

ŠPILJSKI ŠKOLJKAŠI RODA *CONGERIA*, JEDINSTVENI FENOMEN DINARSKOGA KRŠA

Helena Bilandžija^{1,2}, Magdalena Grgić^{1,2}, Branko Jalžić²

¹ Institut Ruđer Bošković, Bijenička cesta 54, Zagreb

² Hrvatsko biospeleološko društvo, Rooseveltov trg 6, Zagreb

Posvećeno kolegama malakolozima Franceu Velkovrhu i Brianu Mortonu

Endemi Dinarida i terciarni relikti, dinarski špiljski školjkaši iz roda *Congeria* jedini su podzemni školjkaši u Starome svijetu. Danas poznajemo tri vrste, *Congeria kusceri* Bole, 1962; *Congeria jalzici* Morton i Bilandžija, 2013 i *Congeria mulaomerovici* Morton i Bilandžija, 2013. Iako se mogu kretati, uglavnom žive u velikim kolonijama pričvršćeni na zidovima i špiljskim ukrasima potopljenih kanala gdje se hrane i dišu filtriranjem vode. Izvrsno su prilagođeni podzemnom načinu života te posjeduju brojne jedinstvene karakteristike koje ih odvajaju od svih ostalih školjkaša. Potpuno su depigmentirani, a gubitak osjetila za vid nadomještaju dobro razvijenim organima za kemorepciju (miris i okus). Imaju poseban sustav razmnožavanja, jedinstven među slatkovodnim školjkašima. Oplodnja i embrionalni razvoj se odvijaju unutar ljuštine majki te je tako mali broj potomaka zaštićen od nepogoda vanjskoga svijeta, a njihovo preživljavanje puno izglednije. Suprotno najbližim vanjskim srodnicima koji uglavnom doživljavaju svega nekoliko godina starosti, vrste roda *Congeria* mogu doseći desetljeća, od čega dio svoga životnog vijeka provedu izvan vode, čak i po nekoliko mjeseci odjednom. Iako su zaštićene na nacionalnoj i Europskoj razini, ljudski utjecaj na staništa ovih vrsta je iznimno disruptivan te je daljnji opstanak ovih jedinstvenih životinja upitan.

Ključne riječi: Dinaridi, špiljska fauna, prilagodbe na podzemlje, školjkaši, *Congeria*, ugrožene vrste, zaštita staništa i vrsta

Keywords: Dinarides, cave fauna, cave adaptations, bivalves, *Congeria*, endangered species, protection of species and habitats

► Uvod

Jedna od posebnosti dinarskoga krša su špiljski predstavnici nekih životinjskih skupina koje ne naseljavaju podzemlje u drugim dijelovima svijeta. Tu ubrajamo dinarskog špiljskog cjevaša (*Marifugia cavatica* Absolon i Hrabe, 1930), špiljskog žarnjaka zagonetnu velkovrhiju (*Velkovrhia enigmatica* Matjasic i Sket, 1971) i ogulinsku špiljsku spužvicu (*Eunapius subterraneus* Sket i Velikonja, 1984). Donedavno se u ovaj popis se ubrajao i rod školjkaša *Congeria*, čije su tri vrste bile jedini špiljski školjkaši na svijetu, ali je nedavno u Brazilu opisana još jedna vrsta sitnog špiljskog školjkaša *Eupera troglobia* Simone i Ferreira, 2022 (Simone i Ferreira 2022). Ipak, *Congeria* i dalje ostaje jedini špiljski školjkaš staroga svijeta. Osim toga, *Congeria* je jedinstvena po brojnim karakteristikama svoje biologije, biogeografije, ekologije i evolucije. Iz tog razloga će još dugo fascinirati znanstvenike, konzervacijske biologe, kao i širu javnost.

► Evolucijska povijest i srodstveni odnosi

Congeria je terciarni reliktni što znači da su njezini bliski srodnici, koji su bili široko rasprostranjeni na površini, izumrli u tercijaru te su tri recentne vrste jedini preostali

članovi ovoga roda koji su preživjeli do danas. Tijekom terciara je veći dio Europe bio prekriven velikim vodenim sustavom znanim kao Paratetis. To je zapravo bio niz jezera i močvara koji su tijekom milenija nastajali, nestajali, spajali se, povezivali se s morem i zaslanjivali, pa opet izolacijom od mora oslađivali. U tom je sustavu došlo do radijacije i diverzifikacije brojnih skupina životinja, uključujući i školjkaše iz porodice Dreissenidae. Porodicu Dreissenidae danas čine četiri roda: zloglasne invazivne vrste rodova *Dreissena* (Slika 1) i *Mytilopsis*, južno-Američka *Rheodreissena*, te *Congeria*. Rod *Congeria* se pojavio prije 11-12 milijuna godina u Panonskom moru gdje je prošao adaptivnu radijaciju. To znači da je u relativno kratkom periodu, iz jedne, ancestralne vrste, došlo do nastanka brojnih novih oblika roda *Congeria*, jer su se pojedine populacije specijalizirale i zauzimale različite ekološke niše (npr. pliće ili dublje dijelove jezera, kamenito ili pjeskovito dno, itd.) i međusobno se odvajale u zasebne vrste. No, prije 5,5 milijuna godina nestaje Panonsko more, a s njime nestaju i sve vrste roda *Congeria* koje su živjele u površinskim vodama (Bilandžija i sur. 2013). Zbog toga se dugo smatralo da je rod *Congeria* izumro, sve dok 1934. godine ljuštore ovih školjkaša nisu pronađene u izvoru Stinjevac kod Vrgorca u Dalmaciji. Na temelju

njih je slovenski malakolog Ljudevit Kuščer pretpostavio da *Congeria* živi u dubinama podzemlja. Prve žive primjerke pronašao je Jože Štiru u ponoru Žira na Popovu polju (Slika 2) u Hercegovini, a slovenski malakolog Jože Bole je 1962. godine na osnovu njih opisao novu vrstu – južnog špiljskog školjkaša *C. kusceri* (Bole 1962) (Slika 3). Rod *Congeria* je endem Dinarskog krša, a danas poznajemo tri vrste dinarskog špiljskog školjkaša. Uz prvu vrstu (*C. kusceri*) opisanu sredinom 20-tog stoljeća, druge dvije su opisane u novije vrijeme nakon što su sekvencirani molekularni markeri (fragmenti DNA koji se koriste za određivanje srodstvenih odnosa) pomoću kojih su se mogli rekonstruirati filogenetski (srodstveni) odnosi. Rezultati tih analiza pokazali su da se populacije špiljskih školjkaša koje obitavaju u Lici, Sloveniji i u Sjevernoj Bosni genetički razlikuju od onih u slivu Neretve. Na temelju toga i činjenice da su te populacije geografski i hidrološki izolirane opisane su dvije nove vrste: sjeverni špiljski školjkaš *C. jalzici* i bosanski špiljski školjkaš *C. mulaomerovici*. Morfologija sve tri vrste je vrlo slična, te se glavne karakteristike koje ih razdvajaju nalaze u rubnom dijelu ljuštore gdje se spajaju lijeva i desna školjka, tzv. bravi. Iznimka od toga je *C. jalzici* iz Lukine jame koja je izgledom potpuno drugačija, kako od vrsta *C. kusceri* i *C. mulaomerovici*, tako i od svih drugih



Slika 1. *Dreissena polymorpha* | Foto: Tin Rožman



Slika 2. Primjerci vrste *Congeria kusceri* iz ponora Žira na Popovu polju
Foto: Helena Bilandžija



Slika 3. *Congeria kusceri* | Foto: Vedran Jalžić

populacija vrste *C. jalzici*. Ljušturica školjkaša iz Lukine jame iznimno je tanka i nježna te zaobljena u donjem dijelu kojim se školjkaš bisusnim nitima pričvršćuje za podlogu (Slika 4). S obzirom da su jedinke u Lukinoj jami - Trojama genetički gotovo identične onima u Lipovom polju, znamo da

su ista vrsta. Stoga možemo zaključiti da je drugačija morfologija ove populacije posljedica prilagodbe na posebne uvjete koji vladaju u sifonu Lukine jame. Možemo samo spekulirati o čemu je točno riječ, i naša je pretpostavka da u Lukinoj jami nema naglih poniranja velikih količina vode

tijekom kišnih perioda kao u drugim lokalitetima. Stoga školjkaši tamo ne moraju imati veliku površinu ljuštore koja im inače omogućuje čvrsto priljublivanje uz zidove kanala kako ih sila vode ne bi odnijela (Bilandžija i sur. 2013).



Slika 4. Primjerak vrste *Congeria jalzici* u Lukinoj jami | Foto: Vedran Jalžić

► Stanište i rasprostranjenost

Sve tri vrste naseljavaju krške podzemne vodotokove. Poznato je ukupno 51 lokalitet (Slika 5, Tablica 1), od čega su žive populacije pronađene na svega 20, dok ostatak otpada na nalaze ljuštura u sedimentu izvora ili špilja i jama. To može ukazivati na to da nemamo pristup pravom staništu, kao što je vjerojatno slučaj s izvorima, ili su školjkaši nestali s tih lokaliteta, kao što je zabilježeno npr. u Izvor špilji kod kapelice Sv. Mihovila kod Metkovića (Jovanović-Glavaš i sur. 2017). Od 20 lokaliteta sa živim populacijama, jedanaest se nalazi u Bosni i Hercegovini, osam u Hrvatskoj te jedan u Sloveniji. Vrsta

C. kusceri je rasprostranjena u slivu rijeke Neretve. Poznata je s najvećeg broja nalazišta, ukupno 39, od čega su žive populacije zabilježene na dvanaest lokaliteta, četiri u Hrvatskoj i osam u Bosni i Hercegovini. Vrsta *C. jalzici* je trenutno poznata na pet lokaliteta, četiri u Hrvatskoj i jedan u Sloveniji. Sva četiri lokaliteta u Hrvatskoj se nalaze u Lici, od čega su Markov ponor, Dankov ponor i Ponor Dražice u Lipovom polju, a jedna populacija živi duboko ispod Sjevernog Velebita, u sifonu na dnu Lukine jame - Trojame. Lokalitet vrste *C. jalzici* u Sloveniji je i jedina populacija špiljskih školjkaša koja je tamo poznata. Pronađena je u malom izvoru u Beloj krajini. Unatoč geografskoj udaljenosti i hidrološkoj

izolaciji, genetička srodnost populacija iz Like u Hrvatskoj te Bele krajine u Sloveniji upućuje na to da su one bile povezane u ne tako davnjnoj geološkoj prošlosti. Za vrstu *C. mulaomerovici* poznata su tri lokaliteta živih populacija, i sva se tri nalaze u okolici Sanskog Mosta u sjeverozapadnoj Bosni i Hercegovini. Pregled trenutno poznatih lokaliteta sve tri vrste je vidljiv u Tablici 1. Veći dio lokaliteta navedenih u Tablici, autori su obišli i potvrdili nalaze. Najsustavnija istraživanja proveli su B. Jalžić, H. Bilandžija i F. Vresnik u razdoblju od 2007. do 2011. godine kada je trebalo utvrditi rasprostranjenje i stanje špiljskih školjkaša u sklopu priprema RH za ulazak na Naturu 2000. Tada smo obišli sve



Slika 5. Karta lokaliteta na kojima su pronađene tri vrste roda školjkaša *Congeria*

Tablica 1. Popis lokaliteta u Hrvatskoj (HR), Bosni i Hercegovini (BiH) i Sloveniji (SLO) na kojima su pronađene tri vrste roda školjkaša *Congerina*. Oznaka "C.j" označava vrstu *Congerina jalzici*, oznaka "C.m" označava vrstu *Congerina mulaomerovici* i oznaka "C.k" označava vrstu *Congerina kusceri*. Plavom bojom su označena imena lokaliteta poznatih živih populacija (P), crnom bojom su označena imena lokaliteta na kojima su pronađene samo ljušture školjkaša (LJ) a crvenom bojom su označena imena lokaliteta gdje je nestanak živih populacija školjkaša dokumentiran (P[†]). **T** označava lokalitete koje su autori istražili. **T*** označava lokalitete koji su poznati iz literature ili za koje smo dobili usmenu informaciju od kolega biologa i speleologa, ali nalaz nismo potvrdili u svojim istraživanjima iako smo lokalitet obišli na terenu.

VRSTA	SPELEOLOŠKI OBJEKT	LOKALITET	DRŽAVA	NALAZ	IZVOR PODATKA
C.j	Krupa izvor	Krupa, Semič, Metlika, Bela krajina	SLO	LJ	Bole 1992, Morton i sur. 1998, Sket 2011, T
C.j	Izvir jamske školjke	Stranska Vas pri Krupi, Metlika, Semič, Bela krajina	SLO	P	Bilandžija i sur. 2013, T
C.j	Jamski sustav Lukina jama-Trojama	Hajdučki kukovi, Sjeverni Velebit	HR	P	Bilandžija i sur. 2013, T
C.j	Markov ponor	Lekci, Lipovo polje, Donji Kosinj, Lika	HR	P	Jalžić 2001, Bilandžija i sur. 2013, T
C.j	Dankov ponor	Glumačko selo, Lipovo polje, Lika	HR	P	Jalžić 2001, Bilandžija i sur. 2013, T
C.j	Ponor Dražice	Dražice, Lipovo polje, Donji Kosinj, Lika	HR	P	T
C.m	Izvor Krušnica	Bosanska Krupa	BIH	LJ	T
C.m	Jama Bušljenica	Praštali, Lušci Palanka	BIH	LJ	Sket, 1970, T
C.m	Majdan	Praštali, Lušci Palanka	BIH	LJ	Sket 1970
C.m	Oko	Bojište, Lušci Palanka	BIH	P	Sket, 1970, Bilandžija i sur. 2013, T
C.m	Pećina Suvaja	Lušci Palanka	BIH	P	Sket 1970, Bilandžija i sur. 2013, T
C.m	Dabarska pećina	Dabar, Sanski Most	BIH	P	Sket 1970, Bilandžija i sur. 2013, T
C.k	Marinović Betina	Kokorići, Vrgorac	HR	LJ	Kolbah 1972, T
C.k	Izvor Butina	Butina, Vrgorac	HR	LJ	Jalžić 1998, usmeno France Velkovrh, T
C.k	Izvor Stinjevac	Stinjevac, Vrgorac	HR	LJ	Karaman 1935. Bole 1962, Jalžić 1998, Morton i sur. 1998, , T
C.k	Ponor Crni Vir	polje Jezero, Vrgorac	HR	LJ	Jalžić 1998, usmeno France Velkovrh, T
C.k	Lukavac vrilo	Milošići, Otrić Seoce, Veliki Prolog, Vrgorac	HR	LJ	Usmeno Jozef Grego, T*
C.k	Klokun	Peračko Blato, Baćina, Ploče	HR	LJ	T
C.k	Modro oko	Banja, Desne, Komin, dolina Neretve	HR	LJ	T
C.k	Izvor Prud	Prud, Metković	HR	LJ	T
C.k	Izvor-špilja kod bunkera	Glušci, Metković	HR	LJ	Jalžić 1998, T
C.k	Izvor u Glušcima	Glušci, Metković	HR	LJ	Jalžić 1998, T
C.k	Izvor Bijeli Vir	Bijeli Vir, Metković	HR	LJ	Jalžić 1998, T
C.k	Izvor-špilja kod kapelice Sv. Mihovila †	Kosa, Metković	HR	P [†]	Jalžić 1998, T
C.k	Izvor Palata	Zaton Mali, Dubrovnik	HR	LJ	T
C.k	Špiljski sustav Vilina špilja - izvor Ombla	Dubrovnik	HR	LJ	Schütt 2000, T*
C.k	Jasena ponor	Majića polje, Majići, Ravča, Vrgorac	HR	P	Bilandžija i sur. 2013, T
C.k	Pukotina u tunelu polje Jezero - Peračko Blato	Tunel Krotuša (Tunel polje Jezero - Peračko Blato), Peračko Blato, Ploče	HR	P	Jalžić 1998, Bilandžija i sur. 2013, T

VRSTA	SPELEOLOŠKI OBJEKT	LOKALITET	DRŽAVA	NALAZ	IZVOR PODATKA
C.k	Šprljina jama	Matijevići, Metković	HR	P	T
C.k	Jama u Predolcu	Predolac, Metković	HR	P	Jalžić 1998, Morton i sur. 1998, Bilandžija i sur. 2013, T
C.k	Tihaljina	Peć Mlini, Tihaljina, Ljubuški	BIH	P	Bilandžija i sur. 2013, T
C.k	Jama Gradnica	Gradac, Neum	BIH	P	Bilandžija i sur. 2013, T
C.k	Žira	Dobri do, Turkovići, Popovo polje	BIH	P	Bole 1962, Sket 2011, Bilandžija i sur. 2013, T
C.k	Doljašnica	Novi put, Turkovići, Popovo polje	BIH	P	Bilandžija i sur. 2013, T
C.k	Plitica	Dračevo, Trebinje, Popovo polje	BIH	P	Bilandžija i sur. 2013, T
C.k	Buljovica	Žakovo, Popovo polje	BIH	P	Usmeno Premate, Borko, Pekolj i Rexhepi
C.k	Kapuša	Dračevo, Trebinje, Popovo polje	BIH	LJ	Usmeno Gergely Balasz
C.k	Perača	Mrkonjići, Popovo polje	BIH	P	Usmeno Gergely Balasz, T*
C.k	Brtvonjača	Velja Gora, Mokro polje, Trebinje	BIH	P	Usmeno Gergely Balasz, T*
C.k	Provalija	Trnčina, Popovo polje	BIH	LJ	T
C.k	Baba pećina †	Strujići, Popovo polje	BIH	P†	Bole 1962, T
C.k	Meginja †	Strujići, Popovo polje	BIH	P†	Bole 1962, T*
C.k	Baba pećina	Čvaljina, Popovo polje	BIH	LJ	Bole 1962, T
C.k	Vjetrenica	Zavala, Popovo polje	BIH	LJ	Bole 1962, Lučić 2003, T*
C.k	Rigonjci	Grmljani, Popovo polje	BIH	LJ	Usmeno Gergely Balasz
C.k	Babura	Veličani, Popovo polje	BIH	LJ	Usmeno Gergely Balasz
C.k	Okno	Zasad, Trebinje, Popovo polje	BIH	LJ	Usmeno Brian Lewarne, T*
C.k	Lušac	Police, Trebinje, Popovo polje	BIH	LJ	Usmeno Brian Lewarne, T*
C.k	Pećina	Mostaci, Trebinje, Popovo polje	BIH	LJ	Usmeno Brian Lewarne, T*
C.k	Izvor Bune	Blagaj, Mostar	BIH	LJ	Usmeno Jozef Grego
C.k	Izvor Bunica	Hodbina, Mostar	BIH	LJ	Usmeno Jozef Grego

poznate i brojne potencijalne lokalitete svih triju vrsta školjkaša te smo pronašli nove žive populacije, nove nalaze ljuštura, ali nažalost i utvrdili da su neke populacije u potpunosti nestale. Novi lokaliteti se pronalaze sve do danas pa je tako 2020. B. Jalžić pronašao živu populaciju u Šprljinoj jami kod Metkovića, a 2021. ekipa sa Sveučilišta u Ljubljani u sastavu E. Premate, Š. Borko, A. Pekolj i B. Rexhepi je pronašla živu populaciju u Jami Buljovici na Popovom polju. Također, kolege biolozi i speleolozi koji intenzivno rade u slivovima Neretve i Trebišnjice, Brian Lewarne (The Devor Karst Research Society, Ujedinjeno Kraljevstvo), Gergely Balasz (Department of Systematic Zoology and Ecology, Eötvös Loránd University, Mađarska), i Jozef Grego (nezavisni malakolog, Slovačka) su

zabilježili nove nalaze ljuštura, te još jednu živu populaciju u jami Brtvonjači blizu Trebinja, koju unatoč višestrukim pokušajima, nismo uspjeli pronaći te taj nalaz još treba potvrditi.

Špiljski školjkaši na pojedinim lokalitetima izgrađuju vrlo guste kolonije, ali nije poznat ukupan broj jedinki u tim kolonijama. Zbog toga je 2010. godine, u okviru projekata koje je financiralo Ministarstvo kulture i Državni zavod za zaštitu prirode procijenjena veličina populacije školjkaša u Jami u Predolcu. Populacija je tada brojala više od 70.000 jedinki (Jovanović Glavaš i sur. 2017). Procjene veličina populacija u podzemlju su izuzetno rijetke i zahtjevne, međutim, zbog jednostavnosti objekta i laganog pristupa Jami

u Predolcu ovaj se projekt pokazao izvediv. Također, školjkaši su pretežito sesilni organizmi (više o tome kasnije), a *C. kusceri* je dovoljno velika da se jedinke može jednostavno vidjeti i izbrojati. Ispostavilo se da je to ipak bio ozbiljan poduhvat gdje su se timovi ronioca uključujući B. Jalžića, V. Jalžića, A. Kirina, J. Bedek, R. Bakovića, K. Miculinića i H. Bilandžiju izmjenjivali punih dva tjedna kako bi izbrojali školjkaše duž zadanih transekata (Slika 6). To je jedina publicirana studija brojnosti školjkaša, ali i bilo koje druge podzemne vrste na Dinaridima, koja se zbog količine ljudskih i financijskih resursa vjerojatno neće skoro ponoviti. Jama u Predolcu je mali speleološki objekt i nije jasno kako je moguće da 70.000 školjkaša uspijeva tamo živjeti (Slika 7), s obzirom da je poznato

su podzemni ekosustavi ograničeni količinom dostupne hrane. Osim toga, uz školjkaše, Jamu u Predolcu nastanjuje bogata životinjska zajednica i to često u relativno gustim populacijama. Pa tako tu obitavaju još dvije vrste filtratora cjevaš *M. cavatica* i spužva *Ephydatia fluviatilis* Linnaeus, 1759, (Slika 8.) špiljska vrsta kozica *Troglocaris anophthalmus* Kollar, 1848 i vanjska vrsta kozica *Palaemonetes antennarius* H. Milne Edwards, 1837, rakušci roda *Niphargus*, jednakonožni rakovi vrste *Trogloaega virei* Brian, 1923 te nekoliko vrsta riba: kostelka *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758, slatkovodna babica *Salaria fluviatilis* Asso, 1801 i glavoč *Knipowitschia* sp. (Jalžić i sur. 2011). Takva bogata zajednica sastavljena od špiljskih, ali i vanjskih vrsta, čak tri filtratora i gdje su populacije pojedinih vrsta još i velike, vjerojatno nije limitirana malom količinom hrane kao drugdje u podzemlju. Međutim, postavlja se pitanje od kud ta hrana dolazi? Potencijalni odgovor dolazi iz recentnih istraživanja trofičkih položaja i hranidbene mreže u Pukotini u tunelu polje Jezero - Peračko Blato koja trenutno provodimo u suradnji sa znanstvenicima sa Sveučilišta u Tennessee, Knoxville. Rezultati analiza izotopa ugljika u vodi i tkivima nekoliko špiljskih vrsta iz tog lokaliteta ukazuju na to da postoji komponenta hranidbene mreže koja ne dolazi s površine (Rigoni i sur. 2022). Naime, podzemne životinje ovise o dotoku hranjivih tvari s površine zbog čega je podzemlje uglavnom siromašno hranom, a špiljske životinje prilagođene na duge periode gladovanja. U podzemnoj zajednici Pukotine u tunelu dio hranjivih tvari je autotrofnog porijekla (Rigoni i sur. 2022), što znači da u toj jami žive organizmi koji imaju sposobnost stvaranja organske tvari iz anorganske, analogno zelenim biljkama na površini. Najpoznatija takva zajednica je u špilji Movile u Rumunjskoj (Sarbu i sur. 1996) gdje se čitava hranidbena mreža zasniva na kemolitoautotrofima koji oksidiraju sumporovodik, metan i amonijak čime dobivaju energiju za fiksaciju anorganskog ugljika i sintezu organskih spojeva.



Slika 6. Brojanje *C. kusceri* u Jami u Predolcu | Foto: Jana Bedek



Slika 7. *Conger* u Predolcu | Foto: Helena Bilandžija



Slika 8. Filtratori cjevaš *Marifugia cavatica* i spužva *Ephydatia fluviatilis* uz *C. kusceri* u Jami u Predolcu
Foto: Helena Bilandžija



Slika 9. Markov ponor, uzorkovanje vode, zraka, sedimenta i faune za kemilitoautotrofne projekte | Foto: Ivica Jaklinović



Slika 10. Oko (Lušci Palanka) | Foto: Helena Bilandžija

Dakle, moguće je da primarna produkcija koja se zasniva na kemilitoautotrofiji predstavlja bazu hranidbene mreže ne samo u Pukotini u tunelu, nego i na drugim lokalitetima školjkaša gdje podržava bogate podzemne zajednice koje uključuju čak i filtratore. Naime, filtriranje kao način prehrane je izuzetno rijetko u podzemlju, a u Dinarskom kršu tu nišu zauzimaju *Congerina*, *Marifugia* i spužve (uključujući stigobiontnu ogulinsku špiljsku spužvicu *E. subterraneus* i stigofilne vrste roda *Ephydatia*). Štoviše, na svim lokalitetima školjkaša dolaze i cjevaši (Jalžić i sur. 2021), a na nekima i spužve (npr. Jama u Predolcu, Pukotina u tunelu polje Jezero – Peračko Blato, Markov ponor, Lukina jama-Trojama). Potencijalno prisustvo kemilitoautotrofa potvrđeno je nedavnim istraživanjima mikrobijalnih zajednica koje je provela Marija Vuk Surjan za svoj diplomski rad (pod mentorstvom prof. Ane Bielen s PBF-a i prof. Sandre Hudine s PMF-a (Sveučilište u Zagrebu)). Skupine bakterija za koje je poznato da sadržavaju kemosintetske vrste utvrđene su u uzorcima tkiva i ljuštura sve tri vrste dinarskog špiljskog školjkaša prikupljenih na lokalitetima Ponor Dražice, Markov ponor (Slika 9), Pukotina u tunelu Polje Jezero – Peračko Blato i Oko (Lušci Palanka) (Slika 10) te u uzorcima tkiva dinarskog špiljskog cjevaša sa lokaliteta Markov ponor i Pukotina u tunelu Polje Jezero – Peračko Blato

(Vuk Surjan 2022).

► **Biologija roda i prilagodbe na podzemlje**

Dinarski špiljski školjkaši žive polu-sjedilački (semi-sesilno), pričvršćeni na tvrdu podlogu, zidove kanala ili špiljske ukrase koji su potopljeni vodom. Iako žive pričvršćeni na stijene podzemnih kanala, jezera i vodotokova bisusnim nitima, također se mogu kretati uz pomoć mišićavog stopala. To smo primijetili kod jedinki koje su iz prirode donesene u laboratorij i žive u akvarijima. Nakon početnog perioda prilagodbe, ukoliko ih se ne uznemirava i ne pomiče, neke jedinke se premještaju na mjesto koje im bolje odgovara, dok druge mjesecima ostaju na istom mjestu. Pri ovakvom kretanju mogu prijeći udaljenosti od 5-10 cm kroz dan ili dva. Mlade jedinke su osobito aktivne, jer se u većini slučajeva vrlo brzo smještaju uz sam rub vode. Iznimka su one mlade jedinke koje žive na drugim, većim jedinkama, i to uvijek na samom vrhu ljuštura domaćina, a koje se ne premještaju po akvariju. Dinarski špiljski školjkaši mogu doseći 2,5 centimetara veličine ljuštura, iako su najčešće 1-2 cm. Hrane se filtriranjem vode, koja preko ulaznog sifona oplahuje škrge gdje se događa izmjena plinova (disanje), dok se hranjive čestice radom sitnih dlačica (trepetljiki) nakupljaju

i prosljeđuju prema usnom otvoru i dalje u probavu. Profiltrirana voda, zajedno s ekskrecijama se izbacuje van kroz odlazni sifon. Još nije poznato čime se špiljski školjkaši točno hrane - detritusom, bakterijama ili sitnim planktonskim organizmima.

Općenito, špiljske životinje imaju niz prilagodbi koje im omogućavaju život u negostoljubivim uvjetima podzemlja gdje vladaju potpuni mrak i nedostatak hrane. Gube pigment i osjetila za vid, a razvijaju im se druga osjetila poput mehanoreceptora i kemoreceptora (okus i njuh). Metabolizam im je promijenjen na način da imaju usporenu metaboličku ratu, povećane zalihe masti te drugačije biokemijske putove razgradnje proteina, ugljikohidrata i lipida. Pokazuju niz anatomskih i neurokemijskih promjena u živčanom sustavu, te posljedično cijeli set drugačijih ponašanja. Dnevno-noćni ritmovi su im poremećeni, jer u podzemlju nema izmjena dana i noći koje bi ga regulirale. Osim toga, dolazi do promjena u strategiji i načinu razmnožavanja te do pojave dugovječnosti odnosno usporenog starenja. Špiljski su školjkaši izgubili pigment, a došlo je i do potpune redukcije receptora za svjetlost odnosno osjetila za vid (Morton i sur. 1999). Također im nedostaje organ za ravnotežu (statocist). S druge strane, s unutrašnje strane ulaznog sifona te u trbušnoj šupljini se nalaze razbacane sitne

osjetilne stanice, a imaju i dobro razvijen osfradij (organ za kemorepciju), vjerojatno jer se oslanjaju na mirisne i okusne podražaje kao kompenzacija za nedostatak drugih osjetila, prije svega vida. Možda najzanimljivija prilagodba je izuzetna dugovječnost koja je pokazana na vrsti *C. kusceri* (Puljas i sur. 2014, Morton i sur. 1998). To znamo jer ljušturice školjkaša imaju zone prirasta koje se deponiraju na godišnjoj razini, pa ih je moguće izbrojati i na taj način utvrditi starost svake pojedine jedinke. Analogija su godovi stabala i utvrđivanje starosti drveća. U Jami u Predolcu je pronađen mužjak dužine 14,3 mm od čak 53 godine starosti. Ipak, mnogo veće jedinke svih triju vrsta su poznate (i do 25 mm dužine) tako da je maksimalna starost ovih školjkaša vjerojatno daleko veća. Na razini cijele populacije, utvrđeno je da je najviše mužjaka staro 10-15 godina, a ženki oko 35 godina. To je daleko više od školjkaša iz rodova *Dreissena* i *Mytilopsis* koji su najbliži vanjski srodnici, a žive svega 2 do 8 godina, ovisno o uvjetima u okolišu (Karatayev i sur. 2006). Iznimnu dugovječnost pokazuju i mnogi drugi

špiljski organizmi (Lunghi i Bilandžija 2022) pa se tako zna da čovječja ribica može doživjeti i do 100 godina starosti (Voituron i sur. 2011). Nije poznat točan mehanizam nastanka ove prilagodbe, ali restrikcija hrane, nedostatak mutagenog UV svjetla i predatora te općenito život u manje dinamičnom odnosno stresnom okolišu su sve prediktori usporenog starenja. Životni ciklus i razmnožavanje su također detaljno istraženi samo na vrsti *C. kusceri* u Jami u Predolcu (Morton i Puljas 2013). Jedinke su odvojenog spola iako postoji mogućnost da razvijaju dvospolnost u rijetkim slučajevima. Izuzetno je zanimljivo da špiljski školjkaši imaju unutarnju oplodnju gdje spermiji ulaze zajedno s filtriranom vodom i oplođuju zrelu jajnu stanicu unutar ženke te se daljnji embrionalni razvoj događa prvo u škragama, a kasnije unutar plaštane šupljine ženke. To je jedini takav poznati slučaj među slatkovodnim školjkašima, kod kojih se u većini slučajeva ličinka razvija slobodno u vodi. Ličinka špiljskog školjkaša u visokom stadiju razvoja otpuže iz majke te se smješta unutar nakupine odraslih jedinki i razvija u

mladu jedinku. Reproductivni ciklus je jednogodišnji, a porast temperature vode tijekom proljeća je signal za sazrijevanje i otpuštanje spolnih stanica. Ženke proizvode mali broj, ali zato velikih jaja. To je opet sasvim suprotno od vanjskih srodnika *Dreissena* i *Mytilopsis* koji otpuštaju na tisuće spolnih stanica u vodu gdje se događa i oplodnja i embrionalni razvoj. S druge strane, ova prilagodba špiljskih školjkaša je u skladu s generalnom tendencijom da podzemne životinje razvijaju tzv. K, suprotno od r selekcije. K strategija je način razmnožavanja kakav ima čovjek, a podrazumijeva mali broj potomstva u koje se mnogo ulaže. Suprotno tome, r-selekcija označava način razmnožavanja kakav ima većina riba, koje produciraju velik broj potomstva, ali ne ulažu u roditeljsku brigu.

Jedna od posebnosti ovih vrsta je i činjenica da preživljavaju značajno duge periode van vode (Slika 11), u dijelu godine kad nastupe suše i padnu razine podzemnih voda. Mjerenjem razine podzemnih voda uz pomoć trajnih sonde, procijenili smo da ti periodi traju i po dva



Slika 11. *Congeria jalzici* na suhom u Markovom ponoru. Jedna jedinka je aktivna i ima otvorenu ljušturicu. | Foto: Helena Bilandžija

mjeseca (Jovanović Glavaš i sur. 2017) što je rekord među školjkašima. Još je fascinantijske da u to vrijeme školjkaši nisu u nekoj vrsti dormantnog stanja (da miruju i čekaju povoljni period) nego su aktivni, otvaraju ljušturice i čak je moguće da dolazi do izmjene plinova i opskrbe hranjivim tvarima iz tankog sloja vode koji se cijedi preko njihovih kolonija. Vjerojatno visoka vlažnost u podzemlju koja je prisutna i tijekom suše predstavlja jedinstvene povoljne uvjete za ovakvu prilagodbu u svijetu školjkaša.

► Ugroženost i zaštita

C. kusceri se nalazi na Annex-u II i IV Direktive o staništima Europske Unije. U vrijeme kad je dodana na Direktivu, druge dvije vrste još nisu bile opisane. Stoga se zaštita za *C. jalzici* provodi po istim mjerama kao za *C. kusceri* dok *C. mulaomerovici* nema niti jedan lokalitet u EU pa se to na nju ne odnosi. Prema Direktivi, za zaštitu ovih vrsta potrebno je odrediti posebna područja očuvanja (Ekološka mreža Natura 2000) i redovito pratiti stanje staništa i populacija. U tu je svrhu izrađen i Protokol

praćenja stanja vrsta *Congeria kusceri* Bole, 1962 i *Congeria jalzici* Morton i Bilandžija, 2013 u Republici Hrvatskoj (Bilandžija i sur. 2014) koji propisuju načine i metode monitoringa ovih vrsta, ali se do danas još nije proveo. U Republici Hrvatskoj špiljski su školjkaši strogo zaštićeni prema Zakonu o zaštiti prirode (NN, br.144/2013 i 76/2016). Ipak, zbog niza degenerativnih antropogenih utjecaja na prirodu izuzetno su ugroženi. Porječje rijeke Neretve je značajno izmijenjeno uslijed brojnih hidrotehničkih zahvata, izgradnje brana i hidrocentrala te kanaliziranja vodotokova (Slika 12). Tako smo procijenili da je u ponoru Žira, u porječju Trebišnjice na Popovom polju nestalo preko 99% populacije (Bilandžija i sur. 2021) (Slika 13, 14). Bilo je moguće napraviti procjenu, jer je populacija iz Žire bila jako dobro istražena i opisana u literaturi prije nego su napravljene brane i kanalizirana Trebišnjica. Bole (1962) opisuje da su tada školjkaši prekrivali čitav donji dio špilje i to u nakupinama debelim 10 centimetara. Danas školjkaši obitavaju na samo malom dijelu stijene u najdonjem dijelu ponora. Ako ekstrapoliramo situaciju iz ponora Žira na cijelo Popovo polje gdje ima najviše

poznatih lokaliteta, dolazimo do tragičnog gubitka brojnosti *C. kusceri*. Također, Bole je opisao velike žive populacije *C. kusceri* u jami Meginji i Baba špilji (kod Strujići) na Popovom Polju, ali mi nismo pronašli niti jednu živu jedinku. Unatoč dokumentiranom negativnom efektu hidrotehničkih zahvata na Trebišnjicu, i to ne samo na prirodu nego i socijalnom i gospodarskom, opsežne izmjene prirodnih tokova vode se i dalje planiraju i provode. Nažalost, projekt Gornji horizonti je u punom jeku, a njime će se dodatno smanjiti prtok vode u rijeku Neretvu. Naime, zatvaraju se ponori na gornjim poljima poput Gackog, Nevesinjskog, Dabarskog i Fatničkog koji su napajali gornje dijelove Neretve i voda se preusmjerava na Bileću i HE Trebinje, HE Dubrovnik i HE Čapljina. Jedna od posljedica tih novih zahvata bit će dodatno zaslanjenje donjeg toka rijeke Neretve čime će se potencijalno ugroziti i nekoliko lokaliteta u RH poput Jame u Predolcu. U Jami u Predolcu su se u posljednjih desetak godina također dogodile promjene, uključujući uređenje za turističke posjete napravljeno bez studije utjecaja na prirodu, te pojava velike količine sedimenta, potencijalno nastale zbog pumpanja



Slika 12. Antropogeni utjecaj na dolinu rijeke Neretve | Foto: Helena Bilandžija

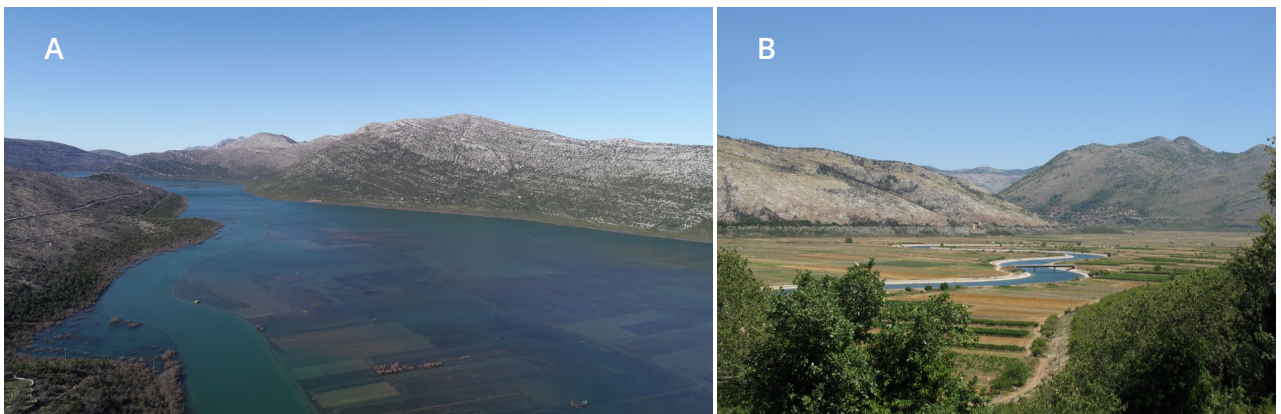
vode iz Neretve preko tunela koji prolazi blizu Jame. Sediment je prekrrio sve površine, uključujući i školjkaše koji bi zbog načina života koji ovisi o filtraciji mogli nastradati, pogotovo ako će se takve situacije ponavljati. Trenutno ipak najviše zabrinjava situacija s *C. jalzici*. Naime, gradi se još jedna brana na rijeci Lici kod Donjeg Kosinja. Činjenice da su u Markovom ponoru nađene metar debele naslage ljuštura koje upućuju na katastrofalan pomor (Slika 15), moguće nakon izgradnje prve brane

na Lici, kao i da je *C. jalzici* strogo zaštićena vrsta uvrštena na Natura 2000 listu i da su za nju designirana područja zaštite koja uključuju Lipovo polje nizvodno od nove brane, nisu pomogle da se ovaj zastarjeli projekt zaustavi. Tvrdnje investitora da školjkaši tim zahvatom neće biti ugroženi, jer se neće promijeniti vodno lice nizvodno od brane, ili čak da će im biti bolje jer će se nakon izgradnje nove brane morati puštati biološki minimum, što sad nije slučaj, su i smiješne i tužne.

Congerija je biser Dinarskoga krša koji je uspio preživjeti evolucijska previranja i izazove tijekom milijuna godina nakon što su svi njeni srodnici izumrli. Danas se suočava s novim izazovom zvanim *Homo sapiens* ili mudar čovjek. S dugim životnim vijekom i generacijskim vremenom, malim brojem potomstva, slabim mogućnostima širenja i prilagodbe na promjene u okolišu, pitanje je koliko se ova vrsta može nositi s novim izazovima koje ljudsko djelovanje donosi.



Slika 13. Ljušture *Congerija* u ponoru Žira | Foto: Branko Jalžić



Slika 14. (A) Poplavljeno Popovo polje (Foto: Zoran Drmac), (B) suho Popovo polje (Foto: Branko Jalžić)



Slika 15. Debele naslage ljuštura pronađene u Markovom ponoru | Foto: Branko Jalžić

▶ Reference

- Bilandžija H., Morton B., Podnar M., Četković H. (2013): Evolutionary history of relict *Congeria* (Bivalvia: Dreissenidae): unearthing the subterranean biodiversity of the Dinaric Karst. *Frontiers in Zoology*, 10, (5).
- Bilandžija H., Puljas S., Čuković T. (2014): Protokol praćenja stanja vrsta *Congeria kusceri* Bole, 1962 i *Congeria jalzici* Morton & Bilandžija, 2013 u Republici Hrvatskoj. Hrvatsko biospeleološko društvo, Zagreb, 48 str.
- Bilandžija H., Puljas S., Gerdol M. (2021): Hidden from Our Sight, but Not from Our Impact: The Conservation Issues of Cave Bivalves. Preprints, 2021050023.
- Bole J. (1962): *Congeria kusceri* sp. n. (Bivalvia: Dreissenidae). *Biološki Vestnik*, 10, 55-61.
- Bole J. (1992): The Red List of Terrestrial and Freshwater Mollusca in Slovenia. *Varstvo narave*, 17, 183-189.
- Jalžić B. (1998): The stygobiont bivalve *Congeria kusceri* Bole, 1962. (Bivalvia, Dreissenidae) in Croatia. *Natura Croatica*, 7 (4), 341-347.
- Jalžić B. 2001: The first finding of live stygobiont bivalve *Congeria* in Lika region, Croatia. *Natura Croatica*, 10 (3), 213-220.

- Jalžić B., Bilandžija H., Miculinić K., Komerički A. (2011): Jama u Predolcu - važan biospeleološki objekt. *Speleolog*, 59 (1), 44-52.
- Jalžić B., Cukrov M., Bilandžija H. (2021): Rasprostranjenost dinarskog špiljskog cjevaša *Marifugia cavatica* Absolon i Hrabe, 1930 na području Hrvatske. *Subterranea Croatica*, 19 (2), 38-46.
- Jovanović Glavaš O., Jalžić B., Bilandžija H. (2017): Population density, habitat dynamic and aerial survival of relict cave bivalves from genus *Congeria* in the Dinaric karst. *International Journal of Speleology*, 46, 13-22.
- Karaman S. (1935): Die Fauna der unterirdischen Gewässern Jugoslawiens. Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen, 7 (1), 46-73.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. (2006): Growth rate and longevity of *Dreissena polymorpha* (Pallas): A review and recommendations for future study. *Journal of Shellfish Research*, 25(1), 23-32.
- Kolbah S. (1972): Istraživanje estavela kod Vrgorca. *Naše planine*, 24(1/2), 49-50.
- Lučić I., Sket B. (2003): Vjetrenica-pogled u dušu zemlje: znanstveno-popularna monografija. Lučić, Ivo; ArtResor, Zagreb, Ravno, pp. 322.
- Lunghi E., Bilandžija H. (2022): Longevity in Cave Animals. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10:874123.
- Morton B., Velkovrh F., Sket B. (1998): Biology and anatomy of the »living fossil« *Congeria kusceri* (Bivalvia: Dreissenidae) from subterranean rivers and caves in the Dinaric karst of the former Yugoslavia. *Journal of Zoology*, 245, 147-174.
- Morton B., Puljas S. (2013): Life-history strategy, with ctenidial and pallial larval brooding, of the troglodytic 'living fossil' *Congeria kusceri* (Bivalvia: Dreissenidae) from the subterranean Dinaric Alpine karst of Croatia. *Biological Journal of the Linnean Society*, 108 (2), 294-314.
- Puljas S., Peharda M., Morton B., Štambuk Giljanović N., Jurić I. (2014): Growth and Longevity of the „Living fossil“ *Congeria kusceri* (Bivalvia: Dreissenidae) from the Subterranean Dinaric Karst of Croatia. *Malacologia*, 57(2), 353-364.
- Rigoni H.G., Bilandžija H., Engel A.S. (2022): Food web analysis for a stygobitic community in Croatian karst using stable isotopes. *Proceedings of the 18th International Congress of Speleology*, July, Savoie Mont Blanc, France. (in print)
- Sarbu S.M., Kane T.C., Kinkle B.K. (1996): A Chemoautotrophically Based Cave Ecosystem. *Science*, 272 (5270), 1953-1955.
- Schütt H. (2000): Die Höhlenmollusken der Omblaque. *Natura Croatica*, 9(3), 203-21.
- Simone L.R.L., Ferreira R.L. (2022): *Eupera troglobia* sp. nov.: the first troglobitic bivalve from the Americas (Mollusca, Bivalvia, Sphaeriidae). *Subterranean Biology*, 42, 165-184.
- Sket B. (1970): Presenetljive novosti v jamski favni Bosanske Krajine. *Naše jame*, 11, 93-100.
- Sket B. (2012): Origins of the Dinaric troglobitic mussel and its correct taxonomical classification. *Congeria* or *Mytilopsis* (Bivalvia: Dreissenidae)? *Acta Biologica Slovenica*, 54, 67-76.
- Voituron Y., de Fraipont M., Issartel J., Guillaume O., Clobert J. (2011): Extreme lifespan of the human fish (*Proteus anguinus*): a challenge for ageing mechanisms. *Biology Letters*, 7(1), 105-7.
- Vuk Surjan M. (2022): Struktura i raznolikost mikrobnih zajednica sesilnih stigobionata dinarskog krša. *Diplomski rad*, Biološki Odsjek, Prirodoslovno-matematički fakultet, Zagreb, 1-34.

Cave bivalves of the genus *Congeria*, a unique phenomenon of Dinaric karst

The cave bivalves of the genus *Congeria* are a relict of the Tertiary and endemic to the Dinarides. They are the only subterranean representatives of their class in the Old World. Today we know three species, *Congeria kusceri*, Bole 1962; *Congeria jalzici*, Morton & Bilandžija 2013 and *Congeria mulaomerovici*, Morton & Bilandžija 2013. Although they are able to move, they usually live in large colonies attached to walls and formations in submerged cave passages where they feed and breathe by filtering the water. Like other cave animals, they are well adapted to subterranean life, and certain unique features distinguish them from other bivalves. They are completely depigmented, and loss of vision is compensated for by well-developed chemoreceptors (for taste and smell). Their unique reproductive system differs from all other freshwater bivalves. Fertilization and embryonic development take place in the mother's shell, which provides protection from the outside world and a better chance of survival for the few offspring they produce. Unlike their surface relatives, which usually live for only a few years, bivalves of the genus *Congeria* can live for decades, sometimes even out of the water for several months at a time. Although protected at national and EU levels, human impact on the habitats of these species is extremely disruptive, and their survival is questionable.