

PROTEUS



PROTEUS

NAKLADNIK

Udruga Hyla

UREDNICI

Katarina Koller Šarić, Dušan Jelić, Petra Kovač Konrad, Branko Jalžić

AUTORI

Katarina Koller Šarić, Dušan Jelić, Petra Kovač Konrad, Branko Jalžić, Gregor Aljančič, Jasenka Sremac, Bojan Karaica, Jana Bedek, Marko Lukić, Maja Lukač, Brian Lewarne, Gergely Balázs, Susanne Holtze, Silvio Legović, Vlado Božić, Nicola Bressi, Ivan Cizelj, Boris Sket, Marko Budić, Gábor Herczeg, Stanton Braude, Frank Göritz, Robert Hermes, Thomas Bernd Hildebrandt, Frank Mutschmann, Claudia Anita Szentiks, Goran Rnjak, Vedran Jalžić, Nenad Buzjak, Damir Basara, Hrvoje Cvitanović, Ivica Čukušić, Gordan Polić



Zagreb, 2019.

PROTEUS

NAKLADNIK

Udruga Hyla, Lipovac I., br. 7, Zagreb, Hrvatska

UREDNICI

Katarina Koller Šarić, mag. biol. exp.,
Udruga Hyla, Lipovac I., br. 7, Zagreb, Hrvatska,
katarina.koller@hhdhyla.hr

Dušan Jelić, dr. sc.,
Hrvatski institut za biološku raznolikost, Lipovac I., br. 7,
Zagreb, Hrvatska, jelic.dusan@gmail.com

Petra Kovač Konrad, dr. sc.,
Udruga Hyla, Lipovac I., br. 7, Zagreb, Hrvatska,
petrakovkon1@gmail.com

Branko Jalžić, viši muzejski tehničar,
Hrvatsko biospeleološko društvo, Demetrova 1, Zagreb,
Hrvatska i Speleološki odsjek Hrvatskoga planinarskog
društva Željezničar, Trnjanska cesta 5b, Zagreb,
Hrvatska, jalzicbranko@gmail.com

AUTORI TEKSTOVA

Katarina Koller Šarić, mag. biol. exp.,
Udruga Hyla, Lipovac I., br. 7, Zagreb, Hrvatska,
katarina.koller@hhdhyla.hr

Dušan Jelić, dr. sc.,
Hrvatski institut za biološku raznolikost, Lipovac I., br. 7,
Zagreb, Hrvatska, jelic.dusan@gmail.com

Petra Kovač Konrad, dr. sc.,
Udruga Hyla, Lipovac I., br. 7, Zagreb, Hrvatska,
petrakovkon1@gmail.com

Branko Jalžić, viši muzejski tehničar,
Hrvatsko biospeleološko društvo, Demetrova 1, Zagreb,
Hrvatska i Speleološki odsjek Hrvatskoga planinarskog
društva Željezničar, Trnjanska cesta 5b, Zagreb,
Hrvatska, jalzicbranko@gmail.com

Gregor Aljančič,
Jamski laboratorij Tular, Društvo za jamsku biologiju,
Oldhamska c. 8a, Kranj, Slovenija,
gregor.aljancic@guest.arnes.si

prof. **Jasenka Sremac**, dr. sc.,
Prirodoslovno-matematički fakultet Sveučilišta u
Zagrebu, Geološki odsjek, Horvatovac 102a, Zagreb,
Hrvatska, jsremac@geol.pmf.hr

Bojan Karaica, mag. geol.,
Hrvatska agencija za okoliš i prirodu, Radnička cesta 80,
Zagreb, Hrvatska, bkaraica@gmail.com

Jana Bedek, dipl. inž. biol.,
Hrvatsko biospeleološko društvo, Demetrova 1, Zagreb,
Hrvatska, jana.bedek@hbsd.hr

Marko Lukić, dipl. inž. biol.,
Hrvatsko biospeleološko društvo, Demetrova 1, Zagreb,
Hrvatska, marko.lukic@hbsd.hr

Maja Lukač, dr. sc.,<

Brian Lewarne,

The Devon Karst Research Society, Plymouth,
Velika Britanija, karstcentral@netscape.net

Gergely Balázs,

Znanstveno Sveučilište Eötvös Loránd, Budimpešta,
Mađarska, balazsgrg@gmail.com

Dr. rer. nat. Susanne Holtze,

Leibniz Institut za zoološki vrt i istraživanje divljih
životinja, Odjel za reproduktivni management, Alfred-
Kowalke-Str. 17, Berlin, Njemačka, holtze@izw-berlin.de

Silvio Legović,

Speleološko društvo Proteus, Nikole Tesle 9, Poreč,
Hrvatska, info@baredine.com

Vlado Božić, dipl. inž. brodogradnje,

Speleološki odsjek Hrvatskoga planinarskog društva
Željezničar, Trnjanska cesta 5b, Zagreb, Hrvatska

Nicola Bressi, dr. sc.,

Prirodoslovni muzej Trst, Via dei Tominz 4, Trst, Italija,
nicola.bressi@comune.trieste.it

Ivan Cizelj, dipl. ing. agr.,

Ustanova Zoološki vrt Grada Zagreba, Maksimirski
perivoj, Zagreb, Hrvatska, ivan@zoo.hr

prof. Boris Sket, PhD,

Sveučilište u Ljubljani, Biotehnički fakultet, Odjel za
biologiju, Jamnikarjeva ulica 101, Ljubljana, Slovenija,
boris.sket@bf.uni-lj.si

Marko Budić, dipl. ing. geol.,

Hrvatski geološki institut, Sachsova 2, Zagreb, Hrvatska,
marko.budic@gmail.com

prof. Gábor Herczeg, dr. sc.,

Znanstveno Sveučilište Eötvös Loránd, Budimpešta,
Mađarska, balazsgrg@gmail.com

prof. Stanton Braude PhD,

Sveučilište Washington u St. Louisu, Odjel za biologiju,
One Brookings Drive St. Louis, Amerika,
braude@wustl.edu

Frank Göritz, dr. vet. med.,

Leibniz Institut za zoološki vrt i istraživanje divljih
životinja, Odjel za reproduktivni management, Alfred-
K

Vedran Jalžić,

Speleološki odsjek Hrvatskoga planinarskog društva
Željezničar, Trnjanska cesta 5b, Zagreb, Hrvatska,
v.jalzic@gmail.com

assoc. prof. **Nenad Buzjak**, dr. sc.,

Prirodoslovno-matematički fakultet Sveučilišta u
Zagrebu, Geografski odsjek, Marulićev trg 19/II, Zagreb,
Hrvatska, nbuzjak@geog.pmf.hr

Damir Basara,

OSMICA – Društvo za planinarenje, istraživanje i
očuvanje prirodoslovnih vrijednosti, Baščinska cesta 3,
Karlovac, Hrvatska, damir.basara@gmail.com

Hrvoje Cvitanović,

Speleološki klub Ursus spelaeus, Jakšići 30, Karlovac,
Hrvatska, subterranea.croatia@gmail.com

Ivica Ćukušić,

Speleološki odsjek Planinarskog društva Sveučilišta
Velebit, Radićeva br. 23, Zagreb, Hrvatska,
cukusic@gmail.com

Gordan Polić,

Dinaridi - Društvo za istraživanja i snimanja krških
fenomena (DDISKF), Frana Alfirevića 13, Zagreb,
Hrvatska, gordan.polic@gmail.com

RECENZENTI

Eduard Kletečki, dr. sc.,

Hrvatski prirodoslovni muzej, Demetrova ulica 1, Zagreb,
Hrvatska, eduard.kletecki@hpm.hr

II DIO – Čovječja ribica:

assist. prof. **Lilijana Bizjak Mali**, PhD,
Sveučilište u Ljubljani, Biotehnički fakultet, Odjel za
biologiju, Jamnikarjeva ulica 101, Ljubljana, Slovenija,
Lilijana.Bizjak-Mali@bf.uni-lj.si

prof. **Peter Trontelj**, PhD,

Sveučilište u Ljubljani, Biotehnički fakultet, Odjel za
biologiju, Jamnikarjeva ulica 101, Ljubljana, Slovenija,
peter.trontelj@bf.uni-lj.si

Okolišna DNA (eDNA) u biologiji podzemlja:

Špela Gorički, PhD,

Biološka pisarna - Scriptorium biologorum, Ulica Nikole
Tesla 6, Murska Sobota, Slovenija,
goricki.spela@gmail.com

Dinarski krš:

DIZAJN

Tin Rožman,

Hrvatsko biospeleološko društvo, Demetrova 1, Zagreb,
Hrvatska, rozman.tin@gmail.com

PRIJEVOD TEKSTOVA S ENGLSKOG NA HRVATSKI

Nina Leko,

nina_leko@hotmail.com

AUTORI FOTOGRAFIJA

Gregor Aljančič, Ana Bakšić, Lerner Balázs, Damir Basara, Jana Bedek, Helena Bilandžija, Nicola Bressi, Kristijan Cindrić, Ivan Cizelj, Hrvoje Cvitanović, Uwe Fricke, Jim Godwin, Olivier Guillaume, Branko Jalžić, Vedran Jalžić, Dušan Jelić, Stjepan Katušić, Eduard Kletečki, Katarina Koller Šarić, Toni Koren, Petra Kovač Konrad, Boris Krstinić, Silvio Legović, Brian Lewarne, Maja Lukač, Marko Lukić, Talla Marcel, Frank Mutschmann, Slavko Polak, Gordan Polić, Primož Presetnik, Juraj Posarić, Goran Rnjak, Boris Sket, Dinko Stopić, Davor Šarić, Ana Štih, Neven Vrbanić.

FOTOGRAFIJA NA KORICAMA

Čovječja ribica s ponora Rupećice, Hrvatska
(foto: Petra Kovač Konrad)

CRTEŽI

Marija Dolenec, Renato Drempetić,
Robert Koščal, Tin Rožman

NAČIN CITIRANJA

Koller Šarić, K., Jelić, D., Kovač Konrad, P., Jalžić, B., Aljančič, G., Sremac, J., Karaica, B., Bedek, J., Lukić, M., Lukač, M., Lewarne, B., Balázs, G., Holtze, S., Legović, S., Božić, V., Bressi, N., Cizelj, I., Sket, B., Budić, M., Herczeg, G., Braude, S., Göritz, F., Hermes, R., Hildebrandt, T. B., Mutschmann, F., Szentiks, C. A., Jalžić, V., Buzjak, N., Basara, D., Cvitanović, H., Čukušić, I., Polić, G. 2019. PROTEUS. Udruga HYL, Zagreb, pp. 253.

TISAK

Kerschoffset d.o.o.

NAKLADA

500 kom

ISBN

ISBN 978-953-95256-4

SADRŽAJ

Predgovor	8
Zahvale	10
I dio - DINARSKI KRŠ	12
1. Fenomen Dinarskog krša	14
2. Speleološka istraživanja u Hrvatskoj	26
3. Speleoronjenje u Hrvatskoj	32
4. Biospeleološka istraživanja beskralješnjaka u Hrvatskoj	36
Povijest biospeleoloških istraživanja u Hrvatskoj	37
Podzemna fauna beskralješnjaka	41
5. Speleološka publicistika	47
Literatura	49
II dio - ČOVJEČJA RIBICA	54
1. Sistematika	56
Uvod	57
Evolucija i srodstveni odnosi	59
Vrsta <i>Proteus anguinus</i>	69
2. Stanište	73
Sustanari čovječje ribice	76
3. Kratka povijest istraživanja čovječje ribice u Dinarskom kršu	78
4. Rasprostranjenost vrste	84
Uvod	85
Italija - kratak povijesni pregled istraživanja	86
Slovenija - kratak povijesni pregled istraživanja	89
Hrvatska - kratak povijesni pregled istraživanja	94
Bosna i Hercegovina - kratak povijesni pregled istraživanja	101
Crna Gora - kratak povijesni pregled istraživanja	108
5. Biologija vrste	109
Struktura i anatomija	110
Kostur	110
Oklo	114
Koža	117
Središnji živčani sustav	118
Dišni sustav	119
Probavni sustav	120
Krvožilni sustav	123

Sustav za izlučivanje	125
Fiziologija	127
Otpornost na glad i niska stopa metabolizma	127
Otpornost na anoksiju	129
Sposobnost regeneracije	129
Cirkadijalni ritam	130
Dug životni vijek	130
Reproduktivna biologija	130
Mehanizmi razmnožavanja	130
Određivanje spola kod čovječke ribice	140
Uzgoj čovječke ribice u laboratorijskim uvjetima	140
Ponašanje	150
Kretanje	150
Orijentacija u mraku	150
Teritorijalnost	151
Prehrana	152
6. Razlozi ugroženosti i zakonska zaštita vrste	154
Literatura	158
Dodatak monografiji o čovječkoj ribici - NOVIJA ISTRAŽIVANJA NA ČOVJEČJOJ RIBICI	176
1. Istraživanja čovječke ribice u Hrvatskoj u sklopu projekta „Karst - the Dinaric Arc Karst biodiversity conservation programme“	178
Uvod	180
Sustav Rupećica – Zeleno jezero (Šmitovo jezero)	181
Pincinova jama	185
Markarova špilja	190
Špilja Miljacka II.	194
Sustav Miljacka I - Miljacka V	199
Izvor Krčevac	203
2. CMR (engl. <i>Capture-mark-recapture</i> ili lov-označavanje-ponovni ulov) istraživanje čovječke ribice u špilji Vruljak 1 (Bosna i Hercegovina - RS)	207
3. Metodologija okolišne DNA (eDNA) u biologiji podzemlja	213
4. Zdravstvena istraživanja i <i>ex situ</i> držanje čovječke ribice	219
5. Ultrazvučna dijagnostika kao metoda praćenja zdravstvenog stanja i reproduktivnog statusa čovječke ribice	233
O urednicima	248

Evolucija i srodstveni odnosi

Autori: Jasenka Sremac i Bojan Karaica

Ovo poglavlje pruža sažetak mogućih teorija i znanstveno utemeljenih stavova o evoluciji i rasprostranjenosti čovječje ribice (slika 28).

Porijeklo porodice Proteidae izazivalo je zanimanje znanstvenika još od sredine dvadesetog stoljeća, od kada traju znanstvene teorije i hipoteze o njezinom podrijetlu. Postoje tri evolucijske teorije o pretku rodova *Proteus* i *Necturus*. Jedna teorija govori o zajedničkom slatkovodnom pretku vezanom za velike jezerske sustave. Druga teorija pretpostavlja da su imali jednog kopnenog pretka, dok treća predlaže odvojene kopnene pretke. Nekoliko se autora zalagalo

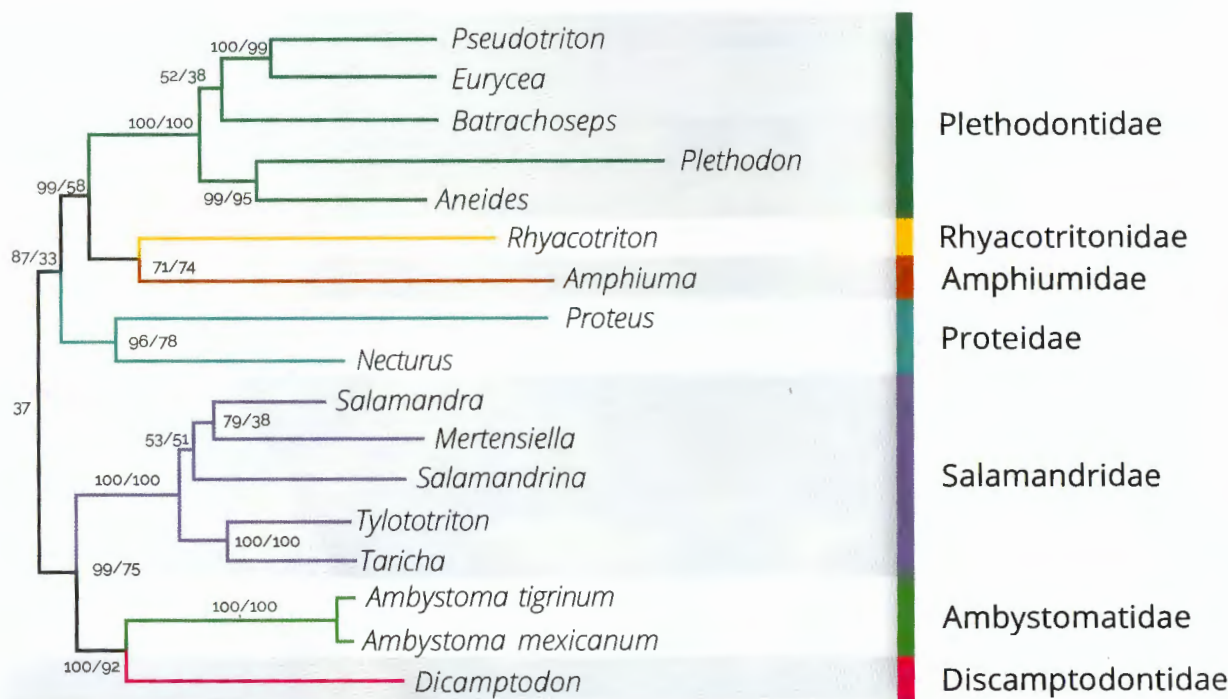
za teoriju o monofiletskom (zajednički predak) podrijetlu porodice (Eaton, 1959; Estes, 1965; Larsen, 1963). Brandon (1969) je, na temelju nekoliko zajedničkih osobina ovih dvaju rodova, zaključio da oni trebaju spadati u jednu porodicu (Hecht i Edwards, 1976). Zajedničke osobine koje je naveo su pedogeneza, dva para škržnih proreza i diploidan broj kromosoma koji je 38, a za koji se tada smatralo da je jedinstven za ovu porodicu (Kezer i sur. 1965). Hecht (1957) je pak ponudio nekoliko dokaza, uključujući paleontološke podatke, u kojima je iznio hipotezu da je strukturna sličnost ovih dvaju rodova više posljedica neotenijske nego krvnog srodstva te da oni predstavljaju slučaj paralelne evolucije,



Slika 28. | Današnja rasprostranjenost proteida: *Necturus* u Sjevernoj Americi i *Proteus* u jugoistočnoj Europi (prilagođeno na temelju <http://www.tnwatchablewildlife.org> i <http://www.showcaves.com>; crtao: Robert Koščal)

odnosno da proizlaze iz dviju nezavisnih linija. Fosilni dokazi, prema Hechtu (1976), upućuju na činjenicu da ovi rodovi potječu od različitih kopnenih predaka (Kezer i sur., 1965). Isto su tvrdili i Larsen i Guthrie (1974). Nakon što je teorija o monofiletskom podrijetlu postala glavna tema rasprava, osim Brandona (1969), Larsena i Guthrie (1974), favorizirali su ju i Estes (1981) i Duellman i Trueb (1994). Toj teoriji ponovno se usprotivio Hecht (1976) koji je napomenuo da identičan broj kromosoma ne mora nužno upućivati da su ova dva roda monofiletska, zbog toga što je zabilježeno da i neke druge porodice imaju isti broj kromosoma, a pripadaju različitoj filogenetskoj liniji.

Današnji autori s oprezom pristupaju filogenetskim odnosima unutar ove porodice (Larson, 1996; Parzefall i sur., 1999). Trontelj i Gorički (2003) su filogenetskom analizom djelomičnih mitohondrijskih genskih sekvenci 12S rRNA podržali monofiletičnost porodice Proteidae, obuhvaćajući sjevernoamerički rod *Necturus* i europski rod *Proteus*. Zhang i Wake (2009) su napravili detaljnu analizu repaša pomoću mitohondrijskog genoma te su također poduprli monofiletičnost porodice Proteidae. Naveli su i da je porodica Proteidae sestrinska grupa porodicama Plethodontidae, Amphiumidae i Rhyacotritonidae (slika 29).

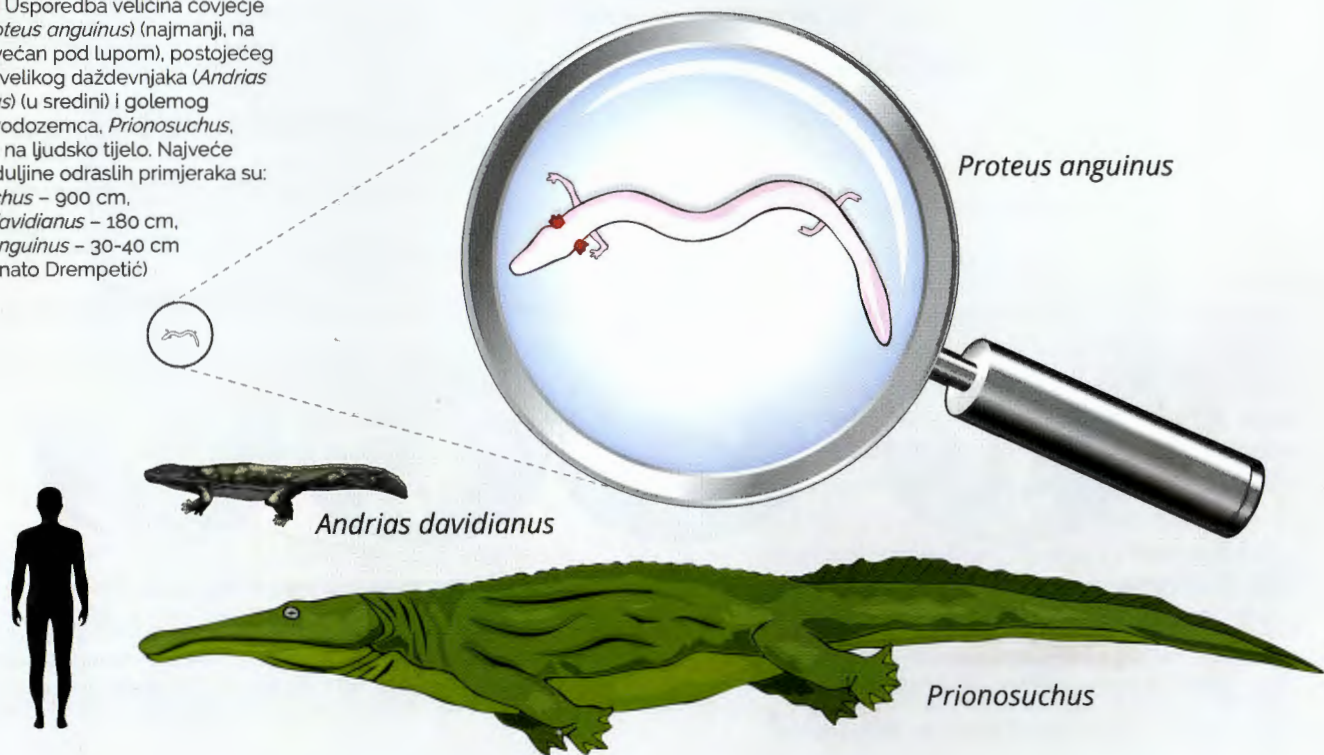


Evolucija vodozemaca

Najraniji vodozemci razvili su se iz resoperki u razdoblju devona, prije otprilike 365 milijuna godina. Koštunjave peraje i primitivna pluća predaka vodozemaca omogućila su im da se kreću duž morskog dna ili da se sele iz izoliranih sušnih korita do sigurnijih većih vodenih korita. Karbonske močvare bile su izvrsno okruženje za njihovu raznolikost i razvoj pa su tijekom kasnog paleozoika razvili velika tijela kao

vrhunski predatori u kontinentalnim nišama (Caroll, 2009). Golemi izumrli vodozemac *Prionosuchus* otkriven je u stijenama iz razdoblja perma u Brazilu, a bio je dug 9 m (slika 30). Karbonski kolaps kišnih šuma i globalna suša tijekom kasnog perma i ranog trijasa snažno su utjecali na smanjenje broja i veličine vodozemaca, što je dovelo do dominacije gmazova. Moderni vodozemci mnogo su manji od svojih srodnika i ne prelaze 1,8 m duljine (kineski veliki daždevnjak, *Andrias davidianus*) (slika 30).

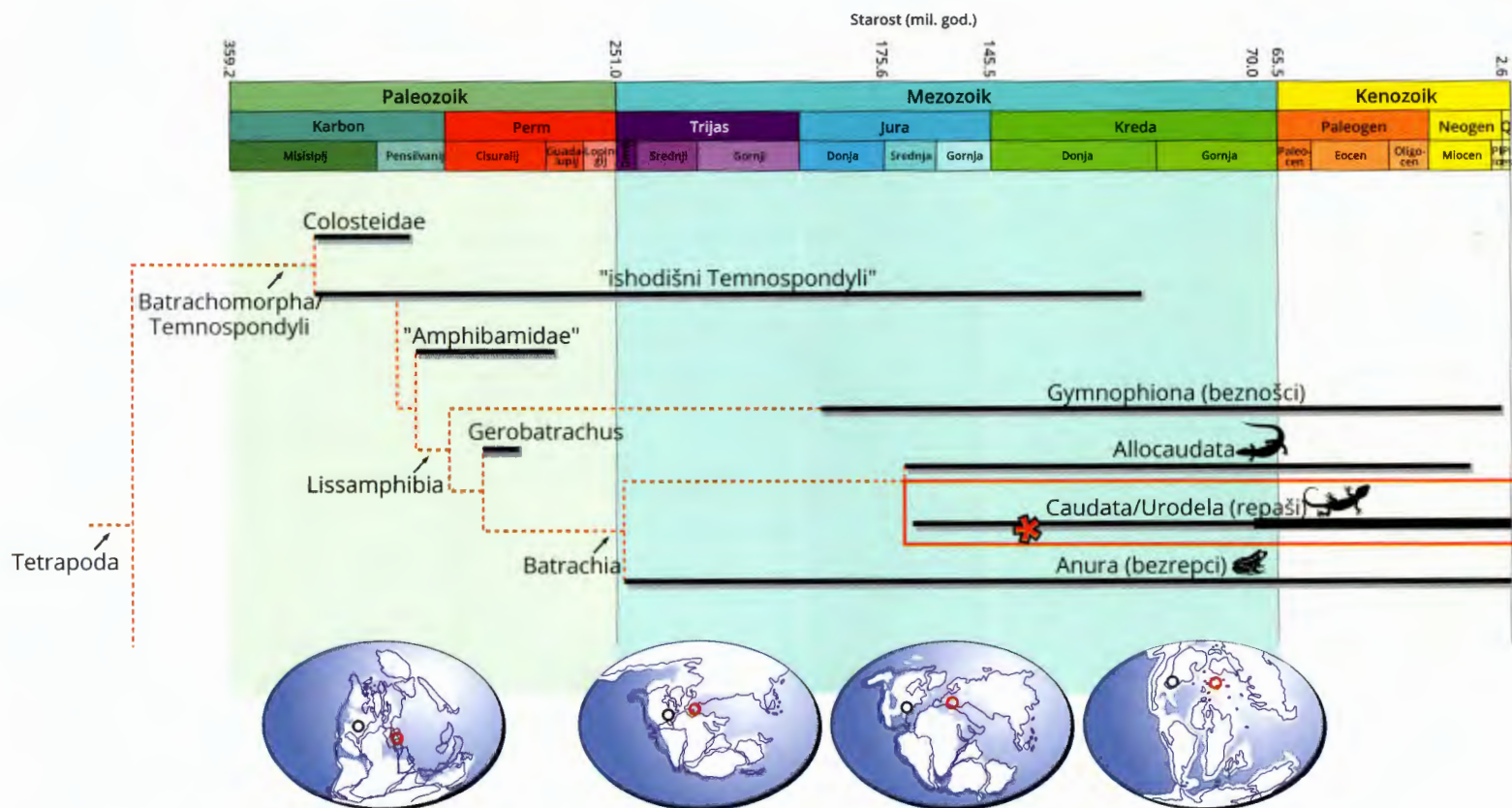
Slika 30. | Usporedba veličina čovječje ribice (*Proteus anguinus*) (najmanji, na vrhu i povećan pod lupom), postojećeg kineskog velikog daždevnjaka (*Andrias davidianus*) (u sredini) i golemog fosilnog vodozemca, *Prionosuchus*, u odnosu na ljudsko tijelo. Najveće poznate duljine odraslih primjeraka su: *Prionosuchus* – 900 cm, *Andrias davidianus* – 180 cm, *Proteus anguinus* – 30–40 cm (crtao: Renato Drempetić)



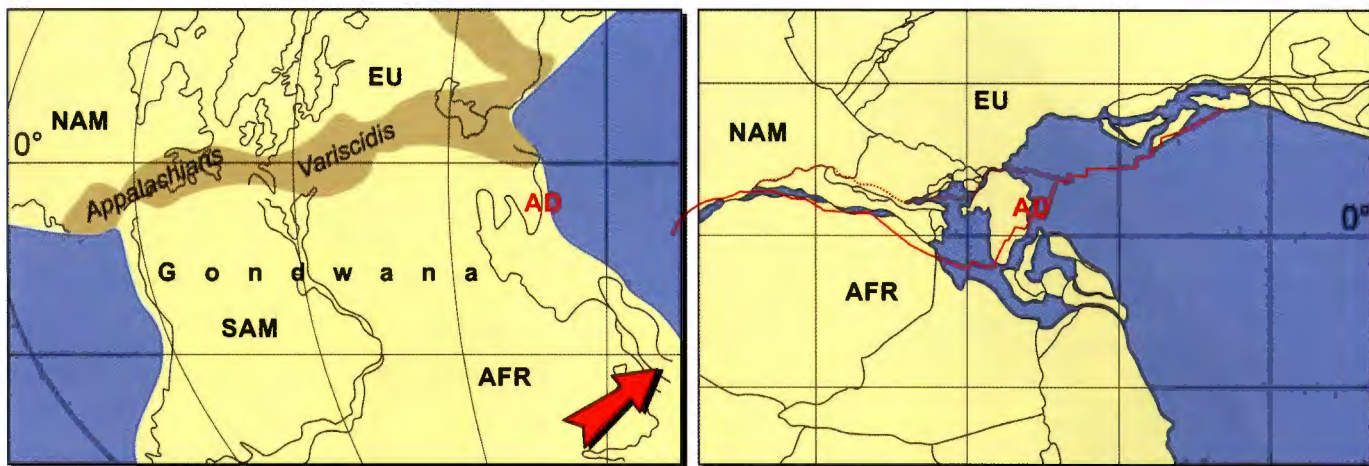
Daždenvjaci s paleogeografskog gledišta

Nalazišta fosilnih ostataka daždevnjaka vrlo su rijetka i ne podudaraju se potpuno s datiranjem procijenjenim metodom filostratigrafije (slika 31). Neki znanstvenici sugeriraju

moгуće paleozojsko podrijetlo podrazreda Lissamphibia zbog određenih ontogenetskih obilježja ličinki (Schoch i Carroll, 2003). Konfiguracija kontinenata u kasnom paleozoiku omogućit će da se preci Lissamphibia rašire preko različito uređenih paleokontinenata (slika 32). Ipak, vremensko



Slika 31. | Pojednostavljena filogenija vodozemaca (na temelju Marjanović i Laurin 2013, prilagođeno). Zvijezda označava vjerojatno vrijeme odvajanja rodova *Necturus* i *Proteus*. Debljina linije naglašava raskorak između molekularnog (tanka linija) i materijalno fosilnog (debeli linija) dokaza daždevnjaka. Neki važni događaji u povijesti vodozemaca povezani su s razdobljem globalnog previranja: karbonski kolaps kišnih šuma, izumiranje tijekom perma i trijasa, raspad superkontinenta Pangea nakon trijasa. Globusi predstavljaju paleogeografiju (pojednostavljeno na temelju projekta Paleomap, <http://www.scotese.com/>) tijekom raz



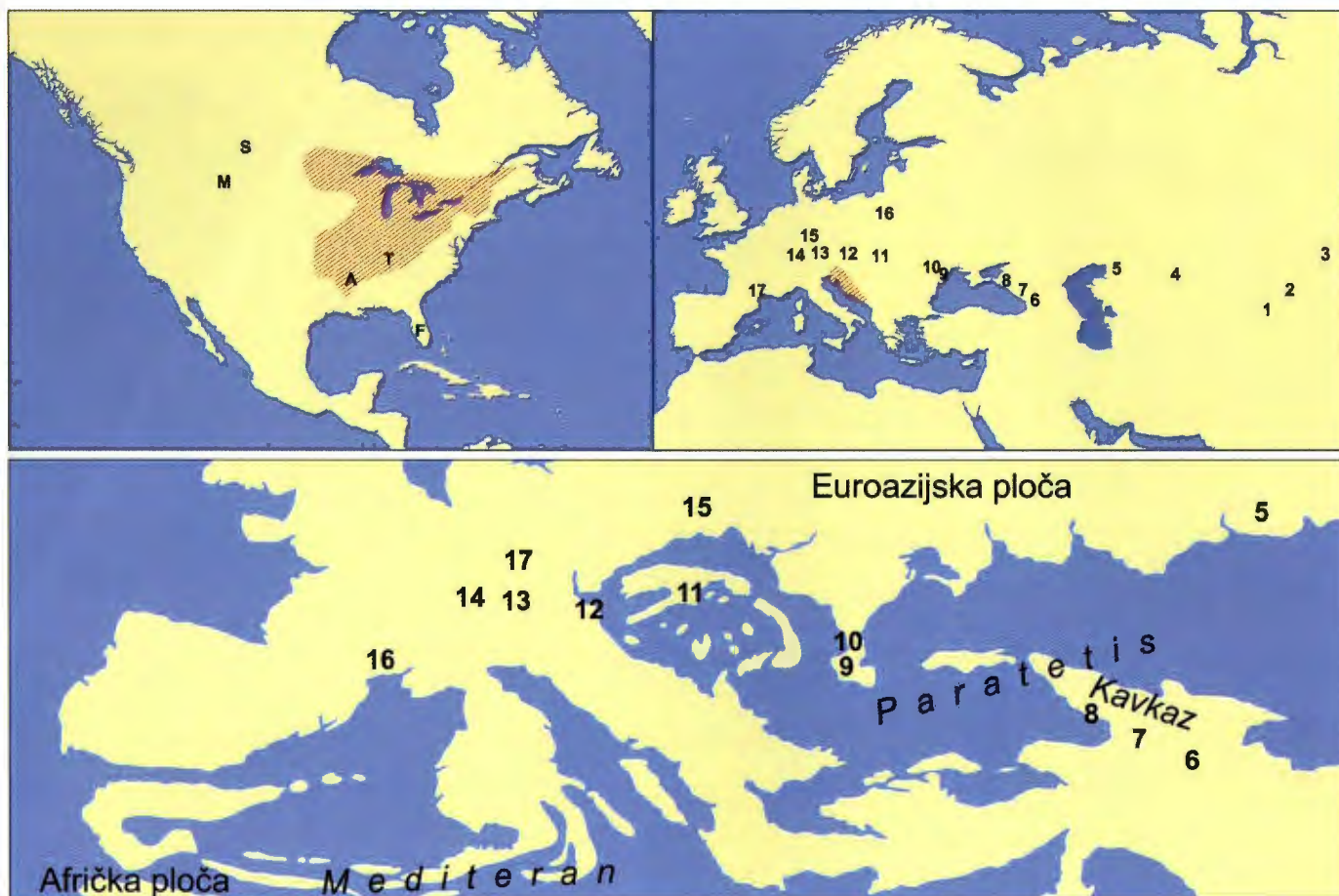
Slika 32. | Povezanost kopna između Sjeverne Amerike (NAM), Južne Amerike (SAM), Afrike (AFR) i Europe (EU), uključujući drevne Dinaride (AD) tijekom razdoblja karbona (približno 300 milijuna godina) i jure (približno 170 milijuna godina) (paleogeografija na temelju PALEOMAP Projekta i Schettino i Scotese 2002., izmijenjeno). Crvena strelica predstavlja kretanje Afričke ploče prema sjeveroistoku. Tijekom gornjeg karbona (lijevo), uzdignute Hercinske planine (Apalači, Variscidi) mogle su predstavljati prepreku migracijama zemaljskih životinja (uključujući i vodozemce). Jurska riftna faza (desno) uzrokovala je raspad velikih kontinentalnih masa. Otvaranje Atlantskog oceana i kretanje Jadransko-dinaridske mikroploče dovelo je do izolacije kontinentalnih niša i diversifikacije kopnene biote (Feller i Hedges, 1998; Crtao: Robert Koščal)

stablo daždevnjaka (slika 31) pokazuje da se oblik tijela prvi put pojavio tijekom razdoblja jure i da se razdvajanje sačuvanih linija daždevnjaka dogodilo u periodu između jure i sredine krede (Vieites i sur., 2009; Zhang i Wake, 2009). Ovaj proces podudara se s vremenom raspada Sjeverne Amerike, Afrike i Europe i s otvaranjem Atlantskog oceana (slika 32). Dakle, zadnji (mogući) zajednički predak američke i europske linije proteida morao je živjeti prije raspada zajedničkog kontinenta (Hecht i Edwards, 1976).

Paleogeografski položaj kopna (slika 32) podržava teoriju zajedničkog perenibranhijalnog pretka proteida koji je imao škrge kroz sve životne stadije i razmjenu slatkovodnih fauna između Sjeverne Amerike i Europe koju predlaže nekoliko autora (npr. Dietz i Holden, 1970; Hecht i Edwards, 1976).

Fosilni nalazi porodice Proteidae

Najstariji američki fosilni proteid, *Paranecturus garbanii* otkriven je ne tako davno u Montani (slika 33) (DeMar 2013; Wilson i sur., 2014). Ovaj nalaz dokazuje da se ova linija pojavila prije biotičke krize u periodu između krede i paleogena, prije otprilike 70 milijuna godina (slika 31). Prije ovog otkrića, najstariji fosilni ostaci pripadali su vrsti *Necturus crausei*, a nađeni su u paleocenskim naslagama na području Kanade (Holman, 2006; Vieites i sur., 2009). Visoke temperature tijekom paleocena uzrokovale su rasprostranjenost svojiti umjerenog pojasa u visokim geografskim širinama (Saskatchewan). *Necturus maculosus* iz pleistocenskih nasl



Stika 33. | Nalazi fosilnih proteida u Sjevernoj Americi, Europi i Aziji. Osjenčana područja predstavljaju moderne areale u Sjevernoj Americi i Dinaridima. Ispod: raspored europskih fosilnih lokaliteta i europske paleogeografije tijekom epohe miocena (lokaliteti prema: Estes i Darevsky, 1977; Heizmann i sur., 1980; Mlinarsky i sur. 1984; Roček, 1994; Kordikova, 1998; Averianov, 2001; Sach i Heizman, 2001; Malakhov, 2003; Harzhauser i Tempfer, 2004; Roček, 2005; Holman, 2006; Böttcher i sur., 2009; Ratnikov, 2010; Ivanov i Böhme, 2011; Demar, 2013; Wilson i sur., 2014. Paleogeografija prema: Rögl, 1998; Steininger i Wessely, 2000).

Američki lokaliteti: M - Montana (kreda); S - Saskatchewan, Kanada (paleocen); T - Tennessee, - Arkansas, F - Florida (pleistocen).

Europski lokaliteti: 1 - Kirgistan (eocen); 2, 3 - Istočni Kazahstan (Zaysan, Kusto-Kyzilkain, Turgay, Kettyutek); 4 - Središnji Kazahstan; 5 - Zapadni Kazahstan; 6, 7 - Južna Rusija (Sjeverni Kavkaz, Maikop); 8 Rusija - Veselovka; 9 - Ukrajina (Kotlovina, Mosaid); 10 - Moldavija (Chismikoi); 11 - Mađarska (Rudabanya); 12 - Austrija (Beč); 13 - Istočna Bavarska; 14 - Jugozapadna Njemačka (Baden Württemberg) (2 - 14 Miocen); 15 - Njemačka (Pottenstein) (pleistocen); 16 - Poljska (Węże); 17 - Balaruc, Francuska (16 - 17 pliocen). Fosili pripadaju rodovima *Mioproteus* i *Orthophya* (izgubljeni uzorci iz Njemačke). Jedina fosilna vrsta roda *Proteus* (*Proteus bavaricus*), pronađena u Pottensteinu (17). Geološka starost nalazišta: 1 - eocen; 2-14 miocen; 15-16 - pliocen; 17 - pleistocen (Crtao: Robert Koščal)

2006). Zemljopisni položaj fosilnih nalaza ukazuje na migracije vrste *Necturus maculosus* tijekom pleistocenske glacijacije.

Najstariji pripadnici skupine proteida s područja Europe dokumentirani su fosilnim dokazima iz naslaga kasnog eocena u Andaraku, Kirgistan (Tchikavadze, 1984 iz Averianov, 2001), ali najstariji predstavnik samog roda *Proteus*, vrsta *P. bavaricus* otkriven je u Kleine Teufelshöhle u pleistocenskim naslagama u Pottensteinu, Njemačka (slika 33, lokalitet 13) (Estes i Darevsky, 1977; Mlinarsky i sur., 1984; Averianov, 2001).

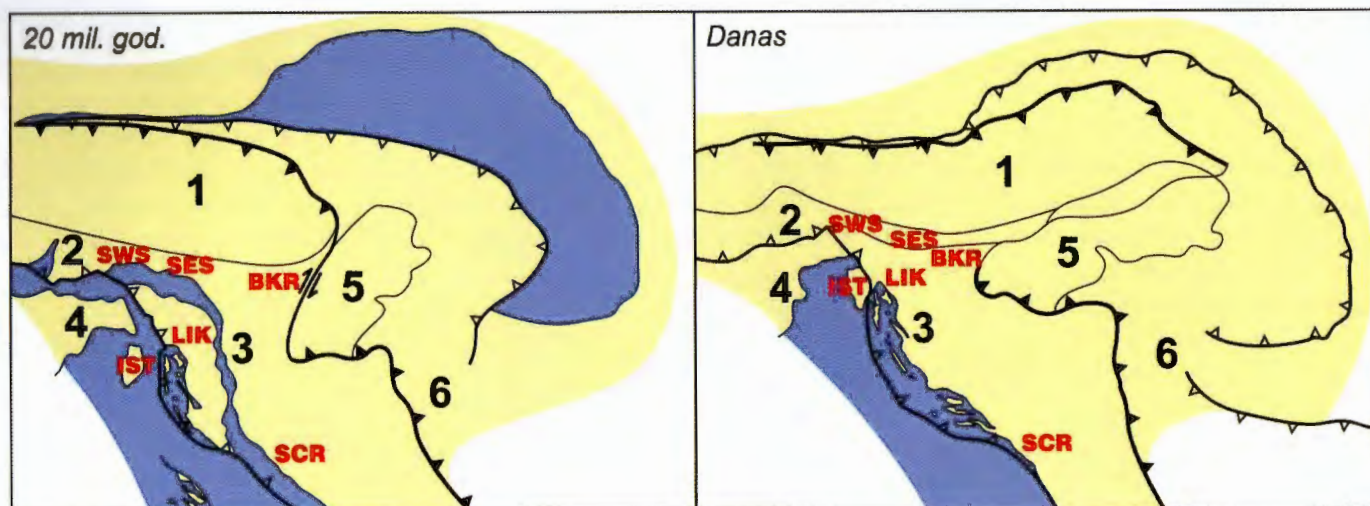
Tijekom razdoblja miocena, pripadnici porodice Proteidae živjeli su diljem Europe i Azije, s najistočnijom poznatom populacijom iz istočnog Kazahstana (slika 33) (Tchikavadze, 1984, iz Kordikova, 1998; Estes i Darevsky, 1977; Heizmann i sur., 1980; Mlinarsky i sur., 1984; Kordikova, 1998; Averianov, 2001; Sach i Heizman, 2001; Malakhov, 2003; Harzhauzer i Tempfer, 2004; Roček, 2005; Holman, 2006; Böttcher i sur., 2009; Ratnikov, 2010; Ivanov i Böhme, 2011). Fosilni nalaz proteida determiniran kao *Orthophya longa* zabilježio je Meyer (1845) iz naslaga gornjeg miocena u Njemačkoj, međutim taj je fosilni materijal kasnije nestao (Estes i Darevsky, 1977; Averianov, 2001). Vrsta *Mioproteus caucasicus* (Estes i Darevsky, 1975) pronađena je u miocenskim naslagama na području Kazahstana, južne Rusije, Moldavije, Mađarske, Austrije i južne Njemačke (Heizmann i sur., 1980; Kordikova, 1998; Sach i Heizmann, 2001; Averianov, 2001; Bernor i sur., 2004; Harzhauzer i Tempfer, 2004; Roček, 2005; Ivanov, 2008; Böttcher i sur., 2009; Ivanov i Böhme, 2011).

Vrsta *Mioproteus wezei* opisana je iz pliocenskih naslaga na području Poljske, Ukrajine, Moldavije i Francuske (Mlinarsky i sur. 1984; Bailon, 1995; Averianov, 2001; Ratnikov, 2010) i naslaga starijeg pleistocena na području Moldavije

(slika 33) (Averianov, 2001). Najsjevernije nalazište fosilnih proteida nalazi se na 52°21' sjeverne geografske širine u Poljskoj. Većina poznatih nalazišta se rasprostire između 48° i 44° sjeverne geografske širine. Geografska rasprostranjenost proteida tijekom neogenskog razdoblja u mnogim je slučajevima bila uvjetovana postojanjem Paratetisa mora i jezera koja su nastala njegovim raspadom (slika 33).

Moderna populacija roda *Proteus* u smislu tektonike, klime, paleogeografije i procesa okršavanja

Današnja raspodjela populacija roda *Proteus* rezultat je mnogih složenih procesa na globalnoj i lokalnoj razini. Procesi, poput



Slika 34. | Glavne tektonske jedinice Alpsko-dinarsko-karpatkog ulančanog gorja (1. Alcapa; 2. Južne Alpe; 3. Dinaridi; 4. Jadransko područje; 5. Tisia; 6. Dacia) otkrivaju mogući razlog populacijske razlike proteida u Dinaridima. Istra se odvojila od Dinarida prije 20 milijuna godina. Karpatki je zaljev na sjeveru istovremeno spriječio lokalne migracije kopnene biote, uključujući proteide, sa sjevera i sjeveroistoka. SWS – jugozapadna Slovenija; SES – jugoistočna Slovenija; IST – Istra; BKR – Bosanska Krajina; LIK – Lika; SCR – južno priobalno područje (pojednostavljeno prema Ustaszewski i sur., 2008; crtao: Robert Koščal)

Dinarskog krša (slika 28) (Sket, 1997). Nekoliko je autora raspravljalo o današnjoj ograničenoj geografskoj raspostranjenosti dinarske čovječje ribice u svjetlu predloženih teorija evolucije i paleogeografije Paratetis mora (primjerice Sket, 1997; Gorički i Trontelj, 2006; Trontelj i sur., 2007; Ivanović, 2013). Osim toga, oni su u obzir uzeli paleogeografski, tektonski i klimatski razvoj područja i njegov utjecaj na rasprostranjenost i evolucijski razvoj čovječje ribice tijekom posljednjih 35 milijuna godina. Još uvijek je vrlo teško, ako ne i nemoguće, u potpunosti rekonstruirati paleogeografsku i tektonsku evoluciju. Međutim, i danas se mogu prepoznati neki opći trendovi u porastu (transgresiji) i padu (regresiji) razine mora, kao i geolocirati fosilne nalaze i pridružiti ih današnjim arealima vrsta *Proteus* i *Necturus* imajući u vidu prethodna genetska istraživanja.

Tijekom ranog miocena, prije otprilike 20 milijuna godina, dijelovi Dinarida, Južnih Alpa i Jadrana bili su otoci, morem izolirani jedni od drugih (slika 34) (Ustaszewski i sur., 2008). Porast razine Paratetis mora na sjeveru omogućio je ponovno povezivanje sa Sredozemljem. Slana voda i planinski lanci izolirali su potencijalna staništa vodozemaca. Ovaj niz događaja mogao bi objasniti zašto čovječju ribicu ne možemo pronaći nigdje drugdje nego u Dinaridima.

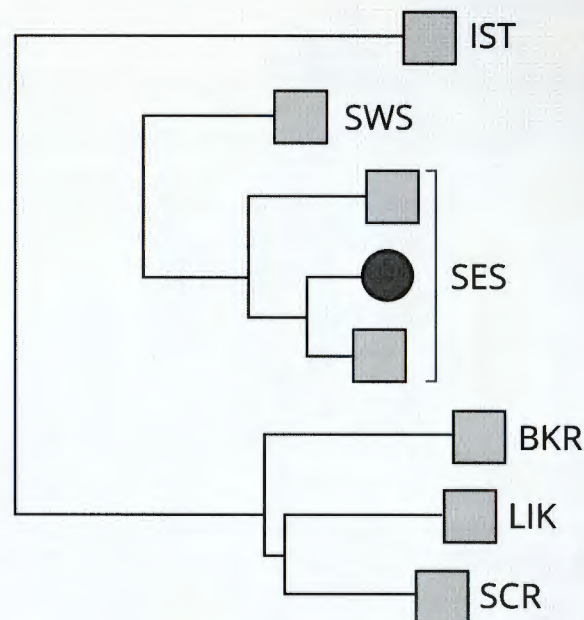
Vjerojatno ishodišno stanište loze *Proteus* je miocenski dinarski jezerski sustav (Krstić i sur., 2003 iz Trontelj i sur., 2007). Iz ove teorije proizlazi ideja njihove prve invazije špiljskih sustava koja se mogla dogoditi 16 – 8,8 milijuna godina prije dana

za različite vrste koje nastanjuju špilje (beskralješnjaci). Nakon ove faze, populacije su se razdvojile u sjeverozapadne i jugoistočne loze. Također je pretpostavljeno da se razdvajanje moglo dogoditi u visoko razvijenom sustavu dinarskih jezera davno prije naseljavanja podzemnih vodenih staništa. Drugi veliki diferencijacijski događaj datira iz razdoblja pliocena do ranog pleistocena (5 – 2,5 milijuna godina prije današnjice) što je izazvalo stvaranje današnjih regionalnih populacija (slika 34). Tijekom ovog događaja, slovenska populacija čovječje ribice podijeljena je na zapadnu i istočnu lozu (slika 35).

Troglobiontski način života, vjerojatno potaknut hlađenjem klime, mogao se dogoditi tek nakon formiranja podzemnih krških oblika (Sket, 1997) za koje se vjeruje da je počelo u kasnom pliocenu, vjerojatnije u donjem pleistocenu (Sket, 1997 s referencama; Bočić i sur., 2012). To je također najranije moguće vrijeme kada je čovječja ribica mogla zauzeti podzemna staništa.

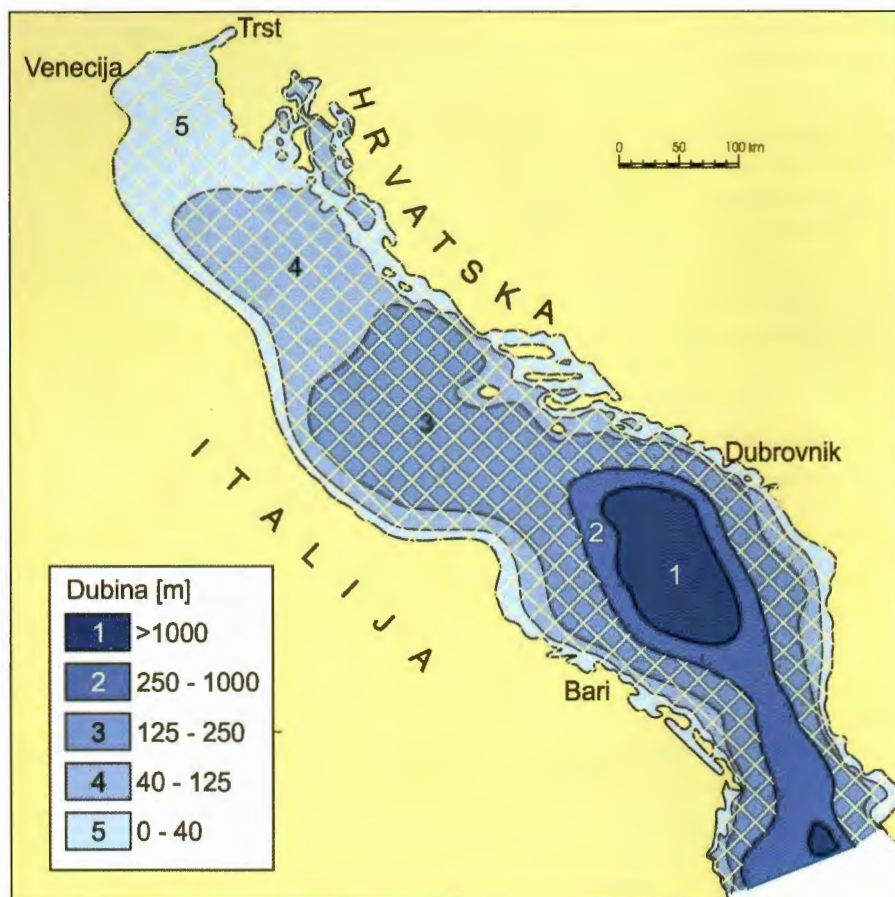
Suha i hladna klima sigurno je utjecala na migracijske obrasce i rasprostranjenost vrste. Iako čovječja ribica može izdržati temperature blizu 0 °C, za razmnožavanje su joj potrebne temperature više od 6 °C (Sket, 1997). Tijekom glacialnih epizoda sjeverni se Jadran isušio (slika 36). Otvorena Jadranska ravnica mogla je omogućiti proteidima da se sele prema jugu, u toplija staništa tijekom glacialnog maksimuma.

Iz ove perspektive, *Proteus* je sigurno kolonizirao slovenska podzemna staništa u vrijeme kada je klima postala nepovoljna te je silazak u podzemna staništa bio nužan za preživljavanje. Paleotemperaturni podaci iz sličnih regija u Europi upućuju na to da je vrijeme tijekom glacialnog pa čak i interglacialnog razdoblja pleistocena bilo previše hladno i suho za opstanak proteida (Sket, 1997). Prema nekim



— 0,001 supstitucija/lokacija

Slika 35. | Genetska loza vrste *Proteus anguinus* rekonstruirana na temelju nuklearnog lokusa (alozimi, Sket i Arntzen, 1994) i mitohondrijske DNA sekvence (Gorički i Trontelj, 2006; Trontelj i sur., 2007). Visoka varijabilnost populacija čovječje ribice odražava politopske i asinkrone opetovane migracije popul



Slika 36. | Regresije mora tijekom kvartarnih glacijalnih intervala uzrokovale su isušivanje SZ dijela Jadranskog mora i pretvorile ga u Jadransku ravnicu, čime su omogućile migraciju kopnenih životinja. Različite nijanse plave boje odražavaju suvremenu dubinu Jadranskog mora. Mrežasta područja 4 i 5 bila su sigurno kopno tijekom zadnjeg glacijalnog maksimuma (Sikora i sur., 2014). Po drugim procjenama sva mrežasto označena područja na crtežu (3, 4 i 5) možda su bila kopno (Crtao: Robert Koščal)

procjenama, prosječne godišnje temperature na nalazištima proteida u Francuskoj bile su blizu 0 °C, što znači da su temperature bile i znatno niže u zimskim razdobljima. Za geografski vrlo izolirane populacije Bosanske Krajine, starost loze procjenjuje se na 5,4 do 4,4 milijuna godina (Gorički, 2006 iz Trontelj i sur., 2007), što bi moglo ukazivati da su pristigle sa sjevera i sjeveroistoka. Iako je usko povezana s

populacijom Dalmacije i Hercegovine, populacija proteida Bosanske Krajine ističe se kao zasebna populacija (Gorički, 2006). U odnosu na populaciju iz Like, populacija Bosanske Krajine je genetski udaljenija (Gorički, 2006). Istarska populacija smatra se ishodišnom linijom, međutim, još uvijek ne postoje čvrsti dokazi o toj pretpostavci (Gorički, 2006).