

Oznaka poročila: ARRS-RPROJ-ZP-2016/10



## ZAKLJUČNO POROČILO RAZISKOVALNEGA PROJEKTA

### A. PODATKI O RAZISKOVALNEM PROJEKTU

#### 1. Osnovni podatki o raziskovalnem projektu

<b>Šifra projekta</b>	Z1-4275
<b>Naslov projekta</b>	Enotnost biogeografske zgodovine pri jamski favni in njeni vzroki
<b>Vodja projekta</b>	25832 Valerija Zakšek
<b>Tip projekta</b>	Zt Podoktorski projekt - temeljni
<b>Obseg raziskovalnih ur</b>	3400
<b>Cenovni razred</b>	A
<b>Trajanje projekta</b>	09.2011 - 08.2013
<b>Nosilna raziskovalna organizacija</b>	481 Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta
<b>Raziskovalne organizacije - soizvajalke</b>	
<b>Raziskovalno področje po šifrantu ARRS</b>	1 NARAVOSLOVJE 1.03 Biologija 1.03.01 Zoologija in zoofiziologija
<b>Družbeno-ekonomski cilj</b>	13.01 Naravoslovne vede - RiR financiran iz drugih virov (ne iz SUF)
<b>Raziskovalno področje po šifrantu FOS</b>	1 Naravoslovne vede 1.06 Biologija

### B. REZULTATI IN DOSEŽKI RAZISKOVALNEGA PROJEKTA

#### 2. Povzetek raziskovalnega projekta<sup>1</sup>

SLO

V projektu smo se osredotočili na raziskave primerjave filogenije in filogeografije večih vodnih podzemeljskih taksonov s podobno razširjenostjo vzdolž Dinarskega krasa. Poznavanje filogeografskih procesov in genetske strukture populacij pogloblja naše razumevanje poti, po katerih so zgodovinski dogodki vplivali na evolucijo populacij in vrst. Tekom projekta smo raziskali in razjasnili filogenijo, filogeografijo in evolucijo slepe postranice *Niphargus steueri*,

temeljito dopolnili in razširili filogeografsko raziskavo jamskega cevkarja *Marifugia cavatica* in dopolnili filogeografsko strukturo jamskih kozic *Troglocaris* s. str. Na jamskih kozicah smo testirali delovno hipotezo, da genski pretok med populacijami znotraj filetskih linij sledi današnjim podzemeljskim vodnim povezavam in ugotovili, da genetska diferenciacija ni posledica recentnih, ampak preteklih hidroloških povezav. Primerjava razširjenosti filetskih linij slepe postranice, jamskega cevkarja, jamskih kozic, človeške ribice in jamske školjke je pokazala, da je vzorec skupne filogeografske delitve manjši kot so nakazovale predhodne raziskave. Zavrnili smo hipotezo skupne filogeografske delitve nekaterih vodnih jamskih taksonov s podobno razširjenostjo vzdolž Dinarskega krasa, ki bi nakazovala na skupne vikariantske procese, ki so jih oblikovali, saj so filogenetski odnosi med posameznimi filetskimi linijami iz podobnih geografskih območjih med taksoni različni. Ocene starosti posameznih filetskih linij so se izkazale za precej variabilne in neskladne med posameznimi taksoni. Ocenili smo, da se je glavna diferenciacija kompleksa slepih postranic in jamskega cevkarja zgodila v miocenu, medtem ko je diferenciacija jamskih kozic *Troglocaris* s. str. mlajša, iz obdobja pliocena in pleistocena. Zaključujemo, da različni taksoni na Dinarskem krasu naseljujejo ista območja, a rezultati kažejo, da je biogeografska zgodovina in procesi, ki so do njih pripeljali med taksoni precej raznoliki.

ANG

During the project we focused our research on comparison of phylogeny and phylogeography of selected aquatic subterranean taxa with similar distribution along the Dinaric karst. Knowledge about phylogeographic processes and genetic structure of populations is necessary for our understanding of patterns and processes in which historical events influenced evolution of populations and species. During the project we studied and resolved phylogeny, evolution and phylogeography of the cave amphipod *Niphargus steueri*, thoroughly complement and significantly extended phylogeographic study of the cave tube worm *Marifugia cavatica* and complement phylogeographic structure of the cave shrimps *Troglocaris* s. str. We have tested a hypothesis that gene flow between populations within a phyletic lineage is correlated with recent hydrography and underground water connections in cave shrimps and showed that genetic differentiation is not result of recent but more likely of past hydrological connections. Comparison of distribution of phyletic lineages of the cave amphipod, the cave tube worm, the cave shrimp, the European cave salamander and cave bivalve showed that similar distribution of phyletic lineages is much lower than it was indicated according to the results of the previous studies. It turned out that the common pattern of splits between different phyletic lineages share only some common characteristics, meanwhile a larger part remains a specific of an individual taxa. We rejected a hypothesis of common phylogeographical splits of selected aquatic subterranean taxa with concordant distribution along the Dinaric karst, which would indicate that common vicariant processes have shaped phylogeographic structure of each taxa, but phylogenetic relationships between phyletic lineages from similar geographic areas among selected taxa are different. Dating of selected taxa and phyletic lineages are quite variable and inconsistent between different taxa. Dates of main differentiation for cave amphipods and the cave tube worm were estimated to have occurred in Miocene, meanwhile estimates for differentiation of cave shrimps are younger, dated to Pliocene and Pleistocene periods. We concluded that various taxa on the Dinaric karst inhabit the same areas, but results show that biogeographic history and processes which led to them are quite diverse between taxa.

### 3. Poročilo o realizaciji predloženega programa dela na raziskovalnem projektu<sup>2</sup>

Filogenija, filogeografija in evolucija slepe postranice *Niphargus steueri*  
 V raziskavo smo vključili 153 osebkov iz 60 lokacij vzdolž Dinarskega krasa, nabor taksonov pa je zajemal vse štiri znane podvrste (*N. s. steueri*, *N. s. liburnicus*, *N. s. subtypicus* in *N. s. kolombatovici*) ter nekatere morfološko podobne in domnevno bližnje sorodne vrste (*N. croaticus*, *N. redensceki* in *N. dolichopus*). Določili smo nukleotidno zaporedje mitohondrijskega in jedrnega markerja; 650 nukleotidov dolg odsek gena za citokrom oksidazo I (COI) in skoraj 2000 nukleotidov dolg odsek ITS. Z dodatnimi markerji smo na manjšem naboru osebkov znotraj celotnega rodu *Niphargus* pokazali, da je klad skupaj še s tremi vrstami monofiletski (Delić et al. 2016). Znotraj klada smo ugotovili veliko genetsko diferenciacijo, najbolj presenetljivi pa sta dve ločeni evolucijski liniji; ena vključuje tri do sedaj prepoznane podvrste (*N. steueri*, *N. liburnicus* in *N. subtypicus*), druga pa (*N. subtypicus*, *N. croaticus* in *N. dolichopus*). Preseneča sestrski odnos *N. subtypicus* in *N. croaticus*, ki se morfološko močno razlikujeta, t.i. jezerski in dolgonogi ekomorf (Slika 1). Rezultati kažejo na to, da je v alopatriji

radiacija neadaptivna, medtem ko v simpatriji prihaja do adaptivne radiacije, torej evolucije novih ekomorfov. Na tej osnovi smo postavili delovno hipotezo, da je glavno vodilo prehoda iz predniškega jezerskega v ekstremno dolgonogi ekomorf kompeticija in zasedenost ekoloških niš. Da bi testirali to hipotezo, smo pripravili študijo evolucije morfologije in kompeticije (Zakšek et al., vpis v poročilo), kjer smo raziskali evolucijo morfologije in s pomočjo filogenetskega pristopa testirali vlogo kompeticije. Rezultati potrjujejo delovno hipotezo, da je prav kompeticija tista, ki je vodila v takšno močno morfološko diferenciacijo ene sestrške vrste slepe postrance.

Ugotovljena velika genetska diferenciacija ima tudi taksonomske implikacije, saj smo z različnimi molekularnimi pristopi ocenili, da je znotraj klada od 5 do 13 MOTU-jev (»molecular operational taxonomic unit«). Poleg ugotovljenih novih vrst znotraj klada ugotavljamo, da je znotraj nekaterih že opisanih vrst genetska diferenciacija veliko manjša kot znotraj ene podvrste *N. steueri*; *N. dolichopus* je genetsko izredno podoben *N. croaticus*, zato ju je treba sinonimizirati. Ti rezultati bodo tudi izhodišče za taksonomsko revizijo skupine (Slika 2).

Filogeografija jamskih kozic iz rodu *Troglocaris* s. str.

Z namenom razrešitve posameznih še nejasnih delov v filogeografski strukturi jamskih kozic (predvsem v Istri in v Italiji) smo že obstoječe podatke dopolnili z dodatnimi nukleotidnimi zaporedji osebkov iz 18 novih populacij za en mitohondrijski in en jedrni marker. Tako smo potrdili obstoj še ene vrste jamskih kozic v Istri in dopolnili razširjenost t.i. soške filogeografske skupine. Predhodne raziskave podzemeljske favne so v glavnem nakazovale alopatrično razširjenost, z vključitvijo novih populacij in osebkov pa ugotavljamo, da se jamske kozice iz različnih skupin na več lokacijah pojavljajo tudi sintopo, areali nekaterih skupin se lahko precej prekrivajo. Kljub dodatnim vzorcem in analizam so filogenetski odnosi še vedno slabo podprti. Pri jamskih kozicah smo testirali delovno hipotezo, da genski pretok med populacijami znotraj filetskih linij sledi današnjim podzemeljskim vodnim povezavam. Na osnovi zbranih podatkov o sedanjih podzemeljskih vodnih povezavah, ki so večinoma rezultat sledilnih poskusov, smo na osnovi rezultatov analize molekulske variance (AMOVA) znotraj posameznih filetskih linij delovno hipotezo tudi zavrnil. Rezultati so pokazali, da genetska diferenciacija ni posledica recentnih, ampak preteklih hidroloških povezav.

Filogeografija jamskega cevkarja *Marifugia cavatica*

V filogeografsko raziskavo smo vključili 27 populacij jamskega cevkarja vzdolž celotnega Dinarskega krasa, kar je za jamskega cevkarja, za katerega ni znanih veliko lokacij in je večinoma vzorčenje izredno težavno, res veliko. Tekom analiz so rezultati nakazovali možnost sintopega pojavljanja dveh filetskih linij. Da bi potrdili ali ovrgli hipotezo sintopega pojavljanja dveh ozko sorodnih kriptičnih jamskih vrst, smo v analizo vključili še dodatne osebke iz večih različnih vzorčenj in dodatni jedrni marker, ki bi lahko prispeval še k razrešitvi filogenetskih odnosov med filetskimi linijami. Na osnovi nukleotidnih zaporedij treh genetskih markerjev smo ugotovili veliko genetsko diferenciacijo jamskega cevkarja in obstoj štirih filetskih linij. Areali posameznih linij so med seboj zelo različni, vsekakor je zanimiv kar 250 kilometrov dolg areal centralne linije (Slika 3). Okoljske značilnosti presenetljivo tega velikega areala Centralne linije jamskega cevkarja so zelo raznolike, znotraj areala je več hidrografske ločenih območij in zato preseneča majhna genetska diferenciacija. Kljub vključitvi dodatnega markerja so filogenetski odnosi med linijami slabo podprti. Potrdili smo tudi sintopijo dveh ozko sorodnih kriptičnih podzemeljskih vrst. Da gre za zanimiv fenomen, saj po teoriji kompetitivnega izključevanja dve morfološko enaki vrsti ne moreta sobivati (Zakšek & Trontelj, 2012), smo opozorili na 21. Mednarodni konferenci podzemeljske biologije in ga raziskujemo naprej. Vzpostavljeno je bilo sodelovanje z dr. Eleno Kupriyanovo (Australian Museum), eno izmed vodilnih strokovnjakinj za morfološke raziskave cevkarjev. Primarni cilj sodelovanja je ugotoviti, ali se filetske linije jamskega cevkarja med seboj tudi morfološko razlikujejo in predvsem, ali se po morfoloških značilnostih razlikujejo osebki, ki sobivajo.

V času projekta smo izvedli tudi terenske raziskave v Bosni in Hercegovini (bližina Sarajeva), kjer smo na zanimivi in geografsko izolirani lokaciji našli cevke jamskega cevkarja. Najdba je izredno zanimiva, saj je lokacija popolnoma izolirana in zunaj znanega območja razširjenosti, približno 150 kilometrov oddaljena od najbližjih znanih populacij.

Biogeografija

V biogeografske analize smo vključili naslednje taksone razširjene vzdolž Dinarskega krasa: jamske kozice, jamskega cevkarja, slepe postrance, človeško ribico (*Proteus anguinus*) (iz

Gorički & Trontelj, 2006) in jamske školjke *Congerina spp.* (iz Bilandžija et al., 2013). Pokazali smo, da je izredno pomembno v študije katerih cilj je tudi identifikacija MOTU ali ESU vključevati večje število osebkov in gosto vzorčenje populacij, saj se območja posameznih skupin pogosto prekrivajo; gre za t.i. kriptične taksone, ki jih na osnovi morfoloških znakov ne moremo razlikovati (npr. jamski cevkar, jamske kozice. Za izredno genetsko raznoliko in pestro se je izkazalo območje Krasa v Italiji in v Istri. V južni Hercegovini, ki je prav tako eden izmed centrov podzemeljske biodiverzitete, smo prepoznali izredno veliko genetsko pestrost jamskega cevkarja, medtem ko sta filetski liniji slepih postranic in jamske kozice precej enotni. Za vsak takson smo ugotovili veliko genetsko razdrobljenost in delitev na več ločenih linij z večinoma majhnimi areali, na osnovi katerih lahko opredelimo tudi varstveno pomembne enote.

Nove filogeografske analize in dopolnitve pri posameznih taksonih so pokazale, da je vzorec skupne filogeografske delitve manjši kot so nakazovale predhodne raziskave. Za vsak posamezen takson smo z različnimi pristopi in metodami za delineacijo (ABGD, PTP) določili MOTU-je, zanje z različnimi pristopi opredelili območja razširjenosti (točkovni podatki, točkovni podatki s pufrom, minimalni konveksni poligoni, kvadrati 20x20 km) in primerjali skladnost razširjenosti filetskih linij. Prepoznali smo glavna območja - centre prekrivanja filetskih linij skupin različnih vodnih organizmov: Istra, matični Kras (porečje Reke), porečje Ljubljaničice, JV Slovenija, Lika, Bosanska krajina in južna Hercegovina (Slika 6). Ta območja so kot kraški otoki na katerih se skupaj pojavljajo filetske linije različnih taksonov. Zaradi nekaterih nerazrešenih filogenetskih odnosov jamskega cevkarja in jamskih kozic je težko identificirati skupen vzorec filogeografske delitve, težavno je bilo vključevanje filogenetske pestrosti in hierarhična Bayesova analiza. Zavrnilo smo hipotezo skupne filogeografske delitve nekaterih vodnih jamskih taksonov s podobno razširjenostjo vzdolž Dinarskega krasa, ki bi nakazovala na skupne vikariantske procese, ki so jih oblikovali, saj so filogenetski odnosi med posameznimi filetskimi linijami iz podobnih geografskih območij med taksoni različni. Za vsak takson smo med posameznimi sestrskimi filetskimi linijami določili območja filogeografskih prekinitev. Izkazalo se je, da je med obravnavanimi taksoni najbolj skladno območje prekinitev med severnimi in južnimi Dinaridi, za katerega je značilna tudi nizka biotska pestrost podzemeljske favne. Identificirana skupna območja razširjenosti in območja filogeografskih prekinitev smo podrobneje analizirali in skušali prepoznati okoljske dejavnike, ki identificirane skladne vzorce najboljše opredeljujejo.

Rezultati analize hidrogeoloških dejavnikov kažejo, da so vsa identificirana skupna območja med sabo tudi hidrografska ločena. Zanimivo pa je, da je pri nekaterih taksonih genetska diferenciacija med dvema hidrografskima območjema izredno majhna, npr. območje Like in Bosanske Krajine, kjer je pri jamskem cevkarju in postranici *N. croaticus* genetska diferenciacija izredno majhna, medtem ko sta pri jamski kozici in človeški ribici tukaj dve popolnoma ločeni filetski liniji. Ugotavljamo, da je za območje najbolj skladne filogeografske prekinitev med severnimi in južnimi značilen večji delež neprepustnih kamnin in kamninske podlage s slabo prepustnostjo v primerjavi z ostalimi območji, kjer imajo obravnavani taksoni centre razširjenosti.

Zaključujemo, da različni taksoni na Dinarskem krasu naseljujejo ista območja, a rezultati kažejo, da je biogeografska zgodovina in procesi, ki so do njih pripeljali so med taksoni precej raznoliki. Podzemeljsko okolje je izredno fragmentirano in v podzemlju vladajo ekstremne okoljske razmere. Habitati v podzemlju so izolirani od površinskih, kar predstavlja močno bariero in »izziv« za kolonizatorje. Na tako je bila verjetno dinamika disperzije in kolonizacije vsakega taksona tako specifična. Prav raziskava slepe postranice nam je pokazala, da je za boljše razumevanje evolucije dinarske faune treba upoštevati tudi vloga disperzije in medvrstnih interakcij.

#### Časovni okvir

Da bi preverili delovno hipotezo o približno sočasnem nastanku podobnih filetskih linij, smo z uporabo Bayesovega pristopa v programskem paketu BEAST ocenili časovne ocene cepitev za vsak takson z različnimi pristopi (različni modeli molekularne ure, različni načini kalibracije) s pomočjo katerih smo ugotovili, da lahko umestimo čase divergence glavnih filetskih linij slepe postranice in jamskega cevkarja v čas srednjega in poznega miocena, medtem ko so divergence znotraj jamskih kozic veliko mlajše, datirane v obdobje pliocena in pleistocena (Slika 3 in 4). Ugotovljene različne časovne ocene cepitev med filetskimi linijami različnih taksonov umeščajo diferenciacijo v različna časovna obdobja in kot take nakazujejo, da gonilo

cepitev med različnimi linijami ni bilo enako sosledje vikariantskih dogodkov.

Naravovarstvena ocena in endemizem

Identificirana skladna območja razširjenosti filetskih linij in identifikacija ESU nam razkrivajo pomembna območja kriptične diverzitete in endemizma. Prepoznali smo dve pomembni območji kriptične diverzitete in endemizma v podzemeljski Reki in Istre. Za izredno genetsko pestro in razdrobljeno se je izkazalo območje Dolenjske in Bele krajine, kar pa glede na hidrografske specifikke plitvega krasa tega območja ne preseneča. Rezultati so razkrili tudi nekaj novih podzemeljskih vrst za Slovenijo, saj smo ugotovili, da živita v Sloveniji vsaj dve vrsti jamskega cevkarja, tri vrste jamskih kozic in nova vrsta slepe postranice. Tako je do sedaj znana diverziteta jamskih živali v Sloveniji bogatejša še za nekaj novih taksonov.

#### **4. Ocena stopnje realizacije programa dela na raziskovalnem projektu in zastavljenih raziskovalnih ciljev<sup>3</sup>**

Predlagani program raziskovalnega projekta je bil v večji meri realiziran in izvajanje dela je v večji meri sledilo predlaganemu načrtu. Kljub nekaterim spremembam, ki so opisane v točki 5 menimo, da smo glavne raziskovalne cilje uspešno realizirali. Raziskali smo filogenijo, filogeografijo in evolucijo slepe postranice in na ta način v analize filogeografskih vzorcev vključili še dodaten takson. Na jamskih kozicah smo testirali delovno hipotezo, da genski pretok med populacijami znotraj filetskih linij sledi današnjim podzemeljskim vodnim povezavam in ugotovili, da genetska diferenciacija ni posledica recentnih, ampak preteklih hidroloških povezav. Nove filogeografske analize in dopolnitve pri posameznih taksonih so pokazale, da je vzorec skupne filogeografske delitve manjši kot so nakazovale predhodne raziskave. Zavrnilo smo hipotezo skupne filogeografske delitve nekaterih vodnih jamskih taksonov s podobno razširjenostjo vzdolž Dinarskega krasa, ki bi nakazovala na skupne vikariantske procese, ki so jih oblikovali, saj so filogenetski odnosi med posameznimi filetskimi linijami iz podobnih geografskih območjih med taksoni različni. Zaključujemo, da različni taksoni na Dinarskem krasu naseljujejo ista območja, a rezultati kažejo, da je biogeografska zgodovina in procesi, ki so do njih pripeljali so med taksoni precej raznoliki.

#### **5. Utemeljitev morebitnih sprememb programa raziskovalnega projekta oziroma sprememb, povečanja ali zmanjšanja sestave projektne skupine<sup>4</sup>**

V določenih delih je prihajalo do sprememb oziroma modifikacij začrtane smeri, nekatere smo opisali že v predhodnih letnih poročilih. Več časa od v načrtu predvidenega smo namenili raziskovanju jamskega cevkarja, kar je doprineslo k bolj jasni filogeografski strukturi in boljšemu izhodišču za študijo biogeografskih vzorcev. Raziskava filogenije in filogeografije jamskega cevkarja je bila časovno zahtevnejša kot smo predvidevali, saj smo med vključevanjem novih populacij in osebkov naleteli na naslednje težave: nepričakovano sintopo pojavljanje dveh filetskih linij in težave s pomoževanjem psevdogenov na citokromu b. Da bi potrdili ali ovrgli hipotezo sintopega pojavljanja, smo v analizo vključili še dodatne osebke iz večih različnih vzorčenj. Z namenom razrešitve filogenetskih odnosov smo vključili še dodaten jedrni marker. Ker je nabor že znanih in uporabnih markerjev pri cevkarjih iz družine Serpulidae majhen, je bilo potrebnega kar precej testiranja in laboratorijskega dela, da smo našli ustrezen marker. Nabor že znanih in uporabnih markerjev pri cevkarjih iz družine Serpulidae je majhen, njihovo pomnoževanje pa težavno (npr. Halt et al., 2009). Zaradi nerazrešenih filogenetskih odnosov je bila težavno tudi oblikovanje jasnih biogeografskih hipotez. Predvidevali smo izdelavo kladogramov območij, a zaradi nejasnih in slabo podprtih filogenetskih odnosov znotraj jamskega cevkarja in jamskih kozic taka primerjava ni bila smiselna. Zanesljivost rezultatov analize je namreč odvisna predvsem od razrešenih filogenetskih odnosov znotraj vsakega taksona. Ker smo več časa porabili za razrešitev filogeografske strukture jamskega cevkarja in za dopolnitve vzorcev ostalih taksnov, ki so bili osnova za biogeografske analize, smo med okoljskimi dejavniki nekoliko zožili nabor dejavnikov; v test korelacije razširjenosti filetskih linij glede na okoljske dejavnike smo vključili podatke o hidrografiji in geologiji, ne pa tudi klimatskih. Tekom projekta je bilo načrtovano tudi krajše usposabljanje v tujini, ki pa žal zaradi težav v nosečnosti in porodniškega dopusta ni bilo realizirano. Zaradi porodniškega dopusta je prišlo tudi do zamika oddaje zaključnega poročila.

#### **6. Najpomembnejši znanstveni rezultati projektne skupine<sup>5</sup>**

Znanstveni dosežek			
1.	COBISS ID	00000000	Vir: vpis v obrazec
	Naslov	SLO	Filogenija in evolucija slepe postranice <i>Niphargus steueri</i>
		ANG	Phylogeny and evolution of cave amphipod <i>Niphargus steueri</i>
	Opis	SLO	Ugotovili smo veliko genetsko diferenciacijo znotraj klada, najbolj presenetljivi pa sta dve ločeni evulucijski liniji; ena vključuje tri do sedaj prepoznane podvrste ( <i>N. steueri</i> , <i>N. liburnicus</i> in <i>N. subtypicus</i> ), druga pa ( <i>N. subtypicus</i> , <i>N. croaticus</i> in <i>N. dolichopus</i> ). <i>N. subtypicus</i> in <i>N. croaticus</i> se morfološko močno razlikujeta, t.i. jezerski in dolgonogi ekomorf. Rezultati kažejo na to, da je v alopatriji radiacija neadaptivna, medtem ko v simpatriji prihaja do adaptivne radiacije, torej evolucije novih ekomorfov. Na osnovi teh rezultatov smo postavili delovno hipotezo, da je glavno vodilo prehoda iz predniškega jezerskega v ekstremno dolgonogi ekomorf kompeticija. Da bi testirali to hipotezo, smo pripravili študijo, ki vključuje filogenijo, evulucijsko modeliranje morfologije in modeliranje kompeticije in disperzije. Rezultati kažejo, da je prav kompeticija tista, ki je vodila v takšno močno morfološko diferenciacijo ene vrste znotraj kompleksa slepe postranice.
		ANG	The clade is highly genetically differentiated, the most unexpected finding are two clearly separated evolutionary lineages; one is comprising of three subspecies ( <i>N. steueri</i> , <i>N. liburnicus</i> in <i>N. subtypicus</i> ) and the other one another set of taxa ( <i>N. subtypicus</i> , <i>N. croaticus</i> in <i>N. dolichopus</i> ). <i>N. subtypicus</i> in <i>N. croaticus</i> are highly morphologically divergent, they could be assigned to two different ecomorphs, so called lake and daddy longleg ecomorph. Results are indicating that non adaptive radiation acts in allopatry, meanwhile in sympatry adaptive radiation leads to origin of new ecomorph. According to those results, a new working hypothesis was set: competition between species is leading transition from one ecomorph to another. To test the hypothesis, a study of phylogeny, modelling of morphological evolution and modelling of competition and dispersal from spatial and molecular data were performed. Results support our hypothesis that competition was a main process leading to high morphological differentiation within the clade.
	Objavljeno v	V pripravi.	
	Tipologija	1.01 Izvirni znanstveni članek	
2.	COBISS ID	2943567	Vir: COBISS.SI
	Naslov	SLO	Ali lahko s pomočjo okoljskih parametrov napovemo območja kriptične diverzitete?
		ANG	Can environment predict cryptic diversity? The case of <i>Niphargus</i> inhabiting Western Carpathian groundwater
	Opis	SLO	V zadnjem desetletju so številne raziskave pokazale, da so v vodnih podzemeljskih habitatih pogoste ozko razširjene kriptične vrste, ki se pogosto pojavljajo tudi le kot izolirane populacije. Predhodne raziskave vodnih podzemeljskih taksonov so pokazale, da heterogenost habitatov lahko vodi v speciacijo in da lahko iz razširjenosti predvidevamo na speciacijo. Testirali smo predikcijo, da so vrste, ki so razširjene v različnih povodjih in kraških območjih, pravzaprav skupine različnih vrst. Z uporabo treh neodvisnih molekularskih markerjev (COI, H3 in 18S) smo raziskali populacije slepih postranic iz rodu <i>Niphargus</i> v enajstih jamah v zahodnih Karpatih (Romunija). Rezultati so pokazali da 1) populacije, ki smo jih raziskovali pripadajo osmim različnim vrstam iz dveh popolnoma različnih filogenetskih kladov slepih postranic; 2) ozko endemne vrste so pravzaprav kompleksi morfološko podobnih vrst, ki jih brez uporabe molekularskih tehnik ni mogoče prepoznati. Za delimitacijo vrst smo uporabili naslednje kriterije:
		ANG	

		koncept monofilije, skladnost med mitohondrijsko in jedrno DNA in patristične razdalje. V okviru študije smo prediskutirali tudi koncept kriptičnih vrst in prispevek prepoznavanja novih vrst k regionalni biodiverziteti.
	ANG	In the last decade, several studies have shown that subterranean aquatic habitats harbor cryptic species with restricted geographic ranges, frequently occurring as isolated populations. Previous studies on aquatic subterranean species have implied that habitat heterogeneity can promote speciation and that speciation events can be predicted from species' distributions. We tested the prediction that species distributed across different drainage systems and karst sectors comprise sets of distinct species. Amphipods from the genus <i>Niphargus</i> from 11 caves distributed along the Western Carpathians (Romania) were investigated using three independent molecular markers (COI, H3 and 28S). The results showed that: 1) the studied populations belong to eight different species that derive from two phylogenetically unrelated <i>Niphargus</i> clades; 2) narrow endemic species in fact comprise complexes of morphologically similar species that are indistinguishable without using a molecular approach. The concept of monophyly, concordance between mitochondrial and nuclear DNA, and the value of patristic distances were used as species delimitation criteria. The concept of cryptic species is discussed within the framework of the present work and the contribution of these species to regional biodiversity is also addressed.
	Objavljeno v	Public Library of Science; PloS one; 2013; Vol. 8, no. 10; str. 1-13, e76760; Impact Factor: 3.534; Srednja vrednost revije / Medium Category Impact Factor: 2.663; A': 1; WoS: RO; Avtorji / Authors: Meleg Ioana N., Zakšek Valerija, Fišer Cene, Kelemen Beatrice Simona, Moldovan Oana Teodora
	Tipologija	1.01 Izvirni znanstveni članek
3.	COBISS ID	3744591 Vir: COBISS.SI
	Naslov	SLO Biotske in abiotske determinante evolucije dolžine okončin pri slepih postranicah
		ANG Biotic and abiotic determinants of appendage length evolution in a cave amphipod
	Opis	SLO Podzemeljske živali so znane po njihovih močno evoluiranih fenotipih. So brez oči, depigmentirane in imajo v primerjavi s površinskimi sorodniki podaljšane okončine. Tradicionalno povečano dolžino anten in nog jamskih živali pojasnjujejo kot konsekvenco selekcije na ne-vidne čute in kot nekaj kar prispeva k povečani sposobnosti najti hrano v energijsko revnem okolju. Večinoma velja, da variacija v dolžini okončin med jamskimi vrstami izvira iz razlik v času, ko so vrste kolonizirale podzemeljski habitat. V tej študiji smo analizirali variacijo v dolžini okončin pri slepi postranici <i>N. croaticus</i> . Relativne dolžine okončin znatno variirajo med populacijami. Z uporabo multilokusne filogenetske analize smo pokazali ugnezenost vrste znotraj visoko specializiranega kompleksa slepih postranic <i>N. steueri</i> in tako zavrnili časovno hipotezo. Raziskali smo tudi učinke in moč dveh okoljskih dejavnikov, vodnega toka in prisotnost kompetitorja <i>N. subtypicus</i> . Populacije v jamah s tekočo vodo imajo krajše okončine kot populacije v jezerih. Prisotnost sestrške kompetitorske vrste vodi v daljše okončine v stoječih vodah, medtem ko v tekoči vodi nima vpliva. Abiotski dejavniki imajo močnejši učinek v primerjavi z biotskimi. Velika variacija v dolžini okončin med sosednjimi populacijami kaže, da se morfologija jamskih členonožcev hitro spreminja in zato ne more biti uporabljena kot prediktor starosti vrste. Izgleda, da so dolge okončine bolj povezane z odsotnostjo vodnega toka in kot premik znaka (character displacement) ko so v simpatriji in kompeticiji z ekološko podobnimi vrstami kot pa neka

		generalna adaptacija na jamsko življenje.
	ANG	Subterranean animals are known for their highly evolved phenotypes. They are eyeless, depigmented and possess elongated appendages compared to their surface relatives. Increased antenna and leg length of cave species has traditionally been explained as a consequence of selection for non-visual senses and increased food finding ability in an environment low in energy. Variation in appendage length between cave species is usually thought to result from differences in time since the colonization of the subterranean habitat. In this study, we analyzed appendage length variation in the Dinaric amphipod species <i>Niphargus croaticus</i> . Relative length of appendages varied substantially among populations. Using multilocus phylogenetic analysis, we showed that the species is nested within highly specialized <i>N. steueri</i> species complex and rejected the time hypothesis. Next, we explored the effects and strength of two environmental factors, water flow and presence of a competing species, <i>N. subtypicus</i> . Populations in caves with flowing water had shorter appendages than populations in cave lakes. Presence of the competing sister species did lead to longer appendages in stagnant water, but had no effect in flowing water. Abiotic factors had a stronger effect than biotic factors, but their relative strength differed among appendage pairs. High variation in appendage length between adjacent population shows that the morphology of cave arthropods is changing quickly and therefore cannot be used to predict species age. Rather than being a general adaptation to cave life, long appendages seem to be associated with the absence of water flow as well as character displacement when in sympatry with ecologically similar competing species.
Objavljeno v		Zoological Society of London; Journal of zoology; 2016; Vol. , iss.; 9 str., [in press]; Impact Factor: 1.883; Srednja vrednost revije / Medium Category Impact Factor: 1.336; A': 1; WoS: ZM; Avtorji / Authors: Delić Teo, Trontelj Peter, Zakšek Valerija, Fišer Cene
Tipologija		1.01 Izvirni znanstveni članek

## 7. Najpomembnejši družbeno-ekonomski rezultati projektne skupine<sup>6</sup>

	Družbeno-ekonomski dosežek					
1.	COBISS ID	30216153 Vir: COBISS.SI				
	Naslov	<table border="1"> <tr> <td>SLO</td> <td>Paradoks sintopije kriptičnih linij vodnih podzemeljskih taksonov na Dinarskem krasu</td> </tr> <tr> <td>ANG</td> <td>The paradox of syntopy in cryptic stygobiont lineages from the Dinaric Karst</td> </tr> </table>	SLO	Paradoks sintopije kriptičnih linij vodnih podzemeljskih taksonov na Dinarskem krasu	ANG	The paradox of syntopy in cryptic stygobiont lineages from the Dinaric Karst
SLO	Paradoks sintopije kriptičnih linij vodnih podzemeljskih taksonov na Dinarskem krasu					
ANG	The paradox of syntopy in cryptic stygobiont lineages from the Dinaric Karst					
	Opis	<table border="1"> <tr> <td>SLO</td> <td>V zadnjem desetletju so filogeografske analize razkrile veliko stopnjo kriptične diverzitete podzemeljskih taksonov. V večini primerov se je izkazalo, da so kriptične vrste tudi alopatrične. Poglobljena filogeografska študija jamskih kozic <i>Troglocaris</i> s. str. in jamskega cevkarja <i>Marifugia cavatica</i> pa je pokazala, da je pokazala veliko genetsko diferenciacijo obeh taksonov; večina kriptičnih linij je alopatričnih. A šele vključevanje večjega števila osebkov in novih populacij v analize je pokazalo območja simpatrije različnih skupin, ki so so morfološko enaki. Identificirali smo območje simpatrije in sintopije jamskih kozic in jamskega cevkarja na Italijanskem krasu in Istrskem polotoku. Po principu kompetitivnega izključevanja pa naj dve ozko sorodni vrsti nebo sobivali v stabilnem okolju; razlikovati bi se morali v svoji ekološki niši, ker brez diferenciacije bi se morali ena drugo izključiti po principu kompetitivnega izključevanja. Ta zanimiv paradoks lahko razložimo z vsaj tremi hipotezami: ker lokacij sintopega pojavljanja ni</td> </tr> </table>	SLO	V zadnjem desetletju so filogeografske analize razkrile veliko stopnjo kriptične diverzitete podzemeljskih taksonov. V večini primerov se je izkazalo, da so kriptične vrste tudi alopatrične. Poglobljena filogeografska študija jamskih kozic <i>Troglocaris</i> s. str. in jamskega cevkarja <i>Marifugia cavatica</i> pa je pokazala, da je pokazala veliko genetsko diferenciacijo obeh taksonov; večina kriptičnih linij je alopatričnih. A šele vključevanje večjega števila osebkov in novih populacij v analize je pokazalo območja simpatrije različnih skupin, ki so so morfološko enaki. Identificirali smo območje simpatrije in sintopije jamskih kozic in jamskega cevkarja na Italijanskem krasu in Istrskem polotoku. Po principu kompetitivnega izključevanja pa naj dve ozko sorodni vrsti nebo sobivali v stabilnem okolju; razlikovati bi se morali v svoji ekološki niši, ker brez diferenciacije bi se morali ena drugo izključiti po principu kompetitivnega izključevanja. Ta zanimiv paradoks lahko razložimo z vsaj tremi hipotezami: ker lokacij sintopega pojavljanja ni		
SLO	V zadnjem desetletju so filogeografske analize razkrile veliko stopnjo kriptične diverzitete podzemeljskih taksonov. V večini primerov se je izkazalo, da so kriptične vrste tudi alopatrične. Poglobljena filogeografska študija jamskih kozic <i>Troglocaris</i> s. str. in jamskega cevkarja <i>Marifugia cavatica</i> pa je pokazala, da je pokazala veliko genetsko diferenciacijo obeh taksonov; večina kriptičnih linij je alopatričnih. A šele vključevanje večjega števila osebkov in novih populacij v analize je pokazalo območja simpatrije različnih skupin, ki so so morfološko enaki. Identificirali smo območje simpatrije in sintopije jamskih kozic in jamskega cevkarja na Italijanskem krasu in Istrskem polotoku. Po principu kompetitivnega izključevanja pa naj dve ozko sorodni vrsti nebo sobivali v stabilnem okolju; razlikovati bi se morali v svoji ekološki niši, ker brez diferenciacije bi se morali ena drugo izključiti po principu kompetitivnega izključevanja. Ta zanimiv paradoks lahko razložimo z vsaj tremi hipotezami: ker lokacij sintopega pojavljanja ni					



		veliko, morda ne gre za sobivanje na dolgi rok, ampak le za občasne bolj ali manj naključne imigracije ene vrste v areal druge. Če pa te kriptične vrste res tvorijo združbo v kateri sobivajo se morda izogonejo kompeticiji z razlikovanjem niš ki se kaže v kakšni drugi lastnosti kot morfologijo. Tretja hipoteza pa je, da pravzaprav ne gre za vrste, ampak klone, ki so sposobni nespolnega razmnoževanja.
	ANG	In the last decade, phylogeographic analyses have uncovered a high level of cryptic diversity in subterranean taxa. In most cases, closely related cryptic species are geographically defined and allopatric. Recent extensive phylogeographic studies of the cave shrimp <i>Troglocaris</i> s. str. and the cave tube worm <i>Marifugia cavatica</i> in the Dinaric Karst using mitochondrial and nuclear genes, showed substantial level of cryptic diversity in both taxa. Most recovered cryptic lineages and phylogroups seem to be allopatric. By more detailed sampling and analyses (adding more specimens and populations), areas of sympatric occurrence of morphologically indistinguishable lineages were discovered in both taxa. We found them occurring syntopically in two areas: in the Italian Carso (cave shrimps and tube worms) and on Istra Peninsula (cave shrimps). Following the principle of competitive exclusion, two closely related species should not coexist in a stable environment; they must differ in their ecological niche, because without differentiation one species will exclude the other through competition. At least three possible hypotheses can be put forward to explain this apparent paradox. First, as there are only few sites of syntopic occurrence, we might not be observing a long-term stable coexistence but rather the transient result of accidental immigration of one species into the range of another. Second, if co-occurring cryptic species indeed form real ecological communities, they could avoid competition through differentiation of niches by traits other than morphology. The problem with these two hypotheses is that we have yet to explain the nature of the putative reproductive barrier that both of them imply. The third hypothesis circumvents this problem by conjecturing that syntopic lineages are not species, but clones that reproduce asexually. That way, no reproductive barrier is needed to account for the occurrence of unique and stable mitochondrial and nuclear allelic combinations. Asexual reproduction has been described for decapods as well as serpulid tube worms. This mode of reproduction could represent an alternative evolutionary strategy for subterranean species.
Šifra	F.02	Pridobitev novih znanstvenih spoznanj
Objavljeno v	Pavol Jozef Šafárik University; Abstract book; 2012; Str. 115; Avtorji / Authors: Zakšek Valerija, Trontelj Peter	
Tipologija	1.12	Objavljeni povzetek znanstvenega prispevka na konferenci

## 8. Drugi pomembni rezultati projektne skupine<sup>Z</sup>

Zaradi zanimivih ugotovitev in iskanja odgovorov na vprašanja možnosti sobivanja različnih vrst jamskega cevkarja, je bilo vzpostavljeno sodelovanje z dr. Eleno Kupriyanovo (Australian Museum, Australia), eno izmed vodilnih strokovnjakinj za morfološke raziskave cevkarjev iz družine Serpulidae.

V času podoktorskega projekta smo v našem laboratoriju skupaj z doktorskimi študenti iz tujine in tujimi raziskovalci (Romunija, Grčija, Madžarska, Iran) opravili več raziskav na postranicah iz rodu *Niphargus*. Rezultat sodelovanja utrjuje položaj našega molekularnega laboratorija v mednarodni skupnosti. Rezultat sodelovanja so naslednji znanstveni članki:

Meleg, I.N., Zakšek V., Fišer C., Kelemen B.S., Moldovan O. T. 2013. Can environment predict cryptic diversity? The case of *Niphargus* inhabiting Western Carpathian groundwater. *PLoS One*,

8(10), 1-13.

Ntakis, A., Anastasiadou, C., Zakšek, V., Fišer, C. 2015. Phylogeny and biogeography of three new species of *Niphargus* (Crustacea: Amphipoda) from Greece. *Zoologischer Anzeiger*, 255, 32-46.

Angyal, D., Balazs, G., Zakšek, V., Krizsig, V., Fišer, C. 2015. Redescription of two subterranean amphipods *Niphargus molnari* Méhely, 1927 and *Niphargus gebhardti* Schellenberg, 1934 (Amphipoda, Niphargidae) and their phylogenetic position. *ZooKeys*, 509, 53-85.

Hekmatara, M., Zakšek, V., Heidari Baladehi, M., Fišer, C. 2013. Two new species of *Niphargus* (Crustacea: Amphipoda) from Iran. *Journal of natural history*, 47, 1421-1449.

Somentorstvo pri dveh diplomah, rezultati ene so tudi objavljeni v znanstvenem članku:

Fišer, Ž., Altermatt, F., Zakšek, V., Knapič, T., Fišer, C. 2015. Morphologically cryptic amphipod species are "ecological clones" at regional but not at local scale : a case study of four *Niphargus* species. *PloS one*, 10(7), 1-19.

## 9.Pomen raziskovalnih rezultatov projektne skupine<sup>8</sup>

### 9.1.Pomen za razvoj znanosti<sup>2</sup>

SLO

Nova znanstvena spoznanja o filogeografskih vzorcih in procesih večih vodnih jamskih taksonov razširjenih vzdolž Dinarskega krasa predstavljajo korak naprej k razumevanju evolucije, biogeografije in diverzitete v podzemlju.

Za razvoj znanosti se nam zdijo najpomembnejše naslednje ugotovitve:

- Tekom raziskav filogenije in filogeografije skupine slepih postranic smo ugotovili, da je v alopatriji radiacija neadaptivna, medtem ko v simpatriji prihaja do adaptivne radiacije, torej do evolucije novih ekomorfov. Ugotovili smo, da je glavno vodilo prehoda iz predniškega jezerskega v ekstremno dolgonogi ekomorf kompeticija in zasedenost ekoloških niš.
- Na primeru jamskih kozic smo ugotovili da genetska diferencijacija in povezanost podzemeljskih populacij ni skladna z recentnimi podzemeljskimi povezavami, ampak je zelo verjetno rezultat preteklih hidrografske povezav.
- Ugotovili smo paradoks sintopije dveh kriptičnih jamskih taksonov, areali katerih večinoma veljajo za alopatrične. In tako še potrdili pomen vključevanja večjega števila osebkov in gostega vzorčenja populacij za dobro poznavanje filogeografske strukture.
- Zaključujemo, da različni taksoni na Dinarskem krasu naseljujejo ista območja, a rezultati kažejo, da je biogeografska zgodovina in procesi, ki so do njih pripeljali so med taksoni precej raznoliki.
- S pomočjo filogeografije in genske diverzitete smo prepoznali centre razširjenosti glavnih filetskih linij na Dinarskem krasu, ki lahko predstavljajo potencialne značilne ohranitvene enote (CSU) in enote za raziskave hidrografske in geološke zgodovine Dinarskega krasa.

ANG

A new scientific knowledge about phylogeographical patterns and processes of several aquatic subterranean taxa distributed along the Dinaric karst represent a step forward in understanding of evolution, biogeography and biodiversity in subterranean environment.

We find the following findings as the most important for further scientific development:

- During the research of phylogeny and phylogeography of the clade of cave amphipods we found out non adaptive radiation in allopatry, meanwhile radiation in sympatry is adaptive leading to evolution of new ecomorphs. We showed that the main process leading differentiation from an ancestral lake ecomorph to so called daddy longleg ecomorph is competition and occupancy of ecological niches.
- In the case study of cave shrimps we showed that genetic differentiation and connectivity of subterranean populations is not concordant to recent and known underground water connections, but is most probably a result of past hydrographical connections.
- We have showed a paradox of syntopy of two cryptic lineages of aquatic subterranean taxa, in

which it is known that ranges of cryptic taxa are mainly allopatric. And thus confirmed that larger number of specimens and a dense sampling of populations is needed to have good overview and to understand its phylogeographic structure.

- We have summarized that different taxa on the Dinaric karst inhabits the same areas, although the concordant areas between taxa are a result of diverse biogeographic history and processes of each taxon.
- When using phylogeography and genetic diversity centers of distribution of phyletic lineages were identified on the Dinaric karst, which could represent significant conservation units (CSU) and units for research of hydrographical and geological history of the Dinaric karst.

## 9.2. Pomen za razvoj Slovenije<sup>10</sup>

SLO

Prav v Sloveniji se je začelo odkrivanje podzemeljskih živali, tukaj smo prepoznali vročo točko podzemeljske biodiverzitete, ki jo raziskujemo in z rezultati raziskav prispevamo k ohranjanju mednarodnega pomena slovenske speleobiologije. Tekom projekta smo raziskali genetsko diferenciacijo nekaterih vodnih podzemeljskih taksonov, ki jih lahko prepoznamo tudi kot ključne in krovne vrste za ohranjanje podzemeljske biodiverzitete. Rezultati so izboljšali poznavanje razširjenosti nekaterih taksonov, poznavanje njihove genetske diferenciacije pa predstavlja znanstveno izhodišče za naravovarstvene strategije ohranjanja podzemeljske biodiverzitete.

Posredna vloga tega projekta je izobraževalna, ki se kaže v izobraževanju mlajših kadrov na področju speleobiologije in filogeografije (somentorstvo pri diplomskih delih) in v mednarodnem sodelovanju. Z doktorskimi študenti iz tujine in tujimi raziskovalci smo vzpostavili sodelovanje v času izvajanja projekta in so bili na praktičnem usposabljanju v našem molekularnem laboratoriju, kjer so opravili tudi večji del svojih raziskav. Z izobraževanjem tujih študentov pa prav tako prispevamo k prepoznavnosti in ugledu slovenske znanosti.

ANG

First scientific description and discoveries of subterranean fauna started in Slovenia, Slovenia is a global hotspot of subterranean biodiversity, which we study and with results of scientific studies we contribute to the maintenance of international importance of Slovenian speleobiology. During the project we studied a genetic differentiation and diversity of selected aquatic subterranean taxa, which might be recognized as a key and an umbrella species for conservation of subterranean biodiversity. The results have significantly improved our knowledge about distribution of some taxa and the knowledge about their genetic differentiation represents a good scientific background for strategies of conserving subterranean biodiversity.

An indirect role of this project is educational one, which is reflected through the education of young researchers in field of speleobiology and phylogeography (co-mentor of two student theses) and in international cooperation. During the research project a cooperation with several PhD students and researchers was established and they have been on practical training in our molecular laboratory, where they completed a main part of their research. By education of foreign students we also contribute to visibility and add to Slovenian science credit.

## 10. Samo za aplikativne projekte in podoktorske projekte iz gospodarstva!

**Označite, katerega od navedenih ciljev ste si zastavili pri projektu, katere konkretne rezultate ste dosegli in v kakšni meri so doseženi rezultati uporabljeni**

Cilj		
<b>F.01</b>	<b>Pridobitev novih praktičnih znanj, informacij in veščin</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.02</b>	<b>Pridobitev novih znanstvenih spoznanj</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE

	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.03</b>	<b>Večja usposobljenost raziskovalno-razvojnega osebja</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.04</b>	<b>Dvig tehnološke ravni</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.05</b>	<b>Spособnost za začetek novega tehnološkega razvoja</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.06</b>	<b>Razvoj novega izdelka</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.07</b>	<b>Izboljšanje obstoječega izdelka</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.08</b>	<b>Razvoj in izdelava prototipa</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.09</b>	<b>Razvoj novega tehnološkega procesa oz. tehnologije</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.10</b>	<b>Izboljšanje obstoječega tehnološkega procesa oz. tehnologije</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.11</b>	<b>Razvoj nove storitve</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>

	Uporaba rezultatov	<input type="text" value=""/>
<b>F.12</b>	<b>Izboljšanje obstoječe storitve</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text" value=""/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text" value=""/>
<b>F.13</b>	<b>Razvoj novih proizvodnih metod in instrumentov oz. proizvodnih procesov</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text" value=""/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text" value=""/>
<b>F.14</b>	<b>Izboljšanje obstoječih proizvodnih metod in instrumentov oz. proizvodnih procesov</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text" value=""/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text" value=""/>
<b>F.15</b>	<b>Razvoj novega informacijskega sistema/podatkovnih baz</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text" value=""/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text" value=""/>
<b>F.16</b>	<b>Izboljšanje obstoječega informacijskega sistema/podatkovnih baz</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text" value=""/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text" value=""/>
<b>F.17</b>	<b>Prenos obstoječih tehnologij, znanj, metod in postopkov v prakso</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text" value=""/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text" value=""/>
<b>F.18</b>	<b>Posredovanje novih znanj neposrednim uporabnikom (seminarji, forumi, konference)</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text" value=""/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text" value=""/>
<b>F.19</b>	<b>Znanje, ki vodi k ustanovitvi novega podjetja ("spin off")</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text" value=""/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text" value=""/>
<b>F.20</b>	<b>Ustanovitev novega podjetja ("spin off")</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text" value=""/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text" value=""/>

<b>F.21</b>	<b>Razvoj novih zdravstvenih/diagnostičnih metod/postopkov</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.22</b>	<b>Izboljšanje obstoječih zdravstvenih/diagnostičnih metod/postopkov</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.23</b>	<b>Razvoj novih sistemskih, normativnih, programskih in metodoloških rešitev</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.24</b>	<b>Izboljšanje obstoječih sistemskih, normativnih, programskih in metodoloških rešitev</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.25</b>	<b>Razvoj novih organizacijskih in upravljavskih rešitev</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.26</b>	<b>Izboljšanje obstoječih organizacijskih in upravljavskih rešitev</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.27</b>	<b>Prispevek k ohranjanju/varovanje naravne in kulturne dediščine</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.28</b>	<b>Priprava/organizacija razstave</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.29</b>	<b>Prispevek k razvoju nacionalne kulturne identitete</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.30</b>	<b>Strokovna ocena stanja</b>	

	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.31</b>	<b>Razvoj standardov</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.32</b>	<b>Mednarodni patent</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.33</b>	<b>Patent v Sloveniji</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.34</b>	<b>Svetovalna dejavnost</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>
<b>F.35</b>	<b>Drugo</b>	
	Zastavljen cilj	<input type="radio"/> DA <input type="radio"/> NE
	Rezultat	<input type="text"/>
	Uporaba rezultatov	<input type="text"/>

**Komentar**

--

**11. Samo za aplikativne projekte in podoktorske projekte iz gospodarstva!**

Označite potencialne vplive oziroma učinke vaših rezultatov na navedena področja

	Vpliv	Ni vpliva	Majhen vpliv	Srednji vpliv	Velik vpliv	
<b>G.01</b>	<b>Razvoj visokošolskega izobraževanja</b>					
G.01.01.	Razvoj dodiplomskega izobraževanja	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.01.02.	Razvoj podiplomskega izobraževanja	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.01.03.	Drugo:	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
<b>G.02</b>	<b>Gospodarski razvoj</b>					
G.02.01	Razširitev ponudbe novih izdelkov/storitev na trgu	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.02.02.	Širitev obstoječih trgov	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.02.03.	Znižanje stroškov proizvodnje	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	

G.02.04.	Zmanjšanje porabe materialov in energije	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.02.05.	Razširitev področja dejavnosti	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.02.06.	Večja konkurenčna sposobnost	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.02.07.	Večji delež izvoza	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.02.08.	Povečanje dobička	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.02.09.	Nova delovna mesta	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.02.10.	Dvig izobrazbene strukture zaposlenih	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.02.11.	Nov investicijski zagon	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.02.12.	Drugo:	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
<b>G.03</b>	<b>Tehnološki razvoj</b>					
G.03.01.	Tehnološka razširitev/posodobitev dejavnosti	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.03.02.	Tehnološko prestrukturiranje dejavnosti	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.03.03.	Uvajanje novih tehnologij	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.03.04.	Drugo:	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
<b>G.04</b>	<b>Družbeni razvoj</b>					
G.04.01	Dvig kvalitete življenja	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.04.02.	Izboljšanje vodenja in upravljanja	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.04.03.	Izboljšanje delovanja administracije in javne uprave	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.04.04.	Razvoj socialnih dejavnosti	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.04.05.	Razvoj civilne družbe	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.04.06.	Drugo:	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
<b>G.05.</b>	<b>Ohranjanje in razvoj nacionalne naravne in kulturne dediščine in identitete</b>					
<b>G.06.</b>	<b>Varovanje okolja in trajnostni razvoj</b>					
<b>G.07</b>	<b>Razvoj družbene infrastrukture</b>					
G.07.01.	Informacijsko-komunikacijska infrastruktura	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.07.02.	Prometna infrastruktura	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.07.03.	Energetska infrastruktura	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
G.07.04.	Drugo:	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	
<b>G.08.</b>	<b>Varovanje zdravja in razvoj zdravstvenega varstva</b>					
<b>G.09.</b>	<b>Drugo:</b>					

**Komentar**

--

**12.Pomen raziskovanja za sofinancerje<sup>11</sup>**

--	--



	Sofinancer			
1.	Naziv			
	Naslov			
	Vrednost sofinanciranja za celotno obdobje trajanja projekta je znašala:		EUR	
	Odstotek od utemeljenih stroškov projekta:		%	
	Najpomembnejši rezultati raziskovanja za sofinancerja	Šifra		
		1.		
		2.		
		3.		
		4.		
		5.		
	Komentar			
	Ocena			

### 13. Izjemni dosežek v letu 2015<sup>12</sup>

#### 13.1. Izjemni znanstveni dosežek

#### 13.2. Izjemni družbeno-ekonomski dosežek

## C. IZJAVE

Podpisani izjavljam/o, da:

- so vsi podatki, ki jih navajamo v poročilu, resnični in točni
- se strinjamo z obdelavo podatkov v skladu z zakonodajo o varstvu osebnih podatkov za potrebe ocenjevanja ter obdelavo teh podatkov za evidence ARRS
- so vsi podatki v obrazcu v elektronski obliki identični podatkom v obrazcu v pisni obliki
- so z vsebino zaključnega poročila seznanjeni in se strinjajo vsi soizvajalci projekta

#### Podpisi:

*zastopnik oz. pooblaščen oseba  
raziskovalne organizacije:*

in

*vodja raziskovalnega projekta:*

Univerza v Ljubljani, Biotehniška  
fakulteta

Valerija Zakšek

\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_

**ŽIG**

Datum:

20.3.2016

**Oznaka poročila: ARRS-RPROJ-ZP-2016/10**

<sup>1</sup> Napišite povzetek raziskovalnega projekta (največ 3.000 znakov v slovenskem in angleškem jeziku) [Nazaj](#)

<sup>2</sup> Napišite kratko vsebinsko poročilo, kjer boste predstavili raziskovalno hipotezo in opis raziskovanja. Navedite ključne ugotovitve, znanstvena spoznanja, rezultate in učinke raziskovalnega projekta in njihovo uporabo ter sodelovanje s tujimi partnerji. Največ 12.000 znakov vključno s presledki (približno dve strani, velikost pisave 11). [Nazaj](#)

<sup>3</sup> Realizacija raziskovalne hipoteze. Največ 3.000 znakov vključno s presledki (približno pol strani, velikost pisave 11) [Nazaj](#)

<sup>4</sup> V primeru bistvenih odstopanj in sprememb od predvidenega programa raziskovalnega projekta, kot je bil zapisan v predlogu raziskovalnega projekta oziroma v primeru sprememb, povečanja ali zmanjšanja sestave projektne skupine v zadnjem letu izvajanja projekta, napišite obrazložitev. V primeru, da sprememb ni bilo, to navedite. Največ 6.000 znakov vključno s presledki (približno ena stran, velikost pisave 11). [Nazaj](#)

<sup>5</sup> Navedite znanstvene dosežke, ki so nastali v okviru tega projekta. Raziskovalni dosežek iz obdobja izvajanja projekta (do oddaje zaključnega poročila) vpišete tako, da izpolnite COBISS kodo dosežka – sistem nato sam izpolni naslov objave, naziv, IF in srednjo vrednost revije, naziv FOS področja ter podatek, ali je dosežek uvrščen v A" ali A'. [Nazaj](#)

<sup>6</sup> Navedite družbeno-ekonomske dosežke, ki so nastali v okviru tega projekta. Družbeno-ekonomski rezultat iz obdobja izvajanja projekta (do oddaje zaključnega poročila) vpišete tako, da izpolnite COBISS kodo dosežka – sistem nato sam izpolni naslov objave, naziv, IF in srednjo vrednost revije, naziv FOS področja ter podatek, ali je dosežek uvrščen v A" ali A'.

Družbeno-ekonomski dosežek je po svoji strukturi drugačen kot znanstveni dosežek. Povzetek znanstvenega dosežka je praviloma povzetek bibliografske enote (članka, knjige), v kateri je dosežek objavljen.

Povzetek družbeno-ekonomskega dosežka praviloma ni povzetek bibliografske enote, ki ta dosežek dokumentira, ker je dosežek sklop več rezultatov raziskovanja, ki je lahko dokumentiran v različnih bibliografskih enotah. COBISS ID zato ni enoznačen, izjemoma pa ga lahko tudi ni (npr. prehod mlajših sodelavcev v gospodarstvo na pomembnih raziskovalnih nalogah, ali ustanovitev podjetja kot rezultat projekta ... - v obeh primerih ni COBISS ID). [Nazaj](#)

<sup>7</sup> Navedite rezultate raziskovalnega projekta iz obdobja izvajanja projekta (do oddaje zaključnega poročila) v primeru, da katerega od rezultatov ni mogoče navesti v točkah 6 in 7 (npr. ni voden v sistemu COBISS). Največ 2.000 znakov, vključno s presledki. [Nazaj](#)

<sup>8</sup> Pomen raziskovalnih rezultatov za razvoj znanosti in za razvoj Slovenije bo objavljen na spletni strani: <http://sicris.izum.si/> za posamezen projekt, ki je predmet poročanja [Nazaj](#)

<sup>9</sup> Največ 4.000 znakov, vključno s presledki [Nazaj](#)

<sup>10</sup> Največ 4.000 znakov, vključno s presledki [Nazaj](#)

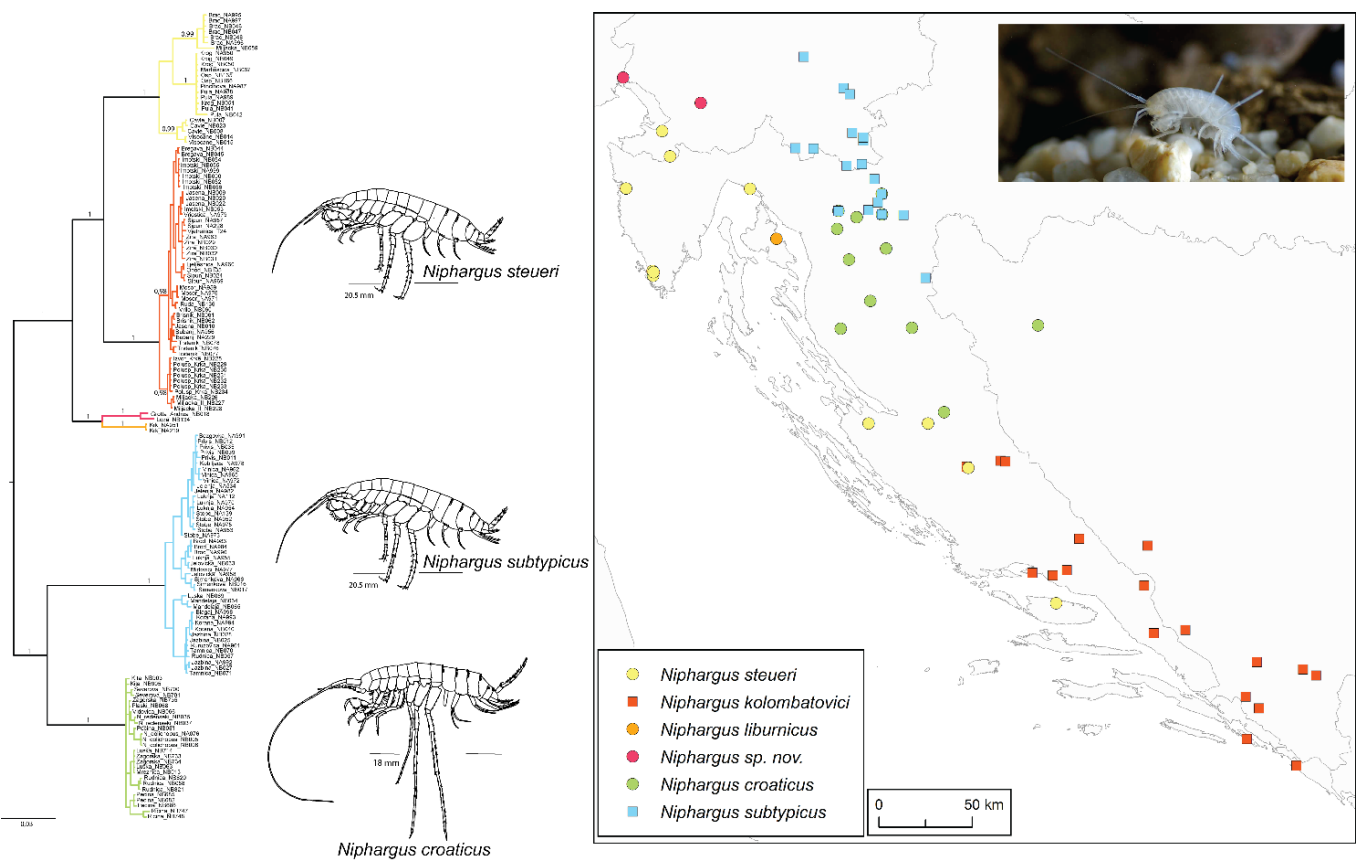
<sup>11</sup> Rubrike izpolnite / prepisite skladno z obrazcem "izjava sofinancerja" <http://www.arrs.gov.si/sl/progproj/rproj/gradivo/>, ki ga mora izpolniti sofinancer. Podpisan obrazec "Izjava sofinancerja" pridobi in hrani nosilna raziskovalna organizacija – izvajalka projekta. [Nazaj](#)

<sup>12</sup> Navedite en izjemni znanstveni dosežek in/ali en izjemni družbeno-ekonomski dosežek raziskovalnega projekta v letu 2015 (največ 1000 znakov, vključno s presledki). Za dosežek pripravite diapozitiv, ki vsebuje sliko ali drugo slikovno gradivo v zvezi z izjemnim dosežkom (velikost pisave najmanj 16, približno pol strani) in opis izjemnega dosežka (velikost pisave 12, približno pol strani). Diapozitiv/-a priložite kot priponko/-i k temu poročilu. Vzorec diapozitiva je objavljen na spletni strani ARRS <http://www.arrs.gov.si/sl/gradivo/>, predstavitev dosežkov za pretekla leta pa so objavljena na spletni strani <http://www.arrs.gov.si/sl/analize/dosez/>. [Nazaj](#)

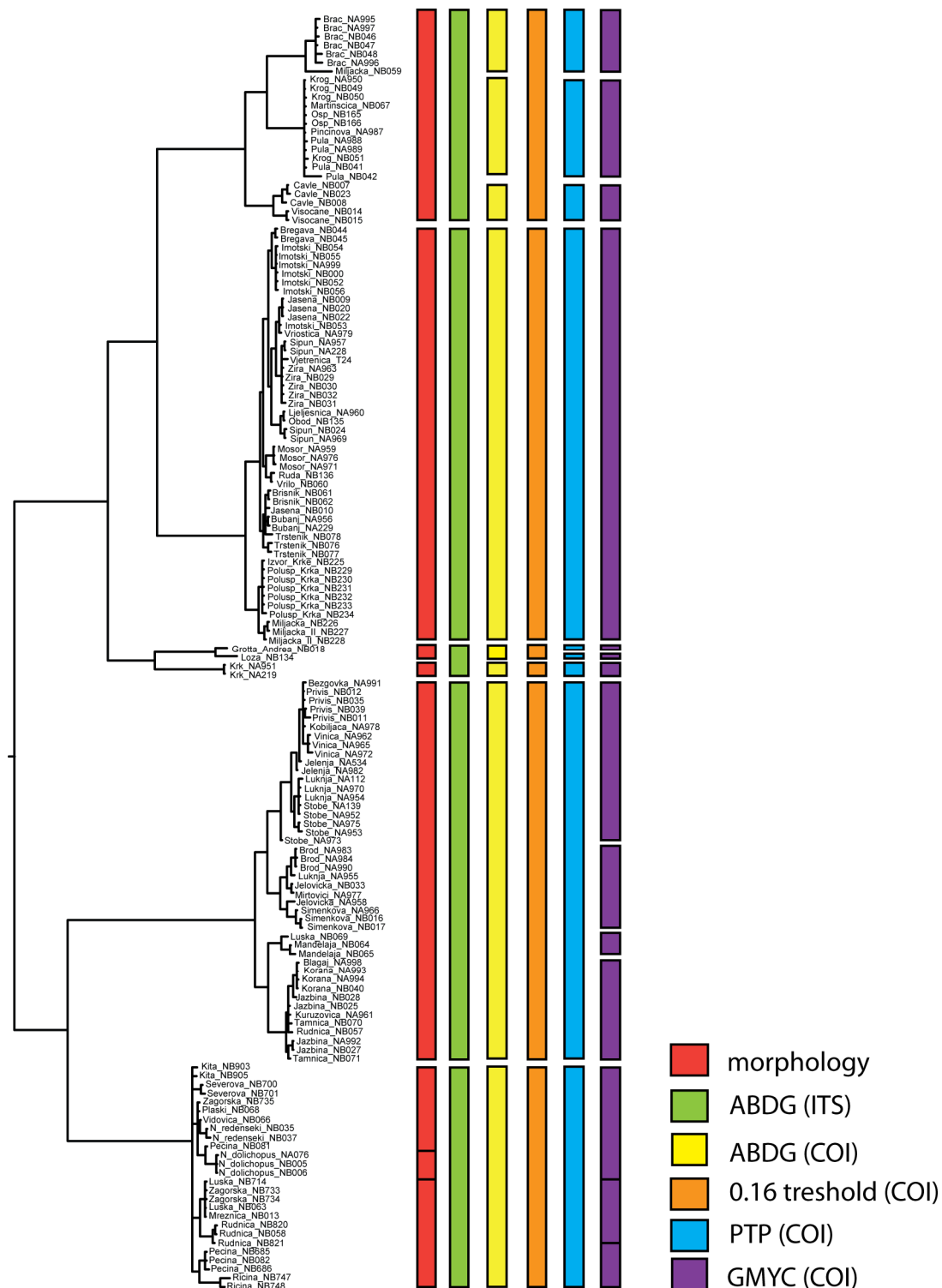
Obrazec: ARRS-RPROJ-ZP/2016 v1.00

24-F2-9F-D5-37-F8-3D-AE-0D-98-8E-44-78-BA-19-CB-6D-1F-95-F5

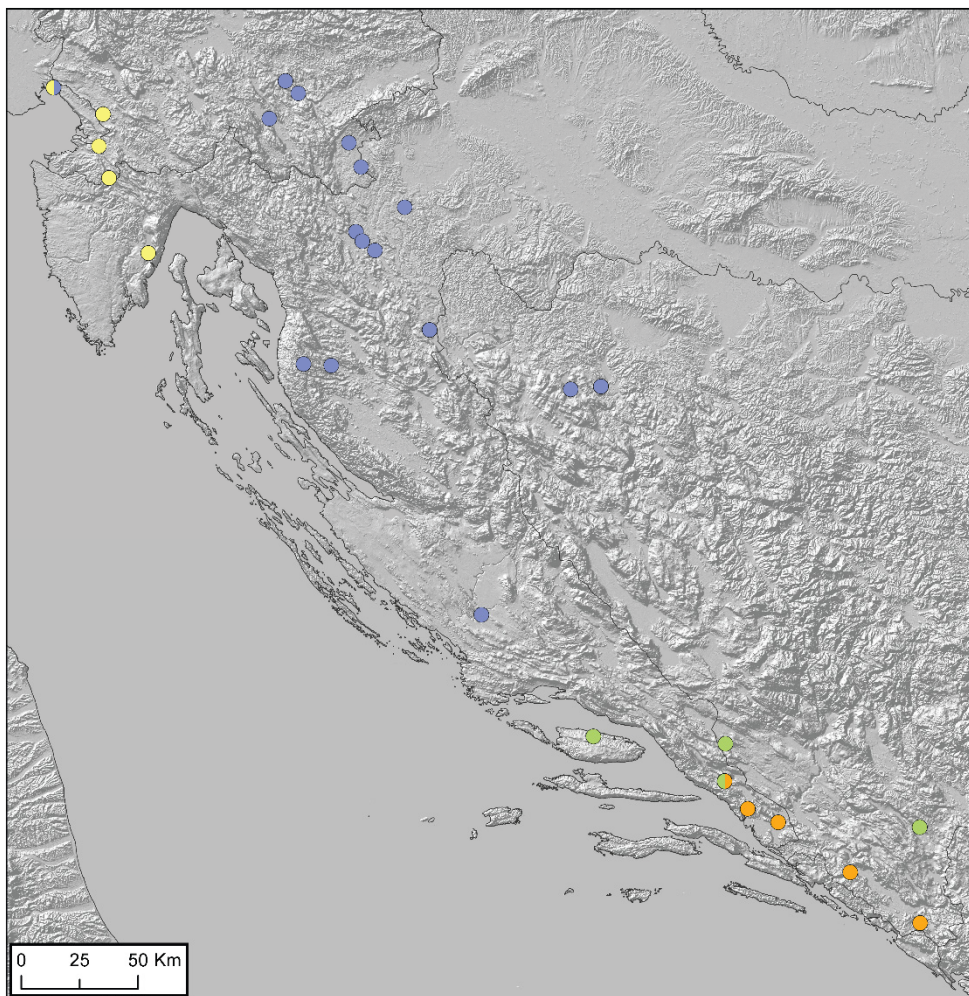
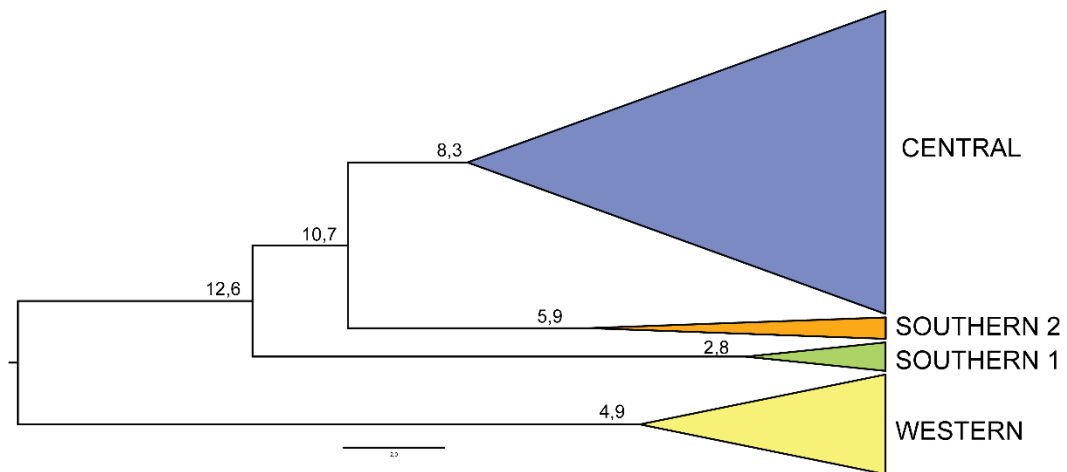
## **Priloga 1**



Slika 1. Filogenija in filogeografija slepe postranice *Niphargus steueri*. V analizo smo vključili 60 populacij iz kompleksa *N. steueri* in bližnje sorodnih taksonov. Filogenetski odnosi temeljijo na dveh molekularnih markerjih, mitohondrijskem COI in jedrnem ITS (skupaj 2860 nukleotidov). Skupina je visoko genetsko diferencirana, znotraj klada pa sta dve dobro podprti evoliucijski liniji: prva zajema *N. steueri*, *N. kolombatovici* in *N. liburnicus* ter še eno novo vrsto sestrsko *N. liburnicus*; drugo evoliucijsko linijo pa tvorita *N. steueri* in *N. subtypicus*. Sestrski odnos med *N. subtypicus* in *N. croaticus* je bil nepričakovan, saj gre za sestrski odnos med dvema morfološko različnima vrstama, ki pripadata dvema različnima ekomorfoma. *N. steueri* lahko podobno kot vse ostale iz klada označimo za jezerski ekomorf, medtem ko *N. croaticus* predstavlja velik in dolgonogi (t.i. „daddy-longleg“) ekomorf. Na osnovi teh zanimivih rezultatov smo postavili hipotezo, da je glavno vodilo prehoda iz jezerskega v dolgonogi ekomorf kompeticija. Hipotezo smo z uporabo različnih metodoloških pristopov tudi testirali in rezultati potrjujejo naša predvidevanja o pomembni vlogi kompeticije kot vodila za morfološko diferenciacijo.

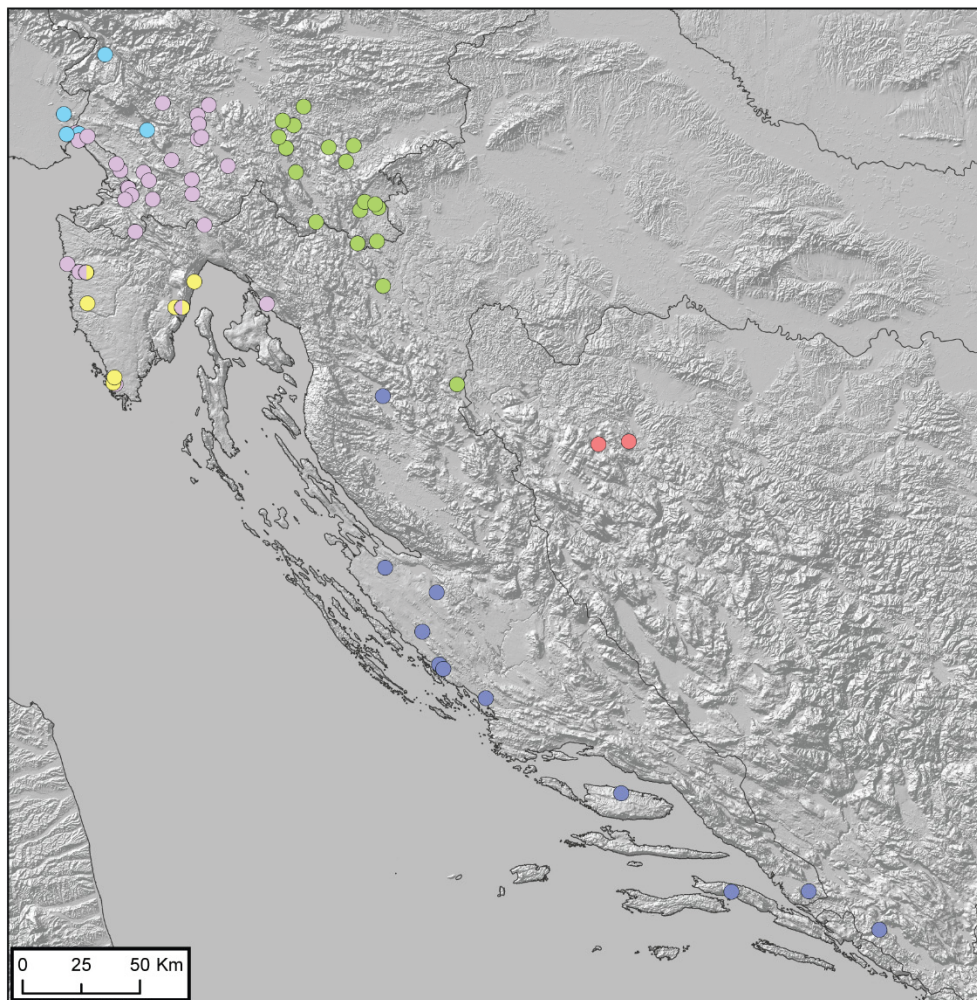
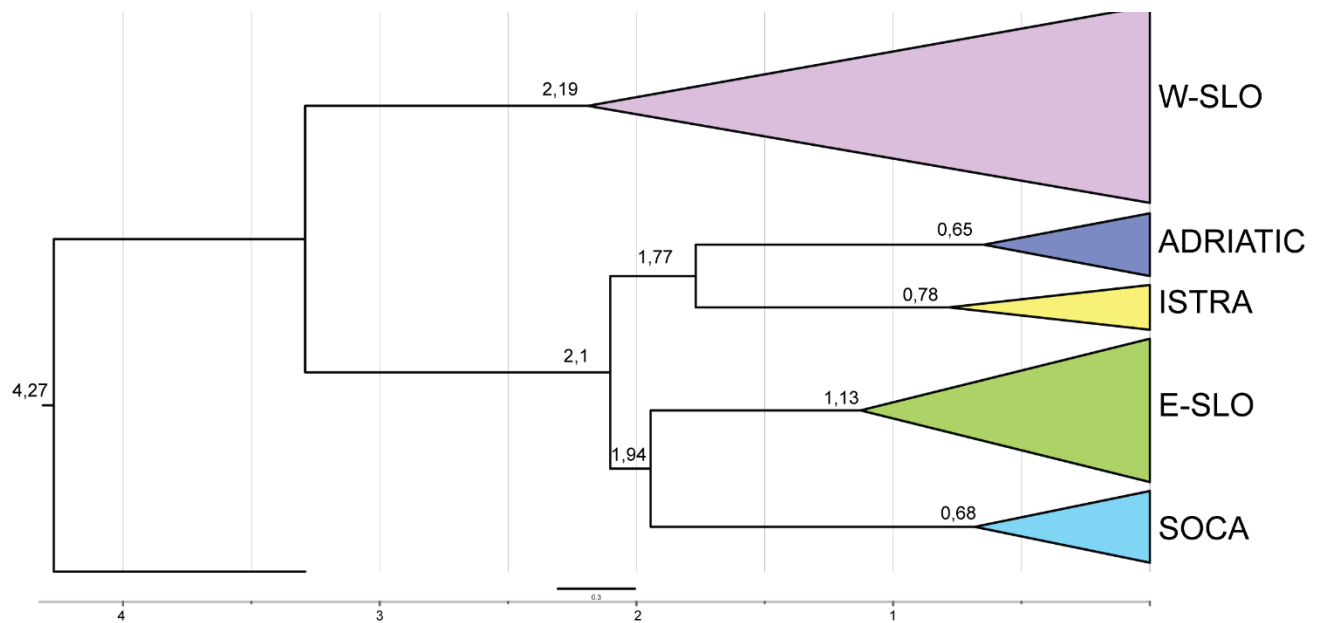


Slika 2. Rezultati delinacije kompleksa vrst slepe postranice *Niphargus steueri* z različnimi metodološkimi pristopi. Znotraj kompleksa *N. steueri* lahko identificiramo minimalno pet MOTU-jev (molecular operational taxonomic units) in da se njihovo število in posledično tudi sestava precej razlikuje med različnimi metodološkimi pristopi. Na podoben način smo z različnimi metodološkimi pristopi opredelili tudi MOTU-je pri jamskih kozicah, jamskem cevkarju, človeški ribici in jamski školjki, ki smo jih potem uporabili za nadaljne analize.

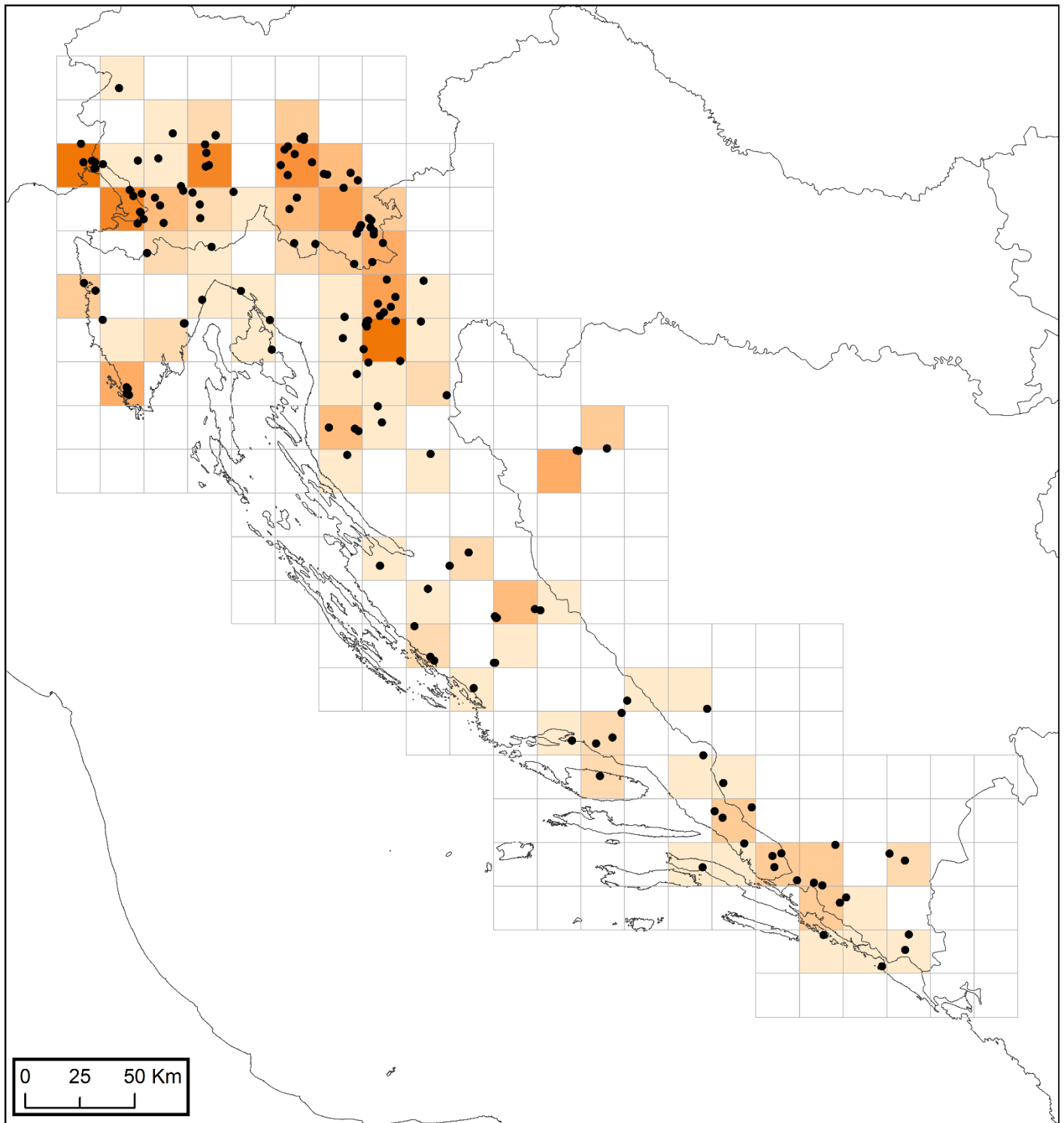


Slika 3. Časovne ocene cepitev med glavnimi filetskimi linijami jamskega cevkarja *Marifugia cavatica* (v milijonih let) in njihova razširjenost vzdolž Dinarskega krasa. Starost posameznih linij večinoma sega v obdobje poznega Miocena. Iz prikazane razširjenosti je razvidno tudi sintopo pojavljanje na Italijanskem krasu in v južnih Dinaridih. Presenetljiv je zelo velik areal centralne skupine, ki sega od porečja Krke vse do srednje Dalmacije.



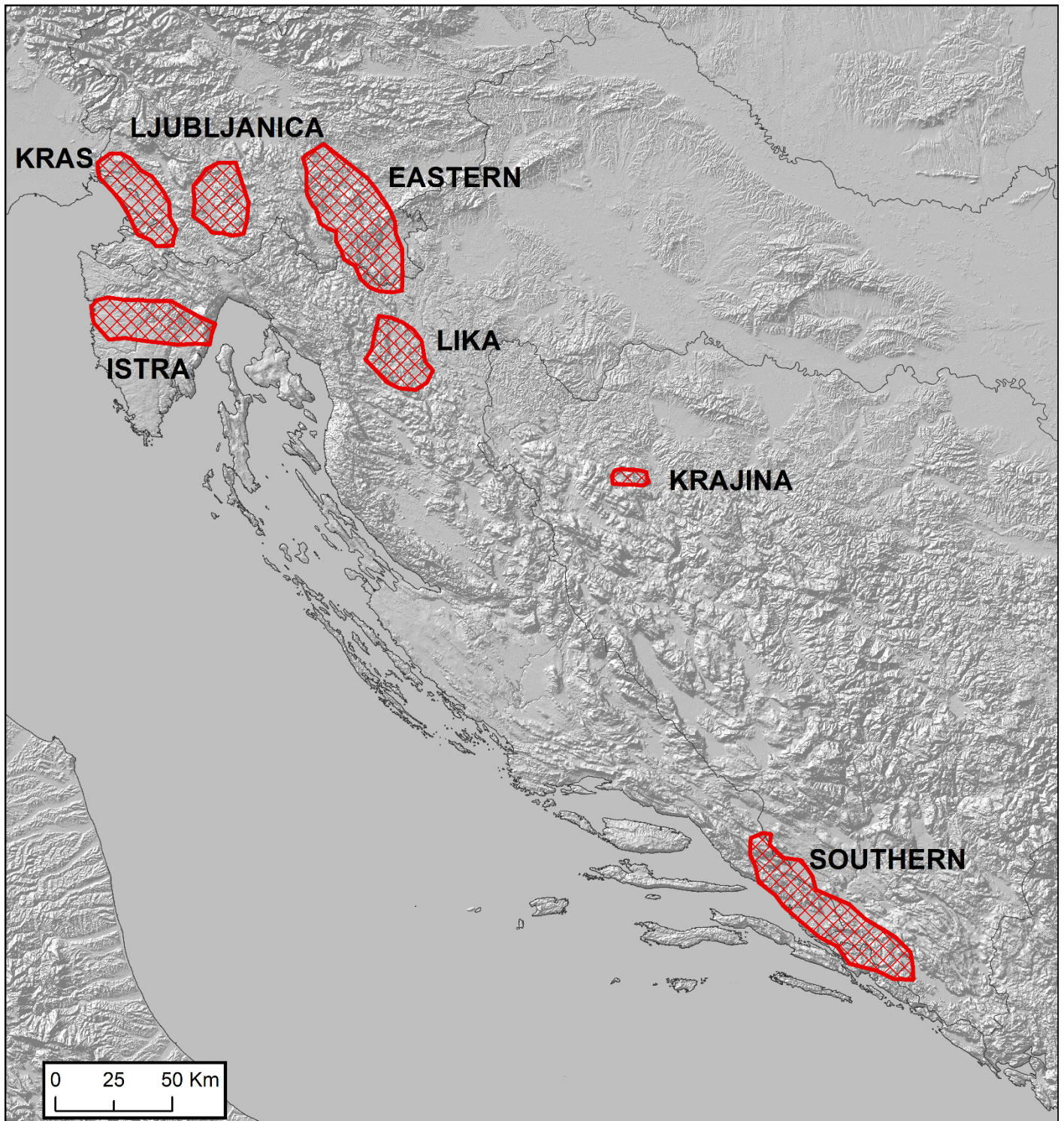


Slika 4. Časovne ocene cepitev med glavnimi filetskimi linijami jamskih kozic *Troglocaris* s.str. (v milijonih let) in njihova razširjenost. Ocenjena starost linij jamskih kozic sega v obdobje pliocena in pleistocena. Iz zemljevida je razvidna velika pestrost linij na območju severnih Dinaridov. Na območju Istre je prekrivanje dveh linij (W-Slo in Istra) veliko, tudi linija W-Slo sega do juga Istrskega polotoka.



Slika 5. Lokacije petih taksonov (slepa postranica *N. steuri*, jamska kozica *Troglocaris* s. str., jamski cevkar *Marifugia cavatica*, človeška ribica *Proteus anguinus* in jamska školjka *Congeria* spp.) za katere imamo tudi molekulske podatke o pripadnosti posameznim MOTU-jem in njihova razporeditev v 20x20 km kvadratih vzdolž Dinarskega krasa. Podatke za vsaj eno lokacijo imamo iz sedemdeset takih kvadratov. Žal imamo zaenkrat za polovico kvadratov podatke samo iz ene lokacije (najsvetlejša barva).





Slika 6. Identificirana območja največjega prekrivanja filetskih linij vodnih jamskih takosnov na Dinarskem krasu. Prikazana so območja, kjer je bilo prekrivanje med obravnavanimi taksoni največje in predstavljajo skupna območja razširjenosti in centre pestrosti različnih filetskih linij. Za severne Dinaride je značilna veliko večja diferenciacija in pestrost filetskih linij, kar je skladno z ugotovitvijo, da je največja pestrost vodne podzemeljske favne prav na tem območju. Hkrati pa ne smemo prezreti razlike v številu analiziranih populacij iz severnih in južnih Dinaridov (Slika 5).