

opet ovisni i o količini oborina dotičnog godišnjeg doba, što znači da je i u svako doba godine druga. Osim toga ona se s vremenom i trajno mijenja, jer prolazeći nekim terenom voda ga stal-

no iscrpljuje, t. j. ispire ili pak začep-ljuje, tako da si sama postepeno mijenja prilike, koje su odgovorne za stvaranje pojedine sige ili čitave skupine siga, a možda i čitave pećine.

Evolucija životinjskog svijeta podzemlja

Franjo Nikolić, Dubrovnik

Studij podzemnog životinjskog svijeta nije starog datuma. Prošlo je tek 100 godina kako je pronađena i opisana prva podzemna životinja, a tek nešto prije 50 godina je ova fauna uzeta na temeljitiji studij. Našu podzemnu faunu obrađivali su i naši i strani stručnjaci. Među imenima naših stručnjaka, koji su obrađivali našu podzemnu faunu, nalazimo vodeća imena naše zoologije: J. Hadži, S. Stanković, Langhofer, St. Karaman, Z. Karaman uz ostale, koji su također dali veće ili manje priloge upoznavanju naše podzemne faune.

TEORIJE O NASTANKU PODZEMNE FAUNE I NJENA STAROST

Podzemna fauna je u stvari jedan od mnogobrojnih primjera prilagodbe uslijed promjene vanjske okoline. U toku geoloških epoha mijenjala se klima Zemlje. U razvoju podzemne faune najvažnije su dvije epohe: Jura sa kredom kao epohe stvaranja vapnenca, u kojem su se kasnije kemijskom erozijom izgradile pećine i oledbe, koje su došle nakon tropske i subtropske klime, kada se jedan dio vanjske faune povukao u pukotine i prilagodio podzemnom životu. Podzemnu faunu nalazimo posvuda u podzemlju, a pećine su jedina mjesta u koja može čovjek ući radi sabiranja životinja, te je stoga ova fauna nazvana pećinska fauna, odnosno pećinske životinje. Međutim su se tokom vremena metode sabiranja usavršile, te se i iz uskih jama i pukotina dobivene životinje, koje imaju ili samo dio elemenata ili sve elemente pećinskih životinja, te se ova fauna u novijoj literaturi označava kao podzemna fauna.

Prve teorije o evoluciji podzemnih životinja postavili su Francuzi u drugoj polovini XIX. stoljeća. Prišlo se rješavanju najprije sistematskih, a kasnije i ostalih problema (filogenija, ekologija, zoogeografija i t. d.)

U podzemnom svijetu glavnu ulogu igraju slijedeći činioci:

1. TEMPERATURA. — Temperatura pećina je potpuno suprotna temperaturi vanjske sredine. Od vanjske temperature je ljeti niža, a zimi viša. Ona je izvanredno sklonište za organizme, koji ili ne mogu ili veoma teško podnose nagle izmjene temperature ili pače i surovosti vanjske klime. Temperatura podzemlja je optimum za cijeli niz životinja. Tako pri ulazu ili čak i u mračnoj (afotičnoj) zoni nalazimo zimi životinje, koje su u proljeće ili u doba kišne sezone vani, a sklonile su se ispred neugodnih promjena vanjske okoline. Za primjer ćemo navesti da se na pr. pauk *Pholcus phalangiodes* nalazi u pećinama u XI., XII. i I. mjesecu, dok ga u ostalim mjesecima nala-

zimo izvan pećina. Laboratorijski pokusi su potvrdili pretpostavku: veoma niska temperatura i velika vlažnost zraka je za ovu vrstu nepovoljna, te se sklanja u podzemlje. Tama, odnosno veći ili manji nedostatak svjetla ne utječe ništa na ovu vrstu. Tako i vanjske pauke roda *Tegenaria* nalazimo za vrijeme nepovoljnih uslova u pećinama. Vrste ovoga roda žive vani; njihov je biotop kamenje, pod kojim se skrivaju (lapidokolne životinje), kao i pukotine drveća, dok su im vanredna staništa hangari, stanovi, šupe, polupećine, pa i afotična zona podzemlja. Tu ih nalazimo bilo u doba niske temperature i velike vlage zraka (zimi), bilo za vrijeme visokih temperatura i niske vlage zraka (ljeti). Još je tipičniji slučaj kod fam. *Leptonetidae*. Neke vrste iz ove familije, kao na pr. *Leptoneta infuscata*, nađena je u ist. Engleskoj i na otocima u kanalu La Manche u vlažnoj mahovini i pod velikim kamenjem, dok je u Pirenejima stalni stanovnik pećina. Na osnovu toga ova se vrsta odlikuje formom *typica*, *minos* i *ovetana*, koje se međusobno vidno razlikuju, jer su u raznim stupnjevima prelaza sa vanjskog na podzemni način života. Moramo također napomenuti da u podzemlju vlada od prilike stalna temperatura zraka, koja ima veoma male promjene; amplituda iznosi najviše 5—6°C. Ovakva amplituda daje mnoge mogućnosti za život u tom ambijentu.

2. TAMA. — Utjecaj tame je mnogo manji od ostalih činilaca. Teško da bi se mogla navesti makar samo jedna vrsta, koja je vezana na podzemlje isključivo radi tame. Doduše u podzemlju žive neke *Amaurobiidae*, pauci, čiji srodnici žive vani. Ali ove vanjske vrste žive danju u tami jednako kao i na svijetlim mjestima; ne bježe od svijetla. Na njih je, izgleda, utjecao drugi činilac, jer ove nalazimo kako pod kamenjem, tako i u pukotinama stijena, u trulim panjevima, pod vlažnom travom i t. d. Tu je, izgleda, glavni činilac vlaga zraka, o čemu će biti neposredno odmah govora. Vlaga je činilac, koji uslovljava život raznim vrstama u podzemlju. Nisu rijetke pećine, koje su sasvim tamne i suhe; u njima nema nikakvog života. One su potpuno sterilne. U njih unesene životinje ili ugibaju ili preko pukotina odlaze dublje u podzemlje. Tako na pr. u IX., X. i XI. mjesecu prošle (1953.) godine u pećinama okoline Trebinja, koje su inače poznate kao neizmjereno bogate životinjama, nismo našli niti jednu životinju; u tom razdoblju je prošle godine u ovom kraju vladala nezapamćena suša. Jedini je izuzetak, a i to veoma rijedak, pauk *Meta segmentata*, koji je ekstremno rasprostranjen kako unutar geografskih pojaseva tako i ekološki: nalazimo ga kako u vlažnim livadama, u šumama, grmlju, napuštenim stanovima i podrumima, tako i u potpuno suhim pećinama. Ova vrsta ima veoma široku i geografsku i ekološku amplitudu. Koliko je tama slabi činilac u podzemnom životu najjasnije će pokazati slijedeći primjer: u Portugalu u pećini *Olhos d'agua*, koja je potpuno suha i tamna, žive pauci *Pholcus phalangioides*, *Leptyphantes zimmermanni* i *Tegenaria domestica*, vrste potpuno vanjske. Naprotiv pećina *Cueva de Orobe*, koja je osvijetljena u toku cijeloga dana, ali zasićena vlagom, nastanjena je potpuno pećinskim vrstama paukova *Troglohyphantes furcifer*, koji je isključivi stanovnik pećina Kalabrije i *Leptyphantes cavicola*. Već samo ovih nekoliko primjera daje nam široku mogućnost da govorimo o vlazi kao važnom činiocu podzemnog života.

3. VLAGA. — Vлага jasno karakterizira podzemni nastanjeni teren, stvarajući najrazličitije odnose prema vanjskim klimatskim prilikama. Kako je temperatura podzemlja uglavnom jednaka, malo promjenljiva, to ona utječe na faunu sa raznog gledišta.

Podzemnu faunu možemo podijeliti u tri grupe: troglobionti-životinje, koje su se davno uselile u podzemlje, poznate u nauci kao pravi pećinski organizmi; troglofili-životinje, koje vole pećinu, njihov odlazak u podzemlje nije dalekog datuma i troglokseni — koji povremeno odlaze u pećine, a u stvari su vanjske životinje. To su u stvari gosti pećina. Ali ove se podjele ne možemo strogo pridržavati, jer je u raznim slučajevima različit odnos ovih grupa prema pećinama, odnosno podzemlju. Tako su na pr. troglofili više-manje higrofilne životinje, široke ekološke amplitude, prostrane geografske raširenosti. Oni istovremeno bježe od svijetla. Tako na pr. *Loxosceles rufescens* živi u cijelom sredozemnom području, ali samo na jugu Španije i u Alžiru nalazimo ovu vrstu u pećinama. *Scotargus innerrans* živi u Engleskoj u mahovini i u veoma vlažnim terenima, a u Francuskoj, u Visokim Alpama, u Španiji i u Alžiru to je tipična troglobiontna životinja. *Lesertia dentichelis* u Engleskoj i u atlantskoj zoni Francuske živi na sličan način, a u Ardeche-u, Gardu, Pirenejima i na jugu Španije to je tipičan predstavnik troglobiotne arahnofaune. Kad nas sam nalazio u oblasti Dubrovačke rijeke, u močvarnom dijelu Žuljanskog zaliva i kod izvora rebišnjice kod Bileće pauka *Leptyphantes varians* (n. sp. in litt) kao vanjsku životinju, dok je u pećinama okoline Trebinja i šire okoline Dubrovnika tipični troglofil, koji se odlikuje skoro potpunim gubitkom pigmenta i po cijelom tijelu i kod očiju, što označava prvu etapu prilagodbe troglobionta. U literaturi nalazimo niz ovakvih slučajeva. Literatura posebno ističe običnog kosca *Phalangium opilio*, kojega nalazimo i po pećinama i vani bez ikakve prilagodbe na pećinski, odnosno podzemni život.

Uzimajući u obzir vlagu i geografsko rasprostranjenje opazit ćemo da skoro bez izuzetka nalazimo istu vrstu u raznim okolnostima kao stanovnike mahovine i vlage, te kao stanovnike podzemlja. To su troglofili, koji su preci pravih troglobionata. Nije to pojava samo pojedinih vrsta, nego i cijelih rodova i familija, kao kod rodova *Robertus*, *Troglohyphantes*, *Leptyphantes*, *Porhomma*; ili kod cijele fam. *Leptonetidae*. Ove familije i rodovi sa svojim vrstama za nas speleologe su najzanimljivije vrste, jer nam točno pokazuju put ka nastanjivanju podzemlja.

Tako vrste roda *Robertus* žive u vlažnoj mahovini, među otpalim lišćem u niskim i visokim šumama, *Robertus lividus* je rasprostranjen po cijeloj Europi i zalazi sasna slučajno u pećine u Pirenejima. *R. truncorum* je rasprostranjen u istočnoj Europi i živi na jednak način kao i malo prije navedena vrsta. Ove dvije vrste zalaze sasna slučajno u pećine, žive u vlažnom detritusu i mahovini ispred pećina, a nalazimo ih i u šumama i vlažnim mjestima. Ali *R. mazaurici* u Sevenima i *R. cantabricus* su tipične troglobiontne vrste, koje nalazimo isključivo u pećinama.

Isti je slučaj i kod roda *Leptoneta*, samo tu su već jače razlike, koje se ispoljavaju u izrazitim podvrstama i varijacijama.

I vrste roda *Troglohyphantes*, koje pokazuju iste osobine, žive i u vlažnim predjelima i u pećinama.

Iz navedenog možemo si dozvoliti da pokušamo rezimirati. Današnje tipične troglobiontne životinje su u stvari potomci, daleki potomci troglofilnih oblika, koji često puta i danas žive geografski udaljeni jedni od drugih. Tako je *Telema tenella*, pećinski pauk iz vlažnih pećina suhих Pirineja bliski srodnik pauka *Apneumonella oculata*, koji živi na ulazu afričkih pećina. Podzemni pauci roda *Hadites* u stvari su *Tegenaria* prilagođeni na podzemni život. *Stygopholcus* su u stvari podzemni *Holocnemus*.

Na osnovu analize ova tri osnovna elementa, temperature, tame i vlage, možemo reći da je vlaga glavni činilac, koji uslovljava život u podzemlju. Prisutnost ovih vrsta nije obavezna; ona ovisi o vanjskoj sredini, u kojoj vrsta živi. Međutim, postoje nužnosti, koje ne može udovoljiti vanjska sredina; a taj slučaj nalazimo kod troglobionata, koji su se potpuno prilagodili podzemnom životu. U tom slučaju nalazimo vrste, koje se nalaze stalno u podzemlju; kod njih je migracija usmjerena u vertikalnom pravcu, tražeći stalno povoljnu vlagu, dok je kod vanjskih vrsta usmjerena u horizontalnom pravcu.

NAČIN ULASKA U PEĆINE

Put, koji su slijedile životinje pri ulazu u podzemlje, veoma je jednostavan. Velika većina troglofilnih životinja bile su muscikolne i šumske vrste, koje su živile u vlažnom lišću, drvnoj truleži, debeloj mahovini, a također posjećivale i ulaze u pećine. U područjima, gdje su isti uslovi i vani i u pećinama, nalazimo te životinje i u pećinama i vani. Fluktacija faune odvija se direktno preko ulaza u pećinu za razliku od trogloksena, koji ulaze u podzemlje i preko malih i uskih pukotina, zadržavajući se svega $\frac{1}{2}$ do 1 m ispod zemljine površine.

Za troglobionte trebamo također ustanoviti podrijetlo. Njihove pretke ili barem njihove najbliže rođake nalazimo veoma rijetko, jer je njihov današnji oblik posljedica velikih promjena u toku evolucije za vrijeme geoloških epoha, te njihove pretka moramo danas tražiti u drugim geografskim širinama i pod drugim klimatskim okolnostima. Ovi troglobionti su ostatak minulih epoha, te sa pravom možemo ove oblike nazvati živim fosilima. Oni se nalaze odvojeni od svojih predaka, koji su danas pod drugim klimatskim i geografskim okolnostima. Iz navedenih razloga trebamo u nekoliko redaka pregledati porijeklo ove faune.

PORIJETLO PODZEMNE FAUNE

Malo prije spomenuta vrsta pauka *Telema tenella* nastanjuje sada neke pećine Pirineja; najbliži srodnik ove vrste je afrički pauk *Apneumonella oculata*. Obje imaju traheje, a ne pluća. I dok *Apneumonella* živi u tropima na ulazu u pećine, slabo depigmentirana, sa potpuno razvijenim očima, dotle *Telema tenella* živi u potpuno mračnom dijelu vlažnih pećina Pirineja, potpuno depigmentirana, bez očiju, u predjelu gdje vani vlada suha i oštra klima. *Telema* je, izgleda, pretstavnik toplije klime, koja je migrirala prema jugu; *Telema* je ostala kao svjedok iščezle epohe, koja je u pećini ostavila izvjesne svoje elemente, gdje se *Telema* sklonila i tako do danas održala.

Sličan je slučaj i kod kosaca (Opilioni). Rod *Travunia* živi u Europi samo u nekoliko pećina jugozapadne Jugoslavije, a srodni oblici iz fam. *Triænonychidae* žive sada u tropskom pojasu suhih zemalja od Sahare do Gobi. Predstavnici roda *Scotolemmon* iz Europe imaju najbliže srodnike iz skupine *Opiliones mesostethi* isključivo u tropskim krajevima.

Troglopedetes, rod pećinskih beskrljnih insekata (Collembola) zastupljen je danas samo u nekim pećinama Jugoslavije i Španije, dok srodni oblici žive u ekvatorijalnoj Africi i u tropskom australsko-azijskom pojasu.

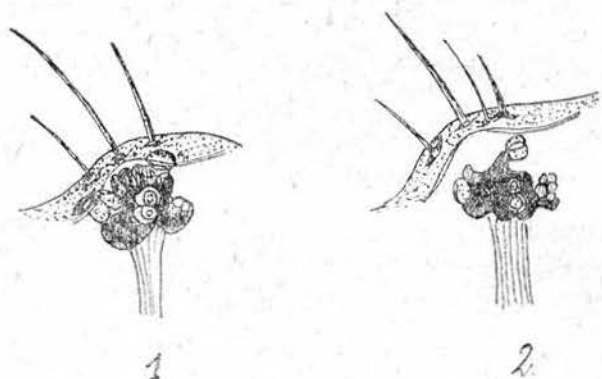
Ali ne možemo reći da je podzemlje moglo zaštititi svu faunu, koja je tražila utočište u njemu. Jedan dio pećina (Iraska, sj. Francuska i Belgija) veoma je siromašan faunom. Geološke karte pokazuju u tim krajevima pojaseve intenzivne oledbe.

Pojedini rodovi i familije pokazuju paleogeografske elemente. Tako rod *Troglohyphantes* nastanjuje Kantabrijski sistem, Pirineje, Alpe, Kranj, Dinarski sistem, Banat i Transilvanske Alpe. To su predstavnici sjeverne Egeide, kopna koje je potonulo.

Rod *Stalita* je rasprostranjen na Kreti, u Dinarskom sistemu, na dijelu masiva koji je potonuo pod Jadransko more (Hvar—Cavtat), penje se potom do Slovenije i Istre. Vrste ovoga roda su predstavnici južne Egeide, kopna, koje je bilo najrazvijenije u srednjem miocenu, a bilo je razdijeljeno transegejskom brazdom, koja se protezala preko sjeverne i srednje Albanije otprilike današnjom jugoslavensko-grčkom granicom do otprilike Solunskog zaliva.

Navedeni primjeri dosta jasno prikazuju zajedničku vezu paleogeografskih areala sa arealom današnjeg rasprostranjenja pojedinih rodova i vrsta. Svi ovi pokušaj objašnjenja jesu u stvari veliki dio hipoteze, koja ostaje vjerojatna, ako se oslonimo na geološke podatke.

Vidimo da današnja podzemna fauna vodi podrijetlo od tropske i suptropske faune minulih geoloških doba. Životinje, koje su u doba tropske i suptropske klime živjele na površini, povukle su se u podzemlje tražeći one uvjete, koje su na površini izgubile. Podzemna fauna je ostala kroz geološke epohe



Sl. 1. Babura (*Aselus*): oči površinske životinje

Sl. 2. Babura (*Aselus*): oči životinje iz podzemlja

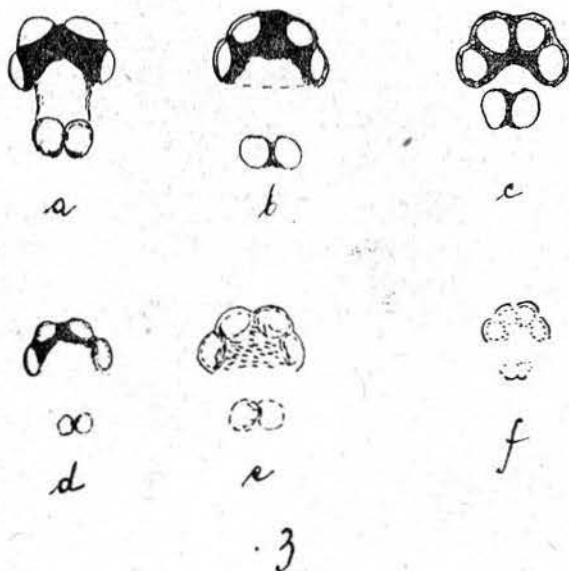
Insektu *Aselus*: la okuloj de surtera (fig. 1) kaj subtera bestelo (fig. 2)

ista, a vanpećinska se mijenjala. Stoga postoji i izvjesna srodnost između nadzemne i podzemne faune. Otuda dolazi da baš podzemna fauna daje najvrijednije podatke za proučavanje paleozoogeografije. Podzemlje je ograničilo pripadnike ove faune na rasprostranjenje u horizontalnom pravcu.

POSljedICE PODZEMNOG ŽIVOTA

Kao i svaka, tako i podzemna sredina utječe na vanjski oblik životinja, koje žive u njoj i stoga s punim pravom možemo govoriti o podzemnom razvoju.

Kao prva posljedica života u tami je gubitak pigmenta melanina u prostoru oko očiju, a poslije i u samim očima. Nakon gubitka pi-



Sl. 3. Stupnjevi depigmentacije i nestajanja očiju kod pojedinih vrsta podzemnih paukova roda *Leptoneta*:

Gradov de depigmentado kaj malkresko de okuloj ĉe unuopaj specoj de subteraj araneoj de genro *Leptoneta*)

- a) *L. vittata*
- b) *L. convexa*
- c) *L. alpica*
- d) *L. olivacea*
- e) *L. crypticola*
- f) *L. proserpina*

gmenta očiju slijedi potpuni gubitak očiju, koje najprije dođu do stupnja točke, a potom nestaje i te oznake. Životinja je potpuno slijepa. Međutim razvoj gubitka očiju nije stereotipan za istu vrstu posvuda. Na pr. pauk *Stalita Schiödtei* sa Hvara je bez ikakvog traga očiju, a ista vrsta iz pećina Hercegovine ima još uvijek tragove očiju. *Leptonetidae* raznih rodova i vrsta pokazuju najrazličitiji stupanj depigmentacije i degeneracije vidnih organa, kako je već prije spomenuto.

Isto su proučavane oči kod jedne mokrice (*Aselus*), koja je nađena u napuštenim rudnicima. Ista vrsta živi i vani, ali je podzemna izgubila vezu između očiju i živčanog ganglija, te su oči izvan upotrebe, iako postoji očni pigment.

(Svršit će se — Finota)