

Sveučilište u Zagrebu  
Prirodoslovno-matematički fakultet  
Biološki odsjek

Klima kao evolucijski čimbenik  
Climate as an Evolutionary Factor  
Seminarski rad

Marija Grlić  
Preddiplomski studij znanosti o okolišu  
(Undergraduate Study of Environmental Sciences)  
Mentor: prof. dr. sc. Goran Kovačević

Zagreb, 2019.

## Sadržaj

1. Uvod.....	1
2. Klima kao ekološki čimbenik .....	2
3. Klima kao evolucijski čimbenik .....	3
4. Fenotipska plastičnost i evolucija međusobno se ne isključuju.....	4
5. Problem fosilnog zapisa.....	8
6. Utjecaj klime na evoluciju u kontekstu masovnih izumiranja .....	9
7. Pitanje refugija i prostorno-vremenskog mjerila .....	10
8. Zaključak.....	11
9. Literatura.....	14
10. Sažetak.....	16
11. Summary.....	16

# 1. Uvod

Seminarskim radom „Klima kao evolucijski čimbenik“ želim kroz prizmu evolucijskih procesa predstaviti pogled na kompleksnu interakciju organizama i neživog okoliša. Takav je pogled osobito važan za studente studijskog programa znanosti o okolišu, koji se u svom obrazovanju susreću s raznim načinima promatranja svijeta oko sebe i nastoje donijeti integrirane zaključke o složenosti ekosustava i ljudskog utjecaja na isti. Seminar predstavlja problematiku proučavanja utjecaja složenog abiotičkog čimbenika klime na složeni proces biološke evolucije.

Klimu Conrad definira kao: „prosječno stanje atmosfere nad određenim mjestom u određenu razdoblju uzimajući u obzir prosječna i ekstremna odstupanja“. Klima ovisi o brojnim klimatskim čimbenicima i definirana je brojnim klimatskim elementima (Šegota i Filipčić 1996)<sup>1</sup>. Mnogi klimatski elementi za biologa zapravo obuhvaćaju abiotičke čimbenike u okolišu (temperatura, oborine i sl.). Znanost koja proučava i klasificira klimu naziva se klimatologija, a znanost koja iz geoloških podataka donosi zaključke o klimatskim uvjetima u geološkoj prošlosti naziva se paleoklimatologija.

Biološka evolucija je složen, trajan i neprekidan proces koji omogućava prilagodbu organizama životnom prostoru u kojem se nalaze. Biološka evolucija jedna je od temeljnih postavki prirodnih znanosti, stvarnost koja omogućuje opstanak života na Zemlji. Kompleksni utjecaj klime i ponajviše klimatskih promjena na razne razine evolucijskih procesa, bila to mikro-, makro- ili megaevolucija, teško je precizno definirati. To je prvenstveno zato što u prirodnom okolišu nije moguće izolirati varijable kako bi se proučavao njihov pojedinačni učinak na jedinku i populaciju. Kad govorimo o utjecaju klimatskih elemenata na specijaciju, treba uzeti u obzir da su klimatski gradijenti i promjene često povezani s prostornim barijerama, primjerice pri potencijalnoj evolucijskoj ulozi refugija za vrijeme glacijala i interglacijala.

O utjecaju klime na evoluciju, kako u geološkoj prošlosti tako i danas, još od vremena Darwina postoje razna mišljenja. Darwin (1859) je naglasio da ne smatra klimatske uvjete, već interspecijske odnose, glavnim pokretačem prirodne selekcije, a time i evolucije. Takav

---

<sup>1</sup>Klimatski čimbenici definirani su kao stalne ili gotovo stalne veličine koje određuju fizička svojstva atmosfere i kozmičke su ili terestričke prirode, dok su klimatski elementi promjenjive veličine atmosferske prirode. Drugim riječima, klimatski čimbenici uvjetuju klimatske elemente, a klimatski elementi su ono što definira klimu. Npr. klimatski čimbenici su geografska širina i nadmorska visina neke lokacije, klimatski elementi su temperatura zraka, insolacija itd.

pogled objašnjava činjenicom da su klimatski uvjeti (poput vlage ili temperature zraka) kontinuirano promjenjivi u okolišu dok istovremeno ne postoji toliki broj različitih vrsta i varijeteta u živom svijetu koji bi tu klimatsku raznolikost pratio. Međutim, stvarnost je ipak puno složenija. Pritisak koji klima vrši na živi svijet često je sekundaran, npr. promjene se klimatskih uvjeta često nejasno uzročno-posljedično vežu s drugim promjenama u živom i neživom okolišu koje direktnije izazivaju stres u živih organizama (primjerice promjenama u cirkulacijama oceanskih struja). Cilj ovog rada je ukratko predstaviti problematiku s kojom se znanstvena zajednica susreće kada pokušava dokazati, raspraviti ili definirati utjecaj klime i klimatskih promjena na evolucijske procese.

## **2. Klima kao ekološki čimbenik**

Osvrnut ću se na klasično promatranje klime i klimatskih promjena u stručnom i medijskom diskursu, odnosno koncentrirat ću se na pojave koje se smatraju bolje opisanima i dokazanim od evolucijskog odgovora na klimatske promjene. Riječ je prije svega o promjeni raspona vrsta te o (lokalnom) izumiranju kao posljedicama klimatskih promjena izazvanih čovjekovim djelovanjem.

Primjer promjene raspona biljne vrste vidljiv je u proučavanju vrste *Rorripa austriaca* (Crantz) Besser. Općenito je poznato da pod utjecajem trenutnih promjena klime vrste šire svoj areal prema polovima te tako mijenjaju strukturu populacije (Macel i sur. 2017). Izumiranje i prorjeđivanje populacija uslijed promjena klime samo po sebi nije tako jasno razjašnjeno kako se na prvi pogled čini. Zbog složenosti klimatskih procesa i njihovih posljedica, kako nije lako utvrditi utjecaj klime na evoluciju, ponekad nije lako utvrditi ni utjecaj klime na ekologiju. Uzroci samog izumiranja često su sporedni efekti klime kao što su poremećaj u populacijama predatora i plijena, vremenski nesklad u životnom ciklusu dvije usko povezane vrste (poput oprašivača i biljaka), nedostatak hrane i slično. Kad je povišenje temperature implicirano kao nešto što ugrožava populaciju, povezano je s razlikom u cirkulaciji vodene mase ili kompliciranim promjenama u fiziologiji (Cahill i sur. 2013). Dakle, čak i naizgled prilično jednostavne ekološke posljedice klimatskih promjena može se teško jednoznačno povezati s nekim čimbenikom u okolišu, čak i kad se s proučavanja klime u cjelini ograničimo samo na temperaturne uvjete. Još je teže donositi općenite zaključke jer različite vrste reagiraju različito. Neke će biti osjetljivije na promjenu godišnje količine padalina, neke na godišnji raspored padalina, za neke će ograničavajući čimbenik biti najniža

prosječna temperatura najhladnijeg ili najtoplijeg mjeseca u godini, a ponekad će za lokalno izumiranje vrste biti odgovorno prorjeđivanje populacije koja je izvor hrane.

### 3. Klima kao evolucijski čimbenik

Od posebnog je interesa za biologe reakcija živog svijeta na nagle i sveobuhvatne promjene klimatskih uvjeta. Pri tome se tradicionalno naglasak stavlja na mogućnost migracije u već poznatu klimatsko-ekološku nišu te na izumiranja koja će uslijediti ako te migracije budu neuspješne. Na neki način novu nadu za očuvanje biološke raznolikosti i brojnosti vrsta pogotovo za one vrste čija je mogućnost rasprostiranja ograničena dala je ideja da je moguća *in situ* adaptacija ugroženih organizama, fenotipska plastičnost može se definirati kao pojava u kojoj je isti genotip sposoban proizvesti više različitih fenotipova (Merilä i Hendry 2014; Diamond i Martin 2016). Drugi način *in situ* prilagodbe je evolucijska promjena, tj. promjena učestalosti alela unutar populacije.

Interakcija između ova dva načina vrlo je kompleksna za istraživanje. Pritom je važan što oprezniji pristup pri određivanju razlika između promjene kao posljedice fenotipske plastičnosti i evolucijske promjene. Također je važno oduprijeti se želji za jednostavnim i brzim odgovorima. Opažene fenotipske promjene ne smije se unaprijed pripisivati ni evolucijskim procesima ni fenotipskoj plastičnosti, baš kao što se ne smije zaključiti da je neka fenotipska promjena posljedica promjene klime samo zato što se javlja istovremeno s njom. Za procjenu je li do mjerljive promjene uopće došlo te za razlikovanje fenotipsko-plastične od evolucijske promjene, Merilä i Hendry (2014) predlažu brojne metode. Među ostalim, to su rad na modelnim organizmima, laboratorijsko oponašanje novih klimatskih uvjeta, *common-garden*, tj. studije zajedničkog staništa u kojima fenotipski različite populacije zasebno daju novu generaciju u zajedničkom prostoru kako bi se vidjelo je li razlika opstala i u tom sada zajednički istom okolišu i tako dalje. Zamjenu staništa između dvije populacije također se može koristiti kao procjenu je li neka promjena posljedica neadaptivnih mehanizama, kao što su genski drift i migracije ili je adaptivna. To je važno ako se nastoji zaključiti o tome je li neka promjena u okolišu konačni uzrok genske promjene. Za dokazivanje promjena u genskoj strukturi populacije predlaže se i korištenje molekularnih laboratorijskih istraživanja. Primjer rada koji nastoji odrediti razliku između fenotipske plastičnosti i evolucije uslijed pretpostavljeno klimatski uvjetovane promjene areala je rad koji proučava mogućnost evolucijskog odgovora na klimatske promjene u biljke *Rorripa austriaca* (Crantz) Besser kombinacijom metode recipročne izmjene staništa i *common-*

*garden* metode (Macel i sur. 2017). Riječ je o vrsti koja je proširila svoj areal prema polu, što se smatra tipičnom reakcijom biljnog i životinjskog svijeta na proces globalnog povišenja temperature. Kako bi se razlikovali abiotički od biotičkih čimbenika, u eksperiment je uključena i manipulacija herbivorima. Prikupljeni su uzorci populacija u Njemačkoj i Nizozemskoj (novo područje rasprostiranja, tj. novi areal) i pet uzoraka iz Češke gdje je vrsta autohtona i genetički najbližija njemačkoj i nizozemskoj populaciji. Potom su uspostavljena tri zajednička staništa (*commongardens*), po jedno u Nizozemskoj, Njemačkoj i Češkoj. Proučavana je šteta od prisutnih herbivora, brzina rasta i broj cvjetova mjerenjima u lipnju i kolovozu. Biljke iz Češke su na svim staništima bile najmanje, sve su biljke bile relativno najveće u Njemačkoj, šteta od herbivora za sve je biljke bila najmanja u Češkoj itd. Nije pronađen dokaz da je bilo koja biljka značajno lokalno bolje prilagođena u području iz kojeg je potjecala, nego u drugim područjima (Macel i sur. 2017). Dakle, fenotipska je plastičnost u vrste *Rorripa austriaca* dominantan efekt koji je omogućio širenje areala na sjever, odnosno ostanak u autohtonom arealu. Nema dokaza da je u kratkom vremenu došlo do evolucije kao posljedice promijenjenih klimatskih uvjeta.

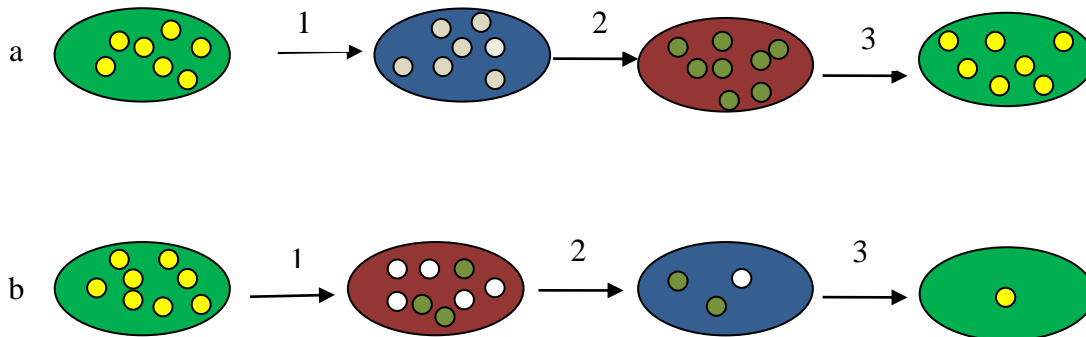
#### **4. Fenotipska plastičnost i evolucija međusobno se ne isključuju**

Proučavanje odnosa fenotipske plastičnosti i evolucije dodatno se komplicira činjenicom da nipošto nije riječ o dvama izoliranim procesima. Primjerice, poznato je da neke alge koje ulaze u simbiozu sa zelenom hidrom pokazuju izrazitu fenotipsku plastičnost pri čemu zadržavaju kokoidalni oblik dok traje simbiotski odnos. Nakon izlaska iz simbioze tvore cenobijalne oblike u kojima su pojedinačne stanice eliptične. Pritom je zauzimanje odgovarajućeg oblika u nekom okolišu značajno za preživljavanje stanice. Ulazak u simbiozu s hidrom jest evolucijski korak za zelenu algu, iako simbioza još nije obligatna (Kovačević i sur. 2010). Taj evolucijski korak omogućen je upravo sposobnošću simbiotske alge da u novom okruženju modificira svoj fenotip. Također postoji i drugi način gledanja na međuodnos fenotipske plastičnosti i evolucije. Mnoge zelene alge imaju visok potencijal za fenotipsku plastičnost i otežano specifično raspoznavanje, pri čemu bi molekularna različitost fenotipski sličnih jedinki mogla biti zapanjujuća (Fawley i sur. 2004). S obzirom na tu činjenicu, izvjesno je da se neke razlike u fenotipu, barem kod mikroorganizama, mogu pogrešno pripisati bilo evoluciji, bilo fenotipskoj plastičnosti. Moguć je i slučaj da se zbog identičnog fenotipa zanemari značajna genska razlika između dva organizma. U kojoj mjeri se ti zaključci mogu izravno precrtati na veće organizme ostaje upitno, ali na fenotip na razini

svakog organizma svakako utječu prisutni mikrosimbionti čija raznolikost nije nužno dobro utvrđena u svih organizama, a čiji evolucijski/plastični odgovori imaju ulogu u prilagodbi na okoliš organizma koji ih sadrži. Kritički pregled studija vezanih za interakciju evolucije i fenotipske plastičnosti u antropogeno generiranim okolišima nameće složen zaključak o njihovoj međusobnoj ovisnosti. Fenotipska plastičnost teoretski može omogućiti evolucijski odgovor, ali ga može i ograničiti. Naglašena je sposobnost fenotipske plastičnosti da omogući evoluciju preko skrivene genske varijabilnosti koju novi okoliš razotkriva i omogućava preživljavanje populacije. S druge strane, u izostanku genskog potencijala za plastični odgovor, ne dolazi ni do kasnijeg evolucijskog odgovora. U kontekstu odgovora na klimatske promjene koje je izazvao čovjek autori priznaju promjenu areala kao tip odgovora, a onda nastavljaju opisivati *in situ* promjene. Primjećuju da se naglasak u istraživanjima stavlja na plastične odgovore uz pretpostavku da su plastični odgovori ono što se može odvijati dovoljno brzo da bi pratilo promjene u, prije svega, temperaturi. Nude dva primjera proučavanog utjecaja promjene temperature na populaciju guštera pri čemu jedni autori nalaze gensku promjenu povezanu s plastičnosti termoregulacijskog ponašanja guštera, a drugi ne. Za rješavanje dvojbe o prisutnosti ili odsutnosti veze evolucijske promjene i plastičnosti predlažu se studije koje uspoređuju populacije na rubovima areala (nakon proširenja uslijed promjene klime) i u autohtonom arealu (Diamond i Martin 2016).

Odnos fenotipske plastičnosti, evolucije i klime posebno je važan u vrsta koje pokazuju izrazitu varijabilnost potaknutu meteorološkim signalima iz okoliša. Primjer je leptir iz afričke savane, *Bicyclus anynana* (Butler, 1879), koji mijenja fenotip u skladu s izmjenama vlažnih i sušnih razdoblja. Autori pronalaze manjak genetičke varijabilnosti u genima povezanim s plastičnim odgovorom unutar populacija. Budući da se takav manjak varijabilnosti ne javlja u drugih gena, on nije posljedica križanja u visokom srodstvu. Zaključuju da su vrste koje pokazuju izrazitu fenotipsku varijabilnost ovisnu o klimatskim okidačima izgledno daleko ranjivije na klimatske promjene (Oostra i sur. 2018). Naime, promjene u okolišu su sezonske i selekcijski pritisak je djelovao tako da nagrađuje one jedinke u populaciji koje su se bolje prilagođavale tim promjenama zbog čega se razvila izrazita fenotipska plastičnost. Ta se plastičnost fiksirala u populaciji zbog čega je došlo do smanjenja genskog bazena. Promjenom uvjeta i signala iz okoliša, genska ekspresija koju ti signali potiču može doći u nesklad s okolišem. Kako je sposobnost razvijanja odgovarajućeg fenotipsko-plastičnog odgovora i samim time potencijal za prilagođavanje populacije vremenskim uvjetima smanjen, populacija postaje ugrožena. Ovo je primjer kako evolucijska

selekcija za fenotipsku plastičnost može ugroziti daljnju evoluciju. Shematski prikaz ove pojave dan je na slici 1.



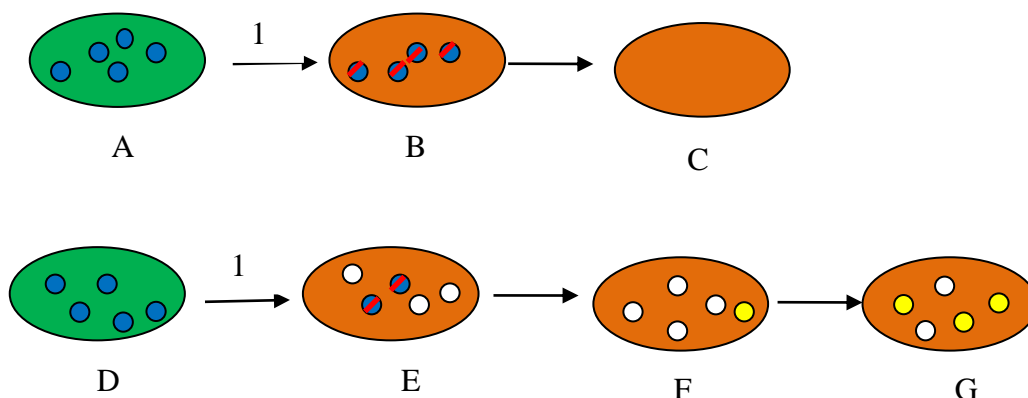
**Slika 1.** Shematski prikaz dviju populacija koje su evolucijski razvile fenotipski plastični odgovor na signale u okolišu (1,2,3). Ukoliko signale prate očekivani okolišni uvjeti (a), populacija se uspješno održava. Ukoliko se signali javljaju u paru s neočekivanim okolišnim uvjetima (b), većina populacije nije se u stanju prilagoditi, što ugrožava njen opstanak (npr. par signal – okoliš je duljina dana i temperatura zraka).

Obećavajući pristup za pomirenje fenotipske plastičnosti i evolucije nudi evolucijsko-razvojni (evo-devo) pristup. Poanta takvog promatranja je da je način razvoja organizma uvelike moderiran utjecajem okoliša, a evolucijski koraci razvojem organizma, odnosno ekspresijom i supresijom gena, osobito onih koji sami reguliraju aktivnost drugih gena. Seleksijski pritisak ne djeluje direktno na gene, već prijenos gena ovisi o fitnessu njegovog nosioca, odnosno biokemijskom i okolišnom kontekstu u kojemu se neki gen nalazi. Genske razlike najčešće proizlaze iz adaptacija, a da bi se povoljan fenotip zadržao, mora postojati mogućnost nasljeđivanja iste. Nije genska razlika ta koja rezultira adaptacijom, već adaptacija rezultira promjenom učestalosti gena. Slijed je ovakav – razlike među jedinkama posljedica su plastičnosti ancestralnog fenotipa i njegovog odgovora na uvjete u okolišu koji utječu na razvoj. Promjenom uvjeta u okolišu dolazi do promjena u razvoju. Ta promjena se održava u populaciji genskom akomodacijom (West-Eberhard 2005). Ekspresija takvih gena za organizam znači više potomaka. Teoretski, takav model bi dopuštao adaptivne odgovore na promjenu klime uz minimalnu promjenu genetičke strukture kroz više generacija.



Pretpostavka je da u mnogim populacijama već postoji razlika u genima koji kontroliraju ekspresiju drugih gena i da na njih djeluje selekcijski pritisak te mijenja genetičku strukturu populacije (West-Eberhard 2005). Događa se mikroevolucija pokrenuta okolišnom promjenom, a omogućena dotad skrivenim razlikama u genomu. Te razlike kompleksnim mehanizmima omogućavaju ekspresiju uspješnijeg fenotipa.

Mnogo jasnija je činjenica da fenotipska plastičnost omogućava evoluciju time što odgovarajućim odgovorom na promjenu okolišnih uvjeta dopušta preživljavanje u novom okruženju kroz dovoljno dugo razdoblje da dođe do promjene u frekvenciji gena ili specijacije. Ako geni u populaciji ne bi dozvoljavali određenu razinu fenotipske plastičnosti, ne bi postojala mogućnost kolonizacije novog okoliša jer populacija jednostavno ne bi preživjela. Odnosno, fenotipska plastičnost u nepovoljnom okolišu djeluje kao pufer. No, upravo se taj puferski učinak može smatrati i negativnim u kontekstu evolucije jer štiti loše prilagođene genotipove od selekcije (Diamond, Martin 2016; Oostra i sur. 2018). Kako će se promatrati ukupan učinak plastičnosti na evoluciju ovisi o tome koliki je udio slabo adaptiranih genotipova u populaciji – ako ih je većina takvih, fenotipska plastičnost je pozitivna jer populaciji omogućuje vrijeme potrebno za adaptaciju. Naime, velik broj slabo adaptiranih jedinki znači da će smrtnost u populaciji biti velika i/ili broj potomaka mali što ugrožava opstojnost populacije. Mehanizam koji će takvoj populaciji omogućiti preživljavanje jest fenotipska plastičnost. Plastičnim odgovorom, populacija može izbjeći izumiranje dovoljno dugo da dođe do mutacije i evolucijskog odgovora. Slika 2. nudi shematski prikaz pozitivnog učinka fenotipske plastičnosti na mikroevoluciju.



**Slika 2.** Prvotni okoliš (A, D) se mijenja (1) te preživjeti mogu samo one jedinke koje se uspiju fenotipski prilagoditi novom okolišu. Ukoliko u populaciji nema jedinki koje su se tako

sposobne prilagoditi (B), populacija neće preživjeti (C). Ukoliko postoje jedinke koje se uspiju prilagoditi novom okolišu, tj. fenotipski plastične jedinke, one će preživjeti (E). Kad se populacija uspije održati zahvaljujući fenotipskoj plastičnosti, u sljedećim generacijama moguća je pojava mutacija (F) i promjena frekvencija alela u populaciji (G).

## 5. Problem fosilnog zapisa

Još je Darwin bio dobro upoznat s problemima koje nedostaci u fosilnom zapisu mogu uzrokovati u tumačenju evolucijskih procesa. Tako je cijelo poglavlje svog najpoznatijeg djela *"On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life"*, kako bi preduhitrio potencijalne kritike na tu temu, naslovio *On the Imperfection of the Geological Record* (Sepkoski 2012). U njemu Darwin brani svoju teoriju pred mogućim kritikama o nedostatku materijalnih dokaza prije svega naglašavajući kolika količina geološkog zapisa nedostaje i koliko malo fosila je zapravo sačuvano u usporedbi s brojnošću organizama u geološkoj prošlosti (Darwin 1859). Iako je paleontološka znanost napredovala od 1859. do danas, fosilni zapis ipak ne može odgovoriti na sva pitanja. Prije svega je problematično zaključivati o tome jesu li dvije morfološki različite jedinke istovremeno i različite vrste ili samo posljedica prirodne varijabilnosti. Unatoč tome, fosilni zapis jedini je direktni instrument koji nam je na raspolaganju kada želimo raspravljati o evolucijskim trendovima i evoluciji na najvišim prostorno-vremenskim skalama. Jedino pomoću fosilnog zapisa možemo zaključivati o nestanku i postanku taksona i o brzini evolucijskih promjena. Fosilni zapis nam je omogućio saznanje da evolucija nije strogo gradualistički proces u kojem se polako nakupljaju značajke koje diferenciraju jednu vrstu (Sepkoski 2012). Stanley u svom udžbeniku komentira da je razlikovanje na razini vrste u geološkom zapisu u određenoj mjeri arbitrarno (Stanely 1993). Ako je teško razlikovati različite vrste, za očekivati je da je još teže razlikovati genetski različite populacije na razini iste vrste. Osim toga, nije za očekivati da će u fosilnom zapisu biti moguće pronaći više istovremeno očuvanih populacija iste vrste. Populacija se očuva daleko teže od pojedinačnog organizma, pa smo pri zaključivanju o populacijama ograničeni na organizme i tragove rasplodnih stanica organizama velike brojnosti npr. plankton u prvom slučaju ili pelud u drugom. Pri tome je često isključena mogućnost analize genoma koja bi omogućavala procjenu mikroevolucijske razlike među populacijama.

## 6. Utjecaj klime na evoluciju u kontekstu masovnih izumiranja

U geološkoj povijesti su poznati zapisi naglih ekspanzija taksona. Te ekspanzije događale su se za geološke okvire nevjerojatnom brzinom od svega nekoliko milijuna godina i to često nakon tzv. masovnih izumiranja (Stanley 1993). Takvi procesi predstavljaju problem u smislu postavljanja granice za evoluciju uslijed biotičkih čimbenika te evoluciju uslijed abiotičkog pritiska, odnosno evoluciju uslijed klimatskih promjena i neke druge vrste abiotičkog pritiska, primjerice prostorne izolacije zbog topljenja ili nastanka leda tijekom glacijacija. Naime, mnogo potencijalnih uzroka izumiranja događa se istovremeno u ekološki dugom, ali geološki i evolucijski kratkom razdoblju. Tijekom geološke prošlosti Zemlje poznato je pet velikih masovnih izumiranja, u kojima je nestalo 50 do 90 posto tada prisutnih vrsta. Ova masovna izumiranja se često vremenski poklapaju sa značajnim promjenama klimatskih uvjeta. Postavlja se pitanje koliki je bio utjecaj klime na izumiranje i može li se sporedno taj utjecaj klime produžiti na radijaciju koja je uslijedila. Utjecaj klime na evoluciju može se promatrati iz aspekta oslobađanja ekološke niše masovnim ili drugim izumiranjem koje se ponekad povezuje s klimatskim promjenama. Takvo oslobađanje ekoloških niša onda može omogućiti nagli razvoj organizama koji su preživjeli (Raup 1994).

Jedan primjer za takve događaje vjerojatno povezan s klimom jesu periodična izumiranja i adaptivne radijacije trilobita u kambriju. Predložena je povezanost tih događaja s promjenama klimatskih uvjeta zato što je radijacija bila vezana za taloženje karbonata (tropske uvjete), a skupine koje su bile ishodišta za radijaciju redovito su vezane za hladna dubokomorska područja. Dakle, nameće se zaključak da su tropski uvjeti pogodovali razvoju novih skupina trilobita, potom ih je zahlađenje desetkovalo, a sljedeću veliku ekspanziju trilobita omogućili su oni organizmi koji su preživjeli zahlađenje, tj. oni koji su svojom klimatskom nišom bili prilagođeni na hladnije uvjete.

Slično tome, ordovicijско masovno izumiranje, koje je izuzetno snažno pogodilo organizme u oceanima, povezano je s oledbama Gondwane. Najviše je pogodilo oceanske grebenotvorne organizme mahovnjake, tabularne koralje i stromatopore. Evolucijski iskorak koji je uslijedio donio je razvoj mnogih morskih organizama među kojima i radijativno razvijene tabulate, kolonijske rugozne koralje koji su zajedno sa stromatoporidima u siluru gradili višemetarske grebene. Smatra se da je i masovno izumiranje u kasnom devonu povezano s klimom, barem u tropima (Stanley 1993). Predloženo je da su primarni uzroci masovnih izumiranja ipak nagli i neočekivani događaji, svojevrsni pulsevi na koje se organizmi nisu uspjeli prilagoditi (npr. vulkanske erupcije ili udari meteorita) (Raup 1994). Promjena klime može slijediti kao

posljedica tih događaja. Zaključno, treba biti oprezan kada se govori o klimi kao uzroku izumiranja, ali ju je rijetko preporučljivo isključiti, jer djeluje istovremeno s drugim čimbenicima, a njen relativni utjecaj na izumiranje na nekom području obično se zaključuje posredno na temelju sastava fosilne zajednice koja je preživjela izumiranje, npr. u slučaju da se u mlađim slojevima nađu organizmi srodni ili isti precima koji su se prethodno javljali samo u hladnim područjima (Stanley 1993).

## **7. Pitanje refugija i prostorno-vremenskog mjerila**

Zanimljiv način gledanja na utjecaj klime u evolucijskim procesima je prostorna izolacija koju promjene klime, npr. glacijali i interglacijali, mogu pružiti. Posljedično, neke vrste i skupine mogu biti izolirane na malim prostorima s odgovarajućom klimom pri čemu onda može doći do križanja u visokom srodstvu i efekta uskog grla zbog čega se mijenja genska struktura populacije, tj. dolazi do mikroevolucije. Takav događaj, ako ne rezultira izumiranjem, može dovesti do specijacije. U tom procesu posebnu ulogu imaju tzv. kriptični refugiji, površinom mala utočišta pred promijenjenom klimom koja se nalaze na neočekivanim mjestima. Položaj im je neočekivan jer su udaljeni od većih refugija u kojima se nalazi ta vrsta. Primjerice, za vrijeme glacijala na sjevernoj hemisferi glavni refugij nalazi se uz južnu granicu areala neke vrste koja preferira toplu klimu, a sjeverni kriptični refugiji su sva za tu vrstu pogodna staništa koja se nalaze sjevernije i odvojeno od glavnog refugija. Pri tome je naglašena važnost izumiranja predatora, male populacije i malog prostora, uvjeta koji bi mogli dovesti do brze adaptivne divergencije. Ukoliko bi se javila dovoljno duga reproduktivna izolacija od srodnih populacija moguća je čak i specijacija. Zbog duljeg trajanja glacijala od interglacijala najveći potencijal za evolucijske procese imaju sjeverni kriptični refugiji, tj. područja koja su vrste prilagođene umjerenim temperaturama koristile tijekom glacijala. Navodi se primjer polarnog medvjeda i arktičke lisice kao dvije relativno mlade vrste na čiji je nastanak potencijalno utjecao ovakav mehanizam (Stewart i sur. 2009).

Moguće je pristupiti razmatranju klimatskog utjecaja na evoluciju iz još jedne perspektive. Što ako uključujući ili isključujući klimatske utjecaje iz jednadžbe radimo veliku grešku nastojeći nasilno pojednostavniti izvore selekcijskog pritiska? Darwin (1859) piše: „Odlučio sam pokazati da život svake vrste prije svega ovisi o prisutnosti drugih vrsta, a ne o klimi i da stoga životni oblici ne pokazuju prostornu graduiranost kao temperatura i vlažnost zraka.“ Tipični model koji predstavlja takav pogled na evolucijske procese je tzv. hipoteza *Crvene kraljice*. Prema toj hipotezi evolucija je postupan proces, upravljana kompeticijskim pritiskom

i akumuliranjem odgovora na isti. Drugi pogled, koji naglasak stavlja na abiotičke faktore poput klime, kontinentalnog drifta itd. predstavljen je *Court Jester* modelom. Neki istraživači izvor sukoba između ova dva modela vide u prostorno-vremenskoj skali na kojoj se traže odgovori o pokretačkoj sili evolucijskih procesa (Benton 2009). Uzorke možemo tražiti na razini vrste ili nižoj sistematskoj razini ili na razini viših sistematskih kategorija proučavati filetičke zakonitosti, promatrajući relativno usko geografsko područje ili pak široko područje ili čak čitav planet. *Bottom – up* pristupom možemo promatrati mikroevolucijske procese kada tražimo dokaze evolucijskih promjena. Prvo tražimo fenotipsku promjenu u populaciji, potom njenu gensku osnovu, a onda promatramo kako se ta promjena ponaša tijekom vremena, opstaje li ili možda omogućava akumulacije novih, širi li se u druge populacije i slično. Pritom se promatra jedna promjena, jedna populacija ili jedna taksonomska skupina i na osnovu tih pojedinačnih opažanja eventualno donose opći zaključci. Možemo koristiti i *top-down* pristup, donošenjem općenitijih evolucijskih zaključaka koji će proizlaziti iz zamijećenih trendova u više skupina (npr. promjena veličine tijela sisavaca u nekom razdoblju, širenje biljaka na kopno) tijekom dužeg vremenskog razdoblja, a prelaziti na niže taksonomske razine i donositi posebne zaključke o njima tek naknadno i iznimno. Ne treba zanemariti način na koji se ova dva modela mogu integrirati. Poznato je da su klimatski uvjeti usko povezani s vegetacijom, kako na globalnoj razini pri čemu imamo biogeografske zone s obzirom na klimatske pojaseve, tako i na lokalnoj pri čemu je vrsta vegetacije povezana s lokalnim klimatskim uvjetima primjerice u planinama i kotlinama. Promjena klime može dovesti do značajne promjene u ekosustavu što može pokrenuti evoluciju koja bi u tom trenutku već bila promjena pod utjecajem biotičkog selekcijskog pritiska, odnosno otvaranja i zatvaranja novih ekoloških niša. Postoji potencijal za analogni događaj i u vodenim okolišima, primjerice nakon kolonizacije nekad umjereno toplih mora tropskim vrstama.

## **8. Zaključak**

Klima je prosječno stanje atmosfere na određenom mjestu tijekom dužeg vremenskog razdoblja uzimajući u obzir prosječna odstupanja, ali i ekstreme. S biološkog gledišta, riječ je o mnoštvu abiotičkih čimbenika koji djeluju na ekosustav. Biološka evolucija je složen i nezaustavljiv proces kojim se živi organizmi prilagođavaju svom živom i neživom okolišu, što im omogućava preživljavanje. Postavlja se pitanje utječu li i do koje mjere klimatski uvjeti na evolucijske procese i predstavljaju li oni jedan od čimbenika koji rezultira selekcijskim pritiskom na organizme. Većina znanstvenika se danas slaže da osnovnu ulogu u evolucijskim

procesima imaju inter- i intraspecijski odnosi što je mišljenje koje je prevladavalo još u doba Darwina. No, interes za utjecaj klime na ekosustav izazvan nedavnim promjenama klime otvorio je prostor za preispitivanje klimatskih uvjeta kao izvora evolucijskih i ekoloških promjena u ekosustavu. Poznato je da klimatske promjene mogu pokrenuti izumiranja i promjene areala, ali je još uvijek nejasno u kojoj mjeri mogu utjecati na promjenu strukture populacije, specijaciju i zauzimanje novih ekoloških niša. Koncept koji bi mogao omogućiti povezivanje ovih pojava je koncept fenotipske plastičnosti i to kao posljedice ekološko-razvojnih procesa. Klimatske promjene u kontekstu evolucije nužno je promatrati na svim prostorno-vremenskim skalama i kao direktan i indirektan proces kako bi se dobio potpun uvid u budućnost određene vrste ili skupine i kako bi se omogućio razvoj kvalitetnijih ekološko-klimatskih modela.

U konačnici, pitanje koliko klima može utjecati na evoluciju na raznim skalama još uvijek ostaje neriješeno. Krećući pisati ovaj rad moj je cilj bio pronaći konkretne primjere klimatskog utjecaja na specijaciju i evoluciju općenito, tragom poznatih Bergmannovih i Allenovih pravila, odnosno pretpostavke da je izložena površina tijela raspoloživa za gubitak topline u vezi s temperaturnim uvjetima na određenom prostoru. U konačnici, istraživanje me odvelo u posve drugom smjeru. Abiotički čimbenici nedvojbeno u velikoj mjeri utječu na evoluciju. Osnovna ideja koja ima potencijal ponuditi odgovor na pitanja kakav i koliki je taj utjecaj ide tragom ekološko-razvojnih procesa i epigenetike, što su mehanizmi koji još zahtijevaju opsežna istraživanja. Svakako, još uvijek nedostaju čvrsti dokazi da baš klimatski uvjeti imaju velik utjecaj na evoluciju. Iako se o tome mnogo piše i govori, teško je naći nepobitne studije koje dokazuju klimatski utjecaj na evolucijski odgovor koje bi u potpunosti zadovoljile znanstvenu zajednicu.

Danas je općeprihvaćeno da fluktuacije i promjene klime mogu biti pokretačem lokalnog pa čak i globalnog izumiranja te pomicanja areala vrsta duž osi geografskih širina ili različitih nadmorskih visina. No, pozornost se posvećuje i mogućnosti *in situ* adaptacije organizama na klimatske promjene pri čemu veliku ulogu ima istraživanje uloge fenotipske plastičnosti, razvojnih procesa te njihovih uzročno-posljedičnih veza s evolucijom. Dosadašnja istraživanja ukazuju na to da je fenotipska plastičnost, kao razvojni proces i posljedica genske ekspresije, podložna evoluciji, ali da i ona sama omogućava evolucijske procese i taj segment ekoloških i evolucijskih istraživanja zaslužuje daljnju pozornost. Uloga klimatskih promjena na razini većoj od mikroevolucijske velikim se dijelom istražuje u geološkoj prošlosti. Po svemu sudeći, nagle klimatske promjene ili fluktuacije klime imale su određenu ulogu u evoluciji živoga svijeta, procesima velikih izumiranja i posljedičnoj radijaciji živog svijeta te pripremi

za velike evolucijske iskorake. Na nižoj prostorno-vremenskoj skali izolacija u refugijma potaknuta izmjenom glacijala i interglacijala možda je imala određenu ulogu u specijaciji i u relativno nedavnoj geološkoj prošlosti.

## 9. Literatura

- Benton MJ (2009): The Red Queen and the Court Jester: Species Diversity and the Role of Biotic and Abiotic Factors Through Time, *Science*, **323**, 728 – 732
- Cahill AE, Aiello-Lammens ME, Fisher-Reid MC, Hua X, Karanewsky CJ, Yeong Ryu H, Sbeglia GC, Spagnolo F, Waldron JB, Warsi O, Wiens JJ (2013): How does climate change cause extinction?, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **280**
- Diamond SE, Martin RA (2016): The interplay between plasticity and evolution in response to human-induced environmental change, *F1000Research*, **5**, 2835, doi: 10.12688/f1000research.9731.1
- Darwin C (1859): On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life, London, John Murray
- Fawley MW, Fawley KP, Buchheim MA (2004): Molecular Diversity among Communities of Freshwater Microchlorophytes, *Microbial Ecology*, **48**, 489 – 499
- Kovačević G, Radić S, Jelenčić B, Kalafatić M, Posilović H, Pavlek-Kozlina B (2010): Morphological features and isoenzyme characterization of endosymbiotic algae from green hydra, *Plant Systematics and Evolution*, **284**, 33 – 39
- Macel M, Dostálek T, Esch S, Bucharová A, van Dam NM, Tielbörger K, Verhoeven FJK, Münzbergová Z (2017): Evolutionary responses to climate change in a range expanding plant, *Oecologia*, **184**, 543 – 554
- Merilä J, Hendry AP (2014): Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence, *Evolutionary Applications*, **7**, 1 – 14
- Oostra V, Saastamoinen M, Zwaan JB, Wheat WC (2018): Strong phenotypic plasticity limits potential for evolutionary responses to climate change, *Nature Communications*, **9**, 1005, doi:10.1038/s41467-018-03384-9
- Raup DM (1994): The Role of Extinction in Evolution, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **91**, 6758 – 6763
- Stanley SM (1993): Exploring Earth and Life Through Time, Freeman, New York
- Sepkoski D (2012): Rereading the Fossil Record: The Growth of Paleobiology as an Evolutionary Discipline, The University of Chicago Press, London, pp 432
- Stewart JR, Lister AM, Barnes I, Dalen L (2009): Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**, 661 – 671



Šegota T, Filipčić A (1996): *Klimatologija za geografe*, III. prerađeno izdanje, Školska knjiga Zagreb

West-Eberhard MJ (2005): Developmental plasticity and the origin of species differences, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 6543 – 6549

## **10. Sažetak**

Klimatske promjene česta su tema u medijima i znanosti. Biologe osobito zanima utjecaj koji promijenjena ili nestabilna klima može imati na biocenozu. Osnovnim reakcijama na promjenu abiotičkih uvjeta smatraju se promjena areala i lokalna izumiranja. Ovaj rad želi predstaviti treću, često spominjanu, ali još ne posve istraženu mogućnost, evolucijski odgovor na klimatske promjene. Cilj je predstaviti probleme s kojima se znanstvena zajednica susreće pri istraživanju potencijalnih evolucijskih odgovora na klimatske promjene, primjere koji bi mogli nuditi argument za i protiv takvog odgovora te prikazati različite načine na koje klima potencijalno utječe na evoluciju kako indirektno tako i direktno. Naglasak je stavljen na odnos evolucije i fenotipske plastičnosti te različitih prostorno-vremenskih razina na kojima se evolucijski odgovor može proučavati – trenutno, u geološkoj prošlosti i u budućnosti.

## **11. Summary**

Climate change is a very frequent theme of both scientific inquiries and media reports. The effect of changing or unstable climate on the biota is of the particular interest for biologists. It is widely accepted that the main course of action for populations under climactic stress are extinction and range change. This work aims to present another often considered but not fully investigated option - evolutionary response to climate change. The goal is to present the problems that scientific community faces when investigating potential evolutionary responses on climate change, to put forward some examples which could represent arguments for and against viability of such responses and show several different possibility for mechanisms of climate as indirect and direct factor of evolution. Emphasize is put on relationship of evolution and phenotypic plasticity and different time and range scales in which evolutionary responses can be studied, currently, in geological past and in the future.