

Pleistocen iz perspektive slatkovodnih beskralježnjaka: razdoblje izumiranja ili divergencije?

Hus, Petra

Undergraduate thesis / Završni rad

2020

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:033028>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-06-03**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

"Pleistocen iz perspektive slatkovodnih beskralježnjaka: razdoblje
izumiranja ili divergencije?"

Pleistocene from freshwater invertebrates perspective: age of extinction
or divergence?"

SEMINARSKI RAD

Petra Hus

Preddiplomski studij biologije

Undergraduate Biology programme

Mentor: izv. prof. dr. sc. Ana Previšić

Zagreb, 2020.

1. Sadržaj

2. Uvod	3
2.1. Pleistocen-"ledeno doba".....	3
2.2. Pleistocen-"ledeno doba": nastanak i osnovna obilježja	4
2.3. Paleobiologija pleistocena u Europi	6
3. Razlike utjecaja klimatskih ciklusa u pleistocenu na kopnenu i slatkovodnu faunu, te kralježnjake i beskralježnjake.....	7
4. Refugiji (utočišta) u Europi	9
4.1. Pirenejski poluotok	10
4.2. Balkanski poluotok	11
4.3. Apeninski poluotok (Talijski poluotok)	13
5. Zaključak	15
6. Literatura.....	16
7. Sažetak.....	20
8. Summary.....	20
9. Zahvale	21

2. Uvod

2.1. Pleistocen-"ledeno doba"

Pleistocen je doba ranog kvartara poznatije pod nazivom ‘‘ledeno doba’’, upravo zbog čestih izmjena glacijalnih i interglacialnih perioda. Postojale su mnoge teorije o razlozima velikih oscilacija u paleoklimi, no danas je najprihvaćenija ona o Milankovićevim ciklusima. Milankovićevi ciklusi opisuju gibanja Zemlje prema Suncu ovisno o ekscentričnosti orbite, precesije i nagiba Zemljine osi.

Iako je raspored kopna bio indentičan današnjem, razdoblje pleistocena imalo je veliki utjecaj na živi svijet na globalnoj razini. Tropska područja, iako nisu bila zahvaćena glacijacijama, pretrpjela su značajnije promjene vegetacije što je imalo utjecaja na raznolikost živog svijeta istih (Van der Hammen 1974). Izuzev tropskih područja, stalne klimatske oscilacije uvelike su utjecale na živi svijet sjeverne hemisfere, čiji je pregled ujedno i obrađen u ovom seminaru. Fauna sjeverne hemisfere prolazi kroz značajne promjene. Neke vrste izumiru, druge se prilagođavaju te tako evoluiraju u nove, dok treće preživljavaju glacijalne periode povlačeći se u refugijalne prostore. Samim time postoje i razlike u vodenoj i kopnenoj fauni te njihovim mehanizmima opstanka. Dio faune koji preživljava u refugijima, nestankom leda u interglacijalu, ponovo naseljava prethodno zaleđena područja. Refugijalni prostori nalaze se na dijelovima kopna kao što su Apeninski, Balkanski i Pirenejski poluotok. Istraživanjima je utvrđeno da unutar većeg refugijalnog prostora, postoje manji refugiji. Rezultat kombinacije izmjena glacijala i interglacijala te manjih dijelova kopna koji nisu bili zahvaćeni ledom je upravo taj da su refugijalni prostori jedni od najvažnijih centara specijacije u pleistocenu.

Migracije, izumiranja i specijacije kao važni procesi u oblikovanju faune sjeverne hemisfere mogu se pratiti, interpretirati i razumjeti integrativnim biogeografskim pristupom. Prikupljanjem podataka iz područja paleontologije, paleoklimatologije, ekološkog modeliranja i molekularne genetike, dobiva se novi pogled na razdoblje pleistocena. Iako ovaj pristup pruža popriličan uvid u oblikovanje živog svijeta još uvijek postoje mnoga neodgovorena pitanja.

2.2. Pleistocen-"ledeno doba": nastanak i osnovna obilježja

Pleistocen (prije 2.5–0.01 milijuna godina) je doba ranog kvartara poznatije kao "ledeno doba". Naziv potječe od grčkih riječi *pleistos* ("najviše") i *kainos* ("novo; recentno") kojim je, u 19. st., Charles Lyell imenovao pronađene slojeve stijena. Razdoblje koje prethodi pleistocenu je pliocen dok holocen, kao najnovija epoha, slijedi pleistocen. Glavna karakteristika pleistocena je izmjena glacijala i interglacijala, odnosno razdoblja sa i bez ledenog pokrova na Zemlji (Slika 1). Njihova periodičnost objašnjena je pomoću Milankovićevih ciklusa. Milankovićevi ciklusi obuhvaćaju promjenu nagiba Zemljine osi koji se mijenja svakih 41 tisuću godina, nagnutost Zemlje prema ili od Sunca te Zemljinu orbitu koja se mijenja svakih 100 tisuća godina (Bucković 2006). Posljedica promjene ovih parametara je veći ili manji intenzitet svjetlosti koji dolazi do Zemlje i sukladno tome, stvaranje ili otapanje ledenog pokrova. Periodičke oledbe ledenih pokrova uzrokuju oscilacije razine mora (čak za ~ 100-120 m) koja se jasno može vidjeti u sedimentnim stijenama (Roy i sur. 2004). Primjer indikatora koji ukazuju na promjenu dubine razine mora su planktonski krednjaci (lat. Foraminifera) čija se izmjena sastava zajednice može vidjeti u dubokim bušotinama sjevernog Atlantika.

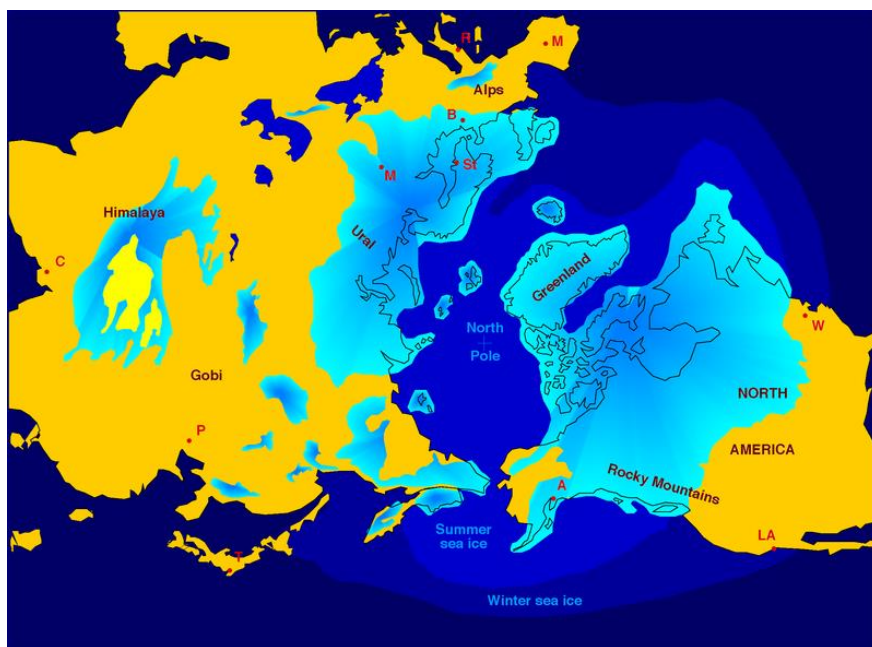
K V A R T A R (Q)				
P O D J E L A				ŽIVOT
HOLOCEN	SUBATLANTIK	— klima — fauna —	DENKERK (Dunkerquian)	u moru kontinuitet; na kopnu migracije i izumiranje; razvitak čovjeka
	SUBBOREAL			
	ATLANTIK		FLANDRIJ (Flandrian)	
	BOREAL			
PLEISTOCEN	VIRM (Würm = Visconsin)	glacijal		
	interglacijal		(Tyrrhenian II)	
	RIS (Riss = Saale = Illinois)	glacijal	TIRENIJ	
	interglacijal		(Tyrrhenian I)	
	MINDEL (Mindel = Elster = Kansas)	glacijal		
	interglacijal		KROMERIJ (Cromerian)	
	GINC (Günz = Nebraskan)	glacijal	SICILIJ (Sicilian)	
	interglacijal		TIGLIJ (Tiglian)	
	DONAU (?)		gornji KALABRIJ (Calabrian)	
			donji VILAFRANK (Villafranchian)	
PLIOCEN	BIBER (?)			

Slika 1. Podjela pleistocena prema alpskim sedimentima na glacijale i interglacijale (nepoznat izvor)

Na temelju razlika u omjeru izotopa kisika u kućicama planktonskih krednjaka zaključeno je da se tokom pleistocena pojavljuju četiri velika glacijala i interglacijala (Friedrich i sur. 2013).

Sukladno tome, pleistocenski sedimenti pokazuju pravilnu cikličnost u onim područjima koja su bila zahvaćena glacijacijom. Glacijalni intervali su započinjali sporije i postepeno, a završavali relativno brzo. Primjerice, posljednji glacijalni period započeo je prije otprilike 100 000 godina, no svoj maksimum dostigao je prije 18 000 godina. Otapanje leda, odnosno interglacijal trajao je znatno kraće i trajao je otprilike između 15 000 i 8 000 godina. Pretpostavlja se da je razlog bržeg zagrijavanja Zemlje i otapanja leda u interglacijalu oslobađanje stakleničkih plinova nastalih truljenjem organskih tvari ispod leda (Zeng 2003). Kraj zadnje glacijacije podudara se sa paleolitikom te evolucijom hominida (Rogers i sur. 1995, Lahr i Foley, 2003).

Tokom posljednjeg glacijala postojala su tri velika glacijalna centra smještena na području Sjeverne Amerike, Grendlanda i Skandinavije (Slika 2). Prostor sjevernog Atlantika zbog blizine glacijalnim centrima je većinu vremena bio zaleđen i tako spriječio prodiranje Golfske struje na sjever. Golfska struja je bila usmjerena istočnije, prema Pirenejskom poluotoku, koji je ujedno i jedno od europskih refugijskih prostora. Promjenom smjera Golfske struje, dolazi do promjena smjera puhanja pasata, te bivaju usmjereni na jugozapad što dovodi do smanjene opskrbe Golfske struje toplom vodom.



Slika 2. Sjeverna hemisfera prekrivena ledenim pokrovom (debljina 3-4 km) tijekom posljednjeg glacijalnog maksimuma. Oznake: A-Anchorage, B-Berlin, C-Kolkata, LA-Los Angeles, M-Moskva (Azija), Madrid (Europa), P-Peking, R-Rim, St-Stockholm (ilustracija: Hannes Grobe)

2.3. Paleobiologija pleistocena u Europi

Tokom zadnjeg glacijacijskog maksimuma, stepe su bile jedne od najraširenijih bioma na Zemlji. Protezale su se sve od Pirenejskog poluotoka, preko Euroazije i Beringije pa sve do Aljaske. Za vrijeme zadnje glacijacije, klima na Zemlji bila je puno sušnija i hladnija nego danas, stoga vegetacijski pokrov koji se razvijao bio je pretežito stepa i tundra. Fossilni dokazi upućuju na pojavu velikih životinja koje su težile više od 40 kilograma te su nazvane pleistocenskom megafaunom. Pleistocenska megafauna se razlikovala na pojedinim kontinentima. Primjerice, područje južne Amerike nastanjivao je veliki ljenjivac ili *Megatherium* dok su za područje Euroazije bili karakteristični vunasti i stepski mamuti, špiljski lav i tigar, europski bizon te mnogi drugi (Slika 3). Kraj pleistocena bio je obilježen iznenadnim oscilacijama u temperaturi. Zatopljenjem izumiru biljojedne vrste, a potom i njihovi predatori. Tokom zadnjeg glacijacijskog maksimuma dolazi do postepenog izumiranja pleistocenske megafaune (Cooper i sur. 2015).



Slika 3. Umjetnički prikaz pleistocenske megafaune na području Euroazije (ilustracija: Roman Yevseyev)

Također, tokom pleistocena dolazi do razvoja roda *Homo*. Preci modernih ljudi prvi puta su se pojavili u Africi otkuda migriraju u Europu i Aziju (Mellars 2006). Nadalje, migriraju preko Beringije u Ameriku te tamo preživljavaju loveći i hraneći se pleistocenskom megafaunom. Dennisovci i Neandertalci su dvije najčešće nađene vrste roda *Homo* na području Euroazije, dok je *Homo erectus* (Dubois, 1893) obitavao na prostorima istočne Azije.

Uz veliku raznolikost kralježnjaka u pleistocenu, također postoji i velika raznolikost beskralježnjaka. Naime, tokom glacijacija, na području Europe, točnije Mediteranskog morskog bazena, postojalo je nekoliko refugijskih prostora koji nisu bili pokriveni ledom. Tri glavna refugija su bila na području Pireneja, Apenina i Balkana (Hewitt 2000). Smatra se da su vodene vrste beskralježnjaka preživjele upravo povlačeći se u te refugije ili da su se prilagodile na podzemni način života (Dumnicka i sur. 2020). Fauna podzemnih voda u područjima prekrivenim ledom tokom glacijacije je znatno siromašnija nego li u refugijskim prostorima u Europi (Deharveng i sur. 2009, Gibert i Culver 2009), ali i Sjevernoj Americi (Hobbs 2012). Modernim filogeografskim i genetičkim istraživanjima otkriveni su dokazi za postojanje dodatnih manjih refugija smještenih na višim nadmorskih visinama, posebice na području Europe (Rull 2010). Također, s obzirom na geološku podlogu, postoji razlika u sastavu zajednica beskralježnjaka te tokom desetaka tisuća godina dolazi do specijacije i nastanka endema.

3. Razlike utjecaja klimatskih ciklusa u pleistocenu na kopnenu i slatkovodnu faunu, te kralježnjake i beskralježnjake

Tokom glacijacije kopnena i slatkovodna fauna se različito prilagođava na novonastale uvjete s obzirom da žive u različitim okolišima. Dok kod kopnene faune dolazi do povećanja mase, povećane dlakavosti i proizvodnje masnog tkiva te ostalih prilagodbi, slatkovodna fauna preživljava migracijama duž tokova rijeka. Naime, slatkovodna fauna ima ograničenu mogućnost rasprostranjivanja, stoga kralježnjaci i beskralježnjaci koji žive u rijekama pomiču svoje stanište ovisno o odgovarajućim ekološkim uvjetima. Takvo vertikalno rasprostranjivanje ovisi o uvjetima kao što su temperatura i količina otopljenog kisika. Rezultat preferencija određenih vrsta na određene ekološke uvjete je podjela tekućica na zone kralježnjaka (npr. riba) (Grapci-Kotori i sur. 2020) i mikrobekralježnjaka (Jacobsen i sur. 2009). Vrste koje žive blizu izvora tekućica i na samom izvoru, nemaju razloga migrirati jer tokom glacijala i interglacijala temperaturne oscilacije su jako malo, gotovo nezamjetne. Dugotrajna izolacija u kombinaciji sa okrštaivanjem i geološkim procesima dovodi do nastalog endemizma vrsta ili do različite genetičke strukture populacija na izvorima. Primjer jedne takve populacije je vrsta *Drusus croaticus* Marinković-Gospodnetić 1971, potporodice Drusinae koja je izolacijom na pojedinim mikrorefugijima balkanskog područja divergirala od ostalih vrsta roda *Drusus* (Previšić i sur. 2009).

Za razliku od slatkovodne faune koja nema toliku mogućnost lateralnog rasprostranjivanja, kopnena fauna zato migrira putevima koridora do mjesta gdje nema ledenog pokrova te tamo preživljava glacijalni period. Prilikom interglacijala, upravo zbog razlika u rasprostranjivanju i ograničenih ekoloških uvjeta pojedinih svojta, put rekolonizacije kopnene faune od slatkovodne je drugačiji.

Pleistocenska megafauna bila je jedna od najvažnijih karika u hranidbenom lancu, stoga je njezin iznenadni nestanak ostavio velike posljedice na hranidbenu mrežu i prazne ekološke niše. Postoji nekoliko teorija o njezinom izumiranju. Neke od teorija govore o razvoju bolesti koja je "pokosila" velike životinje ili udaru asteroida, no dvije najšire prihvaćene teorije do sada su teorija prekomjernog ubijanja i globalnog zatopljenja. Naime, teorija prekomjernog ubijanja govori o tome kako razvojem roda *Homo* i suživota sa megafaunom dolazi do prekomjernog lova (Marc i sur. 2009, Sandom i sur. 2014). Usporedno s time, započinje razdoblje interglacijala te klima postaje toplija što ne ulazi u prilog velikim životinjama prilagođenim na led i niske temperature (Cooper i sur. 2015).

Izumiranjem megafaune, izumiru i neke biljne vrste. Neke biljke razvile su disperzijske mehanizme ovisne o velikim životinjama, odnosno plodove koji svojim mirisom i izgledom privlače velike biljojede (Barlow i Connie 2000). Kao što je ranije spomenuto, njihovim nestankom ostaju prazne ekološke niše te cijeli ekosustav dolazi u opasnost od urušavanja (Dolan i sur. 2006, Galetti 2004).

Kod beskrležnjaka nalazimo dvije najčešće „strategije“ preživljavanja nepovoljnih glacijalnih perioda. Dio vrsta naseljava podzemna staništa te one tokom niza godina razvijaju prilagodbe na specifične uvjete koji tamo vladaju (npr. tama, nedostatak kisika, smanjena količina hrane). Rezultat toga je specijacija kao posljedica izolacije, tj. pojava novih endemskih vrsta. Primjerice, Dumnicka (2020) u svojem radu izdvaja raka ljuskara (lat. Ostracoda) *Pseudocandona mira* (Sywula, 1976) i vodengrinje (lat. Hydrachnidia) (*Atractides barbarae* Biesiadka 1972, *A. gorcensis* Biesiadka 1972, *Aturus petrophilus* Biesiadka 1979, *A. pulchellus* Biesiadka 1975, *Axonopsis cogitatus* Biesiadka 1975, *Kawamuracarus chappuisi* [Motas i Tanasachi 1946]) kao stigobionte i endeme u podvodnim vodenim staništima. Takve plitke podzemne vode su obično imale manje kisika, no to nije predstavljalo problem s obzirom da su stigobionti iznimno prilagođeni na manje koncentracije istog. Većina vrsta slatkovodnih beskrležnjaka se povlači u tokove rijeka koje se nalaze u refugijskim prostorima te tamo preživljavaju. Da bi se pobliže objasnilo preživljavanje beskrležnjaka i njihova specijacija, bitno je definirati područja koja su služila kao utočište tokom razdoblja glacijacije.

4. Refugiji (utočišta) u Europi

Mediterranski poluotoci kao što su Pirenejski poluotok, Apeninski poluotok i Balkan sadrže visoku genetsku raznolikost te se općenito nazivaju "vruće točke" bioraznolikosti (Blondel i Aronson, 1999, Myers i sur. 2000, Mittermeier i sur. 2003). Općenito, raznolikost se smanjuje prema višim geografskim širinama u Europi. Ponajviše se to odnosi na floru i beskralježnjake, te neke skupine kralježnjaka (npr. vodozemci). Smatra se da je to vezano uz prilike u geološkoj prošlosti, ali i ekološke uvjete u holocenu. Jedan od razloga povećane raznolikosti na južnim djelovima Europe je taj da ima više svjetlosti, time je i povećana stopa fotosinteze. Takvi uvjeti omogućavaju povećanje gustoća populacije biljojeda te ujedno time i mesojeda pa je rata izumiranja manja. Osim toga, današnja veća raznolikost u južnim područjima Europe svakako je posljedica i nedostatka ledenih ploča na tom području tijekom glacijala, te samim time i manjim izumiranjem u odnosu na sjeverni dio (Hewitt 2011).

Hewitt (1996) navodi da je gubitak raznolikosti na sjeveru povezan sa rekolonizacijom nakon glacijalnog perioda. Sjeverni dio Europe, naselile su one vrste koje su imale dobru sposobnost migracije, dok ostale vrste koje su naseljavale sjevernije djelove izumiru tokom glacijacije i više ne rekoloniziraju navedena područja zbog nemogućnosti rasprostranjivanja. Pa tako, nisu svi putevi rasprostranjivanja između utočišta sigurni ili pogodni za sve vrste, stoga migracije mogu voditi do pojave višeg intrapopulacijskog polimorfizma na južnijim djelovima, time i k većoj raznolikosti i razvoju novih vrsta.

Također, ta raznolikost može biti različito strukturirana zbog alopatrijske specijacije, odnosno geografskih barijera između refugija (Guillaume i sur. 2000, Gómez i sur. 2006) te dolazi do postojanja manjih refugija unutar većeg refugijalnog prostora (pojava „refugija unutar refugija“; Gómez i sur. 2006, Previšić i sur. 2009). Njihova različita geografska raspodjela, rezultira pojavom veće genetske raznolikosti na južnim djelovima negoli na sjeveru (Hewitt 2000). Međutim, svako od ovih područja posjeduje niz osobitosti koje su uvjetovale njihovu jedinstvenu biogeografsku povijest.

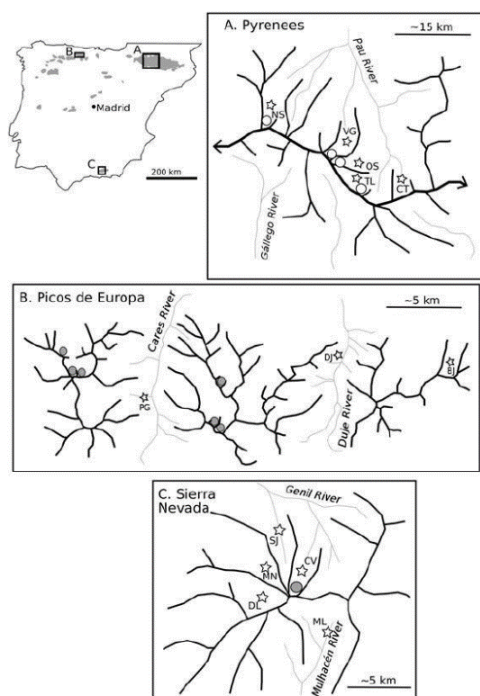
4.1. Pirenejski poluotok

Pirenejski poluotok posjeduje geografsku kompleksnost sa nekoliko planinskih lanaca i rijeka (Slika 4). Središnji dio poluotoka čini se visoravan Meseta čije su naslage prekambrijske i paleozojske starosti. Sjeveroistočno od nje proteže se Ibersko gorje sa naslagama kredne starosti, sjeverno od Mesete nalazi se Kantabrijsko gorje dok Pireneji dijele Pirenejski poluotok od ostatka Europe. Također, postoje i planinski lanci tercijarnih naslaga (npr. Sierra Nevada) koji su nastali kasnije, nakon Pirenejske orogeneze. Pirenejski poluotok ima složenu geološku prošlost te je postojao još kao dio Pangee i zato zbog složene geomorfologije stvara karakteristični mikroklimu unutar samog poluotoka. Stoga, pod utjecajem Mediterana i Atlantika poluotok posjeduje širok raspon različitih klima, od pustinjske do hladne Alpske klime.

Populacije kopnene faune imaju mogućnost vertikalne rasprostranjenosti uz onu nadmorsku visinu koja je najprikladnija za njihov opstanak (Hewitt 1996). Također, Tokom razdoblja glacijacije, postoji mogućnost da su refugiji bili međusobno izolirani, što dodatno favorizira nastanak i brzu evoluciju novih vrsta beskrležnjaka (Gómez i sur. 2006). Sumarno, položaj Pirenejskog poluotoka, kao i položaj planinskih lanaca, rijeka te različit spektar klime, omogućuju divergenciju beskrležnjaka u više genetičkih linija.

Većina filogeografskih istraživanja beskrležnjaka na Pirenejskom poluotoku se odnosila na kukce. Jedan od primjera je *Timarcha goettingensis* (Linnaeus, 1758), kompleks kukaca koji su međusobno iznimno srodni te spadaju porodicu zatica (lat. Chrysomelidae). Njihova rasprostranjenost proteže se od Pirenejskog poluotoka do središnje Europe. Izoliranjem gena za podjedinicu citokrom oksidaze II (COII) i uspoređivanjem geografskih lokaliteta, došlo se do zaključka da postoji jasna veza između genetske strukture i geografije. Smatra se da je razlog tome upravo različita trofička selekcija i vertikalna rasprostranjenost populacija (Gómez-Zurita i sur. 2000). Do sličnih zaključaka dolaze i Ribera i sur. (2004) uspoređivanjem mitohondrijske 16Sr RNA i podjedinice citokrom oksidaze I (COI) na različitim populacijama kozaka (lat. Dytiscidae) unutar Pirenejskog poluotoka. Utvrdili su da je najviše endemskih vrsta divergiralo od izvornih populacija unutar pleistocena, a tokom pliocena i miocena dolazi do smanjenja stope divergencije.

Konačno, unutar pleistocena došlo je do brze radijacije na južnijim dijelovima Pirenejskog poluotoka te se genetička raznolikost u ostalih beskrležnjaka može se interpretirati preživljavanjem glacijacija u izoliranim refugijima.



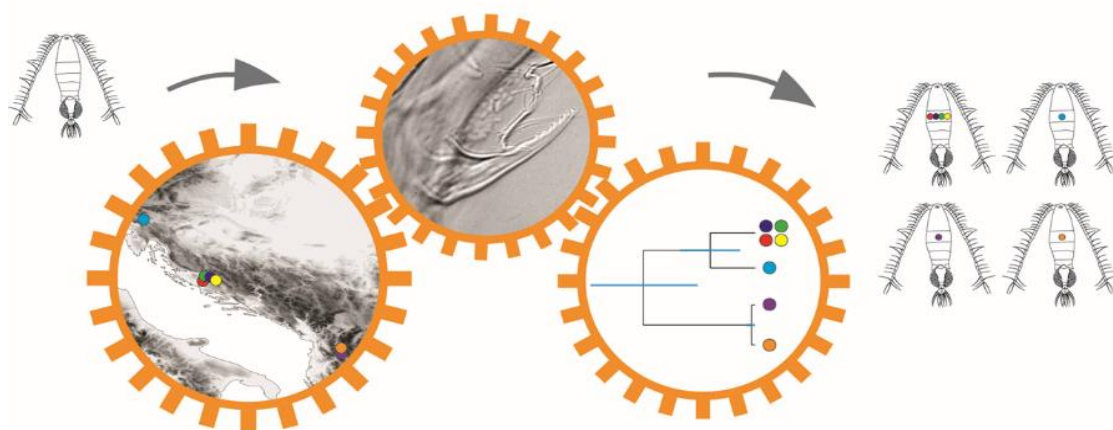
Slika 4. Prikaz Pirenejskog poluotoka sa lokalitetima pleistocenskih glacijacija, planinskim lancima i rijekama: A-Pireneji; B-Kantabrija (Picos de Europa); C-Sierra Nevada. Oznake: podebljane crne crte predstavljaju najviše planinske grebene, bijele zvijezde predstavljaju ravnice; A-bijeli kružići predstavljaju ledenjake malog ledenog doba; B i C-sivi kružići predstavljaju lokacije ledenjaka zadnjeg ledenog doba (Finn i sur. 2014).

4.2. Balkanski poluotok

Balkanski poluotok svojom karakteristično kompleksnom geologijom, položajem prema Mediteranu te raznolikom obalom, bogatiji je endemizmom, no ima manje filogeografskih istraživanja negoli ostali poluotoci. Balkanski poluotok omeđen je planinskim lancima nastalima alpskom orogenezom, odnosno sudaranjem Afričke, Indijske i Euroazijske ploče. Alpskom orogenezom, u kenozoiku, osim planinskih lanaca pristunih na balkanskom poluotoku, nastali su i Karpati na koje se nadovezuje Stara planina, Alpe, Pinduske planine, kao i ranije spomenuti Pireneji i Kantabrija. Zapadni dio poluotoka čine vapnenački Dinaridi specifični po krškim naslagama, sjeveroistočno se proteže Stara planina dok južnije se nalazi Rilo-rodopski masiv (Karamata 2006). Klima na sjeveru balkanskog poluotoka je kontinentalna, a na obalnim područjima i južnom dijelu mediteranska.

Postoji nekoliko primjera koji svojim endemizmom potvrđuju da izolacijom tokom glacijacijskog perioda dolazi do alopatrijske diferencijacije te razvoja novih genetičkih linija i/ili vrsta. Rezultat toga je povećana raznolikosti ovog područja.

Skupina vodenih kukaca reda tulara (Drusinae, Limnephilidae, Trichoptera) dostiže najveću raznolikost i stupanj endemizma na Balkanskom poluotoku, posebno na području Dinarida (Previšić i sur. 2014). Ličinke ovih kukaca rasprostranjene su u izvorišnim i gornjim dijelovima toka tekućica (tj. radi se o hladnovodnim svojstama), dok su odrasli terestrički oblici. Ove vrste pokazuju različiti stupanj genetičke diferencijacije populacija na relativno malom području, te je kod nekih došlo do specijacije u endemske vrste, koja na temelju upotrebe molekulskog sata na diferencijaciju COI sekvenci procijenjena za razdoblje pleistocena (Previšić i sur. 2009, 2014). Osim samih klimatskih oscilacija, za ovo razdoblje važnu ulogu u geografskoj izolaciji svojiti odigrao je i proces okršavanja Dinarida, pri čemu nastaju fragmentirana staništa za vrste koje imaju nisku sposobnost rasprostranjivanja (Previšić i sur. 2009, 2014). Nadalje, filogenetskom analizom utvrđeno je da je vrsta slatkovodnog raka *Eudiaptomus hadzici* (Brehm, 1933), divergirala tokom miocena i pleistocena na četiri izolirane kriptičke linije na Balkanu. Navedene linije nastanjuju jezera koja su relativno blizu, no uz genetičku diferencijaciju mitohondrijskih i jezgrinih gena uočene su i morfološke razlike među različitim linijama (Previšić i sur. 2016).



Slika 5. Grafički prikaz divergencije slatkovodnog raka *E. hadzici* na četiri kriptičke linije (lat. Copeopoda) (Previšić i sur. 2016)

4.3. Apeninski poluotok (Talijanski poluotok)

Formiranje Apeninskog poluotoka započelo je puno kasnije negoli Pirenejskog. Veza između sjevernih Apenina i Alpa stvara se u pliocenu, a kasnije u pleistocenu dolazi do spajanja Kalabrije i Sicilije sa Italijom (Bonfiglio i sur. 2002). Alpske naslage su većinom starije, paleozojske i mezozojske starosti dok Apenini nastaju kasnijom orogenezom u tercijaru. Na svim planinskim lancima ima tragova koji upućuju na pleistocenske glacijacije, no ledeni pokrov i ledenjaci, danas, održali su se samo u Alpama (McNeill 2003). S obzirom na različito podrijetlo planinskih lanaca i drugačiju distribuciju geografskih elemenata postoji nekoliko sličnih svojti u Italiji čije su razvojne linije divergirale u pleistocenu. Do jasnog pleistocenskog porijekla moglo je doći zbog kasnijeg formiranja poluotoka, no zbog malog broja istraživanja, ne može se tvrditi ovaj podatak sa sigurnošću. Također, uzima se u obzir učinak mesinske krize. Pretpostavlja se da su sve vodene vrste koje su tada živjele na Apeninskom poluotoku izumrle uslijed isušivanja Sredozemnog mora i rijeka povezanih istim te tako oslobodile ekološke niše za ponovno naseljavanje (Hewitt 2011). Nakon podizanja razine mora mnoge vrste koje su naselile te slobodne ekološke niše ostaju "zarobljene" te tako izolacijom divergiraju u nove razvojne linije.

Ipak, najveća raznolikost organizama je onih prisutnih u izvorima i podzemnim vodama sjeverne Italije (Figuerola i sur. 2013). Najviše po raznolikosti se tu ističu rakovi te neki mekušci (Van Damme i sur. 2010). Primjerice, pretpostavlja se da španjolske i talijanske populacije bjelonogog raka (*Austropotamobius pallipes* [Lereboullet, 1858]) predstavljaju glacijalne relikte (Grandjean i sur. 2001). Osim glacijalnih relikta, talijanske naslage pleistocena sadrže brojne fosilne i recentne vrste koje su iznimno dobri paleoekološki indikatori te se na temelju njihovog sastava zajednice može dobiti slika tadašnjeg okoliša. Jedan od takvih primjera je zajednica puževa (vrste *Bithynia leachii* [Sheppard, 1823], *Pseudamnicola moussoni* [Calcare, 1841], *Stagnicola palustris* [Müller, 1774]; (Slika 6), *Planorbis planorbis* [Linnaeus, 1758]) koja ukazuje na lakustrični okoliš, jezero koje je bilo okruženo otvorenim kopnom te odgovara mnogo hladnijoj klimi nego danas. Fauna kasnog pleistocena je većinom moderna te generalno ukazuje na hladna razdoblja (Esnou i sur. 1991). Izumrla fauna mekušaca zajedno sa recentnom indicira na njihovo zajedničko postojanje tokom toplijih razdoblja pleistocena, ali i na izumiranje nedovoljno prilagodljivih organizama na glacijalna razdoblja. Fosilne zajednice su dokaz da je većina beskralježnjaka izumrla u pleistocenu zbog zamrzavanja tokova rijeka ili jezera dok oni koji su danas prisutni, vjerojatno vodenim tokovima naišli na refugije i preživjeli.



Slika 6. Slatkovodni puž *S. palustris* (Lymnaeidae) (web izvor: Saxifraga Foundation-Kees Marijnissen)

5. Zaključak

Može li se onda pleistocen nazvati doba izumiranja ili divergencije? Ovisno o sagledanoj perspektivi, pleistocen je zapravo oboje. Životinje, posebice beskralježnaci, tokom pleistocena se susreću sa mnogim izazovima kao što su orogeneze, izmjene interglacijala i glacijala, stvaranje refugija koji mogu, ali i ne moraju mijenjati svoj položaj pa čak i utjecaj roda *Homo* na ekosustav. Uslijed glacijalnog perioda, slatkovodni beskralježnjaci uglavnom preživljavaju u refugijskim prostorima u podnožju planina. Neki čak vertikalno migriraju niz planine, ovisno do koje nadmorske visine seže ledeni pokrov. Izolacijom i prilagodbom, iako izvorno jedna populacija biva odvojena na više izoliranih refugijskih prostora, ona kroz duže vrijeme postaje različita od izvorne populacije. Drugim riječima, dolazi do alopatrijske specijacije i, s vremenom, nastanka novih vrsta i podvrsta. Kako je u pleistocenu bilo više od jedne glacijacije, ovaj se proces ponavljao više puta. Neke od izvornih populacija/vrsta su izumrle te ostavile fosilne tragove, dok su druge nastavile svoju razvojnu liniju sve do danas. Sumarno, Iberijski, Apeninski i Balkanski poluotok služili su kao mjesta unutar kojih su, zbog njihove specifične geografije i geologije, nastali refugiji. Također, iz tih je područja postglacijalno rekoloniziran sjeverni dio Europe koji je tijekom glacijala bio prekriven ledenim pokrovom. Danas ovi poluotoci pokazuju veliku bioraznolikost kralježnjaka i beskralježnjaka, a sve zahvaljujući kombinaciji utjecaja klimatskih promjena, promjena u okolišu i evolucijskih sila (npr. mutacije, genetički drift, selekcije).

6. Literatura

- Barlow, C. (2008). The ghosts of evolution: nonsensical fruit, missing partners, and other ecological anachronisms. Basic Books.
- Blondel, J., & Aronson, J. (1999). *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, USA.
- Bonfiglio, L., Mangano, G., Marra, A. C., Masini, F., Pavia, M., & Petruso, D. (2002). Pleistocene calabrian and sicilian bioprovinces. *Geobios*, 35, 29-39.
- Bucković, D. (2006). Historijska geologija 2: Mezozoik i kenozoik. Udžbenici Sveučilišta u Zagrebu.
- Carrasco, M. A., Barnosky, A. D., & Graham, R. W. (2009). Quantifying the extent of North American mammal extinction relative to the pre-anthropogenic baseline. *PLoS one*, 4(12), e8331.
- Cooper, A., Turney, C., Hughen, K. A., Brook, B. W., McDonald, H. G., & Bradshaw, C. J. (2015). Abrupt warming events drove Late Pleistocene Holarctic megafaunal turnover. *Science*, 349(6248), 602-606.
- Deharveng, L., Stoch, F., Gibert, J., Bedos, A., Galassi, D., Zigmajster, M., ... & Giani, N. (2009). Groundwater biodiversity in Europe. *Freshwater Biology*, 54(4), 709-726.
- Dumnicka, E., Galas, J., Najberek, K., & Urban, J. (2020). The influence of Pleistocene glaciations on the distribution of obligate aquatic subterranean invertebrate fauna in Poland. *Zoologischer Anzeiger*, 286, 90-99.
- Esu, D., & Girotti, O. (1991). Late Pliocene and Pleistocene assemblages of continental molluscs in Italy. A survey. *Il Quaternario*, 4(1a), 137-150.
- Figueroa, J. & López-Rodríguez, Manuel Jesús & Fenoglio, Stefano & Sánchez-Castillo, Pedro & Fochetti, Romolo. (2013). Freshwater biodiversity in the rivers of the Mediterranean Basin. *Hydrobiologia*, 719, 137–186.
- Finn, D. S., Zamora-Muñoz, C., Múrria, C., Sáinz-Bariáin, M., & Alba-Tercedor, J. (2014). Evidence from recently deglaciated mountain ranges that *Baetis alpinus* (Ephemeroptera) could lose significant genetic diversity as alpine glaciers disappear. *Freshwater Science*, 33(1), 207-216.
- Friedrich, O., Wilson, P., Bolton, C., Beer, C., & Schiebel, R. (2013). Late Pliocene to early Pleistocene changes in the North Atlantic Current and suborbital-scale sea-surface temperature variability. *Paleoceanography*, 28(2), 274-282.

- Galetti, M. (2004). "Parks of the Pleistocene: Recreating the cerrado and the Pantanal with megafauna". *Natureza e Conservação*, 2 (1): 93–100.
- Gibert, J., & Culver, D. C. (2009). Assessing and conserving groundwater biodiversity: an introduction. *Freshwater Biology*, 54(4), 639-648.
- Gómez, A., & Lunt, D. H. (2007). Refugia within refugia: patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. In *Phylogeography of southern European refugia*, 155-188. Springer, Dordrecht.
- Gómez-Zurita, J., Petitpierre, E., & Juan, C. (2000). Nested cladistic analysis, phylogeography and speciation in the *Timarcha goettingensis* complex (Coleoptera, Chrysomelidae). *Molecular Ecology*, 9(5), 557-570.
- Grandjean, F., Gouin, N., Souty-Grosset, C., & Diéguez-Urbeondo, J. (2001). Drastic bottlenecks in the endangered crayfish species *Austropotamobius pallipes* in Spain and implications for its colonization history. *Heredity*, 86(4), 431-438.
- Grapci-Kotori, L., Vavalidis, T., Zogaris, D., Šanda, R., Vukić, J., Geci, D., ... Zogaris, S. (2020). Fish distribution patterns in the White Drin (Drini i Bardhë) river, Kosovo. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, 421, 29.
- Hewitt GM (1996) Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58(3), 247–276.
- Hewitt, G. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405(6789), 907-913.
- Hewitt, G. M. (2011). Mediterranean peninsulas: the evolution of hotspots. In *Biodiversity hotspots*, 123-147. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Hobbs III, H. H. (2012). Diversity patterns in the United States. In *Encyclopedia of caves*, 251-264. Academic Press.
- Jacobsen, D., Dangles, O., Andino, P., Espinosa, R., Hamerlík, L., & Cadier, E. (2009). Longitudinal zonation of macroinvertebrates in an Ecuadorian glacier-fed stream: do tropical glacial systems fit the temperate model?, *Freshwater Biology*, 55(6), 1234–1248.
- Johnson, C. N. (2009). Ecological consequences of Late Quaternary extinctions of megafauna. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1667), 2509-2519.

- Josh Donlan, C., Berger, J., Bock, C. E., Bock, J. H., Burney, D. A., Estes, J. A., ... & Soulé, M. E. (2006). Pleistocene rewilding: an optimistic agenda for twenty-first century conservation. *The American Naturalist*, 168(5), 660-681.
- Karamata, S. (2006). The geological development of the Balkan Peninsula related to the approach, collision and compression of Gondwanan and Eurasian units. *Geological Society, London, Special Publications*, 260(1), 155–178.
- Lahr, M. M., & Foley, R. A. (2003). Demography, dispersal and human evolution in the last glacial period. Neanderthals and modern humans in the European landscape during the last glaciation, 241-256.
- Markova, A. (2007). Pleistocene mammal faunas of Eastern Europe. *Quaternary International*, 160(1), 100-111.
- McNeill, J. R. (2003). *The mountains of the Mediterranean world*. Cambridge University Press.
- Mellars, P. (2006). Why did modern human populations disperse from Africa ca. 60,000 years ago? A new model. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(25), 9381-9386.
- Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Brooks T.M., Pilgrim J.D., Konstant W.R., da Fonseca G.A.B., Kormos C. (2003) Wilderness and biodiversity conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(18), 10309-10313.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.
- Previšić, A., Gelemanović, A., Urbanič, G., & Ternjej, I. (2016). Cryptic diversity in the Western Balkan endemic copepod: Four species in one? *Molecular phylogenetics and evolution*, 100, 124-134.
- Previšić, A., Walton, C., Kučinić, M., Mitrikeski, P. T., & Kerovec, M. (2009). Pleistocene divergence of Dinaric *Drusus* endemics (Trichoptera, Limnephilidae) in multiple microrefugia within the Balkan Peninsula. *Molecular ecology*, 18(4), 634-647.
- Previšić, Ana & Wolfram, Graf & Vitecek, Simon & Kučinić, Mladen & BÁLINT, MIKLÓS & Keresztes, Lujza & Pauls, Steffen & Waringer, Johann. (2014). Cryptic diversity of caddisflies in the Balkans: The curious case of *Ecclisopteryx* species (Trichoptera: Limnephilidae). *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 72, 309-329.

- Ribera, I., & Vogler, A. P. (2004). Speciation of Iberian diving beetles in Pleistocene refugia (Coleoptera, Dytiscidae). *Molecular Ecology*, 13(1), 179–193.
- Rogers, A. R., & Jorde, L. B. (1995). Genetic evidence on modern human origins. *Human Biology*, 67(1), 1-36.
- Roy, M., Clark, P., Barendregt, R., Glasmann, J., & Enkin, R. (2004). Glacial stratigraphy and paleomagnetism of late Cenozoic deposits of the north-central United States. *Geological Society Of America Bulletin*, 116(1), 30.
- Rull, V. (2010). On microrefugia and cryptic refugia. *Journal of Biogeography*, 37(8), 1623-1625.
- Sandom, C., Faurby, S., Sandel, B., & Svenning, J. C. (2014). Global late Quaternary megafauna extinctions linked to humans, not climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1787).
- Van Damme, D., Ghamizi, M., Soliman, G., McIvor, A., & Seddon, M. B. (2010). The status and distribution of freshwater molluscs. *The status and distribution of freshwater biodiversity in Northern Africa*, 29, 29-50.
- Van der Hammen, T. (1974). The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*, 1(1), 3-26.
- Zeng, N. (2003). Glacial-interglacial atmospheric CO₂ change: The glacial burial hypothesis. *Advances In Atmospheric Sciences*, 20(5), 677-693.

7. Sažetak

Pleistocen ili "ledeno doba" kao razdoblje specifično je po cikličnim izmjenama glacijalnih i interglacijalnih perioda. Živi svijet se, osim stalnih promjena klimatskih uvjeta, susreće i sa mnogim drugim izazovima (npr. geološki procesi kao što su orogeneze, okršavanje i sl.). Tokom glacijalnog perioda, na pojedinim mjestima u Europi kao što su Pirenejski, Balkanski i Apeninski poluotok, nastaju utočišta ili refugiji, mjesta sa blažom klimom u kojoj organizmi imaju šansu za preživjeti. Kralježnjaci i beskralježnaci drukčije preživljavaju ovo razdoblje. Dok kopneni kralježnjaci imaju relativno dobru sposobnost migracije, vodene vrste beskralježnaka su ograničene na tokove rijeka. Tokom glacijala, slatkovodne populacije beskralježnjaka se pomoću tokova rijeka djelomično povlače u refugijske prostore te tamo opstaju, a dio njih preživljava lokalno uslijed vertikalnih migracija. Kasnije, u interglacijalu, ponovno naseljavaju slobodne prostore ili ostaju izolirane, a ovaj se proces ponavlja u ciklusima. Dugotrajnom prostornom izolacijom populacije divergiraju, te nastaju nove linije i vrste.

8. Summary

Pleistocene or "ice age" as a period is specific by its cyclic changes in glacial and interglacial periods. Biological life, besides changes in climatic conditions, is facing various challenges (e.g. Orogenesis, karstification, etc.). Some regions in Southern Europe, like the Iberian Peninsula, the Balkans and the Apennine Peninsula, serve as refugial areas for plants and animals during the glacials. The refugium has a slightly warmer climate in which organisms have a chance of survival during the glacial period. Vertebrates and invertebrates have different ways of surviving these periods. While terrestrial vertebrates have relatively high dispersal abilities, the freshwater invertebrates are limited mainly to vertical migration in running waters. During glacials, freshwater invertebrate populations are retrieving in refugial areas where they survive, some even survive locally by vertical migration. During the interglacials, freshwater species are recolonizing newly available habitats or remain isolated locally. This process repeats itself for a few cycles. Through long-term isolation, populations evolve and diverge from their original lineage resulting in distinct lineages and new species.

9. Zahvale

Prije svega, želim zahvaliti izv. prof. dr. sc. Ani Previšić koja ukazala veliko strpljenje i razumjevanje prilikom pisanja ovog završnog seminara i dala mi priliku da proširim svoje znanje u području paleobiologije.

Također, želim zahvaliti obitelji i prijateljima koji su bili uz mene te pružali mi podršku prilikom preddiplomskog studija.