

Oku skriveno – kriptične vrste u podzemnoj fauni



Sustav Matešičeva špilja - Popovača špilja, tipski lokalitet vrste *Niphargus kordunensis*. Foto: Hrvoje Cvitanović

Teo Delić

Skupina za speleobiologiju, Oddelek za biologiju, Univerza v Ljubljani, Ljubljana, Slovenija
Društvo za raziskovanje jam Ljubljana, Ljubljana, Slovenija
Hrvatsko biospeleološko društvo, Zagreb, Hrvatska

Sažetak

Razvojem moderne biologije i upotrebom molekularnih DNA analiza, višestruko je povećan obujam znanja o takozvanim kriptičnim vrstama, morfološki identičnim vrstama koje se često mogu razlikovati tek upotrebom molekularnih tehnika. Takve se vrste nalaze među svim skupinama životinja, a najčešće među onima koje žive u ekstremnim uvjetima, tj. onim vrstama koje su podvrgnute jednoličnim selekcijskim pritiscima. Jedno od takvih staništa su i podzemna staništa, gdje je nastanak kriptičnih vrsta dodatno povezan i s ograničenom mogućnošću rasprostranjenja. Tako smo pojavu kriptičnih vrsta analizirali unutar dva kompleksa vrsta iz roda podzemnih rakušaca *Niphargus*: *N. arbiter* – *N. salonitanus* te *N. stygius*. Analizama objavljenim u dva znanstvena rada pokazali smo kako je prva skupina sazdana od još sedam, a druga od još osam dodatnih, kriptičnih vrsta. Ukupno smo opisali 15 novih vrsta od čega čak devet s područja Republike Hrvatske.

Ključne riječi: *Niphargus*, kriptične vrste, selekcija, Dinarski krš, konvergencija
Keywords: *Niphargus*, cryptic species, selection, Dinaric karst, convergence

Što su to zapravo kriptične ili prikri-
vene vrste? Najjednostavnije reče-
no, riječ je o vrstama koje se mor-
fološki, dakle po njihovom vanjskom

obliku, ne mogu razlikovati. Za njih-
vo razlikovanje potrebna je upotreba
molekularnih DNA tehnika. Upravo
stoga su u posljednja dva desetljeća,

u vremenu kada su molekularne
analize postale standard moder-
ne biologije, kriptične vrste postale
opće prisutne. Nalazimo ih kod svih



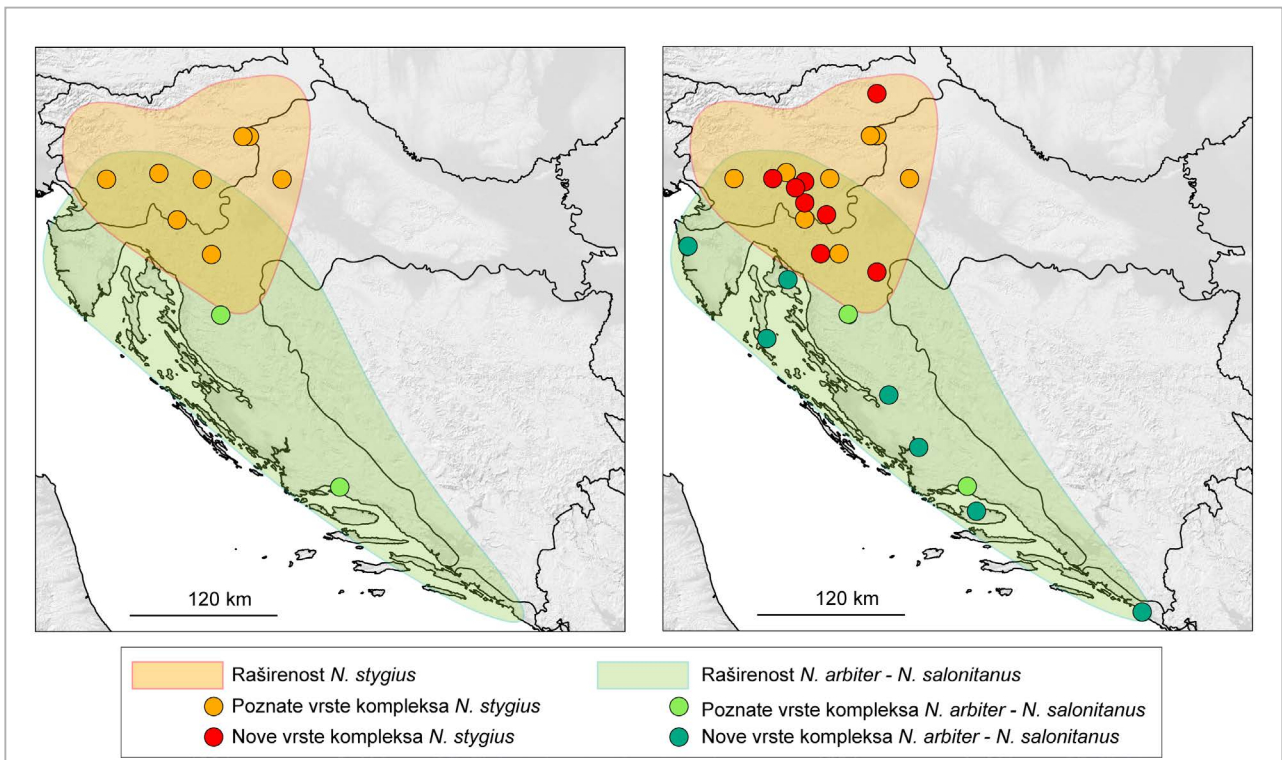
Slika 1 | Predstavnicu analiziranih skupina rakušaca. (A) *Niphargus arbeiter* (predstavnik kompleksa *N. arbeiter* – *N. salonitanus*). (B) *Niphargus stygius* (predstavnik kompleksa *N. stygius*). Foto: Teo Delić

skupina životinja, od mikroskopskih račića pa sve do sisavaca. Do njihova nastanka može doći na više načina, a kada se govori o kriptičnim vrstama, često govorimo o mladim ili pak starijim vrstama. Taj se epitet, naravno, odnosi na starost njihova nastanka, a u sebi može sadržavati i dio odgovora o tome, kako je do njihova postanka zapravo došlo. Do nastanka mladih, morfološki još nediferenciranih vrsta, najčešće dolazi zbog prekida komunikacije među populacijama unutar jedne, predničke vrste. Kao posljedica, tako odvojene populacije razvijaju se u izolaciji, što može rezultirati nastankom novih vrsta. Takav primjer su, primjerice, vrste nastale promjenom visine površine mora. U slučaju rasta površine mora, dolazi do razlijevanja mora po sistemu dolina, dok postojeća uzvišenja nude utočište za izolirane populacije neke vrste. Daljnjim razvojem iz takvih se, u prostoru izoliranih populacija, mogu razviti i nove vrste. Sličan scenarij nastanka vrsta predviđen je i širenjem ledenjaka ili uzdizanjem gorskih masiva. Stare su kriptične vrste jedna drugoj slične zbog sličnih selekcijskih utjecaja. Tako su si često slične posve nesrodne vrste. Morfološke se sličnosti u tom slučaju stječu potpuno neovisno o srodnosti vrsta, odnosno biološkim žargonom rečeno konvergentno.

Kriptične su vrste posebice česte kod slabo pokretnih skupina, odnosno vrsta s ograničenom sposobnošću rasprostranjenja. Takve vrste često naseljavaju takozvana ekstremna staništa, koja odlikuje prevladavajuća jednoličnost životnih uvjeta te, s njom povezana, snažna selekcija.

Među ekstremna životna staništa svrstavamo pustinjska, ledenjačka, visokogorska te dubokomorska staništa. Osim nabrojanih, poseban tip ekstremnih staništa su i podzemna staništa. Čitatelj će se ovdje sigurno zapitati što je zapravo u podzemnim staništima ekstremno? Pa krenimo redom. Sigurno najdojmljivija značajka podzemnih staništa, kad ih usporedimo s površinskim staništima, je manjak svjetlosti. To je i jedan od glavnih razloga zbog kojeg je temperatura u podzemlju ujednačena. S manjkom svjetlosti je povezan i nedostatak biljaka, primarnih producenata, koje bi reakcijom fotosinteze proizvodile energiju potrebnu za život. Zbog toga su, osim u rijetkim primjerima gdje energiju proizvode bakterije u reakciji kemotsinteze, podzemna staništa ovisna o dotoku energije izvana. Ovdje ubrajamo sav organski materijal koji unose ponornice ili pak lišće i granje koje upada preko ulaznih vertikala, ali i organski materijal koji unose životinje poput šišmiša, kuna ili špiljskih skakavaca. Također, organske tvari mogu u podzemne sisteme dospjeti otopljene u vodi, nakapnici. Zbog, u usporedbi s vanjskim staništima, smanjene količine energije uključene u kruženje tvari, podzemna su staništa siromašnija vrstama. Unatoč navedenim činjenicama, neke su skupine životinja uspjele naseliti takva ekstremna staništa. I ne samo da su ih uspjele naseliti, već su unutar istih uspjele doživjeti prave radijacije, to jest brzo razviti mnoštvo životnih oblika. Više no izvrstan primjer radijacije u podzemlju su rakušci (Amphipoda), skokuni (Collembola), kornjaši (Coleoptera), stonoge (Diplopoda),

pauci (Araneae) ili lažištupavci (Pseudoscorpiones). Nabrojane skupine su mnogobrojnim vrstama zastupljene u Dinarskom kršu, te zajedno tvore takozvanu vruću točku podzemne bioraznolikosti na svjetskoj razini. Drugim riječima rečeno, Dinarski je krš (od Slovenije do Albanije) podzemnim vrstama daleko najbogatije područje na svijetu. Stoga je otkrivanje kriptičnih vrsta važno za razumijevanje raširenosti različitih skupina životinja, proučavanje ekoloških razlika među vrstama, ali i analizu biogeografskih uzoraka te razumijevanje vrsne raznolikosti nekog područja ili pak skupina životinja. Osim toga, poznavanje raširenosti kriptičnih vrsta nužno je i za uspostavu režima zaštite prirode. Podzemne su životinje u pravilu slabo pokretne, to jest imaju ograničene mogućnosti rasprostranjenja. Djelomična posljedica toga je i iznimno veliki broj endemskih vrsta, karakterističan za područje Dinarskog krša. Rasprostranjenosti velike većine podzemnih vrsta daleko su ispod 200 km zračne linije, a mnoge su poznate s jednog jedinog ili tek nekolicine lokaliteta. Unatoč tome, postoje i neki izuzetci, tj. vrste čija raširenost nadmašuje takve udaljenosti. Kod takvih, iznimno široko rasprostranjenih vrsta, opravdano je očekivati su one u stvari skup više morfološki jako sličnih ili čak identičnih tzv. kriptičnih vrsta. Kako bi provjerili opravdanost takvih sumnji, izabrali smo dvije skupine (kompleksa) vrsta iz najmnogobrojnijeg roda slatkovodnih rakušaca – *Niphargus*. Rod broji 428 vrsta koje su raširene od lberskog poluotoka pa sve do Irana, a izabrane skupine vrsta, *N. arbeiter*



Slika 2 | Rasprostranjenost analiziranih skupina rakušaca s prikazanim tipskim lokalitetima od prije poznatih morfoloških vrsta (lijevo), te tipskim lokalitetima novo opisanih vrsta (desno) (izvor podataka: www.subbio.net/DB).

– *N. salonitanus* te *N. stygius* (Slika 1), raširene su na području Slovenije, Hrvatske te manjim dijelom Bosne i Hercegovine.

Prvu skupinu sačinjavaju dvije morfološki definirane vrste, *N. arbiter* i *N. salonitanus*, rasprostranjene od sjeveroistočne Italije, preko Slovenije pa sve do špilje Šipun kod Cavtata koja predstavlja najjužniju točku njihove raširenosti. Obje su vrste iznimno velike, dužine tijela do 4 cm, te se ubrajaju među najveće predstavnike roda *Niphargus*.

Drugu, *N. stygius* skupinu, tvori nekoliko morfološki iznimno varijabilnih vrsta te ju osim vrste *N. stygius* čine i sljedeće vrste: *N. kenki*, *N. karamani*, *N. brachytelson*, *N. podpecanus*, *N. likanus* i *N. novomestanus*. Zanimljivo je da su morfološke razlike unutar pojedinih vrsta ove skupine često veće od razlika između vrsta, što je prilikom revizije skupine prvi ustvrdio veliki istraživač podzemnih rakušaca, Stanko Karaman (1952). Vrste iz ove skupine raširene su na području sjeveroistočne Italije, Slovenije, te sjeverozapadne Hrvatske. Prostorno, riječ je o

graničnom području između četiriju biogeografskih regija: Sredozemlja, južnih vapnenačkih Alpa, Dinarskog krša i Panonske nizine.

Sakupljene primjerke dviju spomenutih skupina podvrgnuli smo morfološkim i molekularnim analizama. I dok su morfološke analize potvrdile otprije poznati problem, da među vrstama nema jasnih morfoloških razlika i da je morfološka determinacija jako dvojbena ili čak nemoguća, genetska analiza je pokazala visoku strukturiranost analiziranih skupina, tj. jasne genetičke razlike među njima.

Tako smo u kompleksu *N. arbiter* – *N. salonitanus*, osim dviju već opisanih vrsta, razotkrili postojanje dodatnih, ni više ni manje, nego sedam vrsta: *N. alpheus*, *N. arethusa*, *N. anchialinus*, *N. antipodes*, *N. fjakae*, *N. doli*, *N. pincinovae* (Slika 2). Većina ovih vrsta vjerojatno je nastala raspadom areala zajedničke ishodišne vrste, tj. sve su vjerojatno imale zajedničkog pretka. Procjena starosti ovih vrsta, određena na temelju genetskih podataka, podudara se s promjenama razine mora u geološkoj prošlosti. Tako su

za nastanak ovih vrsta vrlo vjerojatno odgovorne: i) Mesinijska kriza (prije 6.0–5.3 milijuna godina) te ii) pleistocenska ledena razdoblja (od 2 milijuna do prije 10.000 godina). Za oba navedena razdoblja značajne su velike promjene razine mora – za vrijeme Mesinijske krize došlo je do potpunog isušavanja Mediterana, dok je u doba pleistocena isušen bio „samo“ veći dio Jadranskog mora. S promjenom razine mora, došlo je i do promjene u hidrologiji površinskih voda, pa su tako danas izolirani dijelovi kopna (npr. otoci) u to doba bili međusobno povezani kopnom. Kao posljedica povezanosti do tada izoliranih područja, omogućeno je širenje podzemnih vrsta. Osim procijenjene starosti, ovoj hipotezi u prilog ide i činjenica da je veći dio Jadranskog bazena, barem u razdoblju pleistocenskih suša, bio pokriven močvarama, koje su kao slatkovodno stanište vjerojatno omogućile širenje slatkovodne podzemne faune. Ponovnim uzdizanjem razine mora, niži dijelovi Jadranskog bazena su bili poplavljeni, a proboj slane vode onemogućio je prijenos genetskih informacija. Prekidom komunikacije među udaljenim populacijama tako

su ispunjeni svi zahtjevi za nastanak novih vrsta. Slične scenarije nastanka vrsta je za očekivati i kod drugih podzemnih vrsta, kako vodenih tako i kopnenih, koje su raširene duž obale jadranskog mora i otocima.

Slično, veliki broj novih vrsta otkriven je i genetskim analizama kompleksa *N. stygius*. Osim već poznatih vrsta (*N. stygius*, *N. novomestanus*, *N. podpecanus*, *N. brachytelson*, *N. kenki*, *N. karamani*, *N. likanus*), otkrili smo postojanje, a kasnije i znanstveno opisali, još osam novih vrsta: *N. chagankae*, *N. cvajcki*, *N. goricae*, *N. gottscheanensis*, *N. iskae*, *N. kapelanus*, *N. kordunensis*, *N. malagorae* (Slika 2). Ono što je posebice zanimljivo kod ovih vrsta je činjenica da su neke od njih, iako morfološki identične, genetički potpuno međusobno nesrodne. To ide u prilog već spomenutoj hipotezi o djelovanju sličnih selekcijskih sila koje rezultiraju sličnim izgledom (morfologijom) podzemnih vrsta. Nove smo vrste, zbog njihove morfološke istovjetnosti, opisali na temelju genetičkih razlika. Podatci o raširenosti vrsta iz oba analizirana kompleksa, kako *N. arbiter* – *N. salonitanus* tako i *N. stygius*, pokazuju kako je većina ovih vrsta nastala raspadom jedne ishodišne vrste širokog areala čije su se populacije prostorno odvojile tj. postale međusobno izolirane i time (prestankom izmjenjivanja genetičkog materijala) se razvile u nove, zasebne vrste.

Ovim je analizama fauna Dinarskog krša i okolnih područja postala bogatija za 15 novih vrsta, od čega čak 9 s područja Hrvatske. Međutim, time priča o kriptičnim vrstama u podzemlju Dinarida nikako ne prestaje jer su našim analizama obuhvaćene tek dvije grupe podzemnih rakušaca, a slične je rezultate za očekivati i kod ostalih skupina, uključujući i druge vrste rakušaca, koje naseljavaju podzemna staništa (npr. skokuni, kornjaši, jednakožni rakovi, pauzi, lažištupavci, dvorepci itd.). Također, za sada tek djelomično razumijemo razloge nastanka kriptičnih vrsta u Dinarskom kršu, a razumijevanje toga omogućilo bi nam i bolje razumijevanje povijesnog razvoja Dinarskog krša općenito. I za kraj, svojevrsan zaključak priče o kriptičnim vrstama postići će se njihovim uključivanjem na nacionalne liste rijetkih ili zaštićenih životinjskih vrsta. Time će biti napravljen tek prvi korak ka formalnom očuvanju jedinstvenog podzemnog svijeta Dinarskog krša.

Zahvala

Ovu bih priliku iskoristio za zahvaliti se svim članovima Hrvatskog biospeleološkog društva, koji su godinama prikupljali materijal korišten u ovim studijama, a čiji je doprinos ostao zabilježen tek na popisu skupljača uzoraka.

Literatura

- Culver D.C., Pipan T. 2009. The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats. 1. izd. Oxford, Oxford university press: 254 str.
- Delić T., Švara V., Coleman C. O., Trontelj P., Fišer C. 2017. The giant cryptic amphipod species of the subterranean genus *Niphargus* (Crustacea, Amphipoda). *Zoologica Scripta*, 00: 1–13
- Delić T., Trontelj P., Rendoš M., Fišer C. 2017. The importance of naming cryptic species and the conservation of endemic subterranean amphipods. *Scientific Reports*, 7, 3391
- Karaman G. S. 1984. Revision of the *Niphargus Orcinus*-Group, Part. I. (Fam. *Niphargidae*) (Contribution To the Knowledge of the Amphipoda 130. the Montenegrin Academy of Sciences and Arts Glasnik of the Section of Natural Sciences, 4: 47–76
- Karaman S. 1952. Podrod *Stygoniphargus* u Sloveniji i Hrvatskoj. *Prirodoslova istraživanja*, 25: 5–38
- Trontelj P., Douady C. J., Fišer C., Gibert J., Gorički Š., Lefébure T., Sket B., Zakšek V. 2009. A molecular test for cryptic diversity in ground water: how large are the ranges of macro-stygobionts? *Freshwater Biology*, 54, 4: 727–744

Hidden to Eyes – Cryptic Diversity in Subterranean Fauna

Knowledge of the so called cryptic species grew with the development of modern biology and employment of molecular DNA techniques. Cryptic species are morphologically identical species that can only be easily distinguished by the use of the molecular techniques. Cryptic species are found among all animal taxa, but are especially common in taxa inhabiting extreme habitats, these habitats include the subterranean world, where the origin of cryptic species is additionally defined by low dispersal probabilities. We analysed two species within the subterranean amphipod genus *Niphargus*: *N. arbiter* – *N. salonitanus* and *N. stygius*. Analyses published in two research papers, revealed the existence of additional seven species in the case of *N. arbiter* – *N. salonitanus* and eight species in *N. stygius* complexes. Therefore, we have described 15 new species, among which nine are from Croatia.