

TARTU ÜLIKOOL  
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSE INSTITUUT  
ZOOLOOGIA OSAKOND  
ZOOLOOGIA ÕPPETOOL

**Kristiina Hommik**

**LOOMADE VIIMASE JÄÄAJAGA SEOTUD  
REFUUGIUMID JA MIGRATSIOONID EURAASIAS**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Urmas Saarma

TARTU 2013

# Sisukord

Sissejuhatus .....	3
1. Suurte kliimamuutuste populatsiooni geneetilised tagajärjed .....	5
2. Refuugium refuugiumi sees.....	8
3. Refuugiumite tuvastamine.....	10
3.1. Geneetilised markerid .....	10
4. Seosed kliimamuutuste ja lahknemisaegade vahel.....	12
5. Euroopa .....	15
5.1. Mudel 1. Rohutirts Chorthippus paralellus .....	15
5.2. Mudel 2. Harilik siil Erinaceus europeus .....	18
5.3. Mudel 3. Pruunkaru Ursus arctos .....	19
5.4. Krüptilised refuugiumid.....	24
6. Euraasia.....	28
6.1. Karu mudel.....	28
6.2. Mägra mudel.....	31
6.3. Boreaalsete okasmetsaliikide mudel.....	33
6.4. Beringia .....	35
Kokkuvõte .....	38
Summary .....	40
Kasutatud kirjandus .....	42
Lisad.....	49
Tabel 1. Antud töös käsitletud uurimuste kasutatud geneetilised markerid .....	49

## Sissejuhatus

Pleistotseen sai alguse 2.58 miljonit aastat tagasi ja lõppes umbes 11 700 aastat tagasi. Seda ajastikku iseloomustavad kliima järsk jahenemine, pidev jääaegade ja jäävaheaegade vaheldumine ning glatsiaalsed pinnavormid. Viimase 700 000 aasta jooksul on domineerinud tsüklid, kus jääajad kestavad ~100 000 aastat ja jäävaheajad 10 000 -15 000 aastat (Hewitt 1996). Lisaks nendele pikkadele tsüklitele on tuvastatud ka lühemaid, millenniumi pikkusi vahetsüklid. Pleistotseeni kliima tsükliline muutumine mõjutas suuresti säilinud liikide tänapäevast paiknemist. Elamaks üle ebasobivaid kliimaperioode, olid elusorganismid sunnitud vähendama oma levikualasid ja koonduma piirkondadesse, kus eluks vajalikud tingimused olid säilinud. Organismide liikumine polnud tingitud ainult kliimamuutusest, vaid järgneti ka oma toiduallikatele, mis kliima muutudes kadusid ebasobivatest piirkondadest ja koloniseerisid uusi, sobivamaid. Piirkondi, kus liigid suutsid üle elada pleistotseeni ebasobivad keskkonnatingimused, nimetatakse refuugiumiteks. Refuugiume saab sõltuvalt nende laiuskraadilisest auskohast ja asustajate poolest jagada kahte suurde rühma. Ühtesid refuugiume asustavad parasvöötmeliigid jääaegade üleelamiseks, teised on aga asustatud külmalembeliste liikide poolt, et üle elada jäävaheaegade soojamaksimumid. Esinevad ka krüptilised refuugiumid, need on alad, kus valitses lokaalne mikrokliima ja mis olid ümbritsetud ellujäämiseks mittesobilike aladega (Stewart & Lister 2001).

Pleistotseeni jääaegade ja jäävaheaegade vaheldumine on mänginud tähtsat rolli liikide divergeerumises. Evolutsioonilises aspektis on kõige tähtsamad need geograafilised alad, kus liik on püsinud mitmeid jääaja/jäävaheaja tsükleid. Need ajavahemikud on hõlmanud nii liigi maksimaalset kui ka minimaalset levilat. Isoleeritus pikaajalistes refuugiumites (Stewart & Dalen 2008) tagab spetsiifiliste adaptatsioonide tekke ja võib viia lõpuks ka liigitekkeni. Veelgi tähtsamad regionaalse mitmekesisuse hoidjad on stabiilsed tagaserva (ingl *rear edge*) populatsioonid, kellede populatsioonisisene mitmekesisus küll ajapikku väheneb, kuid populatsioonidevaheline mitmekesisus suureneb (Hampe & Petit 2005). Kas üks ala toimib refuugiumina mitme jääaja/jäävaheaja tsükli jooksul või ainult üks kord, see sõltub konkreetse liigi nišist ning piirkonna geograafilistest ja kliimatilistest omadustest (Stewart *et al.* 2010).

Uurimused refuugiumite efektist biodiversiteedile ja kuidas nad mõjutavad evolutsiooni, on muutunud viimase kahekümne aastaga aina päevakavalisemaks. Praegune kliima on muutumas ja mõistmaks, kuidas see mõjutab praeguseid liike, on väga tähtis uurida, kuidas liigid käitusid pleistotseeni kliimamuutustele ja kus elati üle ebasobivaid keskkonnatingimusi. Seega parem arusaamine jääaegadega seotud refuugiumitest ja migratsioonidest, on olulised nii alusteaduste kui ka looduskaitse seisukohast (Stewart *et al.* 2010).

Antud töö eesmärgiks on uurida erinevate parasvöötme loomadeliidide refuugiumite asukohti Euraasias ja väljarändeid neist pärast viimast jääaja maksimumi. Töös kirjeldatakse erinevaid levikumudeleid, mis võiksid seletada üldisi tendentse, kuidas loomad reageerivad suurtele kliimamuutustele.

# 1. Suurte kliimamuutuste populatsiooni geneetilised tagajärjed

Jääaegade ja jäävaheaegade vaheldumine põhjustas populatsioonide kõrgusvööndilisi ja laiuskraadilisi liikumisi. Levikuala varieeruvustega kaasnesid demograafilised muutused, mis andsid võimaluse erinevate kohastumuste tekkeks. Populatsioonides toimusid nii stohhastilised kui ka selektiivsed valikud erinevate geenivariantide suhtes. Pideva levila suurendamise ja kahandamisega võisid kaduda populatsioonid koos erinevate geneetiliste liinidega. Põhjapoolsemad populatsioonid võisid läbida mitmeid pudelikaelu, kaotades nii alleele ja tekkida võisid ka uued mutatsioonid, mis valiku teel levisid üle kogu populatsiooni.

Jää taandudes vabanesid uued elupaigad, mis sobisid taasasustamiseks. Hewitt (1996) kirjeldas kahte erinevat koloniseerimise mudelit. 'Pioneerimise mudeli' alusel toimub ühe populatsiooni väheste isendite kauge ja kiire levimine (ingl *leptokurtic expansion*). Nii asustatakse äsja jääst vabanenud alad väheste isendite poolt – põhimõtteliselt rajaja efekt. Kuna põhiline koloniseerimislaine jõuab hiljem päralt, siis asustatud piirkondades toimub inbriidingut. Antud populatsioone kutsutakse deemideks (ingl *demes*). Sama piirkonna erinevaid deeme iseloomustab sarnane alleelisagedus, mis tuleneb sama refuugiumi pärinevusest. Samas täheldatakse kõrget geneetilist varieeruvust erinevate deeme sisaldavate piirkondade vahel (asustatud erinevates refuugiumitest) (Ibrahim *et al.* 1996). Leptokurtiline ekspansioon põhjustab alleelide kadumist ja populatsioonide homogeniseerumist, mida tänapäeval võib näha põhjapoolsematel aladel. 'Faalanksi mudelit' iseloomustavad aga aeglasemad populatsioonilevikud. Sellist levikumudelit järgivatel populatsioonidel on suurem efektiivse populatsiooni suurus ( $N_e$ ) mis tagab rohkemate alleelide allesjäämise ja kõrgema geneetilise varieeruvuse (Hewitt 2004). Kirjeldatud levikumudel võis aset leida Lõuna-Euroopa mäestike piirkondades ja troopikas, sest nende alade varieeruv topograafia lubas aeglasemaid kõrgusvööndilisi muudatusi.

Uute vabanevate elupaikade asustamistel on tähtsal kohal tihedusest sõltuvad protsessid. Kirjanduses on üritatud erinevate mõistetega seletada tihedusest sõltuvaid fenomene. Waters *et al.* (2013) kasutas mõistet ekslusioonireegel ehk Gause reegel, mis väidab, et kaks liiki, kes hõivavad sama ökoloogilist nišši, ei saa püsivalt koos eksisteerida, sest üks

tõrjub teise välja. Hewitt (1999, 2004) rääkis juhtiva serva (ingl *leading-edge*) koloniseerimisest, kus varem levima hakanud populatsioonid takistavad hilisemate populatsioonide levikut. Kasutatakse ka mõistet 'kõrge tiheduse blokeerimine', mis kirjeldab protsessi, kus sekundaarsed koloniseerijad ei suuda varem asustatud alale püsima jääda ja paljuneda, sest ala on primaarsete rändajate poolt tihedalt asustatud (Waters *et al.* 2013). Kõik eelpool nimetatud terminid on väga sarnased ja omavahel ühenduses.

Kõrgest tihedusest tulenev blokeerimine põhjustab vähem hargnenud liinides ja populatsioonides genoomide laigulist ja sektorilist paiknemist. Samas rohkem hargnenud liinide korral põhjustab kõrge tihedus kokkupuutealadel hübriidide eluvõimetust (ingl *unfitness*), mis tagab liinide eraldatuse. Mõlema olukorra puhul tagab tihedusest tulenev blokeerimine ruumilise ja geneetilise terviklikkuse kõrvuti asetsevate populatsioonide, liinide ja genoomide vahel. (Waters *et al.* 2013)

On teada, et põhjapoolsemate alade asustamise korral läbivad populatsioonid pudelikaelu ja homogeniseeruvad, kuid mis juhtub populatsioonidega aga pärast uue jääaja saabumist? Darwin (1859) käis välja termini „elupaiga jälitamine” (ingl *habitat tracking*), mis kirjeldab loomade liikumist sobivamate keskkonnatingimuste poole vastusena pleistotseeni kliimamuutustele. Selle tulemusena liiguksid refuugiumist välja rännanud populatsioonid tagasi refuugiumitesse. Uutes asupaikades tekkinud mutatsioonid jääksid alles ja suurendaksid veelgi refuugiumi populatsioonide mitmekesisust. Teiseks võimalikuks stsenaariumiks on väljarännanud populatsioonide väljasuremine ebasobivate kliimatingimuste saabumisel (Hewitt 1999). Uurimaks, kumb stsenaarium esines, kasutatakse vana-DNA (aDNA) tehnoloogiat. Parasvöötmeliikide puhul on vaja aDNA proove, mis dateeruvad eelmise jäävaheajale (Eemi jäävaheae). See võib osutuda probleemseks, sest nii vanadest proovidest (umbes 130 000 aastat) ei suudeta intaktset DNAd eraldada (Smith *et al.* 2001). Samas polaarliikide korral on asi lihtsustatud sellega, et nende levila oli jääaegadel suurem ja seega peab võrdlema hilis-pleistotseeni proove lõunapoolsematest aladest praeguste põhjapoolsemate populatsioonidega.

Polaarrebast (*Alopex lagopus*) leiab tänapäeval põhjapoolkera tundra regioonidest, kuid viimase jääaja maksimumi ajal hõlmas tema levila ka Kesk-Euroopat. Uurimaks, kas polaarrebase lõunapoolsete regioonide populatsioonid panustasid praegusesse geneetilisse mitmekesisusse, võrdlesid Dalen *et al.* (2007) hilis-pleistotseenist pärit Kesk-Euroopa

polaarrebaste mitokondriaalse DNA proove praeguste Skandinaaviast ja Siberist pärit isendite DNAGA. Eeldati, et kui Skandinaavia oleks asustatud Kesk-Euroopast, siis leitakse ühiseid haplotüüpe praeguste ja hilis-pleistotseeni populatsioonide vahel. Tulemuseks saadi, et Skandinaavia asustati Beringiast, mitte Kesk-Euroopast. Kuna ühtegi Kesk-Euroopale unikaalset haplotüüpi ei leitud praegustest populatsioonidest, siis võib eeldada, et antud piirkonna populatsioonid surid välja jää taandudes. Arvestades seda, et polaarrebane on väga liikuv liik ja et tema puhul ei täheldatud elupaiga jälitamise fenomeni pärast jää sulamist, pakkusid Dalen *et al.* (2007), et suutmatus jälitada elupaika võib olla üldine trend loomade hulgas. Samas on uuritud vaid väheste taksonite väljarännanud populatsioonide saatust, seega ei tohiks teha ennatlikke järeldusi.

## 2. Refuugium refuugiumi sees

Ibeeria, Itaalia ja Balkan olid pleistotseeni jooksul ühed kõige tähtsamad refuugiumid. Varasemalt levis arvamus, et Itaalia ja Balkani poolsaared olid ühed suured homogeenised refuugiumid. Gomez & Lunt (2007) tutvustavad aga mõistet „refuugium refuugiumi sees”, mis väidab, et antud poolsaartel esines mitmeid väikeseid refuugiume. Antud refuugiumite vahel võis esineda geneetilise materjali vahetumist, kuid nad võisid olla ka täiesti isoleeritud. Isoleeritus mitme jääaja/jäävaheaja tsükli jooksul suurendab populatsioonide divergeerumist, mis lõpuks võib viia isegi liigitekkeni.

Ibeeria poolsaare geograafiline asetus kui ka topograafia loovad võimalusi erinevateks mikrokliimadega alade tekkeks. Ibeeria poolsaarel leidub mitmeid mäheahelikke, mis võimaldavad kõrgusvööndilisi liikumisi kliima muutudes. Samuti on Ibeeria poolsaar ümbritsetud Vahemerega ja Atlandi ookeaniga, mis lisaks puhverdavale mõjule muudavad Hispaania kliima ka väga mitmekülgseks. Võttes arvesse kõiki neid tegureid ja ka Ibeeria poolsaare suurust (580 000 km<sup>2</sup>), siis on vähetõenäoline, et seal oli ainult üks suur homogeenne refuugium.

Mitmed tööd erinevate loomaliikidega on andnud kinnitust refuugium refuugiumi sees teooriale. *Chorthippus parallelus* on üks mudelorganisme kajastamaks loomade levikuteid pärast viimast jääaja maksimumi. Ibeeria poolsaar on asustatud *C. p. paralleluse* ja *C. p. erythropuse* poolt ja Bella *et al.* (2007) tuvastas X-kromosoomi *C-bande* uurides Hispaanias uue variandi, mis esindab vanemat Ibeerias asunud X-kromosoomi varianti. Saadud tulemused viitavad mitmele refuugiumile Ibeeria poolsaarel. Erinevate alamliikide esinemine Ibeerias on omane ka *Triturus* vesilikele, kelle puhul Põhja-Hispaaniat asustab *T. marmoratus* ja Edela-Hispaaniat *T. pygmaeus* (Wielstra *et al.* 2013). Endeemse alamliigi olemasolu Ibeerias viitab ka *Capreolus capreoluse* korral mitmele refuugiumile antud piirkonnas.

Sarnaselt Ibeeriale on ka Balkan mäestikerohke topograafiaga ja on ümbritsetud kolmest küljest merega. Mitmekesine keskkond võimaldas mikrokliimadega alade tekkimist mäenõlvadele, kus said loomade populatsioonid elutseda jääaegadel. Väga suur geneetiline mitmekesisus on tuvastatud metsseal (*Sus scrofa*) Balkanil ja eriti just Kreeka piirkonnas, kus leidis rohkelt unikaalseid haplotüüpe (Panoraia *et al.* 2012). Seega oli olemas mitmeid



refuugieme, kusjuures Kreeka populatsioonid ei panustanud ülejäänud Euroopa koloniseerimisse, sest Balkani põhjapoolsemast piirkonnast esimesena välja levima hakanud isendid takistasid nende väljarännet. Kõrget geneetilist mitmekesisust ja alamliikide teket Balkanil on täheldatud ka nokisrästikul (*Vipera ammodytes*) ja rohutirtsul (*Chortippus parallelus*) (Ursenbacher *et al.* 2008, Hewitt 2004).

Gomez & Lunt (2007) käisid refuugium refuugiumi sees teooria välja ainult Ibeeria poolsaare piirkonnale. Hilisemalt põhjendati ka Balkani piirkonna kõrget mitmekesisust mitme refuugiumi olemasoluga. Ka Itaalia puhul on räägitud mitme refuugiumi olemasolust (metskits *C. Capreolus* (Vernesi *et al.* 2002)), mis on viinud alamliikide tekkeni. Itaalia poolsaar võib oma pindalalt kaks korda väiksem olla kui Ibeeria poolsaar, kuid pakub siiski mitmekesiseid elupaiku. Seega autor arvab, et ka Itaalia puhul on väga tõenäoline mitmete refuugiumite olemaolu. Autor pakub välja, et refuugium refuugiumi sees teooriat võib kõigile suurematele refuugiumialadele (Itaalia, Balkan, Ibeeria, Karpaadid) rakendada, sest kõnealused alad on suured ja mitmekesise topograafiaga. Lisaks sellele on tõestusi, et antud alades võis refuugiumis olla ühe liigi mitu geneetilist liini, millede levikuteed ei kattunud, viidates vähemalt osalisele isoleeritusele (näit. *Rana arvalis*).

### **3. Refuugiumite tuvastamine**

Üheks tuvastamisviisiks on korrektselt dateeritud fossiilsed tõendid. Ainult parasvöötme liikide fossiilid, mis pärinevad viimasest jääaja maksimumist, võivad näidata refuugiumi olemasolu. Mida lähemale on fossiilide vanus määratud viimase jääaja maksimumi haripunktile (umbes 20 000 aastat tagasi), seda tugevamalt see toetab refuugiumi olemasolu teooriat antud kohas (Sommer & Nadachowski 2006). Mereliste refuugiumite tõestamine fossiilide kaudu võib osutada problemaatiliseks mitmete põhjuste pärast. Esiteks sellepärast, et paljud mereorganismid (näiteks vetikad ja selgrootud) ei fossiliseeru. Samuti ei pruugi ka leiduvate fossiilide määratlus olla täpne. Raskendavaks asjaoluks on ka merevee taseme muutused viimase jääaja maksimumi ajal (Bennet & Provan 2008).

Sobivate fossiilsete leidude puudumisel on parim võimalik viis refuugiumide ligikaudsete asukohtade tuvastamiseks tänapäevaste liikide geneetilised analüüsid. Kui populatsioonid on viibinud jääajal refuugiumites, siis võib eeldada, et selles piirkonnas on geneetiline mitmekesisus suurem kui ümbritsevates paikades, mis isendite poolt asustati alles pärast jääaega. Põhjapoolsed populatsioonid on tekkinud lõunapoolsetest refuugiumitest pärinevate populatsioonide väljarände tulemusel. Uute levilate asustamise käigus võisid populatsioonid läbida mitmeid pudelikaela- ja asutajaefekte. Sellest tulenevalt võib väita, et põhjapoolsemad populatsioonid on geneetiliselt vaesemad kui lõunapoolsed (Hewitt 1996). Refuugiumite olemasolu tõendavad ka selgelt eristuvad geeniliinid, mis tekivad geenitriivi tulemusena kaua aega isolatsioonis olnud refuugiumites. Eksitavateks kohtadeks võivad olla kokkupuutealad, kus rekoloniseerudes kohtuvad erinevatest refuugiumitest pärinevad liinid ja omavad seetõttu suurt geneetilist mitmekesisust. Refuugiume eristavad kokkupuutealadest unikaalsed haplotüübid, mis pole rekoloniseerimise protsessis osalenud (Petit *et al.* 2003).

#### **3.1. Geneetilised markerid**

Tänapäeval kasutatakse loomade fülogeograafia uurimiseks põhiliselt kolme geneetilise markerite süsteemi. Esiteks mitokondriaalne DNA (mtDNA), mida kasutatakse uurimaks emaliinide evolutsiooni; teiseks autosomaalsed markerid nagu mikrosatelliidid, mis

peegeldavad ema- ja isaliinide ühist ajalugu; kolmandaks sugukromosoomide markerid, näiteks spetsiifiline isaste Y-kromosoomi mikrosatelliidid, mille kaudu on võimalik uurida isaliinide evolutsiooni. Käesolevas töös uuritud isendite puhul kasutatud geneetilised markerid on ära toodud Tabelis 1. DNA sekveneerimise tehnoloogia kiire arenemine võimaldab kasutada geneetiliste markeritena ka SNP (ühe nukleotiidi polümorfism), genoomi eri aegadel inkorporeerunud (viiruslikke) markereid (Chessa *et al.* 2009) ja Y-kromosoomi polümorfisme. Loomade kindlate pärimisliinide tuvastamiseks kasutatakse eelkõige geneetilise markerina mtDNA kontrollregiooni ja vahel ka tsütokroom b geeni (Sommer & Nadachowski 2006), sest mtDNA-d esineb rakus palju, see muteerub kiirelt ja tavaliselt ei rekombineeru (Davison *et al.* 2011).

## 4. Seosed kliimamuutuste ja lahknemisaegade vahel

Leidmaks seoseid erinevate geneetiliste mustrite ja kliimamuutuste vahel, on väga tähtis mõista ajalist skaalat, mille jooksul antud evolutsioonilised muutused võisid toimuda. Sidumaks evolutsioonilisi protsesse täpse ajaskaalaga on sageli osutunud keeruliseks, sest „kell” ei käi nii-öelda kogu aeg sama kiirusega. Eristama peab lühiajalist mutatsioonikiirust, mis kirjeldab nukleotiidide asendumist ja pikaajalist asendumiskiirust, mis väljendab aega, mille jooksul mutatsioon kinnistub populatsiooni. Asendumiskiirus on aeglasem, see tähendab, et vähem muutusi toimub aja jooksul, sest geenitriivi ja taustvaliku poolt eemaldatakse paljud mutatsioonid, mis tähendab, et fülogeneesipuu eri osades „tiksub kell” eri kiirustega: terminaalsetes harudes kiiremini ja sügavamates aeglasemini (Ho & Larson 2006).

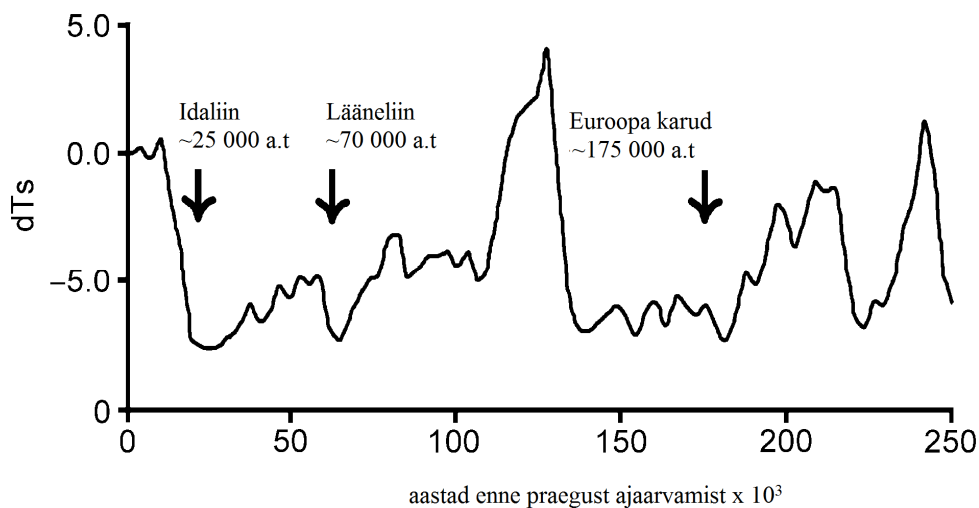
Loomade geneetiliste liinide lahknemisaegu on üritatud tuvastada erinevate molekulaarse kella arvutusmeetoditega. Konverteerimaks geneetilise divergeerumise mõõtmed absoluutsesse või geoloogilisse aega, peab kasutama asjakohast kalibreerimist, sest muidu ilmnevad olulised vead evolutsiooniliste sündmuste ajalises dateerimises, nagu on näidanud eri liikidel Ho *et al.* (2008). Üheks viisiks, kuidas siduda kalibreerimise informatsioon analüüsi, on kasutada süsinik-dateeritud subfossiilsetest luudest määratud DNA järjestusi (Saarma *et al.* 2007) või mitmikkalibratsiooni, kus harude lahknemiste arvutamine toimub puu eri sõlmede jaoks erinevaid eelandmeid kasutades (Korsten *et al.* 2009).

Pruunkaru on üks paremini uuritud loomi fülogeograafias. Suures mastaabis on ta jaotatud idaliini ja lääneliini isenditeks. Saarma *et al.* (2007) kasutas pruunkarude erinevate liinide lahknemisaegade leidmiseks pruunkaru koopakaru (*Ursus spelaeus*) mitokondriaalse DNA kontrollregiooni mutatsioonikiirusi. Tulemuseks saadi, et Euroopas esinevate pruunkaruliinide kõige varasem ühine eellane elas umbes 175 000 aastat tagasi, ning et lääneliini lahknemine toimus kuskil 70 000 aastat tagasi ja idaliini lahknemine 25 000 aastat tagasi (Joonis 1).

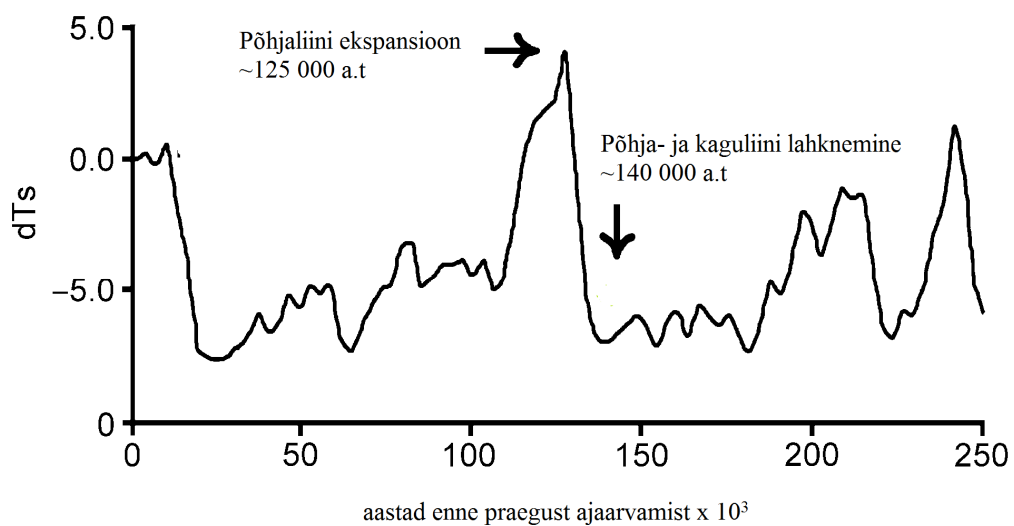
Mets-lemmingul (*Myopus schisticolor*) esineb oma levilas kaks suurt geneetilist liini. Põhjaliin on domineerivam ja asustab enamuse mets-lemmingu levilast. Kaug-Idas paikneva kaguliini ja põhjaliini lahknemine toimus Fedorov *et al.* (2008) arvates umbes

140 000 aastat tagasi. See lahknemine jääb Saale jäätumise piiridesse (130 000-190 000 aastat tagasi) (Svendsen *et al.* 2004). Põhjaliinis esines ka kolm alamgruppi, millede lahknemised jäävad viimase jääaja algusstaadiumi. Lääne ja keskmine grupp lahknesid 106 000 aastat tagasi, ida ja keskmine grupp 127 000 aastat tagasi. Umbes 125 000 aastat tagasi (kattub Eemie jäävaheajaga) toimus mets-lemmingu põhjaliini populatsiooni väljaränne ühest refuugiumist ja levis üle kogu Põhja-Euraasia (Joonis 2). Viimase jääaja saabudes toimus paigutumine kolme erinevasse refuugiumisse.

Antud kahe näite puhul on väga selgesti näha, et suuremad lahknemised toimusid seoses suurte kliimamuutustega. Kõige külmemad perioodid (jääaja maksimumid) põhjustasid liinide lahknemist ja samas soojemad perioodid (jäävaheaja maksimumid) soodustasid populatsioonide suuremaid väljarändeid refuugiumitest.



Joonis 1. Pruunkaru liinide lahknemisajad seotud jääaja/jäävaheaja tsüklitega. Nooltega on märgitud erinevate liinide lahknemisajad. Võetud Saarma *et al.* (2007)



5. Joonis 2. Mets-lemmingu (*Myopus schisticolor*) geneetiliste liinide lahknemisaegade seotus jääaja/jäävaheaja tsüklitega. Võetud Cheddadi *et al.* (2005) ja modifitseeritud autori poolt.

## 5. Euroopa

Aktsepteeritud on fakt, et loomad elasid ebasobivad kliimatingimused (näiteks jääajad) üle lõunapoolsemates paikades asuvates refuugiumites, kus säilisid eluks kõlblikud tingimused. Nagu eelpool mainitud, räägitakse tüüpiliselt kolmest kindlast Vahemereäärsest refuugiumist: Itaalia, Ibeeria ja Balkan. Hewitt (1999) postuleeris kolm mudelit, kuidas Euroopa põhjapoolsemad piirkonnad taaskoloniseeriti pärast viimast jääaega. Esimese mudeli alusel, mille mudelorganismiks on rohutirts *Chorthippus parallelus*, asustati Põhja- ja Kesk-Euroopa põhiliselt Balkani poolsaarel asuva refuugiumi isenditega (Joonis 3a). Teise koloniseerimismustri mudelorganismiks on harilik siil (*Erinaceus europeaus*) ja Euroopa asustamine toimus kõigist kolmest refuugiumist. Kolmandaks mudelorganismiks on pruunkaru (*Ursus arctos*), keda ühtlasi on ka kõige põhjalikumalt uuritud. Viimase mudeli põhjal toimus Põhja-Euroopa taasasustamine põhiliselt Balkani ja Ibeeria refuugiumitest (Joonis 3c), mille kokkupuute aladeks on Kesk-Rootsi (Taberlet *et al.* 1995) ja Rumeenia (Kohn *et al.* 1995).

### 5.1. Mudel 1. Rohutirts *Chorthippus paralellus*

*Chorthippus parallelus* on laialdase levikuga rohutirts. Teda leidub läbi kogu Euroopa kuni Uurali mägedeni välja. Ta eelistab niiskemaid elukohti koos heitlehiste puudega. Mägedes võib tema levila ulatuda kuni 2000 meetrini. Rohutirtsu levikukiirus ühe generatsiooni jooksul on üpriski väike – 30 meetrit (Virdee & Hewitt 1990). Sellest tulenevalt on erinevate regioonide vaheline geenivool väike ja hetkeline piirkondade geneetiline varieeruvus kirjeldab hästi mineviku levikumustreid ja väljarändeid. Euroopa on asustatud kahe *Chorthippuse* alamliigi poolt, *C. p. parallelus* ja *C. p. erythropus*, viimast neist leidub ainult Hispaanias.

Rohutirtsul arvatakse olevat kolm refuugiumi Euroopas – Itaalia, Ibeeria ja Balkani poolsaar. Lunt *et al.* (1998) näitas, et Põhja-Prantsusmaa ja Balkani populatsioonide vahel pole suuri geneetilisi eristumisi toimunud ja ilmselt on neil olnud ühine eellane, kes pärineb Balkani refuugiumist. Samamoodi on ka Alpide ja Püreneeade põhjapoolsemad nõlvad asustatud sama Balkanist pärit genotüüpi poolt. Itaalia poolsaare lõunapoolseimas

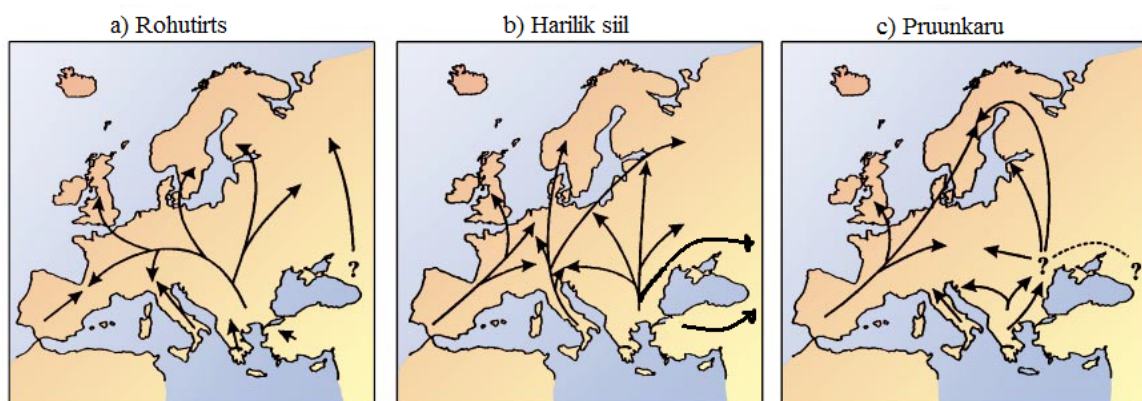
osas asus tõenäoliselt ainult üks refuugium. Kui laias ulatuses toimus sealt väljaränne on küsitav. Oletati, et kogu Itaalia asustamine toimus Lõuna-Itaalia refuugiumist, kuid uuringud mitokondriaalse DNA-ga (Lunt *et al.* 1998) näitasid, et pigem toimus Põhja- ja Kesk-Itaalia asustamine Balkanist pärit isenditega, kuid samas uuringud tuuma DNA-ga (Cooper *et al.* 1995) näitavad suuremat seost Põhja-Itaalia ja Lõuna-Itaalia vahel kui Põhja-Itaalia ja Balkani vahel, viidates asustamisele Lõuna-Itaalia refuugiumist. Kuna suurem osa Euroopast on asustatud Balkanist pärit isenditega, siis saab eeldada, et Alpid ja Püreneed osutusid barjäärriks rohutirtsu levikule. Need mäed ei kujutanud endast mitte ainult füüsilist barjääri, vaid takistuseks osutus ka ebasobilike tingimuste esinemine. Jää taandudes ja kliima soojenedes pärast viimast jääaega jäid antud mäestikud kauemaks lumega kaetud ja ei omanud veel selliseid sobilikke elutingimusi nagu madalamad piirkonnad, aeglustades nii rohutirtsu levikut üle mägede. Balkanist pärit isendid levisid kiirelt üle kogu Euroopa (*leading edge expansion*) ja takistasid Itaalia ja Hispaania hilisemate isendite levimist kaugemale Euroopasse (Hewitt 1999).

Rohutirtsu mudelit järgivad ka *Triturus* vesilikud, kes on jaotunud üheksaks väga lähedaseks liigiks. Harivesilik *Triturus cristatus* on neist kõige laialdasema levikuga, asustades suurema osa Euroopast. Lähtudes rohutirtsu mudelist (Hewitt 2000), peaks selle liigi refuugium asuma Balkanil. Wallis & Arntzen (1989) määrasid *T. cristatus* refuugiumi asukohaks Danube oru, mis läbib ka Karpaate. Seega ei asunud antud liigi refuugium mitte Balkanil, vaid Karpaatides, mida kinnitab ka Wielstra *et al.* (2013) uurimus. Üldjoontes järgisid *Triturus* vesilikud rohutirtsu mudelit, omades refuugiumeid nii Ibeerias, Itaalias, Balkanil, Karpaatides kui ka Kaspia mere rannikul ja Kaukasuses.

Autori arvates järgivad ka euroopa metskitse (*Capreolus capreolus*) levikuteed rohutirtsu mudelit. Tuvastatud on kolm Vahemereäärset refuugiumi, millest Balkani refuugiumil on kõige suurem osatähtsus Euroopa rekoloniseerimisel. Samuti toimisid Alpid ja Püreneed osaliselt levikutõketena. Euroopa metskits on hirvlaste sugukonda kuuluv sõraline, kes on levinud üle kogu Euroopa, välja arvatud Iirimaa, Islandil ja Põhja-Skandinaavias. Euroopa metskitsel on Aasias sõsarliik, Siberi metskits (*Capreolus pygargus*). Nende kahe liigi lahknemine toimus 2-3 miljonit aastat tagasi, pliotseenist pleistotseeni üleminekul. Uurides üle Euroopa paikneva 376 metskitse mikrosatelliite ja mtDNA kahte regiooni, tuvastasid Lorenzini & Lovari (2006) kolm suurt metskitse geneetilist liini. Lääneliin, mis koosneb Ibeeria poolsaare populatsioonidest. Põhja-Hispaaniale iseloomulikud haplotüübid on



levinud ka Kesk- ja Ida-Euroopas, kuid poolsaare lõunaosas leiduvad haplotüübid on iseärased ainult Ibeeriale. Royo *et al.* (2007) pakub välja, et Ibeerias oli kaks refuugiumit. Üks asus Loode-Ibeerias Cantabriani mäeaheliku põhjapoolses osas ja teine Kesk-Ibeeria lõunaosas, hõlmates nii Tajo jõge kui ka Vahemereäärset rannikut. Tihtipeale peetakse Lõuna-Hispaanias elutsevat metskitse Euroopa metskitse alamliigiks (*Capreolus capreolus garganta*). Idaliini moodustavad Rumeenia, Poola, Leedu, Türgi ja Kreeka metskitse populatsioonid. Lorenzini & Lovari (2006) pakuvad idaliini refuugiumiks Balkanit, aga Sommer *et al.* (2009) väidab, et Balkani isendite liikumine põhjapoole oli blokeeritud Karpaatidest või veelgi idapoolsemast refuugiumist pärit isendite poolt. Keskliini kuuluvad haplotüübid on levinud Prantsusmaal, Taanis ja Soomes. Sobiva refuugiumialana võis toimida Loode-Prantsusmaa Bordeauxi piirkond, mida kinnitavad fossiilsed leiud (Sommer *et al.* 2009). Austriast ja Alpidest pärit haplotüübid ei paigutu täpselt ühegi liini sisse. Tunnistatakse ka Itaalia refuugiumit, mis sarnaselt Ibeeria refuugiumitele ei panustanud Kesk- ja Põhja-Euroopa rekoloniseerimisse. Ka Itaalias on tuvastatud metskitse alamliik (*Capreolus capreolus italicus*), mis Vernesi *et al.* (2002) arvates, võis asuda eraldi refuugiumis.



Joonis 3. Kolm paradigmaatilist mudelit, kirjeldamaks Euroopa taaskoloniseerimist pärast viimast jääaega. A) Mudelorganismiks on rohutirts *Chorthippus parallelus*. Põhiline Kesk- ja Põhja-Euroopa koloniseerimine toimus Balkani refuugiumist. Sama mudelit järgivad ka *Triturus* vesilikud ja metskits. *Triturus* vesilike puhul tähtsamaiks refuugiumiks Karpaadid, mitte Balkan (pole joonisel näidatud). B) Teise mudeli puhul toimusid ulatuslikud väljaränded kõigist kolmest Vahemereäärsest refuugiumist. Mudelorganismiks on harilik

siil/lõunasiil. Hariliku siili refuugiumiteks olid Itaalia ja Ibeeria, Balkan aga lõunasiili refuugium. Lõunasiilil asus üks refuugium ka Musta mere edelarannikul. C) Kolmas mudel on kõige levinum, kirjeldab suuremaid väljarändeid Ibeeria ja Balkani refuugiumist. Lisaks nendele oli tähtsaks refuugiumi kohaks ka Karpaadid. Lisaks mudelorganismile pruunkarule, jälgivad seda mudelit ka metssiga, punahirv ja leethiir. Joonis võetud Hewitt (2000) ja osaliselt autori poolt täiendatud

## **5.2. Mudel 2. Harilik siil *Erinaceus europeus***

Euroopa on asustatud kahe erineva siililiigi poolt. Harilikku siili (*Erinaceus europeus*), kellel on laialdasem levikuala, leidub Lääne-Euroopas, Suurbritannias, Irimaal, Lõuna-Skandinaavias, Eestis, Lätis ja Põhja-Venemaal. Lõunasiili (*Erinaceus roumanicus*) levikuala piirdub aga Ida-Euroopa, Türgi, Iisraeli ja osalise levikuga mööda Ida-Venemaad Aiasiasse.

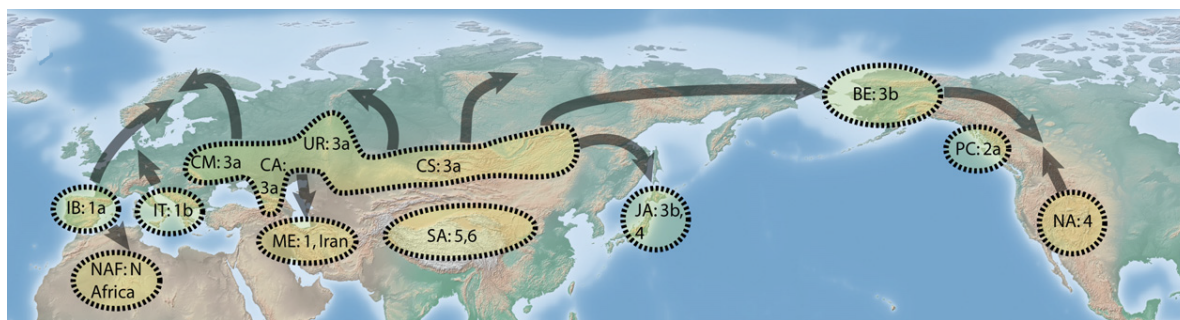
Siili jaoks pakutakse samamoodi välja kolme kindlat refuugiumi Ibeeria, Itaali ja Balkani poolsaarte lõunaosades. Euroopa taasasutamine pärast viimast jääaega *Erinaceuse* poolt toimus kõigist kolmest refuugiumist. *E. europeausi* refuugiumid asusid Ibeerias ja Itaalias, kuid *E. roumanicus* elas jääaja üle Balkanil (Joonis 3b). Euroopas on tuvastatud kolm erinevat mitkokondriaalselt liini, millest ühte leidub ainult Sitsiilias. Seddon *et al.* (2001) andis igale uuritud isendile tsütokroom b ja kontrollregiooni järjestuse põhjal mitotüübi. Arvestades mitotüüpide paiknemist, võib eeldada, et Itaalia poolsaarel asuvast refuugiumist asustati Austria, Saksamaa, Holland, Skandinaavia ja Eesti. Hispaanias paiknevast refuugiumist asustati aga Prantsusmaa, Holland, Suurbritannia ja Iirimaa.

Mitotüüpide alusel jagunes *E. roumanicus* kaheks monofüleetiliseks klaadiks, millede nukleotiidide erinevuseks oli 4.84%. Üks nendest klaadidest oli refuugiumis Balkanil ja sealt asustati Austria ja Ungari idapoolsemad alad ning ka Eesti. Kuna lõunasiili ja hariliku siili levilad kattuvad Austrias ja Eestis, siis arvatakse, et ilmselt liikus neile aladele esimesena harilik siil ja hilisemalt osaliselt asendati harilik siil lõunasiiliga. Samuti on sama klaadi poolt asustatud ka Kaukasuse mäestiku põhjapoolne nõlv. Seddon *et al.* (2002) võttis lisaproovid Kaukasuse mäestiku piirkonnast (Gruusia, Armeenia, Aserbaidzaan) ja koos eelnevate tulemustega (Seddon *et al.* 2001) tuvastati, et Kaukasuse mäe põhja- ja

lõunapoolseid nõlvaid asustavad erinevad *E. roumanicuse* liinid. Lõunapoolse külje isendid on geneetiliselt lähedased isenditele Iisraelist ja Türgist. Nendevaheline nukleotiidide erinevus oli 1.58%, mida peetakse piisavaks, et pidada neid erinevateks kladideks. Tulenevalt sellest pakuti välja, et üks *Erinaceuse* refuugium võis asuda ka Lõuna-Kaukasuses, Musta mere edelarannikul. Kaukasuse mäestiku lõunapoolsel nõlval elav siil nimetati eraldi liigiks – kaelussiil (*Erinaceus concolor*) (Hutterer 2005). Kaelussiili ei panustanud Põhja-Euroopa taasasustamisele, millest võib järeldada, et Kaukasuse mäestik osutus efektiivseks levikutõkkeks. Samas toimusid aga hariliku siili väljaränded üle Alpide ja Püreneeде väga edukalt.

### **5.3. Mudel 3. Pruunkaru *Ursus arctos***

Maailmas leidub kaheksa karu liiki, kellest pruunkarul on kõige laialdasem levik. Teda leidub pea üle kogu Euraasia kuni Põhja-Ameerikani välja. Kõige suuremad ja elujõulisemad pruunkaru populatsioonid asuvad Põhja-Euraasias. Lääne-Euroopas leidub aga väikeseid fragmenteerunud ohustatuid populatsioone. Esimeste fülogeograafiliste uurimuste alusel jaotati pruunkaru kaheks liiniks, ida-ja lääneliin (Taberlet & Bouvet 1994). Kasutades Leonard *et al.* (2000) poolt tutvustatud terminoloogiat, mida on Miller *et al.* (2006) ja Davison *et al.* (2011) edasi arendanud, kuuluvad idaliini järgmised kladid: alamklaad 3a Ida-Euroopas, Venemaal, Jaapanis ja Alaskal; alamklaad 3b Jaapanis ja Kanadas/Alaskal; klaad 4 Jaapanis ja Kanadas/USA-s. Lääneliini moodustavad üle kogu Lääne-Euroopa ja Lõuna-Skandinaavias levinud klaad 1, Alaskal alamklaad 2a (Joonis 4). Kahe liini kokkupuute alad jäävad Kesk-Skandinaaviasse (Kesk-Rootsi) ja Rumeeniasse, kusjuures viimases eksisteeritakse koos sümpatriliselt (Taberlet & Bouvet 1994; Zachos *et al.* 2008).



Joonis 4. Pruunkaru oletatavad refuugiumid Euraasias ja Põhja-Ameerikas (täietud alad katkendlike joontega) ning väljarändeteed neist (noolled). Refuugiumite piirkonnad: IB – Ibeeria; IT – Itaalia-Balkani poolsaar; CM – Karpaadid; CA – Kaukasus; UR – Uuralid; CS – Kesk-Siber; NAF – Põhja-Aafrika; ME – Lähis-Ida; SA – Lõuna-Aasia; JA – Jaapan; BE – Beringia; PC – Põhja-Ameerika lääneranniku Vaikse ookeani saared ; NA – Põhja-Ameerika sisemaa. Joonisel on näidatud stsenaariumite mõned detailid on ebakindlad: 1) Pole kindlalt teada, kas Kirde-Euroopa, Põhja-Aasia ja Lääne-Alaska asustamine klaadi 3a poolt toimus ühest suures refuugiumist (nagu kaardil näidatud) või mitmest väiksemast refuugiumist (vastavad piirkonnad CM, CA, UR, CS). 2) Täpselt pole ka teada, kui palju panustasid Euroopa poolsaarte populatsioonid Euroopa rekoloniseerimisel klaad 1 poolt. 3) Klaad 2a võib-olla hõivas viimase jääaja maksimumi ajal PC refuugiumi piirkonda. Joonis võetud Davison *et al.* (2011)

Saarma *et al.* (2007) uurisid 231 pruunkaru mtDNA kontrollregiooni ja näitasid, et pruunkaru idaliin koosneb Euroopas kolmest suurest haplogrupist. Kahe grupi tuumiku moodustavate haplotüüpide hulka kuuluvad ka karud Lääne-Karpaatidest (praegune Slovakkia piirkond), viidates potentsiaalsele refuugiumile. Kolmanda haplogrupi basaalhplotüüp on kõige laialdasema levikuga, kuid selle haplotüübi eellase asukoht pole täpselt teada. Kahtlustatakse, et Ungari platoo piirkond võis olla vastavale haplotüübile refuugiumiks, kuid kinnituseks oleks vaja edasist täpsemat uurimist.

Vaadates alamklaadi 3a levikut Euraasias, siis võib oletada, et selle potentsiaalsed refuugiumid võisid asuda Kaukasuses, Karpaatides (Saarma *et al.* 2007) ning Kesk-Siberis (Korsten *et al.* 2009). Refuugiumite olemasolu kinnitavad ka antud piirkondadest leitud säilmed, mis on dateeritud viimase jääaja maksimumile (Sommer & Benecke 2005).

Lääne-Euroopat asustav klad 1 jaguneb kaheks alamklaadiks (Taberlet & Bouvet 1994; Leonard *et al.* 2000). Hispaania ja Lõuna-Skandinaavia on asustatud alamklaadi 1a poolt ja Itaalia, Balkan ja Kesk-Euroopa alamklaadi 1b poolt. Seesugune alamklaadide levik Lääne-Euroopas viitab sellele, et Itaalia/Balkan ja Ibeeria olid refuugiumiteks pruunkaru lääneliinile. Kesk- ja Lõuna-Euroopast on leitud palju pruunkarude fossiile, mis pärinevad hilis-pleistotseenist. Analüüsid nende proovidega on näidanud, et Kesk-Euroopa ja Ibeeria olid koduks kladide 1 ja 3 eellastele (Hofreiter *et al.* 2004). Nende kahe väga erineva klaadi seesugune sümpatriline paiknemine viitab sellele, et praegune pruunkaru fülogeograafiline struktuur tekkis alles pärast viimast jääaja maksimumi. Kasutades mitmekordse kalibreerimise meetodit, saadi tulemuseks, et alamklaadide 1a ja 1b varaseim ühine eellane elas kunagi hilis-pleistotseenis (umbes 106 000 aastat tagasi) (Korsten *et al.* 2009).

Pruunkarude tänapäevase fülogeograafia puudumine enne viimast jääaja maksimumi on kooskõlas laienemise-taandumise mudeliga (ingl expansion/contraction - E/C), viidates, et jäävaheaegadel toimus erinevatest refuugiumitest pärit monofüleetiliste populatsioonide segunemist, põhjustades põhjapoolsemate populatsioonide geneetilise varieeruvuse. Samas jääaja saabudes toimus põhjapoolsemate populatsioonide väljasuremine ja alles jäid refuugiumi aladel olevad liinid, takistades nii erinevate liinide mtDNA introgressiooni.

Sarnaselt karule on ka metssea (*Sus scrofa*) puhul Euroopa ja Aasia asustatud erinevate kladide (Larson *et al.* 2005) poolt ja põhilised levikuallikad on Ibeeria ja Balkan. Metsiga on looduslikult laialt levinud metsloom, kuid lisaks sellele on teda ka paljudesse paikadesse introdutseeritud. Pärismaine on ta Kesk-Euroopas, Vahemeremaades, suuremas osas Aasias, Jaapanis ja tema levila ulatub kuni Lõuna-Indoneesiani välja. Metssea leviku põhjapiiriks Euroopas on Eesti. Euroopa kladile on iseloomulikud kaks liini, millest ühte leidub ainult Itaalias. Teise liini isendeid leidub üle kogu Euroopa ja potentsiaalseteks refuugiumiteks peetakse Ibeeriat, Balkanit (Scandura *et al.* 2011) ja Lõuna-Prantsusmaa Dordogne regiooni (Sommer & Nadachowski 2006). Lääne-Euroopa asustati Ibeeria ja Dordogne refuugiumist, Kesk- ja Põhja-Euroopa Balkani refuugiumist. Sarnaselt Euroopa kladile, koosneb ka Aasia klad kahest erinevast liinist. Lähis-Ida liin, mille refuugiumiteks on Lähis-Ida piirkond ja Anatoolia. Teiseks ja laialt levinumaks liiniks on Kaug-Ida liin, mille refuugium võis asuda kuskil Kagu-Aasias (Scandura *et al.* 2011). Aasia liinide isendid ei panustanud Euroopa rekoloniseerimisse. Panoraia *et al.* (2012)

uuris täpsemalt Balkani metssea populatsioonide geneetilist varieeruvust ja tuvastas antud piirkonnas sama kõrge haplotüüpide varieeruvuse, kui ülejäänud Euroopas kokku. Lisaks sellele leidis Balkanil ka rohkelt unikaalseid haplotüüpe, eriti just Kreekas. Seega säilitas just Balkani refuugium suurema osa metssea jääaja eelsest geneetilisest mitmekesisusest.

Punahirv (*Cervus elaphus*) on laialdase levikuga hirvlane, keda leidub enamikus Euroopas, Kaukaasias, Väike-Aasias ja osaliselt ka Lääne- ja Kesk-Aasias. Omab suurt plastilisust erinevate elupaikade suhtes, kuid eelistatult asustab rikka alusmetsa ja legendikega segametsi. Ludt *et al.* (2004) tuvastas kaks suurt punahirve mitokondriaalset liini. Idaliini leidub Aasias ja lääneliini Euroopas ja Lähis-Idas. Ludt *et al.* (2004) jaotas lääneliini neljaks alamgrupiks, kuid Skog *et al.* (2009) uurides kahte erinevat mitokondriaalse DNA markerit, tuvastas hoopis kolm alamgruppi ehk haplogruppi. A haplogrupp ehk lääneliin asustab Lääne- ja Põhja Euroopat ja selle potentsiaalseteks refuugiumiteks peetakse Ibeeriat ja Edela-Prantsusmaa Dordogne piirkonda, mida kinnitavad ka fossiilsed leiud (Sommer & Nadachowski 2006). Briti saarte ja Põhja-Euroopa asustamine toimus just Dordogne refuugiumist. C haplogrupi ehk idaliini haplotüübid on levinud Kesk- ja Ida-Euroopas. Idaliini sobivaks refuugiumialaks peetakse Balkanit, aga see võis asuda ka Türgis või Lähis-Idas. Kuna Karpaatide populatsioonides esines kõrge haplotüüpide varieeruvus (Skog *et al.* 2009) ja võttes arvesse ka fossiilseid leide (Sommer & Nadachowski 2006; Sommer *et al.* 2008), siis ilmselt toimis Karpaatide regioon samuti idaliinile refuugiumina. Sarnaselt karule, võis ka punahirvel olla Itaalias refuugium, mis oli madala merevee taseme tõttu ühenduses Balkaniga. Seda kinnitavad fossiilsed leiud Itaaliast, mis on dateeritud viimase jääaja maksimumile (Sommer *et al.* 2008). B haplogrupp ehk Vahemereäärne liin, mida leidis ainult Sardiinias, Aafrikas ja Lõuna-Hispaanias, peetakse kõige vanemaks liiniks neist kolmest. Antud liini refuugiumi asukoht on küsitav. Kuna mõlemal pool Püreneesid asusid refuugiumid, siis ei toimunud antud mäestik levikutõkkena. Samamoodi ei osutunud levikutõkkeks ka Karpaadid. Eeldatakse lausa geneetilise informatsiooni vahetumist Karpaatide ja Balkani vahel viimase jääaja maksimumi ajal. Sellele viitab C haplogrupi nõrk geneetiline eristumine oma levikualas. Ainsaks levikubarjäärriks võisid seega osutada Lääne-Alpid, mis on omane karu mudelile.

Leethiir (*Myodes glareolus*) on tüüpiline parasvöötmemetsade liik, keda leidub nii Euroopas kui ka Venemaal. Ta on levinud laialdaselt peaaegu üle kogu Itaalia ja Balkani poolsaarte, kuid Ibeeria poolsaarel leidub teda ainult Põhja- ja Lõuna-Püreneesides ja

Cantabriani mäestik. Ka leethiirel on tuvastatud kolm tüüpilist refuugiumi Vahemerealadel. Lisaks neile on leitud tõestusmaterjali ka uute refuugiumite jaoks, mis võivad asuda Karpaatides ja Uuralites.

Püreeneede piirkonnas tuvastas Deffontaine *et al.* (2009) kolm leethiire liini. Lääneliin, mis asustab Põhja- ja Kesk-Prantsusmaad, kuid tema levila ei ulatu Püreenedeni välja. Deffontaine pakkus selle liini potentsiaalseks refuugiumiks välja Kesk-Euroopa. Viimase jääaja maksimumi ajal ulatus jääkilp kaugele Euroopasse ja sobilikeks piirkondadeks oleksid olnud jõesüsteemid Alpides ja Karpaatides või Ungari platoo, mis olid osaliselt kaetud okas- ja heitlehismetsadega (Willis *et al.* 2000). Wojcik *et al.* (2010) näitas, et länneliin asustab ka Suurbritanniat ja osaliselt ka Lääne- ja Lõuna-Poolat. Potentsiaalseks refuugiumiks pakkust ta välja Lääne-Balkanit. Teiseks Püreenedest tuvastatud liiniks oli Hispaania liin, mis on levinud Püreeneede ida- ja lõunapoolsetes alades, Cantabriani mäestik, Lõuna-Prantsusmaal ja ka Loode-Itaalias. Kolmandaks on Basque liin, mida leidub ainult Loode-Püreenedes ja on piiratud Atlandi ookeani ja Hispaania ning Lääne-Euroopa liinidega. Kui enne arvati, et Püreneed olid pigem levikutõkkeks, siis nüüd peetakse pigem Loode-Püreneed uueks potentsiaalseks refuugiumiks.

Lisaks länneliinile, Hispaania liinile ja Basque liinile, on tuvastatud ka veel Karpaatide, ida-, Itaalia ja Balkani liin. Karpaadid kui leethiire refuugiumina on leidnud kinnitust mitmete uurimuste poolt (Kotlik *et al.* 2006; Wojcik *et al.* 2010). Karpaatide liin on asustanud suure osa Kesk-Euroopast kuni Läänemereni välja. Esialgu arvati, et Karpaatide liini leidub ainult Karpaatides ja väljarändeid pole toimunud (Kotlik *et al.* 2006), kuid hilisemad uuringud on näidanud, et lisaks Karpaatidele leidub antud liini ka mäestiku ümbruses, eriti Poolas (Wojcik *et al.* 2010).

Idaliin on levinud Ida-Euroopas, Siberis ja katkendlikult leidub ka Läänemere läänerrannikul. Potentsiaalseks refuugiumiks arvatakse olevat Uuralid, kust toimusid väljaränded pärast viimast jääaja maksimumi. Idaliinile iseloomuliku haplotüübiga isendeid leidis ka Saksamaalt, mis asub Poolas esinevast Karpaatide liinist läänepool. Selline katkendlik idaliini paiknemine viitab väljarännete keerukusele. (Wojcik *et al.* 2010)

## 5.4. Krüptilised refuugiumid

Enne arvati, et parasvöötme liikidel esinesid refuugiumid ainult vahemereäärsetes piirkondades (Ibeeria, Itaalia ja Balkani poolsaar) ja Euroopa taasasustamine pärast viimast jääaega toimus neist piirkondadest. Viimasel ajal on leitud nii geneetilist kui ka fossiilset tõestust, et lisaks vahemereäärsetele refuugiumitele esinesid refuugiumid ka Kesk- ja Ida-Euroopas. Stewart & Lister (2001) pakkusid välja termini „krüptiline refuugium”, mis kirjeldaks parasvöötmeliikide põhjapoolsemaid refuugiume. Hiljem jaotavad Stewart *et al.* (2010) krüptilised refuugiumid kaheks. Põhjapoolsed krüptilised refuugiumid, mis on mõeldud parasvöötmeliikidele ellujäämiseks kõrgematel laiuskraadidel jääaegadel ja lõunapoolsed krüptilised refuugiumid, mis on jäävaheaja refuugiumid külmalembeliste liikidele madalamatel laiuskraadidel.

Refuugiumite suurused varieeruvad tulenevalt nende asukohast ja liigitusest. Krüptiliste refuugiumite suurused on väiksemad, kui klassikaliste refuugiumite suurused, sest nad on ümbritsetud aladega, kus on ebasobilikud keskkonnatingimused.

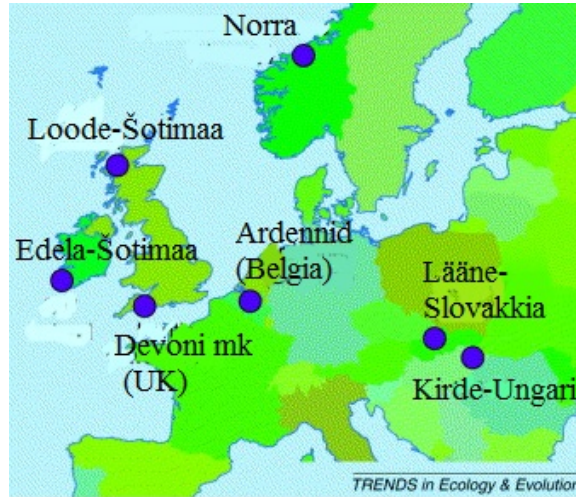
Krüptilised põhjapoolsed refuugiumid võisid asuda mäestike orusüsteemides, mis omasid sobivaid mikrokliimaga alasid. Eeldatavalt võisid sellised piirkonnad olla väikesed. Flojgaard *et al.* (2009) kasutasid tuleviku ennustamise (ingl *back-casted species distribution*) mudelit ja näitas, et osadel väikestest närilistel võis olla vägagi laialdane levila põhjapoolsetes alades.

Krüptilised lõunapoolsed refuugiumid asuvad üldjuhul mäestike piirkondades, sest kõrgemates piirkondades on säilinud külmem kliima, mis on sobilik külmalembeliste liikidele. Seda tüüpi refuugiumid peaksid teoorias olema väiksemad kui polaaraladel asuvad refuugiumid, kuid see ei pruugi alati nii olla. Mäeahelikud võivad hõlmata väga suuri alasid, pakkudes nii laialdast levikuala külmalembeliste liikidele, kes vajavad lõunapoolsetes alades pelgupaika jäävaheegade üleelamiseks (Stewart *et al.* 2010).

Tüüpilised põhjapoolsemad krüptilised refuugiumid võisid asuda Karpaatides, Ungari platool ja Edela-Prantsusmaal. Potentsiaalseid refuugiumialasid on pakutud välja ka Belgia Ardennides, Inglismaal Devoni maakonnas, Loode- ja Edela-Šotimaal (Stewart & Lister 2001) (Joonis 5). Mitmete parasvöötme liikide puhul on toimunud Kesk- ja Põhja-Euroopa



asustamine eelkõige krüptilistest refuugiumitest (*Vipera berus*, *Rana arvalis*, *Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*, *Ursus arctos*).



Joonis 5. Potentsiaalsed krüptilised refuugiumid Euroopas. Võetud Stewart & Lister 2001.

Autori arvates on harilik rästik (*Vipera berus*) üheks väga heaks näiteks krüptiliste refuugiumite osatähtsuses Euroopa rekoloniseerimisel pärast viimast jääaega. Ta on kõige põhjapoolsema levikuga madu, keda leidub Kesk- ja Põhja-Euroopas ja Aasias kuni Korea ja Sahhalinini. Asustab nii segametsi, metsaservi kui ka Aasia steppe. Mägedes võib tema levila ulatuda kuni 2600 meetrini. Uurides 80 isendi mitokondriaalset DNAd, tuvastasid Ursenbacher *et al.* (2006) kolm suurt liini. Esiteks Itaalia liin, millesse kuuluvad isendid Itaaliast, Põhja-Sloveeniast, Austriast ja Kagu-Šveitsist. Balkani liini moodustavad hariliku rästiku alamliini *Vipera berus bosniensise* isendid. Kolmest liinist kõige suurem on põhjaliin, mille isendeid leidub Alpidest nii põhja, ida kui ka lääne poole. Samuti kuuluvad siia liini ka kõik Aasiast leiduvad isendid. Põhjaliin jaguneb omakorda kaheks erinevaks alamliiniks. Kõige suurem alamliin on Karpaatide liin, mis asustab Rumeeniat, Ida-Slovakkia ja Lõuna-Poolat. Ülejäänud põhjaliini kuuluvad haplotüübid moodustavad teise alamliini, milles esineb omakorda veel alamjaotust. Ida alamliin (Venemaa, Soome, Eesti, Põhja-Slovakkia), lääne alamliin (Prantsusmaa, Šveits, Austria) ja Kesk-Euroopa alamliin. Kolme suurema liini omavahelised lahknemised toimusid vara-pleistotseenis, olles paigutatud erinevatesse refuugiumitesse. Itaalia ja Balkani liinid olid vastavates poolsaartes

refuugiumites ja põhjaliin Karpaatides. Suuremad väljeränded toimusid ainult Karpaatidest. Põhjialiini sügavam lahknemine toimus ilmselt viimase jääaja maksimumi ajal, paigutades alamliinid erinevatesse refuugiumitesse. Potentsiaalsed refuugiumid asusid vastavalt ida alamliinile Karpaatidest idapool, lääne alamliinile Kesk-Prantsusmaal, Kesk-Euroopa alamliinile Prantsusmaa ja Karpaatide vahel (ilmselt Ungari platoo) ning Karpaatide liinile Karpaatides. Pärast viimast jääajamaksimumi toimusid suuremad väljaränded just neist põhjaliini alamliinide refuugiumitest ja vastavalt nende praegustele leiukohtadele. Ka pärast viimast jääaega ei panustanud Itaalia ja Balkani refuugiumite isendid Euroopa rekoloniseerimisse.

Pleistotseeni jääaegade ja jäävaheaegade vaheldumisest tingitud sügavat geneetilist lahknemist on täheldatud ka ühel teisel Euroopas esineval mürkmaol, nokisrästikul (*Vipera ammodytes*). Tema levila kattub osaliselt hariliku rästiku levilaga. Asustab Itaalia põhjapoolsemaid piirkondi, Lõuna-Austriat, kogu Balkani regiooni ja sealt edasi Anatooliasse kuni Kaukasuse mäestikuni välja. Ursenbacher *et al.* (2008) uurisid 59 nokisräsiku mitokondriaalset DNAd ja tuvastas seitse suuremat liini, mis grupeeruvad kokku neljaks suureks klaadiks. Montenegro ja kirdeliin moodustavad ühe klaadi, edela-, Küklaatide ja Peloponnesose liin teise klaadi ja loodeliin ning kaguliin kolmanda ja neljanda klaadi. Pleistotseeni jääaegadel olid esimese ja teise klaadi liinid paigutunud erinevatesse refuugiumitesse, põhjustades erinevate liinide tekkimist.

Lõunapoolseid krüptilisi refuugiimeid võivad omada külmalembelised loomad ja taimed nagu näiteks harilik drüüas (*Dryas octopetala*), mis on alpi/arktika taim ja olles iseloomulik tundra kooslustele. Levinud Arktikas, Skandinaavia mäestikes, Alpides, Karpaatides, Balkanil, Kaukasuses, Alaskas ja muudes mägistes piirkondades, kus on sobivad keskkonnatingimused. Skrede *et al.* (2006) tuvastas kolm suurt geneetilist liini: Euroopa, Ameerika ja idagrupp. Neist viimasel grupil esines ka alamjaotust, kus populatsioonid Kaukasuses ja Altai mägedes moodustusid eraldi alamliinid. Skandinaavia jääkilbi ja Alpide vahelist ala võib pakkuda fossiilsete leidude järgi Euroopa grupile refuugiumiks. Siit asustati nii põhjapoolsemad alad kui ka osaliselt Alpid. Itaalia ja Püreeneede populatsioonide analüüsid näitavad suurt divergeerumist, viidates selle, et nende populatsioonide eellased ei panustanud põhja koloniseerimisse. Kui muidu on iseloomulik, et lõunapoolsemad populatsioonid omavad kõrgemat geneetilist mitmekesisust (Hewitt 1996), siis hariliku drüüase puhul on vastupidi. Põhjapoolsemate populatsioonide suurem

mitmekesisus võib tuleneda sellest, et nad olid jääaegadel laiemalt levinud kui praegusel ajal. Seega toimus lõunapoolsemate alade koloniseerimine pigem põhjast või asuvad lõunas reliktsed populatsioonid jääajast (Stewart *et al.* 2010). Ka Kaukasuse liini iseloomustab piiratud levila ja väike mitmekesisus, mis viitab sellele, et antud populatsioon on reliktna jäänuk varem laialt levinud liigist.

## 6. Euraasia

Uurides erinevate loomade fülogeograafiat, üritatakse tuvastada üldlevinumaid levikumustreid. Erinevate korrapärasuste kindlaks tegemisel luuakse mudeleid, millest igäüks põhineb iseseisvalt varieeruvatel teguritel. Nendeks muutujateks võivad olla ühine levikubarjäär, levikuteed, elupaiga valikud või mõni muu aspekt. Korsten *et al.* (2009) pakkusid välja kaks mudelit Euraasia asustamise kohta. Karu mudeli järgi asustab Põhja-Euraasiat üks laialt levinud liin ja Uuralid ei osutunud levikubarjääriks (Joonis 6a), kuid mägra mudeli korral toimivad Uuralid levikubarjäärina ja seetõttu on Põhja-Euraasia asustatud vähemalt kahe erineva geneetilise liini poolt (Joonis 6b). Karu mudelit on jälginud ka lendorav (*Pteromys volans*) ja niidu-uruhiir (*Microtus agrestis*). Mägra mudelit põld-uruhiir (*Microtus arvalis*) ja soo-uruhiir (*Microtus oeconomus*). Fedorov *et al.* (2008) tuvastas sarnasusi boreaalsete okasmetsadega seotud liikide levikuteedes ja pakkus välja vastava mudeli. Antud mudelisse kuuluvatel isenditel esineb lõuna-põhjasuunalist katkendlikku paiknemist Ida-Aasias (Joonis 7). Kuna Ida-Siberi ja Kaug-Ida (Kagu-Aasia) vahel puudub otsene füüsiline barjäär, siis võib eeldada, et need piirkonnad on asustatud isendite poolt, kes on viibinud erinevates refuugiumites. Vastava mudeli näidisloomadeks on metslemming (*Myopus schisticolor*), lendorav (*Pteromys volans*) ja rasvatihane (*Parus major*). Liikide puhul, kes asustavad nii Euraasiat kui ka Põhja-Ameerikat, on täheldatud seaduspärasusi. Beringia mudeli korral on toimunud Põhja-Ameerika asustamine Euraasiast pärit populatsioonide poolt mööda Beringia maasilda.

### 6.1. Karu mudel

Pruunkaru (*Ursus arctos*) on üks paremini uuritud loomi fülogeograafia valdkonnas, seega pole imestada, et antud looma levikuteede põhjal on loodud lausa kaks mudelit. Peatükis Mudel 3. Pruunkaru (*Ursus arctos*) räägiti spetsiifilisemalt erinevatest pruunkaru liinidest ja nende levikuteedest. Lühidalt kokkuvõttes asustab Põhja-Euraasiat liin 3a, mille üheks refuugiumiks peetakse Karpaate ja ilmselt esineb ka teine refuugium kuskil Aasias.

Lendorava (*Pteromys volans*) viimase jääaja järgsed migratsioonid on sarnased pruunkarule. Põhja-Euraasia on asustatud ainult ühe lendorava liini poolt ja teda leidub mõlemal pool Uuraleid.

Niidu-uruhiir (*Microtus agrestis*) on Euraasias kõige arvukam ja laialdasemalt levinud hiir *Microtuse* perekonnast. Tema levila ulatub Portugalist kuni Baikali järveni. Jaarola & Searle (2002) tuvastasid kolm suurt niidu-uruhiire liini, kellede levialad paiknevad allopatriliselt. Lääneliini leidub Lääne- ja Kesk-Euroopas (Soome, Taani, Suurbritannia ja lääne Kesk-Euroopa) ja ilmselt pärineb Karpaatides asunud refuugiumist. Idaliini levila saab alguse Leedust ja ulatub kuni Aasiani, seega Uuralid ei osutunud takistuseks. Sobilikuks refuugiumialaks pakuti Kirde-Euroopat, kas näiteks Uurali lõunapoolne ala või Kaukasus. Lõunaliini leidub Portugalist Ungarini (Portugal, Põhja-Hispaania, Lõuna-Prantsusmaa, Šveits, Sloveenia ja Lääne-Ungari), jagunedes omakorda kaheks eraldiseisvaks mtDNA alamliiniks (Portugali alamliin ja ülejäänud lõunaliini moodustav alamliin). Ilmselt pärinevad need alamliinid erinevatest refuugiumitest, mis võisid asuda Kesk-Portugalis ja kuskil Põhja-Hispaanias.

Pauperio *et al.* (2012) uuris niidu-uruhiire erinevaid lookusi ja tuvastas samuti kolm klaadi. Portugali liin, mille isendeid leidub ainult Portugalist Galiciani (Loode-Hispaanias) ja keda on pakutud isegi niidu-uruhiire „krüptiliseks” sõsarliigiks (Jaarola & Searle 2004). Lõunaliin, mis vastab Jaarola & Searle (2002) väljapakutud lõunaliini ühe alamliiniga. Põhjaliini moodustab Jaarola & Searle (2002) lääne- ja idaliin, mis kusjuures jaguneb tsütokroom b-d uurides kuueks erinevaks alamliiniks. Põhja-Suurbritannia liin, mida leidub Põhja-Inglismaal; länneliin, mis asustab Lõuna-Inglismaad ja osaliselt Kesk-Euroopat; Prantsusmaa liin; Skandinaavia liin Rootsis; Kesk-Euroopa liin, mida leidub Taanis, Poolas, Saksamaal, Valgevenes ja Rumeenias; idaliin Kirde-Rootsis, Soomes ja Aasias.

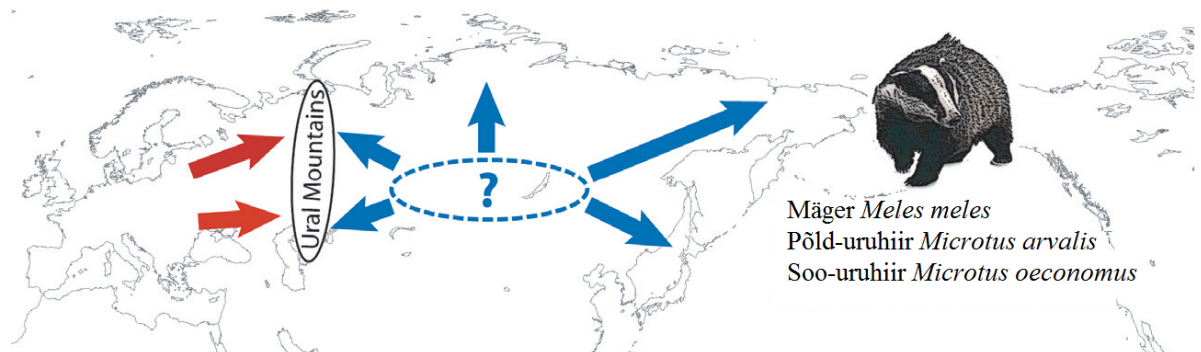
Laialdase levikuga loom Euraasias on ka rabakonn (*Rana arvalis*), kelle levila ulatub Kirde-Prantsusmaast Jenissei jõeni. Tema levila põhjapiir läbib Lõuna-Rootsit, Soomet ja Karjalat. Asustab arktilisi tundraid, metsi ja isegi steppe. Babik *et al.* (2004) tuvastas mitokondriaalset DNAd uurides kaks suurt rabakonna liini. A liini kuuluvad kõik need haplotüübid, mida leidis Karpaatidest ida- ja põhjapoolse, lisaks sellele ka enamus haplotüüpe, mida leidis Tsehhis, Slovakkias, Ida-Ungaris ja Rumeenias. B liin on

tunduvalt väiksema levilaga ja leidub ainult Ida-Austrias ja Lääne-Ungaris. A liin jagunes omakorda kaheks alamliiniks, millest AI-1 on väga lai levila ja AII asustab ainult väikest ala Karpaatide ümbruses (Kagu-Tšehhi, Kirde-Austra, Edela-Slovakkia). Kuna liinidel AII ja B on väga piiratud levila ja nad pole panustanud Karpaatidest põhja- ja idapoole asustamisse, siis on tõenäoline, et nende refuugiumid asusid nende hetkelise levikuala piirides. AI liini puhul võis esineda aga mitmeid refuugiume. Antud liinis tuvastati kolm domineerivat haplotüüpi, A1, A2 ja A7. A1 refuugium võis asuda Karpaatides ja haplotüüpide A2, A7 refuugium rabakonna levikuala kauges idapoolses osas. Sobivateks asukohtades on Euroopa Venemaa kaguosa, Lääne-Siber või Põhja-Kasahstan.

a)



b)



Joonis 6. Kaks erinevat viisi, kuidas võis toimuda Põhja-Euraasia koloniseerimine pärast viimast jääaega. Nooled näitavad väljarändeteid Euroopa ja Aasia refuugiumitest. Küsimärgid Aasia piirkonnas, ei viita täpsete refuugiumite asukohtadele. A) Karu mudel, kus Uuralid ei ostunud levikubarjääriks. Seda mudelit järgivad lisaks pruunkarule ka niidu-

uruhiir ja lendorav. B) Mägra mudel, kus Uuralid osutusid efektiivseks levikubarjääriks. Lisaks mägrale järgivad antud mudelit ka põld-uruhiir ja soo-uruhiir. Joonis võetud Korsten *et al.* (2009).

## **6.2. Mägra mudel**

Uurides töid, mis on tehtud laia Euraasia levikuga loomade kohta, tuvastasid Korsten *et al.* (2009) teise sagedase levikumustri, mida kirjeldab Uuralite omadus toimida levikubarjäärina. Selle tulemusel asustab Põhja-Euraasiat mitu geneetilist liini.

Mäger (*Meles meles*) on laialdaselt levinud kärplane Euraasias, asustades palearktiliste regioonide metsi ja steppe. Uurides mägra mitokondriaalse DNA kontrollregiooni, identifitseeris Marmi *et al.* (2006) neli erinevat liini. Euroopa, Edela-Aasia (Kreeka, Iisrael, Gruusia, Tadžikistani), Põhja- ja Ida-Aasia (Venemaa, Kasahstan, Mongoolia) ja Jaapani liin. Euroopa liinis esineb kõrge haplotüüpide varieeruvus, mis viitab pigem sellele, et Euroopa asustati mitmest refuugiumist pärit isenditega. Marmi *et al.* (2006) pakub Ibeeria ja Itaalia poolsaari potentsiaalseteks refuugiumiteks ja et sealt asustati Kesk- ja Ida-Euroopa, Suurbritannia ja Lääne-Fennoskandia. Kuna Soomest leiti haplotüüp, mida ülejäänud Euroopas ei leidunud, siis pakutakse ka üht idapoolsemat refuugiumi, millest toimus Ida-Fennoskandia asustamine pärast viimast jääaega. Pope *et al.* (2006) analüüsis Lääne-Euroopast pärit mäkrade tuuma mikrosatelliite ja väidab, et Lääne-Euroopa ja Suurbritannia asustati ühest, mitte kahest refuugiumist. Fossiilsete tõendite põhjal pakuvad Sommer & Benecke (2004) mägrale Euroopas mitmeid erinevaid refuugiume: Ibeeri ja Itaalia poolsaared, Balkan, Krimmi poolsaar ja Moldova. Euroopa ja Aasia liinid olid mitmete levikubarjääride tõttu eraldatud tuhandeid aastaid. Igikeltsa lõunapoolsemad piirid ulatusid kuni Kaspia ja Musta mere põhjapoolsemate rannikuteni, sundides liikuma ka mägra populatsioone lõunapoole. Lisaks meredele, eraldas Aasia ja Euroopa mägra populatsioone ka Kaukasuse mäestik. Uuraleid peetakse sekundaarseks levikubarjääriks mäkradel. Edela-Aasia liini refuugium võis asuda kuskil Edela-Aasias, näiteks Musta mere rannik, Lääne-Kaukasuses või Lääne-Altai mägedes. Põhja- ja Ida-Aasiast koguti liiga vähe proove, seega kindla refuugiumi tuvastamine selle liini jaoks on raskendatud. Kui

võtta arvesse antud piirkonna haplotüüpide gruppe, siis võib eeldada, et antud liinil oli mitu erinevat refuugiumi Aasias. (Marmi *et al.* 2006)

Mägrale sarnase fülogeograafilise mustri on ka põld-uruhiir (*Microtus arvalis*). Ta asustab avatuid rohumaid ja tema levila saab alguse Hispaaniast ja ulatub kuni Kesk-Siberini. Leviku põhjapiir läbib Karjalat ja lõunapiir kulgeb mööda Musta mere rannikut. Suurbritannias teda mujal ei leidu, kui ainult Orkney saarestikul. Haynes *et al.* (2003) tuvastas Euroopas ja Venemaal viis erinevat põld-uruhiire liini. Lääneliin, mis asustab Hispaaniat, Prantsusmaad ja Orkney saart ja mille potentsiaalseks refuugiumiks peetakse Ibeerit. Idaliin, mille refuugium võis asuda Balkanil ja selle liini poolt asustati Ida-Euroopa (Slovakkia, Ungari, Poola, Soome, Lääne-Venemaa, Ukraina). Keskliini isendeid leidub Taanis, Hollandis ja Saksamaal. Itaalia liini leidub ainult Alpide juures ja Põhja-Itaalias. Kesk- ja Itaalia liinile pakutakse välja ühist refuugiumit Itaalias. Viendat põld-uruhiire liini nimetatakse „obscuruse” liiniks ja seda leidub Lääne-Venemaal, Armeenias, Gruusias ja Krimmi poolsaarel. Selle liini levikubarjääriks jäävad Uuralid ja potentsiaalne refuugium võis asuda kas Kaukasuses või Uuralites. Samas Tougard *et al.* (2008) kasutas analüüsimiseks lisaks geneetilisele materjalile ka fossiile ja tuvastas kuus liini. Lääneliin, mis jaguneb kaheks alamliiniks: kirdeliin (Prantsusmaa, Saksamaa, Sveits, Belgia) ja edelaliin (Prantsusmaa ja Hispaania); idaliin (Saksamaa, Austria, Ungari, Slovakkia, Ukraina, Venemaa, Soome, Tsehhi, Poola); Freiburgi liin (Saksamaa); Itaalia liin (Sveits ja Itaalia); keskliin (Prantsusmaa, Saksamaa, Šveits, Holland, Taani) ja „obscuruse” liin. Põld-uruhiirele ei pakuta välja ühtegi vahemereäärset refuugiumi. Pigem arvatakse, et viimane jääaeg elati üle väikestes oma mikrokliimadega aladel, mis paiknesid Saksamaalt kuni Hispaaniani. Sobivate keskkonnatingimuste ajal toimusid väljaränded neist isoleeritud aladest nii lääne-ida suunas, kui ka põhja-lõuna suunas.

Mägra mudelit järgib ka soo-uruhiir (*Microtus oeconomus*), kes on ainuke holarktiline liik *Microtus* perekonnast. Tema levila ulatub Kesk-Euroopast kuni Põhja-Ameerikani välja ja asustab märgi rohumaid nii Arktikas kui ka parasvöötmes. Tema levilas on tuvastatud neli suuremat klaadi (Brunhoff *et al.* 2003). Kesk- ja Põhja-Euroopa klaadid asustavad Euroopat ja ei ulatu Uuralitest edasi. Kesk-Aasia klaadi levila saab alguse Ida-Uuralitest ja ulatub kuni Kolõma kõrgutsiku regioonini (Galbreath & Cook 2004).

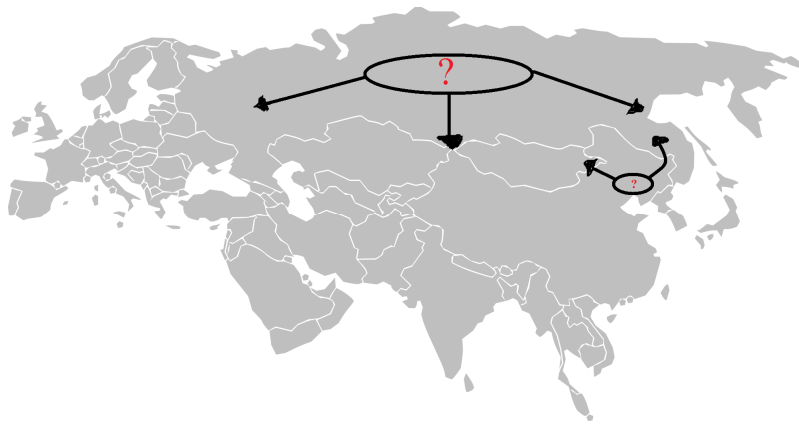


### 6.3. Boreaalsete okasmetsaliikide mudel

Metslemming (*Myopus schisticolor*) on boreaalsete okasmetsadega seotud taiga liik. Levinud üle kogu Euraasia taiga tsoonis, mis ulatub Skandinaaviast itta Vaikse ookeani rannikuni välja. Kuna metslemming on tugevalt seotud taiga elupaikadega, siis tema refuugiumite ja koloniseerimisteede kaudu on võimalik tuvastada ka holotseenis toimunud boreaalsete okasmetsade liikumist. Fedorov *et al.* (2008) uuris 100 Euraasia metslemmingu tsükokroom b regiooni ja tuvastas kaks liini, põhja- ja kaguliini. Põhjaliin asustab Põhja-Euraasiat (Skandinaaviast kuni Vaikse ookeani rannikuni) ja kaguliin Lõuna-Aasiat. Kuna Lõuna-Aasiast võeti väga vähe proove, siis polnud võimalik tuvastada potentsiaalselt refuugiumit kaguliinile. Põhjaliinile peetakse sobilikuks refuugiumi alaks Ida-Siberit. Põhjaliini iseloomustab pealiskaudne, kuid siiski väga tähtis regionaalne geneetiline struktuur, mis jaotab põhjaliini kolmeks alagrupiks. Läänegrupi leidub Soomes, Põhja-Uuralites ja Obi järve juurest kuni Altai mägedeni välja. Keskmise grupi levila hõlmab Yenisei järve vesikonda, Tõva Vabariigi lõunapoolseid mägesid ja ulatub kuni Baikali järve läänekaldani. Idagrupperi leidub Põhja-Aasias Baikali järve idakaldast alates. Eelpool nimetatud kolm alagruppi paiknevad allopatriliselt ja nende omavaheliselt lahknemised toimusid viimase jääaja alguses. Viimase jääajal toimunud jääkilbi laienemiste ajal viibisid kolm alagruppi erinevatest boreaalsete metsade refuugiumites, mis läänegrupi jaoks asusid kas Uuralites või Lääne-Siberi läheduses; keskmise grupi refuugium võis paikneda Põhja-Mongoolias ja idagrupperi varjus Ida-Siberi mägede varjatud orusüsteemidesse. Kõikide põhjaliini alagruppide puhul on täheldatud demograafilist ekspansiooni viimase jääaja jooksul ja refuugiumites viibiti väga lühikest aega.

Teiseks taigaga tugevasti seotud liigiks peetakse lendoravat (*Pteromys volans*), kes on puuvõrestikes elav närilise liik. Teda leidub Kirde-Euroopas, Siberi metsa- ja metsastepivööndis, Korea poolsaarel, Sakhalini saarel ja Hokkaido saarel Jaapanis. Oshida *et al.* (2005) analüüsis kolmkümmend üht lendorava isendit ja tuvastas kolm mitokondriaalset liini. Hokkaido, Kaug-Ida ja Põhja-Euraasia liin, milledest kõige levinum on viimane, asustades suurema oma lendorava levilast. Kaug-Ida liini lahkumine toimus umbes 140 000-70 000 aastata tagasi, seega viimase jääaja jooksul võis olla Kaug-Ida liin eraldatud Põhja-Euraasia liinist mitmete erinevate ümbritsevate mäeahelike poolt. Hoolimata isolatsioonist, panustas ka Põhja-Euraasia liin Kaug-Ida rekoloniseerimisse

pärast viimast jääaja maksimumi. Sarnaselt metslemmingule, ei panustanud ka lendorava puhul Kaug-Idas paiknev populatsioon Põhja-Euraasia rekoloniseerimisse (Joonis 7). Kuna tuvastati kolm erinevat mitokondriaalselt liini, siis võib sellest järeldada, et lendorava populatsioonid olid pleistotseenis isolatsioonis erinevates refuugiumites. Proovide vähesuse tõttu, aga ei suudetud täpseid refuugiumi alasid tuvastada. Põhja-Euraasia liinis tuvastati Loode-Euraasia alamliini, mida leidub mõlemal pool Uuraleid. Viidates sellele, et Põhja-Euraasia üheks potentsiaalseks refuugiumi alaks võis olla Lääne-Euraasia, kust pärast viimast jääaja maksimumi toimus osaline Põhja-Euraasia rekoloniseerimine.



Joonis 7. Boreaalsete okasmetsaliikide levikuteed. Ovaalid küsimärkidega tähistavad potentsiaalseid refuugiume (ei viita spetsiifilistele kohtadele) ja nooled levikuteid. Autori enda tehtud.

Rasvatihane (*Parus major*) on küllaltki varieeruva elupaiga valikuga linnuliik, asustades nii taigasid Siberis, kui ka heitlehiseid ja segametsi Euroopas. Teda leidub Atlandi ookeanist Vaikse ookeani rannikuni ja Põhja-Fennoskandiast Lõuna-Indoneesiani. *Parus major* jaotatakse tavalisel nelja suurde alamliigi gruppi. *Major*, kuhu kuuluvad isendid Euroopast, Siberist ja Edela-Aafrikast; *minor* alamliigi gruppi leidub Hiinast, Jaapanist ja Ida-Venemaalt; *bakharensis* asustab Kesk-Aasiat ja *cinereus* on levinud Iraanist ida poole Indiani ja Kagu-Aasias. Oma erinevate levilate tõttu, mõjutas viimane jääaeg eelkõige just *minor* ja *major* alamliikide gruppe, sundides neid liikuma lõunapoolse refuugiumitesse. *Major* grupil arvatakse olevat ainult üks refuugium Balkanil (Kvist *et al.* 1999). *Minor* grupp koondus rohkem Kagu-Aasiasse, sest selle grupi põhjapoolsem levikuala oli kaetud

stepp-tundrate ja rohtlatega, mis ei sobi tema elupaikadeks. Oma levila kahandamise tõttu on läbinud *major* ja *minor* grupid pudelikaela efekti ja nende gruppide geneetiline varieeruvus on väiksem kui *cinereusil* ja *bakharensil*. (Kvist *et al.* 2003)

#### **6.4. Beringia**

Beringia koosneb Kirde-Aasia ja Põhja-Ameerika loode osas paiknevatest madalikest, mis jäid pleistotseeni jääaegadel ilma jääkatteta. Praegusel hetkel eraldab Aasiat ja Põhja-Ameerikat Beringia väin. Iga kord kui pleistotseeni jooksul merevee tase langes vähemalt 70 meetrit, siis ilmus Beringia maasild, mille kaudu oli loomadel võimalik liikuda Euraasiast Põhja-Ameerikasse (Hopkins 1973). Üldiselt levis üle kogu Beringia stepp-tundra ning õhk oli külm ning küllaltki kuiv. Samas maasilla tekke tõttu levis niiskuse gradient, mis vähenes Alaska poole liikudes (Elias & Crocker 2008). Seega leidis Lääne-Beringias ka *mesic*-tundra vegetatsiooni (tundrale iseloomulik taimeestik, mis kasvab keskmiselt niiskes keskkonnas). Lisaks sellele, et Beringia võis jääaegadel toimida levikutunnelina, on Beringia tähtis ka kui potentsiaalne refuugium arktilistele ja boreaalsetele liikidele.

Tsirkumpolaarse levikuga liikide puhul eeldatakse, et nad omasid refuugiumit Beringias. Antud piirkonda asustavad populatsioonid levisid pärast jääkilpide taandumist sealt Põhja-Ameerikasse. Järgnevalt tutvustan steppe ja tundraid asustava *Arvicolidae* sugukonda kuuluva pisiimetaja levikut Põhja-Ameerikasse ja Beringia refuugiumi tähtsust. Soo-uruhiir (*Microtus oeconomus*) on levinud Aasias, Kesk- ja Põhja-Euroopas ning Põhja-Ameerikas. Brunoff *et al.* (2003) tuvastas neli soo-uruhiire klaadi – Kesk- ja Põhja-Euroopa, Kesk-Aasia ja Beringia, milledest viimane asustab ka Põhja-Ameerikat. Galbreath & Cook (2004) uurisid lähemalt Põhja-Euraasias ja Põhja-Ameerikas paiknevaid soo-uruhiiri. Nad tuvastasid ainult Beringia klaadis sisemist jaotumist. Prints Williami mereteel paiknevate Montague ja Hinchinbrooki saarte isendid moodustusid eraldiseisva monofüleetilise grupi. Nende kahe grupi eristumine oli ilmselt põhjustatud jääkilpide poolt. Kordiljeeride jääkilbist lõunapoole oli isoleeritud soo-uruhiire populatsioon, mis jagunes kaheks pärast jääkilbi taandumist. Tekkinud populatsioonid olid paigutunud erinevatele Prints Williami mereteel saartele ja püsisid isoleerituna tekkinud veebarjääri tõttu,

suurendades populatsioonide eristumist. Beringia ja Kesk-Aasia klaadi lahknemine on samuti tingitud liustike poolt. Kolõma kõrgustiku regioon polnud küll kaetud jääkilbiga, kuid antud regioonis levis subarktiline kõrb. Kuna soo-uruhiired ei suuda sellistes keskkonnatingimustes elada, siis oli geenivool Beringia klaadi ja Kesk-Aasia klaadi vahel takistatud, süvendades nende divergeerumist. Beringia klaadi eellaste refuugium asus tõenäoliselt Beringias. Kõige sobivamaks kohaks peetakse Kesk-Beringiat, kus kliima oli piisavalt niiske, et toetada keskmisele niiskusele kohastunud liike (Elias & Crocker 2008). Refuugiumist väljarännanud populatsioonid iseloomustab alleelide kadumine (Hewitt 1996), kuid Beringia klaadi populatsioonides ei täheldatud seda. Suurema osa geneetilise mitmekesisuse säilimise põhjuseks peetakse Beringia refuugiumi eellaspopulatsiooni väikest mitmekesisust. Geneetilise mitmekesisuse mittekadumist on täheldatud ka põdral (*Alces alces*), kes sarnaselt soo-uruhiirele, asustas Põhja-Ameerika enne viimast jääaja maksimumi (Hundertmark *et al.* 2002).

Beringia maasilda on kasutanud levimaks Põhja-Ameerikasse ka mitmed teised imetajad (põder (*Alces alces*), ahm (*Gulo gulo*), pruunkaru (*Ursus arctos*), polaarse levikuga jäneseid (*Lepus othus*, *L. arcticus*)) (Hundertmark *et al.* 2002, Tomasik & Cook 2005, Korsten *et al.* 2009, Davison *et al.* 2011, Waltari & Cook 2005). Polaarse levikuga jäneste puhul on Põhja-Ameerikasse levimise muster keerulisem, kui eespool räägitud soo-uruhiirel. Waltari & Cook (2005) pakuvad polaarjäneste eellase asukohaks Euraasia ja Beringia maasilla kaudu on Põhja-Ameerika asustatud kas üks või mitu korda. Alaska jänes (*Lepus othus*) on kindlalt omanud refuugiumit Beringias. Polaarjänese pakutakse välja ka krüptilist refuugiumit Põhja-Kanada arktikas.

Sarnaselt polaarse levikuga jänestele on ka pruunkaru (*Ursus arctos*) levikumuster Põhja-Ameerikasse keerulisem. Praegu on Põhja-Ameerikas levinud neli pruunkaru klaadi – 3a, 3b, 2a ja 4. Davison *et al.* (2011) pakkusid välja, et Põhja-Ameerika on pruunkaru poolt asustatud mitmeid kordi. Esimene kolonisatsioon toimus enne viimase jääaja maksimumi, kuskil 70 000 aastat tagasi, kui Euraasiast tulnud isendid (klaadid 3c, 2c ja 4) levisid Beringia maasilla kaudu Ida-Beringiaasse. Vahetult enne viimase jääaja maksimumi (umbes 23 000 aastat tagasi) kadusid pruunkarud Ida-Beringiast. Ainult klaad 4 isendid levisid Lõuna-Kanadasse. Klaadide 3c ja 2c kadumine kattub megafauna väljasuremisega antud piirkonnas (ürgpiison (*Bison priscus*), mammutid ( perekond *Mammuthus*), koopalõvid (*Panthera leo atrox*), lühikoonuline karu (*Arctodus simus*). Megafauna

väljasuremise võis esile kutsuda soe vahestaadium enne viimast jääaja maksimumi, mille tõttu vähenesid sobivad stepp-tundra elupaigad (Shapiro *et al.* 2004). Teine kolonisatsioon toimus klaadi 3b poolt, mis sarnaselt eelnevate klaadidega, pärines samuti Euraasiast ja levis Ida-Beringiaasse. Laurentia ja Kordiljeeride jääkilpide olemasolu tõttu oli antud klaadi edasiliikumine põhja- või lõunapoole takistatud. Põhja-Ameerika kolmas kolonisatsioon toimus klaadi 3a poolt, vahetult enne Beringia väina taasilmumist. Klaadi 2a jõudmine Põhja-Ameerikasse võis toimuda koos klaadiga 3a, kuid rohkem on pooldatud stsenaarium, kus klaad 2a jõudis Põhja-Ameerika koos esimese koloniseerimislainega ja püsis seal refuugiumis Aleksandri saarestikus.

Suurtest imetajatest, lisaks pruunkarule, on ka piisoni levik Põhja-Ameerikasse hästi uuritud. Sarnastelt teistele loomadele, kes asustavad nii Euraasiat kui ka Põhja-Ameerikat, liikus ka piison mööda Beringia maasilda Põhja-Ameerikasse. Praegusel ajal asustab Põhja-Ameerikat kaks piisoni alamliiki – *Bison bison bison* ja *B. b. athabascae*. Nende alamliikide eellane pärineb Euraasiast ja Ida-Beringia asustati selle liini poolt umbes 300 000-130 000 aastat tagasi. Põhja-Ameerika keskosasse liikumine toimus 130 000-75 000 aastat tagasi. Kuni viimase jääaja maksimumini toimus nende kahe erineva populatsiooni vahel geenivool. Kordiljeeride ja Laurentia jääkilpide moodustumisega oli geenivool Beringia ja Põhja-Ameerika keskosa populatsioonide vahel takistatud. Jääkilbist lõunapool asunud piisoni populatsioon on eellaseks tänapäeva piisonitele Põhja-Ameerikas.

Beringia maasild toimis üldjuhul levikutunnelina, mis pooldas rohkem liikumist läänest itta. Sellise asümmeetrilise leviku põhjuseks võis olla jääkilpide ulatuse erinevus Euraasias ja Põhja-Ameerikas. Ida-Beringia oli eraldatud Põhja-Ameerikast Laurentia ja Kordiljeeride jääkilpide poolt, samas kui Kesk-Aasia ja Lääne-Beringia olid omavahel kohati ühenduses (Waltari *et al.* 2007). Põhjapõdral (*Rangifer tarandus*) on aga täheldatud liikumist Beringia refuugiumist nii ida- kui ka läänepoole. Flagstad *et al.* 2003 tuvastas põhjapõdral kolm suurt haplogruppi. Haplogruppi III kuuluvad haplotüübid on levinud nii Euraasias kui ka Põhja-Ameerikas. Potentsiaalseks refuugiumi sellele haplogruppile võis ulatuda Beringiast Kesk-Aasiasse. Waltari *et al.* (2007) tõid oma ülevaatlikkus artiklis välja ka liikumise Põhja-Ameerikast Euraasiasse, mida leidis üksikutel isenditel (*Sorex cinereus* grupp, mägikanad (alamsugukond *Tetraninae*)).

## Kokkuvõte

Viimased kakskümmend aastat on uurimused fülogeograafia valdkonnas aina rohkem tähelepanu pälvinud. Globaalsed, suurte kliimamuutustega kaasnevad loomade ränded ja väljasuremised, ning nendega kaasnevad muutused populatsioonide geneetilises mitmekesisuses on aluseks, et mõista minevikus toimunu kaudu meid ees ootavaid muutusi ja nende võimalikke tagajärgi. Käesolevas töös keskendutakse viimase jääajaga, mille maksimum oli 23-18 tuhat aastat tagasi, seotud loomade erinevate refuugiumide ja pärast-jääaegsete väljarändeteede üldistavate mustrite iseloomustamisele. Kui varasemate uuringute alusel oli laialt aktsepteeritud kolm kõige traditsioonilisemat Vahemereäärset refuugiumi Ibeeria, Itaalia ja Balkani poolsaarel, siis hilisemad uurimused on tuvastanud suuremaid refuugiumialasid ka põhja pool (nn. krüptilised refuugiumid), ning need on osutunud vähemalt sama olulisteks. Samuti on leitud tõestusmaterjali ka põhjapoolsematest väikestest krüptilistest refuugiumitest, mis omalaadse mikrokliimaga aladena pakkusid pelgupaika erinevatele organismidele. Paljude liikide puhul on täheldatud just põhjapoolsemate refuugiumite osatähtsust Kesk- ja Põhja-Euroopa rekoloniseerimisel. Kõige tähtsamad ja enam tunnustatud krüptilised refuugiumid asuvad Karpaatides, Ungari platool ja Edela-Prantsusmaal.

Seletamaks sarnasusi loomade refuugiumidest väljarännete puhul, on loodud erinevaid levikumudeleid. Kolm kõige tuntumat mudelit esitaks G. Hewitt 2000. aastal. Esimene mudel kirjeldas Euroopa rekoloniseerimist kõigist kolmest Vahemereäärest refuugiumist ja mudelorganismiks on harilik siil (*Erinaceus europeus*). Teise mudeli korral on toimunud Euroopa asustamine põhiliselt Ibeeriast ja Balkanist ning mudelorganismiks on pruunkaru (*Ursus arctos*). Kolmandaks mudelorganismiks on rohutirts *Chortippus parallelus*, kelle puhul toimus Euroopa taasaustamine peamiselt Balkani refuugiumist. Hilisemad uurimused on esile toonud teisigi mudeleid ja lisaks Euroopale on viimased uuringud avastanud seaduspärasusi ka üle Euraasialises kontekstis. Mägra mudeli järgi on Põhja-Euraasias mitu geneetilist liini ja Uuralid on levikubarjääriks. Karu mudeli puhul aga ei osutu Uuralid levikubarjääriks ja Põhja-Euraasias domineerib üks geneetiline liin. Boreaalsete okasmetsaliikide mudeli korral asustab Kagu-Aasiat ja Ida-Siberit erinevad geneetilised liinid, olgugi et otsene füüsiline barjäär puudub. Esineb ka Beringia mudel, mis kirjeldab Põhja-Ameerika asustamist Euraasiast mööda Beringia maasilda.

On näidatud, et väljarännete korral toimub alleelide kadu, mille tõttu on üldjuhul põhjapoolsed populatsioonid geneetiliselt vaesemad. Näiteks leptokurtilise leviku korral takistavad esimesena välja rännanud isendid hilisemate rändajate püsijäämist. Samas refuugiumite piirkondades püsib geneetiline mitmekesisus sageli kõige kõrgem ja seal on säilinud suuremal arvul erinevaid geenikombinatsioone, mis tuleviku muutusi silmas pidades võivad osutada olulisteks, pakkudes enim võimalusi kohaste genotüüpide selektsiooniks ja panustades nii rohkem liikide evolutsiooni.

Senised uurimused on keskendunud eelkõige parasvöötmeliikide refuugiumide ja levikuteede analüüsile Euroopas. Oluliselt vähem on uuritud aga Aasia piirkonda. Mõistmaks terviklikku pilti jääaja/jäävaheaja tsüklite mõjust liikide evolutsioonile, peaks tulevikus läbi viima rohkem uurimusi antud piirkonnas. Teiseks vähem uuritud piirkonnaks on troopikad, mis olid samamoodi mõjutatud jääaegade tsüklitest. Suuremamahulisemad ja täpsemad uuringud antud regioonides täiendaksid praegusi teadmisi, kuidas liigid individuaalselt reageerivad kliimamuutustele. Kombineerides uusi ja vanu teadmisi, oleks võimalik muuta looduskaitse efektiivsemaks ja osaliselt ennustada, mis hakkab toimuma tänapäeval liikidega kliima muutudes.

## Summary

### **Last glaciation refugia for animals and migrations in Eurasia**

In the last twenty years research in phylogeography has gained growing attention. Global climate changes cause animal migrations and extinctions, which affect the genetic diversity within the populations. Understanding what has happened in the past will help us predict what happens today and what the consequences are. In this paper the author will concentrate on describing different patterns explaining animal migration routes out of refugia after the last glacial maximum (23-18,000 years ago). Earlier papers accept Mediterranean refugia in Iberian, Italian and Balkan peninsula as the three most traditional. Nevertheless, the most recent studies have also identified major refugia in the North (so called cryptic refugia) which has turned out to be as important as the Mediterranean. There has also been proof about small Northern cryptic refugia which, as regions with their own microclimate, have provided refuge for different organisms. It has been established that with many species cryptic refugia have played a very important role in the recolonisation of Central and Northern Europe. The most accepted cryptic refugia are situated in the Carpathian mountains, Hungarian plain and in Southwest France.

Models have been proposed to describe similarities in different animal colonisation routes out from refugia. In 2000, G. Hewitt postulated the three most widely known models about the postglacial colonisation of species. The first model describes Europe recolonisation from all three Mediterranean refugia and the model organism is the European hedgehog (*Erinaceus europeus*). According to the second model, colonisation of Europe happened from the Iberian and Balkan refugia. Brown bear is the model organism for this model. Third model species is the common meadow grasshopper (*Chorthippus parallelus*). For this model, Europe was mostly colonised by individuals from the Balkan refugium. Recent works in phylogeography have also postulated new models, which have found regularities in the Eurasian context. The badger model shows that Northern Eurasia is populated by more than one genetic lineage and the Ural Mountains have acted as a barrier. For the brown bear model, the Urals have not acted as a barrier and there is only one genetic lineage in Northern Eurasia found. The boreal forest species model describes how East



Siberia and Southeast Asia are inhabited by two different genetic lineages although there is no obvious physical barrier. There is also the Beringian model, which explains how North America was colonised by individuals from Eurasia via Beringian land bridge.

It has been shown that Northern populations tend to harbour less genetic variance because through population expansions some alleles tend to go missing. For example, if populations experience leptokurtic dispersal then the first long distance migrants will inhibit the survival of colonizers who arrived later. Opposite to the Northern populations, refugial areas will show great genetic diversity and these places will also harbour many different gene combinations. Considering current issues of climate change, these gene combinations may have a particularly important role in the genotype selection and through this contribute more to the evolution of species.

Earlier studies have focused primarily on the analysis of temperate taxa refugia and colonization routes in Europe. However, the Asian region has been much less studied. In order to understand the full concept of the glacial/interglacial cycles' influence on species evolution, additional research should be done in this region. A second lesser-studied area is the tropical region, which was similarly affected by the ice age cycles. Additional detailed and more comprehensive surveys in these regions would complement the current knowledge of how species individually respond to climate change. By combining the fresh and the established pools of knowledge, nature conversation could become more efficient and we could partially forecast how climate change is going to affect species in the near future.

## Kasutatud kirjandus

- Babik W., Branicki W., Sandera M., Litvinchuk S., Borkin L., J., Irwin J., T., Rafinski J., 2004. Mitochondrial phylogeography of the moor frog *Rana arvalis*. *Molecular ecology* 13, 1469-1480
- Bella J., L., Serrano L., Orellana J., Mason P., L., 2007. The origin of the *Chorthippus parallelus* hybrid zone: chromosomal evidence of multiple refugia for Iberian populations. *Journal of Evolutionary Biology* 20, 568-576
- Bennett K., D. & Provan J., 2008. What do we mean by „refugia”? *Quaternary Science Reviews* 27, 2449-2455
- Brunhoff C., Galbreath K., E., Fedorov V., Cook J., A., Jaarola M., 2003. Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes. *Molecular ecology* 12, 957-968
- Cheddadi R., Beaulieu J., L., Jouzel J., Andrieu-Ponel V., Laurent J-M., Reille M., Raynaud D., Bar-Hen A., 2005. Similarity of vegetation dynamics during interglacial periods. *Proceedings of the National Academy of Science* 102, 13939-13943
- Chessa B., Pereira F., Arnaud F., Amorim A., Goyache F., Mainland I., Kao R., R., Pemberton J., M., Beraldi D., Stear M., J., Alberti A., Pittau M., Iannuzzi L., Banabazi M., H., Kazwaka R., R., Zhang Y., P., Ali J., J., Wang Z., L., Uzun M., Olsaker I., Holm L., E., Saarma U., Ahmad S., 2009. Revealing the history of sheep domestication using retrovirus integrations. *Science* 324, 532-536
- Cooper S., J., Ibrahim K., M., Hewitt G., 1995. Postglacial expansion and genome subdivision in the European grasshopper *Chorthippus parallelus*. *Molecular ecology* 4, 49-60
- Dalen L., Nyström V., Vladiosera C., Germonpre M., Sablin M., Turner E., Angerbjörn A., Arsuaga J., L., Götherström A., 2007. Ancient DNA reveals lack of postglacial habitat tracking in the arctic fox. *PNAS* 104, 6726-6729
- Davison J., Ho S., Y., W., Bray S., C., Kortsen M., Tammeleht E., Hindrikson M., Østbye K., Østbye E., Lauritzen S-E., Austin J., Cooper A., Saarma U., 2011. Late-Quaternary biogeographic scenarios for brown bear (*Ursus arctos*), a wild mammal model species. *Quaternary Science Reviews* 30, 418-430
- Deffontaine V., Ledevin R., Fontaine M., C., Quere J-P., Renaud S., Libois R., Michaux J., R., 2009. A relict bank vole lineage highlights the biogeographic history of the Pyrenean region in Europe. *Molecular ecology* 18, 2489-2502
- Elias S., A. & Crocker B., 2008. The Bering Land Bridge: a moisture barrier to the dispersal of steppe-tundra biota? *Quaternary Science Reviews* 27, 2473-2483

- Fedorov V., B., Goropashnaya V., Boeskorov G., G., Cook A., 2008. Comparative phylogeography and demographic history of the wood lemming (*Myopus schisticolor*): implications for late Quaternary history of the taiga species in Eurasia. *Molecular ecology* 17, 598-610
- Flagstad Ø., Røed K., H., 2003. Refugial origins of reindeer (*Rangifer tarandus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequence. *Evolution* 57, 658-670
- Fløgjaard C., Normand S., Skov F., Svenning J., C., 2009. Ice age distribution of European small mammals: insight from species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 36, 1152-1163
- Galbreath K., E. & Cook J., A., 2004. Genetic consequences of Pleistocene glaciations for the tundra vole (*Microtus oeconomus*) in Beringia. *Molecular ecology* 13, 135-148
- Gomez A. & Lunt D., H., 2007. Refugia within refugia: patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. *Phylogeography of Southern European Refugia*, Springer, 155-188
- Hampe A. & Petit, R., J., 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8, 461-467
- Haynes S., Jaarola M., Searle J., B., 2003. Phylogeography of the common vole (*Microtus arvalis*) with particular emphasis on the colonization of the Orkney archipelago. *Molecular ecology* 12, 951-956
- Hewitt G., M., 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their roll in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58, 247-276
- Hewitt G., M., 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68, 87-112
- Hewitt G., M., 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405, 907-913
- Hewitt G., M., 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *The Royal Society Lond. B*, 359, 183-195
- Ho S., Y., W. & Larson G, 2006. Molecular clocks: when times are changing. *Trends in Genetics* 22, 79-83
- Ho S., Y., W., Saarma U., Barnett R., Haile J., Shapiro B., 2008. The effect of inappropriate calibration: three case studies from molecular ecology. *PLoS ONE* 3, e1615
- Hofreiter M., Serre D., Rohland N., Rabeder G., Nagel D., Conard N., Münzel S., Pääbo S., 2004. Lack of phylogeography in European mammals before the last glaciation. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 101, 12963-12968

- Hopkins D., M., 1973. Sea level history in Beringia during the past 250 000 years. *Quaternary Research* 3, 520-540
- Hundertmark K., J., Shields G., F., Udina I., G., Bowyer R., T., Daniklin A., A., Schwartz C., C., 2002. Mitochondrial phylogeography of moose (*Alces alces*): late Pleistocene divergence and population expansion. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22, 375-387
- Hutterer R., 2005. Order Erinaceomorpha. In *Mammal species of the world: a taxonomical and geographical reference*. 3ed edn. 212-219. Wilson D., E. & Reeder D., A. (Eds). Baltimore: Johns Hopkins University Press
- Ibrahim K.,M., Nichols R.,A., Hewitt G.,M.,1996. Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansion. *Heredity* 77, 282-291
- Jaarola M. & Searle J., B., 2002. Phylogeography of field voles (*Microtus agrestis*) in Eurasia inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular ecology* 11, 2613-2621
- Jaarola M. & Searle J., B., 2004. A highly divergent mitochondrial DNA lineage of *Microtus agrestis* in southern Europe. *Heredity* 92, 228-234
- Kohn M., Knauer F., Stoffella A., Schroder W., Pääbo S., 1995. Conservation genetics of the European brown bear – a study using excremental PCR of nuclear and mitochondrial sequences. *Molecular ecology* 4, 95-103
- Korsten M., Ho S., Y., W., Davison J., Pahn B., Vulla E., Roht M., Tumanov I., L., Kojola I., Andersone-Lilley Z., Ozolins J., Pilot M., Mertzanis Y., Giannakopoulos A., Vorobiev A., A., Markov N., I., Saveljev A., P., Lyapunova E., A., Abramov A., V., Männil P., Valdmann H., Pazetnov S., V., Pazetnov V., S., Rõkov A.,M., Saarma U., 2009. Sudden expansion of single brown bear maternal lineage across northern continental Eurasia after the last ice age: a general demographic model for mammals? *Molecular ecology* 18, 1963-1979
- Kotlik P., Deffontaine V., Mascheretti S., Zima J., Michaux J., R., Searle J., B., 2006. A northern glacial refugium for bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *PNAS* 103, 14860-14864
- Kvist L., Ruokonen M., Lumme J., Orell M., 1999. The colonisation history and present day colonisation structure of the European great tit (*Parus major major*). *Heredity* 82, 495-502
- Kvist L., Martens J., Higyichi H., Nazarenko A., A., Valchuk O., P., Orell M., 2003. Evolution and genetic structure of the great tit (*Parus major*) complex. *Proceedings of the Royal Society B* 270, 1447-1454
- Larson G., Dobeny K., Albarella U., Fang M., Matisoo-Smith E., Robins J., Lowden S., Finlayson H., Brand T., Willerslev E., Rowley-Conwy P., Andersson L., Cooper

- A., 2005. Worldwide phylogeography of wild boar reveals multiple centres of pig domestication. *Science* 307, 1618-1621
- Leonard J., A., Wayne R., K., Cooper A., 2000. Population genetics of Ice Age brown bears. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 97, 1651-1654
- Lorenzini R. & Lovari S., 2006. Genetic diversity and phylogeography of the European roe deer: the refuge are theory revisited. *Biological Journal of the Linnean Society* 88, 85-100
- Ludt C., J., Schroeder W., Rottmann O., Kuehn R., 2004. Mitochondrial DNA phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31, 209-220
- Lunt D., H., Ibrahim K., M., Hewitt G., M., 1998. mtDNA phylogeography and postglacial patterns of subdivision in the meadow grasshopper *Chorthippus parallelus*. *Heredity* 80, 633-641
- MacArthur R., H., Wilson E., O. The Theory of island biogeography. 1967. Princeton University Press, Princeton, NJ. 244 pp.
- Marmi J., Lopez-Giraldez F., Macdonald D., W., Calafell F., Zholnerovskaya F., Domingo-Roura X., 2006. Mitochondrial DNA reveals a strong phylogeographic structure in the badger across Eurasia. *Molecular ecology* 15, 1007-1020
- Miller C., R., Waits L., P., Joyce P., 2006. Phylogeography and mitochondrial diversity of extirpated brown bear (*Ursus arctos*) populations in the contiguous United States and Mexico. *Molecular ecology* 15, 4477-4485
- Oshida T., Abramov A., Yanagawa H., Masudas R., 2005. Phylogeography of the Russian flying squirrel (*Pteromys volans*): implications of refugia theory in arboreal small mammal of Eurasia. *Molecular ecology* 14, 1191-1196
- Panoraia A., Triantafyllidis A., Papakostas S., Chatzinikos E., Platis P., Papageorgiou N., Larson G., Abatzopoulos T., J., Triantaphyllidis C., 2012. The Balkans and the colonization of Europe: the post-glacial range expansion of the wild boar, *Sus scrofa*. *Journal of Biogeography* 39, 713-723
- Pauperio J., Herman J., S., Melo-Ferreira J., Jaarola M., Alves P., C., Searle J., B., 2012. Cryptic speciation in the field vole: a multilocus approach confirms three highly divergent lineages in Eurasia. *Molecular ecology* 21, 6015-6032
- Petit R., J., Aguinagalde I., de Beaulieu J-L., Bittkau C., Brewer S., Cheddadi R., Ennos R., Fineschi S., Grivet D., Lascoux M., Mohanty A., Müller-Strack G., Demesure-Musch B., Palme A., Martin J., P., Rendell S., Vendramin G., G., 2003. Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* 300, 1563-1565

- Pope L., C., Domingo-Roura X., Erven K., Burke T., 2006. Isolation by distance and gene flow in the Eurasian badger (*Meles meles*) at both a local and broad scale. *Molecular ecology* 15, 371-386
- Royo L., J., Pajares G., Alvarez I., Fernandez I., Goyache F., 2007. Genetic variability and differentiation in Spanish roe deer (*Capreolus capreolus*): a phylogeographic reassessment within the European framework. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42, 47-61
- Saarma U., Ho S., Y., W., Pybus O., G., Kaljuste M., Tumanov I., L., Kojola I., Vorobiev A., A., Markov N., I., Saveljev A., P., Valdmann H., Lyapunova E., A., Abramov A., V., Männil P., Korsten M., Vulla E., Pazetnov S., V., Pazetnoc V., S., Putschovskiy S., V., Rökov A., M., 2007. Mitogenetic structure of brown bear (*Ursus arctos* L.) in northeastern Europe and a new time frame for the formation of European brown bear lineages. *Molecular ecology* 16, 401-413
- Scandura M., Iacolina L., Apollonio M., 2011. Genetic diversity in the European wild boar *Sus scrofa*: phylogeography, population structure and wild x domestic hybridization. *Mammal Review* 41, 125-137
- Shapiro B., Drummond A., J., Rambaut A., Wilson M., C., Matheus P., E., Sher A., V., Pybus O., G., Gilbert M., T., Barnes I., Binladen J., Willerslev E., Hansen A., J., Baryshnikov G., F., Burns J., A., Davydov S., Driver J., C., Froese D., G., Harington C., R., Keddie G., Kosintsev P., Kunz M., L., Martin L., D., Stephenson R., O., Storer J., Tedford R., Zimov S., Cooper A., 2004. Rise and fall of the Beringian steppe bison. *Science* 306, 1561-1565
- Seddon J., M., Santucci F., Reeve N., J., Hewitt G., M., 2001. DNA footprints of European hedgehogs, *Erinaceus europeus* and *E. concolor*: Pleistocene refugia, postglacial expansion and colonization routes. *Molecular ecology* 10, 2187-2198
- Seddon J., M., Santucci F., Reeve N., J., Hewitt G., M., 2002. Caucasus Mountains divide postulated postglacial colonization routes in the white-breasted hedgehog, *Erinaceus concolor*. *Journal of Evolutionary Biology* 15, 463-467
- Skog A., Zachos F., E., Rueness E., K., Feulner P., G., D., Mysterud A., Langvatn R., Lorenzini R., Hmwe S., S., Lehoczy I., Hartl G., B., Stenseth N., C., Jakobsen K., S., 2009. Phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*) in Europe. *Journal of Biogeography* 36, 66-77
- Skrede I., Eidesen P., B., Portela R., P., Brochmann C., 2006. Refugia, differentiation and postglacial migration in arctic-alpine Eurasia, exemplified by the mountain avens (*Dryas octopetala* L.). *Molecular ecology* 15, 1827-1840
- Smith C., I., Chamberlain A., T., Riley M., S., Cooper A., Stringer C., B., Collins M., J., 2001. Neanderthal DNA: not just old but old and cold? *Nature* 410, 771-772
- Sommer R., S., & Benecke N., 2004. Late- and Post-Glacial history of the Mustelidae in Europe. *Mammal review* 34, 249-284

- Sommer R., S., & Benecke N., 2005. The recolonization of Europe by brown bear *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 after the Last Glacial Maximum. *Mammal review* 35, 156-164
- Sommer R., S. & Nadachowski A., 2006. Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal review* 36, 251-265
- Sommer R., S., Zachos F., E., Street M., Jöris O., Skog A., Benecke N., 2008. Late Quaternary distribution Dynamics and phylogeography of the red deer (*Cervus elaphus*) in Europe. *Quaternary Science Reviews* 27, 714-733
- Sommer R., S., Fahlke J., M., Schmölcke U., Benecke N., Zachos F., E., 2009. Quaternary history of the European roe deer *Capreolus capreolus*. *Mammal review* 39, 1-16
- Stewart J., R. & Lister A., M., 2001. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 608-613
- Stewart J., R. & Dalen L., 2008. Is the glacial refugium concept relevant for northern species? A comment on Pruett and Winker 2005. *Climatic Change* 86, 19-22
- Stewart J., R., Lister A., M., Barnes I., Dalen L., 2010. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the. Royale. Society. B* 277, 661-671
- Svendsen J., I., Alexanderson H., Astakhov V., I., Demidov I., Dowdeswell J., A., Funder S., Gataullin V., Henriksen M., Hjort C., Houmark-Nielsen M., Hubberten H., W., Ingolfsson O., Jakobsson M., Kjaer K., H., Larsen E., Lokrantz H., Lunkka J., P., Lysa A., Mangerud J., Matiouchkov A., Murray A., Möller P., Niessen F., Nikolskaya O., Polyak L., Saanristo M., Siegert C., Siegert M., J., Spielhagen R., F., Stein R., 2004. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia. *Quaternary Science Reviews* 23, 1229-1271
- Taberlet P, Swenson J., E., Sandegren F., Bjarvall A., 1995. Localization of a contact zone between two highly divergent mitochondrial-DNA lineages of brown bear *Ursus arctos* in Scandinavia. *Conservation Biology* 9, 1255-1261
- Tomasik E. & Cook J., A., 2005. Mitochondrial phylogeography and conservation genetics of wolverine (*Gulo gulo*) of Northwestern North America. *Journal of Mammalogy* 86, 386-396
- Tougaard C., Renvoise E., Petitjean A., Quere J-P., 2008. New insight into the colonization processes of common voles: inferences from molecular and fossil evidence. *PLoS ONE* 3, e3532
- Ursenbacher S., Carlsson M., Helfer V., Tegelström H., Fumagalli L., 2006. Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular ecology* 15, 3425-3437

- Ursenbacher S., Schweiger S., Tomovic L., Crnobrnja-Isailovic J., Fumagalli L., Mayer W., 2008. Molecular phylogeography of the nose-horned viper (*Vipera ammodytes*, Linnaeus (1758)): Evidence for high genetic diversity and multiple refugia in the Balkan peninsula. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46, 1116-1128
- Vernesi C., Fecchiolo E., Caramelli D., Tiedmann R., Randi E., Bertorelle G., 2002. The genetic structure of natural and reintroduced roe deer (*Capreolus capreolus*) populations in the Alps and central Italy, with reference to the mitochondrial DNA phylogeography of Europe. *Molecular ecology* 11, 1285-1297.
- Virdee S., R., & Hewitt G., M., 1990. Ecological components of a hybrid zone in the grasshopper *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt) (Orthoptera: Acrididae). *Boletín de Sanidad Vegetal* 20, 299-309
- Wallis G., P. & Arntzen J., W., 1989. Mitochondrial-DNA variation in the crested newt superspecies: limited cytoplasmic gene flow among species. *Evolution* 43, 88-104
- Waters J., M., Fraser C., I., Hewitt G., M., 2013. Founder takes all: density-dependent processes structure biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* 28, 78-85
- Waltari E. & Cook J., A., 2005. Hares on ice: Phylogeography and historical demographics of *Lepus arcticus*, *L. othus* and *L. timidus* (Mammalia: Lagomorpha). *Molecular ecology* 14, 3005-3016
- Waltari E., Hoberg E., P., Lessa E., P., Cook J., A., 2007. Eastward Ho: phylogeographical perspectives on colonization of hosts and parasites across the Beringian nexus. *Journal of Biogeography* 34, 561-574
- Wielstra B., Crnobrnja-Isailovic J., Litvinchuk S., N., Reijnen B., T., Skidmore A., K., Sotiropoulos K., Toxopeus A., G., Tzankov N., Vukov T., Arntzen J., W., 2013. Tracing glacial refugia of *Triturus* newts based on mitochondrial DNA phylogeography and species distribution modeling. *Frontiers in Zoology* 10,
- Willis K., J., Rudner E., Sümegei P., 2000. The full glacial forests of central and southeastern Europe. *Quaternary Research* 53, 203-213
- Wojcik J., M., Kawalko A., Markova S., Searle J., B., Kotlik P., 2010. Phylogeographic signatures of northward post-glacial colonization from high-latitude refugia: a case study of bank vole using museum specimens. *Journal of Zoology* 281, 249-262
- Zachos F., E., Otto M., Unici R., Lorenzini R., Hartl G., B., 2008. Evidence of a phylogeographical break in the Romanian brown bear (*Ursus arctos*) population from the Carpathians. *Mammalian Biology* 73, 93-101



## Lisad

**Tabel 1.** Antud töös käsitletud uurimuste kasutatud geneetilised markerid

Uuritav isend	Uuritav regioon	Uuritava regiooni pikkus	Proovide hulk	Proovide piirkondade hulk	Viide
<i>Alopex lagopus</i>	Kontrollregioon	320 bp	191	13	Dalen <i>et al.</i> 2005
<i>Bison priscus</i>	Kontrollregioon (aDNA)	685 bp	442	52	Shapiro <i>et al.</i> 2004
<i>Capreolus capreolus</i>	Mikrosatelliit		376	14	Lorenzini & Lovari 2006
	D-loop NADH dehidrogenaas 1 HVI	1 kb 1,7 kb 400 bp	90+70*	3	Vernesi <i>et al.</i> 2002
<i>Cervus elaphus</i>	Tsütokroom b Kontrollregioon	1118 bp 3326 bp	587	39	Skog <i>et al.</i> 2009
<i>Chorthippus parallelus</i>	Tsütokroomi oksüdaas alamühik I (COI)	300 bp	90	18	Lunt <i>et al.</i> 1998
	X kromosoomi C-ribad		312	33	Bella <i>et al.</i> 2007
<i>Dryas octopetala</i>	AFLP	155 AFLP	459	52	Skrede <i>et al.</i> 2006
<i>Erinaceus europeus</i>	Tsütorkoom b + kontrollregiooni 5' ots	845 bp 844 bp	228 15	23 10	Seddon <i>et al.</i> 2001 Seddon <i>et al.</i> 2002
	Tsütorkoom b + kontrollregiooni 5' ots	845 bp	45	23	Seddon <i>et al.</i> 2001
<i>Meles meles</i>	Kontrollregioon Mikrosatelliidi 22 lookust	512 bp	115 467	21 21	Marmi <i>et al.</i> 2006 Pope <i>et al.</i> 2006

<i>Microtus agrestis</i>	Tsütorkoom b	1140 bp	75	56	Jaarola <i>et al.</i> 2001
		385 bp	75	44	Jaarola <i>et al.</i> 2002
	Tuuma DNA 6 lookust	1143 bp 4272 bp	163 163	46 46	Pauperio <i>et al.</i> 2012
<i>Microtus arvalis</i>	Tsütokroom b	1143 bp	41	26	Haynes <i>et al.</i> 2003
			75	35	Tougard <i>et al.</i> 2008
	Kontrollregioon		131	35	
<i>Myodes glareolus</i>	Tsütokroom b	1143 bp	144	24	Wojcik <i>et al.</i> 2010
		1074 bp	224	56	Kotlik <i>et al.</i> 2006
		1011 bp	54+238*	17	Deffontaine <i>et al.</i> 2009
<i>Microtus oeconomus</i>	Tsütokroom b	1140 bp	83	52	Brunhoff <i>et al.</i> 2003
	Tsütorkoom b + kontrollregioon	1638 bp	214	30	Galbreath & Cook 2004
	ALDH1	270 bp	63	23	
<i>Myodes schisticolor</i>	Tsütokroom b	915 bp	100	30	Fedorov <i>et al.</i> 2008
<i>Parus major</i>	Kontrollregioon	578 bp	125	23	Kvist <i>et al.</i> 2003
<i>Pteromys volans</i>	Tsütokroom b	1143 bp	31	24	Oshida <i>et al.</i> 2005
<i>Rana arvalis</i>	Tsütokroom b	682 bp	223	73	Babik <i>et al.</i> 2004
<i>Sus scrofa</i>	Kontrollregioon	637 bp	227+791*	18	Panoraia <i>et al.</i> 2012
<i>Triturus spp.</i>	NADH dehidrogenaasi geenikompleks	658 bp	2470	493	Wielstra <i>et al.</i> 2013
<i>Vipera ammodytes</i>	Tsütokroom b + Kontrollregioon + 16S	2308 bp	59	24	Ursenbacher <i>et al.</i> 2008
<i>Vipera berus</i>	Tsütokroom b Kontrollregioon	1043 bp 918 bp	80	60	Ursenbacher <i>et al.</i> 2006

<sup>iii</sup> \* proovid, mis on võetud GenBankist või eelnevalt avaldatud töodes

---

## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina Kristiina Hommik

(sünnikuupäev: 20. jaanuar 1991)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Loomade viimase jääajaga seotud refuugiumid ja migratsioonid Euraasias”, mille juhendaja on Urmas Saarma,
  - 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
  - 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus/Tallinnas/Narvas/Pärnus/Viljandis, **23.05.2013**