

## Evolucija v kraljestvu večne teme - pestrost slepih postranic

22. 6. 2023

Number: 24/2023

Author:

- Špela Borko



Foto: Peter Gedei

Večna tema, vlaga, mraz. Podzemlje je dolgo veljalo za negostoljubno in življenju neprijazno okolje, usodno za večino organizmov, ki so zatavali vanj. Zaradi teme tu ni rastlin in zato le malo hrane. Okoljski pogoji v podzemlju so relativno stalni, dnevna in sezonska nihanja so precej oslABLJENA. Kljub neugodnim razmeram v podzemlju že dolgo vemo, da so se nekatere vrste prilagodile na življenje v večni temi in jih najdemo izključno pod površjem. Ena »slavnejših« podzemnih vrst je [hrošč drobnovratnik](https://www.zag.si/zag-sodeloval-pri-pripravi-modela-jamskega-hroscka/) ([Leptodirus hochenwartii](https://www.zag.si/zag-sodeloval-pri-pripravi-modela-jamskega-hroscka/)), najden leta 1831 v Postojnski jami. Opisan je bil leto pozneje in postal [prva znanstveno opisana podzemna žival](https://www.researchgate.net/publication/39556244_Importance_of_discovery_of_the_first_cave_beetle_Leptodirus_hochenwartii_Schmidt_1832)

([https://www.researchgate.net/publication/39556244\\_Importance\\_of\\_discovery\\_of\\_the\\_first\\_cave\\_beetle\\_Leptodirus\\_hochenwartii\\_Schmidt\\_1832](https://www.researchgate.net/publication/39556244_Importance_of_discovery_of_the_first_cave_beetle_Leptodirus_hochenwartii_Schmidt_1832)), ki je bila prepoznana kot striktno jamska. Spoznanje, da drobnovratnik živi samo v jamah, je položilo temeljni kamen speleobiologije, vede, ki preučuje življenje v podzemlju.

Drobnovratniku in drugim podzemnim živalskim vrstam so skupne nekatere pomembne prilagoditve na podzemno okolje: podaljšane okončine, izguba oči in pigmenta, počasna presnova in dolgoživost. Čeprav si delijo mnogo podobnih lastnosti, pa so v resnici tudi podzemne vrste morfološko precej raznolike. Prav tako je pestrost podzemeljskega sveta večja, kot se zdi in še zdaleč ne v celoti raziskana. Samo v Sloveniji imamo več kot 350 opisanih podzemnih vrst živali, a je prava številka najverjetneje mnogokrat večja. Poleg samega odkrivanja te pred očmi skrite in v večji meri nepoznane biotske pestrosti je eno izmed pomembnih vprašanj podzemne biologije, kako je ta biotska pestrost nastala.

Vemo, da podzemne živali izvirajo iz površinskih prednikov, ki so se uspešno vselili v podzemlje in sčasoma prekinili izmenjavo genov s površinsko predniško populacijo. Podzemne vrste lahko nastanejo [na več načinov](https://doi.org/10.1093/oso/9780198820765.003.0007) (<https://doi.org/10.1093/oso/9780198820765.003.0007>). [Hipoteza klimatskih relikto](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04759.x) (<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04759.x>) predlaga, da so površinske predniške populacije izumrle ob klimatsko neugodnih razmerah, preživele pa so le tiste, ki so pred tem uspešno kolonizirale podzemlje in se tam v izolaciji uspešno množile naprej. Druga, [hipoteza adaptivnega premika](https://doi.org/10.1186/jbiol227) (<https://doi.org/10.1186/jbiol227>), pripisuje prekinitev parjenja med površinsko in podzemeljsko populacijo prilagoditvi na različne ekološke razmere na površju in v podzemlju. Vendar, če je včasih veljalo, da so podzemni organizmi slepe veje evolucije, danes vemo, da v podzemlju še vedno potekajo evlucijski procesi. Tako v zadnjih letih prihaja v ospredje še tretja hipoteza, ki razlaga nastanek podzemnih vrst iz že podzemnih prednikov, [hipoteza podzemne speciacije](https://dx.doi.org/10.1007/978-3-319-98852-8_12) ([https://dx.doi.org/10.1007/978-3-319-98852-8\\_12](https://dx.doi.org/10.1007/978-3-319-98852-8_12)). K tej hipotezi je pripomoglo zavedanje, da podzemlje ni tako enovit habitat, kot nakazuje prvi pogled v večno temo in hlad. Pod površjem najdemo celo paleto različnih vodnih in kopenskih habitatov – z velikimi ali majhnimi prostori v matični kamnini, blizu ali daleč od površja, z različnimi kemijskimi pogoji. Vendar, ali v podzemlju, ekološkim omejitvam navkljub, evolucija poteka podobno kot na površju? Ali lahko tudi v podzemlju pride do t. i. *adaptivne radiacije*, ko iz enega prednika v kratkem času nastane veliko število ekološko različnih vrst?

Adaptivna radiacija je masovni izbruh t. i. *speciacije*, ko iz enega prednika v kratkem času nastane veliko vrst, ki se med seboj ekološko in morfološko razlikujejo. Do adaptivne radiacije pride zaradi hitre prilagoditve vrst na nove ali drugačne okoljske pogoje. Predpogoj za začetek

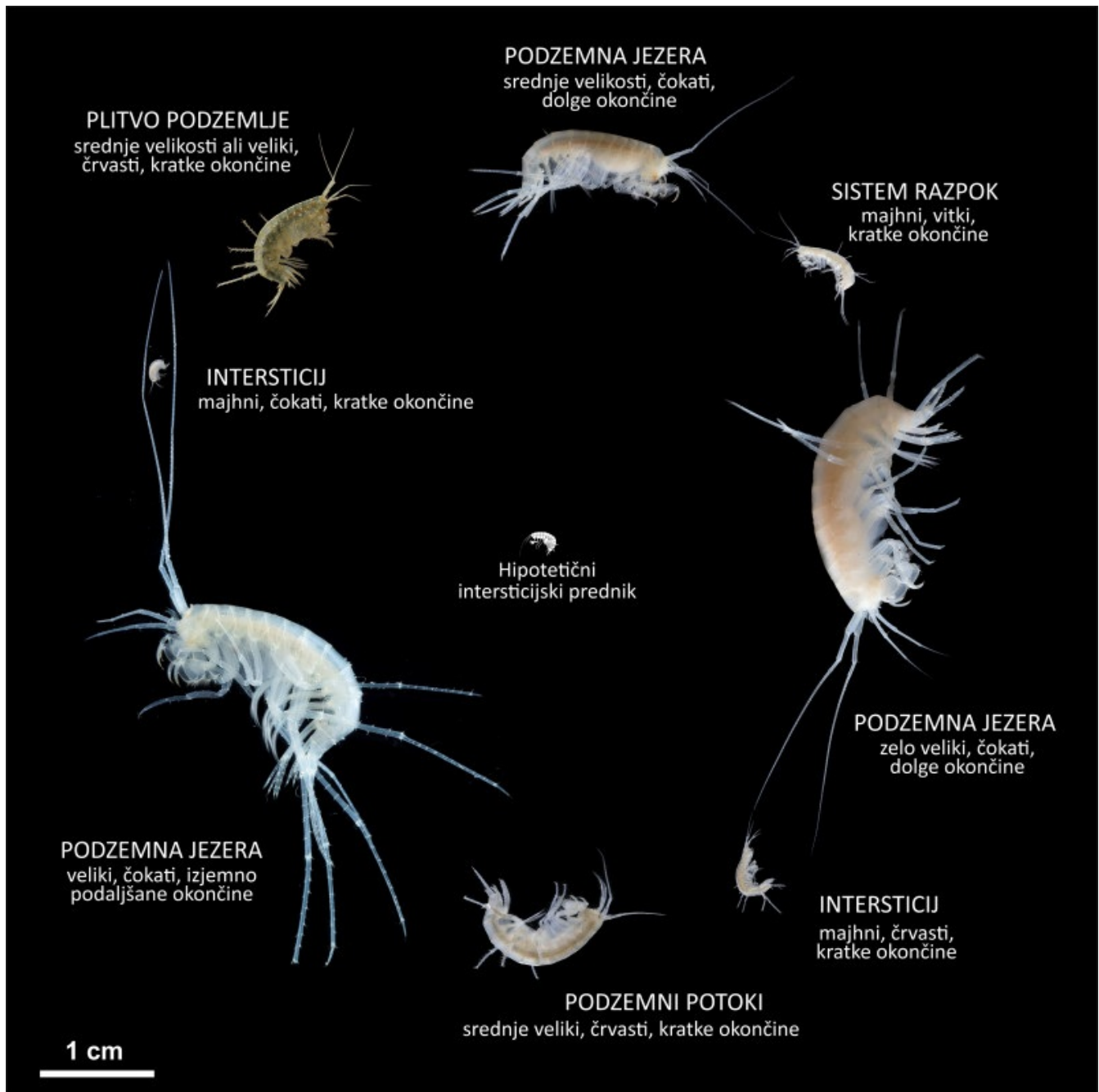
adaptivne radiacije je, da okoljski pogoji nudijo množico prostih ekoloških niš, kar imenujemo ekološka priložnost. Do nje lahko pride, če neka vrsta kolonizira novo, še nezasedeno območje; to so na primer doživeli predniki Darwinovih ščinkavcev na takrat še neposeljenih Galapaških otokih. Drug primer je, da se pojavijo novi ekološki viri, ki jih prej ni bilo, kot se je zgodilo po dvigu Andskega gorovja, ki mu je sledila obsežna radiacija rodu volčjega boba (*Lepus*). Izumrtje dominantne skupine organizmov prav tako odpre nov ekološki prostor in omogoči adaptivno radiacijo: izumrtje dinosavrov je na primer odprlo pot hitri evoluciji sesalcev. Lahko pa pride do razvoja neke nove lastnosti vrste, ki ji omogoči razširjanje v novih okoljih. Takšna ključna inovacija je bila zmožnost letenja pri pticah. Velike adaptivne radiacije, ki so se odvile v diskretnih in ponavljajočih se ekosistemih pogosto sestojijo iz več vzporednih neodvisnih radiacij, skozi katere se oblikujejo podobne skupine ekomorfov, to so ekološko in vedenjsko podobne vrste, ki živijo v podobnih habitatih, a niso nujno sorodne. Mednje sodita dva verjetno najbolj obsežno preučevana primera adaptivnih radiacij, kuščarji anoli (<https://www.jstor.org/stable/10.1525/j.ctt1pnj59>) na otokih Velikih Antilov in ostrizniki (<https://doi.org/10.1038/ncomms14363>) v velikih afriških jezerih.

Adaptivne radiacije so prisotne širom evlucijskega drevesa življenja in znanstveniki predpostavljajo (<https://doi.org/10.1093/jhered/esz064>), da je večina biotske pestrosti na Zemlji posledica adaptivnih radiacij. A današnje adaptivne radiacije niso enakomerno razporejene po planetu. Na območju Evrope so se večji izbruhi speciacije odvijali v eocenu in miocenu, a je večina takratne biotske pestrosti izumrla zaradi tektonskih in paleoklimatskih sprememb. Dandanes na območju Evrope najdemo le posamične manjše primere adaptivnih radiacij, recimo ribe ozimice v alpskih jezerih. Vseeno pa so nekatere skupine živali preživele več milijonov let, varno skrite pred pogubnimi vplivi ledenih dob – v podzemlju.

Adaptivno radiacijo v podzemlju smo preučevali (<https://doi.org/10.1038/s41467-021-24023-w>) na podzemnih rakih iz rodu slepih postranic (*Niphargus*). Čeprav manj slavne kot drobnovratniki, so slepe postrance ena izmed najbolj razširjenih in najbolj pestrih skupin podzemnih živali. Rod slepih postranic obsega okoli 400 opisanih in vsaj še enkrat toliko neopisanih vrst, ki so nastale iz skupnega prednika. Živijo na Evrazijski celini, vse od Irske do Irana. Poseljujejo različne podzemne vodne habitate. V kraškem masivu jih najdemo v drobnih špranjah tik pod površjem, v podzemnih potokih tako v prosti vodi kot v prostorčkih med prodniki, v globokih podzemnih jezerih v stalno poplavljeni coni ter v izvirih. Najdemo jih tudi v podzemnem delu rek, t. i. hiporeiku: to je voda, ki teče skozi plasti proda pod in ob rečni strugi. Vrste iz različnih podzemnih habitatov se med seboj precej razlikujejo in njihova morfologija odraža lastnosti habitata, v katerem živijo. V špranjah in med prodom živijo drobne, le milimeter velike vrste. Med njimi najdemo črvaste in dolgonoge vrste, ki so hitri plenilci, ter počasnejše čokate in kratkonoge vrste, ki se prehranjujejo z drobirjem. Postrance podzemnih tekočih voda so srednje velike in pretežno kratkonoge. Najbolj impozantne so velike in dolgonoge vrste, ki živijo v podzemnih jezerih. Med njimi najdemo jezerske »orjake«, ki lahko zrastejo preko tri centimetre, ter jezerske dolgonogce, ki imajo noge precej daljše od telesa. Med slepimi postranicami najdemo tudi vrste, ki so se prilagodile na različna ekstremna okolja, na primer slane ali žveplene podzemne vode. V Skupini za speleobiologijo na Oddelku za biologijo Biotehniške fakultete (Univerza v Ljubljani) smo zbrali vse obstoječe molekularne, morfološke in ekološke podatke, jih dopolnili z novimi meritvami ter sekvencami in jih uporabili za rekonstrukcijo poteka evolucije slepih postranic. V prvi študiji smo uporabili podatke za 377 vrst slepih postranic, ki smo jih kasneje razširili na več kot 500 vrst.

Prvi korak na poti do rekonstrukcije evolucije slepih postranic je izračun filogenetskega drevesa, ki nam pove sorodstvene odnose med vrstami in časovnico cepitev, t. j. nastanka novih vrst. Za to potrebujemo sekvence filogenetskih označevalcev, genov, ki so dovolj dobro ohranjeni pri vseh preučevanih organizmih, in hkrati dovolj raznoliki, da lahko med organizmi razlikujemo in sklepamo na njihove odnose. Uporabili smo osem filogenetskih označevalcev v skupni dolžini nekaj čez 7000 baznih parov. Nato smo z metodo Bayesovega sklepanja (<https://www.beast2.org/>) izračunali filogenetsko drevo slepih postranic. Če želimo drevo kalibrirati na realno časovno skalo, moramo v izračun vključiti dodatne informacije, ki nam vsaj za nekaj vrst ali kladov (skupina sorodnih vrst, ki vključuje prednika in vse potomce) povedo, koliko so stari. To je lahko konkretna starost fosila, ki ga umestimo na drevo – fosili modernih slepih postranic z ocenjeno starostjo 40 do 50 milijonov let so bili najdeni v jantaru na obali Baltskega morja. Lahko uporabimo tudi geografsko kalibracijsko točko: tak primer je klad slepih postranic s Krete, za katero vemo, da je od kopnega ločena že vsaj 3 do 5 milijonov let. Predpostavljamo lahko, da je vsaj toliko star tudi kretski klad slepih postranic. Več kot imamo kalibracijskih točk, bolj zanesljiva bo naša ocena starosti posameznih cepitev na filogenetskem drevesu.

Ekološka in morfološka raznolikost sta ključni lastnosti adaptivnih radiacij. Za preučevane vrste smo zbrali podatke o geografski razširjenosti, o habitatu, v katerem živijo in o njihovi morfologiji. Izmerili smo telesne mere, ki odražajo prilagoditve na okolja, v katerih živijo vrste. To so na primer dolžina telesa, dolžina posamičnih nog ali obstunih okončin ter širine in dolžine posamičnih členov nog, ki služijo kot približek za oceno oblike telesa (čokatost ali vitkost). Te podatke smo uporabili za rekonstrukcijo spreminjanja slepih postranic skozi čas. Izračunali smo areale (<https://doi.org/10.1080/10635150490522232>) in habitate (<https://doi.org/10.1186/1471-2105-7-88>) prednikov za vsako vozlišče filogenetskega drevesa (t. j. za vse skupne prednike). Rekonstruirali smo tudi spreminjanje morfoloških lastnosti (<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12420>) skozi čas. Nato smo analizirali dinamiko speciacije in ekološke diverzifikacije skozi čas. Z drugimi besedami, pogledali smo, kako se je skozi čas spreminjala hitrost nastanka novih vrst in kako sta se spreminjali morfološka in ekološka raznolikost slepih postranic. Zanimalo nas je tudi, kje v Evropi je prihajalo do hitrega kopičenja vrst.



Vir: Borko idr. 2021 (<https://doi.org/10.1038/s41467-021-24023-w>)

Rod slepih postranic izvira iz srednjega eocena, okoli 47 milijonov let nazaj, z območja današnje zahodne Evrope. Z rekonstrukcijo predniških habitatov smo pokazali, da je prednik slepih postranic najverjetneje živel v intersticiju, torej v z vodo napoljenih prostorčkih v obalnem ali rečnem dnu. Predniške vrste so se počasi širile proti jugu in vzhodu, najverjetneje prek obalnih ali brakičnih intersticijskih voda. Speciacija in ekomorfološka diverzifikacija sta bili enakomerni in relativno počasni, vse do nenadnega pospeška pred 20 milijoni let, ki sovpada s pojavom mladih kraških gorovij v jugovzhodni Evropi – Dinaridi in Karpati. Zakrasevanje kraških masivov je odprlo množico novih raznolikih habitatov v podzemlju, ki so jih slepe postranice uspešno poselile v več vzporednih adaptivnih radiacijah. Posamične adaptivne radiacije slepih postranic se med seboj razlikujejo po prevladujočem habitatu, v katerem je potekala speciacija. Vrste južnodinarskega klada na primer živijo predvsem v odprtih podzemnih jezerih, medtem ko pripadnike pontskega klada večinoma najdemo v špranjah epikrasa, intersticiju in plitvih podzemnih habitatih. Ravno ta kombinacija prvotnega zasedanja različnih habitatov, ki so mu sledile sočasne adaptivne radiacije znotraj habitatov, je rezultirala v današnjih izjemno pestrih združbah slepih postranic in izjemno visoki celokupni **pestrosti predvsem na območju Dinaridov** (<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ddi.13500>).

S študijo adaptivne radiacije slepih postranic smo prvič pokazali, da tudi v Evropi lahko najdemo potomce starodavnih eksplozij evolucije, če le iščemo na pravem mestu – v podzemlju. Čeprav se na prvi pogled ne zdi verjetno, da bi to ekološko preprosto in s hranili revno okolje lahko omogočilo adaptivno radiacijo, je prav izolacija od površja omogočila, da so se tu ohranile vrste, ki so pospešeno nastajale pred ledenimi dobami, dandanes pa predstavljajo znaten del evropske biotske pestrosti. Rezultati tako podpirajo hipotezo, da so adaptivne radiacije vsesplošen pojav in pomemben generator biotske pestrosti, hkrati pa nakazujejo, da bi lahko v Evropi obstajalo še več takšnih skritih primerov adaptivnih radiacij, v podzemlju ali na primer med talno favno. Pojasnili smo tudi, zakaj so vroče točke podzemne pestrosti prav na jugovzhodu Evrope, kjer so nastajajoča kraška gorstva odprla množico novih, prej neposeljenih habitatov, ki so jih nekatere vrste s pridom izkoristile. Življenje si je očitno uspešno utrlo pot tudi v večno temo podzemlja. Odkritje pestrega evolucijskega dogajanja v podzemlju pa odpira množico novih vprašanj o evolucijskih mehanizmi in procesih tik pod našim pragom – tako pri slepih postranicah kot pri številnih drugih spregledanih skupinah živali.

