

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie a geografie se zaměřením na vzdělávání



Eva Kyrlová

Vývoj endemické sladkovodní ichthyofauny Řecka
Development of endemic freshwater ichthyofauna of Greece

Bakalářská práce

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

Praha, 2015

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, 12. 08. 2015

.....

Eva Kyalová

Poděkování

Ráda bych poděkovala svojí školitelce RNDr. Jasně Vukićové Ph.D. za velkou oporu, trpělivost a odborný dohled při psaní této práce. Také bych chtěla poděkovat svému konzultantovi Mgr. Radku Šandovi Ph.D. V neposlední řadě děkuji své rodině a přátelům za jejich podporu po dobu celého studia a při psaní této práce.

Abstrakt:

Oblast Balkánu patří mezi horká místa biodiverzity a je známá vysokou diverzitou a stupněm endemismu sladkovodních ryb. Na vývoji území Řecka se značně podílely klimatické, geologické a orogenetické události, které ovlivnily tuto vysokou koncentraci endemismu. Mezi důležité události patřil především vznik pevninských mostů během raného oligocénu a v miocénu, přes které se na Balkán dostaly ryby z Asie a následně do Afriky, sladkovodní fáze moře Paratethys, nebo alpinské vrásnění, které začalo před 65 mil. let a které postupně formovalo řecké horské systémy, což vedlo k dlouhodobé izolaci zdejší sladkovodní ichtyofauny a následné speciaci druhů. Dalšími významnými událostmi jsou Messinská salinitní krize a klimatické změny v pleistocénu. Předpokládá se, že většina čeledí původně sladkovodních ryb Řecka pochází z jihovýchodní Asie, odkud následně kolonizovaly oblast více způsoby. Tyto kolonizace probíhaly v různých časových obdobích a odlišnými trasami. K šíření sladkovodních ryb z Asie do Evropy přes Sibiř začalo docházet ještě před výzdvihem pohoří Ural, asi před 33 mil. let a pokračovalo až do pliocénu. Další významnou kolonizační cestou z Asie byla Balkánsko-anatólsko-iránská plošina. Na šíření a následnou speciaci druhů měla vliv i Messinská salinitní krize a pleistocenní zalednění.

Klíčová slova: endemismus, sladkovodní ryby, Balkán, Řecko

Abstract:

The Balkans is one of the hot spots of biodiversity, and is known for a high diversity and endemism of freshwater fishes. The development of Greece was significantly affected by the climatic, geologic and orogenetic events resulting in high concentration of freshwater fish endemism. Some of the important historical events were the emergence of land bridges during the early Oligocene and Miocene, through which freshwater fishes dispersed to the Balkans from Asia and subsequently to Africa, the freshwater phase of the Paratethys sea or Alpine orogeny, which began 65 million years ago, and which gradually formed the Greek mountain systems, leading to a long-term isolation of local freshwater ichthyofauna and subsequent speciation. Other major events include Messinian salinity crisis and Pleistocene climate oscillations. Most of the freshwater fish families occurring in Greece most probably originated in the Southeast Asia, from where they colonized the Balkans by several routes. These colonizations took place repeatedly at different times and by different routes. The dispersion of freshwater fishes from Asia to Europe through Siberia started before the uplift of the Ural Mountains about 33 million years ago and continued until Pliocene. Another important colonization route from Asia was via the Balkan-Anatolian-Iranian plateau. The dispersion and subsequent speciation of species was also influenced by Messinian salinity crisis and Pleistocene glaciation.

Key words: endemism, freshwater fishes, Balkans, Greece

Obsah

Úvod	1
1. Charakteristika Řecka	3
1.1. Geografická charakteristika	3
2.1. Říční síť Řecka.....	3
2. Stručná charakteristika jednotlivých čeledí ryb	5
2.1. Cyprinidae	5
2.2. Cobitidae.....	6
2.3. Gobiidae	6
2.4. Salmonidae	6
2.5. Ostatní čeledi s endemickými zástupci v Řecku.....	7
3. Ichtyogeografické oblasti Řecka	13
3.1. Egejský region	13
3.2. Atticko-Boeotická oblast	14
3.3. Jónský region	14
3.4. Jihojadranský region	15
3.5. Region Prespa	15
4. Formování oblasti Balkánu	16
4.1. Historický vývoj území	16
4.2. Vytvoření zemských mostů	16
4.3. Messinská salinitní krize	18
4.4. „Lago Mare“ fáze.....	20
4.5. Mediterán v pleistocénu	21
5. Kolonizace Středomoří	24
5.1. „Lago Mare“ teorie (Bianco 1990)	24
5.2. Model severní disperze.....	25
5.3. Disperze přes pevninské mosty.....	25

5.4. Disperze v období pleistocénu	26
5.5. „Recentní“ kolonizace Řecka dunajskými druhy	27
5.5.1. Kolonizační teorie podle Bianca (1990)	27
5.5.2. Kolonizační teorie podle Economidise a Bănăresca (1991)	28
5.6. Shrnutí kolonizačních teorií a kolonizace Řecka zástupci ostatních čeledí ryb	29
6. Závěr	31
7. Seznam použité literatury	32

Úvod

Endemický druh můžeme definovat jako organismus, který je rozšířen jen na určitém omezeném území a nikde jinde se přirozeně nevyskytuje. V oblasti Balkánského poloostrova se nacházejí četná izolovaná povodí, jejichž výskyt je dán paleohistorickým vývojem oblasti. Důležitou událostí bylo alpinské vrásnění v oligocénu, kdy došlo k výzdvihu horských systémů mezi Balkánem a Evropou, a které přispělo k vývoji jedné z nejbohatších endemických sladkovodních ichtyofaun z Evropy (Economidis 1995). Vnitrozemské vodní systémy na Balkáně jsou rozmanité a jejich vývoj souvisí s orografickými, tektonickými a klimatickými změnami v průběhu uplynulých geologických období. Vodní systémy Řecka patří do úmoří Egejského a Jónského moře, s výjimkou řeky Aoos a Prespanského jezera, jejichž vody vtékají do Jaderského moře (Oikonomou et al. 2014). Jednotlivá povodí oddělují přirozené geografické bariéry, jimiž jsou pohoří nebo členitý pobřežní reliéf (Economou et al. 2007). Masivní pohoří Pindos oddělilo v miocénu Řecko na dvě hlavní geografické oblasti, a to na východní a západní část (Clews 1989). V důsledku těchto geografických izolací došlo ke snížené disperzi a následné speciaci druhů. Řecká ichtyofauna tak není prostorově homogenní (Economidis & Bănărescu 1991) a vyznačuje se vysokou diverzitou sladkovodních endemických druhů ryb (Bianco 1995; Crivelli 1995).

Na složení sladkovodní ichtyofauny měly zásadní vliv události jako Messinská salinitní krize, kolísání hladiny moře nebo střídání dob ledových a meziledových. Šíření, mísení a speciaci druhů ovlivnily především geomorfologické jevy jako river captures (říční pirátství) a river confluences, při kterých dochází k oddělování nebo spojování toků. Říční pirátství je hydrologická událost, při které většinou dochází ke zpětné erozi v níže položeném toku (Howard 1971). Zpětnou erozí rozšiřuje řeka své koryto, až zasáhne do povodí toku sousedního (výše položeného) a odvede část jeho vody (Bishop 1995). K říčnímu pirátství může dojít také v důsledku tektonických pohybů, kdy se změní sklon povodí nebo v krasových oblastech, kde se horní tok řeky zařezává do vápencového podloží (Calaforra & Pulido-Bosch 2003). K říčnímu pirátství může dojít i při sesuvu půdy. K river confluences dochází v dolních tocích řek při poklesu hladiny moře, kvůli kterému mají řeky delší toky. Než se řeky dostanou k moři, může dojít k soutoku s jejich sousedním tokem. Další možností šíření sladkovodních ryb z jednoho povodí do druhého je přes jezera nebo během zaplavení údolí.

Přibližně 56 % sladkovodních druhů ryb na území Balkánského poloostrova je endemických, což se dá považovat za poměrně vysoký stupeň endemismu (Oikonomou et al. 2014). Balkánský poloostrov patří mezi tzv. „biodiversity hotspots“ neboli horká místa biodiverzity, což jsou oblasti, které se vyznačují vysokou mírou druhové bohatosti, endemismu a ohrožených druhů na Zemi. V pevninském Řecku, které zahrnuje pět ichtyogeografických oblastí (Oikonomou et al. 2014), je pak jedna z nejvyšších koncentrací těchto sladkovodních endemitů, což úzce koresponduje s biogeografickým historickým vývojem této oblasti (Zardoya & Doadrio 1999). Na pevnině a na ostrovech se celkem vyskytuje 160 sladkovodních druhů ryb (Barbieri et al. 2015), z čehož je 83 druhů endemických – viz tabulka 1 (Ketmaier et al. 2004; Economou et al. 2007; Ketmaier et al. 2008; Dellling 2010; Koutsikos et al. 2012; Vanhove et al. 2012; Geiger et al. 2014; Fishbase 2015; IUCN 2015; Barbieri et al. 2015). Vysokou koncentraci endemických druhů a jejich disperzi v dané oblasti ovlivňují kromě paleogeografické historie i další faktory. Mezi ně patří především lokální podmínky životního prostředí, biotické faktory nebo činnost člověka (Crivelli 1995; Economidis 1995). V současné době je antropogenním vlivem ohroženo až 40 % původních sladkovodních druhů ryb Řecka (Barbieri et al. 2015).

Cílem této bakalářské práce je shrnout důležité paleogeografické události, které zformovaly oblast Balkánu a Řecka a měly zásadní vliv na vývoj sladkovodní ichtyofauny na území Řecka, které je jednou z oblastí patřících do úmoří Středozevního moře. Dalším cílem je shrnout poznatky o způsobech a možné době kolonizace této oblasti sladkovodními rybami.

1. Charakteristika Řecka

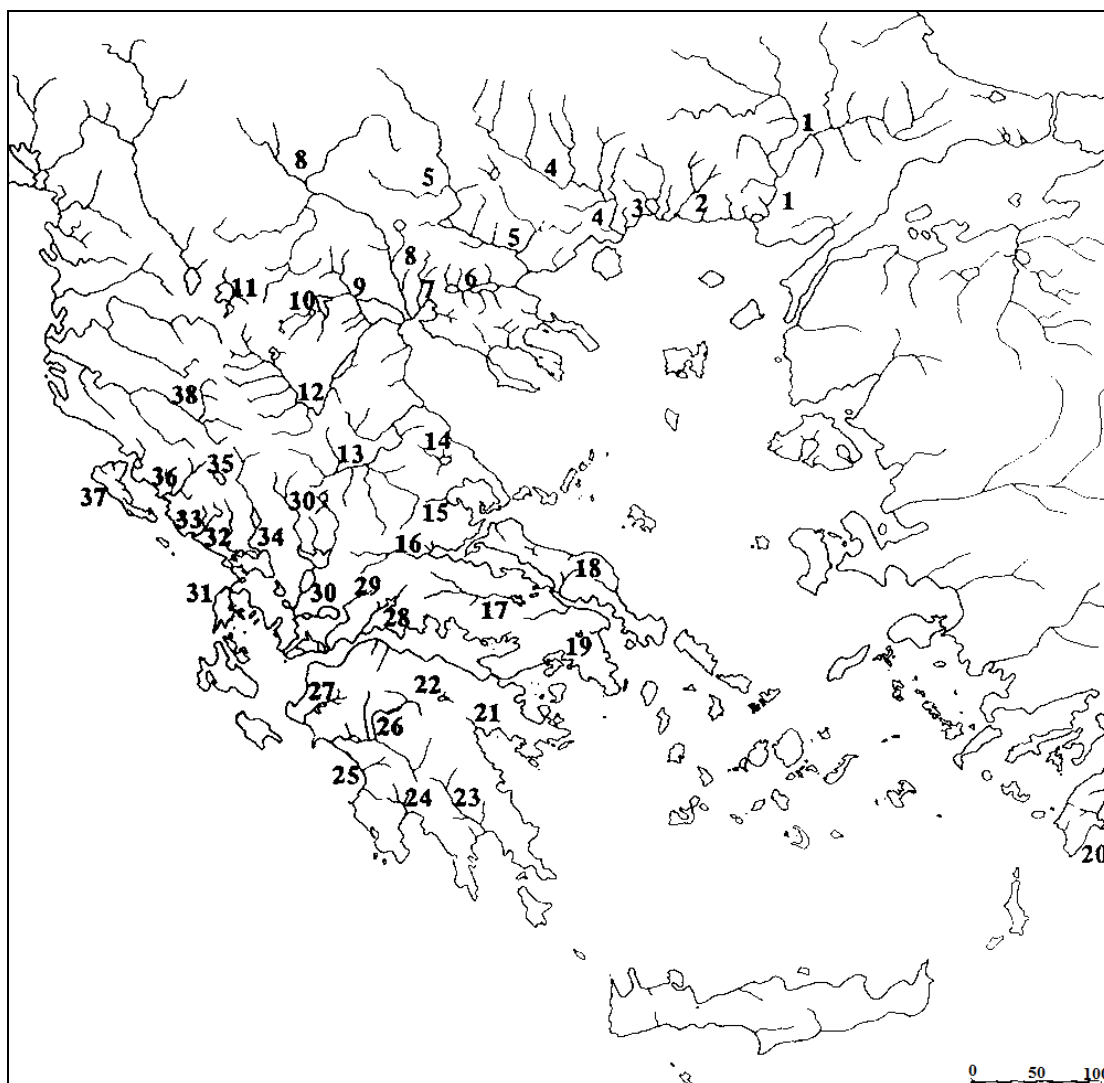
1.1. Geografická charakteristika

Řecko se nachází na jižní a východní části Balkánského poloostrova a patří do úmoří Středozemního moře. Rozprostírá se na ploše zhruba 132 000 km² a má velice pestrý reliéf s mnoha ostrovními oblastmi a členitým pobřežím. Většina území je hornatého charakteru. Vzhledem k těmto vysoce fragmentovaným geografickým územím došlo k poměrně odlišnému biogeografickému vývoji v jednotlivých regionech (Economou et al. 2007), které navíc spadají do různých podnebných oblastí. To se významně odráží například v množství spadlých srážek za rok. V suchých oblastech spadne méně než 400 mm srážek za rok, na rozdíl od vysokých hor, kde může dopadnout až okolo 2 400 mm srážek ročně (Economou et al. 2007).

2.1. Říční síť Řecka

Říční systémy Řecka jsou izolovaná povodí s poměrně krátkými toky s velkým spádem (Skoulikidis et al. 1998). Většina řek protéká úzkými horskými údolími, kterými prudce klesají k pobřeží (Economou et al. 2007; Skoulikidis 2009). Vývoj hydrografické sítě byl silně ovlivněn geografickou izolací území, kvůli které mají jednotlivé toky poměrně malé plochy povodí. Na území Řecka se nacházejí velké toky sahající až za hranice, střední a menší řeky, ale i mnoho občasných toků, které se vyskytují převážně v době jarního tání. Z větších toků ústí do Egejského moře řeky Evros, Nestos, Strymon, Axios, Aliakmon, Pinios, Sperchios a do Jónského moře ústí např. řeky Acheloos, Alfeios nebo Arachthos. Najdeme zde i vodní plochy jako jsou laguny, mokřady a jezera, jejichž počet se odhaduje na tisíce. Nejvýznamnější toky a jezera jsou znázorněné na obr. 1.

Díky svému stáří a izolovanosti se některá starší jezera, jako Prespa, Vegoritis nebo Pamvotis, stala vhodnou oblastí pro vývoj endemických druhů sladkovodní ichtyofauny (Frogley et al. 2001). V Řecku se nachází jeden z nejvyšších počtů endemické sladkovodní ichtyofauny na světě, avšak oproti zbytku Evropy, kde je ichtyofauna homogenní, je celková druhová bohatost v jednotlivých povodích velmi nízká (Kottelat & Freyhof 2007).



Obr. 1. Hlavní říční systémy Řecka, převzato z Economidis (1995).

Měřítko je v kilometrech.

Vysvětlivky: 1-Evros; 2-Filiouris; 3-jezero Vistonis; 4-Nestos; 5-Strymon-Aggitis; 6- jezero Volvi; 7-Gallikos; 8-Axios a jezero Doirani; 9-Loudias; 10-jezero Vegoritis; 11-jezero Prespa; 12-Aliakmon a jezero Kastoria; 13-Pinios; 14-jezero Karla; 15-Holorema; 16-Sperchios; 17-jezero Yliki a Paralimni, řeky Assopos a Kifissos; 18-Evia; 19-Attiki; 20-Rhodes; 21-Lemi; 22-jezero Stymphalia; 23-Evrota; 24-Pamissos; 25-Nedas; 26-Alfeios; 27-Pinios (Peloponnesus); 28-Mornos; 29-Evinos; 30-Acheloos a jezera Trichonis, Lyssimachia, Ozeros, Amvrakia, Tavropos; 31-Lefkas; 32-Louros; 33-Acheron; 34-Arachthos; 35-jezero Janina; 36-Kalamas; 37-Korfu; 38-Aoos

Economou et al. (2007) popsal přítomnost 155 sladkovodních druhů ryb ve 105 hydrografických povodích Řecka, z kterých bylo původních 130 druhů. S novějšími údaji od autorů Barbieri et al. (2015) se tento počet sladkovodní ichtyofauny zvýšil na 160 druhů, z kterých je v Řecku 137 původních. Vzhledem k neustále se měnící taxonomii to však není konečný počet. Navíc zatím nebyly prozkoumány říční systémy asi na 5 % řeckého území (Koutsikos et al. 2012) a některá malá jezera, vodní kanály nebo hluboké řeky byly prozkoumány pouze povrchně.

2. Stručná charakteristika jednotlivých čeledí ryb

Endemické druhy ryb v Řecku i na Balkánském poloostrově jsou nejvíce zastoupeny čeledí Cyprinidae. Tato čeleď tvoří 62 % ze všech endemických ryb v Řecku (Economou et al. 2014). Po Cyprinidae následují čeledi Cobitidae (10 %), Salmonidae (4 %) a Gobiidae (6 %) – viz tabulka 1 (Ketmaier et al. 2004; Economou et al. 2007; Ketmaier et al. 2008; Delling 2010; Koutsikos et al. 2012; Vanhove et al. 2012; Geiger et al. 2014; Fishbase 2015; IUCN 2015; Barbieri et al. 2015). Další endemiti na území Řecka jsou z čeledi Blenniidae, Clupeidae, Cyprinodontidae, Gasterosteidae, Nemacheilidae, Percidae, Petromyzontidae, Siluridae a Valenciidae, ze kterých je endemický pouze jeden až tři druhy a dohromady tvoří 15 % ze všech endemických ryb Řecka (Ketmaier et al. 2004; Economou et al. 2007; Ketmaier et al. 2008; Delling 2010; Koutsikos et al. 2012; Vanhove et al. 2012; Geiger et al. 2014; Fishbase 2015; IUCN 2015; Barbieri et al. 2015). Současná přirozená distribuce endemických zástupců těchto čeledí je důsledkem historického spojení řek v dolních tocích (river confluences), říčním pirátstvím nebo záplavami v údolích (Maurakis et al. 2001).

2.1. Cyprinidae

Kaprovité ryby (Cyprinidae) jsou primárně sladkovodní čeledí, patřící do řádu máloostní (Cypriniformes). Mají širokou ekologickou valenci a najdeme je téměř na všech kontinentech, kromě Jižní Ameriky, Antarktidy a Austrálie (Kottelat & Freyhof 2007). Za oblast prvotního výskytu je nejčastěji považována východní Asie, což dokazuje jejich největší diverzita v této oblasti a nejstarší fosilní nálezy (Cavender 1991). Spolu s cichlidami (Cichlidae) se jedná o jednu z nejpočetnějších rybích sladkovodních čeledí (Kottelat & Freyhof 2007). Čeleď Cyprinidae v současnosti čítá 367 rodů a přes 3 000 druhů (Fishbase 2015). Tento počet však není konečný, protože jsou objevovány stále nové druhy a vyvíjí se i jejich systematika.

Endemické druhy z této čeledi tvoří převážnou část ichtyofauny Řecka a Balkánského poloostrova (Economidis 1989). Kaprovití se vyskytují jak ve stojatých vodách, tak i v horských říčních tocích nebo v ústí řek. Nejsou však schopni tolerovat mořskou vodu (Maurakis et al. 2001), s výjimkou některých migratorních populací plotic v Černém a Kaspickém moři. Se širokým spektrem jejich habitatů souvisí i jejich morfologická stavba, která je taktéž velmi variabilní (Kottelat & Freyhof 2007).

Čeďed' Cyprinidae je tradičně dělena do několika podčeďedí, z kterých se na území Mediteránu vyskytují zejména podčeďedí Cyprininae a Leuciscinae, jejichž stáří na Balkánu se odhaduje na období oligocénu, asi před 30 miliony let (Zardoya & Doadrio 1998; Perea et al. 2010).

2.2. Cobitidae

V čeďedí sekavcovitých (Cobitidae) je v současnosti popsáno 29 rodů a 252 druhů (Fishbase 2015). Sekavcovití žijí na dně, kde se živí menšími bentickými organismy ze substrátu. Zástupci této čeďedí pocházejí nejpravděpodobněji z jižní nebo jihovýchodní Asie (Perdices et al. 2003; Šlechtová et al. 2008). Nejvyšší diverzita této čeďedí je v jižní Asii, ale můžeme je najít také v Evropě a v severozápadní Africe (Kottelat & Freyhof 2007). Na Balkánském poloostrově se vyskytují tři evoluční linie, které se od sebe oddělily během rozpadu zemského spojení mezi Evropou a Anatólií (Bohlen et al. 2006). V Řecku se pak vyskytuje celkem 11 druhů sekavcovitých, z kterých jich je 9 endemických (Barbieri et al. 2015).

2.3. Gobiidae

Hlaváčovití (Gobiidae) je čeďed', která patří do řádu ostnoploutví (Perciformes) a dosud bylo popsáno 251 rodů a 1703 druhů (Fishbase 2015). Většina zástupců žije ve slaných nebo brakických vodách při pobřeží tropických oblastí. Ve Středozeďemním moři jsou hlaváčovití druhově nejpočetnější čeďedí (Kovačić & Patzner 2011). Druhy z čeďedí Gobiidae jsou díky vysokému stupni endemismu a pestré škále obývaných biotopů, považováni za důležité ukazatele stavu zachovalosti sladkovodních ekosystémů Středomoří (Vanhove et al. 2012). V Řecku se vyskytuje 9 sladkovodních zástupců, z kterých jich je 5 endemických (Barbieri et al. 2015). Podle výsledků molekulárních dat určili Agorreta et al. (2013) tři zcela odlišné linie evropských hlaváčovitých s nezávislým původem. Jednou z těchto evropských linií je linie *Pomatoschitus*, do které spadají endemité Řecká z rodů *Knipowitschia* a *Economidichthys*. Druh *Economidichthys trichonis* je nejmenší sladkovodní rybou Evropy, dorůstající pouhých 25 mm (Kottelat & Freyhof 2007).

2.4. Salmonidae

Čeďed' lososovití (Salmonidae) spadá do řádu lososotvářní (Salmoniformes), z něhož bylo doposud popsáno 11 rodů a 222 druhů (Fishbase 2015). Můžeme je najít téměř na celé

severní polokouli a ke svému přežití potřebují čistou a studenou vodu. V Řecku jsou populace druhů z této čeledi pouze sladkovodní, anadromní populace zde nejsou známy (Barbieri et al. 2015). Taxonomie lososovitých na Balkáně je poněkud nejasná. Někteří autoři popsali systematiku druhů dle starší literatury, ale již neporovnali zkoumané znaky se současnými populacemi. Původní druhy jsou navíc díky vysazování křížené s druhy jinými a dosud není známo, kolik původních druhů z čeledi Salmonidae zaniklo během této hybridizace (Kottelat & Freyhof 2007).

2.5. Ostatní čeledi s endemickými zástupci v Řecku

Na území Řecka se vyskytují i zástupci dalších čeledí, které jsou reprezentovány pouze jedním až třemi sladkovodními endemickými druhy. Patří mezi ně čeleď slizounovití (Blenniidae) s endemickým druhem *Salaria economidisi* obývajícím jezero Trichonis v západním Řecku. Tato čeleď se vyskytuje především v mělkých mořích tropického i mírného pásu a pouze minimum druhů je sladkovodních (Barbieri et al. 2015).

Čeleď koljuškovití (Gasterosteidae) se vyskytuje pouze na severní polokouli a její zástupci jsou především mořští (Kottelat & Freyhof 2007). Jediným řeckým endemickým zástupcem je druh *Pungitius hellenicus*, který obývá oblast centrálního Řecka.

Z čeledi okounovití (Percidae) je endemický druh *Zingel balcanicus*, vyskytující se v horním toku řeky Vardar/Axios. Zatím neexistují žádné důkazy o jeho výskytu přímo na řeckém území (Barbieri et al. 2015). Druhy z čeledi Percidae patří mezi dravé ryby sladkých a brakických vod (Kottelat & Freyhof 2007).

V západním Řecku se vyskytuje druh *Silurus aristotelis* z čeledi sumcovití (Siluridae). Tato čeleď se vyskytuje pouze v Evropě a Asii (Barbieri et al. 2015) a někteří zástupci mohou dorůstat délky až 3 m (Kottelat & Freyhof 2007).

Další čeledí jsou sledřovití (Clupeidae), kteří jsou zastoupeni endemickými druhy *Alosa vistonica* v jezeru Vistonis a *Alosa macedonica* v jezeru Volvi. Zástupci čeledi Clupeidae jsou převážně mořští a jen výjimečně sladkovodní či anadromní (Barbieri et al. 2015). Vyskytují se téměř všude kromě Antarktického moře (Kottelat & Freyhof 2007).

Dalšími endemickými druhy na území Řecka jsou *Caspiomyzon hellenicus* a *Caspiomyzon graecus* z čeledi mihulovití (Petromyzontidae). Jedná se o bezčelistnaté obratlovce (Agnatha) (Kottelat & Freyhof 2007).

Čeleď samarukovití (Valenciidae) má velmi omezenou distribuci. Patří do ní pouze tři druhy, rozšířené na jihovýchodě Španělska a v jihozápadním Řecku (Kottelat & Freyhof

2007, Freyhof et al. 2014). Na území Řecka se jedná o druhy *Valencia letourneouxi* a *V. robertae*.

Čeď halančikoví (Cyprinodontidae) najdeme v tropických i mírných oblastech kromě Austrálie (Barbieri et al. 2015). Většina druhů žije ve sladkých nebo brakických vodách. Jediný endemický řecký zástupce *Aphanius almiriensis* se vyskytuje v lagunách a pramenech na východním Peloponésu.

Poslední čeďí jsou mřenkoví (Nemacheilidae), kteří obývají povodí Evropy, Asie a části Afriky, kde tyto druhy žijí na dně v rychle tekoucích vodách (Kottelat & Freyhof 2007). V Řecku se vyskytují dva endemické druhy rodu *Oxynoemacheilus* (Barbieri et al. 2015).

Tabulka 1. - Přehled sladkovodních endemických druhů ryb ichtyogeografických oblastí Řecka

Řád: Cypriniformes

Čeleď: Cyprinidae

	oblast (povodí) výskytu	ichtyogeografická oblast
<i>Alburnoides prespensis</i> (Karaman, 1924)	j. Prespa	region Prespa
<i>Alburnoides strymonicus</i> (Chichkoff, 1940)	Strymon, Nestos	Egejský region
<i>Alburnoides thessalicus</i> (Stephanidis, 1950)	Pinios až Vardar	Egejský region
<i>Alburnus belvica</i> Karaman, 1924	j. Prespa	region Prespa
<i>Alburnus macedonicus</i> Karaman, 1928	j. Dorian	Egejský region
<i>Alburnus scoranza</i> Bonaparte, 1845	Ohrid - Drin - Skadar až Aoos	Jihojadranský region
<i>Alburnus thessalicus</i> Stephanidis, 1950	Pinios až Strymon	Egejský region
<i>Alburnus vistonicus</i> Freyhof & Kottelat, 2007	j. Vistonis, Filouris	Egejský region
<i>Alburnus volviticus</i> Freyhof & Kottelat, 2007	j. Volvi, j. Koronia	Egejský region
<i>Gobio feraensis</i> Stephanidis, 1973	Pinios	Egejský region
<i>Gobio balcanicus</i> Drensky, 1926	Aliakmon až Gallikos	Egejský region
<i>Chondrostoma ohridanus</i> Karaman, 1924	Ohrid - Drin - Skadar až Aoos	Jihojadranský region
<i>Chondrostoma prespense</i> Karaman, 1924	j. Prespa	Jónský region
<i>Chondrostoma vardareense</i> Karaman, 1928	Pinios až Evros	Egejský region
<i>Pachychilon macedonicum</i> (Steindachner, 1892)	Gallikos až Pinios	Egejský region
<i>Pachychilon pictum</i> (Heckel & Kner, 1858)	Ohrid - Drin - Skadar až Aoos	Jihojadranský region
<i>Pelagus epiroticus</i> (Steindachner, 1896)	j. Janina	Jónský region
<i>Pelagus laconicus</i> (Kottelat & Barbieri, 2004)	Evrotas, Alfeios	Jónský region
<i>Pelagus marathonicus</i> (Vinciguerra, 1921)	Sperchios, Kifissos	Attickobeotický region
<i>Pelagus prespensis</i> (Karaman, 1924)	j. Prespa	region Prespa
<i>Pelagus stymphalicus</i> (Valenciennes, 1844)	j. Stymphalia až Acheloos, Lefkas	Jónský region
<i>Pelagus thesproticus</i> (Stephanidis, 1939)	Arachthos až Kalamas	Jónský region
<i>Phoxinus strymonicus</i> Kottelat, 2007	Strymon	Egejský region
<i>Rhodeus meridionalis</i> Karaman, 1924	Gallikos až Pinios	Egejský region
<i>Romanogobio elimeius</i> (Kattoulas, Stephanidis & Economidis, 1973)	Aliakmon	Egejský region
<i>Romanogobio banarescui</i> (Dimovski & Grupche, 1974)	Axios	Egejský region
<i>Rutilus panosi</i> Bogutskaya & Iliadou, 2006	Acheloos	Jónský region
<i>Rutilus prespensis</i> (Karaman, 1924)	j. Prespa	region Prespa
<i>Rutilus ylikiensis</i> Economidis, 1991	j. Yliki, j. Paralimni, Kifisoos	Attickobeotický region
<i>Scardinius acarnanicus</i> Economidis, 1991	j. Trichonis, Acheloos	Jónský region
<i>Scardinius graecus</i> Stephanidis, 1937	j. Yliki, j. Paralimni	Attickobeotický region

<i>Squalius keadicus</i> (Stephanidis, 1971)	Evrotas	Jónský region
<i>Squalius moreoticus</i> (Stephanidis, 1971)	j. Stymphalia	Jónský region
<i>Squalius orpheus</i> Kottelat & Economidis, 2006	Evros - Strymon	Egejský region
<i>Squalius pamvoticus</i> (Stephanidis, 1939)	Kalamas až Arachthos	Jónský region
<i>Squalius peloponensis</i> (Valenciennes, 1844)	Peloponés	Jónský region
<i>Squalius prespensis</i> (Fowler, 1977)	j. Prespa, Aoos	Jihojadranský region, r. Prespa
<i>Squalius vardarensis</i> Karaman, 1928	Gallikos až Sperchios	Egejský, Attickobeotický r.
<i>Telestes beoticus</i> (Stephanidis, 1939)	j. Yliki, j. Paralimni, Kifisoos	Attickobeotický region
<i>Telestes pleurobipunctatus</i> (Stephanidis, 1939)	Korfu - Peloponés	Jónský region
<i>Tropidophoxinellus hellenicus</i> (Stephanidis, 1939)	Acheloos až Peloponnesus	Jónský region
<i>Tropidophoxinellus spartiacus</i> (Schmidt-Ries, 1943)	Evrotas až Nedas (Peloponés)	Jónský region
<i>Vimba melanops</i> (Heckel, 1837)	Evros - Pinios	Egejský region
<i>Barbus cyclolepis</i> Heckel, 1837	Evros až oblast toků kolem j. Vistonis	Egejský region
<i>Barbus euboicus</i> Stephanidis, 1950	ostrov Euboia	Attickobeotický region
<i>Barbus macedonicus</i> Karaman, 1928	Axios, Pinios, Loudias, Aliakmon	Egejský region
<i>Barbus peloponnesius</i> Valenciennes, 1842	Kalamas - Pamissos, Peloponés	Jónský region
<i>Barbus prespensis</i> Karaman, 1924	j. Prespa, Aoos	Jihojadranský region, r. Prespa
<i>Barbus sperchiensis</i> Stephanidis, 1950	Sperchios, Pinios, ostrov Euboia	Egejský, Attickobeotický r.
<i>Barbus strumicae</i> Karaman, 1955	j. Volvi, Nestos, Strymon	Egejský region
<i>Luciobarbus albanicus</i> (Steindachner, 1870)	Pinios, Kalamas - Mornos	Jónský region
<i>Luciobarbus graecus</i> (Steindachner, 1896)	Sperchios, Kifissos	Attickobeotický region

Čeľad: Cobitidae

<i>Cobitis punctilineata</i> Economidis & Nalbant, 1996	Strymon	Egejský region
<i>Cobitis puncticulata</i> Erk'akan, Atalay-Ekmekçi & Nalbant, 1998	Evros	Egejský region
<i>Cobitis vardarensis</i> Karaman, 1928	Pinios až Gallikos	Egejský region
<i>Cobitis stephanidisi</i> Economidis, 1992	Pinios, j. Karla	Egejský region
<i>Cobitis arachthosensis</i> Economidis & Nalbant, 1996	Arachthos	Jónský region
<i>Cobitis hellenica</i> Economidis & Nalbant, 1996	Louros	Jónský region
<i>Cobitis trichonica</i> Stephanidis, 1974	j. Trichonis, Acheloos	Jónský region
<i>Cobitis meridionalis</i> Karaman, 1924	j. Prespa	region Prespa
<i>Cobitis ohridana</i> Karaman, 1928	Ohrid - Drin - Skadar až Aoos	Jihojadranský region

Čeleď: Nemacheilidae

<i>Oxyoemacheilus bureschi</i> (Drensky, 1928)	Strymon, Nestos, Filiouris	Egejský region
<i>Oxyoemacheilus pindus</i> (Economidis, 2005)	Erzeni až Aoos	Jihojadranský region

Řád: Siluriformes

Čeleď: Siluridae

<i>Silurus aristotelis</i> Garman, 1890	j. Trichonis, j. Lyssimachia, Acheloos	Jónský region
---	--	---------------

Řád: Perciformes

Čeleď: Percidae

<i>Zingel balcanicus</i> (Karaman, 1937)	Axios	Egejský region
--	-------	----------------

Čeleď Blenniidae

<i>Salaria economidisi</i> Kottelat, 2004	j. Trichonis	Jónský region
---	--------------	---------------

Čeleď: Gobiidae

<i>Economidichthys trichonis</i> Economidis & Miller, 1990	j. Trichonis, Acheloos, j. Lyssimachia	Jónský region
<i>Economidichthys pygmaeus</i> (Holly, 1929)	Mornos až Kalamas	Jónský region
<i>Knipowitschia thessala</i> (Vinciguerra, 1921)	Pinios	Egejský region
<i>Knipowitschia milleri</i> (Ahnelt & Bianco, 1990)	Acheron	Jónský region
<i>Knipowitschia goerneri</i> Ahnelt, 1991	ostrov Korfu	Jónský region

Řád: Cyprinodontiformes

Čeleď: Cyprinodontidae

<i>Aphanius almiriensis</i> Kottelat, Barbieri & Stoumboudi, 2007	prameny a laguny vých. Peloponésu	nezařazeno
---	-----------------------------------	------------

Čeleď: Valenciidae

<i>Valencia letourneuxi</i> (Sauvage, 1880)	Butrint až Louros	Jónský region
<i>Valencia robertae</i> Freyhof, Kärst & Geiger, 2014	Pinios (Peloponés), Mornos, Acheloos	Jónský region

Řád: Gasterosteiformes

Čeleď: Gasterosteidae

<i>Pungitius hellenicus</i> Stephanidis, 1971	Sperchios	Attickobeotický region
---	-----------	------------------------

Řád: Clupeiformes
Čeleď: Clupeidae

<i>Alosa vistonica</i> Economidis & Sinis, 1986	j. Vistonis	Egejský region
<i>Alosa macedonica</i> (Vinciguerra, 1921)	j. Volvi	Egejský region

Řád: Petromyzontiformes
Čeleď: Petromyzontidae

<i>Caspiomyzon hellenicus</i> (Vladykov, Renaud, Kott & Economidis, 1982)	Strymon	Egejský region
<i>Caspiomyzon graecus</i> (Renaud & Economidis, 2010)	Louros	Jónský region

Řád: Salmoniformes
Čeleď: Salmonidae

<i>Salmo peristericus</i> Karaman, 1938	j. Prespa	region Prespa
<i>Salmo pelagonicus</i> Karaman, 1938	Aliakmon a Axios	Egejský region
<i>Salmo lourosensis</i> Dellings, 2011	Louros	Jónský region
<i>Salmo macedonicus</i> (Karaman, 1924)	Axios	Egejský region

Zdroj: Fishbase 2015; IUCN 2015; Barbieri et al. 2015; Geiger et al. 2014; Dellings 2014; Koutsikos et al. 2012; Vanhove et al. 2012; Economou et al. 2007; Ketmaier et al. 2004; Ketmaier et al. 2008

Poznámky:

* Populace rodu *Alburnoides* z Jihojadranského regionu jsou geneticky blízké *Alburnoides prespensis* (Geiger et al. 2014).

** *Alburnoides thessalicus* - podle Geiger et al. (2014) je populace ze Sperchiosu, kterou původně Stephanidis (1950) zahrnul také do tohoto druhu, zcela jiný druh.

*** Populace rodu *Squalius* z řek Acheloos, Evinos a Mornos jsou geneticky blízké *Squalius peloponensis* (Geiger et al. 2014).

**** U druhu *Zingel balcanicus* se nezjistila jeho přítomnost v Řecku (Barbieri et al. 2015). V dřívějších pracích např. (Kottelat & Freyhof 2007) byl uváděn jako původní druh Řecka.

3. Ichtyogeografické oblasti Řecka

Economidis a Bănărescu (1991) popsali jedno z prvních a nejstarších členění ichtyogeografických oblastí Řecka. Rozdělili území do hlavních oblastí podle podobnosti výskytu ryb v jednotlivých povodích. Území rozčlenili na region Pontsko-Egejský, jižní Jadransko-Jónský a Atticko-Boeotický. Tyto oblasti se nacházejí na jih od řeky Dunaje, která tvoří pomyslnou nejsevernější hranici mezi Balkánským poloostrovem a Evropou (Economidis & Bănărescu 1991).

Nověji Zogaris et al. (2009) a Oikonomou et al. (2014) revidovali rozdělení Řecka do ichtyologických oblastí. V této práci je použito členění dle Oikonomou et al. (2014) na Egejský, Jihojadranský, Atticko-Boeotický, Jónský region a jezero Prespa, které je bráno jako samostatná oblast.

3.1. Egejský region

Tento region se rozprostírá od severovýchodního Bulharska až do centrálního Řecka po řeku Pinios, která ústí do Egejského moře. V povodí řek Egejského regionu se vyskytují četné stejné druhy ryb jako v oblasti Dunaje a Černého moře (tj. Pontické oblasti). Navzdory těmto společným prvkům ichtyofauny v Egejské oblasti vykazují Thrácké (Evros až Strymon) a Makedonsko-Thesálské řeky (Gallikos, Axios, Aliakmon a Pinios) určité odlišnosti ve složení své ichtyofauny (Economou et al. 2007). Dle Economidise a Bănăresca (1991) se většina ryb do Thráckých řek dostala při sladkovodní fázi Černého moře (viz kapitola 5.5.2.). Nejvíce charakterističtí endemité této oblasti jsou *Squalius orpheus* a *Barbus strumicae* z čeledi Cyprinidae. Zařazení a původ některých populací však zůstává stále nejasný. Jedná se např. o populace plotice z povodí řeky Evros (popsaná jako *Rutilus rutilus mariza*), populace z jezera Volvi a povodí řeky Strymon, popsané recentně jako *Rutilus stoumboudae* (Bianco & Ketmaier 2014), nebo populace druhu *Petroleuciscus borysthenicus*, které se nacházejí izolovaně ve spodních částech toků řek Evros, Filiouris a Strymon (Economidis & Bănărescu 1991).

Ichtyofauna v Makedonsko-Thesálských řekách, na území severního a středního Řecka v povodí řek Axios, Aliakmon a Pinios, mezi kterými došlo ke kontaktu v době posledního glaciálního zalednění (Lykousis 2005), také obsahuje řadu dunajských druhů, které se sem pravděpodobně dostaly v pleistocénu přes řeku Axios (Economidis & Bănărescu 1991). Vyskytuje se zde však i řada endemických druhů, jako *Cobitis vardarensis*

(Cobitidae), *Rhodeus meridionalis*, *Pachychilon macedonicum* nebo *Squalius vardarensis* (Cyprinidae). V některých povodích jsou pak přítomny úzce endemické druhy, vyskytující se pouze v jediném povodí, jako např. *Knipowitschia thessala* z čeledi Gobiidae v řece Pinios (Economidis & Miller 1990) či *Zingel balcanicus* (Percidae) v horním toku povodí Axios/Vardar (Barbieri et al. 2015).

3.2. Atticko-Boeotická oblast

Atticko-Boeotický region je velmi různorodá oblast, která se nachází v jihovýchodní části kontinentálního Řecka a je často označována jako jeho genetická křižovatka. Nachází se zde pouze dvě větší řeky, Sperchios a Kifissos, zbylá povodí jsou velmi malá. Řeka Sperchios náleží do Atticko-Boeotického regionu, přestože se nachází na nejjihnějším konci Thesálie (Egejský region). Je to z důvodu absence výskytu dunajských či středo-evropských druhů v této řece, které se jinak vyskytují v povodích od řeky Axios až po řeku Pinios (Economidis & Bănărescu 1991).

Sladkovodní druhy kolonizovaly tuto oblast historicky z východu, západu i ze severu (Economou et al. 2007). Téměř všechny druhy jsou endemické, s evoluční příbuzností jak k druhům z Egejské, tak i Jónské oblasti. Zástupci rodů *Telestes*, *Rutilus*, *Pelagus* a *Scardinius* jsou příbuzní s Jónskými druhy což je pravděpodobně důsledkem spojení řeky Sperchios se zálivem Amvrakikos v období miocénu (Economou et al. 2007). Jde o kaprovité ryby *Telestes beoticus*, který se vyskytuje v řece Kifissos a v jezerech Yliki a Paralimni nebo *Scardinius graecus* a *Rutilus ylikiensis*, kteří se nacházejí převážně v jezerech Yliki a Paralimni v Boeotii (Economidis & Bănărescu 1991). Dalším endemickým druhem je *Barbus euboicus*, který se vyskytuje pouze na ostrově Euboiia a je evolučně blízký druhům z Jónské oblasti (Tsigenopoulos & Berrebi 2000). Oproti tomu *Luciobarbus graecus*, který obývá řeku Kifissos, je velmi blízký příbuzný tureckým druhům (Geiger et al. 2014) a je příkladem kolonizace z východu. Ze severu se do oblasti naopak dostal *Squalius vardarensis*, vyskytující se v povodí řeky Sperchios (Durand et al. 1999).

3.3. Jónský region

Jónský region se rozléhá na celém západním pobřeží Řecka a zahrnuje i ostrovy Korfu a Lefkas. Je považován za jednu z nejizolovanějších oblastí z celé Evropy. K izolaci a speciaci zdejší ichtyofauny přispělo i oddělení Peloponésu díky otevření Korintského průlivu v pozdním pliocénu (Westaway 1996). Do říčních systémů této oblasti patří řecké řeky Mornos, Evinos, Acheloos, Louros, Arachthos, Acheron, Kalamas a všechny řeky

Peloponésu. Kromě řek najdeme na území i mnoho jezer a jezerních soustav. Jedná se např. o jezera Trichonis, Ozeros, Lyssimachia, Janina a Amvrakia.

Oproti území jihovýchodního Řecka je zdejší ichtyofauna více pestrá. Druhy rodů *Squalius*, *Barbus*, *Scardinius* nebo *Luciobarbus*, vyskytující se v této oblasti jsou velmi odlišné od ostatních linií Balkánského poloostrova. Některé druhy dokonce vykazují větší příbuznost s iberskými druhy, než s balkánskými (Zardoya & Doadrio 1999; Tsigenopoulos & Berrebi 2000). Ichtyofauna v Jónském regionu je zastoupena rodem *Tropidophoxinellus* (Cyprinidae), kdy se endemický druh *T. spartiaticus* nachází v menších povodích mezi řekami Nedas a Evrotas na Peloponésu, zatímco se *T. helennicus* vyskytuje v řece Pinios na Peloponésu a v povodí Acheloosu. Další zástupci rodu *Tropidophoxinellus* se vyskytují v severo-západní Africe (Perea et al. 2010). Čistě endemickým rodem je *Economidichthys* z čeledi Gobiidae, s endemickými zástupci *E. pygmaeus* a *E. trichonis*. Všichni zástupci kaprovitých jsou endemité této oblasti a řada se jich vyskytuje na velmi malém území, např. *Scardinius acarnanicus*, v povodí řeky Acheloos a *Pelagus epiroticus*, který je endemitem jezera Janina. Také všichni sekavci (Cobitidae), zástupci rodu *Valencia* a všechny populace rodu *Knipowitschia* jsou považováni za endemity (Barbieri et al. 2015).

3.4. Jihojadranský region

Jihojadranský region zahrnuje území od Černé Hory po jih Albánie a část západního Řecka (Oikonomou et al. 2014). Patří sem Skadarské jezero s přítoky, jezero Ohrid a vodní systémy od řeky Drin (Albánie) až po řeku Aoos (Vjose), která je zároveň jedinou řekou Řecka, která patří do tohoto regionu. Najdeme zde endemické druhy jako např. *Alburnus scoranza*, *Chondrostoma ohridana*, *Pachychilon pictum* (Cyprinidae) nebo *Cobitis ohridana* (Cobitidae).

3.5. Region Prespa

Oikonomou et al. (2014) vyčlenili jezero Prespa jako samostatnou oblast nacházející se mezi Jihojadranským a Egejským regionem. Prespanské jezero patří, spolu s jezerem Ohrid, k jednomu z nejstarších jezer v Evropě (Wagner et al. 2010) a nachází se v něm vysoký podíl endemických sladkovodních ryb (Frogley et al. 2001). Vyskytuje se zde např. *Cobitis meridionalis* (Cobitidae), *Rutilus prespensis* nebo *Alburnoides prespensis* (Cyprinidae), který vykazuje značnou podobnost s populacemi rodu *Alburnoides* z Jihojadranského regionu (Geiger et al. 2014).

4. Formování oblasti Balkánu

K pochopení procesů vedoucích k osídlení Řecka sladkovodními rybami je třeba nastínit paleogeografický vývoj v celé mediteránní oblasti již od začátku formování tohoto území.

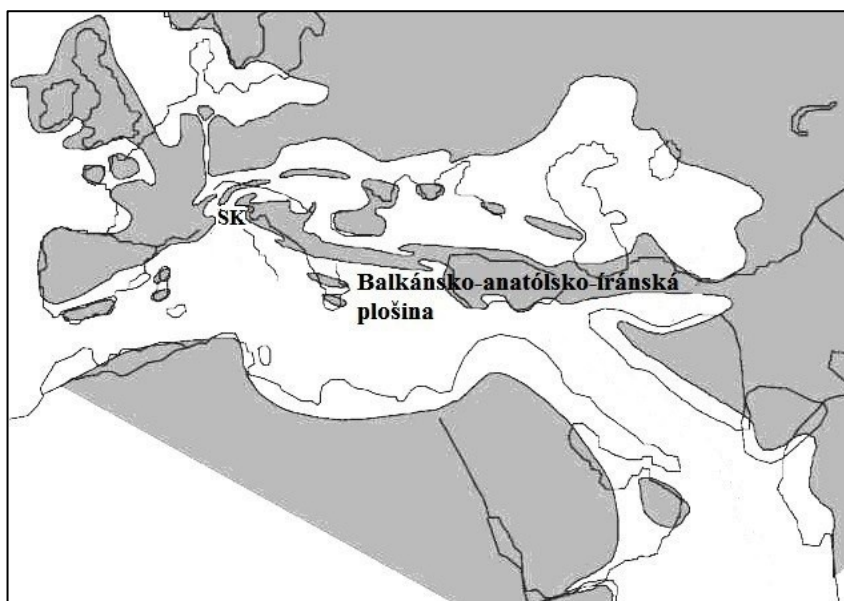
4.1. Historický vývoj území

Během jury a křídly (cca před 199 – 65 mil. let) se mezi Africko-arabským a Euroasijským kontinentem nacházelo prehistorické moře Tethys. Rozléhalo se od rovníkové oblasti až k 30. rovnoběžkám a spojovalo Indo-pacifický a Atlantický oceán. Postupně bylo z rozsáhlé plochy redukováno díky neustálému přibližování Africké a Euroasijské tektonické desky. V důsledku těchto tektonických pohybů od pozdní křídly do období eocénu a oligocénu (asi před 100 – 22 mil. let (Rosenbaum et al. 2002)), došlo ke kolizi obou litosférických desek, které následně vyvolaly tzv. alpínské vrásnění, které začalo asi před 65 mil. let (Rosenbaum et al. 2002). Při této geologické události se postupně začaly formovat Alpy, Dinaridy, Pyreneje, Karpaty a mimo jiné i pohoří Řecka, jako jsou Helenidy, Thrácko-makedonský masiv nebo pohoří Pindos (Hsü et al. 1977; Clews 1989; Frisch et al. 2000). Ve středním miocénu (asi před 11 mil. let), v hlavní fázi alpínské orogeneze (Perea et al. 2010), postupně došlo k vytvoření přirozených geografických bariér (Clews 1989), které spolu s výskytem paleo-historických jezer vedly k izolaci oblasti a umožnily tak vznik velkého množství endemických druhů ve zdejší ichtyofauně (Doadrio 1990). Formování Helenid a Dinárského horského systému zabránilo disperzi mediteránních sladkovodních druhů směrem na sever a naopak (Perea et al. 2010; Oikonomou et al. 2014). Relativně nízký počet sladkovodních druhů v jednotlivých povodích mediteránní části Balkánu je vysvětlován touto izolací Balkánského poloostrova od centrální a severní Evropy (Perea et al. 2010). Oproti tomu je v povodích střední Evropy druhů více, ale druhové složení se mezi jednotlivými povodími liší jen velmi málo (Kottelat & Freyhoff 2007).

4.2. Vytvoření zemských mostů

Během raného oligocénu (asi před 33. mil. let) vznikla tzv. Balkánsko-anatólsko-íránská plošina (Rögl 1999). Tato rozsáhlá plošina (viz obr. 2.) oddělovala Tethys a centrální moře Paratethys (oblast dnešního Černého moře) a jediným spojením mezi nimi zůstal tzv. Slovinský koridor, který odděloval tuto plošinu od zbytku Evropy (Rögl 1999; Perea et al. 2010). K rozpadu plošiny došlo přibližně před 28 mil. let za vzniku mnoha balkánských

a anatólských ostrovů, na kterých poté došlo ke speciaci druhů (Perea et al. 2010). Na počátku miocénu (asi před 19 mil. let) se tektonickým výzdvihem koridor uzavřel a zbytek plošiny se spojil s Evropou (Perea et al. 2010). Ve stejném období, tzn. asi před 19 mil. let (Okay et al. 2010), docházelo díky výzdvihu tektonických desek k postupnému přerušení mořské plochy mezi Euroasijským a Africko-arabským kontinentem, čímž se začínalo formovat moře Paratethys (Rögl 1999).

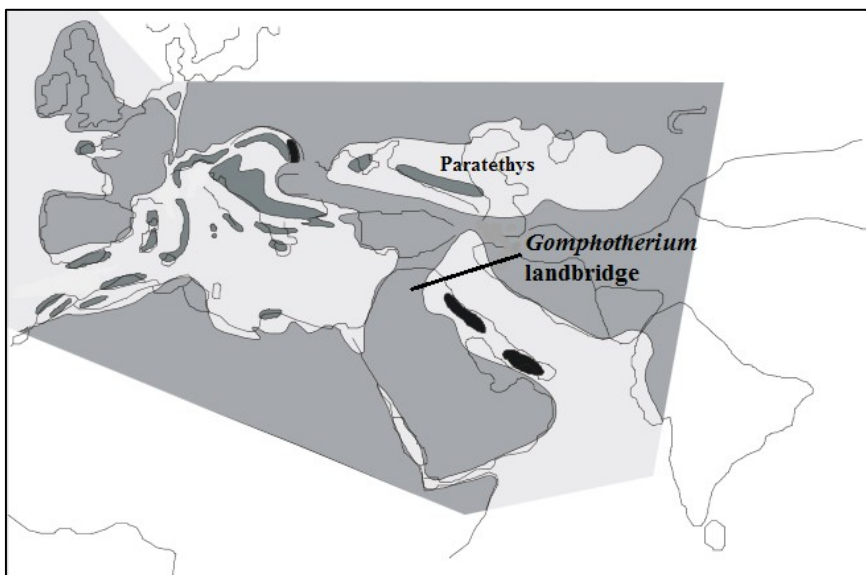


Obr. 2. Balkánsko-anatólsko-iránská plošina před 33 mil. let.

Převzato z Rögl (1999).

Vysvětlivky: SK - Slovinský koridor

V období raného miocénu (cca před 19–12 mil. let) stále probíhala alpinská orogeneze a došlo tak k vytvoření pevninského mostu, tzv. „*Gomphotherium* landbridge“ (Rögl 1999). Při této události se před 15–14 mil. let srazil Arabský poloostrov s Anatólskou tektonickou deskou a vytvořený most poprvé spojil severní Afriku a Eurasii (viz obr. 3.). Zároveň tak došlo ke vzniku dvou nových mořských oblastí – Indického oceánu a Středozemního moře (Rögl 1999; Bianchi & Morri 2000). Balkánský poloostrov byl takto dlouhodobě opakovaně spojený s Anatólií zhruba od oligocénu do období miocénu a obě území tak mají podobný paleohistorický vývoj (Perea et al. 2010). Ke konečnému oddělení těchto oblastí došlo před 12–10 mil. let, kdy došlo k otevření Egejského moře. Ještě před 17 mil. let bylo území Řecka jednotnou pevninou (tzv. Egejská), ale výše uvedenými tektonickými pohyby došlo asi před 12 mil. let k jejímu rozpadu a k následnému rozptýlení ostrovů především do Egejského moře, které navíc pevninu částečně zaplavilo (Caputo & Pavlides 1993).



Obr. 3. Zemský pevninský most před 19–12 mil. let
Převzato z Rögl (1999).

4.3. Messinská salinitní krize

Nově vznikající pohoří oddělila Paratethys od Středozemního moře asi před 15 – 14 miliony let (Hsü et al. 1977). Nové a nestabilní životní podmínky v Paratethys a ve Středozemním moři měly velký vliv na vývoj zdejší sladkovodní ichtyofauny (Bianco 1990). Za tuto nestabilitu prostředí byla zodpovědná především změna fyzikálních faktorů, zejména teploty a salinity. Vodní bilance Paratethys byla pozitivní, což znamená, že evaporace byla nižší než objem přitékající vody či spadlých dešťových srážek (Bianco 1990).

Díky vzniku Balkánských, Dinárských a Pontických horských pásem byly některé toky ze Střední Evropy náhle odváděny do moře Paratethys, kterému tyto sladkovodní přítoky začaly snižovat jeho salinitu. Z Paratethys se tak postupně stalo moře s velmi nízkou salinitou (Hsü et al. 1977). Naopak u Středozemního moře byla tato vodní bilance negativní a výpar byl vyšší než příjem dešťových a tekoucích vod a moře začalo vysychat (Hsü et al. 1977).

Zhruba před 5,9 miliony let, v období Messinianu, došlo k významným geologickým událostem. Začal vznikat západoantarktický ledovcový štít, s jehož vznikem byla spojená kumulace mořské vody v ledovci a tím pádem došlo k celosvětovému poklesu hladiny oceánu (Donovan & Jones 1979). Zároveň se díky tektonickým pohybům k sobě neustále přibližovalo pobřeží Evropy a Afriky, což vedlo k postupnému uzavírání Středozemního moře od Atlantického oceánu (Rosenbaum et al. 2002). Posledním spojením Středozemního moře s Atlantikem byly úžiny Betická a Rif, první severně a druhá jižně od dnešního Gibraltarského průlivu (Roveri et al. 2014). Tato historická událost, spolu se suchými

klimatickými podmínkami tak mohla zapříčinit prudké snižování hladiny Středozemního moře (Hsü et al. 1977; Donovan & Jones 1979). Hlubinným vrtáním v roce 1970 byly na dně Středozemního moře nalezeny silné vrstvy evaporitů (Hsü et al. 1973; Nesteroff 1973), které vznikají při odpařování slané vody. Hsü et al. (1973) tak dokládají, že opravdu docházelo k velkoplošnému vysychání Mediteránního moře v krátkém geologickém období. Tato událost, která proběhla v období před 5,9 – 5,3 miliony let (Krijgsman et al. 1999), se nazývá Messinská salinitní krize (Hsü et al. 1977).

Názory vědců na přesný osud Středozemního moře během tohoto období se liší, často jsou až protichůdné (Roveri et al. 2014). Jisté je, že Středozemní moře v tomto období rapidně vysychalo, ale jak přesně, na tom se vědci zatím neshodli. Autoři Hsü et al. (1977) věří, že během první fáze Messinské salinitní krize Mediterán téměř vyschl a jako pozůstatek zůstalo jen několik izolovaných slaných jezer. Navíc odhadli, že vyschnutí Středozemního moře trvalo pouhých 1500 let, i když Středozemní pánev byla podle nich opakovaně zaplavována mořskou vodou z Atlantiku. Podle Bache et al. (2012) zůstalo po velkoplošném vysychání Mediteránu v oblasti několik hypersalinních jezer, které se díky neustálému přítoku řek změnilo na brakickou soustavu mělkých jezer. Podle Roveri et al. (2014) během celé Messinské salinitní krize panovaly podmínky „hluboké vody“ a v první fázi dominovalo prostředí otevřeného moře, o čemž svědčí fosilní nálezy mořských ryb z tohoto období.

Podobně i autoři Garcia-Castellanos & Villaseñor (2011) a Ivanovic et al. (2014) jsou přesvědčeni, že Gibraltarský průliv nebyl během první fáze zcela uzavřen a nedošlo tak k úplnému přerušení kontaktu Středozemního moře a Atlantiku. Rapidní pokles hladiny Středozemního moře byl zřejmě způsoben zvýšenou evaporací a omezeným přítokem mořské vody z Atlantického oceánu, což bylo důsledkem tektonického výzdvihu Gibraltarského průlivu (Loget & Van Den Driessche 2006). Mělké spojení mezi Mediteránem a Atlantikem, které trvalo po většinu doby Messinské salinitní krize, bylo zachováno pravděpodobně díky erozi konstantně se zdvihajícího Gibraltarského průlivu (Garcia-Castellanos & Villaseñor 2011; Bache et al. 2012). Tyto eroze byly vyvolávány přílivovými vlnami Atlantiku a snižovaly zdvihající se pevninu v opakujících se cyklech. Podle autorů Garcia-Castellanos & Villaseñor (2011), došlo v době Messinianu k ukládání solných sedimentů díky poklesu Mediteránního moře, jehož hladina se mohla snížit až o 1,5 km. Přítomnost solných sedimentů na okrajích mělkých pánví i v hlubších oblastech Středozemního moře vysvětlují autoři ve dvou fázích Messinské salinitní krize. V první fázi Messinské salinitní krize (před 5,97 – 5,60 mil. let) došlo ke srážení solí, které vytvořily spodní sedimenty v okrajových

částech pevniny, kde ústily řeky. Tyto spodní sedimenty se skládají především z bahnitých a sádrovcových vrstev (Garcia-Castellanos & Villaseñor 2011; Pierre et al. 2014). Ve druhé etapě, kdy došlo k přerušení kontaktu mezi Mediteránním mořem a Atlantikem, dochází díky zvýšené evaporaci k náhlému plošnému snížení mořské hladiny o 1 km a k tvorbě svrchnějších vrstev solných sedimentů a „Lago Mare“ vrstev. Kolísání mořské hladiny a stupeň slanosti vody jsou v podstatě výsledkem vzájemného vyváženého vztahu mezi tektonickým výzdvihem, evaporací, erozí a přítokem vody do Mediteránu.

Plošné vysychání Středozemního moře v období Messinské salinitní krize mělo podle Hsü et al. (1973) za následek ukládání silných vrstev evaporitů a prořezávání řek v jejich ústích, kde se vytvořily hluboké fluvialní kaňony (Chumakov 1973, podle Bache et al. 2012), dosahující až 2 500 km (Garcia-Castellanos & Villaseñor 2011). Ivanovic et al. (2014) a Meijer (2012) však věří, že mělké, ale otevřené spojení mezi Mediteránem a Atlantikem vedlo k vyšší salinitě ve Středozemí a udržovalo zdejší vodu hypersalinní, což podle nich vysvětluje silné vrstvy evaporitů v Mediteránu.

4.4. „Lago Mare“ fáze

Druhá fáze Messinské salinitní krize se nazývá „Lago Mare“. Tento název navrhli Hsü et al. (1977) pro označení oligohalinního prostředí, které podle nich panovalo ve východní části Středozemní pánve na konci Messinianu, po období rychlé evaporace a před obdobím pliocenního mořského prostředí. Toto období, během kterého docházelo podle Hsü et al. (1977) nebo Roveri et al. (2014) k přítékání sladké a brakické vody z Paratethys do téměř vyschlé východní části Středozemní pánve, bylo krátké a trvalo zřejmě 100 000 let nebo méně (Hsü et al. 1977).

Podle výsledků novějšího výzkumu (Bache et al. 2012) došlo k propojení Středozemního moře a soustavy středoevropských sladkovodních jezer Dacic, vzniklé z Paratethys, ale mořská voda nejdříve pronikla do východního Paratethysu a tok vody dále probíhal v obou směrech. V sedimentech z Paratethys byl nalezen středomořský fosilní nanoplankton, pocházející z tohoto období (Bache et al. 2012; Roveri et al. 2014), zatímco v sedimentech Středozemního moře byly nalezeny obrněnky pocházející z Paratethys (Bache et al. 2012). Propojení ústilo podle některých autorů do Jaderského moře (Hsü et al. 1977), zatímco podle jiných do Egejského moře, tokem dnešní řeky Axios (Bache et al. 2012). Avšak podle Roveri et al. (2014) lokalizace tohoto propojení nebyla nikdy prokázána. Přítomnost sedimentů vznikajících v kontinentálních vodách byla zjištěna pouze ve východní

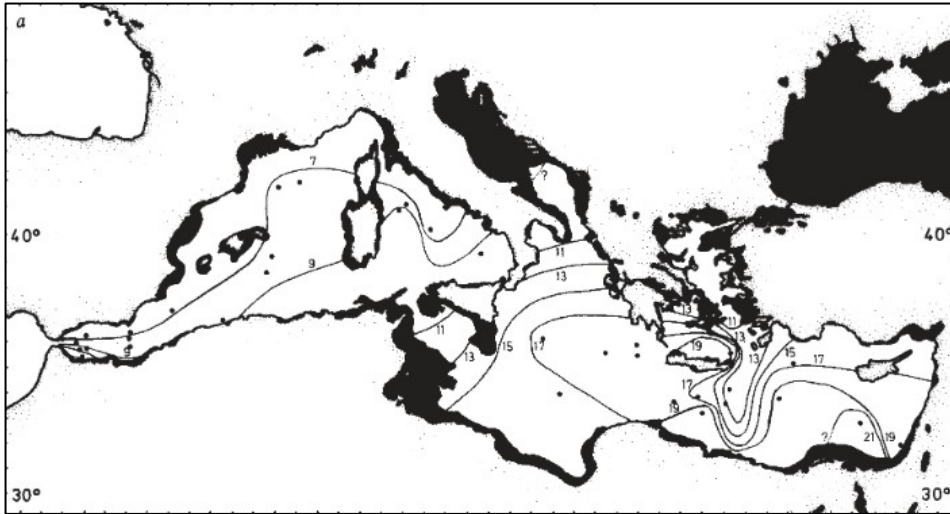
části Středozemního moře, kde se tyto sedimenty střídají s mořskými. V západní části Středozemního moře na konci Messinianu panovalo mořské prostředí (Hsü et al. 1977). Přítomnost mořských ryb svědčí o propojení Středozemního moře s Atlantikem (ať už kontinuálním nebo periodickým) i během „Lago Mare“ fáze (Roveri et al. 2014).

Na konci miocénu došlo podle Hsü et al. (1977) a Bianchi & Morri (2000) k protržení Gibraltarského průlivu a do oblasti natekla mořská voda z Atlantiku. Došlo tak k rychlému zaplnění Středozemní pánve a k náhlému zvýšení hladiny o 600 až 900 m (Bache et al. 2012). Mořská voda se následně dostala i do Paratethys. Tato salinní fáze, která nastala na konci miocénu / začátku pliocénu, postupně formovala Paratethys až do dnešní podoby, kdy po moři zůstaly relikty v podobě slaných jezer. Ze západní části Paratethys se stalo dnešní Černé moře a dalšími reliktními pozůstatky jsou Aralské jezero a Kaspické moře (Leroy et al. 2007).

Zatím se neví, jaký byl přesný průběh Messinské salinní krize nebo „Lago Mare“ fáze a tím ani jeho vliv na disperzi sladkovodních ryb. Pokud bylo Středozemní moře soustavou sladkovodních jezer, disperze skrz jezera by byla umožněná jen některým sladkovodním druhům ryb, které jsou schopné žít v lenticálním prostředí (tj. ve stojatých vodách). Jiné sladkovodní druhy potřebují proudící vodu, takže by v jezeře zřejmě ani nepřeživaly. V soustavě hypersalinních jezer, které podle některých teorií zůstaly při vysychání Středozemního moře, by mohly přežít euryhalinní druhy. Tyto druhy se poté mohly dostat do říčních systémů pevniny a tím se šířit dál. Díky obrovskému poklesu hladiny Středozemního moře řeky ústily mnohem níže a mohlo docházet k soutokům sousedních řek a tím k disperzi druhů ryb mezi nimi. Pokud vyschnutí moře bylo téměř úplné, mohlo docházet i k soutokům říčních systémů, které dnes leží na protilehlých březích moří. Po zaplavení Středozemní pánve a opětovném oddělení řek došlo k izolaci populací ryb a jejich následné speciaci.

4.5. Mediterán v pleistocénu

Ve středním pliocénu (asi před 3 mil. let) docházelo stále k oteplování klimatu, které způsobilo tání ledovců na severní polokouli, což mělo za následek stoupání hladin moří (Haywood et al. 2000). Teplota klimatu v Mediteránu byla v této době až o 5 °C vyšší než dnes (Haywood et al. 2000). Na konci pliocénu (asi před 2,5 mil. let) postupně začala klesat teplota světového oceánu, což bylo způsobeno začínajícím zaledněním na severní polokouli.



Obr. 4. *Mediterán před 18 000 lety. Převzato z Thiede (1978).
Vysvětlivky: Černé oblasti znázorňují pokles hladiny moře, izolinie vyjadřují jeho teplotu.*

Během pleistocenu se glaciály (doby ledové) střídaly s teplejšími interglaciály (doby meziledové), což způsobovalo neustálé kolísání průměrné výšky mořské hladiny v rámci celosvětového měřítka (Jouet et al. 2006). Během glaciálů se klima ochlazovalo a voda ze světového oceánu se akumulovala v ledovcích (Lambeck & Bard 2000). Během posledního ledového cyklu (v pleistocénu asi před 19 000 let) bylo Středozemní moře spojené se světovým oceánem a proto byly obě oblasti stejně ovlivněné změnou výšky mořské hladiny (Jouet et al. 2006). Obecně je odhadováno, že hladina Mediteránu mohla klesnout o 110 až 120 m (Clark & Mix 2002; Jouet et al. 2006) – viz obr. 4. Pobřežní čára Jónského moře se odhadem posunula o 10 km a na severním pobřeží Egejského moře to bylo dokonce o 20 až 30 km (Perissoratis & Conispoliatis 2003). Období glaciálů bylo v době pleistocénu celkem pět a s ústupem mořské hladiny a odhalováním souše docházelo k prodlužování toků a posunování jejich ústí až o několik kilometrů. To mělo za následek soutoky říčních toků (tzv. river confluences), kterými se během glaciálů ryby šířily i mimo svá původní povodí, což vedlo k promíchání druhového složení mezi spojenými povodími.

Na základě výzkumu planktonních foraminifer (dírkonošců) v sedimentech Středozemního moře se zjistilo, že do Egejského moře v období posledního glaciálu dotékala chladná a zřejmě i sladká voda (Thiede 1978). Předpokládá se, že tato voda přitékala z Černého moře. Pokud tomu tak bylo, umožnilo to šíření sladkovodních ryb Egejským mořem.

V pleistocénu se s ústupem hladiny moře spojily s pevninou i některé ostrovy, což opět vedlo k disperzi druhů mezi řekami pevniny a ostrovů. Po následném zvýšení hladiny, které vedlo k opětovnému oddělení ostrovů a řek, došlo u populací těchto druhů k izolaci.

5. Kolonizace Středomoří

Jednoznačné vysvětlení disperze sladkovodních ryb do Evropy, a tím i do Mediteránu, je stále diskutabilní. Je jasné, že kolonizace probíhala v několika fázích a v různých obdobích. V následující kapitole jsou shrnuté nejuznávanější teorie, které vysvětlují pravděpodobné způsoby kolonizace Mediteránu rybami.

5.1. „Lago Mare“ teorie (Bianco 1990)

Domnělá sladkovodní fáze Středozemního moře („Lago Mare“) před 5 mil. let měla dle jejího autora (Bianco 1990) zásadní vliv na sladkovodní mediteránní ichtyofaunu. Tato teorie vychází z práce Hsü et al. (1973), avšak podle Bianca (1990) Středozemní moře bylo soustavou jezer se sladkovodním až brakickým charakterem a mělo daleko větší rozsah, než podle původní práce Hsü et al. (1973). Moře podle Bianca (1990) zabíralo téměř celou východní a značnou část západní Středozemní pánve, což není podloženo geologickými či fosilními důkazy a neodpovídá původní práci Hsü et al. (1973). Shrnutí poznatků o „Lago Mare“ fázi je popsáno v kapitole 4.4.

Podle teorie Bianca (1990) došlo díky „Lago Mare“ fázi k první disperzi sladkovodní ichtyofauny pocházející z východní Asie přes Paratethys až do Mediteránní oblasti, čímž došlo k rozptýlení sladkovodních druhů do říčních systémů Středomoří a severní Afriky. Jedinečný výskyt většiny endemických druhů kaprovitých ve Středomoří poukazuje na jejich dlouhý a nezávislý vývoj v izolovaných oblastech. Tyto druhy se podle Bianca (1990) pravděpodobně vyvinuly z předků z Paratethys, k jejichž izolaci došlo po „Lago Mare“ fázi, která byla jediným sladkovodním či brakickým obdobím Mediteránního moře. Pozdější zatopení oblasti oceánskou vodou přes Gibraltarský průliv způsobilo izolaci jednotlivých populací a jejich další nezávislý vývoj. Díky této náhlé izolaci hydrografických sítí mezi sebou, došlo např. ke vzniku velmi diverzifikovaných linií rodu *Telestes* (Ketmaier et al. 2004).

Starší fosilní nálezy sladkovodních ryb na území Evropy (Akhmetiev et al. 2005) i výsledky fylogenetických prací (Perea et al. 2010) doložily, že výskyt většiny sladkovodních ryb v Mediteránu i v Africe je značně staršího data.

5.2. Model severní disperze

Centrem původu a diverzifikace kaprovitých je východní a jihovýchodní oblast Asie (Economidis & Bănărescu 1991). Teorie severní disperze (Bănărescu 1992, podle Economidis & Bănărescu 1991) tvrdí, že k první kolonizaci Balkánu sladkovodními rybami došlo pravděpodobně z jihovýchodní Asie přes severní oblast Sibiře až do Evropy, v období oligocénu (cca před 34 – 23 mil. let), ještě před formováním pohoří Ural (Bănărescu 1992, podle Sanjur et al. 2003).

Dřívější disperze ichtyofauny nebyla možná kvůli přítomnosti mělkého Turgajského průlivu (Cox 1974; Rögl 1998), který existoval v období pozdní jury až do raného oligocénu. Turgajský průliv byl kontaktním místem mezi Turanským a západním Sibiřským mořem (moře Ob), které oddělovalo Evropu a Asii a rozprostíralo se ze severu na jih, v oblasti dnešního Uralského pohoří (Akhmetiev et al. 2012). Vzhledem k těmto rozsáhlým mořským bariérám byla evropská sladkovodní ichtyofauna v pozdním oligocénu poměrně druhově chudá (Akhmetiev et al. 2005). Poté, co Turgajský průliv vyschl a uzavřel se během oligocénu (před 33 mil. let), mohla proběhnout disperze ichtyofauny z východní Asie přes Sibiř do Evropy a na Balkánský poloostrov. Absence fosilních záznamů kaprovitých z Evropy z dřívějšího období tento model průběhu disperze podporuje (Perea et al. 2010).

Tato tradiční hypotéza tvrdí, že zástupci podčeledě Leuciscinae kolonizovali Mediterán z centrální Evropy, díky tzv. říčnímu pirátství (river capture), během dlouhého časového období od oligocénu až do pozdního pliocénu (Bănărescu 1992, podle Perea et al. 2010), kdy pravděpodobně došlo ke spojení toků mezi povodími řek Jenisej, Ob a Lena a kolonizace poté pokračovala přes Paratethys dále na západ až do Evropy (Bianco 1990). Avšak na základě fosilních důkazů Akhmetiev et al. (2005) tvrdí, že se sladkovodní ryby z Asie do Evropy mohly dostat podél severních a jižních břehů Paratethys až v raném miocénu.

5.3. Disperze přes pevninské mosty

Disperze kaprovitých z jihovýchodní Asie je vysvětlována existencí Balkánsko-anatólsko-iránské plošiny, přes kterou se sladkovodní ryby dostaly z Asie až na území dnešního Balkánu. Tato plošina vznikla během raného oligocénu (cca před 33 mil. let) a od zbytku Evropy ji odděloval Slovinský koridor (Rögl 1999). Když se na počátku miocénu (asi před 19 mil. let) koridor uzavřel, plošina se spojila s Evropou a došlo pravděpodobně k první kolonizaci kaprovitých z Balkánsko-anatólsko-iránské plošiny až do centrální Evropy (Perea

et al. 2010) - více viz kapitola 4.2. Tento scénář odpovídá oddělení hlavních linií *Leuciscinae*, ke kterému došlo před 32,9 mil. let (Perea et al. 2010). Tuto teorii podporují i výsledky Akhmetieva et al. (2005), podle kterých tato jižní disperzní cesta umožnila rybám šíření z Asie do jižní Evropy již v pozdním oligocénu. Důkazem existence této plošiny jsou fosilní nálezy sladkovodních ryb z tohoto období i příbuznost některých druhů ryb na Balkáně a v Anatólii.

Později (před 19 – 12 mil. lety) došlo k vytvoření dalšího pevninského mostu, tzv. „*Gomphotherium* landbridge“ (Rögl 1999). Díky vzniku této plochy došlo k izolaci Paratethys, které se nacházelo severně od zemského mostu. Paratethys tvořilo uzavřenou oblast se sníženou salinitou a vyskytovala se zde vlastní endemická fauna, přizpůsobená nižšímu stupni salinity (Rögl 1999). Podle této teorie došlo přes tento pevninský most k disperzi kaprovitých ryb na sever Afrického kontinentu, z kterého následně kolonizovaly i Iberský (Pyrenejský) poloostrov (Rögl 1999). Proto jsou druhy rodu *Luciobarbus* z Řecka příbuznější severo-západně-africkým druhům tohoto rodu, než iberijským (Yang et al. 2015). Tento zemský most také posloužil jako přechod pro mnoho druhů suchozemské fauny mezi Afrikou a Eurasií oběma směry (Rögl 1999; Harzhauser et al. 2007).

Fosilní záznamy ze severní Afriky naznačují, že nejstarší předci kaprovitých byli právě z období raného až středního miocénu (Doadrio 1990; Perea et al. 2010), což potvrzuje teorii o disperzi ryb přes pevninský most před 17 mil. lety a značí jejich původ z Asie. Navíc chybí fosilní nálezy zbytků zástupců některých podčeledí (např. *Leuciscinae*) ze severní Afriky před tímto obdobím (Doadrio 1990; Perea et al. 2010). Tato hypotéza tímto odmítá teorii „Lago Mare“ fáze, při které mělo dojít k první kolonizaci kaprovitých do severní Afriky během sladkovodní fáze Středozemního moře (Bianco 1990).

5.4. Disperze v období pleistocénu

Střídání období glaciálů a interglaciálů v pleistocénu mělo velký vliv na disperzi sladkovodní ichtyofauny na celém Balkánském poloostrově (Bianco 1990). Během tohoto období docházelo ke kolísání hladiny moře. Pokles hladiny způsobil soutoky řek (tzv. river confluences) a také došlo ke spojení některých ostrovů s pevninou. Následkem tohoto poklesu mořské hladiny se např. asi před 21 500 lety spojil ostrov Korfu s pevninou (Perissoratis & Conispoliatis 2003), což by mohlo vysvětlit původ a výskyt druhu *Knipowitschia goernerii* na tomto ostrově. Stejný scénář zřejmě platí i pro ostrov Euboea. Mezi pevninou a ostrovy se navíc vytvořila mělká jezera (Perissoratis & Conispoliatis 2003), která pravděpodobně

usnadnila disperzi ryb. Stejně tak šíření ichtyofauny na Peloponés umožnil ústup moře a vznik mělkého jezera v zálivu Amvrakikos (Perissoratis & Conispoliatis 2003). Touto disperzní trasou se do oblasti jihozápadního Řecka dostal např. druh *Barbus peloponnesius* (Cyprinidae). Teorie pleistocenního zalednění tedy vysvětluje podobnost druhového složení v některých řekách, přestože jsou tyto řeky v současné době oddělené.

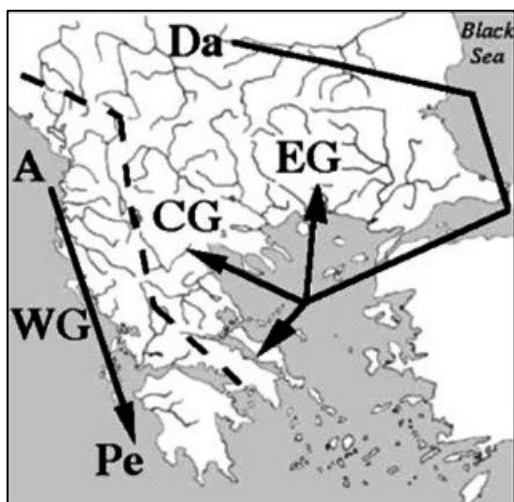
Řecké řeky navíc nebyly v glaciálním období pokryté ledem a posloužily tak jako refugia pro uchování některých evropských prvků ichtyofauny, které již zanikly v ostatních částech Evropy (Economou et al. 2007).

5.5. „Recentní“ kolonizace Řecka dunajskými druhy

Disperzní procesy dunajské ichtyofauny do jižních částí Balkánského poloostrova (Makedonie, Řecko) byly poměrně složité. Objevují se dvě hlavní hypotézy, jak mohlo docházet k disperzi některých dunajských a středoevropských druhů do těchto oblastí. Tyto dunajské druhy jsou dnes přítomny v Egejském regionu.

5.5.1. Kolonizační teorie podle Bianca (1990)

První hypotézu (viz obr. 5.) navrhl Bianco (1990). Podle něj proběhla disperze v období pleistocenního zalednění z Dunaje do Černého moře, které bylo v této době sladkovodního charakteru. Disperze ryb pokračovala do Egejského moře, které mělo sníženou salinitu (Thiede 1978) a sníženou výšku vodní hladiny. Oba tyto faktory měly velký vliv na šíření sladkovodní ichtyofauny do jižních oblastí.



Obr. 5. Disperzní teorie podle Bianca (1990), převzato z Durand et al. (1999).

Vysvětlivky: Da-Dunaj, EG-jívní Řecko, CG-centrální Řecko, Pe-Peloponés, WG-západní Řecko, A-Albánie

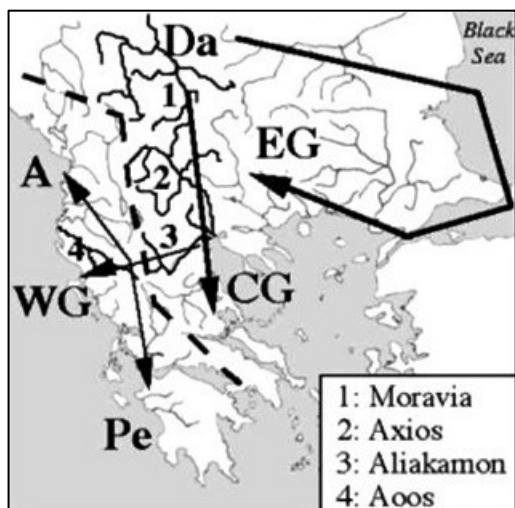
V důsledku snížení mořské hladiny došlo k neobvyklým soutokům některých říčních toků a ryby se tak mohly šířit i do jiných povodí. Z Egejského moře poté došlo k disperzi ryb do toků, které do něj ústily, čímž došlo k rozšíření dunajské ichtyofauny na východní pobřeží Řecka i do jeho centrálních částí.

Ve stejném období probíhala podle této teorie i kolonizace západního Řecka. Disperze směřovala z povodí řek v oblasti západního Balkánu (dnešní Albánie) a pokračovala směrem na jih Řecka až na Peloponés.

5.5.2. Kolonizační teorie podle Economidise a Bănăresca (1991)

Druhá hypotéza o šíření dunajských druhů sladkovodních ryb do Řecka byla popsána autory Economidis a Bănărescu (1991), podle kterých docházelo ke kolonizaci především díky říčnímu pirátství (viz obr. 6). Díky této události se mohly ryby šířit mimo svá původní povodí.

Teorie Economidise a Bănăresca (1991) popisuje průběh kolonizace jižního Balkánu dvojím způsobem. První způsob je datován od pozdního pliocénu až do pleistocénu a poukazuje na šíření druhů z povodí Dunaje přímo do řeky Axios (Vardar) a dále na jih do řeky Pinios. K této kolonizaci došlo díky již zmíněnému říčnímu pirátství horním tokem řeky Axios na tehdejší přítok srbské řeky Velké Moravy v Dunajském povodí.



Obr. 6. Disperzní teorie podle Economidise a Bănăresca (1991), převzato z Durand et al. (1999).

Vysvětlivky: Da-Dunaj, EG-jihní Řecko, CG-centrální Řecko, Pe-Peloponés, WG-západní Řecko, A-Albánie

→ Kolonizace v pleistocénu
 ==> Kolonizace po pleistocénu

Z oblasti východního a centrálního Řecka podle autorů nejspíše došlo k další kolonizaci směrem na západ Řecka a to v období po posledním zalednění. Například výskyt některých dunajských druhů v řekách Axios, Aliakmon a Pinios, které se spojily v době glaciálů (Lykousis 2005), podporuje scénář kolonizace říčním pirátstvím přes řeku Axios (Economidis & Bănărescu 1991). Je zajímavé, že některé druhy z povodí Dunaje přítomné v řece Axios se nevyskytují v sousedícím povodí řek Strymon, Nestos a Evros. Tento fakt tedy značí jejich možný přímý původ ze severu a kolonizaci říčním pirátstvím (Perdices & Doadrio 2001).

Druhý způsob pravděpodobné kolonizace Řecka je velmi podobný výše popsané teorii Bianca (1990), kdy se ryby z Dunaje a okolních řek dostaly do Černého moře v období, kdy ještě bylo sladkovodním jezerem (Hsü et al. 1977). Z Černého moře odtékala prehistorická řeka Aegeopotamos, která spojovala Černé moře s Egejským (Economidis & Bănărescu 1991). Z řeky Aegeopotamos tak mohla pokračovat disperze druhů do všech jejích říčních přítoků, které se nacházely hlavně v oblasti Thrácie (oblast dnešního Bulharska, Turecka a Řecka). Tímto způsobem se šířily i původně brakické druhy, mezi které patří např. *Petroleuciscus borysthenicus* (Cyprinidae). Tuto teorii podporují výsledky autora Thiede (1978).

5.6. Shrnutí kolonizačních teorií a kolonizace Řecka zástupci ostatních čeledí ryb

Podle výsledků fylogenetických prací (např. Perea et al. 2010, Yang et al. 2015, Geiger et al. 2014) je zřejmé, že kolonizace Řecka probíhala v několika fázích a z různých směrů. Je dokázané, že disperze sladkovodních druhů ryb v Mediteránu během „Lago Mare“ fáze Středozemního moře (disperzní teorie dle Bianco (1990)) nebyla první disperzí do této oblasti. Fosilní nálezy i výsledky fylogenetických studií dokládají, že k šíření ryb do Mediteránu docházelo i mnohem dříve (Akhmetiev et al 2005, Perea et al. 2010). Teorie severní kolonizační cesty sladkovodních ryb do Evropy z Asie i kolonizace přes oligocenní a miocenní pevninské mosty jsou reálné a podložené fosilními nálezy (Perea et al. 2010). Vliv pleistocenního zalednění na současné druhové složení v jednotlivých povodích je zřejmý. Řecko se nachází v seizmicky aktivní oblasti, a proto měly na současné druhové složení sladkovodních ryb v jednotlivých povodích Řecka vliv i tektonické pohyby. Při nich mohlo

docházet ke změnám směrů říčních toků. V literatuře o těchto událostech však nejsou informace.

Přestože byly výše zmíněné teorie většinou vyvinuty pro čeleď kaprovitých, je pravděpodobné, že podobné kolonizační scénáře platí i pro čeleď Cobitidae. Tato čeleď se dle fosilních nálezů dostala do Evropy značně později než čeleď Cyprinidae, v raném miocénu se stále v Evropě nevyskytovala (Akhmetiev et al. 2005). Původ sekavcovitých je pravděpodobně z jihovýchodní Asie (Šlechtová et al. 2008), kdy došlo k postupné kolonizaci střední Evropy přes povodí Dunaje. K oddělení evropských linií této čeledi, zastoupených v Řecku, došlo mezi 12 – 17 mil. let při rozpadu zemského spojení mezi střední Evropou a Anatolií (Bohlen et al. 2006).

Čeleď Gobiidae je primárně mořského původu a zástupci čeledi Salmonidae jsou schopni se šířit mořem; výše uvedené kolonizační scénáře pro ně tedy neplatí.

K první diverzifikaci rodů sladkovodních hlaváčů (Gobiidae) zřejmě došlo až po Messinské salinitní krizi a „Lago Mare“ fázi v období mezi 2 – 5 miliony let (Vanhove et al. 2012). Podle některých autorů (Bianchi & Morri 2000) způsobilo znovuotevření Gibraltarského průlivu na konci miocénu vyhynutí velké části původní mediteránní ichtyofauny, která byla nahrazena druhy z Atlantiku (Bianchi & Morri; 2000 Kovačič & Patzner 2011). Tato událost tak zřejmě zapříčinila první výskyt hlaváčovitých ve Středomoří a jejich následnou speciaci (Huysse et al. 2004). Pokud však nebyl Gibraltarský průliv nikdy uzavřen jako tvrdí Garcia-Castellanos & Villaseñor (2011), je pravděpodobné, že původní předci hlaváčů pocházeli z Tethys a přežili v izolovaném Středozemním moři během Messinské salinitní krize. Alboránské moře, které se nachází v blízkosti Gibraltarského průlivu, mohlo být jedním takovým refugiem (Bache et al. 2012). Tyto ryby se následně adaptovaly na život v brakických a sladkých vodách (Huysse et al. 2004) a mohly tak kolonizovat říční systémy. Tuto hypotézu částečně potvrzují výsledky autorů Agorreta et al. (2013), které dokázaly, že populace evropských sladkovodních hlaváčů jsou blízce příbuzné s liniemi v Indo-Pacifiku.

Čeleď Salmonidae je příkladem pleistocenní kolonizace a následné disperze. Pstruzi v Řecku pochází ze střední a západní Evropy (Cortey et al. 2004). Systematika druhů této čeledi je stále nejasná a vzhledem k poměrně nedávnému oddělení linií, jsou si geneticky velmi podobné (Kottelat & Freyhof 2007; Pustovrh et al. 2014).

U dalších menších čeledí sladkovodních ryb Řecka se zatím o jejich způsobu kolonizace Evropy nic neví.

6. Závěr

Cílem této práce bylo shrnutí nejdůležitějších paleogeografických a klimatických jevů, které mohly ovlivnit vývoj a disperzi sladkovodní endemické ichtyofauny na území Řecka. Je zřejmé, že kolonizace druhů probíhala opakovaně, ve více časových obdobích a různými disperzními trasami. Kolonizace čeledi Cyprinidae, a o něco později i Cobitidae, začala probíhat z jihovýchodní Asie už v období oligocénu před 33 mil. let. Jedná se o tzv. model severní disperze, kdy zástupci těchto čeledí z Asie kolonizovali střední Evropu, a následně Balkánský poloostrov, trasou přes Sibiř. Další kolonizace sladkovodních ryb z Asie na Balkánský poloostrov je pak vysvětlována vznikem Balkánsko-anatólsko-iránské plošiny před 33 mil. let. Přes ni došlo asi před 19 mil. let k disperzi sladkovodních druhů až do Evropy po spojení této plošiny se zbytkem Evropy. Následovala disperze sladkovodních ryb do Afriky díky vzniku „*Gomphotherium* landbridge“ před 19. mil. let, který poprvé propojil Afriku s Eurasií. U čeledí Salmonidae a Gobiidae se předpokládá rozšíření přes moře.

Důležitou geologickou událostí, která měla vliv na formování oblasti, byla také hlavní fáze alpské orogeneze před 11 mil. let, při které došlo k izolaci oblasti pohořími, což ovlivnilo šíření a následnou speciaci ryb. Zatím není zcela jasné, co přesně se stalo během Messinské salinitní krize a „Lago Mare“ fáze před 5 mil. let. Teorie šíření sladkovodních ryb během „Lago Mare“ fáze popisuje disperzi ryb během období, kdy bylo moře Paratethys sladkovodním jezerem a zaplavilo Středozevní moře, které se následně stalo na krátkou dobu také sladkovodním. Tímto scénářem měla být vysvětlena první kolonizace Mediteránu sladkovodními rybami, což bylo následně popřeno na základě nejnovějších fylogenetických prací a díky fosilním nálezům z dřívějšího období. Navíc existují odlišné hypotézy o průběhu Messinské salinitní krize a jejího vlivu na disperzi ichtyofauny. Podle některých autorů sladkovodní „Lago Mare“ fáze vůbec nenastala a jako pozůstatek po vysychání Mediteránu zůstala jen soustava sladkovodních nebo hypersalinních jezer. Panují také dohady, zda byl v tomto období Gibraltarský průliv zcela uzavřen či nikoli, ale jeho úplné znovuotevření a návrat mořské vody do Středozevního moře mělo zřejmě velký vliv na speciaci mediteránní ichtyofauny.

7. Seznam použité literatury

- Agorreta A., Mauro D. S., Schlieven U., Tassell J. L., Kovačić M., Zardoya R., Rüber I. (2013):** Molecular phylogenetics of Gobioidae and phylogenetic placement of European gobies. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **69**: 619-633.
- Akhmetiev M. A., Lopatin A. V., Sytchevskaya E. K., Popov S. V. (2005):** Biogeography of the Northern Peri-Tethys from the Late Eocene to the Early Miocene: part 4. Late Oligocene-Early Miocene: terrestrial biogeography, conclusions. *Paleontological Journal* **39**: 1-54.
- Akhmetiev M. A., Zaporozhets N. I., Benyamovskiy V. N., Aleksandrova G. N., Iakovleva A. I., Oreshkina T. V. (2012):** The Paleogene history of the Western Siberian seaway - A connection of the Peri-Tethys to the Arctic ocean. *Austrian Journal of Earth Sciences* **105**: 50-67.
- Bache F., Popescu S., Rabineau M., Gorini C., Suc J. P., Clauzon G., Olivet J. L., Rubino J. L., Melinte-Dobrinescu M. C., Estrada F., Londeix L., Armijo R., Meyer B., Jolivet L., Jouannic G., Leroux E., Aslanian D., Reis A., Mocochain L., Dumurdžanov N., Zagorchev I., Lesić V., Tomić D., Çağatay M. N., Brun J. P., Sokoutis D., Csato I., Uçarkus G., Çakir Z. (2012):** Two step process for the reflooding of the Mediterranean after the Messinian salinity crisis. *Basin Research* **24**: 125-153.
- *Bănărescu P. (1992):** Zoogeography of fresh waters. Volume 2: distribution and dispersal of freshwater animals in North America and Eurasia. *Aula-Verlag Wiesbaden* **2**: 519-1091.
- Barbieri R., Zogaris S., Kalogianni E., Stoumboudi M., Chatzinikolaou Y., Giakoumi S., Kapakos Y., Kommatas D., Koutsikos N., Tachos V., Vardakas L., Economou A. N. (2015):** *Freshwater fishes and lampreys of Greece: An annotated checklist*. Hellenic Centre for Marine Research, 130 pp.
- Bianco P. G. (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.
- Bianco P. G. (1995):** Mediterranean endemic freshwater fishes of Italy. *Biological Conservation* **72**: 159-170.
- Bianco P. G., Ketmaier V. (2014):** A revision of the *Rutilus* complex from Mediterranean Europe with description of a new genus, *Sarmarutilus*, and a new species, *Rutilus stoumboudae* (Teleostei: Cyprinidae). *Zootaxa* **3841**: 379-402.
- Bianchi C. N., Morri C. (2000):** Marine biodiversity of the Mediterranean Sea: situation, problem and prospect for future research. *Marine Pollution Bulletin* **40**: 367-376.
- Bishop P. (1995):** Drainage rearrangement by river capture, beheading and diversion. *Progress in Physical Geography* **19**: 449-473.
- Bohlen J., Perdices A., Doadrio I., Economidis P. S. (2006):** Vicariance, colonisation, and fast local speciation in Asia Minor and the Balkans as revealed from the phylogeny of spined loaches (Osteichthyes; Cobitidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **39**: 552-561.

- Calaforra J. M., Pulido-Bosch A. (2003):** Evolution of the gypsum karst of Sorbas (SE Spain). *Geomorphology* **50**: 173-180.
- Caputo R., Pavlides S. (1993):** Late cenozoic geodynamic evolution of Thessaly and surroundings (central-northern Greece). *Tectonophysics* **223**: 339-362.
- Cavender T. M. (1991):** The fossil record of the Cyprinidae. In: Winfield I. J., Nelson J. S. (eds): *Cyprinid fishes – Systematic, biology and exploitation*. Springer Netherlands pp. 34-54.
- Clark P. U., Mix A. C. (2002):** Ice sheets and sea level of the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews* **21**: 1-7.
- Clews J. E. (1989):** Structural controls on basin evolution: Neogene to Quaternary of the Ionian zone, Western Greece. *Journal of the Geological Society* **146**: 447-457.
- Cortey M., Pla C., García-Marín J. (2004):** Historical biogeography of Mediterranean trout. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **33**: 831-844.
- Cox C. B. (1974):** Vertebrate palaeodistributional patterns and continental drift. *Journal of Biogeography* **1**: 75-94.
- Crivelli A. J. (1995):** Are fish introductions a threat to endemic freshwater fishes in the northern Mediterranean region? *Biological Conservation* **72**: 311-319.
- Delling B. (2014):** Diversity of western and southern Balkan trouts, with the description of a new species from the Louros river, Greece (Teleostei: Salmonidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **21**: 331-334.
- Doadrio I. (1990):** Phylogenetic relationships and classification of western palaeartic species of the genus *Barbus* (Osteichthyes, Cyprinidae). *Aquatic Living Resources* **3**: 265-282.
- Donovan D. T., Jones E. J. W. (1979):** Causes of world-wide changes in sea level. *Journal of the Geological Society* **136**: 187-192.
- Durand J. D., Templeton A. R., Guinand B., Imsiridou A., Bouvet Y. (1999):** Nested clade and phylogeographic analyses of the Chub, *Leuciscus cephalus* (Teleostei, Cyprinidae), in Greece: Implications for Balkan Peninsula biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **13**: 566-580.
- Economidis P. S. (1989):** Distribution pattern of the genus *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) in freshwaters of Greece. *Travaux du Museum Histoire Naturelle Grigore Antipa* **30**: 223-229.
- Economidis P. S. (1995):** Endangered freshwater fish of Greece. *Biological Conservation* **72**: 201-211.
- Economidis P. S., Bănărescu 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.
- Economidis P. S., Miller P. J. (1990):** Systematics of freshwater gobies from Greece (Teleostei: Gobiidae). *Journal of Zoology* **221**: 125-170.

- Economou A. N., Giakoumi S., Vardakas L., Barbieri R., Stoumboudi M., Zogaris S. (2007):** The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. *Mediterranean Marine Science* **8**: 91-166.
- Fishbase (2015):** *FishBase World Wide Web electronic publication [online database], version 2015.4*, <http://www.fishbase.org/> [cit. 2015-08-01].
- Freyhof J., Kärst H., Geiger M. (2014):** *Valencia robertae*, a new killifish from southern Greece (Cyprinodontiformes: Valenciidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **24**: 289-298.
- Frisch W., Dunkl I., Kuhlemann J. (2000):** Post-collisional orogen-parallel large-scale extension in the Eastern Alps. *Tectonophysics* **327**: 239-265.
- Frogley M. R., Griffiths H. I., Heaton T. H. E. (2001):** Historical biogeography and Late Quaternary environmental change of lake Pamvotis, Ioannina (north-western Greece): evidence from ostracods. *Journal of Biogeography* **28**: 745-756.
- Garcia-Castellanos D., Villaseñor A. (2011):** Messinian salinity crisis regulated by competing tectonics and erosion at the Gibraltar arc. *Nature* **480**: 359-363.
- Geiger M. F., Herder F., Monaghan M. T., Almanda V., Barbieri R., Bariche M., Berrebi P., Bohlen J., Casal-Lopez M., Delmastro G. B., Denys G. P. J., Dettai A., Doadrio I., Kalogianni E., Kärst H., Kottelat M., Kovačić M., Laporte M., Lorenzoni M., Marčić Z., Özuluğ M., Perdices A., Perea S., Persat H., Porcelotti S., Puzzi C., Robalo J., Šanda R., Schneider M., Šlechtová V., Stoumboudi M., Walter S., Freyhof J. (2014):** Spatial heterogeneity in the Mediterranean biodiversity hotspot affect barcoding accuracy of its freshwater fishes. *Molecular Ecology Resources* **14**: 1210-1221.
- Harzhauser M., Kroh A., Mandic O., Piller W. E., Göhlich U., Reuter M., Berning B. (2007):** Biogeographic responses to geodynamic: A key study all around the Oligo-Miocene Tethyan Seaway. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology* **246**: 241-256.
- Haywood A. M., Sellwood B. W., Vladeš P. J. (2000):** Regional warming: Pliocene (3 Ma) paleoclimate of Europe and the Mediterranean. *Geology* **28**: 1063-1066.
- Howard A. D. (1971):** Simulation model of stream capture. *Geological Society of America Bulletin* **82**: 1355-1376.
- Hsü K. J., Cita M. B., Ryan W. B. F. (1973):** The origin of the Mediterranean evaporites. *National Science Foundation* **13**: 1203-1231.
- Hsü K. J., Montadert L., Bernoulli D., Cita M. B., Erickson A., Garrison R. E., Kidd R. B., Mélières F., Müller C., Wright R. (1977):** History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature* **267**: 399-403.
- Huyse T., Van Houdt J., Volckaert F. A. M. (2004):** Paleoclimatic history and vicariant speciation in the "sand goby" group (Gobiidae, Teleostei). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **32**: 324-336.
- *Chumakov I. S. (1973):** Geological history of the Mediterranean at the end of the Miocene - the beginning of the Pliocene according to new data. *Geological Institute* **13**: 1241-1242.

- IUCN (2015):** *IUCN Red List of the Threatened Species [online database], version 2015.2*, <http://www.iucnredlist.org/> [cit. 2015-08-01].
- Ivanovic R. F., Valdes P. J., Gutjahr M. (2014):** Modelling global-scale climate impact of the late Miocene Messinian Salinity Crisis. *Climate of the Past* **10**: 607-622.
- Jouet G., Berné S., Rabineau M., Bassetti M. A., Bernier P., Dennielou B., Sierro F. J., Flores J. A., Taviani M. (2006):** Shoreface migrations at the shelf edge and sea-level changes around the Last Glacial Maximum (Gulf of Lions, NW Mediterranean). *Marine Geology* **234**: 21-42.
- Ketmaier V., Bianco P. G., Cobolli M., Krivokapic M., Caniglia R., Matthaeis E. (2004):** Molecular phylogeny of two lineages of Leuciscinae cyprinids (*Telestes* and *Scardinius*) from the peri-Mediterranean area based on cytochrome b data. *Molecular Phylogenetic and Evolution* **32**: 1061-1071.
- Ketmaier V., Bianco P. G., Durand J. D. (2008):** Molecular systematics, phylogeny and biogeography of roaches (*Rutilus*, Teleostei, Cyprinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **49**: 362-367.
- Kottelat M., Freyhof J. (2007):** *Handbook of European freshwater fishes*. Publications Kottelat, 647 pp.
- Koutsikos N., Zogaris S., Vardakas L., Tachos V., Kalogianni E., Šanda R., Chatzinikolaou Y., Giakoumi S., Economidis P. S., Economou A. N. (2012):** Recent contributions to the distribution of the freshwater ichthyofauna in Greece. *Mediterranean Marine Science* **13**: 268-277.
- Kovačić M., Patzner R. A. (2011):** North-eastern Atlantic and Mediterranean gobies. In: Patzner R. A., Van Tassel J. L., Kovačić M., Kapoor B. G. (eds): *The biology of gobies*. Science Publishers pp. 177-206.
- Krijgsman W., Hilgen F. J., Raffi I., Sierro F. J., Wilson D. S. (1999):** Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature* **400**: 652-655.
- Lambeck K., Bard E. (2000):** Sea-level change along the French Mediterranean coast for the past 30 000 years. *Earth and Planetary Science Letters* **175**: 203-222.
- Leroy S. A. G., Marret F., Gibert E., Chalié F., Reyss J. L., Arpe K. (2007):** River inflow and salinity changes in the Caspian sea during the last 5500 years. *Quaternary Science Reviews* **26**: 3359-3383.
- Loget N., Van Den Driessche J. (2006):** On the origin of the Strait of Gibraltar. *Sedimentary Geology* **188**: 341-356.
- Lykousis V., Karageorgis A. P., Chronis G. T. (2005):** Delta progradation and sediment fluxes since the last glacial in the Thermaikos Gulf and the Sporades Basin, NW Aegean Sea, Greece. *Marine Geology* **222**: 381-397.
- Maurakis E. G., Pritchard M. K., Economidis P. S. (2001):** Historical relationships of mainland river drainages in Greece. *BIOS* **6**: 109-124.

- Meijer P. T. (2012):** Hydraulic theory of sea straits applied to the onset of the Messinian Salinity Crisis. *Marine Geology* **326**: 131-139.
- Nesteroff W. D. (1973):** Mineralogy, petrography, distribution, and origin of the Messinian mediterranean evaporites. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project: A Project Planned by and Carried Out with the Advice of the Joint Oceanographic Institutions for Deep Earth Sampling* **13**: 673-694.
- Oikonomou A., Leprieur F., Leonardos I. D. (2014):** Biogeography of freshwater fishes of the Balkan Peninsula. *Hydrobiologia* **738**: 205-220.
- Okay A. I., Zattin M., Cavazza W. (2010):** Apatite fission-track data for the Miocene Arabia-Eurasia collision. *Geology* **38**: 35-38.
- Perdices A., Doadrio I. (2001):** The molecular systematics and biogeography of the European cobitids based on mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **19**: 468-478.
- Perdices A., Doadrio I., Economidis P. S., Bohlen J., Bănărescu P. (2003):** Pleistocene effect on the European freshwater fish fauna: double origin of the cobitid genus *Sabanajewia* in the Danube basin (Osteichthyes: Cobitidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **26**: 289-299.
- Perea S., Böhme M., Zupančič P., Freyhof J., Šanda R., Özuluğ 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.
- Perissoratis C., Conispoliatis N. (2003):** The impact of sea-level changes during latest Pleistocene and Holocene times on the morphology of the Ionian and Aegean seas (SE Alpine Europe). *Marine Geology* **196**: 145-156.
- Pierre F. D., Clari P., Natalicchio M., Ferrando S., Giustetto R., Lozar F., Lugli S., Manzi V., Roveri M., Violanti D. (2014):** Flocculent layers and bacterial mats in the mudstone interbeds of the Primary Lower Gypsum unit (Tertiary Piedmont basin, NW Italy): Archives of palaeoenvironmental changes during the Messinian salinity crisis. *Marine Geology* **355**: 71-87.
- Pustovrh G., Snoj A., Bajec S. (2014):** Molecular phylogeny of *Salmo* of the western Balkans, based upon multiple nuclear loci. *Genetics Selection Evolution* **46**: 7.
- Rosenbaum G., Lister G. S., Duboz C. (2002):** Relative motions of Africa, Iberia and Europe during Alpine orogeny. *Tectonophysics* **359**: 117-129.
- Roveri M., Flecker R., Krijgsman W., Lofi J., Lugli S., Manzi S., Sierro F. J., Bertini A., Camerlenghi A., De Lange G., Govers R., Hilgen F. J., Hubscher Ch., Meijer P., Stoica M. (2014):** The Messinian Salinity Crisis: Past and future of great challenge for marine sciences. *Marine Geology* **352**: 25-58.
- Rögl F. (1998):** Paleogeographic considerations for Mediterranean and Paratethys seaways (Oligocene to Miocene). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie A für Mineralogie und Petrographie, Geologie und Paläontologie, Anthropologie und Prähistorie* **99**: 279-310.

- Rögl F. (1999):** Mediterranean and Paratethys fact and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography (short overview). *Geologica Carpathica* **50**: 339-349.
- Sanjur O. I., Carmona J. A., Doadrio I. (2003):** Evolutionary and biogeographical patterns within Iberian populations of the genus *Squalius* inferred from molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **29**: 20-30.
- Skoulikidis N. T. (2008):** The environmental state of rivers in the Balkans - A review within the DPSIR framework. *Science of the Total Environment* **407**: 2501-2516.
- Skoulikidis N. T., Bertahas I., Koussouris T. (1998):** The environmental state of freshwater resources in Greece (river and lakes). *Environmental Geology* **36**: 1-17.
- Šlechtová V., Bohlen J., Perdices A. (2009):** Molecular phylogeny of the freshwater fish family Cobitidae (Cypriniformes: Teleostei): Delimitation of genera, mitochondrial introgression and evolution of sexual dimorphism. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **47**: 812-831.
- Thiede J. (1978):** A glacial Mediterranean. *Nature* **276**: 680-683.
- Tsigenopoulos C. S., Berrebi P. (2000):** Molecular phylogeny of North Mediterranean freshwater barbs (genus *Barbus*: Cyprinidae) inferred from cytochrome b sequences: biogeographic and systematic implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **14**: 165-179.
- Vanhove M. P. M., Economou A. N., Zogaris S., Larmuseau M. H. D., Giakoumi S., Kalogianni E., Volckaert F. A. M., Huyse T. (2012):** Phylogenetics and biogeography of the Balkan 'sand gobies' (Teleostei: Gobiidae): vulnerable species in need taxonomic revision. *Biological Journal of the Linnean Society* **105**: 73-91.
- Wagner B., Vogel H., Zanchetta G., Sulpizio R. (2010):** Environmental changes on the Balkans recorded in the sediments from lakes Prespa and Ohrid. *Biogeosciences Discussions* **7**: 3365-3392.
- Westaway R. (1996):** Quaternary elevation change of the gulf of Corinth in central Greece. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* **354**: 1125-1164.
- Yang L., Sado T., Hirt M. V., Pasco-Viel E., Arunachalam M., Li J., Wang X., Freyhof J., Saitoh K., Simons A. M., Miya M., He S., Mayden R. L. (2015):** Phylogeny and polyploidy: Resolving the classification of cyprinine fishes (Teleostei: Cypriniformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **85**: 97-116.
- Zardoya R., Doadrio I. (1998):** Phylogenetic relationships of Iberian cyprinids: Systematic and biogeographical implications. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **265**: 1365-1372.
- Zardoya R., Doadrio I. (1999):** Molecular evidence on the evolutionary and biogeographical patterns of European cyprinids. *Journal of Molecular Evolution* **49**: 227-237.
- Zogaris S., Economou A. N., Dimopoulos P. (2009):** Ecoregions in the Southern Balkans: Should their boundaries be revised? *Environmental Management* **43**: 682-697.