

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Geologie

Studijní obor: Praktická geobiologie



Tereza Doulíková

Endemická vodní fauna krasových poljí na Balkáně

Endemic Aquatic Fauna of the Karst Poljes in the Balkans

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce: RNDr. Jasna Vukićová, Ph.D.

Praha, 2016

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 20. 5. 2016

Podpis

Poděkování:

Ráda bych tímto poděkovala RNDr. Jasně Vukićové, Ph.D. za odborné vedení bakalářské práce, vstřícnost, ochotu a čas, který mi v průběhu zpracování práce věnovala. Děkuji také rodině a přátelům za podporu a trpělivost při psaní této práce i během celého studia.

Abstrakt:

Oblast Dinárského krasu na Balkánském poloostrově patří mezi „hot spot“ biodiverzity a vyznačuje se vysokým stupněm endemismu sladkovodních ryb. Četné geologické a klimatické události ovlivnily formování oblasti a speciaci druhů. Krasová polje jsou charakteristickým znakem Dinárského krasu. Představují specifický ekosystém plný endemických druhů živočichů, kde hrají roli hydrogeologické pochody. Na poljích se objevují pravidelné záplavy, čímž dochází k aktivaci různých podzemních cest a jejich propojení. Životu v této oblasti se přizpůsobilo dvacet dva endemických druhů ryb, které žijí část roku v podzemních a část roku v povrchových vodách, a mohou mezi těmito polji migrovat podzemními toky. U těchto ryb proto došlo k výrazné redukci velikosti šupin i změně v komplexnosti ošupení. Šupiny jsou malé a u některých druhů sotva viditelné. Tyto druhy ryb a bohatá podzemní fauna krasu jsou ohroženy především znečištěním, destrukcí habitatu a odvodňováním poljí.

Klíčová slova: Dinárský kras, polje, endemismus, sladkovodní ryby, adaptace

Abstract:

Dinaric Karst region of the Balkan Peninsula is one of the hot spots of biodiversity, and it is characterized by a high degree of endemism of freshwater fishes. Numerous geological and climatic events have influenced the formation of the area and speciation. Karst poljes are the specific features of Dinaric Karst. They represent a specific ecosystem full of endemic species, where hydrogeological processes play an important role. The periodic flooding appears on poljes. It leads to activation of various underground channels and their interconnection. Twenty two endemic fish species have adapted to this regime. They live in underground waters or in surface waters part of the year and they can migrate between poljes through karst channels. They show significant reduction in size and change in complexity of scaliness. Scales are small and they are barely visible in some species. All these species and abundant underground karst fauna are threatened primarily by pollution, habitat destruction, and drainage of poljes.

Key words: Dinaric karst, poljes, endemism, freshwater fishes, adaptation

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Kras	3
2.1 Dinárský kras.....	4
2.1.1 Geografie.....	4
2.1.2 Geologický vývoj oblasti	5
2.1.3 Hydrologie	6
3. Krasová polje	8
3.1 Charakteristika poljí	8
3.2 Cirkulační systém.....	10
4. Endemické druhy ryb	11
4.1 Původ sladkovodních ryb na Balkánském poloostrově.....	11
4.2 Evoluce ryb krasových poljí Balkánu	12
4.3 Čeleď Cyprinidae	13
4.4 Čeleď Cobitidae	21
4.5 Redukce šupin a komplexnosti ošupení	22
4.6 Migrace.....	23
5. Podzemní fauna.....	25
6. Závěr	28
Seznam použité literatury.....	30
Přílohy	35

1. Úvod

Balkánský region je považován za ichtyologický “hot spot” biodiverzity s velkým množstvím endemických sladkovodních druhů ryb žijících v relativně malých oblastech (Buj et al., 2015). Tato oblast zahrnuje více než 193 druhů sladkovodních endemických druhů ryb (Oikonomou et al., 2014). Vysoký stupeň endemismu se připisuje paleogeologickým událostem, které zapříčinily izolaci druhů a měly vliv na jejich evoluci a speciaci.

Jednou z oblastí Balkánu je Dinárský kras. Ten patří mezi nejkomplexnější krasovou oblast na světě. Na jeho vzniku se od počátku mezozoika podílely četné paleogeologické události. Vznik celé oblasti započal v době, kdy se na území dnešního Balkánu rozkládal oceán Tethys. Vlivem kolize kontinentálních desek došlo k postupnému výzdvihu celé oblasti a uzavírání oceánu Tethys. Severní okraje Africké kontinentální desky byly v průběhu mezozoika místem zvýšené karbonátové sedimentace. Zvýšená tektonická činnost, pomalé vynoření oblasti a eustatické pohyby hladiny se podílely na vzniku krasu. Hlavní krasové jevy zde pravděpodobně začaly vznikat až v období paleogénu a neogénu.

Krasová polje tvoří přibližně 2 % celkové oblasti Dinárského krasu a mají obrovský význam. Jsou typickým znakem oblasti a tvoří jedinečný ekosystém. Ve světě se vyskytují také v menší míře v Asii, na Jamajce, Kubě a v Kanadě v oblasti Nahanni. V USA bylo objeveno jediné polje nacházející se v Tennessee (Bonacci, 1987).

Klimatické podmínky oblasti Dinárského krasu zásadně ovlivňují celý hydrologický systém poljí. Vlivem intenzivních srážek se na poljích objevují pravidelné záplavy, a tím dochází k aktivaci různých podzemních cest. Tomuto režimu se přizpůsobily různé druhy ryb, které mohou migrovat z povrchových vod poljí do podzemních a naopak. Největší zastoupení endemických druhů v této oblasti má čeleď Cyprinidae následovaná čeledí Cobitidae. Mezi nejvýraznější morfologické adaptace těchto druhů patří redukce šupin.

Díky velkému množství ponorných řek se v poljích hojně vyskytuje i podzemní fauna. Podzemí ukrývá velký počet endemických druhů, které se tomuto prostředí přizpůsobily např. ztrátou pigmentace nebo redukcí světločivných orgánů. Mezi nejznámější druhy patří mnohoštětinatý červ *Marifugia cavatica* nebo jediný evropský obratlovec trvale žijící v podzemí, *Proteus anguinus*.

Mezi největší hrozby, které vedou k narušení ekosystému krasových poljí, patří znečištění vod, destrukce habitatu a narušení hydrologického systému vlivem výstavby přehrad a tunelů, které mají zabránit pravidelným záplavám. Další hrozbou je introdukce nepůvodních druhů ryb.

Cílem této práce je shrnout poznatky o vzniku a vlastnostech krasových polí na Balkáně a o endemických živočiších tohoto ekosystému, především rybách, jejich biologii, ekologii, adaptaci a evoluci.

2. Kras

Kras je specifickým typem krajiny, ve které dochází k neustálé cirkulaci povrchové a podzemní vody. Proces probíhající v této krajině se nazývá krasovění. To má zásadní vliv na vývoj prostředí a jeho ekosystému. Krasová oblast má tendenci podléhat chemickému zvětrávání a následné erozi. Krasovění vzniká kontaktem vody s porézní horninou. Déšť rozpouští oxid uhličitý z atmosféry, a tím dává vznik slabé kyselině uhličitě. Procesem koroze, kdy kyselina uhličitá působí na karbonátovou horninu a rozrušuje její povrch, vzniká hydrogenuhličitan vápenatý.

Vířivá činnost vody, kdy voda mechanicky rozšiřuje pukliny, se nazývá evorze. Rychlost evorze zesiluje, čím více je narušena celistvost reliéfu. Tímto procesem mohou postupně vznikat jeskyně. Tektonické procesy také mají vliv na krasovou oblast. Čím jsou tektonické procesy silnější, tím intenzivněji probíhá krasovění a voda silněji cirkuluje. Krasovou oblast charakterizují rozpustné karbonátové horniny. Mezi nejdůležitější patří vápenec a dolomit.

Mezi důležité faktory, které se podílejí na vzniku krasu a rozpouštění karbonátových hornin, patří teplota vody a její chemické složení, především obsah oxidu uhličitého, čistota rozpuštěného vápence, jeho zrnitost a celistvost masivu (Bonnaci, 1987). Voda rozpouští částice hornin, podílí se na jejich transportu a díky chemickým a fyzickým procesům působí mezi prasklinami a zlomy, a tím neustále přetváří tuto oblast. Mezi neméně důležité faktory patří také rychlost vody a hojnost srážek. Krasovění je intenzivnější, pokud se na povrchu karbonátu utvoří silná vrstva humusu. V této vrstvě probíhají biologické procesy, které příznivě ovlivňují vznik a kumulaci oxidu uhličitého, který má vliv na rozpouštění karbonátů (Bonacci, 1987).

Krasové oblasti prochází krasovým cyklem, který vývoj krasu rozděluje na tři fáze. První je období mladosti, kdy se v krasové oblasti nachází povrchové toky a vznikají závrtvy. Období zralosti je charakterizováno dobře vyvinutým podzemním krasem, tzv. holokrasem. V období staroby je oblast denudována neboli zarovnána, jeskyně jsou propadlé a opět dominují povrchové toky.

Pro kras jsou typické různé geologické útvary, které dělíme podle jejich vzniku na primární a sekundární krasové jevy. Primární jevy vznikají erozní činností vody. Patří mezi ně škrapy, závrtvy, říční ponory, vyvěračky, krasová jezera, geologické varhany, uvaly a polje.

Sekundární jevy vznikají v jeskyních vysrážením uhličitanu vápenatého z prosakující vody. Tento proces vede ke vzniku krápníků, které se tvoří na stropě i podlaze podzemních prostor.

Krasové oblasti pokrývají podle Bonacciho (1987) asi 20-25 % zemského povrchu, podle Raduloviće (2013) jen 12 %, a vyskytují se na všech kontinentech. Vyznačují se též specifickou faunou a flórou zahrnující i endemické podzemní druhy, které se různě adaptovaly na život v podzemí.

2.1 Dinárský kras

Dinárský kras je považován za nejkompexnější krasovou oblast na světě. Je typickým příkladem tzv. holokrasu s dobře vyvinutými podzemními prostorami. Přibližně 75 000 km², což je asi 35 % povrchu Balkánského poloostrova, je silně ovlivněno karcifikací (Bonacci, 1987). Oblast náleží alpsko-himalájskému orogénu a na jejím vzniku se podílely různé paleogeologické události. Voda se významným způsobem podílí na utváření reliéfu a neustále ho přeměňuje.

2.1.1 Geografie

Dinárský kras se nachází na Balkánském poloostrově v jihovýchodní Evropě. Oblast Dinárského krasu se rozkládá na území sedmi států: Slovinsko, Chorvatsko, Bosna a Hercegovina, Srbsko, Černá Hora, Albánie a Kosovo. Kras je součástí Dinárského horského systému neboli Dinarid (Mihevc et al., 2010). Celkově oblast Dinárského krasu zaujímá plochu asi 60 000 km² (Gams, 1969). Dinaridy leží podél pobřeží Jaderského moře v celkové délce asi 700 km od severně položeného Terstského zálivu po řeku Drim na jihu Albánie. Na východě tvoří jejich hranice údolí řeky Západní Morava nacházející se v jižní oblasti Srbska (Bonacci, 2015). Celý horský systém je ohraničen Panonskou nížinou na severu a Jadranskou pávní na jihu, kterou vyplňuje Jaderské moře.

Dinárský systém se jihovýchodním směrem rozšiřuje až na šířku 150 km. Dinárskou horskou soustavu rozděluje Bonacci (2015) na pásmo vnitřních Dinarid a pásmo vnějších Dinarid. Pro vnější část Dinarid lemující pobřeží Jaderského moře je typické vlhké, mediteránní klima. Krajinu charakterizují skály bez vegetačního pokryvu. Naopak v oblasti vnitřních Dinarid panuje klima kontinentální a oblasti se přezdívá „zelený kras“. Proudí zde hlavní toky řek, krajina je zalesněná a krasové jevy probíhají pod vrstvou vegetačního pokryvu a humusu (Bonacci, 2015).

2.1.2 Geologický vývoj oblasti

Na utváření Balkánu se podílely četné paleogeologické události. Během jury a křídly (cca 200-65 mil. let) se rozkládal na území Balkánu oceán Tethys, který spojoval Indopacifický a Atlantský oceán. Africká kontinentální deska se zvýšenou tektonickou činností posouvala směrem na sever, a tím tlačila na desku Euroasijsou. Důsledkem tektonických pohybů, které probíhaly od svrchní křídly do období eocénu a oligocénu (cca 100-22 mil. let), došlo postupně k uzavírání oceánu Tethys. Tektonické pohyby současně vyvolaly tzv. alpínské vrásnění, které započalo před cca 65 mil. let (Rosenbaum et al., 2002) a jehož důsledkem došlo k vyvrásnění Alp, Karpat, Dinarid a dalších pohoří.

Od období svrchního triasu v oblasti panovaly tropické podmínky (Bakalowicz, 2015), což vedlo k vytvoření rozsáhlé podmořské karbonátové platformy v období mezozoika (Vlahović et al., 2005). Během jury a křídly docházelo k postupnému výzdvihu oblasti. Současně probíhala intenzivní tektonická činnost, která výzdvih ovlivnila a měla za následek rozpraskání karbonátové platformy ve svrchní křídě. Tektonická činnost vedla k výzdvihu Dinarid během oligocénu a miocénu a karbonátovou sedimentaci vystřídalo ukládání flyšových sedimentů (Vlahović et al., 2005). Lokálně se akumulovaly klastické (úlomkovité) sedimenty, které se s flyšem zachovaly v tektonických depresích, na dně krasových poljí. Krasové jevy zde pravděpodobně začaly vznikat během paleogénu nebo neogénu (Gams, 1969). V oblasti Dinarid je patrný tektonický posun směrem severozápad-jihovýchod, který se odráží ve výskytu, orientaci a tvaru krasových poljí od Slovinska až po Černou Horu (Mihevc et al., 2010).

Během kvartéru došlo ke změně klimatu a teplota kolísala v rámci glaciálů a interglaciálů. Hladina moře byla v období glaciálů o 120 m nižší než dnes (Gams, 1969). Během pleistocénu se objevilo zalednění ve vyšších polohách nad 1 100 metrů nad mořem. Ledovce se nejvíce objevovaly na náhorních plošinách. Mezi hlavní důkazy zalednění patří např. fluvioglaciální sedimenty, pozůstatky morén nebo bludné balvany (Mihevc et al., 2010). Erozní činností ledovců a i důsledkem nepřítomnosti vegetace a půdy zde probíhalo intenzivní zvětrávání (Gams, 1969).

Více než 90 % povrchu Dinárského krasu je tvořeno druhohorním vápencem (Milanović, 2015). Podél pobřeží ve vnitřní části Dinarid se vyskytují propustné karbonátové sedimenty, jejichž tloušťka může přesahovat až 3 000 metrů. Průměrná hloubka karcifikace oblasti se pohybuje od 250 metrů do 300 metrů (Milanović, 2015). Vnější část Dinarid tvoří vápencový podklad a triasové dolomity a místy se objevují nepropustné horniny. Křídové a

terciární sedimenty formují reliéf podél pobřeží a přilehlé ostrovy (Bonacci, 2015). Blíže k pobřeží se reliéf snižuje a lokálně se mezi vápenci objevuje eocenní flyš, který hraje významnou roli ve většině krasových poljích, kde ovlivňuje podpovrchové toky (Milanović, 2015).

Jaderská deska, která je převážně tvořena kontinentální zemskou kůrou, je z velké části zalita Jaderským mořem. Zda-li deska tvoří samostatnou jednotku, nebo je součástí Africké desky, je stále předmětem diskuse. Podél okrajů této se často vyskytují slabší zemětřesení, což nasvědčuje tomu, že deska tvoří samostatnou jednotku (Bucci & Angeloni, 2013). Celá oblast je seismicky aktivní (Milanović, 2015). Geologické struktury oblasti jsou výsledkem tektonických pohybů této desky podsouvající se pod Dinárské pohoří (Milanović, 2015).

2.1.3 Hydrologie

Krasová oblast se obecně vyznačuje malým počtem povrchových toků. Vápencovou část Dinárských hor charakterizují ponorné řeky a toky, které mohou končit jako podmořské vyvěračky, tzv. vrluje. Dinárská soustava tvoří rozvodí mezi Jaderským a Černým mořem. Východní i centrální část odvodňují významné toky řek, které ústí do Jaderského moře, a v oblasti se také nachází velké množství jezer.

Krasové řeky se vyznačují částečnou ztrátou vody v důsledku navázání povrchového toku na podzemní systém. Tok zmizí do podzemí ponorem a v jiném místě se může vyvěračkou objevit znovu na povrchu. K tomu může dojít v případě, kdy podzemní tok narazí na nerozpustnou překážku. Většina podzemních toků Dinárského krasu ústí do Jaderského moře skrz řeky a periodické toky. Malá část podzemních toků vtéká do povodí řeky Sávy, která náleží úmoří Černého moře (Bonacci, 2015). Propojení jednotlivých částí krasu a vodních toků závisí na aktuální výšce neustále kolísající podzemní hladiny (Bonacci, 1987).

Řeka Cetina je typickým krasovým vodním tokem. Voda z východní části povodí vyvěrá v jeho západní části prostřednictvím mnoha pramenů a dočasných toků (Bonacci, 2015). Mezi další toky, nacházející se v centrální části Dinarid, patří řeky Lika a Gacka, které patří mezi největší ponorné řeky v Evropě. Jejich povodí je odděleno pohořím Velebit. Toky se noří pod pohoří a znovu se objevují ve formě mnoha pramenů, z nichž některé vyvěrají v Jaderském moři. Další toky nacházející se v této oblasti jsou řeky Zrmanja a Krka (Bonacci, 2015). Nejdelší krasovou řekou je řeka Neretva, která protéká Bosnou a Hercegovinou a částečně i Chorvatskem (Bonacci et al., 2013).

Řeka Trebišnjica je dalším významným tokem jihovýchodní Bosny a Hercegoviny a s délkou 90 km je také největší ponornou řekou v Evropě (Milanović & Kukurić, 2013). Ponor Ponikva, kterým se řeka noří do podzemí, se nachází v Popově polji (Milanović, 2015). Dalšími řekami této oblasti jsou řeky Bregava, Mušnica a Zalomka. Řeka Bregava o délce 33 km je kompletně aktivní pouze při dostatku srážek. Tyto řeky jsou vzájemně propojeny podzemními krasovými tunely. Všechny vody tohoto regionu vyvěrají v Jaderském moři ve formě asi 120 podmořských vyvěraček. Nejdelší podzemní tok je mezi poljem Gatačko a pramenem řeky Trebišnjica a dosahuje délky 34 km (Milanović & Kukurić, 2013). Největším pramenem celé krasové oblasti je pramen Ombla poblíž města Dubrovnik. Jeho povodí činí kolem 600 km² (Bonacci, 2015).

Jezero Cerknica nacházející se v polji Cerknica v jižním Slovinsku představuje důležitý přírodní rezervoár. Zápavy se tu objevují dvakrát ročně a polje bývá zaplaveno osm měsíců (Bonacci, 2015). Za krasový fenomén je považováno jezero Vrana na Cresu. Je největším krasovým přírodním jezerem v Chorvatsku. Jeho konečná podoba se vyvinula v holocénu, kdy stoupla hladina oceánu. Pravděpodobně bylo dříve poljem (Bonacci, 2015). Červené jezero je závrtoým, 450 metrů hlubokým jezerem (Gams, 2005), vzniklým v miocénu (Palandačić et al., 2012). Voda se zde drží celoročně (Bonacci, 2015). Dříve bylo podzemním jezerem, ale propadem jeskyního stropu se stalo povrchovým (Gams, 2005). Poblíž Červeného jezera u města Imotski se nachází geologicky starší Modré jezero, které naopak pravidelně vysychá (Bonacci, 2015). Pro obě jezera je typická velká fluktuace hladiny (Bonacci et al., 2013). Plitvická jezera v Chorvatsku, zásobena vodou z řeky Sávy, zahrnují patnáct jezer kaskádovitého charakteru. Od Jaderského moře ho dělí úzká bariéra (Bonacci, 2015). Skadarské jezero je největší jezero na Balkánském poloostrově. Toto mělké jezero vzniklo na krasovém podkladě a jeho velikost kolísá od 335 km² do 500 km² podle výšky hladiny. Ústí řekou Bojana do Jaderského moře (Bonacci, 2015).

Oblast východní Bosny a Hercegoviny patří mezi oblasti s největším počtem srážek v Evropě. Úhrn srážek se pohybuje v rozmezí od 1250 mm až po 2450 mm (Milanović, 2015). V oblasti pohoří Orjen, na hranici Černé Hory a Bosny a Hercegoviny, může napadnout až přes 5 000 mm srážek (Gams, 1969). Hladina podzemní vody zde proto může kolísat až o 300 metrů (Milanović, 2015).

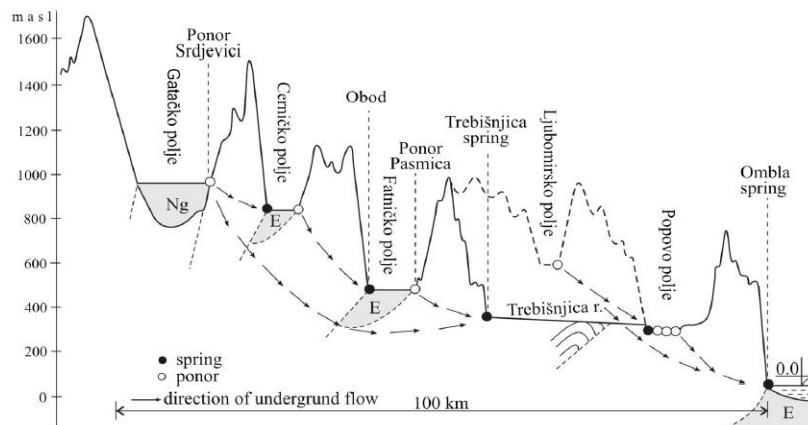
3. Krasová polje

Krasová polje jsou tektonické deprese, které eroze a sedimentace přeměnily v rozsáhlé planiny (Bonacci, 1987). Nacházejí se především v mediteránních oblastech a jsou typickým znakem Dinárského krasu (Milanović, 2015). Odtud také ze srbochorvatštiny pochází slovo polje. Podle Bonacciho (1987) polje v Dinárském krasu pokrývají plochu přibližně 1350 km², což činí asi 2 % celkové krasové oblasti. Počet poljí se v této oblasti odhaduje na 130 (Milanović, 2015). Pro oblast mají velký ekonomický význam a jsou domovem mnoha endemických druhů.

3.1 Charakteristika poljí

Rozsah poljí se liší od 500 m² do 500 km². Většina krasových poljí se vyznačuje eliptickým tvarem s rovným dnem a relativně příkrými svahy (Bonacci, 1987). Dno poljí bývá často pokryto jílovitou půdou nazývanou terra rossa (Bonacci, 1987), která vzniká zvětráváním karbonátových hornin.

Často tyto struktury vznikají podél zlomů (Mihevc et al., 2010). Silnými tektonickými pohyby došlo v minulosti ke kaskádovitému výzdvihu oblastí paralelně s pobřežím. Důsledkem těchto pohybů byla polje v Dinárském krasu vytvořena v nadmořské výšce od 1 000 metrů do 60 m.n.m. (Milanović, 2015) (obr. 1). V roce 2013 se objevila nová hypotéza, která tvrdí, že ke vzniku poljí mohlo dojít ve značné hloubce pod mořskou hladinou (Radulović, 2013). Polje jsou součástí rozsáhlého propojeného systému, ve kterém hrají roli hydrogeologické pochody a rozsah povodí (Bonacci, 1987). Největší koncentrace těchto struktur se nachází v jižním Chorvatsku a jihovýchodní Bosně a Hercegovině (Milanović, 2015) (obr. 2).



Obr. 1 Zjednodušený příčný profil jihovýchodní oblasti polji (převzato z Milanović, 2015)



Obr. 2 Jihovýchodní oblast polji, vodní systém řeky Trebišnjica (převzato z Milanović & Kukurić, 2013)

3.2 Cirkulační systém

Krasová polje mohou být suchá, bez toků, nebo se v nich naopak voda drží neustále a vznikají tak přírodní jezera (Bonacci, 1987), např. Vransko jezero, jezero Cerknica. Pro většinu poljí platí podobné schéma. Na jednom místě voda vyvěrá z podzemí, pokračuje jako povrchový tok, který se v jiném místě ztrácí ponorem, a přechází v tok podzemní. Ten se po několika kilometrech může objevit v jiném polji a opět vyvěrat na povrch (Radulović, 2013). Při dostatku srážek se objevují sezónní toky a polje jsou pravidelně zaplavována (Bonacci et al., 2013). Hladina podzemní vody zde neustále kolísá, a tím ovlivňuje celý ekosystém. Záplavy jsou součástí přírody a obnovují jeho funkci. Mají nezanedbatelný vliv na ekologickou variabilitu, diverzitu a produktivitu a také způsobují vyšší úrodnost půdy (Bonacci, 2015).

Některá polje jsou pravidelně zaplavována v chladných a vlhkých obdobích a podobají se mokřinám. V oblasti Dinárského krasu bývají polje zaplavována od tří do sedmi měsíců, v některých případech mohou být pod vodou až deset měsíců (Bonacci et al., 2013). K těmto záplavám dochází především od října do dubna. Protože se hladina podzemní vody neustále mění a systém puklin a kanálů je rozsáhlý, může docházet k aktivaci různých vodních cest v závislosti na výšce hladiny podzemní vody (Bonacci et al., 2013). Existuje metoda, tzv. water tracing, která využívá různá barviva ke zjištění propojení podzemních prostor (Bonacci, 1987).

4. Endemické druhy ryb

Ve světě je známo alespoň 86 druhů ryb, které žijí v krasových oblastech Austrálie, Číny, USA, Mexika, Thajska a Středního východu (Palandačić et al., 2012), např. tropický druh *Astyanax fasciatus* (Characidae) (Culvier, 1819) žijící v Mexiku, texaský endemit *Trogloglanis pattersoni* (Ictaluridae) Eigenmann, 1919, ekvádorský druh *Ogilbia galapagosensis* (Bythitidae) (Poll & LeLeup, 1965) nebo australské druhy *Milyeringa veritas* (Eleotridae) Whitley, 1945 a úhoř *Ophisternon candidum* (Synbranchidae) (Mees, 1962). Tyto ryby, stejně jako ostatní fauna žijící podzemí, se vyznačují řadou troglomorfních znaků, mezi které patří především redukce očních orgánů a depigmentace a také redukce šupin. Exprese těchto znaků může být vysoce variabilní (Romero & Green, 2005).

Endemické ryby, žijící v krasových poljích Dinárského krasu, tráví část roku v podzemí a zbývající část roku v povrchových vodách, proto u nich nedošlo ke ztrátě očních orgánů ani depigmentaci. Mezi jejich nejvýraznější morfologické charakteristiky patří redukce a změna komplexnosti šupin (Palandačić et al., 2012). K té došlo, v různém stupni, u všech endemických druhů ryb balkánských krasových poljí, přestože patří do různých evolučních skupin.

4.1 Původ sladkovodních ryb na Balkánském poloostrově

Ichthyofauna Balkánského poloostrova je nejvíce zastoupena čeledí Cyprinidae (59 %), následovaná čeledí Cobitidae (10 %), Salmonidae (10 %) a Gobiidae (6 %). Více než 64 % druhů čeledi Cyprinidae je endemických (Oikonomou et al., 2014). Většina endemických druhů krasových poljí Balkánu náleží čeledi Cyprinidae. Mezi další endemické druhy patří někteří zástupci rodu *Cobitis* z čeledi Cobitidae.

Čeledi Cyprinidae i Cobitidae pochází z Asie. Jejich přítomnost na Balkáně může být vysvětlena vznikem Balkánsko-anatólsko-iránské plošiny, která umožnila disperzi cyprinidů z Asie do Evropy. Plošina vznikla na počátku oligocénu (cca 33 mil.), což se přesně shoduje s oddělením hlavních linií podčeledi Leuciscinae (Perea et al., 2010). Během oligocénu zůstaly Tethys i Paratethys izolovány Balkánsko-anatólsko-iránskou plošinou (Rögl, 1999). Před cca 28 mil. let moře toto území rozdělilo na anatólské a balkánské ostrovy. Tato událost pozdního oligocénu měla pravděpodobně vliv na evoluční rozdělení balkánských a anatólských druhů. Slovinský koridor, který umožnil mořské propojení mezi moři Tethys a Paratethys, oddělil Balkánsko-anatólskou oblast od zbytku Evropy během oligocénu a raného

miocénu. Koridor se uzavřel před cca 20 mil. lety, došlo ke spojení plošiny s Evropou, a tím pravděpodobně došlo k první kolonizaci Evropy sladkovodními rybami z Balkánu.

Počátek pliocénu je charakterizován vyšší vlhkostí v mediteránní oblasti, což může mít za následek diverzifikaci různých rodů podčeledi Leuciscinae skrze nová sladkovodní prostředí, která vznikla během Messinské salinitní krize. Nezanedbatelný vliv na rozšíření ostatních zástupců Leuciscinae v Evropě mělo také pleistocénní zalednění, kdy docházelo ke kolísání hladiny moře (Perea et al., 2010).

4.2 Evoluce ryb krasových poljí Balkánu

Krasová polje Balkánu obývá 22 druhů endemických ryb. Jsou to zástupci rodů *Aulopyge* (Cyprinidae, Cyprininae), *Phoxinellus*, *Delminichthys*, *Telestes*, *Chondrostoma*, *Squalius* (Cyprinidae, Leuciscinae) a *Cobitis* (Cobitidae). Mladší paleogeografické události z období raného až středního miocénu (20-12 mil. let) podpořily vznik většiny recentních rodů. Pravděpodobně kras, který na tomto území vznikl, přispěl ke geografické izolaci a speciaci druhů. Důkazem této teorie jsou nálezy 19 mil. let starých fosilií zástupců rodu *Pseudophoxinus* a *Delminichthys* (Perea et al., 2010).

Na Balkánském poloostrově a zejména v oblasti Dalmácie existoval rozlehlý jezerní systém během raného a středního miocénu (Dinárský jezerní systém, jezero Skopje). Rozdělení a zmizení těchto jezer mělo za následek izolaci a speciaci druhů, například u rodu *Delminichthys*. Ten se oddělil od rodu *Pelagus* před cca 14 mil. let. To se shoduje i s oddělením rodu *Chondrostoma* od její sesterské skupiny *Phoxinellus* izolovaného v Dalmácii před 14,6 mil. let (Perea et al., 2010). Rod *Delminichthys* se podle autorů Zardoya & Doadrio (1999) oddělil od evropského rodu *Pelagus* (dříve *Pseudophoxinus*) v době miocénu před cca 13 mil. let. Po této události následovalo tektonické stlačení oblasti (12,5 mil. let), které iniciovalo výzdvih Dinárských Alp. Tato orogenetická událost mohla mít za následek vznik bariéry pro dalmatské druhy rodů *Chondrostoma*, *Squalius* a *Telestes*. Rod *Telestes* se oddělil před cca 12,4 mil. let. Oddělení rodu *Chondrostoma* se odehrálo před 9,7 mil. let a k oddělení rodu *Squalius* došlo před 9,2 mil. let (Perea et al., 2010). Rody *Chondrostoma*, *Telestes* a *Phoxinellus* tvoří jednu monofyletickou skupinu, která pravděpodobně vznikla v Dalmácii (Freyhof et al., 2006).

Divergence jaderské linie rodu *Cobitis* začala v miocénu a trvala až do pleistocénu. Mezi geologické události, které ovlivnily diverzitu druhů obývajících toto úmoří, patří především výzdvih Dinárských hor, evoluce dinárského jezerního systému, lokální tektonická aktivita, propojení řek a kolísání hladiny v období glaciálu. Během raného miocénu došlo ke

změně velikosti některých jezer a k jejich dočasnému propojení. Na hranici pliocénu a pleistocénu docházelo v oblasti k silné tektonické aktivitě, která měla pravděpodobně za následek oddělení druhů *Cobitis herzegovinensis* a *Cobitis illyrica*. Na základě geologické evidence byly řeky Neretva a Cetina až do raného pliocénu podstatně delší a vzájemně propojeny. Během pliocénu stoupla hladina moře, což vedlo k izolaci těchto řek a diferenciaci druhů. Období glaciálů na konci pleistocénu finálně ovlivnilo evoluční historii druhů rodu *Cobitis* (Buj et al., 2015).

4.3 Čeleď Cyprinidae

Čeleď Cyprinidae tvoří jednu z nejpočetnějších sladkovodních čeledí na světě. Kaprovité ryby mají širokou ekologickou valenci a jsou přítomny téměř na všech kontinentech kromě Austrálie, Jižní Ameriky a Antarktidy (Kottelat & Freyhof, 2007).

Cyprininae

Rod *Aulopyge* je monotypický a zahrnuje jediný druh *Aulopyge huegelii* Heckel, 1841, (příloha 1), který je sesterským druhem rodu *Barbus* (Jang et al., 2015). Dosahuje velikosti až 200 mm. Vyznačuje se absencí šupin (Kottelat & Freyhof, 2007). *Aulopyge* mění v říjnu prostředí a na zimu se uchyluje do podzemních vod a jeskyň (Aganovic, 1969). Toto tvrzení objasňuje její noční aktivitu během období, které tráví v povrchových vodách. Na začátku března se přemísťuje zpět do povrchových toků. Preferuje potoky s rychle tekoucí vodou. Vyskytuje se v poljích Glamočko, Livanjsko a Duvanjsko (Kottelat & Freyhof, 2007) a v řekách Krka a Zrmanja (IUCN, 2016).

Je to jediný druh krasových poljí Balkánu, u kterého byla v laboratorních podmínkách sledována sezónní a diurnální aktivita a rozmnožování. Je to druh aktivní v noci a v teplé části roku. Bylo zjištěno, že aktivita *Aulopyge* stoupá s narůstající výškou hladiny, s prodlužující se délkou dne a stoupající teplotou. První aktivita je zaznamenána v době, kdy teplota vody dosahuje 13°C a veškerá aktivita je ukončena koncem října. *Aulopyge* je nejaktivnější při teplotě vody 20°C. Této teploty voda dosahuje v polovině května, kdy se *Aulopyge* začíná třít. Délka tření se odhaduje na čtyři týdny a tření se u jedinců může opakovat (iteroparie). Jikry klade do štěrbin mezi kameny nebo je ukrývá v puklinách. Doba líhnutí je pět dní, pokud teplota dosahuje 20°C. Při teplotě 17°C se doba líhnutí prodlouží až na čtrnáct dní. *Aulopyge huegelii* patří mezi nejvíce ohrožené druhy oblasti. Největší hrozbu pro tento druh představuje znečištění vod a stavba přehrad (Bless & Riehl, 2002).

Leuciscinae

Podčeled' Leuciscinae zahrnuje dva rody endemické pro tuto oblast: *Phoxinellus* a *Delminichthys*. Společně se zástupci rodu *Telestes* obývajícími tuto oblast jsou tyto druhy místně nazývané gaovice. Zástupci těchto rodů jsou si vzájemně velmi podobní a nepřesahují velikost deseti centimetrů (Bogutskaya et al., 2012). Přítomnost překrývajících se šupin je typickým plesiomorfickým znakem (Bogutskaya, 1990) (znak odvozený od společného předka, sdílený dvěma a více taxony) této skupiny. Ostatní rody, *Telestes*, *Chondrostoma* a *Squalius*, nejsou celé endemické pro tuto oblast, ale pouze někteří jejich zástupci (*Chondrostoma phoxinus*, *Squalius tenellus*, *Squalius microlepis*).

Poměrně nedávno se u zástupců rodů *Telestes*, *Phoxinellus* a *Delminichthys* rozřešila taxonomie na základě výsledků molekulárních studií (Freyhof et al., 2006). Původně byly řazeny do rodů *Paraphoxinus* nebo *Phoxinellus* společně s dalšími malými kaprovitými rybami z Balkánu a Turecka (Kottelat & Freyhof, 2007).

Sladkovodní prostředí Dinárského krasu je obýváno nejméně deseti endemickými druhy podčeledi Leuciscinae, které se dříve řadily do rodu *Phoxinellus* (Heckel, 1843): *Phoxinellus alepidotus*, *Phoxinellus dalmaticus*, *P. pseudalepidotus*, *P. metohiensis*, *P. croaticus*, *P. fontinalis*, *P. ghetaldii*, *P. adpersus*, *P. krbavensis*, *P. jadovensis* (Zupančič & Bogutskaya, 2000). V roce 2003 Zupančič a Bogutskaya (2003) přišli s domněnkou, že by se rod *Phoxinellus* mohl dělit do tří linií. Později Freyhof et al. (2006) na základě molekulárního výzkumu založeného na mitochondriálním genu cytochromu *b* a na základě morfologických studií tuto domněnku potvrdili. Zjistili, že *Phoxinellus* není monofyletickou skupinou, ale zahrnuje tři evoluční linie. Druhy *P. alepidotus*, *P. pseudalepidotus* a *P. dalmaticus* řadí do rodu *Phoxinellus*, zatímco *P. croaticus*, *P. metohiensis* a *P. fontinalis* zařadili do rodu *Telestes*. Pro zbývající druhy, *P. ghetaldii*, *P. adpersus*, *P. krbavensis*, *P. jadovensis*, navrhli zařazení do nového rodu s názvem *Delminichthys*.

Toto rozřazení se v roce 2010 potvrdilo další molekulární fylogenetickou studií, využívající i nukleární markery (Perea et al., 2010). Potvrdila se tedy existence monofyletické skupiny, která zahrnuje čtyři druhy rodu *Delminichthys*. Rod *Delminichthys* tvoří monofyletickou skupinu a jihobalkánský rod *Pelagius* je jeho sesterskou skupinou (Perea et al., 2010).

Rod *Delminichthys*

Všechny druhy rodu *Delminichthys* jsou endemity Chorvatska a Bosny a Hercegoviny (Freyhof et al., 2006). Vzhledem k malé velikosti území, které obývá, je tento rod považován za jeden z geograficky nejizolovanějších evropských rodů, k čemuž došlo výzdvihem Dinárských Alp. Tato událost skončila před cca 8-10 milióny let (Palandačić et al., 2012) a pravděpodobně měla stejný dopad na rod *Phoxinellus* a zástupce rodu *Telestes* z této oblasti. Tento rod pravděpodobně vznikl v jihovýchodním Balkánu a do Dalmácie se dostal právě z této oblasti (Freyhof et al., 2006). Všechny druhy rodu *Delminichthys* obývají chladné toky malých krasových povodí a zástupci migrují do podzemních vod během zimy a období sucha (Freyhof et al., 2006). Rod *Delminichthys* reprezentují malé druhy s velmi tenkými nepřekrývajícími se šupinami a přerušenou postranní čarou.

Delminichthys ghetaldii (Steindachner, 1882) (synonyma *Phoxinellus pstrossi*, *Paraphoxinus ghetaldii*, *Phoxinellus ghetaldii*) je nejrozšířenějším druhem rodu *Delminichthys* (Palandačić et al., 2012). Ze zmíněných druhů je největší, dosahuje délky až 130 mm. Kulaté šupiny pokrývají celé tělo a jsou hluboce zapuštěny v kůži. Podél postranní čáry jsou šupiny blízko u sebe a mají větší velikost než na ostatních částech těla (Bogutskaya & Zupančič, 2003). *Delminichthys ghetaldii* je přítomen v tocích a pramenech s čistou vodou, obývá také podzemní vody a jeskyně. Je ohrožen znečištěním a destrukcí prostředí v důsledku ekonomického růstu oblasti. Vyskytuje se v poljích Ljubomirsko a Fatničko (Kottelat & Freyhof, 2007) a v polji Popovo a Jezero (Zupančič & Bogutskaya, 2002). Společně s endemickým druhem *T. dabar* obývá Dabarské polje (Bogutskaya et al., 2012). Toto polje leží severně od Popova polje a je od něj odděleno řekou Bregavou, která tvoří přítok Neretvy. Obývá také pramen Ombla (Zupančič & Bogutskaya, 2002).

Delminichthys adpersus (Heckel, 1843), (příloha 2), (synonyma *Phoxinellus adpersus*, *Paraphoxinus adpersus*) má celé tělo pokryté šupinami, které ale nejsou tak hluboce zapuštěny do kůže jako u ostatních druhů tohoto rodu. Jsou viditelné a překrývají se v místě za hlavou a po stranách ocasního násadce (Bogutskaya & Zupančič, 2003). Od ostatních druhů ho odlišuje především větší velikost oka. Vyskytuje se v tocích, jezerech a pramenech s čistou vodou. Obývá povodí řeky Vrljiky, která protéká poljem Imotsko. Byl objeven v potoce Draga, který náleží řece Trebižat, přítoku řeky Neretvy. Pravděpodobně se tento druh nachází i v řece Tihaljina, která je zásobena podzemními vodami z polje Imotsko, a s řekou Trebižat je propojena přes řeku Mlada (Zupančič & Bogutskaya, 2002). Vyskytuje se také v Červeném jezeře a žije v řece Matica (Kottelat & Freyhof, 2007).

Delminichthys jadovensis Zupančič & Bogutskaya 2002 (synonymum *Phoxinellus jadovensis*). U druhu *Delminichthys jadovensis* došlo k výrazné redukci šupin hlavně v porovnání s druhem *D. adspersus*. Šupiny jsou hluboce zapuštěny v kůži a nejsou téměř viditelné. Šupiny postranní čáry jsou blízko u sebe a mají větší rozměr než v ostatních částech těla. Tělní šupiny jsou malé a kulaté, relativně daleko od sebe hlavně na hřbetní a břišní straně, ale pokrývají celé tělo (Bogutskaya & Zupančič, 2003). *Delminichthys jadovensis* dosahuje velikosti 93 mm. Žije v potocích s mírně tekoucí a čistou vodou. Je endemickým druhem řeky Lika a jejího přítoku Jadova v Chorvatsku. Jeho výskyt závisí na výšce podzemní hladiny, zimu může trávit v podzemí nebo schovaný v bahně (Kottelat & Freyhof, 2007). Druh je ohrožený čerpáním podzemní vody a introdukcí ryb *Squalius cephalus* a *Lepomis gibbosus* (Kottelat & Freyhof, 2007).

Delminichthys krbavensis Zupančič & Bogutskaya 2002 (synonymum *Phoxinellus krbavensis*) se liší od *D. jadovensis*, *D. adspersus* a *D. ghetaldii* stupněm redukce tělních šupin i šupin postranní čáry, která je místy přerušena. Šupiny jsou málo viditelné, protože jsou hluboce zapuštěny v kůži (Bogutskaya & Zupančič, 2003). Na postranní čáře dosahují větších rozměrů než v ostatních částech těla. Od sebe oddělené tělní šupiny jsou velmi malé a chybí v oblasti prsních ploutví a za hlavou. Tento druh se, společně s *T. fontinalis*, vyskytuje v Krbavském polji, kde obývá krasové toky s pomalu tekoucí vodou (Zupančič & Bogutskaya, 2002). Oba druhy obývají podzemní prostory během sucha a zimních měsíců a jsou ohroženy odčerpáváním vody a introdukcí druhů *Salmo trutta* a *Oncorhynchus mykiss* (Kottelat & Freyhof, 2007).

Rod *Phoxinellus*

Pro druhy rodu *Phoxinellus* je charakteristická absence šupin (Freyhof et al., 2006). Téměř u všech zmíněných druhů šupiny chybí, nacházejí se většinou jen podél postranní čáry (Bogutskaya & Zupančič, 2003). Všechny druhy obývají výhradně prostředí krasové oblasti v Chorvatsku a v Bosně a Hercegovině. Pokud dojde k vyschnutí tohoto prostředí, ryby přežívají v pramenech a jeskyních. Stejně tak v podzemí přečkávají zimu. Rod *Phoxinellus* společně s rodem *Chondrostoma* reprezentují sesterskou skupinu rodu *Telestes* (Perea et al., 2010).

Pro druh ***Phoxinellus dalmaticus*** Zupančič a Bogutskaya, 2000 je charakteristické téměř holé tělo bez šupin, které se nacházejí jen podél postranní čáry. Šupiny mají přibližně stejnou velikost a na většině míst se překrývají. Je nejmenší ze tří druhů a jeho maximální zaznamenaná velikost dosahuje 59,2 mm (Zupančič & Bogutskaya, 2000). Obývá potoky

s pomalu tekoucí vodou (Kottelat & Freyhof, 2007) a je endemickým druhem řeky Čikola z povodí řeky Krka, kde žije společně s druhem *Aulopyge huegelli* a *Telestes turskyi* (Zupančič & Bogutskaya, 2000). Tento druh stejně jako ostatní je ohrožen čerpáním vody a jejím znečištěním (Kottelat & Freyhof, 2007).

Phoxinellus alepidotus Heckel, 1843 (synonymum *Paraphoxinus alepidotus*) byl pojmenován na základě hlavního morfologického znaku, kterým je absence šupin. Další autoři Heckel & Kner (1858) upřesnili pozici šupin. Ty se nacházejí jen podél postranní čáry. *Phoxinellus alepidotus* dosahuje velikosti do 145 mm. Hlavní lokalitou, kde se tento druh nachází, je povodí řeky Cetiny v Sinjském polji, objeven byl také v Livanjském polji (Zupančič & Bogutskaya, 2000). Obývá také toky s čistou vodou v polji Glamočko. Byl uváděn i z Duvanjského polje (Kottelat & Freyhof, 2007), ale zde se nevyskytuje. V roce 1999 byl Zupančičem potvrzen výskyt v řece Korana v Grahovském polji. Tato řeka je podzemně propojená s dunajským povodím (Zupančič a Bogutskaya, 2002). Společně s *Aulopyge huegeli* byl *Phoxinellus alepidotus* objeven v jezeře Miloševo poblíž města Sinj (Zupančič a Bogutskaya, 2002). Během zimy a suchého období se tento druh stahuje do podzemních vod. Je ohrožen znečištěním, destrukcí prostředí a introdukcí nepůvodních druhů (Kottelat & Freyhof, 2007).

Phoxinellus pseudalepidotus Zupančič & Bogutskaya, 2003 (příloha 3) má také téměř holé tělo bez šupin a je morfologicky velmi podobný druhu *Phoxinellus alepidotus*. Šupiny jsou přítomny na postranní čáře a pár šupin se nachází za hlavou pod postranní čarou a nad ní, což ho odlišuje od předchozího druhu. Šupiny se nepřekrývají a nacházejí se blízko u sebe. Směrem k ocasní ploutvi dochází k jejich postupné redukci (Bogutskaya & Zupančič, 2003). Vyznačují se velikostí do 100 mm (Kottelat & Freyhof, 2007). Výskyt tohoto druhu je vázán na mělká prostředí potoků a jezer s čistou vodou a pomalým proudem. Obývá Mostarské blato v Bosně a Hercegovině. V literatuře dříve zmíněný *Phoxinellus alepidotus* nalezený v povodí Neretvy je pravděpodobně *Phoxinellus pseudalepidotus* (Bogutskaya & Zupančič, 2003).

Rod *Telestes*

Bazální druhy rodu *Telestes* (*T. fontinalis*, *T. croaticus*) společně s rodem *Phoxinellus* patří striktně mezi dalmatské druhy. Potomci těchto druhů v Dalmácii zůstali a vytvořili tak geograficky izolované druhy (*T. metohiensis*, *T. polylepis*, *T. turskyi*, *T. ukliva*) (Freyhof et al., 2006). Některé druhy byly dříve zařazeny mezi *Leuciscus*. Tři druhy z rodu *Phoxinellus* byly nedávno přerazeny do rodu *Telestes*. Systematika je stále nedorozřešena (Kottelat &

Freyhof, 2007). Rod *Telestes* zahrnuje především říční druhy adaptované na chladnější vodu. Všechny druhy této oblasti mají redukované šupiny, které jsou hluboce zapuštěny v kůži (Freyhof et al., 2006). Společně se zástupci rodů *Phoxinellus* a *Delminichthys* patří mezi vysoce ohrožené druhy díky jejich malé oblasti rozšíření (Freyhof et al., 2006).

Telestes croaticus Steindachner, 1865 (synonymum *Phoxinellus croaticus*) má velmi tenké nepřekrývající se šupiny (příloha 4), které pokrývají celé tělo. Postranní čára je přerušovaná. *Telestes croaticus* dosahuje velikosti 165 mm. Jeho výskyt je vázán na potoky s čistou vodou a během zimy a suchého období žije v podzemních vodách. Vyskytuje se v řekách Lika, Jadova a Ričica (Kottelat & Freyhof, 2007). Objeven byl také v polji Ličko a v pramenech polje Gacko (Zupančič, 2008), což je důkaz podzemního propojení mezi řekami Lika a Gacka (Palandačić, 2012). Tento druh je ohrožen introdukcí nepůvodních druhů, znečištěním a destrukcí prostředí (Kottelat & Freyhof, 2007).

Telestes fontinalis, Karaman 1972 (synonymum *Phoxinellus fontinalis*) se vyznačuje tenkými drobnými šupinami, které se nepřekrývají a jsou pravidelné. Pokrývají celé tělo a jsou zřetelně viditelné (Zupančič & Bogutskaya, 2002). Od ostatních druhů ho odlišuje krátká přerušovaná postranní čára a velikost do 80 mm (Kottelat & Freyhof, 2007). Vyskytuje se v krasových tocích a pramenech v Kravském polji v Chorvatsku. Během zimy a období sucha obývá podzemní vody (Zupančič & Bogutskaya, 2002). Druh je ohrožen čerpáním podzemních vod a introdukcí lososovitých ryb *Salmo trutta* a *Oncorhynchus mykiss* (Kottelat & Freyhof, 2007).

Telestes metohiensis Steindachner, 1901 (synonyma *Paraphoxinus*, *Phoxinellus metohiensis*). Zupančič a Bogutskaya (2002) a Bogutskaya a Zupančič (2003) upřesnili popis tohoto druhu nalezeného v poljích Nevesinjsko, Gatačko, Cerničko v Bosně a Hercegovině. Další dva druhy z polje Konavovsko v jižním Chorvatsku a Dabarsko v Bosně a Hercegovině jsou popsány jako nové. Vyznačují se velikostí kolem 100 mm. Šupiny jsou přítomny po celém těle, jsou drobné a nepřekrývají se. Druh se vyskytuje v potocích s čistou vodou a zimu tráví v podzemních vodách. Druh je ohrožen destrukcí prostředí a znečištěním (Kottelat & Freyhof, 2007). *Telestes metohiensis* je pravděpodobně sesterským taxonem *T. croaticus* a *T. fontinalis* (Palandačić et al., 2012). Oddělení druhů *Telestes metohiensis* a *Telestes croaticus* se podle Ketmaiera et al. (2004) uskutečnilo před cca 3,25 mil. let.

Telestes polylepis Steindachner, 1866 (synonymum *Leuciscus polylepis*) dosahuje velikosti 150 mm (Kottelat & Freyhof, 2007) a od *T. karsticus* se liší menším počtem šupin (Marčić et al., 2011). Obývá čisté potoky, prameny a podzemní vody. *T. polylepis* patří mezi velmi ohrožené endemické druhy (Marčić et al., 2011). Je známá jen malá populace, která je

na pokraji vyhynutí (Kottelat & Freyhof, 2007). Jeho současný výskyt je vázán na potok Stajnička Jaruga v Chorvatsku. Dříve byl také nalezen v jezeře Šmit a v okolí Zagorské Mrežnice (Marčić et al., 2011).

Telestes turskyi (Heckel, 1843) (příloha 5) (synonymum *Leuciscus turskyi*) dosahuje velikosti 160 mm. Šupiny se nacházejí podél postranní čáry a překrývají se. Preferuje pomalu tekoucí a stojatou vodu. Byl nalezen v potoce Čikola v povodí Krky v Chorvatsku společně a je možné, že tráví čas v podzemních vodách. Stejně jako ostatní druhy i tento je ohrožen čerpáním podzemní vody a znečištěním prostředí (Kottelat & Freyhof, 2007).

Telestes karsticus, Marčić, 2011 (synonyma *Phoxinellus croaticus*, *Paraphoxinus croaticus*) patří mezi endemity s menším rozšířením. Je známý pouze ze čtyř lokalit, kterými jsou okolí pohoří Velika a Mala Kapela, polje Stanjica, Lugovo polje a polje Jasenak. Nejhojnější populace byla nalezena v polji Lugovo, kde se nevyskytuje s žádným jiným druhem tohoto rodu (Marčić et al., 2011). Od *T. fontinalis* se liší kompletní postranní čarou. Od *T. croaticus*, stejně jako od druhu *T. metohiensis*, ho odlišují překrývající se šupiny. Od *T. turskyi* se liší menším počtem šupin mezi postranní čarou a základem prsních ploutví (Marčić et al., 2011). Společně s *T. polylepsis* by měl být zařazen do kriticky ohrožených druhů (IUCN, 2016).

Telestes dabar Bogutskaya et al., 2012 dosahuje velikosti 45 mm. *Telestes dabar* se liší od *T. metohiensis* a *T. miloradi* nepřekrývajícími se šupinami téměř po celém těle. Šupiny se překrývají jen v oblasti postranní čáry a většinou na ocasním násadci. Jsou nepravidelně rozmístěny, ale blízko u sebe. Šupiny postranní čáry jsou obecně větší než v jejím okolí. Neúplnou postranní čáru mají často přerušenu (Bogutskaya et al., 2012). Tento druh se vyskytuje ve dvou řekách Vrijeka a Opačica v Dabarském polji ve východní Bosně a Hercegovině. Tyto řeky v létě nevysychají. Ačkoli nebyly nalezeny žádné informace o jeho výskytu v podzemí, nejspíše v podzemí přečkává období horka a zimy. Od května do září byl nalezen v mělké vodě poblíž místa, kde podzemní voda vyvěrá na povrch. Voda je čistá a není zde téměř žádný proud (Bogutskaya et al., 2012). Patří mezi nejohroženější druhy právě díky malému rozšíření. Největší hrozbu pro tento druh a *T. metohiensis* představuje budování kanálů, které mají kontrolovat záplavy a kvůli kterým dochází k vysychání poljí (Bogutskaya et al., 2012).

Telestes miloradi Bogutskaya et al., 2012 má pravidelné a stejně velké šupiny, které pokrývají téměř celé tělo a na většině míst se nepřekrývají, což ho odlišuje od druhů *T. metohiensis* a *T. dabar*. Postranní čáru má kompletní. Byl objeven v řece Ljuta

v Konavoskom poli (Bogutskaya et al., 2012), což je jediná známá lokalita jeho výskytu. Byl považován za vyhynulý, nedávno byl znovu objeven (Jelić & Jelić, 2015).

Rod *Chondrostoma* zahrnuje řadu druhů z celé Evropy a Blízkého Východu (Durand et al., 2003). Pro druh *Chondrostoma phoxinus* Heckel, 1843 (příloha 6) je typické protáhlé tělo s velikostí do 155 mm (Kottelat & Freyhof, 2007). Tento druh se podobá ostatním druhům rodu, ale cykloidní šupiny má extrémně malé (Čaleta et al., 2008). V povodí Neretvy se vyskytuje druh *Chondrostoma knerii*, která má s dalšími sedmi druhy výrazně větší šupiny než *Chondrostoma phoxinus* a která je endemitem krasových vodních toků (Kottelat & Freyhof, 2007). *Chondrostoma phoxinus* obývá povodí řeky Cetiny v Chorvatsku a v Bosně a Hercegovině žije v poljích Glamočko a Livanjsko (Čaleta et al., 2008). V Duvanjském polji byl tento druh nalezen společně s *Aulopyge huegelii* (Zupančić & Bogutskaya, 2002). Také byl objeven v jezeře Buško Blato. Vyskytuje se na skalnatém a zarostlém dně a většinu života stráví v podzemních vodách. Živí se různými řasami, malými korýši a larvami hmyzu (Čaleta et al., 2008). Patří mezi silně ohrožené druhy hlavně znečištěním a destrukcí prostředí (Kottelat & Freyhof, 2007).

Rod *Squalius* podobně jako rod *Chondrostoma* není endemickým rodem a také tento rod zahrnuje veliký počet zástupců po celé Evropě. Rozšíření zástupců dvou rodů z krasových poljí a jejich ekologické nároky se téměř shodují (Kottelat & Freyhof, 2007). Pro dva endemické druhy poljí *S. microlepis* a *S. tenellus* jsou typické redukované (malé) šupiny hluboce zapuštěné ve škáře (Freyhof et al., 2006). V oblasti se vyskytují i další zástupci tohoto rodu, kteří ale nejsou vázáni na krasová polje (*S. squalus*, *S. svalizze*, *S. illyricus*) a jejich šupiny jsou výrazně větší a mají jich méně (příloha 7), stejně jako ostatní zástupci tohoto rodu (Kottelat & Freyhof, 2007).

Squalius microlepis Heckel, 1843 (synonymum *Leuciscus microlepis*) se liší šupinami, které pokrývají celé tělo. Velikost tohoto druhu dosahuje 340 mm. Preferují stojatou vodu. Vyskytuje se v řece Matica a také v povodích poblíž Imotski a Vrgorac. V povodí Neretvy byl tento druh již vyhuben. Dospělci jsou predátoři. Tento druh je ohrožen nadměrným rybolovem (Kottelat & Freyhof, 2007).

Squalius tenellus Heckel, 1843 se od svých druhů západního Balkánu liší větším počtem šupin podél postranní čáry. Je o něco větší než *Squalius microlepis*, dosahuje délky až 400 mm. Vyskytuje se v řece Cetina a obývá Livanjsko pole, jezera Buško a Mandečko, a polje Duvanjsko, Šuičko a Glamočko. Preferuje pomalu tekoucí vody a jezera. Během zimy a suchého období se stahuje do podzemních vod. Dospělci se živí menšími rybami (Kottelat & Freyhof, 2007).

4.4 Čeleď Cobitidae

Do rodu *Cobitis* patří asi 60 druhů sladkovodních ryb rozšířených v mírném pásmu Evropy a Asie (Buj et al., 2014). Jaderské povodí v Chorvatsku a Bosně a Hercegovině je obýváno šesti druhy rodu *Cobitis* (Buj et al., 2015), z nichž tři obývají krasová polje. Rod zahrnuje tzv. kryptické druhy. To jsou morfologicky velmi podobné druhy, proto je jejich systematika problematická a stále nevyřešena (Buj et al., 2014). Především v centrální a východní Evropě u řady druhů dochází k hybridizaci (Kottelat & Freyhof, 2007). Druhy obývající krasová polje patří mezi velmi ohrožené hlavně díky antropogenním vlivům (Buj et al., 2015).

Druhy rodu *Cobitis* obývají především měkké dno (Šanda et al., 2008), kde přes den zůstávají schováni v písku a v noci zde shání potravu. Mají vyvinutý speciální aparát, který jim pomáhá filtrovat potravu ze substrátu. Mohou přijímat kyslík ze vzduchu, který je absorbován střevy (Kottelat & Freyhof, 2007). Většina druhů má protáhlý tvar a projevuje se výrazným pohlavním dimorfismem. Samci jsou menší než samičky. Chování během tření bylo podobné u všech druhů. Samec pronásleduje samici do husté vegetace, vytvoří kruh kolem samičího těla a samice vypustí vajíčka. Ta nejsou lepivá, ale nabobtnají a uchytávají se na vegetaci (Kottelat & Freyhof, 2007). Všichni zástupci rodu *Cobitis* mají malé šupiny, nejen druhy endemické pro tuto oblast.

Druh *Cobitis jadovaensis* Mustafić et al., 2008 má malé šupiny, které jsou ale jasně viditelné a pokrývají celé tělo. *C. jadovaensis* je od ostatních druhů jak morfologicky, tak geneticky odlišný (Buj et al., 2014). Je endemitem krasové řeky Jadova, která během léta pravidelně vysychá. Předpokládá se, že tento druh po vyschnutí řeky přežívá v podzemních vodách (Mustafić et al., 2008).

Druh *Cobitis herzegovinensis* Buj & Šanda 2014 má drobné šupiny, které pokrývají celé tělo. Obývá jen jednu lokalitu a to Mostarsko blato v Bosně a Hercegovině (Buj et al., 2015).

Druh *Cobitis illyrica* Freyhof & Stelbrink, 2007 (příloha 8) má stejně jako *C. herzegovinensis* drobné šupiny po celém těle, které jsou viditelné až při zvětšení. Tento druh se vyskytuje na různých lokalitách. Byl zaznamenán v řece Matice a v Baćinských jezerech. Vyskytuje se v poljích Imotsko a Jezero v Chorvatsku (Buj et al., 2014). Na základě analýzy mitochondriální DNA se zdá, že tato populace není s ostatními propojená (Buj et al., 2015).

Druh *Cobitis dalmatina* Karaman, 1928 společně s druhem *Cobitis narentana* Karaman, 1928 se v oblasti krasových poljí nevyskytují, ale jsou endemickými druhy

povrchových vod. *Cobitis bilineata* Canestrini, 1865 také žije v povrchových vodách, ale je rozšířen i v jiných evropských zemích. Geneticky se velmi odlišuje od ostatních zmíněných druhů (Buj et al., 2014).

Vzhledem k velkému množství endemických druhů na tak malém území a jejich rozdílům v genetické diverzitě je potřeba dalších, především populačně genetických analýz (Buj et al., 2014).

4.5 Redukce šupin a komplexnosti ošupení

Společným znakem všech výše zmíněných endemických druhů je redukce šupin a změna komplexnosti ošupení. V rámci řádu Cypriniformes došlo k redukci šupin nezávisle třináctkrát (Harris, 2012). U podzemních ryb k ní dochází poměrně často (Romero & Green, 2005), ale stále není jasné, co je příčinou redukce. Podle některých autorů je hlavní funkcí šupin obrana proti predátorům (Marchinko, 2009), podle jiných je to zásobárna vápníku v prostředí chudém na tento prvek (Smith et al., 2014). Vody krasových poljí jsou však na vápník bohaté, a ryby si tudíž nepotřebují dělat jeho zásobu. Toto platí i pro krasové vody v okolních řekách, kde se vyskytují druhy ryb, které šupiny nemají redukované. Proto tato hypotéza nejspíše v tomto případě neplatí.

Predátoři se vyskytují jen v některých krasových poljích, ale není jasné, zda jsou tu původní nebo byli introdukováni. V druhém případě by na evoluční adaptaci ryb krasových poljí neměli vliv. Podle Bell et al. (1993) je výhodné, pokud se metabolické náklady v prostředí bez selektivního tlaku predátorů soustředí na růst. Ty by se jinak využily na tvorbu šupin. Druhy krasových poljí se však vyznačují menší velikostí. Mezi další výhody redukovaných šupin patří změna ve vznášivosti ve vodě (Myhre & Klepaker, 2009) a větší pohyblivost ryb (Bergstorm, 2002).

U rodu *Phoxinellus* byla zjištěna mutační změna dvou genů, *fgfr1a* a *fgfr20a*, která způsobila změnu jejich funkce (Daane et al., 2015). Právě kombinace změny funkce obou genů má za následek fenotyp šupin pozorovaný u druhů tohoto rodu. Ztráta funkce jen jednoho z těchto genů k tomuto fenotypu nevede. Naopak ztráta funkce genu *fgfr1a* vede k redukci počtu šupin, které jsou ale značně větší (Daane et al., 2015). Změna funkce těchto genů nebyla pozorována u druhů *T. dabar* a *T. metohiensis*, které autoři ve studii také použili (Daane et al., 2015), a tak zatím není znám ani genetický mechanismus ani důvod redukce šupin u těchto dvou druhů, ale ani dalších druhů obývajících krasová polje.

4.6 Migrace

Výše uvedené druhy ryb žijící v krasové oblasti obývají během suchých období podzemní vody. Především gaovice (druhy rodu *Delminichthys*, *Phoxinellus* a *Telestes*) využívají podzemních toků k migraci krasovým prostředím. Důvody migrace mohou být různé a zahrnovat například reprodukci, vyhledávání potravy nebo využití nových ekologických nik. Za nejhojnější druh, který takto migruje, je považován *Delminichthys adspersus* (Palandačić et al., 2012).

Na začátku suchého období klesne hladina vody, která se z poljí začne vsakovat do podzemí a často zbyde jen pramen. Ryby aktivně následují mizející vodní plochu a stahují se do podzemí, kde mohou přežít několik měsíců (Palandačić et al., 2012). Gaovice (druhy rodu *Delminichthys*, *Phoxinellus*, *Telestes*) tráví suché období v létě v několika malých podzemních jezerech propojených estavelami, tj. přírodními sifony. Během záplav ryby tento prostor opustí propojením podzemních kanálů a otevřením estavel. Estavely během záplav přebírají funkci toků a vytlačují vodu směrem do poljí, kde gaovice dočasně žijí, než voda opět ustoupí (Milanović, 2015).

Migrace podzemními toky byla prokázána u *Delminichthys adspersus*, který má v povrchových vodách značně fragmentární rozšíření právě díky migraci podzemními vodami. Obývá Červené jezero a několik pramenů, které jsou buď přímo nebo nepřímo propojeny na říční systémy řek Vrljika, Tihaljina a Matice (Zupančič & Bogutskaya, 2002). Centrální část náleží říčnímu systému Vrljika, která končí ponorem Sajnoviči. Po průtoku pod pohořím Drinovci se část této řeky znovu objevuje jako řeka Tihaljina, ke které jsou nepřímo napojeny jižní lokality. Rozdíl ve výšce těchto lokalit je 90 m, což ztěžuje migraci. Na základě použití barviv se zjistilo podzemní propojení mezi potoky Grude a říčním systémem Tihaljina. Systémy jsou propojeny několika estavelami, které mohou zapříčinit protiproud, a tímto způsobem může dojít k migraci z nižších částí do vyšších (Palandačić et al., 2012).

Existují alespoň dva podzemní kanály, kterými je Červené jezero spojeno s centrální lokalitou. Kanály však nejsou pravidelně aktivní, objevují se jen za přítomnosti velkých srážek, a tak se migrace pravděpodobně nevztahuje na každou generaci. Míra migrace z Červeného jezera do centrální části je 7x vyšší než v opačném směru. Jednosměrná migrace byla zjištěna ve více lokalitách. Nejvyšší míra migrace probíhá z řeky Vrljika do Blata. Z Blata pak ryby hojně migrují směrem do centrální části a z řeky Nezdavice více migrují směrem do jižnějších lokalit než v opačném směru (Palandačić et al., 2012).

Řeky Rastočka Matica a Vrgoračka Matica patří mezi jižní lokality, které jsou mezi sebou propojeny, ale nejsou napojeny na jiný vodní tok. Ryby z těchto dvou lokalit jsou součástí panmiktické populace, která je kompletně izolovaná (Palandačić et al., 2012).

Další druhy s rozšířením v několika povrchově nepropojených poljích pravděpodobně migrace vykonávají také, ale zatím to nebylo zkoumáno. Další možností je, že podzemní toky umožňovaly migrace těchto druhů v minulosti, avšak nyní už jsou populace izolované, jako tomu je například u druhu *Salmo obtusirostris*. Tento endemický druh se přirozeně vyskytuje ve čtyřech řekách Krka, Jadro, Neretva a Zeta, které ústí do Jaderského moře. V každé z těchto oblastí se fenotyp pstruhů výrazně liší. Pohoří Mosor a Biokovo oddělují řeku Jadro od západního povodí řeky Neretvy a povodí řeky Vrljika leží mezi těmito dvěma řekami. Řeka Vrljika se noří do podzemí a znovu se objevuje jako řeka Trebižat, která ústí do Neretvy. Propojení říčních systémů, které obývá pstruh z Neretvy a Vrljiky značí, že populace z řeky Vrljika se pravděpodobně vyvinula z populace pocházející z Neretvy. Příbuznost těchto dvou populací se potvrdila i na základě mitochondriální DNA (Snoj et al., 2008).

Přijatelným vysvětlením výskytu a genetické diverzity pstruhů z řek Vrljika a Neretva je takové, že v minulosti proběhla kolonizace přes přímé napojení na řeku Trebižat. Nynější genetický základ populace je pravděpodobně výsledkem vikariance, kdy se populace rozdělila vznikajícím říčním systémem do větší neretvanské populace a menší vrljické. K oddělení těchto dvou populací došlo asi před 135 – 270 000 lety (Snoj et al., 2008). Vysvětlením může být, že řeky Vrljika a Trebižat kdysi tvořily jednotný systém, který umožňoval obousměrnou migraci ryb, dokud se řeka Vrljika nedostala důsledkem krasování a tektonického posunu do podzemí. Geologická evidence ale tomuto tvrzení odporuje. Bariéra, která odděluje ponory řeky Vrljiky v polji Imotsko a řeku Trebižat, je stará miliony let. Odpovídá období pleistocénu, kdy se poprvé *Salmo* objevil a kdy začala jeho fragmentace. Jeho rozšíření podzemními cestami se tedy jeví jako nejpravděpodobnější vysvětlení výskytu v řece Vrljika. Tyto dvě řeky jsou nyní propojeny pouze podzemními toky a tento druh není schopen migrace v podzemí. Data k porovnání morfologie těchto druhů nejsou k dispozici, je však zřejmé, že populace se fenotypově liší. Populace z řeky Vrljiky zůstala reprodukčně izolovaná posledních pár stovek až tisíců let (Snoj et al., 2008).

5. Podzemní fauna

V krasových poljích se objevuje velké množství ponorných řek, kde žije řada endemických živočišných druhů. Živočichové obývající podzemní vody, tzv. stygobionti se museli přizpůsobit odlišným podmínkám pro život, než které panují v povrchových vodách. Velké množství endemitů se zde vyskytuje díky dlouhé a nepřerušené evoluci (Mihevic, 2010).

Podzemní prostředí se vyznačuje nepřítomností světla a nízkou, ale relativně stálou teplotou. V podzemí díky absenci světla neprobíhá fotosyntéza ani se zde nenachází žádné autotrofní organismy. Živin se zde objevuje málo a živočichové jsou závislí na příjmu potravy, která se do podzemí dostane z povrchu. Organický materiál se do podzemí může dostat z vertikálně prosakující vody nebo z ponorů (Bonacci, 1987).

Života v podzemních podmínkách jsou schopni pouze ti živočichové, kteří dokáží maximálně využít dostupnou energii a vykazují pomalejší metabolismus. Mezi tyto živočichy patří (kromě hmyzu) asi 17 % všech bezobratlých (Sket, 1999) a jediný obratlovec *Proteus anguinus*. Světločivné orgány se u živočichů redukovaly, jelikož by v tomto prostředí neměly žádnou funkci (Culver & Pipan, 2009) a u podzemních živočichů došlo ke ztrátě pigmentace (Palandačić et al., 2012). Nápadné je i prodloužení končetin a zvýšení počtu štětín a brv. Živočichové se v podzemí orientují především pomocí mechanoreceptorů a chemoreceptorů. U některých skupin je běžná neotenie, stav, kdy u dospělce přetrvávají juvenilní znaky.

Oblast jižního krasu patří mezi hot spot biodiversity podzemních živočichů. Počet podzemních druhů v podzemí krasových poljí není znám, řádově jich budou stovky až tisíce. Stále se popisují nové druhy. Jen v jeskyni Vjetrenica v Popově polji v Bosně a Hercegovině je známo přes 55 druhů živočichů, z nichž 17 druhů je endemických (Sket, 2009).

Podzemní druhy této oblasti patří do řady skupin živočichů: Crustacea, Hydrozoa, Mollusca, Porifera, Amphibia. Dále zmíním jen nejzajímavější zástupce podzemní fauny krasových poljí Dinarského krasu.

Proteus anguinus Laurenti, 1768 (Amphibia: Proteidae) je jediným evropským obratlovcem adaptovaným na život v podzemí. Pohlavní dospělosti dosahuje v 15 letech a rozmnožuje se jednou za 12,5 let. Dožívá se 100 let, ale stále není jasné, co je příčinou takto vysokého věku. Je rozšířen především v jeskyních Slovinska a Chorvatska, kam se dostal před cca 20 mil. let. (Voituron et al., 2011). Byl nalezen v poljích Popovo a Trebinjsko (Ćučkovic, 1978).

Živoucí fosilie *Congeria kusceri* Bole, 1962 (Bivalvia: Dreissenidae) reprezentuje jediného mlže žijícího v podzemních vodách (Gottstein, 2002). Představuje terciérní relikv, který postupně kolonizoval podzemní vody během pleistocénu. Myslelo se, že tento druh před 5 miliony let vymřel (Nuttall, 1990), ale v šedesátých letech byl znovu objeven v podzemních vodách poblíž řeky Neretvy v Chorvatsku. Byl nalezen i na lokalitách v Bosně i Hercegovině (Jalžić, 1998).

Endemický druh *Marifugia cavatica* Absolon & Hrabe 1930 (Annelida: Polycheta: Serpulidae) Absolon & Hrabe, 1930 je jediným mnohoštětinatcem čeledi Serpulidae žijícím ve sladké vodě a obývajícím jeskynní prostředí (Lučić, 2007). Do jeskyň se pravděpodobně dostal v období pliocénu skrze řeky a jezera, které zde existovaly před vznikem krasové oblasti. Nejstarší objevená fosilie pochází z období středního pliocénu ze slovinské jeskyně (Kupriyanova et al., 2009). *Marifugia cavatica* a *Congeria kusceri* obývají ponory v Popově polji (Milanović, 2015).

Velkovrhia enigmatica Matjašič and Sket, 1971 (Cnidaria: Hydrozoa: Bougainvilliidae) je pravděpodobně jediným žahavcem žijícím v podzemních vodách (Gottstein, 2002). Vyskytuje se ve Slovinsku, Chorvatsku i Bosně a Hercegovině. V Chorvatsku se vyskytuje společně se sladkovodní houbou *Eunapius subterraneus* (Porifera: Spongillidae) Sket & Velikonja, 1984. Tento druh je jediný sladkovodní zástupce Porifera nacházející se v podzemních vodách. Obývá šest jeskyní v Chorvatsku (Gottstein, 2002).

Skupina Crustacea v podzemních vodách dominuje. Velká biodiverzita korýšů je dána především absencí hmyzu (Sket, 1999). Řády Syncarida and Thermosbaenacea zahrnují striktně stygobiontní druhy (Gottstein, 2002). Rod *Monolistra* (Isopoda: Sphaeromatidae) je rozšířen na 40 lokalitách Dinárského krasu ve Slovinsku a v severozápadní části Chorvatska. Všechny druhy obývají podzemní vody, ale nevyskytují se společně. (Jugovic et al., 2010). *Monolistra pretneri* Sket 1964 a *Monolistra sketi* (Deeleman-Reinhold, 1971) patří mezi endemické druhy Chorvatska (Gottstein, 2002). Čeleď Niphargae zahrnuje 17 endemických druhů Chorvatska (Gottstein, 2002). Rod *Niphargus* je nejrozšířenějším sladkovodním rodem řádu Amphipoda a zahrnuje asi 70 druhů žijících v podzemí. *Niphargus steueri* Schellenberg, 1935 zahrnuje čtyři poddruhy, které jsou rozšířeny v podzemních vodách po celém území Dinárského krasu.

K oddělení těchto poddruhů došlo v průběhu miocénu, kdy se na území Chorvatska, Bosny a Hercegoviny a Slovinska nacházela soustava jezer (Dinárský jezerní systém). Jezerní prostředí tvořilo ideální podmínky pro radiaci vodních živočichů. Podobným způsobem došlo k diverzifikaci a rozšíření druhu *Proteus anguinus* a druhů rodu *Troglocaris* (Fišer et al.,

2007). Copepoda je pravděpodobně nejrozšířenější a nejvíce diverzifikovanou skupinou (nejen) v podzemních vodách (Pipan, 2005). Řád Herpacticoida zahrnuje velké množství podzemních druhů, např. druh *Bryocamptus zschokkei* Schmeil, 1893.

Následuje řád Cyclopoida s 19 druhy, např. *Acanthocyclops gordani* Petrovski 1971 obývajících prameny a jeskyně Dinarid. Řád Calanoida zahrnuje pouze dva druhy *Troglo diaptomus sketi* (Copepoda: Diaptomidae) Petkovski, 1978 a *Stygodiaptomus petkovskii* (Copepoda: Diaptomidae) Brancelj, 1991 (Gottstein, 2002). Rod *Troglocaris* (Decapoda: Atyidae) zahrnuje šest evolučních linií, z nichž čtyři druhy představují stygobionty (Sket & Zakšek, 2009), *Troglocaris anophthalmus* (Kollar, 1848), *Troglocaris planinensis* (Birstein, 1948), *Troglocaris kapelana* Sket & Zakšek, 2009. Zástupci rodu *Troglocaris* jsou v podzemních vodách Dinárského krasu hojně rozšířeny (Zakšek et al., 2009). Druh *Troglocaris hercegovinensis* Babić, 1922 byl nalezen pouze v jeskyni Vjetrenica (Sket & Zakšek, 2009). Druhy rodu *Troglocaris* jsou ohroženy výstavbou silnic a čerpáním podzemní vody. Společně se vyskytují s obojživelníkem *Proteus anguinus* a druhy rodu *Monolistra* (Gottstein, 2002).

Plži čeledi Hydrobiidae (Mollusca: Gastropoda) patří mezi celosvětově rozšířené druhy obývajících sladkovodní a brakické vody. Kromě jediného druhu zahrnuje rod *Bythinella* pouze endemické druhy, např. *B. kapelana* Radoman, 1976 and *B. magna* Radoman, 1976 obývají podzemní vody Chorvatska. Popis druhů však není kompletní a systematika je stále nevyřešena.

Podzemní fauna zahrnuje vysoký počet druhů, z nichž mnoho stále nebylo popsáno a jejich systematika je stále předmětem diskuse. Vzhledem k rozlehlosti Dinárského krasu a velkému množství jeskyní dochází postupně k objevení nových druhů. Podzemní biota velmi citlivě reaguje na změny a je indikátorem narušení jeskynního prostředí.

6. Závěr

Významné paleogeologické události, které začaly formovat oblast Balkánského poloostrova od počátku mezozoika, jsou důvodem vysoké biodiverzity a speciace druhů sladkovodních ryb. Klimatické podmínky, karbonátová sedimentace a tektonické pohyby, které měly za následek výzdvih Dinárských Alp, byly příčinou vzniku celé krasové oblasti.

V oblasti krasových poljí, tektonických depresích, se objevuje velké množství ponorných řek a na poljích dochází k pravidelným záplavám. Tím dochází k aktivaci podzemních cest. Polje mohou být propojena podzemními toky. V oblasti poljí žije dvacet dva endemických druhů ryb, které se přizpůsobily životu v podzemních i povrchových vodách a pravidelně mezi nimi migrují. Paleogeologické události z období miocénu podpořily speciaci těchto druhů ryb. Vznik Dinárského jezerního systému zapříčinil izolaci rodů *Delminichthys* a endemických zástupců rodu *Chondrostoma* v této oblasti.

Výzdvihem Dinárských Alp došlo k izolaci a následné speciaci druhů rodů *Telestes*, *Chondrostoma* a *Squalius* v oblasti Dinárského krasu. Nejpočetnější čeleď, Cyprinidae, je zastoupena dvěma endemickými rody, *Delminichthys* a *Phoxinellus* a druhy rodů *Telestes*, *Chondrostoma* a *Squalius*. Endemický rod *Aulopyge* má jediného zástupce *Aulopyge huegelli*. Další čeleď, Cobitidae, je zastoupena pouze třemi endemickými druhy (*C. jadovaensis*, *C. herzegovinensis*, *C. illyrica*) vyskytující se v krasových poljích. Na rozdíl od ryb, žijících celý život v podzemí, nedošlo u těchto druhů ke ztrátě očních orgánů ani pigmentace. U všech ryb obývajících krasová polje však došlo k nápadné redukci šupin a změně v komplexnosti ošupení.

Na základě výskytu těchto ryb a jejich genetické kompozici se dá usuzovat o současném i historickém podzemním propojení krasových poljí. Nejhojnějším druhem, který takto migruje, je *Delminichthys adpersus*, jehož rozšíření v povrchových vodách je značně fragmentární. Kolísání podzemní hladiny má vliv na propojení podzemních prostor a při intenzivních srážkách může dojít k aktivaci estavel, které rybám umožňují migrovat z nižších částí do vyšších.

Oblast poljí je obývána bohatou podzemní faunou. Podzemí je charakteristické především absencí světla, tudíž se zde nenacházejí žádné autotrofní organismy a zdroj živin je limitován. Relativně stálé podmínky daly prostor a čas vývoji druhů a jejich adaptaci. U podzemní bioty došlo především k redukci světločivných orgánů a depigmentaci těla. Živočichové se vyznačují také prodlouženými tělními přívěsky a zpomalením růstu. Orientace

probíhá pomocí mechanoreceptorů a chemoreceptorů. Díky absenci hmyzu a malé velikosti těla jsou korýši nejrozšířenější skupinou podzemních vod. Zahrnují velký počet endemických druhů z různých čeledí. V oblasti Dinárského krasu se nachází jediný sladkovodní mnohoštětinatý červ *Marifuga cavatica* (Serpulidae) a jediný mlž podzemních vod *Congeria kusceri* (Dreissenidae). Mezi další endemické druhy patří zástupci sladkovodních hub a žahavců. V oblasti byl nalezen jediný obratlovec žijící v podzemí *Proteus anguinus* (Proteidae).

Celá oblast poslední roky ekonomicky roste a obyvatelé se snaží zabránit záplavám budováním hrází, přehrad a vodních kanálů. Dochází také k čerpání podzemní vody a narušení propojení podzemních vod a prostor pro život této fauny se tak neustále narušuje a zmenšuje. Mezi další hrozby patří introdukce nepůvodních druhů ryb a znečištění.

Seznam použité literatury

- ***Aganovic, M. (1969).** The composition of the fish populations of the Jaruga River. *Ichthyologia*, 1, 3-10.
- Bănărescu, P. S., Economidis, P. M. (1991).** The distribution and origins of freshwater fishes in the Balkan Peninsula, especially in Greece. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 76, 257-284.
- Bakalowicz, M. (2015).** Karst and karst groundwater resources in the Mediterranean. *Environmental Earth Sciences*, 74, 5-14.
- Bell, M. A., Orti, G., Walker, A. J., Koenings, P. J. (1993).** Evolution of pelvic reduction in threespine stickleback fish: a test of competing hypotheses. *Evolution*, 47, 906-914.
- Bergstorm, A. C. (2002).** Fast start swimming performance and reduction in lateral plate number in threespine stickleback. *Canadian Journal of Zoology*, 80, 207-213.
- Bianco, G. P. (1990).** Potential role of paleohistory of the Mediterranean and Paratethys basin on early dispersal of Euro-Mediterranean freshwater fishes. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 1, 167-184.
- Bless, R., & Riehl, R. (2002).** Biology and egg morphology of the Dalmatian barbelgudgeon *Aulopyge huegeli*, an endangered endemic species in Croatia. *Environmental Biology of Fishes*, 63, 451-456.
- ***Bogutskaya, N. G. (1990).** Morphological fundamentals in classification of the subfamily Leuciscinae (Cyprinidae). *Journal of Ichthyology*, 30(3), 63-77.
- Bogutskaya, N., Zupančič, P. (2003).** *Phoxinellus pseudalepidotus* (Teleostei: Cyprinidae) a new species from Neretva basin with an overview of the morphology of *Phoxinellus* species of Croatia and Bosnia-Herzegovina. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 14, 369-383.
- Bogutskaya, N., Zupančič, P., Bogut, I. (2012).** Two new freshwater fish species of the genus *Telestes* (Actinopterygii, Cyprinidae) from karst poljes in Eastern Herzegovina and Dubrovnik littoral (Bosnia and Herzegovina and Croatia). *ZooKey*, 180, 53-80.
- Bonacci, O. (2015).** Karst hydrogeology/hydrology of dinaric chains and isles. *Environmental Earth Sciences*, 74, 37-55.
- Bonacci, O. (1987).** *Karst Hydrology, with special reference to the Dinaric karst*. Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Bonacci, O., Andric, I. (2008).** Sinking karst river hydrology: case of the Lika and Gacka (Croatia). *Acta Carsologica*, 37, 185-196.
- Bonacci, O., Galić, A., Željковиć, I. (2013).** Karst rivers' particularity: an example from Dinaric karst (Croatia/Bosnia and Herzegovina). *Environmental Earth Sciences*, 70, 963-974.
- Bucci, D. D., Angeloni, P. (2013).** Adria seismicity and seismotectonics: Review and critical discussion. *Marine and Petroleum Geology*, 42, 182-190.
- Buj, I., Šanda, R., Marčić, Z., Čaleta, M., Mrakovčić, M. (2014).** Combining Morphology and Genetics in Resolving Taxonomy - A Systematic Revision of Spined Loaches (Genus *Cobitis*, Cypriniformes, Actinopterygii) in the Adriatic Watershed. *Plos One*, 9, e99833.

Buj, I., Marko, C., & Mar, Z. (2015). Different Histories, Different Destinies - Impact of Evolutionary History and Population Genetic Structure on Extinction Risk of the Adriatic Spined Loaches (Genus *Cobitis*; Cypriniformes, Actinopterygii). *Plus One*, 10(7), 1-17.

***Christiansen, K. (1992).** *Biological processes in space and time: cave life in the light of modern evolutionary theory*. Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales.

Culver, D. C., & Pipan, T. (2009). *The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats*. Oxford: Oxford University Press, 253 pp.

Ćaleta, M., Mrakovčić, M., & Buj, I. (2008). Threatened fishes of the world: *Chondrostoma phoxinus* Heckel, 1843 (Cyprinidae). *Environmental Biology of Fishes*, 84, 229-230.

***Ćučković, S. (1978).** The question of the survival of the well-known endemic-*Proteus anguinus* in the part of the Trebišnjica Power system In: Symposium: influence of artificial lake on environment, Trebinje. Yugoslav Committee for Large Dams, Belgrade.

Daane, J. M., Rohner, N., Konstantinidis, P., Djuranovic, S., Harris, M. P. (2015). Parallelism and Epistasis in Skeletal Evolution Identifies through Use of Phylogenomic Mapping Strategies. *Molecular Biology and Evolution*, 33, 162-173.

Durand, J. D., Bianco, G. P., Laroche, J., Gilles, A. (2003). Insight Into the Origin of Endemic Mediterranean Ichthyofauna: Phylogeography of *Chondrostoma* Genus (Teleostei, Cyprinidae). *Journal of Heredity*, 94, 315-328.

Fišer, C., Zakšek, V., Zagamajster, M., Sket, B. (2007). Taxonomy and biogeography of *Niphargus steueri* (Crustacea: Amphipoda). *Limnology*, 8, 297-309.

Fishbase (2016). *FishBase World Wide Web electronic publication [online database]*, version 2015.4, <http://www.fishbase.org/> [cit. 2016-03-22].

Freyhof, J., Lieckfeldt, D., Bogutskaya, N. (2006). Phylogenetic position of the Dalmatian genus *Phoxinellus* and description of the newly proposed genus *Delminichthys* (Teleostei: Cyprinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38, 416-425.

Freyhof, J., Stelbrink, B. (2007). *Cobitis illyrica*, new species of loach from Croatia (Teleostei, Cobitidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 18, 269-275.

Gams, I. (1969). Some Morphological Characteristics of Dinaric Karst. *The Geographic Journal*, 135, 563-572.

Gams, I. (2005). Tectonics impact on poljes and minor basins (Case studies of Dinaric Karst). *Acta Carsologica*, 34, 25-41.

Glöer, P., Pešić, V. (2014). Two new species of the genus *Bythinella* Moquion-Tandon, 1856 (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae) from the Western Balkan Peninsula. *Ecologica Montenegrina*, 4, 249-255.

Gottstein, M. (2002). An overview of the cave and interstitial biota in Croatia. *Natura Croatica*, 11, 1-112.

Harris, P. M. (2012). Comparative genetics of postembryonic development as a means to understand evolutionary change. *Journal of Applied Ichthyology*, 28, 306-315.

***Heckel, J., Kner, R. (1858).** *Die Süßwasserfische der Österreichischen Monarchie*. Engelmann, Leipzig. 388 pp (in German). Leipzig: Engelmann.

Jalžić, B. (1998). The stygobiont bivalve *Congerina kusceri* Bole 1962 (Bivalvia, Dreissenidae) in Croatia. *Natura Croatica*, 7, 341-347.

Jelić, D., Jelić, J. (2015). *Telestes miloradi* Bogutskaya, Zupancic, Bogut & Naseka, 2012 and *Delminichthys ghetaldii* (Steindachner, 1882) re-discovered in Croatia, requiring urgent protection. *Journal of Applied Ichthyology*, 31, 1133-1136

Jugovic, J., Prevorčnik, S., Blejec, A., Sket, B. (2011). Morphological differentiation in the cave shrimps *Troglocaris* (Crustacea: Decapoda: Atyidae) of the Dinaric karst - a consequence of the geographical isolation or adaptation? *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 49, 185-195.

Ketmaier, V., Bianco, P., Cobolli, M., Krivokapic M., Caniglia R., Matthaes E. (2004). Molecular phylogeny of two lineages of Leuciscinae cyprinids (*Telestes* and *Scardinius*) from the peri-Mediterranean area based on cytochrome *b* data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32, 1061-1071.

Kottelat, M., Freyhof, J. (2007). *Handbook of European Freshwater Fishes*. Publications Kottelat, 647 pp.

Kupriyanova, E., Hove, H. T., Sket, B., Zakšek, V., Trontelj P., Rouse, W. G. (2009). Evolution of the unique freshwater cave-dwelling tube worm *Marifugia cavatica* (Annelida: Serpulidae). *Systematics and Biodiversity*, 7, 389-401.

***Lukas, C. M. (2001).** *Migration of Freshwater Fishes*. Oxford: Blackwell Science Ltd., 420 pp.

Lučić, I. (2007). Shafts of life and shafts of death in Dinaric karst, Popovo polje case (Bosnia & Hercegovina). *Acta Carsologica*, 36/2, 321-330.

Marchinko, B. K. (2009). Predation's role in repeated phenotypic and genetic divergence of armor in threespine sticklebacks. *Evolution*, 63, 127-138.

Marčić, Z., Buj, I., Duplić, A., Mustafić, P., Zanella, D., Zupančić, P., Mrakovčić, P. (2011). A new endemic cyprinid species from the Danube drainage. *Journal of Fish Biology*, 79, 418-430.

Mihevc, A., Prelovšek, M., Hajna, N. Z. (2010). *Introduction to the Dinaric Karst*. Postojna: Karst Research Institute at ZRC SAZU, 71 pp.

Milanović, P. (2015). Karst of Eastern Hercegovina, the Dubrovnik littoral and Western Montenegro. *Environmental Earth Sciences*, 74, 15-35.

Milanović, P., Kukurić, N. (2013). Hydro-power and Groundwater in Karst. *prepared for the World Water Development*, 1-6.

Mustafić, P., Marčić, Z., Duplić, A., Mrakovčić, M., Čaleta, M., Zanella, D., Buj, I., Podnar, M., Dolenc, Z. (2008). A new loach species of the genus *Cobitis* in Croatia. *Folia Zoologica*, 57, 4-9.

Myhre, F., Klepaker, T. (2009). Body armour and lateral-plate reduction in freshwater threespined stickleback *Gasterosteus aculeatus*: adaptations to a different buoyancy regime. *Journal of Fish Biology*, 75, 2062-2074.

Nutall, P. C. (1990). Review of the Caenozoic heterodont bivalve superfamily Dreissenacea. *Paleontology*, 33, 707-737.

Oikonomou, A., Leprieur, F., Leonardos, I. (2014). Biogeography of freshwater fishes of the Balkan Peninsula. *Hydrobiologia*, 738, 205-220.

- Palandačić, P. Z. (2010).** Revised classification of former genus *Phoxinellus* using nuclear DNA sequences. *Biochemical Systematics and Ecology*, 38, 1069-1073.
- Palandačić, A., Matschiner, M., Zupančič, P. (2012).** Fish migrate underground: the example of *Delminichthys adspersus* (Cyprinidae). *Molecular Ecology*, 5, 1658-1671.
- Perea, S., Böhme, M., Zupančič, P., Freyhof, J., Šanda, R., Ozulug, M., Abdoli, A., Doadrio, I. (2010).** Phylogenetic relationships and biogeographical patterns in Circum-Mediterranean subfamily Leuciscinae (Teleostei, Cyprinidae) inferred from both mitochondrial and nuclear data. *BMC Evolutionary Biology*, 10, 265.
- Pipan, T. (2005).** *Epikarst - a promising habitat. Copepod fauna, its diversity and ecology: a case study from Slovenia (Europe)*. Ljubljana: ZRC Publishing, Karst research Institut at ZRC SAZU, 101 pp.
- Radulović, M. (2013).** A new view on karst genesis. *Carbonates Evaporites*, 28, 383-397.
- Romero, A., Green, S. (2005).** The end of regressive evolution: Examining and interpreting the evidence from cave fishes. *Journal of Fish Biology*, 67, 3-32.
- Rosenbaum, G., Gordon, L. S., Duboz, C. (2002).** Relative motions of Africa, Iberia and Europe during Alpine orogeny. *Tectonophysics*, 359, 117-129.
- Rögl, F. (1999).** Mediterranean and Paratethys fact and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography (short overview). *Geologica Carpathica*, 50, 339-349.
- Sket, B. (1999).** The nature of biodiversity in hypogean waters and how it is endangered. *Biodiversity and Conservation*, 8, 1319-1338.
- Sket, B., Zakšek, V. (2009).** European cave shrimp species (Decapoda: Caridea: Atyidae), redefined after a phylogenetic study; Redefinition of some taxa, a new genus and four new Troglolaris species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155, 786-818.
- Smith, C., Spence, R., Barber, I., Przybylski, M., Wootton, J. R. (2014).** The role of calcium and predation on plate morphological evolution in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Evolution*, 4, 3550-3554.
- Snoj, A., Bogut, I., Sušnik, S. (2008).** Evidence of a genetically distinct population of Vrljika softmouth trout *Salmo obtusirostris* Heckel evolved by vicariance. *Journal of Fish Biology*, 72, 1945-1959.
- Šanda, R., Bogut, I., Doadrio, I. (2008).** Distribution and taxonomic relations of spined loaches (Cobitidae, *Cobitis*) in the River Neretva basin, Bosnia and Hercegovina. *Folia Zoologica*, 57, 20-25.
- The IUCN Red List of Threatened Species (2016)**, [online database], version 2015.4, <http://www.iucnredlist.org/> [cit. 2016-05-16].
- Vlahović, I., Tišljarić, J., Velić, I., Matičec, D. (2005).** Evolution of the Adriatic Carbonate Platform: Paleogeography, main events and depositional dynamics. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 55, 333-360.
- Voituron, Y., Fraipont, M. d., Issartel, J., Guillaume, O., Clobert, J. (2011).** Extreme lifespan of the human fish (*Proteus anguinus*): a challenge for ageing mechanisms. *Biology Letters*, 7, 105-107.
- Yang, L., Sado, T., Hirt, M. V., Pasco-Viel E., Arunachalam, M., Li, J., Wang, X., Freyhof, J., Saitoh, K., Simons, M. A., Miya, M., He, S., Mayden, L., R. (2015).** Phylogeny and polyploidy: Resolving the classification of cyprinine fishes (Teleostei: Cypriniformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 85, 97-116

Zakšek, V., Sket, B., Gottstein, S., Franjević, D., Trontelj, P. (2009). The limits of cryptic diversity in groundwater: phylogeography of the cave shrimp *Troglocaris anophthalmus* (Crustacea: Decapoda: Atyidae). *Molecular Ecology*, 18, 931-946.

Zardoya, R., Doadrio, I. (1999). Molecular Evidence on the Evolutionary and Biogeographical Patterns of European Cyprinids. *Journal of Molecular Evolution*, 49, 227-237.

***Zupančič, P. (2008).** *Rare and endangered freshwater fishes of Croatia, Slovenia and Bosnia and Hercegovina*. Dolsko: AZV.

Zupančič, P., Bogutskaya, N. (2000). Description of new species *Phoxinellus dalmaticus* (Cyprinidae: Leuciscinae), from the Čikola River in the Krka river system, Adriatic basin (Croatia). *Natura Croatica*, 9, 67-81.

Zupančič, P., Bogutskaya, N. (2002). Description of two new species, *Phoxinellus krbavensis* and *P. jadovensis*, re-description of *P. fontinalis* Karaman, 1972, and discussion of the distribution of *Phoxinellus* species (Teleostei: Cyprinidae) in Croatia and Bosna i Hercegovina. *Natura Croatica*, 553, 23-37.

Vysvětlivka: * přejatá primární citace

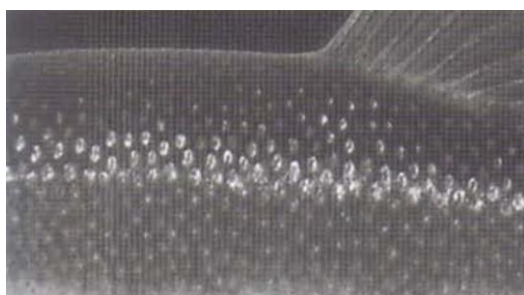
Přílohy

1. *Aulopyge huegelii* (foto Jasna Vukićová)



2. *Delminichthys adspersus*, řeka Matica, Chorvatsko, 65 mm (převzato z Kottelat & Freyhof)

3. *Phoxinellus pseudalepidotus*, Mostarsko Blato, Bosna a Hercegovina, 60 mm (převzato z Kottelat & Freyhof, 2007)



4. Nepřekrývající se šupiny u některých druhů rodu *Telestes* (převzato z Kottelat & Freyhof, 2007)

5. *Telestes turskyi*, Čikola, Chorvatsko, 120 mm (převzato z Kottelat & Freyhof, 2007)





6. *Chondrostoma phoxinus*, jezero Buško, Bosna a Hercegovina, 90 mm (převzato z Kottelat & Freyhof, 2007)



7. Rozdíl ve velikosti šupin druhu *Squalius tenellus*, jezero Buško, Bosna a Hercegovina, 260 mm a druhu *Squalius zrmanjae*, řeka Zrmanja, Chorvatsko, 150 mm (převzato z Kottelat & Freyhof, 2007)



8. *Cobitis illyrica*, polje Imotski, Chorvatsko, 65 mm (převzato z Kottelat & Freyhof, 2007)