middle and upper Danube region - examples of different dispersal patterns?* Biologia (Bratislava) 53, 665-678.
- BĂNĂRESCU P., 1990. *Zoogeography of freshwater. General distribution and dispersal of freshwater animals.* Aula-Verlag, Wiesbaden.
- BERNATCHEZ L., WILSON C. C., 1998. *Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes.* Mol. Ecol. 7, 431-452.
- BIJ DE VAATE A., JAZDZEWSKI K., KETELAARS H. A. M., GOLLASCH S., VAN DER VELDE G., 2002. *Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe.* Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59, 1159-1174.

- BOHLEN J., SLECHTOVA V., BOGUTSKAYA N., FREYHOF J., 2006. *Across Siberia and over Europe: Phylogenetic relationships of the freshwater fish genus Rhodeus in Europe and the phylogenetic position of R. sericeus from the River Amur*. Mol. Phyl. Evol. 40, 856–865.
- BOROŃ A., KOTUSZ J., 2004. *Nazwy gatunkowe i systematyka ryb i minogów odnotowanych w wodach śródlądowych Polski*. Arch. Pol. Fish. 12, 167–174.
- BRYLIŃSKA M. (red.), 2000. *Ryby słodkowodne Polski*. PWN, Warszawa.
- COSTEDOAT C., GILLES A., 2009. *Quaternary Pattern of Freshwater Fishes in Europe: Comparative Phylogeography and Conservation Perspective*. Open Conserv. Biol. J. 3, 36–48.
- CULLING M. A., JANKO K., BOROŃ A., VASIL'EV V. P., COTE I. M., HEWITT G. M., 2006. *European colonization by the spined loach (Cobitis taenia) from Ponto-Caspian refugia based on mitochondrial DNA variation*. Mol. Ecol. 15, 173–190.
- DANILKIEWICZ Z., 1996. *Babka łysa (gołogłowa), Neogobius gymnotrachelus (Kessler, 1857) Perciformes, Gobiidae – nowy gatunek w ichtiofaunie zlewiska Morza Bałtyckiego*. Kom. Ryb. 2, 27–29.
- DANILKIEWICZ Z., 1998. *Babka szczupła, Neogobius fluviatilis (Pallas, 1811), Perciformes, Gobiidae – nowy, pontyjski element w ichtiofaunie zlewiska Morza Bałtyckiego*. Fragm. faun. 41, 269–277.
- DURAND J. D., PERSAT H., BOUVET Y., 1999. *Phylogeography and postglacial dispersion of the chub (Leuciscus cephalus) in Europe*. Mol. Ecol. 8, 989–997.
- ENGLBRECHT C. C., FREYHOF J., NOLTE A., RASSMANN K., SCHLIEWEN U., TAUTZ D., 2000. *Phylogeography of the bullhead Cottus gobio (Pisces: Teleostei: Cottidae) suggests a pre-Pleistocene origin of the major central European populations*. Mol. Ecol. 9, 709–722.
- FIJARCZYK A., 2008. *Podróż tam i z powrotem, czyli o pochodzeniu fauny europejskiej*. Wszechświat 109, 115–120.
- GRABOWSKA J., PIETRASZEWSKI D., ONDRAČKOVÁ M., 2008. *Tube-nose goby Proterorhinus marmoratus (Pallas, 1814) has joined three other Ponto-Caspian gobies in the Vistula River (Poland)*. Aquat. Invas. 3, 250–254.
- GRABOWSKA J., WITKOWSKI A., KOTUSZ J., 2008. *Inwazyjne gatunki ryb w polskich wodach – zagrożenie dla rodzimej ichtiofauny*. Użytkownik Rybacki, Nowa Rzeczywistość, PZW, 90–96.
- GRABOWSKA J., WITKOWSKI A., KOTUSZ J., 2010. *Alien invasive fish species in Polish waters: an overview*. Arch. Pol. Fish. 12, 21–34.
- GUM B., GROSS R., KUEHN R., 2005. *Mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of European grayling (Thymallus thymallus): evidence for secondary contact zones in central Europe*. Mol. Ecol. 15, 1707–1725.
- HEWITT G. M., 1999. *Post-glacial re-colonization of European biota*. Biol. J. Linn. Soc. 68, 87–112.
- KOSKINEN M. T., RANTA E., PIIRONEN J., VESELOV A., TITOV S., HAUGEN T. O., NILSSON J., CARLSTEIN M., PRIMMER C. R., 2000. *Genetic lineages and post-glacial colonization of grayling (Thymallus thymallus, Salmonidae) in Europe, as revealed by mitochondrial DNA analyses*. Mol. Ecol. 9, 1609–1624.
- LINDNER L., MARKS L., 1995. *Zarys paleogeomorfologii obszaru Polski podczas zlodowaceń skandynawskich*. Przegl. Geol. 43, 591–594.
- ŁUCZYŃSKI M., 2004. *Genetyka jakościowa w ichtiologii – przegląd metod i ich możliwości*. Arch. Pol. Fish. 12, 175–199.
- ROLIK H., REMBISZEWSKI J. M., 1987. *Ryby i kregoustę*. PWN, Warszawa.
- SEMENCHENKO V., GRABOWSKA J., GRABOWSKI M., RIZEVSKY V., PLUTA M., 2011. *Non-native fish in Belarusian and Polish areas of the European central invasion corridor*. Oceanol. Hydrobiol. Stud. 40, 1–11.
- WIESNER C., 2005. *New records of non-indigenous gobies (Neogobius spp.) in the Austrian Danube*. J. Appl. Ichthyol. 21, 324–327.
- WEISS S., PERSAT H., EPPE R., SCHLÖTTERER C., UIBLEIN F., 2002. *Complex patterns of colonization and refugia revealed for European grayling Thymallus thymallus, based on complete sequencing of the mitochondrial DNA control region*. Mol. Ecol. 11, 1393–1407.
- WITKOWSKI A., 1984. *Analiza ichtiofauny basenu Biebrzy. Charakterystyka morfologiczno-systematyczna smoczkoustych i ryb*. Acta Univ. Wratisl., Prace Zool. 14, 3–100.
- WITKOWSKI A., KOTUSZ J., PRZYBYLSKI M., MARSZAŁ L., HEESE T., AMIROWICZ A., BURAS P., KUKUŁA K., 2004. *Pochodzenie, skład gatunkowy i aktualny stopień zagrożenia ichtiofauny w dorzeczu Wisły i Odry*. Arch. Pol. Fish. 12, 7–20.
- WITKOWSKI A., KOTUSZ J., PRZYBYLSKI M., 2009. *Stopień zagrożenia słodkowodnej ichtiofauny Polski: Czerwona lista minogów i ryb – stan 2009*. Chrońmy Przyr. Ojcz. 65, 33–52.