

**Univerzitet Crne Gore**  
**Prirodno-matematički fakultet**  
**Biologija**

Seminarski rad:

**Ledeno doba**

Mentor: Dr Danka Čaković

Studenti: Marijana Vukčević 7/22

Teodora Đurović 5/22

Dijana Dević 3/22

**Podgorica, decembar 2022**

## **Sadržaj:**

Uvod.....	1
Uzroci nastanka ledenog doba.....	4
Dokazi postojanja ledenih doba.....	5
Klima ledenog doba.....	6
Glavni dio.....	13
Efekti klimatskih ciklusa na neglacijalna područja.....	19
Temperatura.....	19
Geografsko pomijeranje u klimatskim zonama.....	20
Pomijeranje nivoa mora tokom pleistocena.....	21
Biogeografski odgovori na klimatske cikluse pleistocena.....	23
Dinamika biljnih zajednica u aridnim područjima Sjeverne i Južne Amerike.....	29
Vodeni sistemi.....	30
Biotička razmjena i glacijalni ciklusi.....	33
Glacijalni ciklusi na području Evroazije.....	36
Refugijumi tokom ledenog doba.....	36
Rekolonizacija.....	37
Živi svijet tokom ledenog doba.....	38
Izumiranje pleistocenske megafaune.....	46
Istorija biljnog svijeta u ledenom dobu.....	49
Opšti pregled na istoriju biljnog svijeta na Balkanskom poluostrvu.....	54
Buduće klimatske promjene.....	56

## LEDENO DOBA

**Ledena doba ili epohe glacijacije** kao više-milenijumske epohe tokom kojih su veliki djelovi kopna bili pod stalnim ledenim pokrivačima.

Da bi došli do odgovora o porijeklu ledenih doba, neophodno je predstaviti ljestvicu vremena i poredjati fizičke činioce koji uslovljavaju klimatske promjenene. Ledena doba na srednjim skalama vremena - u poslednjih 780.000 godina, su proučavali čuveni umovi kao što su Milanković, Imbri, Berze... Ledeno doba je bilo koji hladan period (klimatski) u istoriji planete (geološki period) tokom kojeg su kontinente prekrivali ledeni pokrivači tokom cijele godine.

Tokom ledenog doba se smanjuje prosječna temperatura i šire se ledeni pokrivači. Danas su stalni ledeni pokrivači koncentrisani tokom cijele godine samo na polarnim kapama i kao planinski glečeri. U toku poslednjih nekoliko miliona godina, veliki delovi površine Amerike, Evrope i Azije bi periodično bili pokriveni ledom. Sam izraz „ledeno doba“ se u popularnoj kulturi ponekad upotrebljava za Pleistocen (od pre 1,8 miliona godina do pre 10.000 godina). Hladni periodi se nazivaju glacijali, a topli periodi interglacijali. Period u kome živimo je interglacijal koji traje oko 11.400 godina.

Znanje o ledenim dobima je poteklo verovatno iz narodnih predanja: pećinski crteži sa neobičnim vrstama, biljke koje na neki način nisu pripadale klimatskoj oblasti kakva se danas nalazi na primer, u Evropi. Prvi geografi istraživači su prenijeli price u narodu, o mjestima, geografskim širinama u drevno vrijeme do kojih su dosegali stalni kopneni ledeni pokrivači - glečeri. Saznanje o ledenim dobima je živjelo među stanovnicima u alpskim oblastima Evrope.

Ledena doba su zemaljska pojava koja obuhvata promjene prosječne višegodisnje temperature, zapremine stalnih ledenih pokrivača, kretanja vazдушnih i okeanskih struja, i sastava atmosfere u klimatskom sistemu. U svrhu pojednostavljenja, ledena doba se opisuju najčešće prosječnom temperaturom klime, zapreminom leda u ledenim pokrivačima i koncentracijom ugljen-dioksida u atmosferi. U bliskoj prošlosti su postojala četiri velika ledena doba. Osim tokom tih perioda, Zemlja je pretežno bila bez velikih ledenih pokrivača. **Huronsko ledeno doba** se desilo između 2.700 miliona godina i 2.300 miliona godina u prošlosti -- u Proterozoiku. Najekstremnije ledeno doba se desilo pre 850 do 630 miliona godina (**Kriogensko doba**). Postoje hipoteze koje tvrde da je tokom Kriogenskog perioda svetski okean bio zaledjen. Ovo razdoblje se završilo naglo povratkom vodene pare u atmosferu. Pre 580 miliona godina došlo je do nagle evolucije i širenja života na Zemlji. Umjerenije **Andsko-saharsko ledeno doba** je trajalo od pre 460 do 430 miliona godina (Ordovicijum, Silur). Pre 350 do 260 miliona godina tokom Karbona i Perma polarne kape su se periodično širile (**Karu ledeno doba**). Zemlja je u prosjeku tokom većeg dijela svog postojanja bila toplija nego danas. Sadašnje veliko ledeno doba je započelo prije 40 miliona godina sa rastom ledenog pokrivača na Antarktiku. Pojačalo se tokom kasnog Pliocena, pre oko 3 miliona godina kada su se ledeni pokrivači raširili na sjevernoj hemisferi. Ledeno doba se zatim nastavilo tokom Pleistocena. Od tada su se dešavali ciklusi glacijacija okarakterisani sa

periodama reda velicine 40.000 i 100.000 godina. Poslednji glacijal se okončao prije približno 10.000 godina. Manja ledena doba su podijeljena i imenovana prema geografskim oblastima gde su otkrivana i vremenima kada su se zbivala. Ovaj poslednji period je u Severnoj Americi poznat kao Viskonsinska glacijacija. Tokom ovih doba led bi se delimicno povlačio ili napredovao, brišući tragove prethodne glacijacije. Tokom jednog ledenog doba postoje glacijalni periodi, suvi i hladni, sa nizom nadmorskom visinom na kojoj se javljaju planinski gleceri. Očekuje se da sadašnji interglacijal ili topli period poznat pod imenom Holocen, potrajati još 50.000 godina. Prethodni interglacijal je trajao oko 28.000 godina.

## **UZROCI NASTANKA LEDENOG DOBA**

Kepen i Vegner glavni uzrok pogoršanja klime vide u postepenom premještanju sjevernog pola sve bliže prema srednjoj Evropi. Prema tome, na osnovu ovog shvatanja, ledeni pokrivač za vrijeme glacijacije bio je normalna ledena kapa, koja je inače karakteristična za polove, i koja je u slučaju kvartara ležala na drugo mjesto nego danas. Položaj sjevernog pola i ledene kalote zahvatao je sjeverne djelove Evrope i Sjeverne Amerike, kao i sjeverozapadne djelove Sibira, što znači da je tadašnja masa sjevernog leda velikim dijelom ležala na sjevernim djelovima kontinenta sjeverne hemisfere, imala je dakle kontinentalni položaj, za razliku od današnjice kada glavna masa leda leži na Sjevernom ledenom okeanu. Veoma je značajno da u Aziji nema tragova glacijacije.

Nasuprot shvatanju Keptena i Vegnera da je uzrok glacijaciji pomijeranje sjevernog pola, postoje i pretpostavke da je krajem tercijera i u kvartaru došlo do opšteg naglog opadanja temperature na čitavoj Zemljinoj površini.

Položaj južnih granica sjevernog polarnog lednika zavisio je prije svega od dva momenta: (a) od količine snijega i leda u oblasti stvaranja lednika u toku godine; (b) od količine leda koja se godišnje otapa na ivicama (tj. južnim granicama) lednika.

Ako je odnos između ove dvije veličine manji od jedinice, tada lednik odstupa (tj. smanjuje se i povlači ka sjeveru). Ako je ovaj odnos veći od jedinice lednik napreduje, povećava se na svojim južnim granicama i kreće ka jugu. Na taj način sjeverna kalota se smanjuje ili povećava, ledeno doba se ublažava ili naprotiv pooštrava... Ovo kretanje ledničke kalote zavisi od (1) povećanja količine padavina, ili (2) od snižavanja srednjih ljetnjih temperatura.

Neki naučnici smatraju da se za vrijeme glacijacije količina padavina nije povećala. Ipak ima i drugačijih mišljenja s obzirom da je ogromna masa nagomilanog leda u sjevernoj polarnoj kaloti vjerovatno nastala na račun velikih ledenih okeanskih masa koje su isparavale i na kopno pod uticajem niskih temperatura padale na tlo u obliku čvrstih padavina. Jačanje ovog fenomena upravo bi bio početak ledenog doba. Veliko ledeno doba i jeste fenomen koji sadrži u sebi dvije komponente (1) promjenu temperature, (2) promjenu količine leda na kontinentalnim prostorima. Oba oba faktora mijenjali su se na različite načine i u različitim

periodima, tokom čitavog Velikog ledenog doba. Međutim kada je riječ o temperaturnim prilikama nema sumnje da je u geološkoj prošlosti dolazilo do kolebanja temperature, i da su povremeno, u pojedinim periodima, temperaturne promjene bile veoma velike.

Milutin Milanković, jedan od naših velikih naučnika, koji se bavio upravo problematikom temperaturnih klimatskih promjena u prošlosti, izračunao je ove promjene za posljednjih 650.000 godina. Rezultati su dobili svjetsko priznanje.

Te promjene mogu biti, prije svega, povezane sa čitavim nizom faktora koji su doveli do periodičnih kolebanja sunčeve konstante, i od koje kao od početne energetske osnove, zavise opšte klimatske promjene na Zemlji. Promjene sunčeve konstante mogu biti uslovljene čitavim nizom periodičnih promjena određenih astronomskih veličina. Navešćemo neke najvažnije od njih:

1. *Nagibni ugao ekliptike*, tj. nagib ravni ekvatora prema ravni Zemljine orbite, mijenja se za period od 40.000 godina između 22 i 24,5°C
2. *Ekscentričnost Zemljine orbite mijenja se u periodu od 91.800 godina*
3. *Položaj Zemlje na Zemljinoj orbiti.*

## **DOKAZI POSTOJANJA LEDENIH DOBA**

Dokazi postojanja ledenih doba su se sakupljali više decenija. Glavne grupe dokaza su geološkog, hemijskog i paleontološkog porijekla. Geološki dokazi postojanja ledenih doba podrazumevaju razne oblike izmjene reljefa, stijena, ogrebotine na stijenama, glacialne morene, izdubljene doline, terase na obalama reka i drugo. Uzastopne glacijacije teže da ponište dokaze iz prethodnih perioda tako da je formiranje geološkog dokaznog materijala potrajalo dugo vremena. Geološka svjedočanstva se protežu daleko u prošlost. Hemijski nalazi se uglavnom sastoje u promjenama odnosa izotopa u sedimentnim stijenama, sedimentima sa dna okeana i za skorašnja ledena doba, iz sedimentnih ledenih "jezgara" ili vertikalnih šipki izvučenih sa polarnih oblasti pod stalnim ledenim pokrivačem. Hemijski sastav je katkad teško izučavati zbog toga što biomasa utiče na kontinuitet taloženja izotopa. Najkvalitetnija ledena sedimentna jezgra daju promjene temperature tokom nekoliko stotina hiljada godina. Uopšteno, kvalitet uzorka se opisuje debljinom sloja po konstantnom periodu vremena taloženja, gde je deblji sloj bolji sloj. Činioci kvaliteta su ravnomerno taloženje i mogućnost da se datiranje vertikalnih slojeva obavi nezavisno, bez podešavanja vremenske skale na osnovu teorija ledenih doba koje se inače provjeravaju (na primer astronomske teorije).

Paleontološka svjedočanstva se sastoje iz promjena geografske raspodjele fosila. Tokom glacialnog perioda organizmi prethodno adaptirani na hladnu klimu preživljavaju i migriraju prema ekvatoru. Organizmi adaptirani na toplu klimu izumiru. Teškoća u ovom postupku paleontološkog istraživanja je to da su potrebni uzorci (sedimentna jezgra) koji pokrivaju duge vremenske periode, koji potiču sa više geografskih širina, a da pri tome postoji izvjesna korelacija među njima. Vrste prastarih organizama koji postoje u kontinuitetu više miliona godina su subjekti ispitivanja, uz uslov da se može odrediti njihovo ponašanje prilikom promjene

temperature. Svi kombinovani zahtevi da se ledena doba dokumentuju pouzdano su smanjili broj idealnih uzoraka, rezultirajući u suženom periodu vremena od nekoliko miliona godina u prošlost.

## **KLIMA LEDENOG DOBA**

### **KLIMATSKE PROMJENE KVARTARA**

Ključna karakteristika kvartarnog perioda je ponovljena smjena između hladnih glacijalnih uslova i toplih uslova kao što je danas. Skoro svi znaju da su na Zemlji bila 'ledena doba'. Međutim, prepoznavanje ovih prošlih glacijacija dogodilo se tek u dvadesetom vijeku. Koncept da je ledeni pokrivač nekada bio mnogo veći nego što je danas razvio je švajcarsko-američki prirodnjak Louis Agassiz. Dok je radio na Alpima, primijetio je da su nove glacijalne naslage koje tamo formiraju postojeći alpski glečeri slične starijim naslagama stijena pronađenim daleko od glečera u nižim predjelima. Agassiz je zaključio da se ove starije naslage mogu objasniti samo teorijom da su alpski glečeri nekada bili mnogo obimniji nego danas i da su se prostirali u niziji. Objavio je svoju teoriju o prošlim 'ledenim dobima' 1840. godine. Uniformistički geolozi prihvatili su Agassizovu teoriju jer je objasnila pojavu glacijalnih naslaga u oblastima koje su previše tople da bi mogle da održe glečere danas. Međutim, drugi su sa skepticizmom pozdravili hipotezu o glacijalu. Neki su vjerovali da su ploče i druge glacijalne karakteristike koje je Agassiz identifikovao zaista rezultat ogromne vodene erozije i taloženja izazvanih Nojevim potopom.

Kasnija geološka istraživanja u Sjevernoj Evropi i Sjevernoj Americi potvrdila su prisustvo glacijalnih naslaga i dovela do razvoja četvorostrukog modela glacijacije. Prema ovom modelu, u Kvartaru su bile četiri velike glacijacije. Svaki put se ledeni pokrivač prostirao preko cijele Skandinavije, većine britanskih ostrva i Alpa. Skoro cijela Kanada, djelovi regiona Velikih jezera i Nova Engleska bili su prekriveni ledom, a glacijacija se protezala čak na jug do ravničarskih djelova Kanzasa. Model je takođe postulirao da su ove glacijacije bile kratkotrajne i da je interglacijalna klima Kvartara bila slična današnjoj klimi. Ovaj model je ostao prihvaćen pogled na glacijaciju sve do ranih 1970-ih. Sada znamo da su i vremenski i prostorni obrasci glacijacije bili daleko složeniji od četvorostrukog modela.

Kako je dvadeseti vijek odmicao, novi geološki podaci i paleontološko datiranje omogućili su potpuniju sliku obima glacijacije i njenog uticaja na zemlju. Kasnih 1940-ih, američki fizičar Willard Libby razvio je radiokarbonsku tehniku za datiranje organskih ostataka. Radiokarbonsko datiranje se zasniva na mjerenju količine radioaktivnog izotopa ugljenika  $^{14}\text{C}$  pronađenog u biljnim i životinjskim ostacima. Izotopi su oblici elementa koji imaju isti atomski broj, ali se razlikuju po broju neutrona. Ugljenik ima tri izotopa: ugljenik 12 i 13, koji su stabilni izotopi i ugljenik 14, koji je radioaktivni izotop koji se vremenom raspada na azot. Ugljenik 14 se prirodno formirao u stratosferi kada su kosmički zraci bombardovali azotom. Biljke dobijaju  $^{14}\text{C}$  tokom normalne fotosinteze i akumuliraju ga u svom tkivu. Kada životinje pojedu biljke, akumuliraju  $^{14}\text{C}$ . Kada biljka ili životinja ugine, prestaje da se akumulira  $^{14}\text{C}$ . Izotop se raspada

na azot brzinom od jednog poluživota koji je jednak oko 5700 godina. Mjerenjem količine  $^{14}\text{C}$  u biljnom ili životinjskom ostatku možemo procijeniti dužinu vremena koje je proteklo od smrti organizma. Radiokarbonsko datiranje biljnih i životinjskih ostataka omogućilo je dobru hronološku kontrolu nad događajima u proteklih 40 000 godina. Zahvaljujući obilju geoloških, geohemijskih i paleontoloških dokaza, zajedno sa mnogim radiokarbonskim podacima, imamo veoma dobro razumijevanje uslova tokom poslednjeg glacijalnog maksimuma, tokom kojeg je globalni glacijalni led dostigao svoj maksimum prije oko 20 000 godina. Možemo smatrati da su ovi uslovi veoma opšta aproksimacija o tome kakav je svijet bio tokom ranijih kvartarnih glacijacija. U klasičnom četvorostrukom modelu glacijacije, poslednji glacijalni maksimum je ekvivalentan konačnom periodu glacijacije u Viskonsinu u Sjevernoj Americi, Devenskoj glacijaciji u Britaniji i Vurm glacijaciji u centralnoj i zapadnoj Evropi.

Jedan od najdetaljnijih zapisa o klimatskim uslovima tokom poslednje glacijacije potiče iz ledenih jezgara uzetih sa Grenlanda i Antarktika. Ova jezgra se protežu od površine ledenih kapa do dubine od 1500 do 3350m. Gornji djelovi jezgara sadrže godišnje slojeve zimske i ljetnje akumulacije snijega. Poput prstenova drveća, ovi godišnji slojevi se mogu prebrojati da bi se obezbijedila hronološka kontrola. Ledena jezgra Grenlanda pružaju zapise koji datiraju prije oko 100 000 godina, dok antarktička jezgra datiraju prije 400 000 godina. Važan zapis o prošlim atmosferskim uslovima može se 'uhvatiti' iz ledenih jezgara. Svježi slojevi snijega na vrhu leda sadrže mnogo vazdušnog prostora. Tokom vremena, kako se više snijega akumulira, stariji snijeg se sabija u firm (kristali leda) i konačno čisti led. Tokom ovog procesa, vazduh se kompresuje u mjehuriće zarobljene u ledu. Geohemičari i geofizičari mogu uzorkovati ove male mjehuriće vazduha i izvući zarobljene atmosferske gasove. Analiza gasova daje važne naznake o prošloj klimi i starosti u jezgrima leda.

Jedan važan sastojak zapisa o ledenom jezgru je relativno obilje izotopa  $^{18}\text{O}$  i  $^{16}\text{O}$ . Izotop  $^{18}\text{O}$  je hemijski sličan  $^{16}\text{O}$  ali je teži zbog dodatna dva neutrona. Čini se da su varijacije u relativnoj količini izotopa  $^{18}\text{O}$  i  $^{16}\text{O}$  u jezgru leda povezane sa temperaturom atmosfere za vrijeme padavina. Teški izotop  $^{18}\text{O}$  se kondenzuje i taloži lakše na visokim temperaturama nego laki izotop  $^{16}\text{O}$ . Relativna zastupljenost  $^{18}\text{O}$  raste sa povećanjem temperature tokom kondenzacije i padavina. Proučavanje promjena u relativnim količinama  $^{18}\text{O}$  i  $^{16}\text{O}$  u jezgrima leda omogućava naučnicima da procijene promjene temperature na većim geografskim širinama. Temperaturni zapisi iz ledenih jezgara sugerišu da je prije između 110 000 i 140 000 godina Zemlja bila topla kao i danas. Do prije 100 000 godina, temperature na većim geografskim širinama su se smanjile za  $60^{\circ}\text{C}$  i bile su promjenljive, ali su ostale niske do prije oko 10 000 godina. Poslednji glacijalni maksimum prije 20 000 godina poklapa se sa periodom posebno niskih temperatura tokom dugog hladnog intervala između prije 100 000 i 10 000 godina.

Globalno, klima tokom poslednjeg glacijalnog maksimuma je bila mnogo hladnija nego danas. U područja pokrivena ledom kao što su Kanada i Skandinavija, zimske i ljetnje temperature su bile čak  $20\text{-}28^{\circ}\text{C}$  niže nego danas. Čak i u ekvatorijalnim regionima, razlika između glacijalne i današnje temperature je generalno  $2\text{-}5^{\circ}\text{C}$ . U ekvatorijalnim regionima, precipitacija je bila značajno manja nego danas. U drugim oblastima, kao što je Veliki Basen SAD-a, precipitacija je bila veća nego danas. Ledeni pokrivači koji su bili debeli od 2 do 4 km bili su centrirani iznad Kanade i Skandinavije. Ovi pokrivači su se prostirali daleko na jug do sjeverne Evrope i

sjevernih Sjedinjenih Država. Osoba koja se nalazi na lokaciji današnjeg Vinipega, Kanada ili Stokholma, Švedska, prije 20 000 godina iskusila bi klimu i pogled veoma sličan onome što bi neko ko stoji usred ledene kape Grenlanda doživio danas. Zanimljivo je da su Aljaska i Sibir bili bez leda osim u planinskim predjelima. Vjerovatno je da je glacijalna klima bila hladna u ovim regionima, ali je bilo previše suvo da bi se razvili ledeni pokrivači. Planinske ledene kape razvile su se nad alpskim regionima kao što su Stjenovite planine, Alpi, Andi i južni Alpe Novog Zelanda, i na Sjevernoj i na Južnoj hemisferi. Manji kompleksi alpskih glečera razvili su se u planinama kao što su Siera Nevada u Kaliforniji i visoki vrhovi istočne Afrike i Nove Gvineje.

Rast glacijalnog leda imao je dubok uticaj na regionalni i globalni nivo mora. Na regionalnom nivou, težina leda je smanjila površinu kopna ispod leda i prouzrokovala da more poplavi susjedne obale. Međutim, u mnogim oblastima, ledeni pokrivači su takođe prouzrokovali pomijeranje udaljenijih kopnenih površina naviše. Ovo je dovelo do podizanja kopna iznad nivoa mora. Takve promjene nivoa mora, uzrokovane depresijom i izobličenjem zemljine kore glacijacijom, nazivaju se izostatičkim promjenama nivoa mora. Pored toga, rast ledenih pokrivača zahtijevao je velike količine vode. Rast glečera se dešava kada se snijeg ne topi tokom ljeta i zatrpaju ga sniježne padavine tokom sledeće godine. Tokom mnogo godina, snijeg iznad njega se nakuplja, a njegova težina izaziva zbijanje i deformaciju sniježnih kristala dok ne nastane čvrst led. Voda je isparila iz okeana, jezera, rijeka, a zemlja je padala kao snijeg na ledene pokrivače i tamo ostala smrznuta. Ova voda je, dakle, bila vezana u rastućem ledu i nije se vratila u more kao oticanje. Kako su ledeni pokrivači rasli, sve više i više svjetske vode bilo je vezano u njima. Rezultat je bio pad nivoa svjetskog okeana za nekih 80 do 120m. Zato što su svi okeani povezani, ovaj pad nivoa mora je svuda bio isti. Takve globalne promjene nivoa okeana nazivaju se eustatičkim promjenama nivoa mora.

Eustatičke promjene nivoa mora tokom glacijalnih perioda izazvale su neke veoma važne promjene u geografiji Zemlje. Pad nivoa mora doveo je do nestanka Beringovog moreuza između Aljaske i Sibira i stvorio veliki kopneni most u Beringiji koji je direktno povezivao Aziju i Sjevernu Ameriku. Velika ostrva kao što su Sumatra, Java i Borneo u jugoistočnoj Aziji postala su povezana sa azijskim kopnom. Ostrva kao što su Nova Gvineja i Tasmanija su se povezala sa Australijom. Mnoga druga ostrva, poluostrva i prevlake su se znatno povećala.

Pored pada nivoa mora, glacijacija je izazvala i druge značajne hidrološke promjene. U regionu velikog basena Sjedinjenih Država, glacijalna klima je bila vlažnija i hladnija od današnje klime. Povećane padavine i smanjeno isparavanje doveli su do razvoja jezerskih sistema u sadašnjem izuzetno sušnom pustinjском okruženju. Takva vodna tijela, koja se pojavljuju sa velikim varijacijama klime, nazivaju se pluvijalna jezera. Sadašnja velika so Jute je mali ostatak mnogo većeg pluvijalnog jezera zvanog jezero Bonneville. Jedno pluvijalno jezero čak je zauzimalo djelove doline smrti. Reliktne obale i sedimentne naslage iz ovih jezera nalaze se širom regiona velikog basena Sjedinjenih Država.

Izmijenjena klima i geografija glacijalnih perioda izazvala je duboke promjene u geografskoj distribuciji svjetskih bioma. Studije fosilnog polena, takođe poznate kao palinologija, naširoko su korišćene za rekonstrukciju prošle kvartarne vegetacije.



Tokom glacijalnog maksimuma, veći deo površine koju danas zauzimaju arktička i alpska tundra bio je prekriven glacijalnim ledom. Zauzvrat, vegetacija tundre i stepa zamenila je borealni šumski biom u Sibiru i Aljasci, kao i borealne i listopadne šume Evrope. Zamislite grad Pariz, Francuska, okružen ne šumama i plodnim poljima, već tundrom i hladnom stepom. U Severnoj Americi, borealne šume zamenile su travnjake na većem delu Velikih ravnic. Na zapadu Severne Amerike, umerena prašuma se pomjerila ka jugu. Drveće poput crvenog drveta (*Sequoia sempervirens*) raslo je blizu Los Anđelesa, dok su drveća u severnijim umerenim kišnim šumama, kao što je sitka smrča (*Picea stichensis*) rasla južno od San Franciska. Tropi su bili mnogo sušniji nego danas, a vegetacija prašume je često bila ograničena na područja duž reka i drugih povoljnih lokaliteta. Tropska i subtropska savana i pustinja su se proširile. Na Floridi su, na primer, dominirale peščane dine i suva vegetacija šikara. Planinska vegetacija u zonama u tropima i višim geografskim širinama bila je depresivna hiljadu metara ili više. U Andima, vegetacijske zone su možda pale na nadmorskoj visini za blizu 2000 m. Andski drvored (šumska zona) se pojavio na oko 2000 m nadmorske visine tokom poslednjeg glacijalnog maksimuma. Danas se drvored nalazi na 4000 m nadmorske visine. Srednji zapisi Packrata pokazuju da su jugozapadne Sjedinjene Države i susjedni Meksiko bili mnogo hladniji i vlažniji nego što je bilo tokom poslednjeg glacijalnog maksimuma (LGM). Packrat middens pružaju dokaze da je četinarsko drveće raslo na velikim područjima modernih pustinja Velikog basena, Mohave, Sonoran i Čivava.

Neki biomi, kao što je borealna šuma Evroazije, praktično su nestali. Evroazijska borealna stabla su rasla kao male populacije u lokalnim područjima povoljnog staništa. Šume mediteranskog bioma u Evropi takođe su postale ograničene na male fragmente na zaštićenim lokacijama. Biom listopadne šume Evrope je na sličan način sveden na male fragmente. U ostalim vegetacionim formacijama došlo je do značajnih promena u relativnoj dominaciji biljnih vrsta. U istočnoj listopadnoj šumi Severne Amerike mnoge vrste drveća koje su danas uobičajene postale su izuzetno rijetke. Fragmentacija i preuređenje glavnih bioma sugerise da neki od širokih regionalnih klimatskih režima koji su postojali tokom glacijalnog maksimuma nemaju pandan u savremenim klimatskim uslovima sveta. Glacijalna klima u mnogim delovima svijeta sastojala se od kombinacija sezonskih temperatura i padavina koje danas ne postoje. Pored toga, dokazi iz ledenih jezgara Grenlanda i Antarktika govore nam da su nivoi CO<sub>2</sub> (ugljen-dioksida) u atmosferi tokom poslednjeg glacijalnog maksimuma bili samo 180 do 200 delova na milion. Ovo je nekih 100 delova na milion manje od prosečnih holocenskih koncentracija od 290 delova na milion. Smanjenje CO<sub>2</sub> u atmosferi može dovesti do smanjene stope fotosinteze. Pod malim količinama atmosferskog CO<sub>2</sub>, mnoge biljke proizvode veći broj stomata. Povećani stomati su možda omogućili biljkama da slobodnije razmenjuju gasove sa atmosferom. Međutim, povećanje stomata (stomata je mnozina od stoma), takođe povećava stopu transpiracije i povećava osetljivost biljke na stres vode. Shodno tome, neke biljne vrste su bile osetljivije na vodeni stres i sušu tokom poslednjeg glacijalnog maksimuma nego danas. Krajnji rezultat ovih razlika između glacijalne i neglacijalne klime i atmosferskog CO<sub>2</sub> je da su biomi postojali tokom glacijacija koji danas nisu prisutni, a neki savremeni biomi su bili odsutni.

Tokom poslednjeg glacijalnog maksimuma nisu se samo vegetacijske zajednice često umnogome razlikovale od savremenih. Paleontolozi su pronašli dokaze da su grupe životinja koje danas ne

žive zajedno zapravo formirale zajednice tokom glacijalnog maksimuma. Na primer, vrste ogrličastih leminga, rovki i zemljanih veverica koje danas naseljavaju veoma različite delove severnoameričkog kontinenta živjele su zajedno u Pensilvaniji tokom poslednjeg glacijalnog maksimuma.

Identifikovanje uzroka ledenih doba dugo je bila tema velikog interesovanja i debate među naučnicima. Pitanje šta je izazvalo kvartarno ledeno doba može se podijeliti na dva glavna pitanja. Prvo, nema dokaza o ekstenzivnoj glacijaciji ili naizmeničnim glacijalnim i neglacijalnim uslovima tokom ostatka kenozojske ere. Dakle, zašto je velika glacijacija počela u kvartaru? Drugo, šta je izazvalo prelazak kvartarne klime sa glacijalnih na neglacijalne uslove? Hajde da istražimo svako od ovih pitanja redom.

Neki od najvažnijih dokaza za prvi početak široko rasprostranjene glacijacije potiču iz jezgara morskih sedimenata. Neka srednjeokeanska jezgra sa visokih geografskih širina imaju male kamenčiće u sebi počevši od pre između 2 i 3 miliona godina. Ovi obluci se nazivaju kamenjem i mogli su da se prenesu do srednjeg okeana samo ledenim bregovima koji se odele sa glečera. Geološki, paleontološki i geofizički dokazi sugerišu da su područja kao što su Grenland i Antarktik bila pokrivena ledom tokom kvartara. Nasuprot tome, za veći deo Tercijarnih oblasti su bile oslobođene leda. Fosilni nalazi pokazuju da su pre 40 do 50 miliona godina područja kao što su Grenland i kanadska arktička ostrva podržavala močvare i listopadne šume. Na primer, panjevi, iglice i seme tercijarnog drveta *Metasequoia occidentalis*, rođaka sekvoje, mogu se naći na ostrvu Axel Heiberg u arktičkoj Kanadi. Ostala fosilna stabla pronađena u tercijarnim naslagama na visokom Arktiku obuhvataju devičko drvo (*Ginko*) i čempres (*Gliptostrobus*). U isto vrijeme, tropske prašume i suve suptropske šume pokrivale su veći deo Severne Amerike, južne Evrope i Sibira. Do prije 25 miliona godina, hladnije umjerene listopadne i borealne četinarske šume proširile su se širom Sjeverne Amerike, Evrope i Sibira. Prije 3 miliona godina tundra se razvijala na Arktiku.

Jasno je da je Zemlja postala hladnija tokom kasnog tercijara i kvartara. Ovo hlađenje Zemlje tokom kasnog kenozoika i početak glacijacije imalo je svoje krajnje korijene u tektonici ploča. Kako je tercijar napredovao, velike kopnene mase, kao što su sjeverna Amerika, Evropa i Azija, postale su koncentrisane oko sjevernog polarnog regiona. U isto vrijeme Antarktik se pomjerio na svoj položaj na Južnom polu. Pozicioniranje zemljišta u polarnim regionima proizvelo je kontinentalne uslove sa hladnim zimama. Zemljište takođe predstavlja osnovu za akumulaciju leda. Pored toga, kopnene mase inhibiraju prenos toplote na sjever preko okeana. Atmosferski prenos toplote ka sjevernim polarnim regionima je takođe bio ometan razvojem Himalaja i Tibetanske visoravni tokom poslednjih 10 miliona godina. Antarktik je ostao vezan, ili veoma blizu Južne Amerike, između 60 i 10 miliona godina, i tople okeanske struje koje se kreću duž istočne obale Južne Amerike donijele su toplotu južnom polarnom regionu. Prije između 10 i 3 miliona godina, udaljenost se povećala do te mjere da se između dva kontinenta razvio snažan tok okeanskih struja ka istoku. Toplije struje sa juga više nisu mogle da dođu do Antarktika i tako je počela da se formira njegova ledena kapa. Konačno razvoj Panamske prevlake prije oko 3 miliona godina dodatno je poremetio okeansku cirkulaciju. Kada se na visokim geografskim

širinama formiraju velike površine leda, one proizvode pozitivnu povratnu informaciju koja podstiče dalje hlađenje jer njihove bijele površine održavaju značajnu količinu sunčeve svjetlosti.

Tektonski pokreti ploča i pridružene orogeneze u kasnom kenozoiku pomažu da se objasni zašto se zemlja ohladila, a ledene kape razvile u oblastima kao što su Zelena zemlja, kanadski Arktik i Antarktik. Tektonika ploča, međutim, ne može da se objasni zašto je kvartar iskusio promjene između hladnih uslova, poput kasnog glacijalnog maksimuma, i toplih uslova kao što je danas. Brzina pomijeranja ploča i formiranja orogenih planina jednostavno je suviše spora da bi se objasnile ove velike varijacije u kvartarnoj klimi. Da bismo razumjeli šta je moglo da izazove promjene između glacijalnih i neglacijalnih uslova, prvo moramo da odredimo učestalost i vrijeme takvih klimatskih promjena tokom kvartara.

Teško je koristiti kopnene geološke naslage da bi se utvrdilo koliko puta su se velike glacijacije dogodile u kvartaru. Kako glacijalni led napreduje na početku glacijacije, on erodira naslage koje je ostavio prethodni napredak leda. Kako se glacijalni led povlači, otopljena voda takođe erodira oranice ili ih prekriva naslagama jezera i potoka. Kao rezultat toga, napredovanje i naknadno povlačenje glečera uništava i pokriva dokaze o prethodnim glacijacijama. Sa pojavom radiometrijskih tehnika datiranja i sofisticiranje stratigrafske analize, postalo je jasno da je klasično četvorostruki model glacijacije zasnovan na suviše pojednostavljenoj klasifikaciji glacijalnih naslaga. Međutim, bez obzira koliko sofisticirana analiza, kopneni zapis kvartarne glacijacije je problematičan, posebno za starije glacijalne epizode. Iznenadujuće, najbolji dokaz o tome koliko su se kvartarne glacijacije često dešavale i koliko su te glacijacije bile opsežne, dolaze iz okeana. Za razliku od naslaga na kopnu, naslage u dubokim okeanskim basenima nisu sklone eroziji. Sedimenti taloženi u dubokom okeanu polako se akumuliraju, ali ostaju neometani. Jezgra iz dubokog okeana mogu obezbijediti neprekidne zapise o sedimentima koji se protežu milionima godina unazad.

Nekoliko vrsta dokaza pronađenih u dubokim okeanskim jezgrama može se koristiti za rekonstrukciju prošlih varijacija u temperaturi okeana, pa čak i relativne količine vode u svijetu koja je vezana u ledenim pokrivačima. Jezgra sedimenata se često datiraju korišćenjem radiokarbonske analize i paleomagnetnog datiranja. Jezgra sedimenata iz dubokih okeana uglavnom sadrže veliki broj školjki od sićušnih planktonskih protozoa zvanih foraminifera. Ovi organizmi žive u gornjem vodenom stubu svjetskih okeana i proizvode karakteristične školjke kalcijum karbonata. Mnoge vrste foraminifera i drugih planktona su osjetljive na temperaturu vode, a analiza njihovih fosilnih školjki može se koristiti za rekonstrukciju prošlih temperatura. Na primjer, sedimenti glacijalnog doba iz sjevernog Atlanskog okeana sadrže veliki broj školjki arktičko-subarktičke vrste *Neoglobobulimina papyrifera*. Takođe je utvrđeno da tropske vrste *Pulleniatina obliquiloculata* i *Sphaeroidinella dehiscens* nisu prisutne u ekvatorijalnim vodama Atlantika i Kariba tokom posljednjeg glacijalnog maksimuma. Predpostavlja se da se prisustvo sjevernih foraminifera i odsustvo ekvatorijalnih vrsta ukazuju na pad temperature površine mora od čak 7 do 8°C u poređenju sa savremenim uslovima. Silicijumske ljuške planktonskog zooplaktona, kao što je radiolarija, i fitoplanktonskih jednoćelijskih algi, kao što su dijatomeje, takođe se nalaze u dubokomorskim sedimentima i takođe su korištene za zaključivanje prethodnih temperatura površine mora. Generalno, takvi biološki dokazi upućuju na hlađenje u svjetskim okeanima tokom posljednjeg glacijalnog maksimuma, sa padom temperature u rasponu

od 0,5 do 9,0°C. Rekonstrukcija dugoročnih promjena u temperaturama površine mora iz skupova planktona ukazuje da je bilo najmanje šest epizoda hlađenja morske površine slično posljednjem glacijskom maksimumu posljednjih 500.000 godina.

Geochemijska analiza, posebno ljuske kalcijum karbonata foraminifera, pokazala se kao posebno moćno sredstvo za rekonstrukciju vremena i relativnog obima kvartarnih glacijacija. Kada vodeni organizmi formiraju ljuske kalcijum karbonata, oni dobijaju kiseonik iz vode u kojoj žive da bi proizveli svoje školjke. Atom kiseonika u molekulu vode može biti bilo koji od dva izotopa  $^{18}\text{O}$  ili  $^{16}\text{O}$ , iako je  $^{18}\text{O}$  mnogo manje zastupljen u okeanima od  $^{16}\text{O}$ . Kako se ledeni pokrivači stvaraju tokom glacijacije, oni rastu dodavanjem snijega. Većina vode u atmosferi koja formira sniježne kristale dolazi od isparavanja na površini okeana. Tokom, ovog procesa, laki izotop  $^{16}\text{O}$ , isparava brže od teškog izotopa,  $^{18}\text{O}$ . Voda koja je vezana u rastućim ledenim pokrivačima ne teče nazad u okean da bi nadoknadila  $^{16}\text{O}$  koji je prvenstveno isparen. Tokom hiljada godina, relativna količina od  $^{18}\text{O}$  do  $^{16}\text{O}$  u okeanima raste kako glečeri rastu. Kada se glacijacija završi i otopljeni voda uđe u okeane,  $^{16}\text{O}$  se obnavlja i relativna količina od  $^{18}\text{O}$  opada. Kao gruba aproksimacija, zapremina globalnog glacialnog leda se ogleda u količini od  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$  u morskoj vodi. Rekord izotopa kiseonika u posljednja 3 miliona godina sugerije da je došlo do opšteg povećanja ledenog pokrivača sa oko 3 miliona na prije 2,5 miliona godina. Ovo se poklapa sa prvom pojavom kamenja u dubokom moru. Rekord je obilježen brojnim promjenama u relativnom obilju od  $^{18}\text{O}$ , što ukazuje na čak 50 napredovanja i povlačenja glacialnog leda u posljednjih 2,5 miliona godina. Međutim, veoma dugi periodi glacijacije velikih razmjera, kao što je posljednji glacialni maksimum, desili su se tek posljednjih 800.000 godina. Analiza veće rezolucije dubokomorskih jezgara ukazuje da se u proteklih 800.000 godina dogodilo oko 20 velikih glacijacija. Pored toga, izotopski zapisi iz okeana ukazuju da su veoma topli periodi slični epohi holocena relativno rijetki u kasnom kvartaru. Prethodne generacije geologa i biogeografa vjerovala su da su ledena doba kratkoročne anomalije globalne klime i da su topli uslovi, kakve sada doživljavamo norma. Sada znamo da je topla klima rezultirajuća distribucija života koja karakteriše naš današnji svijet, umjesto toga, izuzetak.

Iz podataka o moru je jasno da su se mnoge epizode klimatskog hlađenja i zagrijavanja dogodile tokom kvartara. Sa dokumentovanim brojem i vremenom glacialnih i neglacialnih intervala, moguće je tražiti uzroke kvartarnih klimatskih pomijeranja. Iako postoji nekoliko teorija koje se odnose na ovaj fenomen, najšire prihvaćena hipoteza je Milankovićeva orbitalna teorija glacijacije koju je dvadesetih godina prošlog vijeka detaljno razradio srpski meteorolog Milutin Milanković. On je tvrdio da se tri prirodne i periodične varijacije javljaju u orbitalnoj geometriji Zemlje i izazivaju promjene u sezonskoj i geografskoj distribuciji dolaznog sunčevog zračenja. Ove promjene u insolaciji izazivaju periodične glacijacije. Koncept da su promjene u orbitalnoj geometriji Zemlje izazvale ledena doba zapravo je prilično star i datira iz rada škotskog prirodnjaka Džejmsa Karola iz 1860-ih i 1870-ih. Prema Milankovićevoj teoriji, periodične glacijacije se javljaju iz tri glavna razloga. Prvo, orbita Zemlje oko Sunca nije kružna već ekscentrična, a stepen ekscentriteta se povećava i smanjuje tokom 95.800 godišnjeg ciklusa. Doba godine kada je Zemlja najbliža suncu naziva se perihel, vrijeme kada je ona najdalje je afel. Danas doživljavamo srednji stepen ekscentričnosti, a perihel se javlja u januaru. Ovo čini zimu na sjevernoj hemisferi nešto blažom nego što bi bila da je orbita kružna, drugo, nagib Zemljine ose varira od  $21,8^\circ$  do  $24,4^\circ$  u ciklusu od 41.000 godina. Ako je nagib povećan, razlika između

zimске i ljetnje insolacije se povećava. Ovo čini ljeta toplijim, a zime hladnijim. Danas je nagib  $23,5^\circ$ . Treće, sezonsko vrijeme perihela i afela (koji se takođe naziva precesija ekvinocija) varira u ciklusu od 21.700 godina. Danas se perihel javlja u januaru, prije 11.000 godina to se dogodilo u junu.

Milanković je predložio da se glacijacija dešava kada orbitalna geometrija Zemlje uzrokuje visoke geografske širine sjeverne hemisfere dobiju male količine insolacije. Uslovi na sjevernoj hemisferi su ključni jer ovaj region nudi najveću površinu za formiranje novih ledenih pokrivača. Rast ledenog pokrivača na sjevernoj hemisferi utiče na globalno hlađenje reflektujući velike količine sunčeve svjetlosti nazad u svemir ometajući cirkulaciju okeana. Promjene u insolaciji južne hemisfere ne izgledaju veoma važne. Ljetnja insolacija je važna jer grijanje tokom ljeta dovodi do topljenja leda i snijega. Zime u visokim geografskim širinama sjeverne hemisfere su uvijek dovoljno hladne da nastane snijeg. Ako su ljeta dovoljno hladna, zimski snijeg se ne topi i formiraju se ledeni pokrivači. Minimalni unos zračenja na sjevernu hemisferu javlja se kada je ekscentricitet zemljine orbite visok, nagib ose je nizak ( $21,8^\circ$ ), a afel se javlja tokom ljeta. Poređenje zapremine glacialnog leda, globalnog nivoa mora i promjena u insolaciji sjeverne hemisfere od posljednjeg glacialnog maksimuma pokazuje dobru vezu između minimalne ljetnje insolacije prije 18.000 do 20.000 godina i maksimalne zapremine leda. Naknadno raspadanje ledenih pokrivača i rezultirajuća infuzija otopljene vode u svjetskim okeanima odgovara povećanju ljetnje insolacije na sjevernoj hemisferi tokom kasnog pleistocena i ranog holocena. Vrijeme ranijih pleistocenskih glacijacija veoma dobro korelira sa prošlim varijacijama u insolaciji. Detaljna analiza sedimentaloloških zapisa o ranijim glacijacijama, kao što je perm, takođe sugeriraju da su Milankovićeve ciklusi proizveli varijacije u glacijaciji tokom tog vremena.

Milankovićeva teorija baca svjetlo na velike klimatske promjene tokom holocena. Postoji mnogo dokaza iz brojnih regiona da su ljetnje temperature bile nekoliko stepeni toplije od onih koje su prisutne tokom ranog i srednjeg holocena. Vrijeme ovog toplog perioda, poznatog kao antitermalni ili klimatski optimum, varira u regionu, ali se kreće od prije oko 8000 do 4000 godina. Na primjer, dobro očuvani panjevi pronađeni su širom arktičke tundre sjeverne Evroazije i pokazuju da su borealne šume rasle sve do sadašnje arktičke obale između 8000 i 4000 godina. Vrijeme ovog maksimalnog holocenskog zagrijavanja zaostaje za vremenom maksimalne ljetnje insolacije, koja se dogodila između 12.000 i 9.000 godina. Vjerovatno je da je prisustvo velikih površina raspadajućeg leda u sjevernoj i Americi i relativno sporo zagrijavanje okeana održalo ljetnje temperature hladnim do sredine holocena. Prije 7000 do 6000 godina, led se otopio, a površina mora zagrijala. Zahlađenje koje je iskuseno u posljednjih 4000 godina vjerovatno je rezultat smanjenja ljetnje insolacije izazvane promjenom orbitalne geometrije Zemlje. Ovo hlađenje je u potpunosti u skladu sa teorijom Milankovića.

## **GLACIJALNA I BIOGEOGRAFSKA DINAMIKA PLEISTOCENA**

U geološkom pogledu, mi živimo u kvartarnom periodu koji obuhvata dvije epohe: Pleistocen i današnju interglacijaciju, odnosno Holocen. Kvartar je bio period dramatičnih biogeografskih

preokreta dok je Zemlja prolazila kroz ponavljajuće cikluse glacijacije. Raniji glacijalni događaji u Zemljinoj historiji bili su povezani sa pozicioniranjem krupnih kopnenih masa preko ili blizu polova, i u to vrijeme u toku Fanerozoika skoro cijela planeta je mogla biti prekrivena ledom i snijegom. Tokom većeg dijela Mezozoika i u ranom Kenozoiku, globalna klima je bila relativno topla i ujednačena, sa malim varijacijama između sezona ili geografskih širina. Međutim, u toku Pilocena klimatske oscilacije su porasle i dugotrajni temperaturni trend je opao naniže, što je dovelo do glacijalnih-interglacijalnih ciklusa velikih amplituda znatno hladnijeg Pleistocena.

Dok su se mnoge biljne i životinjske loze koje su postojale na kraju Neogena razvile i raširile tokom perioda poznatog kao Eocenski optimum, klimatski preokreti u Pleistocenu izazvali su velike promjene u geografiji života širom planete.

### **ZAPIS I POKRETAČI PLEISTOCENSKE GLACIJACIJE**

Porijeklo pleistocenske biogeografije može se pratiti od rođenja švajcarca Louis-a Agassiz-a. Proučavajući glečere na Alpima 1836. godine, Agassiz je bio zapanjen ne samo ogromnom masom glečera već i njihovom dinamikom, ponekad skoro neprimjetna, ponekad kataklizmička. Iz ovoga, on je zaključio da su glečeri, tokom dugih vremenskih perioda, visoko dinamični-konstantno rastu na većim nadmorskim visinama i klizeci niz padine erodiraju tla i snažno utiču na vegetaciju nižih nadmorskih visina. Kombinujući ova i slična zapažanja, Agassiz je razvio prvu sveobuhvatnu teoriju glacijacije koja je uključivala originalni uvid, poput Alpskih glečera, i glečeri koji formiraju zemaljske ledene polarne kape su visoko dinamični. On je zaključio da u toku ranijeg perioda, koji je nazvao Ledeno doba, glečeri su se proširili daleko u subarktičke i umjerene geografske širine Sjeverne hemisfere, snažno utičući na distribuciju biljnih i životinjskih zajednica. Generacije paleontologa i klimatologa su potvrdile Agassizove pronicljive zaključke i činjenicu da je temeljno razumijevanje klimatskih promjena u Pleistocenu centralno za razumijevanje biogeografskih dinamika njegovih biota.

Baš kao što su slojevi stijena i fosila pružili William-u Smith-u i narednim generacijama geologa bogate podatke o geologiji i evolucionoj historiji planete Zemlje, slojevi sedimenta okeanskog dna i Arktičkog i Antarktičkog leda sadrže neprocjenjive hronike o klimatskim promjenama tokom Kvartera. Ovo je bio period velikih fluktuacija globalnih temperatura, precipitacija, atmosferskih i okeanskih struja, nivoa mora i zaista svih uslova kopnene i morske sredine. Ove dramatične promjene su zabilježene u različitim oblicima podataka koji se mogu izvući iz dubokih jezgara izbušenih kroz sedimente i polarne ledene pokrivače. Među najvažnijim podacima su čestice prašine (ukazuju na relativnu aridnost regionalne i globalne klime), sićušni organizmi (planktonske foraminifere, ukazuju na hemijski sastav okeana) i vazdušni mjehurići (koji obezbjeđuju uzorke atmosferskih gasova i izotopskog sastava vode).

Izotopski sastav ovih uzoraka vode, a posebno atmosfere može poslužiti kao neprocjenjivi pokazatelj klime u prošlosti. Podsjetimo se da se kiseonik i vodonik javljaju u alternativnim oblicima kao stabilni izotopi - molekuli imaju karakterističan broj protona za taj element

(kiseonik 8, a vodonik 1), ali variraju u broju neutrona, samim tim i njihove atomske težine. Najčešći stabilni izotopi kiseonika su  $^{16}\text{O}$  (99,75%) i  $^{18}\text{O}$  (0,20%), sa 8 i 10 neutrona, redom. Najčešći izotopi vodonika su  $^1\text{H}$  (99,8%) i  $^2\text{H}$  (0,01%), sa 0 i 1 neutronom, redom. Zato što lakši izotopi brže isparavaju, povećana evaporacija tokom perioda zagrijavanja dovodi do povećanog odnosa teških i lakih izotopa ( $^{18}\text{O} : ^{16}\text{O}$ ,  $^2\text{H} : ^1\text{H}$ ) u morskoj vodi i do smanjenih odnosa ovih izotopa u atmosferskoj pari i u kiši i snijegu. Ovaj efekat se intenzivira prema polovima kako voda neprestano kruži kroz hidrološki ciklus. Ovi izotopski potpisi postaju fiksirani u ljušturama morskih organizama koji su uginuli i pali na dno gdje su se pridružili bentosnom sedimentu. 'Potpisi' su takođe uhvaćeni i u ledu dok se akumuliraju u slojevima unutar polarnih ledenih kapa.

Ovi izotopski oblici su upotpunjeni drugim klimatskim indikatorima, uključujući akumulaciju različitih tipova prašine i sedimenata na kopnu i ispod mora, geomorfološke i druge efekte na glečere i dubinu i širinu pozicija koralnih korita, kao i mnoge druge biološke pokazatelje promjena u okeanskim strujama, temperaturi i nivoima mora u prošlosti. Informacije izvedene iz ovih klimatskih pokazatelja omogućile su rekonstrukciju Zemljine klimatske istorije kroz Fanerozoik, koji predstavlja period jasnog života. Takve rekonstrukcije otkrivaju ogromne promjene temperature i svih ostalih karakteristika drevne klime koja je morala strogo uticati na raznovrsnost i distribuciju života širom planete.

Objašnjenja za klimatsku istoriju Zemlje u ovom širokom vremenskom periodu su složena, ali glavni pokretači klimatskih promjena svode se na one faktore koji utiču na vremenske i prostorne varijacije insolacije i naknadnu preraspodjelu te toplote unutar i preko atmosfere i okeana. Prema tome, faktori koji utiču na klimatske uslove u prostoru i vremenu uključuju sledeće:

1. Variranje u radijaciji koju emituje sunce
2. Variranje u apsorpcionoj i reflektivnoj prirodi atmosfere, na koju je ponekad u prošlosti snažno uticala vulkanska aktivnost, a ponekad i asteroidi
3. Razlike u apsorpcionoj i reflektivnoj prirodi Zemljine površine (zemlja, vegetacija, voda, snijeg i led)
4. Proces tektonskih ploča, koji su duboko izmijenili atmosferske i okeanske cirkulacijske sisteme, kao i položaje kopnenih površina, uzrokujući njihovo skretanje bliže Ekvatoru (gdje je sunčevo zračenje najintenzivnije) ili ka polovima (gdje se led može akumulirati i zadržati)
5. Variranje u geometriji Zemljine orbite, koje je uticalo na Zemljin toplotni budžet mijenjajući blizinu planete Suncu i intenzitet sunčevog zračenja koje primaju različiti regioni u različitim godišnjim dobima
6. Povratne interakcije među navedenim faktorima i procesima, koje su bile odgovorne za nevjerojatno brze promjene globalne temperature u različitim vremenskim okvirima.

Važni globalni klimatsko povratni procesi uključuju akumulaciju snijega i leda u toku početnih stadijuma zahlađenja, što je zauzvrat povećalo albedo ili refleksivnost Zemljine površine, dodatno smanjujući insolaciju i ubrzavajući globalno zahlađenje i prelaz ka periodu glacijacije. Početni stadijumi globalnog zagrijavanja, za razliku od toga, obilježeni su porastom vegetacije, primarne produkcije i respiracije što dovodi do povećane koncentracije atmosferskog  $\text{CO}_2$ , koji zarobljava višak toplote i tako ubrzava proces zagrijavanja (efekat staklene bašte).

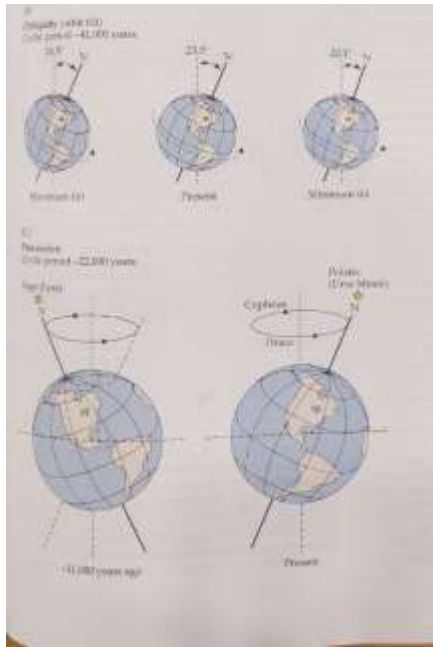
Čini se da se relativna važnost ovih sila i procesa povratne sprege u uticaju na velike promjene u zemljinoj klimi značajno razlikovala u čitavom Fanerozoiku. Tektonika ploča je bez sumnje snažno uticala na široke obrasce klimatskih varijacija, sa pomjeranjem kontinenata prema Ekvatoru ili dalje od njega, kao i na različitu dostupnost zemljišta na ili blizu polova, utičući na ukupni toplotni budžet Zemlje i menjajući geografske i sezonske varijacije temperature i drugih klimatskih uslova. Pomjeranje kontinenata takođe može uticati na regionalnu i globalnu klimu mijenjajući okeanske struje koje distribuiraju toplotu širom planete. Takozvani prelaz staklenika u ledenu kuću, koji je obilježen dramatičnim padom globalnih temperatura i pokretanjem trajnog ledenog pokrivača na Antarktiku, izgleda da se bar djelimično može pripisati izolaciji Antarktika od drugih ostataka Gondvane procesima tektonskih ploča. Rezultirajuće uspostavljanje Antarktičke cirkumpolarne struje smanjilo je geografsko miješanje južnih okeana, što je rezultiralo daljim hlađenjem, što je zauzvrat naglašeno procesima povratnih informacija (povećan albedo, smanjena biljna produkcija...).

Neke od oslabljenih, ali podjednako dramatičnih promjena u paleotemperaturama i drevnim klimama mogu se pripisati oslobađanju finih čestica i gasova u atmosferu, bilo od sudara asteroida sa Zemljom ili od porasta vulkanske aktivnosti na regionalnom i globalnom nivou. Podsjetimo se da je krajnje izumiranje dinosaurusu tokom krede možda bilo uzrokovano udarom asteroida koji je zamračio nebo i doveo do globalne zime koja je trajala decenijama. Međutim, jedan od vjerovatnih faktora koji doprinosi porastu globalnih temperatura je paleocenski - eocenski termalni maksimum koji je doveo do povećanja vulkanske aktivnosti u blizini Grenlanda i drugih regiona Sjeverne hemisfere. Pored izbacivanja veće količine CO<sub>2</sub> u atmosferu, vulkanska aktivnost i njeno početno zagrijavanje voda u sjevernim okeanima možda su oslobodili metan koji je prethodno bio zarobljen u sedimentima plitkih voda, ponovo povećavajući ukupnu zapreminu gasova staklene bašte i ubrzavajući globalno zagrijavanje. Vulkanska aktivnost i ova povratna sprega staklene bašte izazvana CO<sub>2</sub> i metanom su takođe mogle doprinjeti kasnijem i dužem termičkom maksimumu srednjeg Eocena.

Kao što je već naglašeno, konfiguracije kopnenih masa i okeanskih basena snažno utiču na cirkulaciju toplotne energije kroz atmosferu i hidrosferu. Do početka Kvartara, pokreti tektonskih ploča pozicionirali su Antarktiku preko Južnog pola, dok je otprilike 65% kopnene površine planete ležalo sjeverno od Ekvatora, stvarajući snažnu asimetriju toplotnih budžeta između Sjeverne i Južne hemisfere (zato što kopno apsorbuje više sunčeve radijacije od vodene površine). Ove okolnosti su postavile pozornicu za povećanu nestabilnost globalne klime, tako da su relativno male promjene u toplotnom budžetu Zemlje mogle da izazovu duboke promjene u regionalnoj i u globalnoj klimi.

Međutim, trajanje Kvartara je bilo previše ograničeno da bi omogućilo pomjeranje kontinenata do stepena dovoljnog da stvori dramatične klimatske cikluse u posljednjih 2,6 miliona godina. Glavni pokretači glacijalno-interglacijalnih ciklusa su umjesto toga bili astronomski – to jest, oni su rezultat cikličnih promjena u Zemljinoj orbiti oko Sunca koje su zauzvrat bile vođene promjenama položaja planeta i njihovog magnetnog privlačenja na zemlji. Ova hipoteza potiče od naučnika iz sredine 19. vijeka, uključujući francuskog matematičara Joseph Alphonse Adhemar-a i samoobrazovanog škotskog naučnika James Croll-a. Ove ideje je dalje razvio





tokom ranog 20. vijeka srpski matematičar i geofizičar Milutin Mikanković, ciklične promjene u karakteristikama Zemljine orbite oko Sunca su u njegovu čast nazvane Milankovićeви ciklusi.

Glavne karakteristike Zemljine orbite koje utiču na njen ukupni toplotni budžet, vremenske varijacije i geografsku distribuciju te toplote su: ekscentričnost, nagib i precesija ravnodnevnica. Precesija uključuje orijentaciju Zemljine ose u Sunčevom sistemu, što utiče na to da li se periodi najdirektnije sunčeve radijacije - vrijeme oko ljetnje kratkodnevnice - javljaju kada je Zemlja u perihelu, afelu ili nekom srednjem položaju u svojoj orbiti oko Sunca. Ovi Milankovićeви krugovi ekscentričnosti, nagiba i precesije variraju u nejednakim periodima od približno 96 000, 41 000 i 22 000 godina.

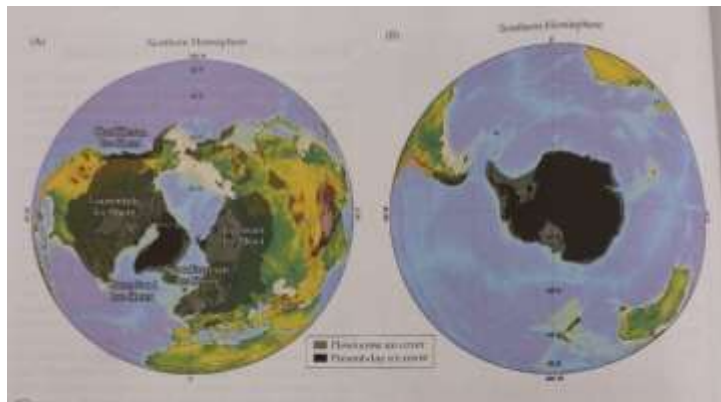
#### *Sl. Milankovićeви krugovi*

Paleoekološka istraživanja su pokazala dobra poklapanja između ovih orbitalnih ciklusa i glacijalno-interglacijalnih ciklusa, sa 41 000-godišnjim nagibnim ciklusom koji je bio dominantan u ranom Pleistocenu, i dužim ciklusom ekscentričnosti koji dobija veći značaj tokom poslednjih milion godina. Čini se da je pad u ledeno doba vođen ovim cikličnim varijacijama insolacije širom planete, koje kroz različite procese povratne sprege rezultiraju akumulacijom sniježnih padavina na Sjevernoj hemisferi koja nadmašuje stope topljenja snijega tokom ljeta kako se planeta postepeno hladi.

Kako je Milanković pretpostavio, ponavljani, ali relativno kratki događaji globalnog zagrijavanja tokom Pleistocena odgovaraju periodima kada se ljetnji solistidij na Severnoj hemisferi dešavao dok je Zemlja bila najbliža Suncu. Ova orbitalna konfiguracija je takođe doprinijela relativno hladnim zimama. Niske temperature su smanjile isparavanje vlage u atmosferu, smanjujući tako sniježne padavine. Ukupan rezultat na Sjevernoj hemisferi bio je da je topljenje snijega i leda tokom ljeta daleko prevazilazilo akumulaciju tokom zime, što je izazvalo početak interglacijacije. Međutim, iako astronomske sile mogu da obezbijede 'pejsmejker' ledenih doba, sami efekti ovih orbitalnih pokretača nisu dovoljni da bi se objasnila veličina i brzina velikih klimatskih tokova Pleistocena. Stoga, objašnjenja za dramatične promjene između glacijalnih i interglacijalnih uslova takođe uključuju efekte povratne sprege opisane iznad.

## OBIM PLEISTOCENSKE GLACIJACIJE

Iako je Agassiz prvobitno pretpostavio jedno ledeno doba, sada je jasno da je Zemlja iskusila brojne glacijalno-interglacijalne cikluse tokom Pleistocena. Na nekim mjestima, posebno na većim geografskim širinama Sjeverne hemisfere, glečeri su formirali nevjerovatno masivne ploče leda. Često su bile debljine 2-3 km, a njihova masa je bila tolika da su deformisale donju litosferu za 200-300 m. U svom maksimalnom obimu, ovi ledeni pokrivači pokrivali su otprilike trećinu zemljine površine, sa ukupnom zapreminom leda koja prelazi 50 miliona km<sup>3</sup>. Na vrhuncu najnovijeg glacijalnog perioda - poslednjeg glacijalnog maksimuma, koji se dogodio prije oko 26,5 hiljada godina - ledeni pokrivači na Sjevernoj hemisferi prostirali su se od Arktika ka jugu da bi pokrili veći dio Sjeverne Amerike i centralne Azije do približno 450 sjeverne geografske širine. Tokom ovog i drugih perioda glacijalnih maksimuma, preovlađujući vjetrovi su se pomijerali, ponekad nanoseći vlažne okeanske vazdušne mase duboko u unutrašnjost nekih kontinenata; stoga se glacijalni maksimumi u sada sušnim regionima nazivaju i glacio-pluvijalni periodi. Nasuprot tome, tropski regioni su imali tendenciju da budu suvlji tokom glacijalnih maksimuma. Glacijalni periodi su se smjenjivali sa znatno kraćim interglacijacijama, kada se klima zagrijala a ledeni pokrivači povukli. Kako nam nedavni paleontološki zapisi govore, ovi događaji su imali duboke efekte i na kopnene i na morske biote, uključujući i one udaljene od glečera.



Većina autora se fokusira na epizode glacijacije u Pleistocenu na Sjevernoj hemisferi jer se tamo nalazilo više od 80 procenata glacijalnog leda. Na Južnoj hemisferi, gdje se mnogo manje Zemlje nalazi u umjerenim i subarktičkim regionima, glacijacija je uglavnom bila ograničena na visoke nadmorske visine na većim južnim geografskim širinama, kao što su centralna visoravan Tasmanije i južni

Alpi Novog Zelanda. Andska kordiljera je bila zaleđena, ali je najveća pokrivenost ledom bila u Čileu i Argentini. Kopno Australije nije bilo zaleđeno osim Viktorijanskih Alpa, a Africi je nedostajala glacijacija osim u Atlaskim planinama krajnjeg sjeverozapadnog ugla i u najvišim planinama istočne Afrike.

Tokom trenutne interglacijacije, ledeni pokrivači su skoro nestali osim onih na Grenlandu i Antarktiku, smanjivši se na nešto više od 15 miliona km<sup>2</sup> površine i zapremine od samo 32 miliona km<sup>3</sup>. Posebno primijetiti da je svakom periodu brzog širenja zapremine glečera prethodio brz pad insolacije Sjeverne hemisfere.

Konačno, glacijacija je bila daleko od sinhronog širom planete, ali se odvijala na veoma nenasumičan način širom kontinenata kako se globalna klima hladila kroz srednju do kasne faze cenozojske ere. Glacijacija je počela da se intenzivno razvija na istočnom Antarktiku pred kraj

Eocena, praćena proširenjem glećera duž planinskih vijenaca Aljaske, Grenlanda, Islanda i Patagonije tokom Miocena, a kasnije duž Bolivijskih Anda i planinskih vijenaca Tasmanije u Pilocenu do planinskih lanaca Novog Zelanda, Islanda i Grenlanda tokom kasnog Pilocena do ranog Pleistocena. Međutim, glavne kontinentalne glacijacije izvan polarnih regiona nisu se razvile sve do početka Pleistocena. Ukupno, od početka Pleistocena izgleda da je bilo 5 ili 6 velikih kontinentalnih glacijacija, sa još 16 ili više perioda manje ekstenzivne glacijacije.

## **EFEKTI KLIMATSKIH CIKLUSA NA NEGLACIJALNA PODRUČJA**

Strmi toplotni širinski gradijent od smrznutih polova do toplog ekvatora koji karakteriše današnju globalnu klimu je relativno skorašnji fenomen. Tokom većeg dijela Fanerozojskog eona, ekvatorijalna klima je bila tropska, kao i danas, ali su geografske širine temperature bile mnogo manje izražene, a kopnene klime su uopšte bile ujednačenije. Počevši od Miocena, globalna klima je postepeno počela da se hladi i da postaje sušnija. Proširenje Antarktičkog ledenog pokrivača i intenziviranje okeanske i atmosfere cirkulacije tokom srednjeg Miocena uspostavilo je snažan geografski termalni gradijent koji se intenzivirao tokom interglacijalnih perioda. Ciklus glacijalnih i interglacijalnih perioda uticao je na cijelu planetu, a ne samo na one regione pokrivenne glećerima.

## **TEMPERATURA**

Tokom glacijalnih maksimuma Pleistocena, prosječne temperature vazduha su bile 4-8°C niže nego tokom interglacijalnih perioda, iako sa značajnim varijacijama među regionima. Na primjer, dok su tokom poslednjeg glacijalnog maksimuma temperature na istočnom Antarktiku bile oko 9-100°C niže od prosječnih interglacijalnih temperatura, opadanje temperatura vazduha u oblastima Sjeverne Amerike, Južne Amerike i Afrike bilo je otprilike upola manje. Zimske temperature su se kretale od 5 do 15°C hladnije širom Evrope tokom poslednjeg glacijalnog maksimuma, sa najizraženijim zahlađenjem u zapadnoj Evropi.

Zbog visokog toplotnog kapaciteta vode, temperature površine okeana uglavnom su varirale za samo 2-3°C između glacijalnog i interglacijalnog perioda, iako su neka ograničena područja mora možda doživjela izraženije promjene zbog lokalnih strujanja vode. Atmosferska i okeanska cirkulacija su se dramatično promijenile, a klimatske zone su se značajno pomijerale u geografskoj širini i nadmorskoj visini sa svakim klimatskim talasom. U planinskim predjelima, sniježne linije i drvoredi pomijerali su se i do 1000 m u nadmorskoj visini između glacijalnog i interglacijalnog perioda.

Glacijalni uslovi su preovladavali tokom većeg dijela Pleistocena, sa povremenim interglacijalima koji su činili manje od 10 procenata ove epohe.

Pored podjele Pleistocena na glacijale i interglacijale, kvartarni naučnici takođe prepoznaju kraće periode koji su bili posebno hladni ili topli, nazvani stadioni i interstadioni. Naročito, interstadioni tokom glacijacija su mogli biti uporedivi po temperaturi sa interglacijacijama. Pažljiviji pogled na termalni zapis za Pleistocen i Holocen potvrđuje da klimatske promjene u i van glacijalnih uslova mogu biti izuzetno brze. Od vrhunca najnovije glacijacije, globalne temperature su povećane za približno 40°C, pri čemu se većina tog povećanja dogodila za samo 3000 godina. Opet, desili su se izuzetno brzi događaji hlađenja i zagrijavanja, a najdramatičniji nedavni događaj su bile 'mlađe suše', u kojima je veliki dio Sjeverne hemisfere upao, a zatim izašao iz glacijalnih uslova u roku od samo nekoliko decenija zbog mehanizama pozitivne povratne sprege u globalnoj klimi sistema. U srž ovih geografski opširnih promjena temperature bile su neke još intenzivnije i brze promjene užeg geografskog obima. Analiza vrijednosti izotopa kiseonika iz ledenih jezgara na Grenlandu pokazuje da se temperatura vazduha povećala više od 100°C za samo 3 godine. Nakon toga je usledila postepena epizoda zahlađenja, nakon čega je došlo do još jedne epizode zagrijavanja slične veličine, ovoga puta je trajala oko 60 godina.

## **GEOGRAFSKO POMJERANJE U KLIMATSKIM ZONAMA**

Glacijalno-interglacijalni ciklusi Pleistocena uključivali su promjene ne samo u temperaturama vazduha i površine mora, već i u cijelim klimatskim režimima. Podsjetiti se da klima uključuje ne samo temperaturu, već kombinaciju meteoroloških uslova i pojava uključujući temperaturu, padavine i vjetrove, obrasce varijacije i kovarijacije u ovim uslovima tokom vremena i učestalost, vrijeme i jačinu oluja, suša i drugih klimatskih događaja. Generalno, klimatske zone su se pomjerale prema Ekvatoru tokom glacijalnih perioda i ka polovima tokom interglacijacija. Obrazac pomjeranja je, međutim, bio komplikovan uticajem konfiguracije kopna, velikih vodenih površina i glečera na obrasce atmosferske i okeanske cirkulacije.

Najveći sjeverni ledeni pokrivači bili su toliko masivni da su u velikoj mjeri smanjili protok hladnih polarnih vazdušnih masa ka neglacijalnim regionima. Čak i vazdušne mase koje nisu bile efikasno blokirane glečerima pretrpjele su značajno adijabatsko zagrijavanje dok su se spuštale 2-3 km, stvarajući strme toplotne gradijente na ivici glečera. Stoga, uprkos generalno hladnijim uslovima, glacijalne zime su bile manje oštre, dok su glacijalna ljeta bila hladnija i manje podložna toplotnim talasima koji karakterišu savremenu klimu - posebno u umjerenim regionima. Ovaj obrazac hladnije i ujednačenije klime važio je i za morsku sredinu.

Važan, ali često zanemaren efekat glacijalnih ciklusa je da, dok se većina termalnih zona pomjera, nove kombinacije temperature, preovlađujućih vjetrova, okeanskih struja i padavina stvaraju klimatske i edafske (zemljišne) zone kojima nedostaju savremeni analogi. Glečeri su izazvali dramatične promjene u preovlađujućim vjetrovima i okeanskim strujama, koje snažno utiču na regionalnu klimu. Tokom poslednjeg glacijalnog maksimuma, mlazni tok u Sjevernoj Americi se podijelio i razišao oko glečera, a anticiklonska (u smjeru kazaljke na satu) cirkulacija je uspostavljena preko Laurentidnog ledenog pokrivača. Kao rezultat toga, dok se prosječna

globalna temperatura okeana ohladila za samo 2-3°C, površinske temperature voda u Sjevernom Atlantiku ohladile su se za čak 100°C. Duž jugozapadne ivice ledenog pokrivača, relativno suvi istočni vjetrovi iz unutrašnjosti izazvali su isušivanje jezera na severozapadu Amerike. Dok su hladni i suvi uslovi karakterisali glacijalnu klimu ovog i drugih umjerenih regiona, uključujući Evropu, neki regionu su bili vlažniji tokom glaciopluvijalnih perioda. Na primjer, daleko južno od glečera Sjeverne Amerike, preovlađujući zapadni vjetrovi donjeli su zasićene okeanske vazdušne mase, uzrokujući povišen nivo vode u jezerima na jugozapadu Amerike.

Paleoklimatski podaci takođe otkrivaju snažnu povezanost između glacijalnih događaja i monsunske cirkulacije i padavina. Monsuni su periodi obilnih kiša izazvani diferencijalnim solarnim zagrijavanjem susjednog kopna i mora tokom vrelih ljeta u tropskim i subtropskim geografskim širinama. Zbog svog nižeg toplotnog kapaciteta, zemljište se zagrijava mnogo brže od vode. Uzlazne vazdušne mase iznad kopna stvaraju cikluse konvekcije koji uvlače okeanske vazdušne mase u unutrašnjost, uzrokujući jake ljetnje kiše kada se te vazdušne mase dižu i hlade iznad kopna. Zapisi o polenu i modeli globalne cirkulacije ukazuju da su se najjači monsunski događaji Pleistocena poklopili sa periodima najveće ljetnje sunčeve radijacije na Sjevernoj hemisferi. Obrnuto, monsunu su generalno bili najslabiji tokom glacijalnih maksimuma, što je često rezultiralo aridifikacijom inače vlažnih tropskih regiona. U stvari, smanjenjem evaporativnog unosa u hidrosferu, glacijalne periode je takođe karakterisala opšta ekspanzija pustinja i drugih sušnih ekosistema.

Ukratko, svijet koji vidimo izvan naših prozora ne sadrži tipične uslove u kojima su životinje i biljke živjele i evoluirale tokom poslednjih 2,6 miliona godina. Sadašnji veoma topli period je možda izjednačen samo 10% sa Pleistocenom. Dok su klimatske zone imale tendenciju da se pomjeraju u geografskoj širini i nadmorskoj visini sa glacijalnim ciklusima, specifična priroda ovih zona je značajno varirala, što je često rezultiralo novim kombinacijama temperature, padavina i atmosfere ili okeanske cirkulacije. Ne samo da su klimatske zone izmijenjene i po karakteru i po lokaciji, već su one često bile izmiještane da bi zauzele nove režime zemljišta. Konačno, dok se većina klimatskih zona pomjerala prema Ekvatoru tokom glacijalnih perioda, tropske klime su imale malo mogućnosti za geografske promjene.

## **PROMJENE NIVOVA MORA TOKOM PLEISTOCENA**

Tokom Pleistocena i sve do Holocena, nivoi mora su dramatično fluktuirali od regionalnih do globalnih razmjera. Ove promjene spadaju u dvije kategorije. Eustatičke promjene su globalne fluktuacije u nivou mora koje su rezultat promjena u zapremini vode u okeanima, kao što su one koje su rezultat zatvaranja ili oslobađanja ogromnih količina vode u velikim ledenim pokrivačima. Nasuprot tome, izostatičke promjene nivoa mora se dešavaju kada se djelovi zemljine kore podignu ili potonu u manje plutajuću astenosferu, izazivajući lokalne ili relativne promjene nivoa mora čak i kada eustatički nivoi ostanu nepromijenjeni. Depresija kore ili vraćanje usled formiranja ili topljenja ledenih pokrivača naziva se glacijalna-izostazija. U nekim oblastima većih sjevernih geografskih širina, sama masa glečera visokih 2 do 3 km izazvala je

spuštanje kore za više od 300 m. Promjene u opterećenju kore bile su široko rasprostranjene, ali složene, jer bi, na primjer, eustatička prilagođavanja nivoa mora sama po sebi promijenila opterećenje kore, dok bi izmijenjena opterećenja mogla da utiču na gravitaciono polje, uzrokujući promjenu oblika geoida (površine okeana). Kao rezultat toga, promjene u relativnom nivou mora rekonstruisane za period od poslednjeg glacijalnog maksimuma na različitim obalnim lokacijama širom svijeta pokazuju značajne razlike u brzini, pa čak i u pravcu. Tokom Pleistocena, i eustatičke i izostatičke promjene snažno su uticale na distribuciju i raznovrsnost biota.

Tokom poslednjeg glacijalnog maksimuma, skoro jedna trećina zemljine površine bila je prekrivena debelim glečerima, dok su se u polarnim regionima pojavila velika polja morskog leda. Ova formacija ledenog pokrivača uklonila je veliku količinu vode iz okeana, što je vjerovatno premašilo ekvivalent od 50 miliona km<sup>3</sup> leda - više nego što je sadržano u današnjim ledenim pokrivačima na Antarktiku i Grenlandu zajedno. Rezultujući pad srednjeg nivoa mora procijenjen je između 125 i 134 m ispod sadašnjeg nivoa mora - jednako veliki ili veći nego u bilo kojoj drugoj tački u Pleistocenu.

Trenutni interglacijal nije najtopliji zabilježen od Kwartara, a postoje dokazi da su neki raniji interglacijali karakterisali periode nešto višeg nivoa mora, i do 25 m više, nego sada. Dakle, ukupna amplituda eustatičkih promjena nivoa mora tokom Pleistocena je mogla biti oko 150-160 m, iako kao što je gore navedeno mogu biti izražena lokalna i regionalna odstupanja od prosječnih trendova. Ova varijacija među regionima ne samo da čini izračunavanje globalnih cifara izazovnim, već takođe znači da ove globalne procjene mogu biti adekvatan vodič za prošlost i veze u određenim regionima.

Uprkos relativnoj stabilnosti tektonskih ploča tokom ovog tankog dijela geološkog zapisa, biogeografski profil Zemlje je transformisan tokom Kwartara. Na primjer, na kraju poslednjeg glacijala postojao je značajan period zaostajanja između početka postglacijalnog klimatskog režima i topljenja ledenih pokrivača, što znači da su velike površine kontinentalnog šelfa bile 'terra firma' (dry land, suvo zemljište), što je omogućavalo laku razmjenu biljnih i životinjskih vrsta kopnenim mostovima do i od oblasti koje su sada izolovane. Dužina ovih veza zavisila je od lokalne batimetrije (dubine okeana), ali što je najvažnije, veze su često opstajale i do nekoliko hiljada godina nakon početka interglacijalnih uslova. Teško je precijeniti biogeografsku relevantnost ovih događaja.

Za mnoge regione, izostatičke promjene su možda bile jednako velike. Takođe, kao što je eustatičko povećanje nivoa mora koje ulazi u Holocen zaostajalo za klimatskim zagrijavanjem, izostatičke promjene su imale tendenciju da zaostaju za eustatičkim promjenama. Potrebno je mnogo vjekova da se nadalje iskrivljena kora povrati nakon glacijalne recesije. Shodno tome, kako se temperature povećavaju i akumulira glacijalna voda koja se otapa, mora koja se podižu često se prelivaju na nagnute regione kontinenata, stvarajući prostrana plitka mora. Tokom ranog Holocena, na primjer, dolina rijeke Svetog Lorensa i velika jezera Severne Amerike bili su preplavljeni morskim vodama iz Atlantika. Ovaj koridor sa slanom vodom obezbijedio je put za širenje flore atlantske obale (uključujući *Ammophila breviligulata*, *Cakile edentula* i *Euphorbia polygonifolia*, vrste obalnih močvara kao što je *Xyris caroliniana*, akvatične makrofite kao što je

Utricularia purpurea). Naknadno vraćanje zemljine kore za čak 275 m isušilo je ovaj koridor i transformisalo ga u slatkovodnu rijeku Svetog Lorensa, koja drenira Velika jezera. Događaji poput ovog mogu objasniti disjunktne areale mnogih vrsta prilagođenih priobalnom morskom okruženju.

Ukratko, glacijalni događaji i povezane promjene u nivou mora izmijenile su rute disperije među regionima bez glacijacija daleko od ledenih pokrivača i dugo nakon što su se glečeri povukli. Tokom glacijalnih maksimuma, nekada kontinuirani ekosistemi sjevernih regiona često su bili izolovani u široko rasutim džepovima nezaledjenog kopna, dok su se druge, dugo izolovane biote raspršivale preko nekada potopljenih kopnenih mostova. Iako su ovi kopneni mostovi obezbjeđivali puteve za širenje kopnenih biota, stvorili su barijere za morski život. Glacijalni ciklusi su tako stvorili velike, naizmjenične talase biotičke razmjene i izolacije (vikarizam) između kopnenih i morskih biota. Prije nego što istražimo biogeografske odgovore na ove promjene u geografskom šablonu, ponovo naglašavamo da, kako to Stephen Jackson kaže: 'Okruženje svakog glacijalnog perioda i interglacijalnog perioda bilo je jedinstveno...nema modalnih uslova za prošli vijek, prošli milenijum, Holocen ili Kvartar.

## **BIOGEOGRAFSKI ODGOVORI NA KLIMATSKE CIKLUSE PLEISTOCENA**

Biogeografsku dinamiku Pleistocenskih biota pokrenule su tri fundamentalne promjene u njihovom okruženju:

- promjene lokacije, obima i konfiguracije njihovih primarnih staništa
- promjene u prirodi klimatskih i ekoloških zona
- formiranje i raspuštanje puteva disperzije

Odgovori biota (kutija 9.1), dugo prilagođavanih relativno stabilnoj i ujednačenoj klimi prethodnih epoha, takođe su bile tri vrste (tipa):

1. Neke vrste su bile u stanju da „plutaju,, sa svojim optimalnim staništem kako se geografski ili visinski pomjeralo.
2. Druge vrste su ostale tamo gdje su bile i prilagodile se izmjenjenim lokalnim sredinama.
3. Još neke vrste su pretrpjele smanjenje rasprostranjenja i konačno izumiranje.

Kao što ćemo vidjeti, stresovi životne sredine tokom glacijalnih - međuglacijalnih ciklusa izazvali su sve vrste odgovora.

### **KUTIJA 9.1. - Biogeografski odgovori na klimatske cikluse pleistocena**

1. Postepeni period hlađenja tokom srednjeg kenozoika praćen je ponovljenim i dramatičnim klimatskim preokretima tokom glacijalno-interglacijalnih ciklusa pleistocena.
2. Regionalni skupovi biljaka i životinja koji su zajedno evoluirali u toplini Paleogena i

Neogena bili su podložni poremećajima i premeštanjima, sa mnogo dokaza da vrste reaguju nezavisno jedna od druge, odražavajući njihove posebne fiziološke tolerancije, strategije istorije života i sposobnosti disperzije.

3. Mnoge vrste su bile u stanju da prate geografske promene svojih primarnih klima i staništa, ali mnoge biljne vrste su zaostajale, često vekovima, ponekad milenijumima.

4. Vegetacijske zone su imale tendenciju da se pomeraju prema ekvatoru (ili nižim nadmorskim visinama) tokom glacijalnih perioda, i prema polovima (ili višim nadmorskim visinama) tokom međuglacija. Ove promene su, međutim, bile komplikovane i pod snažnim uticajem geografskih karakteristika (npr. planine, okeanski baseni, preovlađujući vetrovi i blizina ledenih pokrivača).

5. Generalno, biomi sa otvorenim krošnjama (tundra, savane, travnjaci i prerije) su se proširili tokom glacijalnih maksimuma na račun zatvorenih bioma (tj. šuma). Ovi trendovi su bili obrnuti tokom perioda globalnog zagrevanja, ali opet, stope pomeranja su značajno varirale među biomima, kao i sastav pojedinih vrsta svakog bioma i zajednice.

6. Uprkos značajnim varijacijama među regionima, glacijalna klima je bila suva i hladna. Međutim, postglacijalno zagrijavanje je rezultiralo poplavama obala, potapanjem kopnenih mostova, transgresijom morskih voda na kopno i formiranjem velikih plitkih mora i ogromnih proglacijalnih jezera i reka. Nasuprot tome, na vrhovima velikih glacijacija došlo je do velikih padova nivoa mora, povezujući prethodno izolovane terene sa suvim zemljištem.

7. Na kopnu, klimatske zone su se dramatično promenile, ne samo u pogledu lokacije i pokrivenosti područja, već i po svojoj karakterističnoj prirodi (tj. kombinacije temperature, sezonskog karaktera i padavina). Kao rezultat toga, pleistocenski događaji su stvorili nova okruženja, podstičući razvoj novih zajednica, dok su druge zajednice nestale.

8. Iako je bilo mnogo varijacija unutar taksonomskih grupa, biljke su imale tendenciju da se pomeraju sporije od životinja. Geografska dinamika vrsta tokom pleistocena stvorila je mnoge izolovane populacije, u nekim slučajevima promovišući evolucionu divergenciju i diversifikaciju loza.

9. Mnoge biljke i životinje koje nisu bile u stanju da prate svoje promenljivo okruženje mogle su da ostanu na licu mesta prilagođavajući se izmenjenim uslovima, dok su se druge prilagođavale i evoluirale na putu – to jest, tokom smena u druge regione.

10. Preostale vrste, nesposobne da se promijene ili prilagode, su izumrle. Tokom početnih ciklusa klimatskih promena, čini se da su izumiranja bila mnogo češća među biljkama nego životinjama. Ovo je moglo biti posledica relativno ograničene sposobnosti biljaka da se rasprše i razdvajanja asocijacija između biljaka i između biljaka i životinja koje su služile kao oprašivači, agenti za širenje semena i biljojedi.

11. Nasuprot tome, do najnovijih glacijalnih ciklusa, izumiranje životinja bilo je relativno malo, a mnoge grupe (naročito veliki biljojedi i mesožderi) su bile podvrgnute velikom zračenju.

12. Tablice su se promijenile tokom novijih glacijalnih ciklusa, koji su bili svedoci talasa izumiranja mnogih životinja, posebno većih, dok je relativno malo biljaka pretrpjelo izumiranje u kasnom Pleistocenu. Čini se da su početni klimatski preokreti možda „iskorijenili“ većinu netolerantnih biljaka (posebno one sa većih geografskih širina koje



su netolerantne na mraz), ostavljajući iza sebe one koje su sposobnije da se rasprše ili prilagode klimatskim promjenama.

13. Tokom najnovijeg glacijalnog ciklusa, veliki sisari su se možda previše specijalizovali za glacijalna staništa koja su tada slabila (posebno stepe i savane). Alternativno, ova izumiranja megafaune mogu biti rezultat biotičke razmene povezane sa glacijalnim događajima – uključujući invazije ljudi tokom perioda niskog nivoa mora, što je izazvalo masovna antropogena izumiranja naivne autohtone faune.

## **BIOGEOGRAFSKI ODGOVORI KOPNENIH BIOTA**

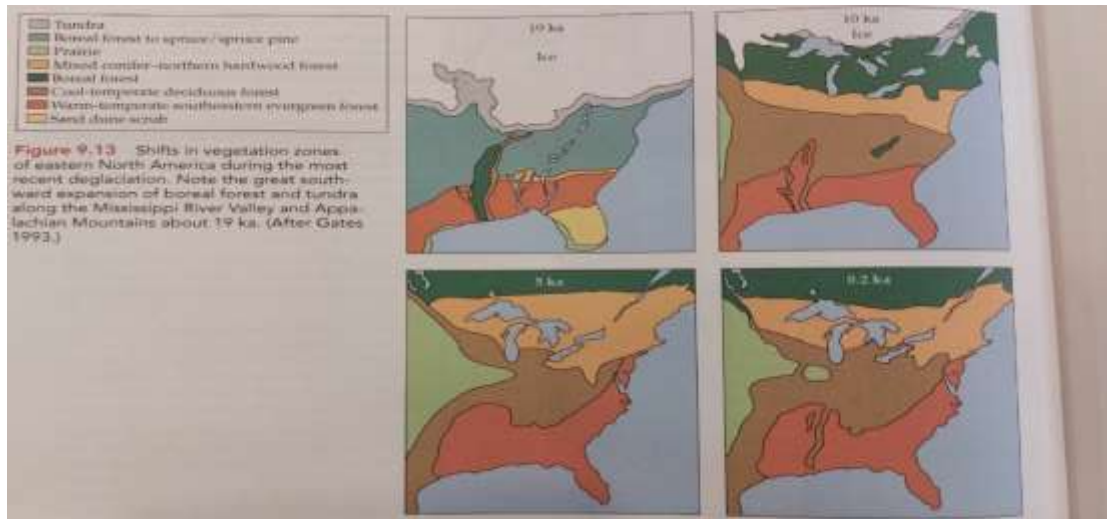
Mnogi trendovi sažeti u okviru teksta su relevantni za biogeografsku dinamiku najnovijeg glacijalnog - međuglacijalnog ciklusa, na koji se ovde fokusiramo s obzirom da je relativno bogat podacima. Klimatske promene povezane sa glacijalnim maksimumom izazvale su opšte širenje stepa, savana i drugih kopnenih ekosistema otvorenog tipa sa krošnjama (sa otvorenim krošnjama \*) na račun zatvorenih ekosistema, posebno tropskih prašuma. Generalno, biomi su se pomerali za 10°-20° u geografskoj širini između glacijalnih i međuglacijalnih perioda, ali su imali tendenciju da zauzimaju iste relativne položaje u širinskim i elevacionim gradijentima (tj., niz od tundre i borealne šume do savane i tropske kišne šume).

To je zato što su Zemljini klimatski pojasevi, tada kao i sada, stvarali zonske obrasce vegetacije, iako su zone bile komprimovane tokom glacijalnih epizoda. U morskom carstvu, pomjeranja geografske širine u izotermama i biogeografskim obrascima su bila značajna na srednjim geografskim širinama (35°-55°), ali relativno mala na niskim geografskim širinama.

Pomjeranja klimatskih zona i bioma, međutim, bila su komplikovana strujama i topografskim karakteristikama, uključujući planinske lance, velike reke i druga tela.

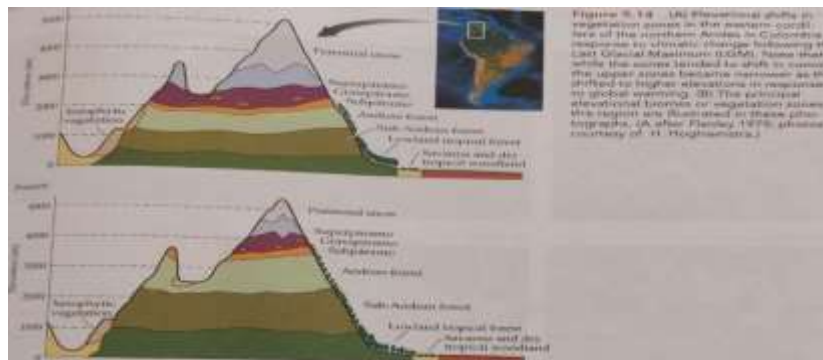
Rijeke i planinski lanci Sjeverne Amerike koji se pružaju od sjevera do juga omogućili su proširenje bioma na visokim geografskim širinama duboko u subtemperaturne i suptropske geografske širine. Tokom poslednjeg glacijalnog maksimuma, borealne šume i tundra prodrle su duboko u unutrašnjost kontinenta duž planinskih vijenaca zapadne obale, Stenovitih planina i Apalača (Slika 9.13). planine Karpata, Urala i Altaja Evroazije, Veliki razvodni lanac Australije i Anda Južne Amerike. U Evropi, pomjeranje prema jugu mnogih vrsta koje vole toplinu u hladnim periodima blokirale su planine Alpa i Pirineja i Sredozemno more. Za biljke, nemogućnost odraslih da se kreću, ili da se uspješno razmnožavaju, kao odgovor na iznenadno pogoršanje klime, značila je da mnoge sjeverne populacije vjerovatno nisu uspjele da „migriraju“ na jug kada se klima naglo ohladila. Sposobnost ovakvih biljaka da ponovo kolonizuju područja sjeverne Evrope u narednim toplim periodima zavisila je od njihovog opstanka tokom hladnih i toplih faza na planinskim poluostrvima Evrope. Sniženi nivoi mora tokom hladnih faza takođe su

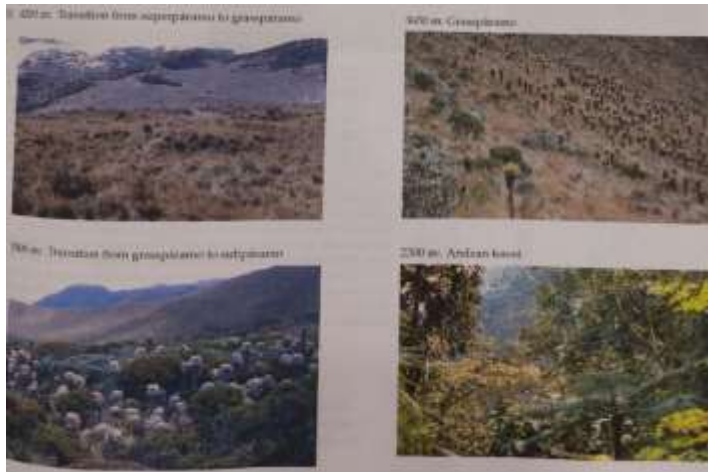
dozvolili populaciji vrsta da opstane u oblastima kao što su Engleski kanal i Beringija sve dok na kraju nisu potopljene sa porastom nivoa mora tokom međuglacijskih perioda.



Sl.Raspored vegetacijskih zona u periodu interglacijacije

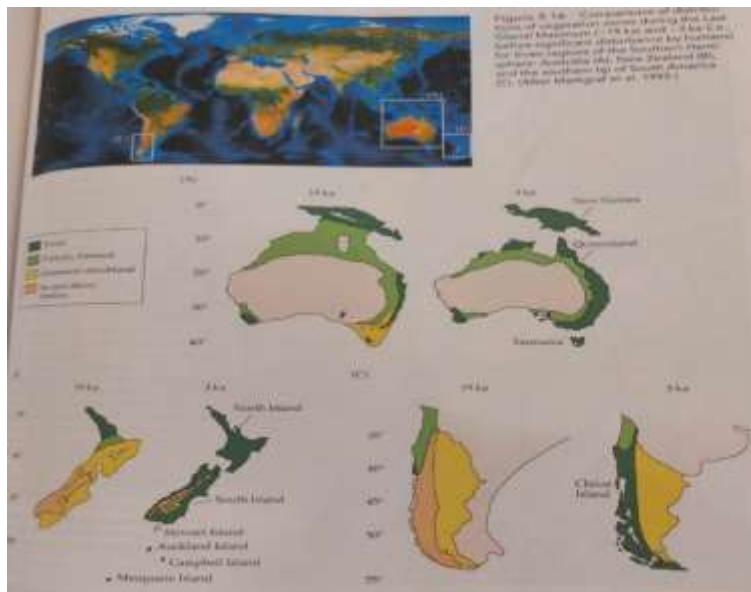
Na slici 9.14 prikazano je pomjeranje vegetacijskih zona na Andima, Južna Amerika, Kolumbija. Profili polena kolumbijskih Anda su korišćeni za rekonstrukciju elevacionih pomeranja u vegetacionim zonama nakon poslednjeg glacijskog maksimuma. Iako je pokrivenost ravničarskim šumama ostala otprilike nepromijenjena, andske šume su se proširile (tokom interglacijskih ciklusa), dok su staništa paramo i područja višegodišnjeg snega i trave postala visinska komprimovana (tokom glacijskih perioda došlo je do njihovog spuštanja na niže nadmorske visine, i širenja ovih pojaseva) (Slika 9.15). U ovim planinskim regionima, visinske promjene su varirale u zavisnosti od određene vegetacione zone, u rasponu od 150 m do 1500 m između glacijskog i međuglacijskog perioda, i obično su bile mnogo brže od pomjeranja na nivou geografske širine.





S1. Pomjeranje vegetacijskih zona nakon glacijacije

Odgovori na glacijalnu recesiju u tropima i subtropima nisu bili ujednačeni širom planete. Južno od Nove Gvineje, država Kvinslend u severoistočnoj Australiji pokazala je izuzetnu i brzu promjenu od pretežno sklerofilne šume do prašume između kasnog pleistocena i današnjeg perioda (Slika 9.16A). Slično, glacijalna recesija je dovela do širenja šuma na račun staništa sa otvorenim krošnjama širom južnih regiona Južne Amerike i glavnih ostrva Novog Zelanda (Slika 9.16B,C). Tokom glacijalnih maksimuma u Africi, kišne šume su se smanjivale kao odgovor na sušnost, ali za sliv Amazona slika je daleko složenija. Iako postoje dokazi o epizodama zahlađenja i suše, izgleda da promene nisu bile dovoljno jake i dosledne u vremenskom rasporedu na ovom ogromnom području da bi proizvele neosporan signal smanjenja ukupne površine tropskih šuma. Rekonstrukcije za Amazon su dodatno komplikovane filogeografskim analizama koje ukazuju na otvoreni koridor staništa koji se formira u pravcu sever-jug preko sliva.



S1. Komparacija distribucije vegetacije tokom poslednjeg glacijalnog maksimuma

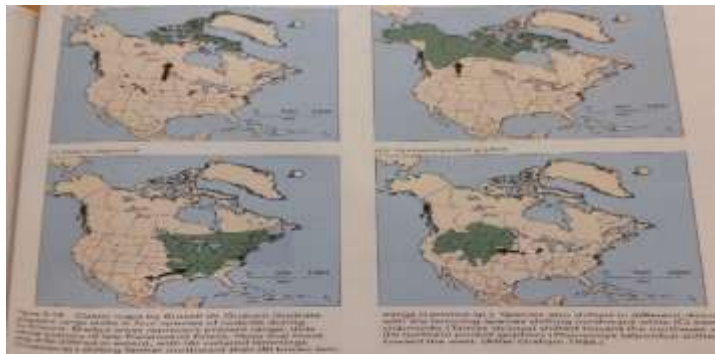
Geografska pomjeranja kao odgovor na klimatske promjene pleistocena bila su još složenija za pojedine vrste i zajednice. Umjesto da kao integrisane jedinice reaguju na promjene klime, zajednice su se često raspadale, sa vrstama koje reaguju na individualistički način da bi stvorile neanalogne skupove (zajednice za koje ne postoji savremeni ekvivalent). Ovi individualistički odgovori na promjene partnera su rezultat kako novina u klimatskom režimu (opisano gore) tako i međuspecifičnih razlika u nišama i kapacitetima disperzije. Na posljednje su, pak, snažno uticali spoljašnji faktori, uključujući vlažnost zemljišta, preovlađujući vjetrovi, padavine i temperaturni režim, okeanske struje, lokacija refugija (uključujući mikrorefugiju), topografske karakteristike (npr. planinska i vodena barijera i povezanost staništa). Dakle, pomjeranja opsega izazvana klimom značajno se razlikuju unutar, kao i među vrstama, u zavisnosti od određenih regiona naseljenih populacijom vrste. Jedna ilustrativna studija je studija rekolonizacije bijele smrče (*Picea glauca*) jer raspršeno ka severu i na suprotnim marginama ledenog pokrivača Laurentide koji se povlači duž Sjeverne Amerike. Od 14.000 do 7.000 godina, ova stopa širenja duž zapadne ivice (ovoj brzini širenja vrste duž zapadne ivice ploče) potpomognuta je jakim severnim vjetrovima i stoga je bila za red veličine brža od njenog širenja duž istočne ivice.

U skladu sa opštim konceptualnim modelom biogeografije ilustrovan je i njegov naglasak na ekološke povratne informacije, širenje i proširenje raspona vrsta drveća nakon povlačenja glacijala takođe mogu snažno uticati interakcije među vrstama, uključujući konkurenciju, dostupnost ptica i drugih agenasa za raspršivanje i širenje semena, i prisustvo mikorize u lokalnim zemljištima. Kombinovani efekat unutrašnjeg (unutar - vrste) i ekstrinzična (uslov životne sredine i međuspecifične interakcije) funkcija je bila da su disperzija ili „stope migracije drveća i drugih biljaka daleko zaostajale za glacijalnim povlačenjem do početka holocenskih klimatizacija. Nedavni napredak u rekonstrukciji postglacijalne dinamike ovih vrsta, uključujući genetsku analizu i identifikaciju dodatnih mikrorefugija blizu glečera, uz povećane baze podataka na makrofosilima polena u sedimentima i pacovskim sredinama, omogućili su procjenu stopa migracija. Realne, stope migracije drveća, iako su u velikoj mjeri zavisile od unutrašnjih i spoljašnjih faktora, kretale su se između 250 m godišnje (zasnovano na lesu u umerenim regionima Amerike i Evrope). Ne samo da ovo utiče na zaostajanje u rasponu ekspanzivnosti do povlačenja glacijala i posle klimatskih promena o kojima se raspravljalo, već naglašava krhkost biljnih zajednica u tekućem i predstojećem periodu. Kapaciteti biljnih vrsta da se kreću u pravcu pola mogu biti poremećeni dejstvom nepovoljnih klimatskih uslova, koji bi mogle iznositi 1 per (nekoliko cm) godišnje.

U odgovoru na glacijalne događaje biljne i životinjske vrste variraju ne samo u svojim stopama rasprostranjenosti i rekolonizacije, ali i u reakcijama, pri čemu se mnoge pomeraju isto toliko po dužini i širini. Na primer, kao odgovor na povlačenje glečera u Severnoj Americi, geografski raspon istočne veverice (*Tamias striatus*) pomerio se na sjeveroistok, a severni džepni gofer\* se pomerio na zapad, dok se „pinun“ (*Pinus remota*) skupio 300 km južno. Na sličan način, mnoge biljke i životinje koje naseljavaju planinske regione ispoljile su individualističke promene u nadmorskoj visini.

Rezultat ovih individualističkih odgovora, zajedno sa milenijumskim vremenskim kašnjenjima o

kojima je gore diskutovano, bilo je veliko preuređenje sastava zajednice od jednog klimatskog preokreta u drugi, do stepena da zajednice jedne glacijalne faze često nisu imale uporediv analog u sledećem. (Slika 9.19).



Sl.Obrasci distriucije 4.Vrste tokom holocena

Pomjeranja geografskog raspona kod ovih vrsta često su prelazila 1000 km, značajno varirajući u pravcu i često pomerajući se u pravcima koji su u suprotnosti sa pojednostavljenim očekivanjima odgovora na glacijalno napredovanje i recesiju. Iako su ove promene raspona bile uglavnom individualističke, bile su daleko od slučajnog, sa vrstama koje su se često pomjerale u sličnim pravcima – odražavajući ili ekološku međuzavisnost među vrstama (npr. predator prati plijen), ili vrste sličnih ekoloških i klimatskih tolerancija koje pomjeraju svoje opsege duž isti gradijenti životne sredine ili ih ometaju iste geografske barijere.

## **Dinamika biljnih zajednica u aridnim predelima Sjeverne i Južne Amerike**

Mnoge biogeografske dinamike o kojima je bilo riječi gore mogu se ilustrovati detaljnim prikazima promjene vegetacije u sušnim regionima američkog jugozapada. Pošto se pustinje severne hemisfere nalaze između oko 30° i 40° sjeverne geografske širine, one nisu bile prekrivene ledenim pokrivačima ili planinskim glečerima. Ipak, ovi i drugi regioni udaljeni od glečera i dalje su bili pod jakim uticajem glacijalnih ciklusa Pleistocena. U stvari, da je bilo moguće posjetiti ove „pustinske” regione pre 19.000 godina, bili bi iznenađeni kad bi smo pronašli bujne, ravničarske šume u onome što su danas mora pustinja i suve šume.

Pošto su pustinje poznato loše okruženje za fosilizaciju, bilo je teško rekonstruisati njihovu biotičku istoriju. U poslednjim decenijama 20. vijeka, međutim, nova vrsta fosilnih podataka postala je dostupna za rekonstrukciju vegetacione istorije pustinskih zona, uključujući polusušne i sušne regione jugozapadnih Sjedinjenih država. Čoporni pacovi (*Neotoma*) su brojni glodari u ovim sušnim staništima. Oni gomilaju biljne materijale u velikim skrovištima, ili sredinama, koji su ponekad zaštićeni u pećinama ili ispod stijena. Pacov mokri u sredini, a urin kristališe, čime se čuva materijal, koji može da opstane hiljadama godina ako se drži suvim. Njihove jazbine su

odličan izvor biljnih fosila jer pružaju relativno potpun i često prilično neprekidan uzorak biljaka koje rastu u krugu od otprilike 100 m od jazbine pacova tokom njihovog zauzimanja. Sakupljanjem čopora pacova na različitim nadmorskim visinama i lokacijama, a zatim datiranjem materijala korišćenjem radiokarbonskih metoda, istraživači mogu da rekonstruišu promjene u nadmorskoj visini i asocijacije tipova vegetacije, kao i da zaključe o prošlim klimatskim režimima.

Paleoekolozi sada analiziraju jazbine raznih sisara, uključujući i druge glodare kao što su veverice (*Spermophilus*), štapovi u gnezdu – miš (*Leporillus*), činčila pacovi (*Abrocoma*) i hirakse (red *Hiracoidea*), čime se omogućava rekonstrukcija pleistocenske i holocenske klime u drugim regionima Sjeverne Amerike, kao i na srednjim lokacijama u Australiji, Južnoj Americi i Africi. Ove studije su otkrile velike visinske pomake u vegetaciji....

Kao što je ranije objašnjeno, klima u današnjim bezvodnim područjima bila je znatno hladnija i vlažnija tokom posljednjeg glacijalnog maksimuma. Tokom ovog perioda, vegetacione zone širom američkog jugozapada bile su izmiještene čak 500-1000 m ispod svojih sadašnjih granica (slika 9.21), pri čemu se najveći dio pomijeranja ka sadašnjim distribucijama vdogodio posljednjih 12 000 do 8000 godina. Analize midensa iz pustinje Atakama duž pacifičke padine Anda ( $180^{\circ}$  -  $27^{\circ}$  geografske širine) ukazuju na slične elevacione pomake u biljnim zajednicama između 14 - 10,5 hiljada godina. Čini se, međutim, da reakcije vegetacije na klimatsku dinamiku Pleistocena nisu bile univerzalne, npr., glodari istočno od Anda u argetinskoj pustinji Monte otkrili su iznenađujuću stabilnost, sa malim pomijeranjem flore u geografskoj širini tokom ranog Holocena.

Čak i u onim regionima sa značajnim pomjeranjem bioma, biljne zajednice se nisu jednostavno kretale kao cijeli, integrisani entiteti gore-dolje po planinama. Umjesto toga, oni su se dramatično promijenili u sastavu vrsta. Tokom posljednjeg glacijalnog maksimuma, većina biljnih vrsta u Velikom kanjonu Sjeverne Amerike nalazila se 600-1000 m niže nego što se danas nalazi, što ukazuje na mnogo hladniju i vlažniju klimu. Mnoge vrste koje naseljavaju područja duž oboda Velikog kanjona, međutim, više se ne nalaze u sličnim zajednicama u istom regionu. U stvari, zajednica je nekada sadržavala nekoliko vrsta koje se trenutno nalaze u sjeveroistočnoj Nevadi i sjeverozapadnoj Juti, najmanje 500km sjeverno.

## **VODENI SISTEMI**

Na distribuciju i raznovrsnost morskih i slatkovodnih zajednica snažno su uticale promjene u temperaturi vode, okeanskim strujama i hemiji vode koja je povezana sa svakim glacijalno-međuglacijalnim ciklusom. Npr. neke od najraznovrsnijih, ali i najosjetljivijih na temperaturu zajednica na Zemlji su koralni grebeni, čija se distribucija povećavala i smanjivala sa svakom glacijalnom recesijom i kasnim napredovanjem. Slično tome, obalna staništa duž

epikontinentalnog pojasa, posebno ona u tropskim zonama zapadnog Pacifika, su globalna žarišta morske produktivnosti i raznovrsnosti, barem tokom međuglacialnih perioda. Tokom glacialnih perioda, međutim, pad nivoa mora značajno je smanjio staništa na epikontinentalnom pojasu. Na posljednjem glacialnom maksimumu, kada je nivo mora bio 125 – 134 m niži nego danas, staništa na epikontinentalnom pojasu su smanjena za otprilike 90%. Možda su klimatski ciklusi Pleistocena bili još fundamentalnije pod uticajem klimatskih ciklusa Pleistocena, međutim, bili su slatkovodni sistemi, od kojih su mnogi zapravo stvoreni i ponekad kataklizmatično uništeni napredovanjem i recesijom glečera širom srednjih do većih geografskih širina.

### **PROGLACIJALNA JEZERA**

Proglacialna jezera se formiraju kada je glacialna otopljena voda oštećena još netaknutim djelovima glečera ili ledenih pokrivača, ili prirodnim zemljanim branama. Nijedna druga sila formiranja jezera ne može se porediti s glacialnom aktivnošću pleistocena. Širom svijeta, velike količine otopljene vode stvorile su rijeke i jezera koja su niža od svojih savremenih analoga. Savremeno jezero, najveće slatkovodno jezero na svijetu, je manje od ¼ površine proglacialnog jezera Agaiz (dobilo je ime po Luju Agaizu, koji je razvio prvu sveobuhvatnu teoriju ledenog doba). Jezero Agaiz pokrivalo je oko 350 000 km<sup>2</sup> tokom ranog Holocena, utičući na regionalnu klimu i vjerovatno doprinoseći brzom hlađenju perioda mlađeg drijasa.

Dok su mnoga proglacialna jezera opstajala nekoliko milenijuma, njihova propast je često bila katastrofalna i spektakularna. Čak i tokom provlačenja na sjever, velika masa glečera nastavila je da se spušta niz litosferu, uzrokujući da otopljena glacialna voda teče ka ostacima glečera koji se povlači (tj. velike ledene brane) i da je blokiraju. Kako je klima nastavila da se zagrijava tokom holocena, ledene brane su na kraju popustili u eksplozijama. Npr. proglacialno jezero Misula, koje je po veličini ekvivalentno današnjem jezeru Ontario, ispraznilo je svoju zapreminu vode od 2100 km<sup>3</sup> za manje od dvije nedelje, provlačeći duboke kanale u bazaltne tokove na visoravni Kolumbija da bi stvorilo dramatičnu topografiju „sklambada istočne države Všington“. Koliko god ovo moralo biti kataklizmatično, izgleda da se samo relativno mali u poređenju sa probijanjem ledene brane jezera Agaiz, koje se dogodilo prije oko 8000. godina. Jezero Agaiz je izlilo oko 163.000 km<sup>3</sup> slatke vode (oko 7 puta više od od ukupne zapremine Velikih jezera) u Tirelsko more (Hudsonov zaliv) i Atlanski okean.

Proglacialna jezera nisu bila ograničena na trenutni glacialni-međuglacialni ciklus, već su vjerovatno bila zajedničke karakteristike koje su dominirale regionalnim pejzažima i tokom ranijih glacialno-međuglacialnih ciklusa. Sedimenti koji sada leže ispod Lamnaša i dalje nose uticaj ponovljenih poplava izazvanih kolapsom glacialnih jezera, od kojih se prvo razvilo prije oko 450 hiljada godina. U ovom slučaju, vode odvodnih voda Rajne i Temze bile su blokirane na svom sjevernom dijelu zbog južnog napredovanja Sjevernog mora i Skandinavskih ledenih

pokrivača. Kako se ovo proglacijalno jezero formiralo, njegov jugoistok je bio blokiran kamenom branom koja je nekada ležala iznad Doverskog moreuza. U nekom trenutku oko 400 hiljada godina, vode jezera su se podigle iznad brane, erodirajući je do te mjere da je eksplodirala sa kataklizmatičnim ispuštanjem vode koje je parira bilo kojoj drugoj poznatoj megapoplavi. Brzinom između 0,2 i 1,0 k 106 m<sup>3</sup> u sekundi, voda je isklesala trajni kanal koji je izolovao Britaniju od kontinenta čak tokom najnovijeg interglacijala (što vjerovatno objašnjava odsustvo ranih ljudi u periodu od nekih 100.000 godina, uprkos ranijim svjedočanstvima o njihovom prisustvu u južnoj Britaniji tokom ranijeg paleolita).

### **KRIOGENA JEZERA**

Neki od današnjih manjih jezerskih basena su nastali kada su glečeri koji su se povlačili ostavili velike blokove leda u tragovima. Ledeni blokovi su često postojali vjekovima, ostavljajući svoje otiske kao prerijske rupe u peratskim regionima Holarktika. Najveći blokovi su stvorili duboke i uporne depresije koje kasnije formiraju kotličasta jezera. Nasljeđe glacijacije se takođe može vidjeti u relativno dubokom i hrapavom tipu jezera zvanom poniranje, koje je bilo od glacijalnih otopljenih voda koje su tekle preko površinskog sloja prije nego što su potonule sa ivice da bi isklesale basen na nekih 2-3 km ispod (npr. Zeleno jezero blizu Siraku Jorka). Bezbrojna druga jezera nastala su djelovanjem glečera i basena formiranih od otopljene vode, od kojih su mnoga pregrađena ostacima stijena duž glacijalnih morena.

### **PLUVIJALNA JEZERA U SUŠNIM REGIONIMA**

Kao što vidimo, glacijalni ciklusi su uticali na biljne i životinjske zajednice u regionima udaljenim od glečera, uključujući one kojima sada dominiraju pustinje. Tokom pluvijalnog perioda, velika slatkovodna ili slana jezera nastala su u ovim regijama zbog kombinacije niske stope isparavanja zbog nižih temperatura i visoke stope percipitacije (pluvijal se odnosi na padavine), ponekad pomjeranjem preovlađujućih vjetrova koji nose vlagu iz okeana, Nekoliko biogeografa primenjuje veličinu i broj pluvijalnih jezera koja su postojala na mjestima koja sada imaju pustinjsku klimu. Mnoge niske, ravne oblasti isprekidane izolovanim planinskim vijencima su se tokom pluvijalnog doba punile vodom. Najveće takvo vodeno tijelo bilo je jezero Bonneville u Juti i djelovima Nevade i Ajdaha. Ovo jezero je sadržalo slatku vodu i odvojio se na sjever u rijeke Snek i Kolumbija. Sredinom posljednjeg glacijalnog maksimuma, ovo jezero je bilo duboko 330m, imalo je površinu veću od 50.000 km<sup>2</sup> (nešto manje od današnjeg jezera Mičigen) i izdržavalo je raznoliku slatkovodnu zajednicu, uključujući glodalu pastrmku (*Salmo clarki*). Sadašnje Veliko slano jezero je mali ostatak jezera Bonneville. Nevada, južni Oregon, istočna Kalifornija, jugoistočna Arizona i jugozapadni Novi Meksiko imali su brojna velika i



mala pluvijalna jezera. Ipak, većina ovih jezera je imala isparavanje prije 10 hiljada godina. Jedan od ovih jezerskih basena, Dolina smrti sa najnižom nadmorskom visinom u Sjevernoj Americi (93 m ispod nivoa mora), sadrži možda najekstremnije pustinje na kontinentu.

Pluvijalna jezera su takođe bila prisutna u sadašnjim pustinjama na drugim kontinentima. Njihovi ostaci-slano jezero i suva jezerska korita su - Dezer Atkama u sjevernom Čileu, pustinji Monte u Argentini, mnogim oblastima u unutrašnjosti Australije, regionu Mrtvog mora i Bliskog istoka (drevno jezero Lisan), Kalahari Dezer južne Afrike i mnoga mjesta u sušnoj i polusušnoj Aziji. Zapadni dio Sahare je bio relativno mezičan u ranom Holocenu tokom takozvanog afričkog vlažnog perioda. Sušenje ovoga regiona je jedna od najdramatičnijih promjena životne sredine od kraja pleistocena. Pored smanjenja starosti i nestanka pluvijalnih jezera, čini se da se regionalno isušivanje klime proširilo do Carskih ostrva, gdje je u podacima o polenu sa ostrva La Gomera otkrivena izrazita promjena u sastavu šuma oko 5,5 hiljada godina. Možda najistaknutiji od ostataka glacio-pluvijalnih perioda je jezero Čad, koje je nekada bilo dugo 950 km i pokrivalo više od 300 km<sup>2</sup> (sadašnja veličina Kaspijskog moora), uključujući značajan dio južne Sahare. Jezero Čad je bilo na svom maksimalnom nivou tek 8,5 ka, ali se do 1960 ih, kao posljedica suše i korišćenja vode za navodnjavanje, na samo 300 km<sup>2</sup>. Od 40 metričkih tona prašine se godišnje transportuje iz Sahare preko Antlantika, da padne u basen Amazona; ova prašina je najveći spoljni izvor unosa hranjivih materija u sliv. Jedna oblast unutar Mega jezera Čad, depresija Bodele, predstavlja samo 0,2 procenta površine Sahare, ali je utvrđeno da je izvor polovine ove prašine koja obogaćuje Amazon. Ova ogromna interkontinentalna subvencija hranjivih materija je impresivna ilustracija savremenog ekološkog nasljeđa dugoročnih promjena životne sredine nakon kraja posljednjeg glacijalnog maksimuma.

Nestanak pluvijalnih jezera tokom holocena imao je još nekoliko direktnih i lokalizovanih biogeografskih efekata, uključujući masovno izumiranje mnogih biljaka i životinja koje žive u ili oko vodenih površina. Seciranje velikih jezera na manje, izolovane jedinice dovelo je ili do lokalnog izumiranja ili do vikarijantne specijacije preživjelih oblika, kao što je slučaj sa štetom na jugozapadu SAD.

### **BIOTIČKA RAZMJENA I GLACIJALNI CIKLUSI**

Slike 9.14 , 9.15, i 9. 21 pokazuju kako je pomijeranje vegetacije na visokim nadmorskim visinama (prvenstveno šuma) tokom glacijalnih maksimuma moglo stvoriti puteve širenja. Ovakvo sniženje bi omogućilo biljnoj ili životinjskoj vrsti, prethodno izolovanoj u planinskim šumama pojedinačnih vrhova, da pređu grebene i da se rašire duž planinskih vijenaca i mezičkih nizija. Glacijalni ciklusi su možda imali slične efekte na distribuciju mnogih morskih organizama. U slučaju hladnovodnih stenotermalnih vrsta, relativno tople tropske vode služe kao efikasna fiziološka barijera za širenje, ograničavajući distribuciju vrsta na srednje ili visoke geografske širine sjeverne ili južne hemisfere. Tokom glacijalnih maksimuma, međutim, hlađenje morskih voda moglo je omogućiti širenje opsega na niže geografske širine. Naknadno

zagrijavanje tropskih voda tokom interglacijala moglo je ponovo da izazove kontrakciju opsega i vjerovatno dovede do disjunktnih distribucija ovih vrsta na sjevernoj i južnoj hemisferi.

Kao što je ranije pomenuto, eustatičke i izostatičke promjene u nivou mora u velikoj mjeri su promijenile mogućnosti za biotičku razmjenu kopnene i morske biote. Pad nivoa mora preko 100 m tokom posljednjeg glacijalnog maksimuma stvorio je ekstenzivne kopnene mostove, kao što su Beringija (koji povezuje Sibir i Sjevernu Ameriku), šelf Sunde (koji povezuje Maleziju i Indoneziju), Sjeverno more i Lamanš (koji povezuje Britanska ostrva i kopnenu Evropu), i more Bass moreuz Arafura (koji povezuje Novu Gvineju, Australiju i Tasmaniju). Dok su ovi kopneni mostovi služili kao važni koridori za širenje kopnenih organizama, oni su istovremeno eliminisali morske biote. U većini slučajeva, međutim, biotička razmjena je imala tendenciju da bude asimetrična, sa više vrsta koje se raspršuju iz većih u manja (ili vrsta bogatih ka siromašnijim vrstama) nego obrnuto. Biotička razmjena kopnenih organizama širom Beringije značajno je doprinijelo sličnosti između nearktičkih i palearktičkih biota, koje su nekada grupisane kao holoarktčka biota. Naša sopstvena vrsta je koristila ovaj glacijalni kopneni most da kolonizuje Sjevernu Ameriku iz Sibira.

Biotička razmjena među regionima morskoga carstva je imala tendenciju da bude asimetrična, u zavisnosti od veličine, raznolikosti basena svake vrste, okeanskih struja i drugih faktora koji utiču na disperziju. Dakle, dok je Beringija služila kao koridor za širenje kopnenih organizama tokom glacijalnih maksimuma, Berinski moreuz je bio važan koridor za širenje života u moru tokom međuglacijalnih perioda. Opet, više vrsta se raspršilo iz većeg regiona bogatijeg vrstama, iz pacifičkog basena prema sjeveru. Npr. Durhan i MaCNeil su izvijestili da je tokom kasnog kenozojika 125 vrsta morskih beskičmenjaka „napalo“ arktički atlanski region iz Pacifika, dok je samo 1 vrsta kolonizovana u obrnutom smjeru.

Tektonski događaji koji su formirali Centralnoamerički kopneni most između Sjeverne i Južne Amerike između oko 10 i 3,5 miliona godina. Ti rezultujuć talasi biotičke razmjene između neartičkih i neotropskih biota, koji se nazivaju Velika američka razmjena biota (GABI), omogućeni su ne samo tektonskim događajima već i eustatičkim i klimatskim promjenama i rezultirajućim vegetativnim pomacima povezanim sa glacijalnim ciklusima. Tokom ledenih maksimuma, snižavanje nivoa mora povećavalo je i površini i nadmorsku visinu centralnoameričkog kopnenog mosta, možda je isto tako važno, relativno suvo stanje koje je vladalo tokom glacijalnih maksimuma prouzrokovalo je širenje savane prema ekvatoru i formiranje kontinuiranog koridora za rasprostranjenost mnogih vrsta prilagođenih otvorenim staništima (savane i kratkotravne prerije).

U kvartarnoj biogeografiji, termin **refugija** se odnosi na ona područja u koja su vrste raseljene tokom epizoda glacijacija, generalno sa konotacijom da je takva refugija uključivala manje i često podijeljene opsege. O postojanju i biogeografskoj ulozi refugija se vodi rasprava za tako raznolika područja kao što su Amazonija, zapadna Evropa i sada potopljena Beringija.

Sa fokusom uglavnom na zapadnu Evropu i sjevernu Ameriku, mnoštvo različitih oblika glacijalnih refugija je indetifikovano, grubo podijeljeno na zatvorene i otvorene refugije. Zatvorene refugije obuhvataju kako velike površine, tako i male stjenovite izbočine zatvorene ledom, dok otvorene refugije obuhvataju velika prostranstva neoleđenog zemljišta izvan ivica

ledenih pokrivača (makro-refugija), kao što su planine poluostrva zapadne Evrope ili nisko ležeće sjevernije prostranstvo Beringije i druga periferna priobalna područja izložena padu nivoa mora. Ne glacijalni regioni u sjevernoameričkim pokrivačima obuhvataju takozvanu oblast bez plutanja u južnom Viskonsinu i susjednom Ilionsu i Lovi, eliptično područje koje je zobišlo glacijalni front. Iako su mali stjenoviti vrhovi na mnogim mjestima možda probijali iznad ledenih pokrivača, malo je vjerovatno da su ovi planinski nunataci podržavali druge vrste osim čvrstih. Stoga je veća pažnja tradicionalno usmjerena na makrorefugijume. U skorije vrijeme, paleoekološki i genetski dokazi fine rezolucije su iskorišteni da bi se postavila sjevernija ali zagonetna refugija, što je vjerovatno podržavalo male, raštrkane populacije smještene u posebno povoljnim mikrostaništima, ili mikro - refugijama.

Smatra se da su periferne refugije bile važne za veliki broj vrsta. U sjevernoj Americi, najmanje su tri velika refugija opstajala sjeverno od glečera tokom posljednjeg glacijalnog maksimuma u Sjevernoj Americi: prostrana područja Beringije bez leda, priobalni regioni sjeverozapada Pacifika i istočne refugije Nove Škotske. Mnoge vrste koje nisu bile u stanju da se rasprše sa svojim promjenljivim staništima su opstale, a u nekim slučajevima i diverzifikovale u ovim refugijama. Tezu da je Beringija bila pleistocenski refugijum izneo je fitogeograf Oskar Erik Gunar Hulten. Hultenov rad na ovoj temi je klasičan i jedan je od najboljih pokušaja da se dokumentuje glacijalna distribucijabiljaka u širokom obimu. Nekoliko kasnijih dokaza je pomoglo da se potvrdi da je Beringija bila refugijum tokom posljednjeg glacijalnog maksimuma. Prvo Colinvaux i drugi analizirali su fosilne zapise polena i pokazali da je mezička tundra bila široko rasprostranjena u sjevernim i centralnim djeloovima kopnenog mosta na vrhuncu prethodnog glacijalnog perioda. Drugo, Hopkins i Smith iznijeli su jake dokaze za pojavu listopadnih dvokotiledonih stabala i ariša u Jukonu u isto vrijeme. Konačno Veber i drugi iskopali su fosile sisara iz kasnog pleistocena u unutrašnjosti Aljaske, pronalazeći veliku raznolikost velikih kopitara (vunasti nosorog, neplodni zemljani i šumski mošusni volovi, planinske ovce, stepske antilope, rein, kon i kamila).

U zapadnoj Evropi paleoekološke i filogenetske analize su indetifikovale lokacije glavnih glacijalnih refugija u poluostvnim regionima južne Evrope, zajedno s manjim („kriptičnim“) refugijama koje su možda opstajale duž međuplaninskih regiona bez snijega i ivica ledenih ploča Skandinavije i Sjevernog mora.

Pomjeranje pleistocenskog raspona refugija su naravno, pretpostavljeni za mnoge druge djelove svijeta. Pleistocenska teorija utočišta Jungena Haffera, posebno, pružila je model diverzifikacije ledenog doba za sliv Amazona koji je vjerovatno postigao paradigmatški status. Njegova teza je bila da aridnost ledenog doba smanjila pokrivač tropskih ravničarskih šuma na izolovane fragmente u kojim je došlo do alopatrijske diverzifikacije, stvarajući blisko povezane vrste i podvrste širom sliva.

Ovaj model je poslužio kao podsticaj za biogeografiju tropskih nizina i nastavlja da uživa pažnju iako je veliki dio paleoekoliških i evolucionih dokaza koji su sada dostupni, u suprotnosti sa široko rasprostranjenim, istovremenim sužavanjem šuma koje zahtijeva model. Umjesto toga, čini se da je neotropaska diverzifikacija rezultat višestrukih pokretača, od kojih mnogi obuhvataju duže vremenske okvire nego što ih je obezbijedio pleistocen.

Ukratko, ponovljeno formiranje i rastvaranje refugija, koridora raspršivanja i barijera tokom pleistocena ostavilo je trajan pečat na distribuciju i ekološku i genetsku raznolikost skoro svih biota, uključujući i one udaljene od glečera i naše sopstvene vrste.

## **GLACIJALNI CIKLUSI NA PODRUČJU EVROAZIJE**

Smatra se da je klima planete Zemlje počela drastično da se menja tokom Paleogena (pre oko 65 miliona godina) i da postaje sve hladnija. Tokom ovom perioda, česte oscilacije temperature koje su se povećavale vremenom dovele su do serije velikih ledenih doba u toku Kvartara, epohe koja je počela pre oko 2,4 miliona godina, i koja traje sve do danas. Dokazi za ovakve, globalne fluktuacije klimatskih uslova dobijeni su analizom izotopa ugljenika i kiseonika u različitim slojevima morskih i jezerskih dna, slojevima lednika, kao i analizirajući vrste polena, Radiolaria i uz pomoć drugih bioloških i fizičkih dokaza iz ovog perioda. Dok je Antarktička ledena kapa rasla od perioda Oligocena (preko oko 35 miliona godina), Arktička ledena kapa je nastala početkom Kvartara. Od tog perioda pa sve do prije oko 900 000 godina, glacijalni lednici su se širili i skupljali u ciklusima, na otprilike svakih 41 000 godina. Pre oko 900 000 godina, ovi ciklusi su zamenjeni ciklusima koji su se smenjivali na 100 000 godina, sa mnogo većim oscilacijama temperature. Ove ekstremne oscilacije klimatskih uslova napravile su velike promene u rasprostranjenju vrsta, pre svega u Evropi i Severnoj Americi. Neke od vrsta su izumrle, dok su neke migrirale u nova staništa, a neke su preživjele u refugijumima i za vreme interglacijala ponovo raširile po Evroaziji. Pretpostavlja se da se ovakav scenario ponavljao više puta u periodu glacijacija. Za vreme najvećih glacijacija (pre 900 000 godina do danas), polarni ledeni pokrivači su se značajno proširili tako da su se morske i vegetacione zone povukle ka ekvatoru. Planinski venci (Alpi, Andi, Stenovite planine, Jakutske planine) na granicama rasprostranjenja lednika i permafrosta su takođe bili prekriveni lednicima, tako da je velika zapremina lednika smanjila nivo mora za oko 120 m. Smanjenje nivoa svjetskih mora dovelo je do pojave zemljanih mostova koji su spajali različite udaljene kopnene mase i uticali na širenje i mešanje različitih biljnih i životinjskih zajednica.

## **REFUGIJUMI TOKOM LEDENOG DOBA**

Tokom ledenih doba, različite vrste biljaka i životinja su nepovoljne vremenske uslove preživljavale na mestima sa odgovarajućom klimom, a kada govorimo o Evroaziji, obično na jugu, u regionu Sredozemlja. Refugijumi se mogu opisati kao geografska područja koja obezbeđuju odgovarajuća staništa za dugoročni život populacija koja predstavljaju rezervoar evolucione istorije vrsta. Dokazi potekli iz nekoliko različitih naučnih oblasti su ukazali da je

dominantni tip staništa na prostoru sjeverne Evrope, Azije i Sjeverne Amerike za vreme poslednjih ledenih doba bila kombinovana vegetacija tipa stepo – tundre. Vrste prilagođene umerenim klimatskim uslovima i šumskim staništima su preživele nepovoljne klimatske uslove u refugijumima, pre nego što su se proširile na sjeverne delove kontinenta u sadašnjem interglacijalu, kao i u prethodnim interglacijalima. Za taksone koji su rekolonizovali sjevernu i centralnu Evropu na početku sadašnjeg interglacijala se pretpostavlja da su imali refugijume na području južnog dela Evrope, pri Sredozemnom moru, kao i istočno, na području Azije. Kao najznačajniji refugijumi tokom pleistocenskih glacijalnih ciklusa u Evropi i zapadnom dijelu Azije označeni su **Balkansko, Pirinejsko i Apeninsko poluostrvo, kao i Kavkaz**. Međutim, najnovije studije ukazuju na pojavu kriptičnih sjevernih refugijuma za mnoge organizme umjerenog klimatskog pojasa, prije svega za neke vrste drveća, sisara, leptira, i drugih vrsta ovog pojasa. Postojanje raznih tipova refugijuma dovelo je do klasifikacije refugijuma na:

- klasične južne glacijalne refugijume i kriptične sjeverne glacijalne refugijume za vrste umerenog pojasa;
- polarne i kriptične južne interglacijalne refugijume za vrste adaptirane na hladne klimatske prilike;
- kontinentalne interglacijalne refugijume duž gradijenata sjeverne geografske dužine;

## **REKOLONIZACIJA SJEVERNOG DIJELA EVROAZIJE IZ JUŽNIH REFUGIJUMA**

Nakon svakog pleistocenskog perioda glacijacija, tokom interglacijalnih perioda iz južnih refugijuma započeta je rekolonizacija sjevernih dijelova Evrope u nekoliko pravaca zavisno od pokretljivosti organizma i dostupnosti odgovarajućih staništa. U paradigmi naseljavanja sjeverne Evrope Hewitt je opisao tri tipa naseljavanja sjeverne Evrope iz južnih refugijuma kod različitih vrsta:

1. *Chorthippus parallelus* – livadski skakavac. Kod ove vrste je nađeno pet filogenetskih linija, u svakom od refugijuma. Diverzitet haplotipova na području severne Evrope je bio dosta nizak, dok su jedinke pripadale filogenetskoj liniji sa područja Balkana, ukazujući na naseljavanje sjevernog dela Evrope iz pravca Balkana. Filogenetske linije iz Turske, Grčke, Pirinejskog i Apeninskog poluostrva su imale veliku proporciju jedinstvenih haplotipova i bile ograničene na date geografske regione. Hibridne zone između različitih filogenetskih linija su opisane između pirinejske i balkanske filogenetske linije, kao i između apeninske i balkanske filogenetske linije. Takođe hibridne zone se mogu očekivati i na drugim mestima gde se različite filogenetske linije sreću. Analize polena ukazuju da je vegetacija koja odgovara ovoj vrsti bila ograničena na južne delove Evrope za vreme poslednjeg glacijalnog maksimuma, i brzo se raširila ka istoku. Veliki mrmoljak (*Triturus cristatus*), crna jova (*Alnus glutinosa*) kao i bukva (*Fagus sylvatica*) takođe prate ovaj obrazac kolonizacije severnog i centralnog dela Evrope.

2. *Erinaceus europeus* – jež. Zapadnoevropska populacija ježa je parapatrička u odnosu na sestrinsku vrstu *Erinaceus concolor* koja je rasprostranjena na istoku. Istraživanje urađeno na mitohondrijalnom CYTB genu potvrdilo je značajnu razliku između ove dvije sestrinske vrste koje su se razdvojile pre nekoliko miliona godina, verovatno na samom početku Kwartara. Na području Evrope, ova vrsta je izdijeljena na tri filogenetske linije, dok je četvrta filogenetska linija prisutna na području Turske i Izraela. Obrazac naseljavanja severnog dela Evrope je veoma različit od primjera livadskog skakavca. Naime, jež je naselio sjeverni deo Evrope iz tri refugijuma – pirinejskog, apeninskog i balkanskog. Područje Turske je takođe predstavljalo refugijum za ovu vrstu, i izgleda da genetički podaci ukazuju na diferencijaciju između istoka i juga Turske. Obrasci rekolonizacije severne Evrope po ugledu na ježa su otkriveni kod nekoliko vrsta hrastova (*Quercus* spp.), kao i kod jele (*Abies alba*) gde su kolonisti naseljavali sever iz nekoliko južnih refugijuma.
3. *Ursus arctos* – mrki medved. Mrki medved je imao široko rasprostranjenje u Evropi, koje je redukovano uticajem ljudi, dok se veće populacije sreću na području Skandinavije, istočne Evrope i Rusije. Analiza kontrolnog dela mitohondrijalne DNK (CR – control region) je otkrila postojanje zapadne i istočne filogenetske linije. Mrki medved je naselio veći deo sjeverne Evrope iz pirinejskog refugijuma i kavkaskog/karpatskog refugijuma. Jedinke ovih filogenetskih linija se sreću na području Skandinavije i formiraju hibridnu zonu. Zapadna i kavkaska/karpatska filogenetska linija su izgleda brzo naselile centralni i sjeverni deo Evrope, i na taj način sprečile prodor i širenje filogenetskih linija sa područja Apeninskog i Balkanskog poluostrva.

## **ŽIVI SVIJET U LEDENO DOBA**

Kako su se lednici spuštali sa sjevera i sa visokih planina, zatirali su biljni pokrivač i ukinuli sve uslove za raznovrstan život koji je do tada uspijevao. Osim migracija biljaka odvijale su se i migracije životinja, pa čak i unutar glacijalnih intervala. Naime, tokom glacijalnog intervala neki dijelovi Zemlje bili su više, a neki manje prekriveni ledom. Stoga su se životinje kretale ka područjima na kojima je bilo manje leda. Takvo jedno područje bez leda bila je tzv. Beringija; prostor Aljaske i Sibira između kojeg, zbog globalnog spuštanja nivoa mora, nije bilo mora već je postojao kopneni most. Na taj su prostor tokom zadnjeg glacijala od prije 12 000 godina stizale životinje, pa i prvi ljudi nastanjujući tada po prvi puta područje Sjeverne Amerike.

Svaki od tih klimatsko-vegetacijskih pojaseva naseljavale su životinje koje su se mogle prilagoditi takvim uslovima života čineći specifične, tzv. kriofilne biocenoze (kyros = mraz, studen; filos = prijatelj).

Životinje koje su Zemlju nastanjivale tijekom ledenih doba činile su mnogobrojnu i svojevrsnu grupu. u kojoj su posebno zanimljivi sisari. Oni su u ledenom dobu, baš kao i danas, osvojili sve životne sredine i klimatske pojaseve gdje god su mogli opstati. Prestankom ledenog doba izumrle su mnoge vrste dok one životinje koje su uspjele preživjeti i danas žive na područjima s klimom koja je slična onoj pleistocenskoj, periglacijalnoj. Osim životinja koje su se trajno prilagodile

životu na kraju ledenog pokrivača, zajedno s njima povremeno su živjele i druge, klimatski nezavisne životinje koje su obitavale i u drugim klimatskim zonama. Pojedine životinje preživljavale su ledeno doba prilagodjenostima da veći dio godine provode u šupljinama. Nakon ledenog doba većina njih je izumrla.

### **VUNASTI MAMUT ( *Mammuthus primigenius* )**

Vunasti mamut bio je jedan od najimpresivnijih sisara ledenog doba i zapravo jedini predstavnik reda slonova (Proboscidea) koji se prilagodio hladnoj periglacialnoj klimi. Živio je tokom posljednjeg glacijala za vrijeme najvećih zahlađenja, a izumro je prije petnaestak hiljada godina. Ime mamut potječe od ruske riječi „mamont“ koja zapravo ima porijeklo od tatarske riječi „mamma“ - „zemlja“. Naime, Tatari su bili uvjerenja da mamuti žive ispod zemlje i gotovo nikad ne izlaze iz svojih jazbina. Bio je to veliki surlaš visine i do 6 metara, a težio je oko 6-8 tona. Tijelo mu je bilo prekriveno čupavom i dugom tamnosmeđom dlakom, koja je uz debeli zaštitni sloj potkožnog masnog tkiva štitila od velikih hladnoća. Na leđima je imao grbu i na glavi „kapu“ s nakupljenim zalihama masnog tkiva koje su služile kao rezerva hrane. Velikim, unatrag zavnutim kljovama mogao je razgrtati snijeg u potrazi za hranom. U čeljusti je imao četiri velika kutnjaka. Hranio se stepskim biljem. Mamut se kretao u krdu prostorima tundre i hladne stepe na rubu prostranog leda Evrope i Azije. Migrirao je i u Sjevernu Ameriku kroz zaleđen Beringov prolaz. U pleistocenu su na Zemlji živjela tri roda iz porodice slonova (Elephantidae): *Mammuthus*, *Elephas* i *Loxodonta*, te oblici iz mastodontne porodice. Slonovi su naseljavali sve kontinente, osim Australije. Vunasti se mamut evolucijski, odnosno prilagodjenostima razvio unutar roda *Mammuthus*. Taj se rod formirao u Sjevernoj Africi pred kraj Pliocena prije otprilike 4,8 miliona godina. Kroz Pleistocen vrste tog roda počele su naseljavati i druga područja, postupno evoluirajući iz jedne vrste u drugu. U najstarijem pleistocenu u Evropi živjela je vrsta *Mammuthus meridionalis* prilagođena na toplu i vlažnu klimu. Ta vrsta tzv. južni mamut raširio se po Evropi i Aziji i upravo je on preko Beringovog prolaza prešao u Sjevernu Ameriku. U mlađem razdoblju južnog mamuta zamijenila je vrsta *Mammuthus armeniacus*, prilagođena stepskim i šumskim staništima. U najmlađem pleistocenu prije otprilike 300 hiljada godina razvio se vunasti mamut, *Mammuthus primigenius*. U razdobljima donjeg i srednjeg pleistocena istovremeno sa mamutom živjeli su u Evropi i slonovi iz roda *Elephas*: *Elephas falconeri* i *Elephas namadicus* tzv. šumski slon.

### **MASTODONT ( *Mammuthus americanum* )**

Mastodont spada u izumrli rod *Mammuthus* porodice Mammutidae. Iako veoma nalik mamutu po nekim karakteristikama vidljivo je različita vrsta. Američki mastodont živio je u Sjevernoj Americi. Izgleda da se razvio prije otprilike 4 miliona godina a izumro je kad i sve druge pleistocenske vrste prije oko 10 000 godina. Živio je na velikom području prekrivenim šumom omorike i preferirao je topla i sušnija područja. Sličnost mamuta i mastodonta je velika a glavna razlika vidi se u obliku zuba. Mastodont ima tupe i čunjaste zube za žvakanje lišća, dok mamut ima visokokrone kutnjake koje koristi za ispašu trave. Mastodont ima veću i spljošteniju lubanju i snažnije i robusnije tijelo. Kljove su mu duže (i do 5 metara) i skoro pa horizontalne za razliku od mamuta koji ima kraće i zavнутe kljove.

Većina populacije mamuta i mastodonta izumrla je krajem posljednjeg ledenog doba. Definitivno objašnjenje za njihovo masovno izumiranje još nije potvrđeno. Jesu li mamuti i mastodonti izumrli zbog klimatskih uslova ili čak pretjeranog izlova ljudi koji su se hranili njihovim mesom, danas je kontroverzno pitanje. Osim toga postoji još jedna teorija da su mamuti i mastodonti izumrli kao žrtve infekcijskih virusnih bolesti.



Slika 2. Vunasti mamut



Slika 3. Mastodont

### **VUNASTI NOSOROG (*Coelodonta antiquitatis*)**

U pojasevima tundre i hladne stepe Europe i Azije zajedno s mamutima živio je i vunasti nosorog, jedini od nosorožaca koji se uspješno prilagodio hladnim uslovima. Razvio se u Aziji, tačnije u Mongoliji i proširio se po stepskim krajevima Evrope. Nikad nije uspio preći Beringov moreuz i raširiti se u Sjevernoj Americi. Izumro je prije petnaestak hiljada godina okončavanjem ledenog doba. Nosorozi (*Rhinocertidae*) su za vrijeme Pleistocena bili široko rasprostranjeni po svijetu. Danas još žive samo četiri roda nosoroga u toplim područjima afričkih savana i azijskih prašuma. U Evropi je u starijim razdobljima pleistocena živio stepski patuljasti nosorog *Dicerorhinus etruscus* prilagođen toplijoj klimi starijeg Pleistocena. Kasnije se razvijaju dvorogi stepski nosorog *Dicerorhinus hemitoechus*, te najveći od tipičnih nosoroga dvorogi šumski nosorog *Dicerorhinus kirchbergensis*, koji je bio prilagođen toplim razdobljima unutar glacijalnih stadijuma.

Tijelo vunastog nosoroga bilo je prekriveno dugom i gustom dlakom tamnosmeđe boje. Dužina mu je dosegala i do 3,5 metara, a visina 2 metra. Velika i spuštена glava završavala je njuškom sa vrlo dugim rogovima i do metar dužine. Uši su mu bile male, prekrivene dlakom, a na leđima



se nalazila grba s pohranjenim masnim zalihama. Hranio se niskim stepskim raslinjem, mladim granjem četinara i vrba.



Slika 6. Vunasti nosorog

### **GOLEMI JELEN (Megaceros giganteus)**

Golemi jelen jedna je od najvećih vrsta jelena koja je ikada živjela na Zemlji. Pojavio se u Evropi a u Pleistocenu je živio u travnatim stepama i u šumarcima na velikim prostranstvima Evrope i Azije. Migrirao je čak i do sjeverne Afrike. Golemi jelen je izumro prije desetak hiljada godina, a saništem se u posljednjem period zadržao još jedino u Irskoj.

To je bila snažna životinja golemih lopatastih rogova , koji su u rasponu i do četiri metra, težili osamdesetak kilograma. Upravo ti veliki rogovi su onemogućavali kretanje kroz gušće šume pa je živio na otvorenim ravnicama. Golemi jelen je uspijevaao podnositi znatno nepovoljne uslove, o čemu svjedoče ostaci fosila iz interglacijalnih i glacijalnih razdoblja.



Slika 7. Golemi jelen



Slika 8. Govedo tur

### **GOVEDO TUR (*Bos primigenius*)**

Govedo tur bila je vrlo česta životinja u stepskim, travnatim područjima. Iz Indije u Evroaziju doseljava početkom gornjeg Pleistocena, te tako biva rasprostranjeno na području od Velike Britanije i Irske, južne Skandinavije, do sjeverne Afrike, srednjeg Istoka, Indije i centralne Azije. Do 13. vijeka raširilo se i na područje Poljske, Litvanije, Moldavije i tadašnje Transilvanije. Zadnji primjerak ove vrste pronađen je u Poljskoj gdje je uginuo 1627. godine. Iako prilagođeno umjerenijoj klimi, hladne je predjele preživljavalo u zaštićenijim šumskim područjima.

### **STEPSKI BIZON (*Bison priscus*)**

Stepski bizon je predak danas živećih bizona i živio je južnije od tundra, na područjima nepreglednih travnatih stepa u Evropi. Ogromni areal stepskog bizona za posljedicu je imao i pojavu brojnih vrsta. U potrazi za ispašom, u velikim krdima, sezonski je migrirao i u vrlo udaljene predjele, daleko na jug Evrope, stoga se njegovi ostaci vrlo često nalaze u nanosima velikih rijeka. Migrirao je preko Beringovog moreuza za vrijeme selidbe u Sjevernu Ameriku gdje je kasnije evoluirao kao američki bizon (*Bison bison*). Stepski bizon bio je velikih dimenzija, preko 2 metra i težine do 1500 kilograma, s velikom glavom i kratkim vratom, te zavnutim rogovima. Prehranjivao se travom, niskim grmljem i lišćem bjelogorice. Proces povećanja temperature krajem pleistocena utiče na smanjenje areala, izumiranje mnogih podvrsta i generalno na smanjivanje populacije koja se povlači u šume i stepe Evrope, Sibira i Kavkaza i ubrzo izumire.



### **CRVENI ALPSKI VUK (*Cuon alpinus europaeus*)**

Crveni alpski vuk izumrla je podvrsta danas živećeg crvenog vuka *Cuon alpinus* s prostora Rusije i Sibira. Do sredine zadnje glacijacije živio je diljem cijele Evrope, i to u stepskim i šumskim predjelima. Crveni vuk dugačak je oko 1 metar, a težak i do 20 kilograma. Gusto krzno ljeti je smeđe, a zimi žuto ili smeđe sive boje.

### **SABLJOZUBI TIGAR (*Smilodon fatalis*)**

Sabljozubi tigar ime je dobio po velikim gornjim očnjacima, ali nije tigar. Smilodon je izumrli endemski rod Sjeverne i Južne Amerike koji je živio u Pleistocenu. Javio se prije 1,8 miliona godina a izumro je prije desetak hiljada godina. Danas se zna da su u rod Smilodon spadale tri

vrste: *Smilodon gracialis* iz kojeg se razvio *Smilodon populator* kao najveća vrsta iz tog roda (živio je na istoku Južne Amerike) i *Smilodon fatalis* (živio je na području Sjeverne Amerike, te na zapadu Južne Amerike). Uprkos velikim očnjacima koji su služili vjerovatno samo za probadanje žrtve, sabljozubi tigar nije imao jak ugriz. Veličinom i robusnom građom tijela više je nalikovao medvjedu, stoga je i lovio veće životinje poput bizona, jelena, konja, američkih deva, pa čak i mlade mamute i mastodonte.

### **PEĆINSKI LAV (*Panthera spelaea*)**



Bila je to možda najveća mačka koja je ikada živjela na Zemlji ali njena istorija još uvijek nije razjašnjena. Neki paleontolozi smatraju kako je pećinski lav jedina podvrsta današnjeg afričkog lava *Panthera leo*, drugi smatraju da je zasebna vrsta, dok treći tvrde da je evolucijski najbližiji tigru *Panthera tigris*. Uz njegovu adaptaciju na hladne uslove i tipičnu veličinu, dosezao je i do 2,7 metara duzine, posjedovao je morfološke i anatomske osobine lava i tigra. Pećinski lav javio se prije oko 370 000 godina a izumro je prije 10 hiljada godina, iako postoje neke naznake da je još živio u južnoj Europi prije 2 000 godina, tačnije na Balkanu. Bio je rasprostranjen u sjevernim dijelovima Evrope i Azije, uključujući Evropu od Britanskog ostrva preko Krima,



Slika 12. Spiljski lav

Kavkaza, Sibira, Dalekog Istoka, Beringije, na Aljasci i Sjevernoj Americi. Zaklon od hladnoće tražio je u planinskim pećinama, ali preživljavao je i travnatim ravninama gdje je lovio bizone, konje, jelene i drugu visoku divljač. Lovio je u čoporu. Pretpostavlja se da njegovo izumiranje počinje smanjivanjem populacije kopitara koji su mu bili glavni plijen. Zanimljivo je da se njegovo izumiranje, događalo istovremeno u Evroaziji i Sjevernoj Americi prije oko 10 000 godina.

### **MOŠUSNO GOVEDO (*Ovibus moschatus*)**

Mošusno je govedo kao i dosad navedeni mamut i vunasti nosorog živjelo je u područjima tundre tokom Pleistocena. Danas živi u najsirovijim područjima Kanade, Grenlanda, Islanda i sjeverne Norveške. Za vrijeme najvećih zahlađenja, mošusno je govedo znalo migrirati i u Sibir, te u Njemačku, Francusku, Englesku pa čak i SAD. Mošusno govedo dugačko je oko 2 metra, visoko oko 1 metar, a teži i do 400 kilograma. Tijelo mu je robusne građe s kratkim tijelom i nogama, prekriveno tamnosmeđom, gustom i do jedan metar dugom dlakom. Na glavi se nalaze oštri rogovi savinuti prema dolje i van. Mošusno govedo se hrani travom, mahovinom i polarnom vrbom. Živi u krdima od 6 do 9 jedinki.



Slika 13. Krdo mošusnih goveda

### **DIVOKOZA (*Rupicapra rupicapra*) i ALPSKI KOZOROG (*Capra ibex*)**

Caprinae – potporodicu koza u gornjem pleistocenu su zastupala dva, i danas živeća roda s predstavljajućim vrstama *Rupicapra rupicapra* - divokoza i *Capra ibex* - kozorog. Tokom jakih otopljanja obije vrste prisilno napuštaju svoja planinska staništa i šire svoje područje življenja u ravničarske prostore. Danas međusobno dijele okoliš i naseljavaju visoke planine srednje i južne Evrope, te srednje Azije.

### **SAJGA ANTILOPA (*Saiga tatarica*)**

Sajga antilopa živjela je u ledenom dobu u travnatim stepama periglacialnih područja Evrope i Azije. Areal joj se prostirao od Britanskog ostrva, kroz centralnu Aziju i Beringov moreuz pa sve do Aljaske. Početkom 18. vijeka mogla se vidjeti na obalama Crnog mora i u podnožju Karpata

ali zbog pretjeranog izlova, danas živi samo u stepskim i brežuljkastim, pjeskovitim područjima oko rijeke Volge. Ova antilopa ima glavu s rogom dugačkim do 25 centimetara u obliku nepravilno oblikovanog instrumenta - lire a nosni joj je dio glave izbočen poput malog rila.

### **LOS (Alces alces)**



**Slika 14.** Sajga antilopa



**Slika 15.** Losovi u borbi

Los je tokom gornjeg pleistocena bio široko rasprostranjen Evropom. Iako prilagođen hladnijoj klimi, zalutao je i do južnijih krajeva gdje se zadržao do Holocena. Danas nastava močvarne bjelogorične i miješane šume baltičke nizine Skandinavije i dijela Rusije, a nalazimo ga i u Aziji i Sjevernoj Americi.

### **POLARNA LISICA (Alopex lagopus)**

Polarna lisica je uz polarnog medvjeda jedini grabljivac od zvijeri koji je tokom cijele godine stalno prisutan u hladnim, granično kritičnim uslovima. Danas živi u arktičkom području Skandinavije, u Norveškoj, Finskoj, na Islandu i sjeveru Rusije. Živi u tundri i na planinskim područjima iznad šuma, no često slijedi polarne medvjede i na santama arktičkog leda kako bi pojela ostatke njihova ulova. Ima dugačak rep i dugu dlaku sivo smeđe boje koja zimi postaje



bijela. Uši su joj vrlo male zbog prilagodjenosti na ekstremnu klimu. Hrani se miševima, leminzima, kukcima, strvinama i raznim bobicama.

### **ŽDERONJA (Gulo gulo)**

Žderonja (rosomah) je velika kuna koja je za maksimalnih zahlađenja tokom ledenog doba bila



široko rasprostranjena. Danas živi na ograničenim prostorima šumovite tundre i tajge u južnim područjima Norveške, Finske, na Grenlandu, u sjevernoj Aziji i Sjevernoj Americi. Žderonja je veličine vidre, oko 80 centimetara, tamno smeđeg je krzna i živi osamljeno na samo jednom stalnom području. Hrani se raznim životinjama, strvinama ali i raznim bobicama.

### **POLARNI BIJELI ZEC (Lepus timidus)**

Za velikih zahlađenja u ledeno doba bijeli se zec spuštao s visokih planina, i migrirao u južnije krajeve, tako da se njegovi fosilni ostaci mogu često pronaći u krajevima gdje danas ne živi. Danas živi u tajgama, visokim planinama na visinama iznad 130 metara. Bijeli zec manji je od običnog zeca. Ljetna boja krzna mu je smeđa a zimska je bijela.

## **IZUMIRANJE PLEISTOCENSKE MEGAFaUNE**

Za mnoge od nas, termin megafauna dočarava živopisne slike afričkih slonova, nilskih konja, nosoroga i žirafa, krda brzonogih antilopa i moćnih predatora koji ih love. Ove velike zvjeri u tropima Staroga svijeta bila je osnova za kritiku prirodnjaka grofa Bufona iz 18. vijeka na račun Novog svijeta, čija je fauna, za poređenje bila umanjena i „degenerisana“. Tomas Džeferson, tadašnji predsjednik SAD razumljivo je želio da opovrgne Bufonove kritike i imenovao Luisa i Klarka da predvode korpus otkrića, nadajući se da će dokazati da Sjeverna Amerika ima bar neke zvjeri koje su parirale onima iz tropa Starog svijeta.

Dok prirodnjaci nisu uspjeli da otkrivaju velike zvjeri kojima se Džeferson nadao, paleontolozi će uskoro iskopati nepobitne dokaze da su Sjeverna i Južna Amerika, kao i drugi kontinenti i

određena velika ostrva, nekada bili naseljeni bogatom raznolikošću ogromnih sisara, ptica, i gmizavaca. Sredinom decenija 19. vijeka postalo je jasno da su autohtone megafaune doživjele masovno izumiranje ili skoro sve veće kopnene mase osim Afrike. I Darwin i Volas su primijetili ovo: *Nemoguće je razmišljati o izmijenjenom stanju američkog kontinenta bez najdubljeg čuđenja. Ranije je moralo da vrvi velikim čudovištima: sada nailazimo na obične svinje, u poređenju s prethodnim, savezničkim rasama..* Da je Bufon znao za džinovske lenjivce i životine nalik oklopniku, i za izgubljene Pacihydermate, mogao je reći većim prividom istine da je kreativna snaga u Americi izgubila svoju moć, prije nego da nikada nije posjedovao svoju snagu.

Živimo u zoološki osiromašenom svijetu, iz kojeg su nedavno nestali svi najveći, najžešći i najčudniji oblici.

S obzirom na diskusije u ovom poglavlju, čini se logičnim pretpostaviti da su glavni pokretači ovih mega izumiranja faune bili klimatski prevrati koji su karakterisali Pleistocen. Tokom posljednjih decenija 20. vijeka međutim, paleobiolozi i biogeografi su otkrili karakteristike izumiranja megafaune koje su se činile nesaglasnim sa hipotezom zasnovanom na klimi- naime, selektivnost vrsta i vremensko-prostorni potpis ovog geološki nedavnog talasa izumiranja.

Prvo izumiranje megafaune je upravo ono što ime implicira: izumiranje najvećih sisara, gmizavaca, ptica koje su pošteđele mnoge, ako ne i većinu vrsta u manjim klasama veličine (slika 9.30). Nije lako intuitivno zašto bi najveći kičmenjaci bili u nepovoljnom položaju zbog klimatskih promjena, iako hipoteze zasnovane na fragmetaciji nekada ekspanzivnih ekosistema koje zahtijevaju ovi megabiljojedi i njihovi predatori mogu imati određene zasluge. Dvije međusobno povezane karakteristike izumiranja pleistocenske megafaune, međutim izgledaju posebno problematične za hipotezu zasnovanu na klimi, koja predviđa da bi izumiranja (1) trebalo da budu otprilike sinhrona širom planete i da (2) je najvjerojatnije da su se desila tokom početnih ciklusa klimatskih promjena, ili barem tokom faze koja je posebno teška. Ipak, kolaps megafaune dogodio se u različito vrijeme na različitim kontinentima, i tokom posljednjih faza pleistocena ili tokom holocena. Zašto bi ova raznolikost ogromnih kičmenjaka, koji su preživjeli i često diverzifikovali tokom prethodnih 20-ak glacijalno-međuglacijalnih ciklusa trpjeti nešto blizu uništenja u najnovijoj? Intezitet posljednjeg glacijalnog maksimuma i period koji je uslijedio nisu bili značajni u poređenju sa onima iz ranijih perioda a izumiranja su se desila u različitim tačkama glacijalno-međuglacijalnog ciklusa preko različitih kontinenata.

Posljednja anomalija koja dovodi u pitanje klimatska objašnjenja za izumiranje megafaune je Afrika: zašto većina velikih kičmenjaka tamo pošteđena, ali uništena na svim drugim kopnenim masama? Jedinstvena priroda preživjele afričke megafaune i njihova potencijalna koevolucija sa našim precima možda su pružili suštinski trag, a onaj koji je Džered Dajmond – uz pomoć najpoznatijeg detektiva na svijetu, Šerloka Holmsa – uhvatio da objasni misteriju megafaune izumiranja.

U priči Ser Artura, o konju koji je ukraden iste noći kada je njegov trener očigledno ubijen, Holms je skrenuo pažnju na „čudan incident sa psom i noćnim vremenima“. Kada je vlasnik konja primijetio da pas nije radio ništa noću, Holms je nasrnuo na njega „to je bio čudan incident“, ukazujući da je ljubimac iz štale bio upoznat sa uljezom. Diamond pretpostavio je da je „uljez“ u slučaj izumiranja megafaune tokom pleistocena bio *Homo sapiens*. Kako su

populacije ljudi koji su transformisali ekosisteme kolonizovali različite kopnene mase, oni su sa sobom nosili moći naprednog inženjera ekosistema u razvoju koji je sposoban da transformiše domaće pejzaže pomoću vatre i vektora štetočina i bolesti kičmenjaka na globalnom nivou. Iako zasnivajući sljedeća zapažanja na krhosti od ostrvske biote, Darwinovi komentari se podjednako dobro primjenjuju na izumiranje megafaune na kontinentima:

*„Iz ovih činjenica možemo da zaključimo kakav kaos mora da izazove uvođenje bilo koje nove grabljivice u neku zemlju, prije nego što se instikti domorodačkih stanovnika prilagode strančevom zanatu moći.“*

Koliko god moćna i dominantna kao nekada bila, megafauna je bila **ekološki naivna**, nedostajala je ikakva prilagođavanja „strančevom zanatu moći“ na svim kontinentima osim u Africi, gdje su ekološki značajni ljudi prvi evoluirali sa autohtonom biotom.

Pojam ekološke naivne biote razvio se šire u uobičajeno objašnjenje zašto uticaji biotičke invazije na autohtone faune (npr, GABI koji je ranij pomenut) često imaju tendenciju da budu veoma asimetrični po prirodni. Kako su rani ljudi u Africi razvijali svako novo oruđe ili strategiju lova, domaća megafauna je imala priliku da se prilagodi kontinuiranoj trci u naoružanju koja je karakteristična za većinu odnosa predator-plijen. Ali kada su rana plemena migrirala iz Afrike, naišla su na ekološki naivan plijen i brzo (tj. u roku od nekoliko vjekova milenijuma) ih nadvladala. Shodno tome, redosljed kolapsa megafaune širom planete je u skladu sa ljudskom kolonizacijom tih udaljenih zemalja-neki kolapsi se dešavaju tokom glacijalnih perioda, prelaznih faza ili interglacijala, ali dosljedno nakon kolonizacije od strane ekološki značajnih ljudi. Kao što su Kristofer Sandom i njegove kolege pokazali, ozbiljnost izumiranja megafaune širom kontinenta nije bila povezana sa veličinom klimatskih promjena nakon posljednjeg glacijalnog maksimuma, već je bila direktno povezana sa naivnošću domorodaca. Fauna- pri čemu su izumiranja najmanje izražena u regionima u kojima je megafauna imala najviše iskustva u suočavanju sa Homo sapiensom i našim arhaičnim precima (H. Erectus, i H. Neandrethalensis), odnosno etiopskim i orijentalnim regionima.

Fokusirajući svoja istraživanja na najranija izumiranja megafaune u ovom periodu, ona u Sahulu (pleistocenska kopnena masa koja obuhvata Australiju i Novu Gvineju), Frederik Salte i njegove kolege izvještavaju da su izumiranja mega marinskih supijala bila nezavisna od sušnosti i varijabilnosti klimatskih uslova, i umjesto toga impliciraju lov u upotrebu vatre od strane aboridžinskih ljudi kao primarni uzrok ovih izumiranja.

Pošto su ovi događaji uključivali neke od najharizmatičnijih vrsta koje su ikada postojale, i pošto gornja hipoteza osporava pojam „plemenitih divljaka“ za koje se pretpostavlja da su živjeli u skladu sa životnom sredinom, razumljivo je da je izumiranje pleistocenske megafaune je predmet stalne i često žestoke debate. Iako naučnici u ovoj ili bilo kojoj drugoj areni možda neće postići potpuni konsenzus, nastavak istraživanja u ovoj oblasti ne samo da bi trebao da pruži dragocjena saznanja o prirodi i uzrocima izumiranja megafaune pleistocena, već može da rasvijetli i uzroke opasnosti i strategije koje najviše obećavaju za očuvanje preživjele megafaune. Da parafraziramo Džordža Gejlorda Simpsona, *naša sposobnost da razumijemo i efikasno ograničimo tekući talas izumiranja može zavisiti od naše sposobnosti da naučimo lekcije ovih praistorijskih izumiranja.*



## ISTORIJA BILJNOG SVIJETA U LEDENOM DOBU

Već krajem tercijara u Sjevernoj hemisferi se osjeća promjena klime, prije svega u smislu opadanja temperature (što je započelo još u Eocenu). Veliko pogoršanje klime izražava se sve jače u Kvartaru, temperatura u tolikoj mjeri opada da dolazi do ledenog doba, koje je trajalo približno oko 650 000 godina. Ono je bilo osobito izraženo u sjevernim djelovima Sjeverne hemisfere, u sjevernim djelovima Sjeverne Amerike i Evrope kao i u sjeverozapadnom Sibiru, ali se uticaj hladne klime osjećao u izvjesnoj mjeri i na određeni način i u južnim djelovima Evrope, sve do mediteranskih zemalja.

Ledeno doba bilo je izraženo prije svega u stvaranju moćne ledene kalote na sjevernim djelovima Sjeverne hemisfere, kao i u formiranju moćnih glečera na planinama, sve do južnih planina Sredozemlja (Alpi, Karpati, Balkanske planine...). U toku ledenog doba dolazilo je do smjenjivanja vlažnih i suvih perioda.

U prelaznom vremenu između tercijara i kvartara u nekim djelovima Holandije u odgovarajućim slojevima još uvijek se nalaze fosili biljaka: *Magnolia kobus*, *Abies alba*, *Juglans*, *Staphylea pinnata*, *Trapa natans*, *Cornus mas* i *Vitis vinifera*. Međutim, već u ranom diluvijumu fosilni biljni ostaci u sjeverozapadnoj Njemačkoj ukazuju na nešto hladniju klimu: *Alnus glutinosa*, *Pinus silvestris*, breza, jedna paprat, *Cyperaceae* i *Rubus idaeus*. Danas se ovakve šume johe nalaze i znatno sjevernije, skoro do Finske. Dalje zahlađenje se još jasnije vidi u rano diluvijalnim tresetnim naslagama kod Luneburga, u kojima se nalaze različite glacijalne i subglacijalne biljke. U donjim djelovima ovih slojeva nalaze se *Picea omorikoides* (koja je rodbinski bliska našoj vrsti *Picea omorika*), *Pinus montana* var. *pumilio* (planinski bor) i *Vaccinium priscum*. U gornjim slojevima, dakle, mlađim, ostaci drvenastih vrsta ne postoje, nasuprot tome nalazi se veliki broj fosilnih ostataka biljaka koje su karakteristične za arktičke tundre i za visokoplaninska staništa, pr. *Betula nana*, *Salix herbacea* i *Salix lapponum*.

Dalje kretanje polarne ledene kalote prema jugu, što znači njeno sve veće širenje u prostoru Sjeverne hemisfere (na prostoru Evrope, Sjeverne Amerike - Aljaska i Kanada, sjeverozapadnog dijela Sibira) kao i zahlađenje koje zahvata i Srednju Evropu, još jasnije se ističe u proučenim slojevima u Vestfaliji (sjeverozapad Njemačke), u kojima se neposredno na šljunkoviti riječni nanos iz Pilocena nataložio tresetni sloj mahovina. U tresetu su nađeni fosilni ostaci samo mahovina, kao što su npr. *Calliargon turgescens*, *Drepanocladus revolvens* i *Chrysohypnum stellatum* var. *squarosum* (ove vrste nalaze se danas i na Grenlandu). Osim njih nađeni su još samo oskudni ostaci jedne do dvije vrste oštrica (*Carex*). Međutim, i ovakva siromašna arktička vegetacija bila je uništena sa približavanjem ledene kape.

Prema fosilnim nalazima na različitim mjestima u Evropi ustanovljeno je da se diluvijum odlikovao smjenjivanjem hladnih glacijalnih i toplih interglacijalnih perioda, u kojima se odigravala složena slika iščezavanja starih (naročito termofilnih vrsta) i stvaranja novih (neospecijacija), složeni migracioni tokovi i različita pregrupisavanja pojedinih flora, sklanjanje

osjetljivih tercijarnih biljaka na različitim pogodnim mjestima, naročito u Južnoj Evropi ili naprotiv širenje frigorifilnih biljaka u različitim pravcima itd.



Sl. Šume crne johe (*Alnus glutinosa*)



Sl. *Betula nana*

## **BILJNI SVIJET U DILUVIJUMU**

Na južnim evropskim padinama lednici su narasli do neslućenih razmjera i spuštali su se duboko ka planinskim padinama, naravno, glacijacijom je bio zahvaćen i Ural. U Sjevernoj Americi moćni diluvijalni lednici spuštali su se duž Stjenovitih planina, sve do Meksika.

Zahlađenje klime je imalo opšti karakter, tako da su i južni djelovi Evrope bili dosta hladni, mada ipak dovoljno topli da bi mogli pružiti utočište termofilnim tercijarnim biljkama koje su se povlačile sa sjevera ka jugu, pred nadiranjem moćne polarne kalote.

Donja sniježna granica na planinama u diluvijumu ležala je znatno niže nego danas. Danas granica vječitog snijega kao indikator termičkih uslova daleko je važnija nego donja granica lednika, jer lednici zbog velike akumulacije hladnoće i sporog topljenja mogu biti prisutni čak i tamo gdje su uslovi povoljni i za šumsku vegetaciju, npr. nije rijedak slučaj da se na Alpima pored lednika nalaze i šumarci različitog drveća, npr. *Larix europaea*. U diluvijumu donja sniježna granica je bila za oko 1 250 m niža nego danas, a srednja godišnja temperatura je bila za 8-10<sup>0</sup> niža od današnje.

Na prostoru zapadne Njemačke u ovom periodu mogle su živjeti samo breza, bor i vrba. Naravno, pored ovog drveća živjele su i mnogobrojne zeljaste vrste biljaka frigorifilnog karaktera, pretežno biljke tundre i hladnih stepa. Među njima bile su mnoge biljke iz arktičkih oblasti (povukle su se ka jugu pred nadirućim ledom) kao i mnoge biljke iz alpijskih oblasti (spustile su se u nizijske predjele u povlačenju pred glečerima koji su se spuštali niz planinske padine).

U srednjeevropskoj ravnici, i uopšte u svim zemljama sjeverne, zapadne, srednje i istočne Evrope, južno od velike ledene kalote u fosilnim slojevima nađene su, između ostalog, sledeće frigorifilne biljke različitog porijekla: *Dryas octopetala*, *Salix polaris*, *Salix herbacea*, *Salix mirsinites*, *Betula nana*, *Polygonum viviparum*, *Ranunculus hyperboreus*, *Arabis saxatilis*, *Saxifraga oppositifolia*, *Potentilla aurea*, *Armeria arctica*, kao i čitav niz mahovina (*Chrysopogon stellatum*, *Timmia norvegica*, *Scorpidium scorpioides* itd.)

Ono što je od bitnog značaja jeste činjenica da u ovim slojevima sa naprijed navedenim nađenim fosilnim biljkama, nisu nađena fosilna polenova zrnca vrsta drveća, što dokazuje da je u tadašnjoj vegetaciji šumska vegetacija nedostajala. Čak se i polenova zrna bora, vrbe i breze, dakle krajnje frigorifilnih drvenastih vrsta, nalaze samo u krajnje minimalnim količinama, što pokazuje da tada u tim uslovima nije bilo mogućnosti za opstanak ni prostiranje frigorifilnih šumskih sastojina.

## **ISTORIJA ARKTO-TERCIJARNE FLORE U TOKU DILUVIJUMA**

Pod arko-tercijarnom florom podrazumijevamo biljni svijet koji je u tercijaru zauzimao manje-više ravnomjerno ogroman prostor gotovo čitave umjerene zone (Holarkt) i to Sjevernu Ameriku, Evropu i Aziju sve do njenih istočnih djelova. Dakle istočna Azija nije bila zahvaćena ledom, tako da se ova stara azijska arko-tercijarna flora očuvala sve do danas u gotovo neizmijenjenom obliku.

Najgore je prošla flora Evrope, u velikoj mjeri je osiromašena i izgubila je mnoge svoje arktotercijarne vrste i rodove. Sjeverna Amerika, naprotiv, dosta je dobro prošla, ona se još uvijek odlikuje velikim brojem vrsta i rodova iz prošlosti, što se tiče istočne Azije tu nekih bitnih promjena nije ni bilo, ledeno doba se gotovo nije ni osjećalo, pa su u kvartaru vladali optimalni termički uslovi.

I dok su u Evropi mnoge vrste propale, a takođe i neki rodovi, u Sjevernoj Americi i danas postoje rodovi: *Thuja*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Sequoia*, *Liriodendron*, *Catalpa* itd., u Evropi je hrast zastupljen sa samo 10-ak vrsta, dok je njihov broj u Sjevernoj Americi daleko veći.

Moćni planinski masivi južne Evrope (Pirineji, Alpi, Apenini, Balkanske planine, Karpati, Kavkaz), pružali su se kao moćni zid upravo u suprotnom pravcu od američkog (sjever-jug), tj. od zapada ka istoku, te su za vrijeme Pleistocena predstavljale gotovo nepremostivu prepreku termofilnim tercijarnim biljkama koje su se povlačile ka južnim evropskim krajevima, tj. u refugijalne prostore Pirinejskog, Apeninskog i Balkanskog poluostrva, odnosno i na sam Kavkaz.

Flora Sjeverne Amerike imala je daleko više prostora na jugu kontinenta, a u Centralnu Ameriku povlačenje ka jugu je bilo praktično neograničeno, dok je za evropski biljni svijet taj prostor bio daleko manji.

Neke biljke uspjele su da se sklone ispred leda i da se sa otopljenjem u interglacijaciji opet vrte u pređašnje sjeverne oblasti ali su za vrijeme poslednje glacijacije ipak uništene, tako da se danas

u srednjoj Evropi više ne nalaze, to su: *Brasenica purpurea*, *Juglans regia*, *Buxus sempervirens*, *Ficus carica*, *Laurus canariensis*.

Mnoge arкто-tercijarne vrste su u Srednjoj Evropi u potpunosti iščezle ili su pak zamijenjene drugim vrstama istih rodova, nestale su: *Thuja occidentalis-thuringiaca*, *Picea omoricoides*, *Euriale europaea*, *Phellodendron elegans*, *Adenostyles schenki* i dr.

Na osnovu fosilnih ostataka znamo da su mnoge vrste za vrijeme tercijara bile široko rasprostranjene i u Evropi ali da su za vrijeme ledenog doba uništene, a to su: *Taxodium*, *Sequoia*, *Libocedrus*, *Thuja*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Torreya*, *Pinus strobus*, *Ginkgo*, *Catalpa* i mnoge vrste roda *Magnolia*, hrasta, oraħa, topole i dr.

Mnoge od njih je čovjek uveo ponovo u kulturu i mnoge od njih uspješno rastu i čak plodonose, ne pokazujući nikakve znake biološke ili ekološke potištenosti. Znači da im savremena srednjoevropska klima potpuno odgovara, a da su iz nje iščezle u svoje vrijeme pod uticajem Velikog ledenog doba.



Sl.*Thuja occidentalis-thuringiaca*



Sl.*Laurus canariensis*

Većina njih se spontano vratila u svoja ranija staništa, ali je za to trebalo dosta vremena s obzirom da se neke od njih veoma sporo rasprostiru (npr. *Aesculus hippocastanum*, autohorijom). On je za vrijeme glacijacije našao utočište u Grčkoj ali zbog autohorije i svojih teških plodova još nije uspio da se vrati u svoje ranije oblasti rasprostranjenja, sve do srednje Evrope.

Pod naletom ledene kalote sa sjevera, arktička flora se kretala u povlačenju ka jugu, u prostor srednjeevropske ravnice. S druge strane, pod pritiskom planinskih glečera pretežno na sjevernim padinama južnih evropskih planina, alpijska flora se povlačila u brdska i nizijska područja. Pod uticajem svih ovih procesa arktička i alpijska flora su se našle na istom manje-više ravničarskom, odnosno brdskom prostoru srednje Evrope i tu su se izmiješale živeći dugo vremena zajedno. Ovim procesima je nastala nova flora, glacialnog porijekla, koju nazivamo arкто-alpijska flora.

Sa otopljenjem klime, ova flora bježi od prostora gdje je došlo do zagrijavanja, krećući se u dva pravca, na sjever ka sjevernom polu i na veće nadmorske visine, ka planinskim vrhovima Alpa. Na taj način arкто-alpijska flora stvara disjunktni areal jer obuhvata arktičku i visokoplaninsku oblast koje su razdvojene srednjoevropskom disjunkcijom.

## POLENSKA ANALIZA

Polenova zrna imaju tu povoljnu osobinu da se mogu veoma dobro fosilizovati, u tako fosilizovanom stanju dosta se lako mogu determinisati, s obzirom da postoje značajne razlike u njihovoj morfologiji i veličini između pojedinih sistematskih biljnih grupa i taksona.

U određenom vremenskom redosledu iz okoline jezera, kao i sa samog jezera, pada na površinu vode polen prisutnih biljaka i taloži se na dno gdje se fosilizuje u manje-više istom obliku i veličini koje je imao u vrijeme taloženja. I tako, sloj po sloj, tresetni masiv postaje svojevrsan ljetopis prošlosti. Međutim, za razliku od listova polenovo zrno manje govori o ekološkim uslovima okoline u momentu kada se polen taložio, tako da ova metoda ima nedostataka. Međutim, nauka koja proučava polen u cjelini, proučava i polen savremenih biljaka koji ukazuje na ekološke osobine.

Mada Valter smatra da se polen razlikuje kod različitih vrsta drveća, u stvarnosti to razlikovanje je veoma teško. Naime, najčešće dobro razlikujemo polen različitih rodova drveća i žbunova ali determinacija vrsta istoga roda prema polenu najčešće je veoma teška.

Legerhajm i Fon Post razradili su specijalan metod polenske analize tresetnih slojeva u močvarama i tresavama. Nema sumnje da je ovaj metodski postupak bio značajan korak naprijed u proučavanju istorije biljnog svijeta.

Sušтина metoda je u tome da se pomoću specijalne burgije uzimaju sa različitih dubina tresetnog profila tresetne probe koje se zatim obrađuju na odgovarajuće načine. Tih proba treba da bude toliko da bi na dovoljan način reprezentovale tresetni profil.

Od svake probe uzima se po nekoliko kubnih cm treseta, koji se zatim kuva u 10% rastvoru KOH ili pak u razblaženoj azotnoj kiselini, ovim postupkom postiže se maceracija, tj. razdvajanje polenovih zrna od ostale mase tresetne probe. Kap tečnosti staklenim laboratorijskim štapićem stavlja se pod mikroskop i posmatra.

Za svaku vrstu ili rod posebno se bilježi svako determinisano polenovo zrno i kada se od svake vrste izbroji 100 do 150 zrna uzima se taj broj kao jedinica. Zatim se izračunava procenat zrna za svaki rod odnsono vrstu, za tu kap. Dobijeni podaci prenose se na dijagram.

Vertikalno su označeni tresetni slojevi i to od najdonjeg do najgornjeg, a horizontalno su predstavljeni polenova zrna u procentualnoj dinamici rodova odnosno vrsta biljaka.

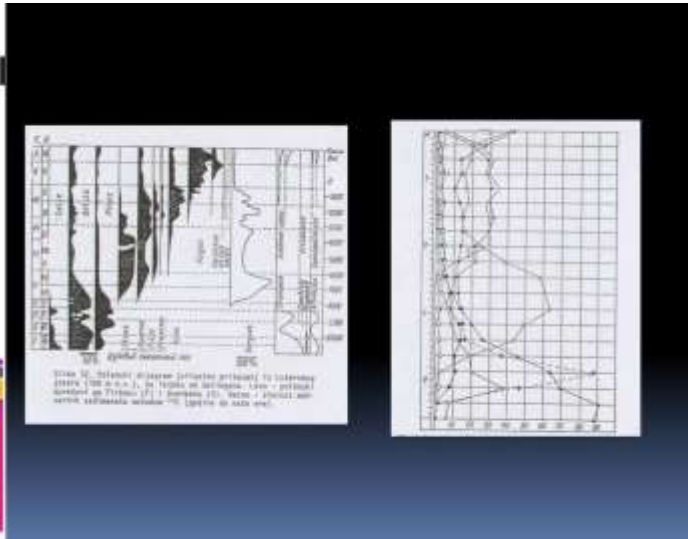
S obzirom da se polenova zrna dosta lako prenose kroz velike prostore, možemo da sudimo i o širim područjima, a ne samo o biljnom svijetu jezera odnosno njegove najbliže okoline.

U interpretaciji dobijenih rezultata moraju se unijeti određene korelacije:

- Četinari produkuju polenova zrna u ogromnim količinama, produkcija lišćara je znatno manja
- Visok % polena može se dobiti za one vrste koje rastu neposredno kraj same močvare, a često daleko manje za udaljenije vrste, mada i njihova produkcija može biti velika

- Mali % polena neke vrste ili roda može se objasniti: malom brojnošću date vrste u okolini, vrsta se nalazi na većoj udaljenosti od močvare i rđavom očuvanošću polenovih zrna.

Polenova zrna se, inače mogu, prije svega vjetrom, prenijeti i na velike udaljenosti i do 400 km. U novije vrijeme čine se značajni pokušaji da se u ove analize uključe i polenova zrna zeljastih biljaka kao i spore mahovina i paprati.



Sl. Polenski dijagram iz Luterskog jezera

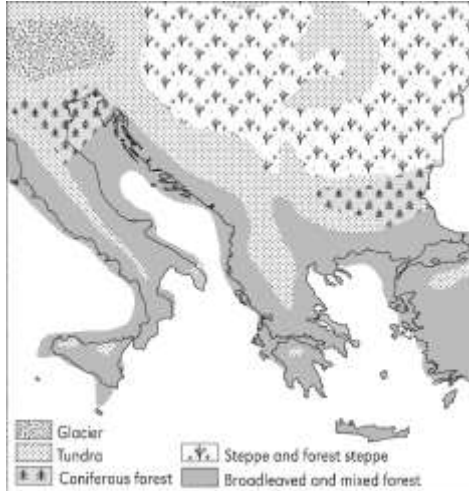
## OPŠTI POGLED NA ISTORIJU BILJNOG SVIJETA BALKANSKOG POLUOSTRVA

Što se tiče pilocenske vegetacije i flore Balkanskog poluostrva, ona već pokazuje određene promjene izazvane pogoršanjem klime i nagovještava dolazak ledenog doba. Pilocenska flora Balkanskog poluostrva je svojevrsna mješavina savremene balkanske flore i mnogo bogatije flore koja danas živi u istočnoj Aziji i Sjevernoj Americi. Za to pilocensko vreme mogu se navesti sledeći rodovi i vrste koje su živjele na teritoriji Balkanskog poluostrva: *Pterocaria*, *Glyptostrobus europaeus*, *Alnus*, *Juglans*, *Corylus*, *Picea excelsa*, *Abies*, *Phragmites*, *Fagus*, *Pinus*, *Quercus*, *Salix*, *Buxus sempervirens*, *Laurus nobilis*, *Acer*, *Castanea*. U pilocenskoj vegetaciji se ističu zimzelene mediteranske, zimzelene četinarske i listopadne šumske i žbunaste zajednice.

Kraj tercijara i prelazak u kvartar su obilježeni pogoršanjem klime, što već početkom kvartara dovodi do nastanka Velikog ledenog doba. To predstavlja jednu od najvećih promjena u klimi i hidrološkim prilikama Sjeverne hemisfere u istoriji Zemlje, što je naravno dovelo i do velikih promjena u sastavu flore i karakteru vegetacije, prije svega u Evropi. Što se tiče Balkanskog poluostrva, tu je glacijacija bila slabije izražena nego u srednjoj i sjevernoj Evropi ali lednicima su bile obuhvaćene mnoge visoke planine. Osim toga i opšta klima je bila znatno hladnija nego u

tercijaru ali je, ipak, čak i za vrijeme vrhunca ledenih doba bila dovoljno topla da pruži utočište mnogim na hladnoću osjetljivim biljkama.

Glacijalni fenomeni su bili najizrazitiji u zapadnom dijelu Balkanskog poluostrva ali to ne znači da je obavezno zapadni dio morao biti u diluvijumu i hladniji.



Sl. Vegetacijski pokrivač na Balkanu tokom ledenog doba

Takođe, postojala je bitna razlika između južnih i sjevernih planinskih strana: za većinu balkanskih lednika je utvrđeno da su se formirali samo na sjevernim padinama ili im je glavni masiv bio na njima, dok su na južnim bili daleko slabije razvijeni. To znači da se na južnim padinama čak i za vrijeme ledenih perioda vegetacija mogla da penje i na relativno znatne nadmorske visine; ovo je od posebne važnosti za šume jer govori u prilog shvatanju da se na Balkanskom poluostrvu čak i za vrijeme glacijalnih perioda održavao kontinuitet šumske vegetacije ali samo

na pojedinim mjestima i u znatno užem pojasu nego što je to slučaj danas.

Značajne klimatske promjene u smislu vlažnih i suvih perioda doprinosili su i odgovarajućoj smjeni šumskih i stepskih flora.

Prema N.Stojanovu(1950) za Balkansko poluostrvo je danas karakteristično sledeće:

1. Relativno bogatstvo flore koja nije redukovana uticajem glacijalnih perioda u onoj mjeri u kojoj se to desilo u sjevernoj i srednjoj Evropi. Balkanska flora je bogatija od flore Apenina i Pirinejskog poluostrva.
2. Izobilje terciarnih relikata u flori Balkana.
3. Značajno je i prisustvo čitavog niza regiona sa mezofilnom reliktnom vegetacijom

Glacijalni relikti na Balkanu:



*Aster alpinus*



*Cerastium decalvans*



*Saxifraga pedemontana*



*Arctostaphylos uva-ursi*



## **BUDUĆE PROMJENE NA KONTINENTIMA I KLIMA**

Vidjeli smo da je prošlost doživjela duboke promjene u geografiji i klimi Zemlje. Prirodno je pitati se šta se sprema za budućnost. Sa razumijevanjem obrazaca i mehanizama tektonike ploča, moguće je predvidjeti buduće kretanje i konfiguraciju kontinentalnih ploča. Kako kontinenti mijenjaju položaj, globalna klima će se promijeniti, a rasponi vrsta će se podijeliti ili spojiti. Neka područja koja su danas hladna će se zagrijati, a druga ohladiti. Za 150 miliona godina od sada, Antarktik i Australija će se ponovo spojiti. Afrika će se pomjeriti na sjever i sudariti sa evropskim kopnom. Sredozemno more više neće postojati. Zaista, smanjenje Sredozemnog mora već počinje. Na kraju će sjeverna obala Afrike ležati na 60° sjeverne geografske širine. To je na sjeveru koliko i današnja Skandinavija. Nasuprot tome, Sibir će se okrenuti prema jugu i ležati približno istoj geografskoj širini kao moderna južna Kina. Za 250 miliona godina kontinentalne kopnene mase će se ponovo spojiti jedna sa drugom ili će ležati veoma blizu. Pangea će ponovo postojati.

Na kraći rok, promjene u zemljinoj orbiti su proizvele uslove sve manje ljetnje insolacije na sjevernoj hemisferi. Geološki dokazi pokazuju da su planinski glečeri širom svijeta počeli da se šire prije oko 4000 godina. Međutim, orbitalni proračuni ne pokazuju da bi Zemlja trebalo da uđe u još jedan glacialni period za nekoliko desetina hiljada godina.



## **Literatura:**

- ✓ Fitogeografija, Milorad Janković
- ✓ Biogeography (Biological diversity across space and time), V. Lomolino, R. Riddie, J. Whittaker
- ✓ Impact of ice ages on phylogeographic patterns of forest bird species: *Phylloscopus collybita*, *Prunella modularis* and *Certhia familiaris* (doctoral dissertation), Marko B. Raković
- ✓ Značaj ledenih doba u pleistocenu na rasprostranjivanje životinja, Barišić, Meri
- ✓ Ledeno doba: Podravski fosili iz daleke prošlosti, Jurica Sabol