

Pelud i spore biljaka - indikatori biljnog pokrova

Randić, Ana

Undergraduate thesis / Završni rad

2023

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:080504>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2025-02-27**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Ana Randić

**Pelud i spore biljaka - indikatori biljnog
pokrova**

Završni rad

Zagreb, 2023.

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Ana Randić

**Pollen and plant spores - indicators of
vegetation cover**
Bachelor thesis

Zagreb, 2023.

Ovaj završni rad je izrađen u sklopu studijskog programa Biologija na Botaničkom zavodu Biološkog odsjeka Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu, pod mentorstvom doc. dr. sc. Daria Hruševara.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Završni rad

Pelud i spore biljaka - indikatori biljnog pokrova

Ana Randić

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

Životni ciklus svih kopnenih biljaka sastoji se od izmjene generacija sporofita i gametofita. Spore su nespolne rasplodne stanice mahovina i papratnjača, a višestanično peludno zrnce značajno je reducirani muški gametofit sjemenjača. Palinologija je znanost koja u užem smislu riječi proučava pelud i spore biljaka, tj. palinomorfe, a temelji se na palinološkoj analizi koja uključuje izolaciju organskih mikrofosila iz sedimenta, određivanje kvalitativnog i kvantitativnog sastava palinomorfa te izradu i interpretaciju peludnih dijagrama. Nekoliko je značajki palinomorfa koje njihovu analizu čine informativnom: 1. Kopnene biljke stvaraju velike količine peluda i spora 2. Stijenka peludnih zrnaca i spora sadržava sporopolenin, kompleksni polimer zbog kojeg se palinomorfi mogu očuvati u sedimentu kada je većina drugih (mikro)fosila razgrađena. 3. Pelud i spore mogu se determinirati do određene sistematske razine. 4. Analizom peludnog spektra iz sedimentne jezgre dobivamo sliku vegetacije na određenom mjestu u određenom vremenu. Zbog navedenih postavki palinološka analiza postaje korisna za razumijevanje biljne raznolikosti, rekonstrukciju vegetacije i promjena u njenom sastavu i strukturi kroz vrijeme te pokazuje utjecaj čovjeka i klime na promjene u biljnom pokrovu.

Ključne riječi: palinologija, palinomorfi, palinološka analiza, rekonstrukcija vegetacije
(35 stranica, 12 slika, 1 tablica, 105 literaturnih navoda, jezik izvornika: hrvatski)
Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici

Mentor: doc. dr. sc. Dario Hruševar

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Bachelor thesis

Pollen and plant spores - indicators of vegetation cover

Ana Randić

Rooseveltova trg 6, 10000 Zagreb, Croatia

The life cycle of terrestrial plants includes the alternation of sporophyte and gametophyte generations. Spores are the asexual reproductive cells of mosses and ferns. The multicellular pollen grain is a significantly reduced male gametophyte of seed plants. Palynology is a science that studies pollen and spores of plants, i.e. palynomorphs. It is based on palynological analysis, which includes the isolation of organic microfossils from sediments, the determination of the qualitative and quantitative composition of palynomorphs, and the creation and interpretation of pollen diagrams. Features of palynomorphs that make their analysis informative are: 1. terrestrial plants produce large amounts of pollen and spores 2. The wall of pollen grains and spores contains sporopollenin, a complex polymer due to which palynomorphs can be preserved in sediments when most other (micro)fossils have been decomposed. 3. Pollen and spores can be determined up to a specific systematic level. 4. By analyzing the pollen spectrum from the sediment core, we can visualise the vegetation cover in a certain place at a certain time. Therefore, palynological analysis is useful for understanding plant diversity, reconstruction and changes of vegetation in its composition and structure over time, and reflects the influence of man and climate on changes in plant cover.

Keywords: palynology, palynomorphs, palynological analysis, reconstruction of vegetation
(35 pages, 12 figures, 1 table, 105 references, original in: Croatian)
Thesis is deposited in Central Biological Library.

Mentor: Asst. Prof. Dario Hruševar, PhD

SADRŽAJ

1. UVOD	1
2. MORFOLOŠKE ZNAČAJKE PELUDNOG ZRNA.....	2
2.1. Jedinice rasprostranjenja peluda	2
2.2. Polarnost i simetrija.....	3
2.3. Oblik zrna.....	4
2.4. Veličina	4
2.5. Aperture	4
2.6. Ornamentacija (skulpturiranost)	6
2.7. Stijenka peludnog zrna	6
3. PREZERVACIJSKI POTENCIJAL SPOROPOLENINA	7
4. FOSILIZACIJA I IZOLACIJA PALINOMORFA.....	8
5. PRELAZAK BILJAKA NA KOPNO	9
6. PALEOVEGETACIJA PALEOFITIKA, MEZOFITIKA I NEOFITIKA	11
6.1. Paleofitik – doba papratnjača.....	11
6.2. Mezofitik – doba golosjemenjača.....	14
6.3. Neofitik – doba kritosjemenjača	14
7. UPOTREBA PELUDNIH ZRNA I SPORA ZA REKONSTRUKCIJU OKOLIŠA KVARTARA	16
7.1. Palinološka analiza	16
7.2. Rekonstrukcija vegetacije.....	17
7.2.1. Promjene biljnog pokrova krajem pleistocena.....	18
7.2.2 Promjene biljnog pokrova početkom holocena	19
7.3. Vegetacija Europe tijekom holocena na temelju Blytt-Sernander klasifikacija i peludnih zona	19
8. VEGETACIJSKI POKROV HRVATSKE TIJEKOM HOLOCENA.....	21
8.1. Vegetacijski pokrov kontinentalne Hrvatske tijekom holocena.....	21
8.2. Vegetacijski pokrov primorske Hrvatske tijekom holocena	22
9. ZAKLJUČAK.....	24
10. LITERATURA.....	25
11. ŽIVOTOPIS.....	35

1. UVOD

Palinologija je znanost koja, u užem smislu riječi, proučava pelud i spore biljaka (Boyd i Hall 1998). Biljne mikrospore nastaju u procesu izmjene generacija kod biljaka, a u interpretaciji okoliša koriste se oni mikrofosili koji su uklopljeni u sediment te se kao očuvani iz istog mogu izolirati – iz tog razloga palinološka metoda povezuje biologiju i geologiju (Mitić i Hruševar 2021). Recentni ili fosilni pelud i spore biljaka su mikroskopskih dimenzija, najčešće između 10-100 mikrometara, te se takve mikrostrukture nazivaju palinomorfi. Na njima se temelji rekonstrukcija biljnog pokrova (promjena u sastavu i strukturi), odnosno promjene vegetacije na nekom području tijekom određenog vremena, zbog čega se nerijetko palinologiju promatra kao poddisciplinu botaničke ekologije (Dawson i Mayes 2015). Kao indikatori promjena u okolišu (temperatura, vlažnost, kiselost supstrata, itd.) ili stanišnom tipu (šuma, travnjak, ruderalno stanište, poljoprivredne površine, itd.) korisnim se pokazuju i organske mikrostrukture drugih skupina organizama poput ameba, spora gljiva, cista algi, jajašaca oblića, trakavica, dugoživaca, zatim hitinski dijelovi nekih beskrležnjaka (poput paučnjaka, rakova ili kukaca) i sl. Sve takve organske mikrostrukture nazivamo nepeludni palinomorfi (Encyclopedia Britannica 2017, Shumilovskih i B. van Geel 2020, Mitić i Hruševar 2021).

Jednostanično peludno zrno sjemenjača istovjetno je mikrosporama papratnjača, dok je višestanično peludno zrno značajno reducirani muški gametofit sjemenjača. Višestanično peludno zrno ili pelud jedini je dio životnog ciklusa sjemenjača koji napušta biljku (uz sjemenku ili plod), a uloga mu je prijenos muškog genetskog materijala do ženskog dijela biljke (Stanley i Linskens 1974, Mitić i Hruševar 2021). Kako bi osigurale prijenos muških gena, sjemenjače, posebice one koje se oprašuju vjetrom, stvaraju velike količine peluda. Osim toga, stijenka peludnog zrna građena je od iznimno čvrstog i otpornog materijala sporopolenina. Također, bitna značajka peluda jest raznolikost njegove veličine, oblika i strukture. S obzirom na to da se ista morfologija peluda dosljedno pojavljuje unutar određene taksonomske svojte, pelud često nazivamo „prirodnim otiskom prsta biljke“ (Mitić i Hruševar 2021). Visoka produkcija peluda i spora, njihov veliki prezervacijski potencijal (koji zahvaljuju sporopoleninu kao gradivnom elementu) te morfološka varijabilnost peluda i spora čine palinološku analizu vrlo informativnom za razumijevanje brojnih pitanja o bioraznolikosti (Blackmore 2007). Samo neke od tema na koje nam analiza peluda može pružiti odgovor po pitanju naslova ove teme su pojava biljaka na kopnu, razvoj vegetacije kroz prošlost te utjecaj čovjeka i klime na promjene u biljnom pokrovu.

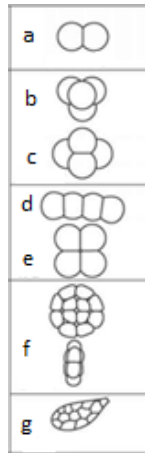
Palinologija uključuje proučavanje peluda i spora živih biljaka, ali i u sedimentu sačuvanih fosilnih ostataka, stoga se palinološka istraživanja mogu provoditi u različite svrhe. Analizom palinomorfa rekonstruira se biljni pokrov u prošlosti, čime se rasvjetljuju ekološke i klimatske promjene koje su se zbivale kroz vrijeme (Kneller 2009). Također, analiza palinomorfa od bitnog je interesa za arheologiju, paleologiju i paleoekologiju (proučava međudjelovanje organizama i okoliša u geološkoj prošlosti). Pelud pruža informaciju o prehranbenim navikama ljudi, okolišu kojeg su nastanjivali i agronomskim aktivnostima koje su poduzimali. Dakle, to je znanstvena disciplina koja povezuje promjene u vegetaciji i demografska kretanja, ali i obrnuto - utjecaj čovjeka na vegetacijski pokrov (Mitić i Hruševar 2021).

2. MORFOLOŠKE ZNAČAJKE PELUDNOG ZRNA

Morfološke značajke palinomorfa koriste se za određivanje palinološke vrste (najčešće do taksonomske razine biljnog roda, rjeđe preciznije, tj. do razine vrste). Iz tog su razloga morfološke značajke peludnih zrnaca dobro proučene i opisane. Za ispravno određivanje palinološke vrste važno je obratiti pozornost na jedinice rasprostranjanja peluda (monade, diade, tetrade, poliade), njegovu simetriju, veličinu i oblik, a posebice su informativni broj, položaj i oblik apertura (otvori za „klijanje“ peluda) te ornamentacija (skulpturiranost) eksine (Hesse 2009, Mitić i Hruševar 2021, Simpson 2019).

2.1. Jedinice rasprostranjenja peluda

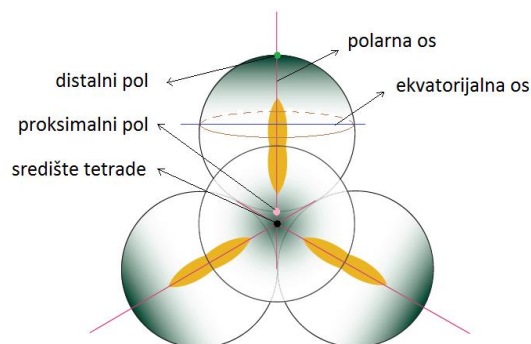
Mikrosporogeneza je proces nastanka haploidnih mikrospora redukcijskom diobom (Mitić i Hruševar 2021). Mikrospore u početnoj fazi mikrosporogeneze tvore tetrade te se kasnije najčešće razdvoje i postaju samostalna peludna zrnca. Samostalno zrno koje napušta prašnicu naziva se monada i karakteristično je za većinu kritosjemenjača. Rijetko peludna zrnca napuštaju prašnicu u paru što nazivamo dijada (Hesse 2009). U nekih svojiti se mikrospore ne odvoje i peludna zrna ostaju u tetradi što je odlika porodice Ericaceae (vrijesovke) i vrste *Typha latifolia* L. (širokolisni rogoz) (Weber 1998). Ovisno o međusobnom položaju peludnih zrnaca unutar tetrada razlikujemo tetragonalne, romboidne, tetraedarske, linearne i križne tetrade (slika 1 b)-e)). Nakupine peluda s više od četiri peludnih zrnca nazivamo polijade, a nalazimo ih primjerice kod roda *Acacia*. Nakupina velikog broja peluda, ali ne i cijele teke, zove se masula, dok nakupinu peluda cijele teke nazivamo polinij (Simpson 2019). Dva polinija povezana sterilnim tkivom čine disperzijsku jedinicu polinarij karakterističnu za orhideje (Hesse 2009).



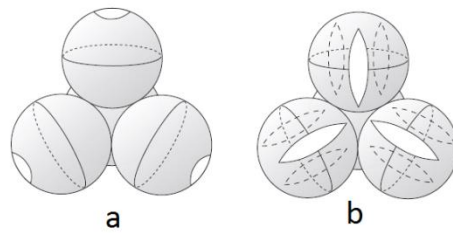
Slika 1. Peludna zrna u trenutku napuštanja prašnica: a) monada, b) tetraedalna tetrada, c) romboidna tetrada, d) linearna tetrada, e) tetragonska tetrada, f) polijada, g) polinij (prilagođeno prema Pollen Grains Symmetry (2023))

2.2. Polarnost i simetrija

Polarnost peludnog zrna određena je prvobitnim položajem mikrospora u tetradi (slika 2), koje se kod najvećeg broja vrsta kasnije odjeljuju u zasebne monade. Polarna os prolazi kroz središte tetrade te kroz središta dvaju peludna zrnca (Hesse 2009). Sjecište polarne osi s površinom zrnca bliže centru tetrade zove se proksimalni pol, a suprotni pol zove se distalni (Simpson 2019). Okomito na polarnu os prolazi ekvatorijalna os. Izopolarno zrno je ono kod kojeg su distalni i proksimalni pol jednaki, odnosno ekvatorijalna os je os simetrije (slika 3). Kod heteropolarnog zrna polovi imaju različit izgled (Hesse 2009). Kod zrna koja dolaze iz linearnih tetrada nije moguće odrediti polove stoga ih nazivamo apolarnim (Parida 2020). Simetrija peludnog zrna može biti radijalna kada peludno zrno ima dvije ili više ravnina simetrije ili bilateralna kada postoji samo jedna ravnina simetrije (Simpson 2019).



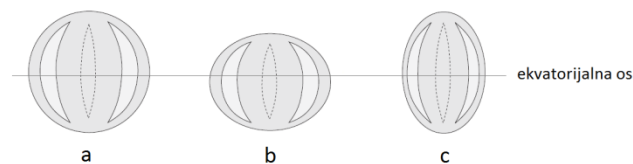
Slika 2. Položaj peludnih zrna unutar tetrade prema kojem se određuje polarnost zrna (prilagođeno prema Hesse 2009).



Slika 3. a) Heteropolarno zrno ima morfološki različite polove, b) Izopolarno zrno ima identične polove (prilagođeno prema Simpson (2019)).

2.3. Oblik zrna

Oblik peludnog zrna može biti promatran na više načina. Ako govorimo o trodimenzionalnom obliku zrna, on može biti primjerice kuglast, elipsoidan ili u obliku broda. Oblik se može odnositi i na dvodimenzionalni obris zrna gledan prema polovima ili u ekvatorijalnoj ravnini. Oblik obrisa polova može biti kuglast, elipsoidan ili uglat. Ipak oblik zrna najčešće nije opisna kategorija, već mjera koju izražavamo kao omjer promjera polarne osi i promjera ekvatorijalne osi (Simpson 2019). Ako omjer iznosi 1 oblik je sferoidalan (okruglast), ako je veći od 1,34 prolatan (duguljast), a ako je manji od 0,75 oblatan (elipsoidan) (slika 4). Između prolalnog i sferoidalnog oblika postoje kategorije subprolatan i prolatno-sferoidalan, a između sferoidalnog i oblatnog oblika kategorije sferoidalno-oblatan i suboblatan (Mitić i Hruševar 2021). Peludna zrnca predstavnika porodice Pinaceae (borovi) imaju karakterističan oblik zbog dvije zračne vrećice (Weber 1998) te se takav pelud naziva sakatni.



Slika 4. Oblik peludnog zrna određuje se prema omjeru promjera polarne i ekvatorijalne osi: a) sferoidalno, b) oblatno, c) prolavno zrno (prilagođeno prema Simpson (2019)).

2.4. Veličina

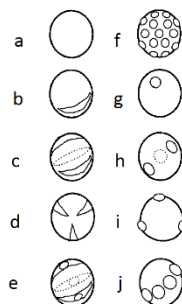
Promjer peludnog zrna može biti između 5 i 200 μm (Simpson 2019), a kod vrsta čiji se pelud rasprostranjuje vjetrom najčešće između 20 i 60 μm (Weber 1998). Veličine su podijeljene u klase: vrlo veliko ($>100 \mu\text{m}$), veliko (51-100 μm), srednje veliko (26-50 μm), sitno (10-25 μm), vrlo sitno ($<10 \mu\text{m}$) (Hesse 2009).

2.5. Aperture

Aperture su dijelovi eksine koji su utanjeni ili odsutni. Najčešće su prekrivene aperturnom membranom koja može biti ornamentirana ili glatka. Dijelovi intine ispod apertura obično su

zadebljani (Hesse 2009). Aperture služe kao otvori za rast peludne mješine prilikom oprašivanja te pomažu u kontroli volumena zrnca tijekom isušivanja. Postoje i peludna zrna bez apertura, a nazivamo ih inaperturatna. Za opis apertura važno je osvrnuti se na oblik, raspored i veličinu apertura (Simpson 2019).

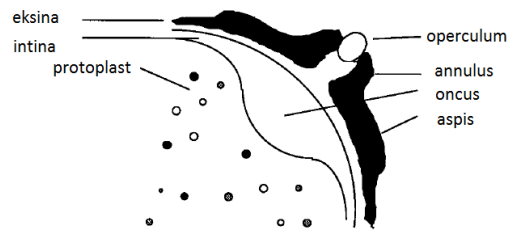
Dva glavna oblika apertura su pora (porus) i brazda (colpus), a obje su smještene ekvatorijalno ili po cijelom zrnu. Pore su kružne ili blago eliptične, dok su brazde izdužene i imaju omjer duljine i širine veći od 2:1 (Simpson 2019). Pora na distalnom polu naziva se ulkus (ulcus), a brazda sulkus (sulcus) (Hesse 2009), tj. takva su peludna zrna nazivaju ulceratna, odnosno sulkatna (Mitić i Hruševan 2021). Peludno zrno s porama nazivamo poratno, s brazdama kolpatno, a kombinaciju pora i brazda (koje čine istu aperturu) kolporatno. Heterokolpatan pelud ima aperture u obliku brazda i kombinirane aperture od brazde i pore. Aperturu koja je kružna ili eliptična, a nema jasno definirane rubove nazivamo poroid (Hesse 2009). Broj apertura koje se nalaze na peludnom zrnu označava se prefiksima mono-, di-, tri-, tetra-, penta-, heksa- i poly- bez obzira na to je li riječ o poratnom, kolpatnom ili kolporatnom zrnu (Hesse 2009). Zrna s četiri ili više apertura raspoređenih u ekvatorijalnoj ravnini dobivaju prefiks stephano-, a zrna koja imaju četiri ili više apertura razbacane po čitavoj površini prefiks panto- (Weber 1998) (slika 5). Ako su pore, odnosno brazde, poredane u ekvatorijalnoj ravnini, područje između njih zove se apoporium, odnosno apocolpium. Općenito, područje između dvije pore naziva se mesoporium, a između dvije brazde mesocolpium (Mitić i Hruševan 2021).



Slika 5. Peludna zrnca s aperturama različitog oblika, brojnosti i položaja: a) aporatno, b) monokolpatno, c) trikolpatno (gledano prema ekvatorijalnoj ravnini), d) trikolpatno (gledano prema polu), e) trikolporatno, f) poliporatno, g) monoporatno, h) triporatno (gledano prema ekvatorijalnoj ravnini), i) triporatno (gledano prema polu), j) stephanoporatno (prilagođeno prema Weber (1998)).

Također, postoje različite modifikacije eksine (vanjski sloj stijenke) oko apertura (slika 6). Zadebljanje ili utanjenje eksine oko pore naziva se anulus (annulus), a oko brazde margo. Zadebljanje intine ispod

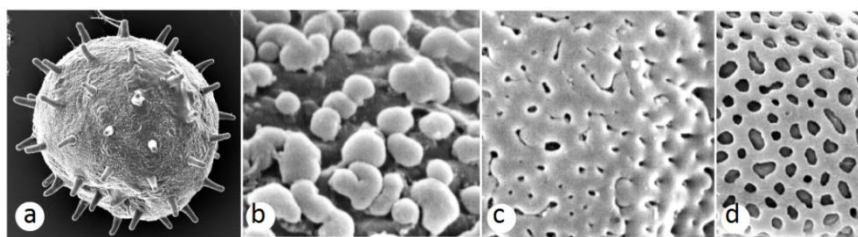
pore zove se onkus (oncus) (Weber 1998). Operculum je zadebljanje eksine koje prekriva aperturu poput poklopca (Hesse 2009), dok je aspis zadebljanje eksine oko aperture (Weber 1998).



Slika 6. Različite modifikacije eksine oko aperture (prilagođeno prema Weber 1998).

2.6. Ornamentacija (skulpturiranost)

Površina peludnog zrna obično je ornamentirana, tj. skulpturirana (Simpson 2019) (slika 7), što olakšava (ili omogućuje) razlikovanje palinoloških vrsta. Zbog značajne razlike između razlučive moći svjetlosnog i elektronskog mikroskopa, terminologija opisa stijenke peludnog zrnca nije jednoznačna, a precizniji opis ornamentacije postiže se upotrebom SEM-a. Peludno zrno s ornamentacijom koja se sastoji od šiljaka zove se ehinatno, a karakteristično je za ambroziju. Trave imaju psilatnu pelud glatke površine. Rugulatno peludno zrno ima nepravilnu ornamentaciju od izduženih elemenata (Weber 1998), dok retikulatno ima površinu nalik na mrežu koja često podsjeća na nepravilno pčelinje saće. Na svojoj površini gematna zrna imaju okrugle izrasline, klavatna elemente u obliku batića, a verukatna polukugle. Ornamentaciju osim izraslina mogu činiti i udubljenja, tj. pore. One su kod perforiranog zrna manje od $1 \mu m$, a kod foveolatnog veće od $1 \mu m$. Postoji veliki broj ornamentacija stoga su one dobro determinacijsko svojstvo (Peternel 2011).



Slika 7. Različiti ornamenti na površini eksine peludnog zrna: a) ehinatno, b) verukatno, c) foveolatno, d) retikulatno zrno (prilagođeno prema Simpson 2019).

2.7. Stijenka peludnog zrna

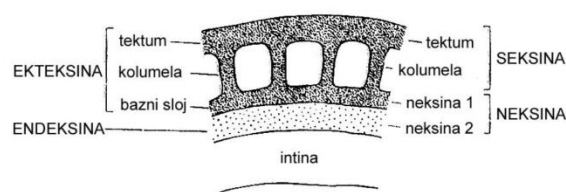
Primarna stijenka većine biljnih stanica građena je od celuloznih mikrofibrila uloženi u polisaharidni matriks od pektina i hemiceluloze. Za vrijeme mikrosporogeneze mikrosporocite ulažu β -1,3-poliglukan zvan kaloza između svoje citoplazme i stanične stijenke (Beer 1906). Taj će sloj kaloze postati stijenka tetrade u kojoj su zarobljene mikropore. Osim toga za vrijeme druge mejotske diobe

sloj kaloze obložiti će svaku mikrosporu pojedinačno izolirajući je od ostalih unutar tetrade (Heslop-Harrison 1963).

Eksina (vanjski sloj stijenke peludnog zrna) građen većinski od sporopolenina stvara se još dok mikropore čine tetrade. Intina (unutarnji sloj) građena od celuloze i pektina formira se tek po nastanku višestaničnog peludnog zrna (Bedinger 1992).

Eksina se sastoji od dva sloja, jednolično građenog unutarnjeg sloja endeksine i višeslojne vanjske ekteksine (slika 8). Kod ekteksine razlikujemo tri sloja: krovni sloj tektum, središnji sloj građen od radijalno raspoređenih stupića kolumela i bazni sloj (Hesse 2009). Ornamentacija je dio površine tektuma (Peternel 2011). Međutim pelud nekih svojiti nema tektum pa su stršeci elementi koje vidimo kao ornamentacija zapravo modificirane kolumele (Simpson 2019). Veliki broj kritosjemenjača ima kolumele u ekteksini, ali kod nekih kritosjemenjača i svih golosjemenjača (Hesse 2009) one izostaju i umjesto njih u središnjem sloju ekteksine nalazimo nepravilne ili granularne elemente (Simpson 2019). Bazni sloj s unutarnje strane dotiče celuloznu intinu, a ispod nje se nalazi citoplazma peludnog zrna omeđena membranom (Weber 1998).

Slojeve ekteksine moguće je razlučiti samo transmisivnim elektronskim mikroskopom. S druge strane postoje slojevi koje je lako opaziti svjetlosnim mikroskopom. To su neoblikovana unutrašnja neksina i strukturirana vanjska seksina. Neksina obuhvaća endeksinu i bazni sloj ekteksine, dok seksina uključuje vanjske stršecije slojeve odnosno kolumelu i tektum. Obje terminologije su ispravne, ali kada je riječ o analizi svjetlosnim mikroskopom najčešće se daje prednost podjeli seksina-neksina (Hesse 2009).



Slika 8. Stijenka peludnog zrna sastoji se od ekteksine, endeksine i intine. Tijekom analize peluda češće se koristi podjela na oblikovanu seksinu i neoblikovanu neksinu jer su lako uočljive svjetlosnim mikroskopom (prema Moore i Webb (1978)).

3. PREZERVACIJSKI POTENCIJAL SPOROPOLENINA

Sporopolenin, još zvan i „dijamantom biljnog svijeta“ (Kessler 2004), je spoj koji gradi eksinu spora i peludnih zrna, a zaslužan je za iznimnu mogućnost očuvanja palinomorfa koji ga sadrže (Simpson 2019). Neki od najstarijih sačuvanih fosilnih nalaza palinomorfa potječu od prije 450 milijuna godina

(Brooks i Shaw 1971). Eksina spora i peludnih zrnaca otporna je na mehanička oštećenja, promjene tlaka i temperature, biološko propadanje i mnoge organske i anorganske kemikalije (Barrier 2008, Montgomery i sur. 2016) zbog čega pruža vrlo učinkovitu zaštitu genetskom materijalu (Brooks i Shaw 1968). Također, zahvaljujući prezervacijskom potencijalu sporopolenina morfologija palinomorfa može ostati sačuvana milijunima godina (Brooks i Shaw 1978). Sporopolenin se smatra jednim od najizdržljivijih biopolimera (Bedinger 1992) i najtvrdim biljnim materijalom (Mackenzie i sur. 2015). Međutim, zbog iznimne kemijske i fizikalne stabilnosti sporopolenina, njegov kemijski sastav i struktura dugo su bili nepoznati (Guilford i sur. 1988). Riječ je o vrlo umreženom biopolimeru karotenoida, masnih kiselina, fenilpropanoida i fenola (Simpson 2019), a njegov sastav varira kod različitih svojti (Guilford i sur. 1988). Često ga se definira kao „netopivi spoj koji ostaje nakon acetolize“ (Heslop-Harrison i Shaw 1971, Shaw 1971). Ova pojednostavljena definicija odnosi se na proces izolacije sporopolenina acetolizom koji je osmislio G. Erdtman (1960). Acetolizom se peludna zrnca tretiraju vrućom smjesnom anhidrida octene kiseline i koncentrirane sumporne kiseline (Erdtman 1960). Kod palinomorfa podvrgnutih acetolizi moguće je proučavati samo eksinu jer se ovim postupkom uništavaju svi dijelovi peludnog zrna koji nisu građeni od sporopolenina (Hesse i Waha 1989).

4. FOSILIZACIJA I IZOLACIJA PALINOMORFA

Za razliku od listova i cvjetova, peludna zrnca se lakše i češće fosiliziraju pružajući odgovore na pitanja o geološkoj i biološkoj povijesti Zemlje. Fosili spora i peludnih zrna čine jedinstvenu poveznicu s nekada živućim biljnim svijetom i time nam razotkrivaju njegovu evoluciju te kakve su se promjene događale s klimom i vegetacijom (Variyar 2023). Međutim, neće se svako peludno zrno uklopiti u sediment, sačuvati i postati mikrofosil. Za proces fosilizacije potrebni su specifični ekološki i geološki uvjeti koje proučava tafonomija.

„Tafonomija je znanost o procesu kojim živi organizmi postaju fosilizirani“ (Behrensmeyer i Kidwell 1985), a obuhvaća tri procesa: nekrolizu - način uginuća, biostratonomiju - proces koji se odvija u razdoblju od uginuća do uklapanja organizma u sediment i dijagenezu - proces koji se odvija nakon uklapanja fosila u sediment. Za sprječavanje biološke razgradnje povoljan je izrazito kiseli ili lužnati okoliš sa što manje mikroorganizama (Chaloner 1970), a za fosilizaciju je bitno protjecanje zraka ili vode kako bi sediment brzo prekrivio biološke ostatke. Stoga su idealna staništa za proučavanje palinomorfa sedimenti jezera, močvara i cretova, ali i ledenjaci i spilje (Dunsworth 2015, Hruševar 2022). Također, fosile nalazimo gotovo isključivo u sedimentnim stijenama (Walters 2023) jer je za nastanak fosila potrebno brzo zakopavanje bioloških ostataka (Chaloner 1970). S druge strane tlakovi

i temperature pri kojima se formiraju magmatske i metamorfne stijene uništavaju fosilne ostatke (Walters 2023).

Očuvanje peludnih zrna moguće je zbog sporopolenina u stijenci palinomorfa bez kojeg bi se isti brzo isušili i raspali (Variyar 2023). Postoji niz protokola za izolaciju palinomorfa iz sedimenta (Chambers i sur. 2011) i nije moguće izdvojiti jednu tehniku koja je primjenjiva za sva istraživanja (Litwin i Traverse 1989). Izbor protokola za izolaciju prije svega ovisi o litološkim značajkama uzorka, svrsi istraživanja i mogućnostima laboratorija. Unatoč različitim svojstvima i sastavu uzorka nekoliko je ciljeva koji su više ili manje zajednički svim tehnikama izolacije (Litwin i Traverse 1989). Prije obrade uzorak se čisti, sprječava se kontaminacija (Phipps i Playford 1984), potom se važe i usitnjava (Litwin i Traverse 1989). Slijedi fizikalno-kemijska obrada sedimenta: disperzija glinenih čestica natrijevim pirofosfatom ($\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$), uklanjanje karbonata klorovodičnom kiselinom (HCl), otapanje silikata fluorovodičnom kiselinom (HF), uklanjanje organskih spojeva natrijevom ili kalijevom lužinom (NaOH ili KOH) i uklanjanje celuloze acetolizom (anhidrid octene kiseline i sumporne kiseline u omjeru 9:1) (Phipps i Playford 1984, Chambers i sur. 2011, Hruševar 2022). Na kraju se uzorak koncentrira i pripremaju se predmetnice za mikroskopiranje (Phipps i Playford 1984). One služe za kvantitativnu i kvalitativnu analizu za koju se koristi minimalno 300 zrnaca, statističku analizu putem specijaliziranog palinološkog programa, zoniranje i izradu peludnih dijagrama (vidi poglavlje Upotreba peludnih zrna i spora za rekonstrukciju okoliša kvartara) (Hruševar 2022).

5. PRELAZAK BILJAKA NA KOPNO

Fosilni ostatci biljaka i njihovih spora izvor su informacija o izgledu vegetacije u prošlosti, ali i svjedoci evolucije biljnoga svijeta. Međutim, često su fosilni ostatci tek fragmenti koji prikazuju samo one morfološke i anatomske značajke koje su se fosilizacijom sačuvale. Osim toga teško je usuglasiti se koje značajke treba imati fosilni ostatak da bi pripadao određenoj sistematskoj kategoriji, primjerice cvrtočini, preslici ili paprati. Stoga se češće govori o prvoj pojavi nekog anatomskeg ili morfološkog svojstva nego o pojavi neke sistematske skupine. S obzirom na to da proces fosilizacije zahtijeva specifične ekološke i geološke uvjete, treba imati na umu da su fosili koje nalazimo najvjerojatnije pripadali dominantnoj i dobro razvijenoj populaciji. Vjerojatnost da se fosilizirala jedinka koja je rani predstavnik neke nove sistematske skupine vrlo je mala. Iz tog razloga fosilizirani ostaci zacijelo predstavljaju tada već iznimno raširene značajke određenih skupina odnosno morfotipova (Chaloner 1970).

Postoji nekoliko neophodnih osobina biljaka koje su vodeni okoliš zamijenile kopnenim. To su specijalizirane strukture za prijenos vode i hranjivih tvari, mehaničko potporno tkivo, zaštita od

isušivanja (kutin, suberin) te organi za reprodukciju koji ne ovise isključivo o vodi. Fosilni ostatci koji dokazuju ova obilježja potječu iz ordovicija i silura (Šoštarić 2023). Sporopolenin je također jedan od preduvjeta za naseljavanje kopna jer sporama pruža zaštitu od isušivanja i najvjerojatnije od UV zračenja (Chaloner 1970).

Prvi mikrofosilni ostatci kopnenih biljaka potječu iz srednjeg ordovicija, a čine ih spore i sitni fragmenti kutikule i provodnih elemenata. S druge strane, prvi megafosili kopnenih biljaka potječu iz gornjeg silura, oko četrdeset milijuna godina kasnije (Wellman i Gray 2000). Mikrofosili spora su najraniji fosilni ostatci kopnenih biljaka (Embriophyta) zbog čega palinološke analize postaju ključne za razumijevanje evolucije kopnenih biljaka i prelaska biljaka iz vodenog na kopneno stanište (Wellman i Gray 2000).

Od srednjeg kambrija do donjeg devona u sedimentu se pojavljuju ostatci koji nisu pripadali morskom okolišu (Traverse 2007). Riječ je o ostacima nalik sporama koje sadrže sporopolenin, ali nema dokaza da su nastale uobičajenom sporogenezom u sporangijima. Ovakve najranije pronađene spore imaju drugačiju morfologiju od današnjih spora i nazivaju se kriptosporama (Richardson i sur. 1984, Richardson 1996). U devonu kriptospore nalazimo kao tetrade, dijade i monade. Kriptospore unutar tetrada nisu se odvajale za razliku od spora u tetradama sadašnjih živućih biljaka (Traverse 2007). Megafosilni ostatci biljaka koje su stvarale kriptospore ne postoje, stoga možemo načelno zaključiti da je riječ o skupini Embriophyta čiji je život još uvijek vezan uz vodu, a tkiva ne sadrže stabilnije elemente koji bi se sačuvali (Strother i Beck 2000).

Spore koje potječu od tetrada obično imaju ožiljak (triradijalna sutura) po kojem se prepoznaju. Ovakve su spore zabilježene od srednjeg silura do danas. Vaskularne biljke (sve Embriophyta izuzev Bryophyta) za koje je karakterističan ksilemski provodni sustav pojavile su se tek 15 milijuna godina kasnije (Chaloner 1970).

Gray (1985, 1991) smatra da su tetrade spora predačko svojstvo Embriophyta i da su prve kopnene biljke, koje su stvarale takve spore, bile građom slične mahovinama (Bryophyta) ili čak same mahovine. Dodaje da su jetrenjarke (Merchantiidae) jedine među kopnenim biljkama (nesjemenjačama) koje proizvode tetrade kao zrele spore.

Broj fosilnih ostataka kriptospora koje nalazimo između ordovicija i donjeg silura je malen, ali su nalazi dobro rasprostranjeni, kako geografski tako i u geološkim slojevima. Takvi nalazi ukazuju na vremensku i prostornu dosljednost pojavljivanja spora (Gray 1985, 1988, 1991, Richardson 1996, Strother i sur. 1996, Wellman 1996, Steemans 1999), stoga možemo zaključiti da je tijekom tog razdoblja vegetacija bila široko rasprostranjena, ali ne tako raznolika (Wellman i Gray 2000).

Smatra se da raznolikost spora gornjeg silura i donjeg devona prate morfološku raznolikost vaskularnih biljaka. Tijekom silura raznolikost morfologije i ornamentiranosti spora nije značajna, dok tijekom donjeg devona brzo raste (Chaloner 1970). Do polovice devona raznolikost spora dostiže dvije trećine ukupne raznolikosti poznate za cijeli devon (Richardson 1970). Takav nagli porast broja spora pokazuje nam da se upravo u devonu zbilja velika diversifikacija vaskularnih biljaka (Chaloner 1970).

Osim oblika informativna je i veličina pronađenih spora. Naime, izospore homosporne biljaka i mikrospore heterosporne biljaka obično su manje od 200 μm , dok su megaspore heterosporne biljaka veće od 200 μm . Postoje jasni dokazi o razvoju heterosporije u srednjem devonu. Međutim, pojava spora većih od 200 μm u donjem devonu upućuje na raniji početak razvoja heterosporije (Chaloner 1970).

6. PALEOVEGETACIJA PALEOFITIKA, MEZOFITIKA I NEOFITIKA

Trajanje geoloških razdoblja određeno je ključnim događajima u evoluciji živoga svijeta. Za pojedina razdoblja karakteristične su specifične skupine biljaka i životinja, a granice između razdoblja obično označavaju velika izumiranja pojedinih skupina. Kada je riječ o biljkama, ere nazivamo paleofitik, mezofitik i neofitik, dok se za životinje nazivaju paleozoik, mezozoik i kenozoik. Vremenske granice se ne podudaraju kod obje podjele, već su granice za biljni svijet malo pomaknute u prošlost u odnosu na životinjski svijet. Drugim riječima, paleofitik počinje ranije od paleozoika i tako dalje (Šoštarić 2023).

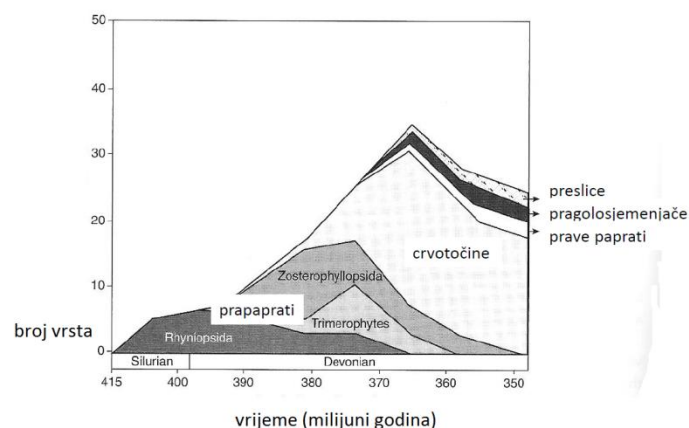
6.1. Paleofitik – doba papratnjača

Paleofitik traje od pojave biljaka na kopnu (silur, prije 424 mil. god.) do pojave golosjemenjača (perm, 256 mil. god.). Prve kopnene biljke svrstavamo u danas izumrlu skupinu Rhyniophyta (Psilophytatae ili prapaprati), a prvi se put pojavljuju u gornjem siluru i donjem devonu (prije 400 mil. god.). Predstavnici ove skupine su *Aglaophyton*, *Cooksonia* i *Rhynia*, a zajedničko im je da su niske biljke do 20 cm visine s terminalno postavljenim sporangijima na izdanku (Šoštarić 2023). Prapaprati nemaju diferenciranu stabljiku, listove i korijen (nemaju pravi kormus) za razliku od drugih kopnenih biljaka. Međutim imaju niz obilježja koja ih svrstavaju u vaskularne biljke (Tracheophyta ili Cormophyta), a to su: jednostavni provodni elementi, dihotomski razgranjene stabljike, rizoidi za upijanje vode, puči te reproduktivni organi koji nisu isključivo ovisni o vodi (Nikolić 2021, Šoštarić 2023).

Cooksonia potječe iz gornjeg silura (prije 405 mil. God.) (Gensel 1977), a brojne fosile nalazimo u Sjevernoj Americi i Europi (Šoštarić 2023). Nakon njezine pojave započinje razvoj vaskularnih biljaka (slika 9). On je najintenzivniji u devonu (Traverse 2007) kada je prevladavala blaga i vlažna klima bez

oledbi (Šoštarić 2023). U donjem devonu pojavljuje se *Zosterophyllum* s lateralno postavljenim sporangijima te Trimerophyta, izumrla skupina koja predstavlja prijelazni oblik između Rhyniophyta te papratnjača i pragolosjemenjača (Traverse 2007, Šoštarić 2023). Značajni rodovi iz skupine Trimerophyta su *Pertica*, *Psilophyton* i *Trimerophyton* (Šoštarić 2023). U srednjem devonu pojavljuju se dva predstavnika skupine Lycopsida (crvotočine): *Baragwanathia* čiji su nalazi česti na području Gondvane i *Drepanophycus*. Uz crvotočine u devonu se izdvajaju preslice (Sphenopsida) i paprati (Filicopsida) (Traverse 2007, Šoštarić 2023).

U srednjem i kasnom devonu pojavljuju se drvolike pragolosjemenjače (Pragymnospermatophyta), izumrla skupina koja je imala značajke papratnjača i golosjemenjača. Predstavnik pragolosjemenjača je rod *Archaeopteris*. Njegovo drvo imalo je visinu i do nekoliko metara, a sa sekundarnim rastom debla u širinu sličilo je današnjim golosjemenjačama. Reproductivni organi bili su nalik na one u papratnjača i proizvodili su spore (Šoštarić 2023). Međutim, krajem devona razvijaju se pragolosjemenjače koje stvaraju prave sjemenke (Traverse 2007).

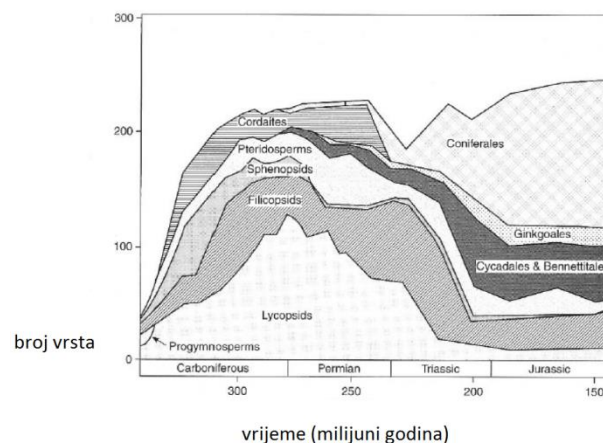


Slika 9. Diversifikacija kopnenih biljaka u siluru i devonu (prilagođeno iz (Šoštarić 2023), prema (Niklas i sur. 1985)).

Tijekom karbona razvijaju se i šire šume od kojih će kasnije nastati kameni ugljen (Šoštarić 2023). Karbonske šume sastoje se od drvenastih preslica (rod *Calamites*), drvenastih crvotočina (Lepidodendrales s rodovima *Lepidodendron* i *Sigillaria*), papratnjača sa sjemenkama (Pteridospermatophyta, rod *Medullosa*), pračetinjača (Cordaitidae, rod *Cordaites*) i primitivnih prvih pravih četinjača (rod *Utrechia*) (Traverse 2007). Iz ovog razdoblja potječu mnogi fosili (Traverse 2007) što ne čudi s obzirom na to da je vegetacija karbona bila najrazvijenija u močvarama tadašnjeg tropskog dijela sjeverne hemisfere (Šoštarić 2023). U šumama karbona sve veću dominaciju imaju skupine koje stvaraju sjemenke, dok papratnjače polako gube značaj (Traverse 2007). Rod *Medullosa*

izgledom je podsjećala na papratnjaču, ali se razmnožavala sjemenkama. Smatra se da je ova skupina predak perastolistim golosjemenjačama (Cycadophyta) (Šoštarić 2023). Pračetinjače i prve prave golosjemenjače počinju zauzimati suša staništa u okolišu karbona i time započinju stvaranje heterogene vegetacije koja će biti karakteristična za perm (Traverse 2007). Osim toga bolja prilagodba golosjemenjača na sušu odigrat će ključnu ulogu u dominaciji golosjemenjača kroz kasnija geološka razdoblja (Šoštarić 2023).

Danji razvoj vegetacije tijekom karbona i perma obilježen je geološkim i klimatološkim promjenama na Zemlji (slika 10). U karbonu nastaje Pangea, veliki kontinent koji se protezao objema polutkama. Pomicanje kontinentalnih ploča poremetilo je strujanja zraka i oceana, a posljedica je nastanak ledenog doba od kasnog karbona do ranog perma (Šoštarić 2023). Sredinom perma klima postaje ponovno toplija, međutim ne i tako ugodna kao u karbonu. Zbog suše klime i sezonskih promjena u temperaturi, na obje polutke izumiru drvenaste papratnjače i crvotočine te pračetinjače (Traverse 2007), a razvijaju se nove skupine golosjemenjača koje su zbog učinkovitijeg provodnog sustava bolje prilagođene aridnoj klimi (Šoštarić 2023). Također, dolazi do razvoja različitih flora na sjevernoj (prije Laurazija) i južnoj hemisferi (prije Gondvana). U kasnom permu gondvanska je flora modernija i sličnija budućoj mezofitskoj u odnosu na floru sjeverne hemisfere. Za južnu hemisferu karakteristična je „Glossopteris flora“ sastavljena od drvenastih i grmolikih listopadnih papratnjača sa sjemenkama (Traverse 2007). Flora je nazvana prema rodu *Glossopteris*, a na prostoru Gondvane zadržala se sve do trijasa (Šoštarić 2023).



Slika 10. Diversifikacija kopnenih biljaka od karbona do jure (prilagođeno prema Niklas i sur. (1985)) i preuzeto iz Mehmedović (2016)).

6.2. Mezofitik – doba golosjemenjača

Mezofitik traje od pojave i dominacije golosjemenjača (perm, prije 256 mil. god.) do pojave i dominacije kritosjemenjača (kreda, 97 mil. god.). Viličaste (Gynkgophyta) i perastolisne (Cycadophyta i Bennettitatae) golosjemenjače pojavljuju se u permu, a u juri zahvaljujući toploj klimi bez oledbi doživljavaju diversifikaciju i dominaciju (Šoštarić 2023). Viličaste golosjemenjače danas imaju jednog predstavnika, vrstu *Ginkgo biloba* L. s uskim prirodnim arealom u jugoistočnoj Aziji. Predci ovog roda bili su široko rasprostranjeni na sjevernoj hemisferi tijekom jure i rane krede. S pojavom kritosjemenjača njihov se areal smanjuje, sve dok u paleocenu nije ostala samo jedna vrsta *Ginkgo adianthoides* (Unger) Heer koja je stvarala listove kao i današnja vrsta (Boyer 2019). Vrste čiji je prirodni areal rasprostranjenosti u mezofitiku bio značajno veći nazivamo mezofitski relikti, a uz rod *Ginkgo* takvi su i rodovi *Sequoia* i *Metasequoia*. Skupina Cycadophyta, izgledom slična palmama, bila je značajno rasprostranjenija i bogatija vrstama u mezofitiku nego danas. Osim skupine Cycadophyta, u perastoliste golosjemenjače ubrajamo i skupinu Bennettitatae koja se najvjerojatnije razvila iz papratnjača sa sjemenkama (Šoštarić 2023). Pojavljuje se u permu, a izumire u kredi. Predstavnici golosjemenjača Bennettitatae izgledom slične cikasma mezofitika, ali njihove su reproduktivne strukture i puči srodnije onima u kritosjemenjača (Boyer 2019). Red Cycadales s oko 310 vrsta u tropskom i subtropskom području jedini je predstavnik perastolistih golosjemenjača (Norstog 2022). Ovaj red kao i vrstu *Ginkgo biloba* nazivamo živim fosilima jer se nisu mijenjale dugi niz godina i nose obilježja kakva su imali u mezofitiku (Šoštarić 2023).

U šumama mezofitika uz perastolisne i viličaste golosjemenjače dominiraju i četinjače (Boyer 2019). Skupina Voltziales najvjerojatnije je poveznica između pračetinjača paleofitika i modernih četinjača mezofitika. Predstavnici ove skupine pojavljuju se u karbonu, a nestaju tijekom velikog izumiranja u kredi. Suvremene četinjače (porodice Araucariaceae, Cephalotaxaceae, Cupressaceae, Pinaceae, Podocarpaceae, Taxaceae) postižu dominaciju tijekom jure (Boyer 2019).

6.3. Neofitik – doba kritosjemenjača

Neofitik traje od pojave i dominacije kritosjemenjača (97 mil. god.) do danas. U kredi dolazi do velikih klimatskih i geoloških promjena koje uključuju raspadanje Gondvane, porast udjela kisika u atmosferi, pad asteroida na poluotok Yucatan te globalno zatopljenje krajem perioda (Boyer 2019). Učestalije promjene klime kao i pojava dinosaura biljojeda istiskuju golosjemenjače ne ostavljajući im dovoljno vremena da se prilagode i oporave. S druge strane, kritosjemenjače doživljavaju diversifikaciju i širenje areala zbog svojeg potencijala za brzo prilagođavanje okolišu. Osim toga paralelna evolucija s kukcima i drugim oprašivačima čini opstanak kritosjemenjača sigurnijim (Šoštarić 2023). Prve kritosjemenjače pojavile su se u kredi, otprilike prije 130 mil. god (Boyer 2019), a bile su to zeljaste biljke i mali grmovi. Zbog brojnih fosilnih ostataka smatra se da su se razvile još u juri (Šoštarić 2023).

Od paleocena do sredine eocena temperature značajno rastu, a razdoblje prije oko 65 mil. god. smatra se najtoplijim ikada na Zemlji (Boyer 2019). U paleogenu prevladavaju guste tropske, suptropske i listopadne šume kritosjemenjača, dok se četinjače povlače u planinska područja. U paleocenu se pojavljuju predstavnici porodice Cactaceae koji doživljavaju diversifikaciju u oligocenu (Hershkovitz i Zimmer 1997). Naime, od sredine eocena do kraja pliocena klima postaje hladnija, ali i značajno suša te se povećava površina Zemlje prekrivena otvorenim staništem i pustinjama. Šume se prorjeđuju zbog suše klime te listopadne vrste zamjenjuju vazdazelene tropske i suptropske šume (Boyer 2019). Trave se pojavljuju prije otprilike 60 mil. god u paleocenu (Šošćarić 2023). Njihov rast je u eocenu ograničen na obale jezera i rijeka, a u oligocenu se pojavljuju na otvorenom staništu (Boyer 2019). Krajem tercijara šire se na sve kontinente osim Antarktike pružajući izvor hrane velikim biljojedima (Šošćarić 2023). Smanjenje udjela ugljikova dioksida u atmosferi tijekom oligocena uzrokuje pad temperatura i snižavanje razine mora. Povećava se površina prekrivena ledom te nestaju šume koje su u eocenu prekrivale Antarktiku (Lauretano i sur. 2021). Hlađenjem polova stvara se temperaturni gradijent između ekvatora i polova, a kao posljedica formiraju se različiti biomi. U miocenu se mogu prepoznati pustinje, savane, stepe i tundre koje su i danas prisutne na aridnim područjima (Šošćarić 2023). Osim toga u miocenu se šire C4 biljke koje bolje podnose visoke temperature i njihov negativni utjecaj na fotosintezu (Peppe i sur. 2023). U pliocenu je areal tropskih vrsta ograničen na ekvator, četinjače obitavaju samo na sjevernoj polutki, a vazdazelene šume povećavaju svoje stanište (Boyer 2019).

Prvi dio kvartara, pleistocen, obilježen je smjenama ledenih doba i interglacijala. Brojne vrste preživljavaju oledbe u područjima s pogodnijom klimom tzv. refugijima. U Europi postoje tri značajna refugija – Pirinejski, Apeninski i Balkanski poluotok. Međutim, brojne vrste izumiru osiromašujući znatno današnje flore Europe i Sjeverne Amerike u odnosu na stanje u tercijaru (Šošćarić 2023). Brojni termofilni rodovi (*Taxodium*, *Sequoia*, *Magnolia*, *Nyssa* i dr.) nestaju iz Europe i zadržavaju se u toplijim dijelovima Sjeverne Amerike ili istočne Azije. Kroz holocen čovjek značajno mijenja izgled vegetacije ostavljajući travnjake i livade na područjima gdje prirodno raste šuma. Najznačajniji primjer toga je činjenica da danas samo četvrtinu površine Europe pokriva prirodna vegetacija (Mehmedović 2016).

7. UPOTREBA PELUDNIH ZRNA I SPORA ZA REKONSTRUKCIJU OKOLIŠA KVARTARA

7.1. Palinološka analiza

Analiza peludnih zrna i spora važna je tehnika rekonstrukcije klime i vegetacije u prošlosti (Elias i Mock 2013). Klima kvartara obilježena je izmjenom glacijalnih i interglacijalnih perioda, a holocen, geološko razdoblje u kojem živimo, samo je jedan od interglacijala (Hays i sur. 1976, Clark i sur. 2006). Razumijevanje procesa koji su uvjetovali klimu u kvartaru, ali i povezanost između klime i vegetacije omogućuje nam bolje razumijevanje trenutnih klimatskih promjena i predviđanje budućih događaja (Daniau i sur. 2019, Elias i Mock 2013). U zadnjih sto godina analiza kvartarnih palinomorfa prestaje biti samo tehnika stratigrafije i određivanja relativne starosti uzorka, a povezujući se s fitogeografijom, paleoklimatologijom, arheologijom i konzervacijskom biologijom, postaje iznimno važna za botaniku i ekologiju (Birks i Berglund 2018). „Znanost kvartara“ čini poveznicu između moderne klimatologije i paleoklimatologije te moderne ekologije i paleoekologije (Seppä i Bennett 2003).

Palinološka analiza se temelji na sljedećim pretpostavkama: 1. Spore i peludna zrnca produciraju se u velikim količinama i većinom padaju na zemlju gdje se mogu očuvati u staništima s niskim pH sedimenta i/ili anaerobnim uvjetima. 2. Spore i peludna zrnca se miješaju u atmosferi stvarajući ujednačenu peludnu kišu (eng. pollen rain), a uzorak peludne kiše je odraz sastava vegetacije na nekom području tijekom određenog vremena. 3. Peludna zrnca i spore mogu se determinirati do određene taksonomske razine. 4. Analizom peludnog spektra s više uzoraka sedimenta dobivamo sliku vegetacijskih promjena u vremenu koje odgovara razdoblju starosti uzoraka sedimenta. Usporedbom peludnih spektara s različitih područja, moguće je odrediti promjene vegetacijskog pokrova u vremenu i prostoru (Smol i sur. 2001).

Uobičajeni prikaz rezultata analize peludnih zrna je peludni dijagram. To je skup grafova za različite biljne svojte u kojemu je X os prikaz udjela (najčešće postotak, rjeđe koncentracija) peludnih zrna koji pripada određenoj svojti, dok je y os prikaz vremenskog intervala povezan s dubinom sedimenta u kojem je akumuliran peludni spektar. Odabir veličine prostora i razdoblja analize peluda ima veliku ulogu u njezinoj interpretaciji. Analizom kraćeg vremenskog razdoblja i korištenjem „peludne zamke“ na lokalnoj razini (manji cretovi, površinom mala jezera) mogu se rekonstruirati događaji poput kompeticije, sukcesije ili požara (Elias i Mock 2013). Neki autori smatraju korištenje malih područja istraživanja nepouzdanim. Drveće stvara velike količine peluda zbog čega interpretacija peludne analize može biti izrazito lokalnog karaktera, ili čak netočna (Seppä i Bennett 2003). Širenjem

vremenskog intervala i prostora istraživanja mogu se rekonstruirati događaji na razini regije poput migracije vegetacije i promjene u klimi (Elias i Mock 2013).

7.2. Rekonstrukcija vegetacije

Rast i razvoj svake biljne vrste uvjetovan je nizom geoloških i klimatoloških parametara kao što su vrsta i pH tla, temperatura i vlažnost zraka, količina svjetlosti, padalina i slično. Različite vrste imaju različite granice optimuma za klimatske parametre, stoga se rasprostranjenost među svojstama razlikuje. Tijekom klimatske promjene biljke ne migriraju u biomima, već individualno zbog toga što imaju različitu toleranciju na klimatske parametre (Elias i Mock 2013). Promjene u klimi uvjetovale su različiti razmještaj vegetacije tijekom prošlosti, a taj se razmještaj može rekonstruirati peludnim analizama (Elias i Mock 2013). Rekonstrukcija klime teče u suprotnom smjeru, a zasniva se na poznavanju veze između današnjih svojti i njihovih klimatskih optimuma (Birks i Birks 1980). Ako poznajemo ekološke parametre koji uvjetuju rast određene svojte, onda rekonstrukcijom vegetacije u prošlosti možemo objasniti klimatske parametre koji su je oblikovali (Elias i Mock 2013).

Tijekom analize peludnih zrna treba imati na umu nekoliko nedostataka ove metode. Prije svega, peludno zrno je najčešće moguće identificirati samo do razine porodice ili roda (Seppä i Bennett 2003). Neke česte i ekološki važne taksonomske skupine imaju suviše sličnu morfologiju peluda da bi se odredilo o kojoj sadašnjoj vrsti je riječ, a takve su primjerice vrste ili rodovi unutar porodice Poaceae (Seppä i Bennett 2003) te rodovi *Pinus*, *Picea* i *Betula* (Elias i Mock 2013). Također, veza između analiziranog peludnog spektra i pokrovnosti vegetacije nije linearna. Različite biljne svojte proizvode različite količine peluda koja se prenosi na različite načine i ima različitu sposobnost očuvanja (Elias i Mock 2013). Anemofilne svojte najčešće produciraju znatno veći broj peludnih zrnaca po prašnici u odnosu na zoofilne (entomofilne) svojte, dok hidrofilne i autogamne svojte (poput neki suvremenih žitarica) rijetko nalazimo u sedimentima (Traverse 2007). Rod *Pinus* poznat je po stvaranju velike količine sakatne peludi koja se daleko širi vjetrom zbog čega se u analizama precjenjuje njegova prisutnost (Daniau i sur. 2019). Osim toga u planinskim područjima vjetar raznosi pelud drveća na velike udaljenosti što mijenja izgled lokalne vegetacije (Ortu i sur. 2006). Anemofilne biljne svojte poput topole i preslica imaju malo sporopolenina u stijenci pa su često podzastupljene u sedimentu, dok glavočike imaju puno sporopolenina pa su prezastupljene u uzorcima. Veličina područja i njegova topografija također imaju ulogu u interpretaciji rezultata palinološke analize. Istraživanja na malim šumskim čistinama prikazuju izrazito lokalnu vegetaciju, dok sediment velikih jezera prikazuje regionalnu vegetaciju, naročito ako u blizini nema prirodnih (geomorfoloških) barijera (Jacobson i Bradshaw 1981).

Palinološkim analizama najčešće je moguća identifikacija samo do viših sistematskih kategorija pa je teško izraditi popis samih biljnih vrsta. Kao rješenje nameće se rekonstrukcija vegetacije na temelju bioma u kojoj taksonomske vrste ne igraju toliko ključnu ulogu kao ekološke skupine biljaka. Biom je skup svih sličnih ekosustava na Zemlji, a međusobno se biomi razlikuju prema ekološkim karakteristikama kao i sastavu peluda (Elias i Mock 2013). „Biomizacija“ je proces kojim se analizira velika količina podataka o peludnim zrcima te se stvara karta bioma (Prentice i sur. 1996). Projekt BIOME 6000 izradio je karte bioma na bazi peludnih analiza za 0, 6000 i 18000 ¹⁴ C godina prije sadašnjosti (Prentice i Webb 1998). Kao sadašnjost uzima se 1950. godina nakon koje je količina radionuklida (uslijed brojnih fuzijskih pokusa, tj. eksplozija nuklearnih bombi) značajno porasla. Rezultat peludne analize su udjeli peludnih zrna koja pripadaju nekoj biljnoj svojti u ukupnom broju analiziranih zrna. Dobiveni udjeli temelj su biomizacije i koriste se za određivanje „funkcionalnih skupina biljaka“ (eng. functional plant type). To su funkcionalne jedinice biljaka koje dominiraju u vegetaciji pri nekom skupu klimatskih parametara. Za svaki skup podataka o peludi određuju se biomi temeljem funkcionalnih skupina biljaka (Elias i Mock 2013).

7.2.1. Promjene biljnog pokrova krajem pleistocena

Zadnji glacijalni maksimum (eng. The Last Glacial Maximum) zbio se u razdoblju između 29 000 i 19 000 godina prije sadašnjosti (Hughes i sur. 2022). U ovom je razdoblju insolacija bila slična kao danas. Količina CO₂ u atmosferi bila je manja, temperature mora bile su niže, a sjeverna polutka više prekrivena ledom (COHMAP Members 1988, Jansen i sur. 2007). Općenito, klima je bila hladnija i aridnija zbog čega su na sjevernoj polutci prevladavali biomi bez drveća, dok su na južnoj polutci pustinje bile jednako ili šire rasprostranjene (Elias i Mock 2013). Led je pokrивao veći dio Arktika te prostor današnje Kanade i Sjedinjenih Američkih Država. Tlak zraka je bio visok na tom području Sjeverne Amerike zbog čega se struja hladnoga zraka spuštala prema jugu uzrokujući oluje i oborine. Iz tog je razloga na području današnjeg pustinskog dijela jugozapadne Sjeverne Amerike nekoć obitavala šuma četinjača (COHMAP Members 1988, Thompson i Anderson 2000). Na dijelovima sjeverne polutke (sjeveroistočni Sibir, sjever Aljaske i sjeverozapad Kanade) koji nisu bili prekriveni ledom dominirala je tundra (Edwards i sur. 2000), dok se borealna šuma spustila južnije značajno smanjivši svoj opseg. Na području srednjih geografskih širina Europe i Azije značajno se smanjila rasprostranjenost šumske vegetacije (Yu i sur. 1998). Listopadne i mediteranske šume središnje i južne Europe na velikom je području zamijenila stepska vegetacija (Edwards i sur. 2000, Elenga i sur. 2000). U Africi je došlo do fragmentacije tropske vlažne šume (Prentice i sur. 2000), a u Australiji se širila kserofitska vegetacija (Pickett i sur. 2004). Paleoekološka obilježja zadnjeg glacijalnog maksimuma slabije su istražena u odnosu na holocen, ali može se zaključiti da su promjene u vegetaciji bile odgovor na hladnije, a time i suše klimatske prilike.

7.2.2 Promjene biljnog pokrova početkom holocena

Holocen započinje 11700 godina prije sadašnjosti, a razdoblje od 9500 do 5500 godina prije sadašnjosti nazivamo holocenski klimatski optimum (eng. The Holocene Climate Optimum) s temperaturnim maksimumom, višim od današnjeg, oko 8000 godina prije sadašnjosti. Međutim pojmove optimum i maksimum treba oprezno koristiti jer se klimatski optimumi razlikuju za različite biljne svojte, a temperaturni maksimum holocena nije bio u svim regijama zabilježen u isto vrijeme (Prentice i Webb 1998). Prosječna temperatura na Zemlji bila je od jedan do dva stupnja Celzijeva viša nego danas što je mnogim biomima omogućilo širenje areala (Elias i Mock 2013). Na istoku Kanade granica šuma dolazi južnije nego danas zbog preostalog leda na poluotoku Labrador (Bigelow 2003, Dyke 2004). U Sibiru je granica drveća nekoliko stotina kilometara sjevernije u odnosu na današnju, a umjerene šume Europe bile su rasprostranjene sjevernije i južnije no što je to slučaj danas (Elenga i sur. 2000). Zbog veće insolacije u Sjevernoj Americi su bile rasprostranjenije stepe. U Japanu je zbog toplih ljeta bio izražen klimatski sezonalitet pa su umjesto današnjih vazdazelenih miješanih šuma značajnije bile šume četinjača (Takahara i sur. 2000). Povišena ljetna insolacija pojačala je djelovanje monsuna te omogućila širenje areala umjerenih listopadnih šuma u Kini (Yu i sur. 2000) i razvoj travnjaka i šikare na prostoru današnje Sahare (Jolly i sur. 1998, Prentice i Jolly 2000). Djelovanje monsuna sjevernije nego danas dovelo je do manje učestalih oborina u području ekvatora pa su tropske kišne šume pokrivale manju površinu nego što je to slučaj danas (Prentice i sur. 2000).

7.3. Vegetacija Europe tijekom holocena na temelju Blytt-Sernander klasifikacija i peludnih zona

Akumulacijske peludne zone odraz su paleoklime zadnjeg glacijala i holocena, dobivene usporednom analizom većeg broja analiziranih jezgri sedimenta. Švedski palinolog Lennart von Post analizirao je jezgre sedimenta s tresetišta i primijetio dominantnost različitih biljnih vrsta u istraživanim jezgrama. Različite peludne vrste i njihova različita zastupljenost u jezgrama uzrokovane su klimatskim promjenama. Blytt-Sernander klasifikacija je raspodjela klimatskih perioda sjeverne Europe napravljena analizom danskih tresetišta, a pokazuje izmjenu toplijih i hladnijih perioda. Prema Blytt-Sernander klasifikaciji holocen dijelimo na pet perioda, a za svaki je karakteristična druga peludna zona (tablica 1). Danas znanstvenici pokušavaju potvrditi i nadopuniti Blytt-Sernander klasifikaciju analizirajući jezgre različitih sedimenata, morskog dna, tresetišta, jezera te ledenog pokrivača i koristeći različite metode datiranja poput radioaktivnog ugljika, omjera izotopa kisika, dendrokronologije i dr. (Aber 2004, Biologie Seite 2023).

Krajem pleistocena područje Euroazije bio je prekriveno pojasom tundre s tajgom. Preboreal je kratko razdoblje u kojem je došlo do porasta temperature zraka, a rod *Betula* dominira njegovom

vegetacijom. U borealu rastu temperature zraka, a klima je slična današnjoj, stoga šume polako zamjenjuju dotadašnju otvorenu europsku vegetaciju s travama, šikarom i niskim raslinjem. Na sjever se prve šire otporne šumske vrste poput rodova *Betula*, *Populus* i *Sorbus*. Zatim slijede grmolike vrste roda *Juniperus* te konačno rod *Pinus* stvarajući šume breze i bora. Ovakva promjena u ekosustavu vidljiva je u sastavu akumuliranog peluda tako da su u preborealu pelud otvorenih staništa zamijenila peludna zrnca drvenih vrsta objedinjena u peludnoj zoni IV. U borealu nastupa toplija klima i peludna zona V za koju je karakteristično širenje vrste *Corylus avellana* L. i roda *Pinus* u postojeće šume breze. U kasnom borealu uz šume bora i lijeske pojavljuju se i miješane šume hrasta. Rodovi *Quercus*, *Alnus*, *Ulmus* i *Tilia* zamjenjuju rodove *Betula*, *Corylus* i *Pinus*. Atlantik je najtoplije razdoblje holocena u kojem su srednje godišnje temperature bile par stupnjeva više od današnjih. Termofilne vrste šire se prema sjeveru Europe pa listopadne šume centralne i južne Europe zamjenjuju borealne šume sjevera. Diljem Europe šire se rodovi *Quercus*, *Fagus*, *Tilia*, *Ulmus*, *Alnus*, *Corylus* i *Fraxinus*. Razdoblje atlantika poistovjećujemo s peludnom zonom VII, a nazivamo ga i razdobljem lipe, brijesta i johe (Peterken 1993). Osim spomenutih svojti za ovaj je period karakteristično širenje poljoprivrednih površina i pašnjaka. Kraj atlantika obilježen je smanjenjem peluda roda *Ulmus* što se pripisuje bolesti drveća, antropogenom pritisku ili promjeni klime (Peglar 1993). Subboreal je imao hladniju i sušu klimu od one za vrijeme atlantika, ali je ipak srednja godišnja temperatura bila za nešto manje od stupnja celzijevog viša od današnje. Uz brijest smanjuje se i pokrovnost lipe, čemu je uzrok pad temperature ili čovjekova djelatnost. U Europi postaje dominantna miješana šuma hrasta, a sve zastupljenije postaju i žitarice koje ukazuju na prisutnost čovjeka. Vrste *Fagus sylvatica* L. i *Carpinus betulus* L. šire se diljem Europe iz svojih utočišta na Balkanskom i Apeninskom poluotoku.

Subatlantik je najmlađe razdoblje holocena u kojem živimo. Dijelimo ga na četiri podrazdoblja: stariji, srednji, mlađi i najmlađi subatlantik. U starijem subatlantiku klima je bila hladna i vlažna, a srednjom Europom dominirale su miješane šume hrasta, lipe i brijesta ili miješane šume hrasta, jasena i bukve. Srednji subatlantik ima vlažnu, ali blagu klimu, a rasprostranjene su miješane šume hrasta, brijesta, graba i bukve ili šume hrasta i bukve. U mlađem subatlantiku klima je vlažna i umjerena te slična današnjoj. U Europi su rasprostranjene bukove šume te je čovjekov utjecaj na prirodnu vegetaciju sve jači (Müller 1969). Čovjek iskorištava šume za sječu te ih preoblikuje u poljoprivredne površine na kojima se uzgajaju žitarice. Utjecaj čovjeka i pojava industrijalizacije sve više mijenjaju izgled krajobraza i prirodnu šumsku vegetaciju tijekom najmlađeg subatlantika.

Tablica 1. Prikaz trajanja razdoblja holocena, njihovih peludnih zona i dominantne vegetacije (napravljeno i prilagođeno prema Biologie Seite (2023)). Kratica BP odnosi se na sadašnjost koja je definirana kao 1950 godina.

Razdoblje holocena		trajanje	Peludna zona	Dominantna vegetacija
Preboreal		11 640-11 500 BP	IV	-rodovi <i>Betula</i> , <i>Betula</i> , <i>Populus</i> , <i>Sorbus</i> , <i>Juniperus</i>
Boreal		11 500-8 900 BP	V VI	-rodovi <i>Pinus</i> , <i>Corylus</i> , <i>Betula</i>
Atlantik		8 900-5 700 BP	VII	-rodovi <i>Quercus</i> , <i>Fagus</i> , <i>Tilia</i> , <i>Ulmus</i> , <i>Alnus</i> , <i>Corylus</i> , <i>Fraxinus</i>
Subboreal		5 700-2 600 BP	VIII	-rodovi <i>Quercus</i> , vrste <i>Fagus sylvatica</i> i <i>Carpinus betulus</i>
Subatlantik	Stariji	500 pr. Kr. – 500 pos. Kr.	IX a	-rodovi <i>Quercus</i> , <i>Fagus</i> , <i>Tilia</i> , <i>Ulmus</i> , <i>Fraxinus</i> , <i>Alnus</i>
	Srednji	500-1 250 pos. Kr.	IX b	-rodovi <i>Quercus</i> , vrste <i>Fagus sylvatica</i> i <i>Carpinus betulus</i>
	Mlađi	1250-1 800 pos. Kr.	X a	-rod <i>Fagus</i> , poljoprivredne vrste
	Najmlađi	1 800 pos. Kr. - danas	X b	-poljoprivredne vrste

8. VEGETACIJSKI POKROV HRVATSKE TIJEKOM HOLOCENA

Danas vegetacija kontinentalne Hrvatske pripada 6. zonobiomu – vegetacija listopadnih šuma na smeđem šumskom zemljištu u vlažnoj (maritimnoj) umjerenj klimi, a vegetacija primorskog dijela Hrvatske pripada 4. zonobiomu – tvrdolisna drvenasta (mediteranska) vegetacija na crvenici u periodično vlažno-suhomj suptropskoj klimi (Walter 1983). Tijekom većeg dijela holocena područje Hrvatske je klimazonalno pripadalo šumskoj vegetaciji stoga promjena udjela pojedinih drvenastih vrsta mogu ukazivati na promjene u količini oborina ili temperature. Ujedno, smanjenje udjela peluda drvenih vrsta i povećanje udjela nedrvenih vrsta pokazatelj je mogućeg antropogenog pritiska poput sječe šuma zbog pašarenja ili uzgoja kultiviranih vrsta. Primarni antropogeni indikatori su pelud žitarica ili konoplje, a sekundarni pelud ruderalnih i korovnih vrsta (Kozakova i sur. 2015).

8.1. Vegetacijski pokrov kontinentalne Hrvatske tijekom holocena

Rekonstrukcija vegetacije kontinentalne Hrvatske napravljena je na temelju analize peluda i makrofosila s nekoliko lokacija (slika 11). Najvažnija područja na kojima su analizirane peludne jezgre

su: Podpeško jezero (Gardner 1997), Dubravice (Gigov i Nikoli 1960), Blatuša (Gigov i Nikoli 1960, Hruševar i sur. 2020, Hruševar i sur. 2023) i Trstenik (Gigov i Nikoli 1960). Rezultati većine ovih istraživanja objedinjeni su u Šošćarić (2004). S obzirom na to da je središnja Hrvatska djelovala kao refugij tijekom glacijalnih perioda, ovo područje karakterizira iznimno bogatstvo biljnim vrstama što otežava povijesnu rekonstrukciju vegetacije (Šošćarić 2004).

Tijekom zadnjeg glacijala na području kontinentalne Hrvatske dominirali su bor i smreka (Šošćarić 2004). Uz navedene drvene vrste bili su rasprostranjeni i elementi postglacijalne flore poput vrste *Dryas octopetala* L. i rodova *Juniperus* i *Ephedra* te rod *Artemisia* i porodica Poaceae karakteristične za stepsku vegetaciju. Po završetku glacijala širi se listopadna šuma s rodovima *Quercus*, *Tilia*, *Corylus* i *Ulmus*. Ovi će rodovi biti posebno rasprostranjeni tijekom toplog razdoblja atlantika. Rod *Fagus* postaje zastupljeniji u atlantiku i početkom subboreala kada se širi u miješanim šumama hrasta, naročito zastupljenima u nižim područjima (Šošćarić 2004), premda su udjeli ove vrste na području Blatuše bili značajni još u borealu (Hruševar i sur. 2023). Uz bukva koja zahtijeva puno svjetla, širi se i rod *Abies* tvoreći mješovite šume bukve i jele. Krajem subboreala i početkom subatlantika grab postaje sve češći u listopadnim šumama. Od kraja zadnjeg glacijala do subatlantika pelud drvenastih vrsta značajno je zastupljeniji od zeljastih biljaka što pokazuje da je u središnjoj Hrvatskoj dominirala šumska vegetacija. Žitarice postaju zastupljene u jezgrama sedimenta tijekom subboreala (neolitik) što u početku ne dovodi do značajnog smanjenja površina prekrivenih šumom, već više do promjene u njihovom sastavu. Deforestacija i porast peluda zeljastih biljaka postaju češći u subatlantiku s dolaskom rimske civilizacije (Šošćarić 2004) ili tek u razdoblju srednjeg vijek (Hruševar i sur. 2020).

SUBATLANTIC (Iron Age – Recent Period) ca 2500 BP – Rec. P., ca 800 BC – Rec. P.	<i>Quercus</i> etc. and + <i>Carpinus</i> (lower areas)	+/- AP/NAP	<i>Fagus</i> <i>Abies</i> (higher areas)
SUBBOREAL (Late Neolithic – Bronze Age) ca 5000 – 2500 BP, ca 3800 – 800 BC	↑	anthropogenic impact AP	<i>Fagus</i> (<i>Abies</i>)
ATLANTIC (Neolithic) ca 8000 – 5000 BP, ca 7050 – 3800 BC	↑	(anthropogenic impact) <i>Quercus</i> + <i>Tilia</i> , <i>Ulmus</i> , <i>Corylus</i> AP	(<i>Fagus</i>)
BOREAL ca 9000 – 8000 BP, ca 7850 – 7050 BC	↑	AP	↑
PRAEBOREAL ca 10000 – 9000 BP	↑	AP	↑
LATE GLACIAL ca 13000 – 10000 BP	(<i>Quercus</i> + <i>Tilia</i> , <i>Ulmus</i> , <i>Corylus</i>) <i>Pinus</i> , <i>Picea</i> ; <i>Juniperus</i> , <i>Ephedra</i> , <i>Dryas octopetala</i> <i>Artemisia</i> , <i>Poaceae</i>		(<i>Fagus</i>)

Slika 11. Pregled trajanja razdoblja holocena i promjene vegetacije u kontinentalnoj Hrvatskoj (preuzeto iz Šošćarić (2004)).

8.2. Vegetacijski pokrov primorske Hrvatske tijekom holocena

Rekonstrukcija vegetacije primorske Hrvatske temelji se na analizi peluda i makrofosila s nekoliko lokacija: Palu jezero u blizini Rovinja (Beug 1977), Bokanjačko blato (Grüger 1996), rijeka Neretva

(Brande 1973) i otok Mljet (Beug 1962, Jahns i Van Den Bogaard 1998), čiji su rezultati objedinjeni i sustavno prikazani u Šoštarić (2005).

Vegetacija primorske Hrvatske tijekom postglacijala može se podijeliti u tri razdoblja (slika 12). Prvi period traje od 8000 do 6000 god. pr. Kr. tijekom kojeg je klima u odnosu na današnju bila nešto vlažnija zimi, a suša ljeti (Šoštarić 2005). U toma razdoblju na obali Hrvatske dominiraju termofilne vrste tvoreći miješane listopadne šume. Dominantna je vrsta *Quercus pubescens* Willd., a slijede ju vrste *Fraxinus ornus* L., *Ostrya carpinifolia* Scop. te *Carpinus orientalis* Mill. Promjena klime u idućem razdoblju (6000-4400 god. pr. Kr.) nosi klimatska obilježja karakteristična za Mediteran pa listopadnu hrastovu šumu polako zamjenjuje vazdazelena vegetacija s rodovima *Phillyrea* i *Juniperus*. Treće razdoblje traje od 4400 god. pr. Kr. do sadašnjosti, a iako će *Quercus ilex* ostati dominantan kroz cijelo razdoblje, druge vrste s kojima je u asocijaciji izmijenit će se više puta. U razdoblju od 4400 do 3100 god. pr. Kr. još je izražena dominacija roda *Juniperus*, dok će se u razdoblju od 3100 do 1300 god. pr. Kr. više širiti rod *Erica*. Širenje ovog roda najvjerojatnije je posljedica paljenja šuma i ispaša tijekom neolitika i brončanog doba. U zadnjem podrazdoblju od 1300 god. pr. Kr. do danas vidljiv je jak antropogeni utjecaj pa se vegetacijom šire rodovi *Castanea*, *Ceratonia* i *Punica* te *Pinus halepensis* Mill. i *Juglans regia* L. Kao i u središnjoj Hrvatskoj i na njezinoj obali udio peluda drvenih vrsta značajno se smanjuje s dolaskom rimske civilizacije (Šoštarić 2005).

Time scale (BC/AD)	Historical ages	North Adriatic	Islands of Dalmatia and coastal part of mainland area	Further inland of Dalmatian mainland
0	Antiquity	+ <i>Juglans</i> , <i>Castanea</i> , <i>Cerealia</i> , <i>Olea</i> , <i>Vitis</i> , <i>Phillyrea</i> , <i>Juniperus</i>	+ <i>Pinus halepensis</i> , <i>Castanea</i> , <i>Juglans</i> , <i>Olea</i> , <i>Vitis</i> , <i>Cerealia</i> , <i>Ceratonia</i> , <i>Punica</i> , <i>Juniperus</i> , <i>Pistacia</i> , <i>Paliurus</i> , <i>Cistaceae</i>	+ <i>Castanea</i> , <i>Juglans</i> , <i>Olea</i> , <i>Vitis</i> , <i>Cerealia</i> , <i>Juniperus</i> , <i>Paliurus</i> , <i>Cistaceae</i>
1000	Iron Age	<i>Quercus pubescens</i> + <i>Carpinus orientalis</i> / <i>Ostrya carpinifolia</i> , <i>Fraxinus ornus</i>	<i>Quercus</i>	+ <i>Erica</i>
2000	Bronze Age	(<i>Quercus ilex</i> + <i>Phillyrea</i> , <i>Pistacia</i> , <i>Juniperus</i>)	<i>ilex</i>	<i>Quercus pubescens</i> + <i>Carpinus orientalis</i> / <i>Ostrya carpinifolia</i> , <i>Fraxinus ornus</i>
3000	Eneolithic		+ <i>Juniperus</i>	
4000	Neolithic			
5000			<i>Phillyrea</i> , <i>Juniperus</i> + <i>Quercus ilex</i>	
6000				
7000			<i>Quercus pubescens</i> + <i>Corylus</i> , <i>Ulmus</i> , <i>Carpinus orientalis</i> / <i>Ostrya carpinifolia</i> , <i>Fraxinus ornus</i>	
8000				

Slika 12. Pregled trajanja razdoblja holocena i promjene vegetacije u primorskoj Hrvatskoj (preuzeto iz Šoštarić (2005)).

9. ZAKLJUČAK

Palinologija je znanost koja u užem smislu riječi proučava palinomorfe – pelud i spore biljaka. Spore su nespolne rasplodne stanice mahovina i papratnjača, dok je pelud značajno reducirani gametofit sjemenjača. Kopnene biljke stvaraju velike količine peluda i spora u svrhu generativnog razmnožavanja, tj. kako bi osigurale genetički varijabilno potomstvo. Pelud i spore, nošeni zračnim strujama, miješaju se u atmosferi omogućujući stvaranje ujednačene „peludne kiše“, a uzorak peludne kiše pokazatelj je sastava vegetacije određenog područja u određenom vremenu. Stijenke palinomorfa sadrže sporopolenin, iznimno otporan biopolimer zahvaljujući kojemu pelud i spore imaju veliku sposobnost akumulacije i očuvanja u sedimentu, posebice u uvjetima niskog pH i anoksije. Idealna staništa za proučavanje palinomorfa su sedimenti jezera i cretova te dubokomorske jezgre. Mikrofosilni ostaci palinomorfa čine jedinstvenu poveznicu s nekada živućim biljnim svijetom pružajući nam odgovore na pitanja o bioraznolikosti i evoluciji kopnenih biljaka te promjenama u vegetacijskom pokrovu tijekom prošlosti. Palinološka analiza je skup metoda kojima se iz sedimenta izoliraju, određuju i prebrojavaju, a potom interpretiraju akumulirana peludna zrna i spore. Izolacija uključuje niz fizikalno-kemijskih postupaka kojima se iz uzorka uklanjaju čestice sedimenta, ugušćuje uzorak peluda i spora te pripremaju predmetnice s palinomorfima. Predmetnice služe za identifikaciju peluda te određivanje njegovog kvantitativnog i kvalitativnog sastava u uzorku (peludni spektar). Analizom peludnog spektra različitih dubinskih intervala jezgre sedimenta dobivamo sliku vegetacijskih promjena u vremenu koje odgovara razdoblju starosti uzoraka sedimenta. Usporedbom peludnih spektara na različitim područjima moguće je odrediti promjene u vegetacijskom pokrovu tijekom vremena na različitim područjima. Općenito, palinološkom analizom možemo rekonstruirati vegetacijski pokrov određenog prostora u određenom vremenu i ustanoviti promjene u vegetaciji. Primjerice, smanjenje udjela drvenih vrsta u palinološkom uzorku na području koje klimazonalno pripada šumskoj vegetaciji, ukazuje ili na klimatske promjene (rani mrazovi u jesen, kasni mrazovi u proljeće, promjena hidrološkog režima ili temperaturnih maksimuma, odnosno minimuma) ili na antropogeni pritisak (poput sječe šuma u svrhu pašarenja stoke i razvoja ratarstva). Uz poznavanje ekoloških indikatorskih vrijednosti koje danas uvjetuju rast određene svojte, rekonstrukcija vegetacije u prošlosti omogućuje nam da razaznamo i odredimo klimatske parametre koji su je oblikovali. Iako je palinološka analiza vrlo informativna, važno je znati da se može lako pogrešno interpretirati. Prije svega, peludno zrno je najčešće moguće identificirati samo do razine porodice ili roda što čini određeni jaz između palinološke i taksonomske vrste, a time i između palinološke analize i biljne taksonomije (Seppä i Bennett 2003). Također, veza između akumuliranog peludnog spektra i sastava vegetacije nije linearna jer različite svojte proizvode različitu količinu peluda ili imaju različiti udio sporopolenina u stijenci što značajno utječe na njihovu prezervacijsku sposobnost.

10. LITERATURA

- Aber, J.S. (2004): Paleoclimate reconstruction. <https://web.archive.org/web/20051224112816/http://academic.emporia.edu/aberjame/ice/lec11/lec11.htm> (pristupljeno 28. 8. 2023.).
- Barrier, S. (2008): Physical and Chemical Properties of Sporopollenin Exine Particles. Disertacija. University of Hull.
- Bedinger, P. (1992): The Remarkable Biology of Pollen. **The Plant Cell** 4(8): 879.
- Beer, R. (1906): Beihefte zum Botanischen Centralblatt 286 (13).
- Behrensmeyer, A.K., Kidwell, S.M. (1985): Taphonomy's Contributions to Paleobiology. **Paleobiology** 11(1): 105–119.
- Beug, H.-J. (1962): Über die ersten anthropogenen Vegetationsveränderungen in Süddalmatien an Hand eines neuen Pollendiagrammes vom »Malo Jezero« auf Mljet. **Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Technischen Hochschule, Stiftung Rübel in Zürich** 37: 9–15.
- Beug, H.-J. (1977): Vegetationsgeschichtliche Untersuchungen im Küstenbereich von Istrien (Jugoslawien). **Flora** 166(4): 357–381.
- Bigelow, N.H. (2003): Climate change and Arctic ecosystems: 1. Vegetation changes north of 55°N between the last glacial maximum, mid-Holocene, and present. **Journal of Geophysical Research** 108(D19): 8170.
- Biologie Seite (2023) Blytt-Sernander-Sequenz <https://www.biologie-seite.de/Biologie/Blytt-Sernander-Sequenz> (pristupljeno 28. 8. 2023.).
- Birks, H.J.B., Berglund, B.E. (2018): One hundred years of Quaternary pollen analysis 1916–2016. **Vegetation History and Archaeobotany** 27(2): 271–309.
- Birks H.J.B., Birks H.H. (1980): Quaternary Palaeoecology. Edward Arnold, London.
- Blackmore, S. (2007): Pollen and spores: Microscopic keys to understanding the earth's biodiversity. **Plant Systematics and Evolution** 263(1–2): 3–12.
- Boyd, W. E., Hall V. A. (1998): Landmarks on the frontiers of palynology: an introduction to the IX International Palynological Congress Special Issue on New Frontiers and Applications in Palynology. **Review of Palaeobotany and Palynology** 103(1–2): 1–10.

Boyer, J. (2019): Plant Evolution & Paleobotany. <https://www.paleoplant.org/> (pristupljeno 21. 8. 2023.).

Brande, A. (1973): Untersuchungen zur postglazialen Vegetationsgeschichte im Gebiet der Neretva-Niederungen (Dalmatien, Herzegowina). **Flora** 162(1–2): 1–44.

Britannica, The Editors of Encyclopaedia. (2017) Palynology. Encyclopedia Britannica, <https://www.britannica.com/science/palynology> (pristupljeno 3. 8. 2023.).

Brooks, J., Shaw, G. (1968): Chemical Structure of the Exine of Pollen Walls and a New Function for Carotenoids in Nature. **Nature** 219(5153): 532–533.

Brooks, J., Shaw, G. (1971): Evidence for Life in the Oldest Known Sedimentary Rocks—the Onverwacht Series Chert, Swaziland System of Southern Africa. **Grana** 11(1): 1–8.

Brooks, J., Shaw, G. (1978): Sporopollenin: A review of its chemistry, palaeochemistry and geochemistry. **Grana** 17(2): 91–97.

Chaloner, W.G. (1970): The rise of the first land plants. **Biological Reviews** 45(3): 353–377.

Chambers, F., Geel, B., Linden, M. (2011): Considerations for the preparation of peat samples for palynology, and for the counting of pollen and non-pollen palynomorphs. **Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering** 7.

Clark, P.U., Archer, D., Pollard, D., Blum, J., Rial, J., Brovkin, V., Mix, A., Pisias, N., Roy, M. (2006): The middle Pleistocene transition: characteristics, mechanisms, and implications for long-term changes in atmospheric pCO₂. **Quaternary Science Reviews** 25(23–24): 3150–3184.

COHMAP Members (1988): Climatic Changes of the Last 18,000 Years: Observations and Model Simulations. **Science** 241(4869): 1043–1052.

Daniau, A.-L., Desprat, S., Aleman, J., Bremond, L., Davis, B., Fletcher, W., Marlon, J., Marquer, L., Montade, V., Morales-Molino, C., Naughton, F., Rius, D., Urrego, D. (2019): Terrestrial plant microfossils in palaeoenvironmental studies, pollen, microcharcoal and phytolith. Towards a comprehensive understanding of vegetation, fire and climate changes over the past one million years. **Revue de Micropaléontologie** 63: 1–35.

Dawson, L. A., Mayes, R. W. (2015): Criminal and Environmental Soil Forensics: Soil as Physical Evidence in Forensic Investigations. U: Murphy, B., Morrison, R. (ur.) Introduction to Environmental Forensics (Third Edition). Oxford–San Diego, Academic Press, 457–486.

- Dunsworth, H. (2015): How to Become a Primate Fossil. **Nature Education Knowledge** 6(7):1
- Dyke, A.S. (2004): An outline of North American deglaciation with emphasis on central and northern Canada. **Developments in Quaternary Sciences**. Elsevier.
- Edwards, M.E., Anderson, P., Brubaker, L., Ager, T., Andreev, A., Bigelow, N., Cwynar, L., Eisner, W., Harrison, S., Hu, F.-S., Jolly, D., Anatoly, L., MacDonald, G., Mock, C., Ritchie, J., Sher, A.V., Spear, R., Williams, J., Yu, G. (2000): Pollen-Based Biomes for Beringia 18,000, 6000 and 0 14C yr BP. **Journal of Biogeography** 27(3): 521–554.
- Elenga, H., Peyron, O., Raymonde, B., Jolly, D., Cheddadi, R., Joel, G., Andrieu-Ponel, V., Bottema, S., Buchet, G., de Beaulieu, J.L., Hamilton, A.C., Maley, J., Marchant, R., Perez-Obiol, R., Reille, M., Riollet, G., Scott, L., Straka, H. Taylor, D., Jonson, H. (2000): Pollen-Based Biome Reconstruction for Southern Europe and Africa 18,000 yr BP. **Journal of Biogeography** 27(3): 621–634.
- Elias, S.A., Mock, C.J. (2013): Encyclopedia of Quaternary science. (Second edition). Elsevier, Amsterdam.
- Erdtman, G. (1960): The acetolysis method. A revised description. **Svensk Botanisk Tidskrift** 54: 561–564.
- Gardner, A., (1997): Biotic response to Early Holocene human activity: results from palaeoenvironmental analyses of sediments from Podpeško jezero. **Poročilo o raziskovanju paleolita, neolita in eneolita v Sloveniji** 24: 63–77.
- Gensel, P.G. (1977): Morphologic and taxonomic relationships of the Psilotaceae relative to evolutionary lines in early land vascular plants. **Brittonia** 29(1): 14–29.
- Gigov, A., Nikolić, V. (1960): Rezultati analize polena na nekim tresavama u Hrvatskoj. **Glasnik Prirodnjačkog muzeja** 15: 3–26.
- Gray, J. (1985): The microfossil record of early land plants: advances in understanding of early terrestrialization, 1970-1984. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences** 309(1138): 167–195.
- Gray, J. (1988): Land plant spores and the Ordovician-Silurian boundary 43: 351–358.

Gray, J. (1991): Tetrahedral Eyes, Neurospora, and the 'cross' tetrad: an accretion of myth. U: Blackmore, S., Barnes, S.H. (ur.) Pollen and spores, patterns of diversification. The Systematics Association Special Volume No. 44. Oxford, Clarendon Press, 49-87.

Grüger, E. (1996): Vegetational change. U: Chapman, J., Shiel, R., Batović, Š. (ur.) The changing face of Dalmatia, archaeological and ecological studies in a Mediterranean landscape. Leichestet, Leichestet Univ. Press, 33-43.

Guilford, W.J., Schneider, D.M., Labovitz, J., Opella. S.J. (1988): High Resolution Solid State ¹³C NMR Spectroscopy of Sporopollenins from Different Plant Taxa. **Plant Physiology** 86(1): 134-136.

Hays, J.D., Imbrie, J., Shackleton, N.J. (1976): Variations in the Earth's Orbit: Pacemaker of the Ice Ages: For 500,000 years, major climatic changes have followed variations in obliquity and precession. **Science** 194(4270): 1121-1132.

Herskovitz, M.A., Zimmer, E.A. (1997): On the evolutionary origins of the cacti. **TAXON** 46(2): 217-232.

Heslop-Harrison, J. (1963): Symposia of the Society for Experimental Biology 17:315.

Heslop-Harrison, J., Shaw, G. (1971): Sporopollenin in the biological context. U: Brooks, J., Grant, P.R., Muir, M., Van Gijzel, P. (ur.) **Sporopollenin**. London, Academic Press, 1-30.

Hesse, M. (2009): Pollen terminology: an illustrated handbook. Springer, Wien ; New York.

Hesse, M., Waha, M. (1989); A new look at the acetolysis method. **Plant Systematics and Evolution** 163(3-4): 147-152.

Hruševar, D. (2022): Palinomorfi - indikatori paleokoliša. Predavanje, Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet, Biološki odsjek, Zagreb.

Hruševar, D., Bakrač, K., Miko, S., Ilijanić, N., Hasan, O., Mamić, M., Puljak, T., Vucić, A., Husnjak Malovec, K., Weber, M., Mitić, B. (2020): Dvije tisuće godina okolišnih promjena na području središnje Hrvatske – vegetacija, požari i hidrologija utjecani klimatskim prilikama i ljudskim pritiskom. **Prilozi Instituta za arheologiju u Zagrebu** 37: 117-164.

Hruševar, D., Bakrač, K., Miko, S., Ilijanić, N., Šparica Miko, M., Hasan, O., Mitić, B. (2023): Vegetation History in Central Croatia from ~10,000 Cal BC to the Beginning of Common Era—Filling the

Palaeoecological Gap for the Western Part of South-Eastern Europe (Western Balkans). **Diversity** 15(2): 235

Hughes, A.L.C., Winsborrow, M.C.M., Greenwood, S.L. (2022): European Ice Sheet Complex evolution during the Last Glacial Maximum (29–19 ka). U: European Glacial Landscapes. Elsevier, 361–372.

Jacobson G.L., Bradshaw R.H. (1981): The selection of sites for palaeoenvironmental studies. **Quaternary Research** 16: 80–96.

Jahns, S., Van Den Bogaard, C. (1998): New palynological and tephrostratigraphical investigations of two salt lagoons on the island of Mljet, south Dalmatia, Croatia. **Vegetation History and Archaeobotany** 7(4): 219–234.

Jansen, E., Overpeck, J., Briffa, K.R., Duplessy, J.-C., Joos, F., Masson-Delmotte, V., Olago, D., Otto-Bliesner, B., Peltier, W.R., Rahmstorf, S., Ramesh, R., Raynaud, D., Rind, D., Solomina, O., Villalba, R., Zhang, D. (2007): Palaeoclimate. U: Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M., Miller, H.L. (ur.) Climate Change 2007: The Physical Science Basis, Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, Cambridge University Press.

Jolly, D., Prentice, C., Bonnefille, R., Ballouche, A., Bengo, M., Brenac, P., Buchet, G., Burney, D., Cazet, J.-P., Cheddadi, R., Ector, T., Elenga, H., Elmoutaki, S., Guiot, J., Laarif, F., Lamb, H., Lezine, A.-M., Maley, J., Mbenza, M., Peyron, O., Reille, M., Reynaud-Farrera, I., Riollet, G., Ritchie, J.C., Roche, E., Scott, L., Ssemmanda, I., Straka, H., Umer, M., Van Campo, E., Vilimumbalo, S., Vincens, A., Waller, M. (1998): Biome Reconstruction from Pollen and Plant Macrofossil Data for Africa and the Arabian Peninsula at 0 and 6000 Years. **Journal of Biogeography** 25(6): 1007–1027.

Kessler, I.H.M. (2004): Pollen, The Hidden Sexuality of Flowers. Papadakis Publisher, London.

Kneller, M. (2009): Pollen Analysis. U: Gornitz, V. (ur.) Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments. Dordrecht, Springer Netherlands (Encyclopedia of Earth Sciences Series), 815–823.

Kozáková, R., Pokorný, P., Peša, V., Danielisová, A., Čuláková, K., Svitavská Svobodová, H. (2015): Prehistoric human impact in the mountains of Bohemia. Do pollen and archaeological data support the traditional scenario of a prehistoric “wilderness”? **Review of Palaeobotany and Palynology** 220: 29–43.

Lauretano, V., Kennedy-Asser, A., Korasidis, V., Wallace, M., Valdes, P., Lunt, D., Pancost, R., Naafs, B. (2021): Eocene to Oligocene terrestrial Southern Hemisphere cooling caused by declining pCO₂. **Nature Geoscience** 14(9): 659–664.

Litwin, R.J., Traverse, A. (1989): Basic guidelines for palynomorph extraction and preparation from sedimentary rocks. **The Paleontological Society Special Publications** 4: 87–98.

Mackenzie, G., Boa, A.N., Diego-Taboada, A., Atkin, S.L., Sathyapalan, T. (2015): Sporopollenin, the least known yet toughest natural biopolymer. **Frontiers in Materials** 2:66.

Mehmedović, A. (2016): Evolucija flore i paleoflore na području Europe. Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet, Biološki odsjek, Zagreb.

Mitić, B., Hruševan, D. (2021) Palinologija. Interni skripti, Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet, Biološki odsjek, Zagreb.

Montgomery, W., Potiszil, C., Watson, J.S., Sephton, M.A. (2016): Sporopollenin, a Natural Copolymer, is Robust under High Hydrostatic Pressure. **Macromolecular Chemistry and Physics** 217(22): 2494–2500.

Moore, P.D., Webb, J.A. (1978): An illustrated guide to pollen analysis. (1. print). Hodder and Stoughton (Biological science texts), London.

Müller, H.M. (1969): Die spätpleistozäne und holozäne Vegetationsentwicklung im östlichen Tieflandsbereich der DDR zwischen Nördlichem und Südlichem Landrücken. **Wissenschaftliche Abhandlungen der Geographischen Gesellschaft der DDR** 10: 155–165

Niklas, K.J., Tiffney, B.H., Knoll, A.H. (1985): Patterns in vascular land plant diversification: An analysis at the species level. *Phanerozoic diversity patterns: Profiles in macroevolution*. Princeton University Press, Princeton.

Nikolić, T. (2021) Papratnjače. Praktikumski materijal, Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet, Biološki odsjek, Zagreb <http://hirc.botanic.hr/sist-bot/Documents/Sistematska%20botanika-07-Pteridophyta%20I.pdf> (pristupljeno 21. 8. 2023.).

Norstog, K.J. (2022) Cycadophyte, *Encyclopedia Britannica*. <https://www.britannica.com/plant/cycadophyte> (pristupljeno 21. 8. 2023.).

Ortu, E., Brewer, S., Peyron, O. (2006): Pollen-inferred palaeoclimate reconstructions in mountain areas: problems and perspectives. **Journal of Quaternary Science** 21(6):615–627.

Parida, S. (2020): Polarity of a Pollen Grain in Plants. <https://courseware.cutm.ac.in/wp-content/uploads/2020/06/Polarity-and-Cyto-differentiation.pdf> (pristupljeno 7. 8. 2023.).

Peppe, D.J., Cote, S.M., Deino, A.L., Fox, D.L, Kingston, J.D., Kinyanjui, R.N., Lukens, W.E., MacLatchy, L.M., Novello, A., Strömberg, C.A.E., Driese, S.G., Garrett, N.D., Hillis, K.R., Jacobs, B.F., Jenkins, K.E.H., Kityo, R.M., Lehmann, T., Manthi, F.K., Mbuja, E.N., Michel, L.A., Miller, E.R., Mugume, A.A.T., Muteti, S.N., Nengo, I.O., Oginga, K.O., Phelps, S.R., Polissar, P., Rossie, J.B., Stevens, N.J., Uno, K.T., McNulty, K.P. (2023): Oldest evidence of abundant C4 grasses and habitat heterogeneity in eastern Africa. **Science** 380(6641): 173–177.

Peglar, S.M., Birks, H.J.B. (1993): The mid-Holocene *Ulmus* fall at Diss Mere, South-East England – disease and human impact? *Vegetation History and Archaeobotany* 2(2): 61-68

Peterken, G.F. (1993): *Woodland Conservation and Management*. Springer Dordrecht

Peternel, R. (2011): Utjecaj sezonskih fluktuacija i prostorne raspodjele peludnog spektra na učestalost peludnih alergija u Zagrebu i Zagrebačkoj županiji. Disertacija, Sveučilište u Zagrebu, Medicinski fakultet, Zagreb.

Phipps, D., Playford, G. (1984): Laboratory techniques for extraction of palynomorphs from sediment. *Papers of the Department of Geology, University of Queensland*, 11.

Pickett, E.J., Pickett, E.J., Harrison, S.P., Hope, G., Harle, K., Dodson, J.R., Kershaw, A.P., Prentice, I.C., Backhouse, J., Colhoun, E.A., D'Costa, D., Flenley, J., Grindrod, J., Haberle, S., Hassell, C., Kenyon, C., Macphail, M., Martin, H., Martin, A.H., McKenzie, M., Newsome, J.C., Penny, D., Powell, J., Raine, J.I., Southern, W., Stevenson, J., Sutra, J.-P., Thomas, I., van der Kaars, S., Ward, J. (2004): Special Paper: Pollen-Based Reconstructions of Biome Distributions for Australia, Southeast Asia and the Pacific (SEAPAC Region) at 0, 6000 and 18,000 14C yr BP. **Journal of Biogeography** 31(9): 1381–1444.

Pollen Grains Symmetry (2023). <https://www.chineseherbshealing.com/pollen-grains/symmetry.html> (pristupljeno 7. 8. 2023.).

Prentice, C., Joël, G., Huntley, B., Jolly, D., Cheddadi, R. (1996): Reconstructing biomes from palaeoecological data: a general method and its application to European pollen data at 0 and 6 ka. **Climate Dynamics** 12(3): 185–194.

Prentice, I.C., Jolly, D., BIOME 6000 participants (2000): Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa. **Journal of Biogeography** 27(3): 507–519.

Prentice, I.C., Webb, T. (1998): BIOME 6000: Reconstructing Global Mid-Holocene Vegetation Patterns from Palaeoecological Records. **Journal of Biogeography** 25(6): 997–1005.

Richardson, J.B. (1970): Devonian Spores, U: Tschudy, R.H., Scott, R.A. (ur.) Aspects of palynology. New York, 193-222

Richardson, J. B. (1996): Lower and middle Palaeozoic records of terrestrial palynomorphs. U: Jansonius, J., McGregor, D.C. (ur.) Palynology: principles and applications, vol. 2, Applications. Salt Lake City, UT: American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation. Publishers Press, 555-574.

Richardson, J.B., Ford, J.H., Parker, F. (1984): Miospores, correlation and age of some Scottish Lower Old Red Sandstone sediments from the Strathmore region (Fife and Angus). **Journal of Micropalaeontology** 3(2): 109–124.

Seppä, H., Bennett, K.D. (2003): Quaternary pollen analysis: recent progress in palaeoecology and palaeoclimatology. **Progress in Physical Geography: Earth and Environment** 27(4): 548–579.

Shaw, G. (1971): The chemistry of sporopollenin. U: Brooks, J., Grant, P.R., Muir, M., Gijzel, P.V., Shaw, G. (ur.) Sporopollenin. London, Academic Press, 305–334.

Shumilovskikh, L.S., van Geel, B. (2020): Non-Pollen Palynomorphs. U: Handbook for the analysis of micro-particles in archaeological samples. Cham, Springer (Interdisciplinary contributions to archaeology, 1568–2722), 65–94.

Simpson, M.G. (2019): Palynology. Plant Systematics. Elsevier, 583–593.

Smol, J.P., Birks, H.J.B., Last, W. (2001): Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators. Kluwer Academics Publishers, Dordrecht

Stanley, R.G., Linskens, H.F. (1974): Pollen. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.

Steenmans, P. (1999): Paléodiversification des spores et des cryptospores de l'Ordovicien au Dévonien inférieur. **Geobios** 32(2), 341–352.

Strother, P.K., Al-Hajri, S., Traverse, A. (1996): New evidence for land plants from the lower Middle Ordovician of Saudi Arabia. 24, 55–58.

Strother, P., Beck, J. (2000): Spore-like microfossils from Middle Cambrian strata: expanding the meaning of the term cryptospore. 413–424.

Šoštarić, R. (2004): The development of vegetation in the inland area of Croatia during the postglacial period. *Natura Croatica: Periodicum Musei Historiae Naturalis Croatici* 13(4): 357-369.

Šoštarić, R. (2005): The development of postglacial vegetation in coastal Croatia. *Acta Botanica Croatica* 64(2): 383-390.

Šoštarić, R. (2023): Flora i vegetacija tijekom geološke prošlosti.

Takahara, H., Sugita, S., Harrison, S.P., Miyoshi, N., Morita, Y., Uchiyama, T. (2000): Pollen-Based Reconstructions of Japanese Biomes at 0,6000 and 18,000 14C yr BP. *Journal of Biogeography* 27(3): 665–683.

Thompson, R.S., Anderson, K.H. (2000): Biomes of Western North America at 18,000, 6000 and 0 14C yr BP Reconstructed from Pollen and Packrat Midden Data. *Journal of Biogeography* 27(3): 555–584.

Traverse, A. (2007): *Paleopalynology*. (2. izdanje). Springer, Dordrecht (

Variyar, P. (2023) *Fossil Pollen: Microscopic Windows into the Planet's Geological Past*. Wildlife Conservation Trust. <https://www.wildlifeconservationtrust.org/fossil-pollen-microscopic-windows-into-the-planets-geological-past/> (pristupljeno 6. 8. 2023.).

Walter, H. (1983): *Vegetation of the Earth and Ecological Systems of the Geo-Biosphere*. Springer, Berlin.

Walters, S. (2023): Why Are Fossils Only Found in Sedimentary Rocks?. *Discover Magazine*. <https://www.discovermagazine.com/the-sciences/why-are-fossils-only-found-in-sedimentary-rocks> (pristupljeno 6. 8. 2023.).

Weber, R.W. (1998): Pollen Identification. *Annals of Allergy, Asthma & Immunology* 80(2): 141–148.

Wellman, C.H. (1996): Cryptospores from the type area of the Caradoc Series in southern Britain. U: Cleal, C.J. (ur.) *Studies on Early Land Plant Spores from Britian. Special Papers in Palaeontology* 55: 103–136.

Wellman, C.H., Gray, J. (2000): The Microfossil Record of Early Land Plants. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 355(1398): 717–732.

Yu, G., Prentice, I. C., Harrison, S.P., Sun, X. (1998): Pollen-Based Biome Reconstructions for China at 0 and 6000 Years. *Journal of Biogeography* 25(6): 1055–1069.

Yu, G., Chen, X., Ni, J., Cheddadi, R., Guiot, J., Han, H., Harrison, S.P., Huang, C., Ke, M., Kong, Z., Li, S., Li, W., Liew, P-M., Liu, G., Liu, J., Liu, K-B., Prentice, I.C., Ren, G., Song, C., Sugita, S., Sun, X., Tang, L., Van Campo, E., Xia, Y., Xu, Q., Yan, S., Yang, X., Zheng, Z. (2000): Palaeovegetation of China: A Pollen Data-Based Synthesis for the Mid-Holocene and Last Glacial Maximum. **Journal of Biogeography** 27(3): 635–664.

11. ŽIVOTOPIS

Ana Randić rođena je 31. srpnja 2001. godine u Zagrebu gdje je završila Osnovnu školu Matije Gupca te V. gimnaziju prirodoslovno-matematičkog usmjerenja. 2020. godine upisuje preddiplomski studij Biologije na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu u Zagrebu. Za vrijeme studija odrađuje praksu na Biološkom odsjeku pod mentorstvom izv. prof. dc. sc. Andreje Brigić te praksu u Ministarstvu gospodarstva i održivog razvoja, Zavod za zaštitu prirode i okoliša gdje sudjeluje na projektu „Cro Buzz Klima“ pod mentorstvom dr. sc. Ane Ješovnik. Kao članica Udruge studenata biologije BIUS sudjeluje na istraživačko - edukacijskim projektima „Žumberak 2021“, „Histrina 2022“, „Ihtiofauna zagrebačkih potoka 2021“ i „Kornjaši u zelenim oazama 2022“. 2023. godine sudjeluje u organizaciji radionice „Moj dom je presušio! – Prilagodbe organizama povremenih tekućica“ na Festivalu znanosti, Tehnički muzej Nikola Tesla. Iste godine sudjeluje u tečaju determinacije oprašivača u sklopu projekta SPRING (Strengthening Pollinator Recovery through Indicators and monitoring) u Bologni, Italija.