

UNIVERZA NA PRIMORSKEM
FAKULTETA ZA MATEMATIKO, NARAVOSLOVJE IN
INFORMACIJSKE TEHNOLOGIJE

ZAKLJUČNA NALOGA

PREGLED VARSTVENEGA STATUSA IN
MORFOLOŠKE VARIABILNOSTI KOZIC IZ DRUŽINE
ATYIDAE (CRUSTACEA: DECAPODA)

MARJANA TOMAŽIČ

UNIVERZA NA PRIMORSKEM
FAKULTETA ZA MATEMATIKO, NARAVOSLOVJE IN
INFORMACIJSKE TEHNOLOGIJE

Zaključna naloga

**Pregled varstvenega statusa in morfološke variabilnosti kozic iz
družine Atyidae (Crustacea: Decapoda)**

(An overview of conservation status and morphological variability in Atyidae
shrimps (Crustacea: Decapoda))

Ime in priimek: Marjana Tomažič
Študijski program: Biodiverziteta
Mentor: doc. dr. Jure Jugovic

Koper, september 2018

Ključna dokumentacijska informacija

Ime in PRIIMEK: Marjana TOMAŽIČ

Naslov zaključne naloge: Pregled varstvenega statusa in morfološke variabilnosti kozic iz družine Atyidae (Crustacea: Decapoda)

Kraj: Koper

Leto: 2018

Število listov: 47 Število slik: 17 Število tabel: 15

Število prilog: 6 Št. strani prilog: 10

Število referenc: 75

Mentor: doc. dr. Jure Jugovic

Ključne besede: sladkovodne kozice, Atyidae, morfometrija, taksonomija, jamske kozice, ogroženost, varstveni status, globalni pregled

Izvleček: Družina sladkovodnih kozic Atyidae je ena najbolj pestrih družin med pravimi kozicami (Caridea), njene predstavnike najdemo skoraj po vseh celinah sveta. Zasedajo mnoge različne habitate, od hitro tekočih izvirskih voda do brakičnih obalnih estuarjev, relativno veliko število vrst pa najdemo v jamskih habitatih. Družina je sestavljena iz vsaj 503 vrst, razdeljenih v 45 rodov, ki so v preteklosti že mnogokrat predstavljalni taksonomski problem. Genetika je družino razdelila na pet skupin, mi pa smo z morfometrijo skušali preveriti, ali obstajajo morfološke razlike med skupinami in kako dobro se ločijo med seboj. S kanonično analizo (CVA) smo pokazali, da so si živali, ki zasedajo podobne habitate, bolj podobne kot tiste, ki so si morda filogenetsko sorodnejše. Skupine, ki smo jih definirali na osnovi objavljenih molekulskih izsledkov, se med seboj morfološko delno ločijo, a bi za natančnejše zaključke morali v analizo vključiti več vrst. Primerjali smo tudi morfologijo jamskih in površinskih vrst, kjer se je presenetljivo izkazalo, da je večina merjenih struktur pri podzemeljskih vrstah krajših kot pri površinskih. S pomočjo Rdečega seznama Mednarodne zveze za varstvo narave smo pregledali stanje ogroženosti in ugotovili, da je med bolj ogroženimi vrstami velik delež jamskih predstavnikov, saj predstavljajo relativno velik delež kritično ogroženih (38%) in ranljivih (71%) vrst v družini Atyidae. Skoraj polovica vrst (42.6%) ima status "premalo podatkov", kar nakazuje na potrebo po nadaljnem raziskovanju in posodabljanju podatkovnih baz.

Key words documentation

Name and SURNAME: Marjana TOMAŽIČ

Title of the final project paper: An overview of conservation status and morphological variability in Atyidae shrimps (Crustacea: Decapoda)

Place: Koper

Year: 2018

Number of pages: 47 Number of figures: 17 Number of tables: 15

Number of appendix: 6 Number of appendix pages: 10

Number of references: 75

Mentor: Assist. Prof. Jure Jugovic, PhD

Keywords: freshwater shrimps, Atyidae, morphometry, taxonomy, cave shrimps, threats, conservation status, global overview

Abstract: The freshwater shrimp family Atyidae is one of the most speciose families among the caridean shrimps. Atyids are found on almost every continent of the world, occupying many different habitats, from fast flowing streams to brackish estuaries. A relatively high number of species is also found in cave ecosystems. There are at least 503 species in the family, comprising 45 genera, which have been a taxonomic issue for a long time. A recent phylogenetic study showed that the family is divided into five groups. We did a morphometry of 36 species to find out if there are morphological differences that separate the phylogenetic groups and tried to identify those characters. Canonical variate analysis (CVA) revealed that morphologically most similar groups are the ones that have taxa occupying the same habitats rather than groups that are genetically closer. Since there are a lot of cave inhabiting species in the family, we also tested differences between subterranean and epigean taxa. Most of the measured characters turned out to be shorter in subterranean species compared to their epigean relatives. Due to a fast decrease of global freshwater biodiversity we also made an overview of conservation statuses and threats to atyid species. We used The IUCN Red list and realized that there is a big rate of subterranean taxa among critically endangered (38%) and vulnerable (71%) species. For almost half of species (42.6%) the status is Data Deficient, which presents us an urge for further research.

ZAHVALA

Zahvaljujem se mentorju, doc. dr. Juretu Jugovicu, za vso nudeno pomoč, spodbudo in kvalitetno vodenje tako ob nastajanju diplomske naloge, kot pri samem študiju. Hvala za vso potprežljivost in dobro voljo, ki vam je nikoli ni zmanjkalo.

Rada bi se zahvalila Fakulteti za matematiko, naravoslovje in informacijske tehnologije, ki mi je omogočila diplomiranje. Znanje, ki sem ga pridobila, je neprecenljivo.

Zahvala gre tudi družini in prijateljem, katerih trdna podpora, radost in vedno večje zanimanje za naravoslovje so me pripeljali do te točke. Posebej bi se zahvalila staršem za finančno podporo, modre življenjske nasvete in spodbudo ob vseh zastavljenih ciljih.

Velik del te poti sem prehodila skupaj z dobrimi kolegi, s katerimi smo si stali ob strani, si nudili pomoč, izmenjavalni znanje in izkušnje ter verjeli eden v drugega. Posebna zahvala Niki in Aji, brez vaju bi bila ta pot težja in dolgočasnejša.

Zahvaliti se moram tudi določenim ljudem, ki so me navdušili nad življenjem in mi dali zagon in moč za delo na področju varstva narave in človeka.

KAZALO VSEBINE

1	UVOD	1
1.1	Upad diverzitete	3
1.2	Troglomorfije	4
1.3	Nerazrešena taksonomija	5
1.4	Cilji naloge	7
2	METODE DELA	8
2.1	Zbiranje in priprava literature	8
2.2	Morfometrija	8
2.3	Statistična analiza	12
3	REZULTATI Z DISKUSIJO	15
3.1	Rezultati	15
3.1.1	Filogenetske skupine.....	15
3.1.1.1	Korelacije znakov	15
3.1.1.2	Analiza štirih filogenetskih skupin	20
3.1.1.3	Analiza treh filogenetskih skupin	23
3.1.2	Habitatni tipi	25
3.1.3	Varstveni status	27
3.2	Diskusija.....	31
3.2.1	Filogenetske skupine.....	31
3.2.1.1	Stabilnost telesne oblike	31
3.2.1.2	Morfološke značilnosti in odnosi med skupinami	31
3.2.2	Razlike glede na tip habitata	33
3.2.3	Ogroženost vrst	35
3.2.3.1	Grožnje vrstam	35
3.2.3.2	Pomanjkanje podatkov	37
4	ZAKLJUČEK	39
5	LITERATURA IN VIRI	40

KAZALO PREGLEDNIC

Preglednica 1. Seznam rodov iz družine Atyidae s številom vrst in okvirno razširjenostjo.....	1
Preglednica 2. Seznam 30 številskih merjenih in 6 številskih štetih (označeni s “+”) morfoloških znakov pri izbranih vrstah.....	9
Preglednica 3. Seznam vrst, uporabljenih v analizi morfologije, njihova klasifikacija (skupina po novi klasifikaciji: A-‘ <i>Atya</i> ’, C-‘ <i>Caridella</i> ’, P-‘ <i>Paratya</i> ’, T-‘ <i>Typhlatya</i> ’, S-‘ <i>Syncaridinae</i> ’; in poddružina: A-Atyinae, C-Caridellinae, P-Paratyinae, T-Typhlatyinae), tipi habitatata: (1) E-epigeično, H-hipogeično, (2) S-stoječe vode, T-tekoče vode, (3) F-sladkovodni, A-anhialini habitat in vir slikovnega materiala za izvedbo morfometrije.....	11
Preglednica 4. Hipogeične vrste, vključene v statistično analizo in prisotnost dveh troglomorfičnih znakov. Stolpca prikazujeta redukcijo oči (O): 1-oči so reducirane in brez pigmenta, 2-oči so reducirane, pigment je še prisoten, 3-oči niso reducirane; ter redukcijo telesnega pigmenta (T): +) telesni pigment je reduciran, -) telesni pigment ni reduciran.....	12
Preglednica 5. Lastne vrednosti in odstotki variance podatkov za kanonične osi v analizi CVA štirih filogenetskih skupin.....	20
Preglednica 6. Prispevki 11 transformiranih znakov (njihovih standardnih ostankov glede na dolžino karapaksa, CL) v CVA štirih filogenetskih skupin (‘ <i>Atya</i> ’, ‘ <i>Caridella</i> ’, ‘ <i>Typhlatya</i> ’ in ‘ <i>Paratya</i> ’) (uporabljeni so standardni ostanki znakov glede na CL).....	21
Preglednica 7. Mahalanobisove razdalje in statistična značilnost razdalj (*p<0.05; NS-ni značilno) med skupinami ‘ <i>Atya</i> ’, ‘ <i>Caridella</i> ’, ‘ <i>Paratya</i> ’ in ‘ <i>Typhlatya</i> ’.....	22
Preglednica 8. Neprečno in prečno (metoda Jackknife) preverjanje. V tabeli sta navedena število in odstotek pravilno uvrščenih vrst za štiri filogenetske skupine.....	22
Preglednica 9. Prikaz razporeditve vrst štirih filogenetskih skupin z neprečnim in prečnim (metoda Jackknife) preverjanjem. Prikazana je razporeditev vrst po skupinah s številom in deležem glede na posamezno skupino.....	23
Preglednica 10. Lastne vrednosti in odstotki pojasnjene variance podatkov za kanonični osi v analizi CVA treh filogenetskih skupin.....	23
Preglednica 11. Prispevki znakov na prvi in drugi osi diskriminacijske analize za tri filogenetske skupine (‘ <i>Caridella</i> ’, ‘ <i>Typhlatya</i> ’ in ‘ <i>Paratya</i> ’) (uporabljeni so standardni ostanki znakov glede na CL).....	24
Preglednica 12. Mahalanobisove razdalje in statistična značilnost razdalj (NS-ni značilno) med filogenetskimi skupinami ‘ <i>Caridella</i> ’, ‘ <i>Paratya</i> ’ in ‘ <i>Typhlatya</i> ’	24

Preglednica 13. Število in odstotki pravilno uvrščenih vrst v skupine brez prečnega in s prečnim preverjanjem.....25

Preglednica 14. Prikaz razporeditve vrst treh filogenetskih skupin. S številom vrst in odstotkom (glede na posamezno skupino) je prikazana razporeditev vrst po skupinah s prečno in neprečno metodo.....25

Preglednica 15. Prispevki znakov diskriminacijske analize za površinske in podzemeljske vrste iz družine Atyidae (* - uporabljen je standardni ostanek znaka glede na CL).....26

KAZALO SLIK

Slika 1. Primer merjenja morfoloških znakov na vrsti *Neocaridina denticulata* De Haan (Mizue in Iwamoto, 1961) v programu Image J. Barvne črte prikazujejo način meritev številskih merjenih znakov.....10

Slika 2. Korelacija med maksimalnima dolžinama kleščice 1. in 2. pereopoda ($p=0.987$). Barve predstavlajo filogenetske skupine: 'Atya' (rdeča), 'Caridella' (zeleni), 'Typhlatya' (modra), 'Paratya' (vijolična) 'Syncaridinae' (siva) in neuvršcene vrste (črna). Obliki predstavljata razlike glede na tip habitata: epigeične (krog) in hipogeične (kvadrat) vrste. Graf je narejen po vrednostih osnovnih (netransformiranih) znakov.....16

Slika 3. Korelacija med dolžino (CL) in višino (CH) koša ($p=0.979$). Barve predstavlajo filogenetske skupine: 'Atya' (rdeča), 'Caridella' (zeleni), 'Typhlatya' (modra), 'Paratya' (vijolična) 'Syncaridinae' (siva) in neuvršcene vrste (črna). Obliki predstavljata razlike glede na tip habitata: epigeične (krog) in hipogeične (kvadrat) vrste. Grafični prikaz je narejen po vrednostih osnovnih (netransformiranih) znakov.....16

Slika 4. Korelacija med dolžino koša (CL) in dolžino 5. pereopoda (PRP5) ($p=0.978$). Barve predstavlajo filogenetske skupine: 'Atya' (rdeča), 'Caridella' (zeleni), 'Typhlatya' (modra), 'Paratya' (vijolična) 'Syncaridinae' (siva) in neuvršcene vrste (črna). Obliki predstavljata razlike glede na tip habitata: epigeične (krog) in hipogeične (kvadrat) vrste. Grafični prikaz je narejen po vrednostih osnovnih (netransformiranih) znakov.....17

Slika 5. Korelacija med dolžino 1. pereopoda (PRP1) in maksimalno dolžino kleščice 2. pereopoda (PRP2PLm) ($p=0.977$). Barve predstavlajo filogenetske skupine: 'Atya' (rdeča), 'Caridella' (zeleni), 'Typhlatya' (modra), 'Paratya' (vijolična) 'Syncaridinae' (siva) in neuvršcene vrste (črna). Obliki predstavljata razlike glede na tip habitata: epigeične (krog) in hipogeične (kvadrat) vrste. Grafični prikaz je narejen po vrednostih osnovnih (netransformiranih) znakov.....17

Slika 6. Korelacija med maksimalnima širinama kleščic 1. in 2. pereopoda ($p=0.971$). Barve predstavlajo filogenetske skupine: 'Atya' (rdeča), 'Caridella' (zeleni), 'Typhlatya' (modra), 'Paratya' (vijolična) 'Syncaridinae' (siva) in neuvršcene vrste (črna). Obliki predstavljata razlike glede na tip habitata: epigeične (krog) in hipogeične (kvadrat) vrste. Grafični prikaz je narejen po vrednostih osnovnih (netransformiranih) znakov.....18

Slika 7. Korelacija med dolžino kljunca (RL) in št. zobcev na kljuncu ventralno (ROT3) ($p=0.784$). Barve predstavlajo filogenetske skupine: 'Atya' (rdeča), 'Caridella' (zeleni), 'Typhlatya' (modra), 'Paratya' (vijolična) 'Syncaridinae' (siva) in neuvršcene vrste (črna). Obliki predstavljata razlike glede na tip habitata: epigeične (krog) in hipogeične (kvadrat) vrste. Grafični prikaz je narejen po vrednostih osnovnih (netransformiranih) znakov.....18

Slika 8. Korelacija v št. zobcev na kljuncu dorzalno pred in za očmi (ROT1 in ROT2) (p=0.761). Barve predstavljajo filogenetske skupine: ' <i>Atya</i> ' (rdeča), ' <i>Caridella</i> ' (zeleni), ' <i>Typhlatya</i> ' (modra), ' <i>Paratya</i> ' (vijolična) ' <i>Syncaridinae</i> ' (siva) in neuvršcene vrste (črna). Obliki predstavljata razlike glede na tip habitata: epigeične (krog) in hipogeične (kvadrat) vrste. Grafični prikaz je narejen po vrednostih osnovnih (netransformiranih) znakov.....	19
Slika 9. Korelacija med dolžinama stebel 1. in 2. antene (A1 in A2) (p=0.773). Barve predstavljajo filogenetske skupine: ' <i>Atya</i> ' (rdeča), ' <i>Caridella</i> ' (zeleni), ' <i>Typhlatya</i> ' (modra), ' <i>Paratya</i> ' (vijolična) ' <i>Syncaridinae</i> ' (siva) in neuvršcene vrste (črna). Obliki predstavljata razlike glede na tip habitata: epigeične (krog) in hipogeične (kvadrat) vrste. Grafični prikaz je narejen po vrednostih osnovnih (netransformiranih) znakov.....	19
Slika 10. Projekcija živali vzdolž prvih dveh kanoničnih osi v analizi štirih filogenetskih skupin družine Atyidae v CVA. Barve oznak: ' <i>Atya</i> ' (rdeča), ' <i>Caridella</i> ' (zeleni), ' <i>Typhlatya</i> ' (modra) in ' <i>Paratya</i> ' (vijolična).....	21
Slika 11. Rezultati diskriminacijske analize za skupine ' <i>Caridella</i> ' (zeleni), ' <i>Typhlatya</i> ' (modra) in ' <i>Paratya</i> ' (vijolična).....	24
Slika 12. Diskriminantna analiza za skupini površinskih (črna) in podzemeljskih (modra) vrst.....	27
Slika 13. Statusi ogroženosti po standardih Mednarodne zveze za varstvo narave s pripadajočim številom vrst družine Atyidae (DD: ni podatkov (data deficient), LC: najmanj ogrožena vrsta (least concern), NT: potencialno ogrožena vrsta (near threatened), VU: ranljiva vrsta (vulnerable), EN: ogrožena vrsta (endangered), CR: skrajno ogrožena vrsta (critically endangered), EW: v divjini izumrla vrsta (extinct in the wild), EX: izumrla vrsta (extinct)) (narejeno po The IUCN Red List of Threatened Species 2018).....	28
Slika 14. Po IUCN kritično ogrožene vrste sladkovodnih kozic v družini Atyidae (n=13) in njihova razdelitev po treh tipih habitata: jezero (n=4), potok/reka (n=4) in jamski ekosistemi (n=5).....	29
Slika 15. Po IUCN ogrožene vrste sladkovodnih kozic v družini Atyidae (n=23) in njihova razdelitev po treh tipih habitata: jezero (n=17), potok/reka (n=5) in jamski ekosistemi (n=1).....	29
Slika 16. Po IUCN statusu ranljive vrste (n=59) v družini Atyidae in njihov habitat. Razdeljene so v štiri tipe habitata, in sicer jamski ekosistemi (n=42), jezera (n=8), potoki (n=6) in reke (n=3).....	30
Slika 17. Po IUCN potencialno ogrožene vrste sladkovodnih kozic v družini Atyidae (n=15) in njihova razdelitev po treh tipih habitata: potok/reka (n=10) in jamski ekosistemi (n=5).....	30

KAZALO PRILOG

Priloga A Vrste družine Atyidae na rdečem seznamu Mednarodne zveze za varstvo narave, njihovo tipsko najdbišče, razširjenost, tip habitat, ki ga zasedajo in varstveni status (The IUCN Red List of Threatened Species 2018) (priložena zgoščenka).

Priloga B Rezultati morfometrije izbranih vrst družine Atyidae.

Priloga C Prečiščene korelacije (izločene so že tiste s korelacijo >0.75).

Priloga D Posthoc test za štiri filogenetske skupine (1-‘*Atya*’, 2-‘*Caridella*’, 3- ‘*Paratya*’, 4-‘*Typhlatya*’).

Priloga E Opisna statistika za štiri filogenetske skupine (‘*Atya*’, ‘*Caridella*’, ‘*Paratya*’ in ‘*Typhlatya*’) (priložena zgoščenka).

Priloga F Opisna statistika za dve skupini glede na habitatni tip (površinske in podzemeljske vrste) (priložena zgoščenka).

SEZNAM KRATIC

PCA (*Principal Component Analysis*) = analiza glavnih komponent

CVA (*Canonical Variate Analysis*) = kanonična analiza

DFA (*Discriminant Function Analysis*) = diskriminacijska analiza

MANOVA (*Multivariante Analysis of Variance*) = multivariatna enosmerna analiza variance

ANOVA (*Analysis of Variance*) = enosmerna analiza variance

N (*Number*) = število

Povp. (*Average*) = povprečno

1 UVOD

Družina sladkovodnih kozic Atyidae je vrstno ena najbogatejših družin med kozicami, njeni predstavniki so razširjeni po vsem svetu z izjemo Antarktike (Preglednica 1) (von Rintelen in sod. 2012). Družino sestavlja 503 vrst iz 45 rodov (Preglednica 1) (World Register of Marine species 2018, gl. tudi Jugovic in sod. v reviziji). Za pripadnike družine Atyidae so značilne posebne helatne okončine na 1. in 2. pereopodu, na katerih je nameščen šop set, s katerimi se prehranjujejo; filtrirajo razgrajeno snov ali s podlage strgajo mikrofne filme (De Grave, Cai in Anker 2008).

Preglednica 1. Seznam rodov iz družine Atyidae s številom vrst in okvirno razširjenostjo.

Rod	Tipska vrsta	Št. vrst	Razširjenost	
<i>Antecaridina</i> Edmondson 1954	<i>A. lauensis</i> (Edmonson, 1935)	1	Otoki	Indo-zahodnega Pacifika
<i>Archaeatya</i> Vilalobos 1959	<i>A. chacei</i> Villalobos F., 1960	1	Srednja Amerika in nekateri pacifiški otoki	
<i>Atya</i> Leach 1816	<i>A. scabra</i> (Leach, 1816)	33	Amerika in zahodna Afrika	
<i>Atyaephryra</i> de Brito Capello 1867	<i>A. desmarestii</i> (Millet, 1831)	10	Evropa, Severna Amerika in Bližnji Vzhod	
<i>Atydina</i> Cai 2010	<i>A. atyoides</i> (Nobili, 1900)	1	Indonezija	
<i>Atyella</i> Calman 1906	<i>A. brevirostris</i> Calman, 1906	2	Jezero Tanganyika, Vzhoda Afrika	
<i>Atyoida</i> Randall 1840	<i>A. bisulcata</i> Randall 1840	6	Indo-Pacifiška regija	
<i>Atyopsis</i> Chace 1983	<i>A. spinipes</i> (Newport, 1847)	2	Jugovzhodna Azija in Indo-Pacifik	
<i>Australatya</i> Chace 1983	<i>A. striolata</i> (McCulloch & McNeill, 1923)	1	Vzhodna Avstralija	
<i>Caridella</i> Calman 1906	<i>C. cunningtoni</i> Calman 1906	3	Jezero Tanganyika, Vzhoda Afrika	
<i>Caridina</i> H. Milne Edwards 1837	<i>C. typus</i> H. Milne Edwards, 1837	295	Indo-Pacifiška regija in Afrika	
<i>Caridinides</i> Calman 1926	<i>C. wilkinsi</i> Calman, 1926	1	Severna Avstralija	
<i>Caridinopsis</i> Bouvier 1912	<i>C. chevalieri</i> Bouvier 1912	1	Zahodna Afrika	
<i>Dugastella</i> Bouvier 1912	<i>D. marocana</i> Bouvier, 1912	2	Maroko in Španija	
<i>Edoneus</i> Holthuis 1978	<i>E. atheistus</i> Holthuis, 1978	4	Filipini	
<i>Elephantis</i> Castelin, Marquet in Klotz 2013	<i>E. natalensis</i> (Bouvier, 1925)	1	Južna Afrika in Madagaskar	
<i>Ficticaris</i> Sket in Zakšek, 2018	<i>F. serbica</i> Jugovic in Sket, v pripravi	1	Srbija	
<i>Gallocaris</i> Sket in Zakšek 2009	<i>G. inermis</i> (Fage, 1937)	1	Južna Francija	
<i>Halocaridina</i> Holthuis 1963	<i>H. rubra</i> Holthuis 1963	2	Havaji	
<i>Halocaridinides</i> Fujino in Shokita 1975	<i>H. trigonophthalma</i> (Fujino & Shokita, 1975)	2	Otoki Zanzibar, Gvam, Palau in Rjukju	
<i>Jolivetya</i> Cals 1986	<i>J. foresti</i> Cals, 1986	1	Papuanska Nova Gvineja	

<i>Jonga</i> Hart 1961	<i>J. serrei</i> (Bouvier, 1909)	1	Srednja Amerika in otočje Zahodni Indiji
<i>Lancaris</i> Cai in Bahir 2005	<i>L. singhalensis</i> (Ortmann, 1894)	2	Šrilanka
<i>Limnocaridella</i> Bouvie 1913	<i>L. alberti</i> (Lenz, 1910)	1	Jezero Albert, vzhodna Afrika
<i>Limnocaridina</i> Calman 1899	<i>L. tanganyikae</i> Calman, 1899	9	Jezero Tanganyika, vzhoda Afrika
<i>Mancicaris</i> Liang, Guo in Tang 1999	<i>M. sinensis</i> Liang, Guo & Tang, 1999	1	Hunan, Kitajska
<i>Marosina</i> Cai in Ng 2005	<i>M. brevirostris</i> Cai & Ng, 2005	2	Otok Sulavezi v Indoneziji
<i>Micratya</i> Bouvier 1913	<i>M. poeyi</i> (Guérin-Méneville, 1855)	1	Kostarika, Panama in Karibi
<i>Monsannis</i> De Grave in Clark 2012	<i>M. carpolongus</i> Richard, De Grave & Clark, 2012	1	Madagaskar
<i>Neocaridina</i> Kubo 1938	<i>N. denticulata denticulata</i> De Haan, 1844)	24	Kitajska, Tajvan, Japonska, Koreja in Havaji
<i>Palaemonias</i> Hay 1902	<i>P. ganteri</i> Hay, 1902	2	Alabama in Kentucky, ZDA
<i>Paracaridina</i> Liang, Guo in Tang 1999	<i>P. longispina</i> Guo, He, Xu & Gui, 1992	5	Hunan, Kitajska
<i>Paratya</i> Miers 1882	<i>P. compressa</i> (De Haan, 1844)	14	Pacifiška regija
<i>Parisia</i> Holthuis 1956	<i>P. microphthalmia</i> (Fage, 1946)	9	Madagaskar, Avstralija, Filipini in Indonezija
<i>Potimirim</i> Holthuis 1954	<i>P. mexicana</i> (de Saussure, 1857)	4	Srednja in južna Amerika, Karibi, Florida
<i>Puteonator</i> Gurney 1987	<i>P. iraqiensis</i> Gurney, 1987	1	Irak
<i>Pycneus</i> Holthuis 1986	<i>P. morsitans</i> Holthuis, 1986	1	Zahodna Avstralija
<i>Pycnia</i> Bruce 1992	<i>P. raptor</i> Bruce, 1992	1	Severeni teritorij Avstralije
<i>Sinodina</i> Liang in Cai 1999	<i>S. gregoriana</i> (Kemp, 1923)	12	Jugozahodna Kitajska
<i>Stygiocaris</i> Holthuis 1960	<i>S. lancifera</i> Holthuis, 1960	2	Zahodna Avstralija
<i>Syncaris</i> Holmes 1900	<i>S. pacifica</i> (Holmes, 1895)	1	Kalifornija, ZDA
<i>Troglocaris</i> Dormitzer 1853	<i>T. anophthalmus</i> (Kollar, 1848)	15 (vključno s podvrstami)	Južna Evropa
<i>Typhlatya</i> Creaser 1936	<i>T. pearsei</i> Creaser, 1936	18	Karibi, Evropa in otoki Atlantika in Pacifika
<i>Typhlocaridina</i> Liang in Yan 1981	<i>T. lanceifrons</i> Liang & Yan, 1981	3	Južna Kitajska
<i>Typhlopatsa</i> Holthuis 1956	<i>T. pauliani</i> Holthuis, 1956	1	Madagaskar

Preglednica je narejena po von Rintelen in sod., (2012), World Register of Marine species (2018) in Jugovic in sod. (v recenziji).

1.1 Upad diverzitete

Večina rodov je omejenih le na eno biogeografsko regijo, poznane pa so tudi vrste z zelo široko razširjenostjo, kot sta npr. dve vrsti rodu *Atya* (*Atya gaboniensis* in *Atya scabra*), ki se pojavljata na obeh straneh Atlantskega oceana (De Grave in sod. 2008). Vrste zasedajo mnoge različne habitate, od izvirskih tekočih do brakičnih stoječih voda ter podzemeljskih vodnih teles (De Grave in sod. 2008). Vrste se med seboj ekološko zelo razlikujejo in imajo v mnogih ekosistemih pomembno ekološko vlogo (De Grave in sod. 2015). V tropskih tekočih vodnih sistemih predstavljajo pomemben del prehranjevalne verige, saj močno povečajo razkroj listov in uravnavajo biomaso bentoških insektov (March in sod. 2001). Poznane so tudi ozko specializirane vrste, ki kot komenzali živijo v simbiotskih interakcijah s sladkovodnimi spužvami (von Rintelen in sod. 2007). Večina vrst je sladkovodnih, majhen delež pa predstavljajo anhialine vrste, ki živijo v brakičnih vodah (The IUCN Red List of Threatened Species 2018). Poznane so tudi amfidromne vrste; v sladki vodi odlagajo ličinke, ki potujejo v estuarije in druge obalne predele, kjer se razvijajo, nato pa migrirajo nazaj v sladke vode, kjer spolno dozorijo in se razmnožujejo (Yatsuya, Ueno in Yamashita 2013). Sladkovodne kozice Atyidae se od bližnje sorodne družine Palaemonidae razlikujejo po tem, da kljub temu, da nekatere vrste izkazujejo toleranco na slano okolje, ne najdemo predstavnikov, ki bi celotno življenje preživeli izključno v morskom okolju (De Grave in sod. 2008). Relativno veliko število vrst sladkovodnih kozic najdemo v podzemeljskih ekosistemih, saj kar 11 izmed 45 rodov zajema izključno jamske vrste (von Rintelen in sod. 2012, Jugovic in sod. v reviziji). Med njimi najdemo troglobiontske vrste, ki so na jamsko življenje popolnoma prilagojene, prav tako pa fakultativne jamske vrste, ki lahko prehajajo med površjem in podzemeljskimi vodami (The IUCN Red List of Threatened Species 2018). Za takšne habitate je zaradi hidrogeografskih ovir značilna visoka stopnja endemizma (Trontelj in sod. 2009), ravno podzemeljska favna pa je pod največjim pritiskom izumiranja, saj sta kar dve tretjini vrst jamskih sladkovodnih kozic ogroženi (De Grave in sod. 2015). Kljub temu, da sladkovodna okolja sestavlajo le 0.01% vse vode na svetu, predstavljajo habitate približno 6% vseh vrst, biodiverziteta teh okolij pa upada veliko hitreje kot v prizadetih kopenskih ekosistemih (Dudgeon in sod. 2006, Christodoulou in sod. 2016). Od leta 1900 smo izgubili približno 70% mokrišč, najhitrejše izginjanje takšnih ekosistemov poteka v Aziji (Davidson 2014), kjer se nahajajo države z največjo biodiverziteto sladkovodnih kozic, kot so Kitajska, Indonezija in Indija (De Grave in sod. 2015). Največjo grožnjo sladkovodnim kozicam predstavljajo razni antropogeni vplivi in posegi v okolje, kot so onesnaževanje zaradi urbanizacije in agrikulture, vnos invazivnih vrst, modifikacije naravnih sistemov in rudarstvo (De Grave in sod. 2015). Primer nedavnega izumrtja zaradi urbanizacije je vrsta *Syncaris pasadenae*; med leti 1897 in 1933 je bilo v kanalizaciji in nekaj potokih v Kaliforniji najdenih okoli 100 živali, od leta 1933 pa kljub intenzivnim iskanjem ni bilo

najdenega nobenega primerka več, zato je vrsta opredeljena kot izumrla (The IUCN Red List of Threatened Species 2018). Za amfidromne in migracijske vrste je velik problem zajezovanje rek, spreminjanje rečnih tokov in odvajanje vode, saj so s tem prekinjene migracijske poti (Bauer 2011). Ena od večjih groženj so tudi klimatske spremembe, ki povzročajo odstopanja v padavinah in posledično v rečnem toku, kar privede do sprememb vegetacije in podlage ter izgube habitatov (Christodoulou in sod. 2016). Klimatske spremembe vplivajo tudi na vrste, živeče v anhialinih jamah, saj se z višanjem temperature dviga morska gladina in spreminja slanost različnih slojev vode (Moritsch, Pakes in Lindberg 2014).

1.2 Troglomorfije

Jamski ekosistemi so glede fizikalne strukture in biološke funkcije eni izmed najbolj unikatnih ekosistemov, a so zaradi težke dostopnosti še vedno precej neraziskani (Simon 2012). Najbolj omejujoč dejavnik v takšnih okoljih je tema, zaradi katere, za razliko od drugih ekosistemov, primarna produkcija v obliki fotosinteze ne more potekati in je vir energije omejen na kemosintezo in razpadlo organsko snov, ki jo prinese s površja (Simon 2012). Organizmi, ki živijo v jamskih ekosistemih, so pod vplivom takšnih dejavnikov razvili prilagoditve, ki jih lahko delimo na progresivne in regresivne (Cristiansen 2012 po Peck 1998). Progresivne prilagoditve zajemajo povečanje, podaljšanje ali razvoj nekaterih struktur ali sistemov, regresivne prilagoditve pa jamsko življenje pa vključujejo redukcijo ali izgubo stруктур, ki so prisotne pri površinskih organizmih (Cristiansen 2012). Prilagoditve niso le morfološke, temveč tudi vedenjske, ekološke in fiziološke, vse skupaj pa tvorijo kombinacijo značilnosti, ki ji pravimo troglomorfije (Cristiansen 2012). Pri hipogeičnih rakih (Crustacea) so prisotne prilagoditve, kot so redukcija oči in pigmenta, podaljšanje okončin, povečana kemična občutljivost in občutljivost na tip, degeneracija cirkadianih ritmov, znižana rodnost in metabolizem, povečan volumen jajčec ter podaljšana življenska doba (Hobbs 2012). Troglomorfija je posledica paralelne ali konvergentne evolucije različnih linij, zaradi česar so si nesorodni organizmi lahko morfološko zelo podobni (Christiansen 2012). Poznamo več različnih organizmov, ki naseljujejo podzemeljsko okolje: 1) troglobionti živijo izključno v podzemlju in tam zaključijo celoten življenjski cikel, 2) troglofili lahko celoten življenjski cikel preživijo v podzemlju ali na površini, 3) troglokseni lahko del življenja preživijo v jamskih ekosistemih, a morajo za normalen razvoj tudi na površje, 4) stigobionti živijo izključno v podzemeljskih vodah (Assmann in sod. 2010). V družini Atyidae je delež vrst, ki se pojavljajo v jamskih habitatih relativno visok, saj v kar 21 izmed 45 rodov najdemo vsaj eno jamsko vrsto, 11 rodov pa je izključno jamskih (Jugovic in sod. v reviziji, von Rintelen in sod. 2012, World Register of Marine species 2018).

1.3 Nerazrešena taksonomija

Družina Atyidae spada v podred pravih kozic (Caridea), ki zajema približno 2500 vrst, razdeljenih v 31 družin (De Grave in sod. 2008). Od sestrsko družino Xiphocarididae se je ločila nekje med zgodnjim karbonom in zgodnjo kredo, bazalna diverzifikacija pa je potekala v Indo-Pacifiku, kjer najdemo 75% vseh rodov Atyidae (von Rintelen in sod. 2012). Vrstno najbogatejši rod je *Caridina*, ki trenutno zajema vsaj 295 vrst (World Register of Marine species 2018), 19 rodov v družini pa je monotipskih (Preglednica 1). Poznan je tudi izumrli rod *Delclosia* iz časa spodnje krede (Rabadá 1993, po von Rintelen in sod. 2012). Taksonomija sladkovodnih kozic pod ravnjo družine je nepopolna in že vrsto let predstavlja izziv za raziskovalce (von Rintelen in sod. 2012). Po avtorjih De Grave in Fransen (2012), ki sta naredila obširno raziskavo glede taksonomije pravih kozic, naj bi družino Atyidae sestavljal 469 vrst, razdeljenih v 42 rodov. Točno število vrst v družini Atyidae je težko oceniti, saj raziskovalci vsako leto opišejo nekaj novih vrst (De Grave in sod. 2007), zato po raznih podatkovnih bazah pridemo do različnih podatkov o številu vrst. V podatkovni bazi Rdečega seznama Mednarodne zveze za varstvo narave (The IUCN Red List of Threatened Species 2018) je zabeleženih 39 rodov s 444 vrstami, po drugih informacijah naj bi obstajalo 44 rodov (World Register of Marine species 2018). Holthuis je leta 1955 izdal več publikacij, ki so bile kasneje izdane kot določevalni ključ za Caridea (prave kozice) in Stenopodidea. Rodovi družine Atyidae so bili razdeljeni v štiri poddružine, in sicer Atyinae De Haan, 1849, Caridellinae Holthuis, 1986, Paratyinae Holthuis, 1986 in Typhlatyinae Holthuis, 1986 (Holthuis 1993). Kasneje odkriti rodovi, kot je npr. *Lancaris* Cai in Bahir 2005, so bili v poddružine razporejeni naknadno (von Rintelen in sod. 2012). Izoblikovane poddružine so v resnici neformalne skupine, saj so bile narejene na podlagi morfoloških znakov in jih posledično mnogi avtorji ne prepoznavajo (De Grave in sod. 2009). Razlike, ki rodove uvrščajo v različne poddružine, temeljijo na morfoloških znakih, kot so razvitost eksopodov na pereopodih, branhalna formula, prisotnost pigmenta, redukcija oči, število trnov v diarezi uropoda in oblika ter razmerja helatnih okončin (De Grave in Page 2014). Za poddružino Atyinae so značilni ozki šopi dolgih dlačic na koncu helatne okončine prvega in drugega pereopoda, odsotnost artrobranhijev na drugem do četrtem pereopodu in anteriorno močno razširjen karpus prvega pereopoda (Christoffersen 1986). Poddružino Atyinae od ostalih ločimo po artrobranhiju na bazi prvega pereopoda in kompletni branhalni formuli, ki zajema devet parov škrge (Holthuis 1993). Sem spadajo rodovi *Archaetya* Vilalobos 1959, *Atya* Leach 1816, *Atydina* Cai 2010, *Atyoida* Randall 1840, *Atyopsis* Chace 1983, *Australatya* Chace 1983, *Caridina* H. Milne Edwards 1837, *Jonga* Hart 1961, *Neocaridina* Kubo 1938 in *Potimirim* Holthuis 1954. Za poddružino Caridellinae je značilna odsotnost artrobranhijev na prvem pereopodu in nepopolna branhalna formula, ki jo sestavlja največ osem parov škrge (Holthuis 1993). Sem spadajo rodovi *Atyella* Calman 1906, *Caridella* Calman 1906,

Caridinides Calman 1926, *Caridinopsis* Bouvier 1912, *Edoneus* Holthuis 1978, *Halocaridina* Holthuis 1963, *Halocaridinides* Fujino in Shokita 1975, *Jolivetya* Cals 1986, *Limnocaridella* Bouvier 1913, *Limnocaridina* Calman 1899, *Paracaridina* Liang, Guo in Tang 1999, *Parisia* Holthuis 1956, *Puteonator* Gurney 1987, *Pycneus* Holthuis 1986, *Pycnia* Bruce 1992 in *Typhlocaridina* Liang in Yan 1981 (ki je bil zaradi branhialne formule, ki jo sestavlja devet škrge, kasneje prestavljen v poddružino Atyinae) (Guo in De Grave 2004). Poddružino Paratyinae od ostalih ločimo po supraorbitalnih trnih na košu, prisotnosti eksopodov na vsaj prvih dveh pereopodih in največ dveh lateralnih trnih v diarezi (Holthuis 1993). Sem spadajo rodovi *Atyaephyra* de Brito Capello 1867, *Dugastella* Bouvier 1912, *Palaemonias* Hay 1902, *Paratya* Miers 1882, *Syncaris* Holmes 1900 in *Troglocaris* Dormitzer 1853. Poddružino Typhlatyinae sestavljajo rodovi *Antecaridina* Edmondson 1954, *Spelaeocaris* Matjašič 1956¹, *Stygiocaris* Holthuis 1960, *Typhlatya* Creaser 1936 in *Typhlopatsa* Holthuis 1956 (Holthuis 1993). Za to skupino je prav tako značilna prisotnost eksopodov na vsaj prvih dveh pereopodih in največ dva lateralna trna v diarezi, od skupine Paratyinae pa se razlikuje po odsotnosti supraorbitalnih trnov (Holthuis 1993).

Skupina raziskovalcev pod vodstvom Von Rintelen (2012) je, zaradi še zmeraj prisotnih taksonomskeh nejasnosti, naredila molekularno filogenijo družine Atyidae, kjer je bilo vključenih 32 rodov. Na podlagi rezultatov so potrdili, da nobena od poddružin po Holthuisu (1993) ni monofiletska in predlagali novo klasifikacijo rodov, ki temelji na molekularnih podatkih in je sestavljena iz petih skupin ('Atya', 'Caridella', 'Paratya', 'Typhlatya' in 'Syncaridinae'), nekatere vrste pa so zaradi pomanjkanja genetskega materiala ostale neuvrščene. Pokazali so, da je družina Atyidae monofiletska. Najprej se je odcepila linija 'Syncaridinae', preostala linija pa se je nato razcepila na dve liniji, in sicer 'Atya-Caridella' in 'Paratya-Typhlatya', ki sta se kasneje ločili na posamezne skupine. Apomorfije za novo nastale skupine še vedno niso določene, kar predstavlja potrebo po nadaljnjem raziskovanju in ponovnem pregledu morfoloških znakov (von Rintelen in sod. 2012 & De Grave 2014).

¹ Za rod *Spelaeocaris* je bilo kasneje s filogenetskimi raziskavami ugotovljeno, da gre v resnici za rod *Troglocaris*, avtorji pa so poudarili, da ločevalni morfološki znaki po Holthuisu (1993) za ločevanje rodu *Troglocaris* in sorodnih rodov nimajo pomembne vloge (Zakšek, Sket & Trontelj, 2007).

1.4 Cilji naloge

V tej zaključni nalogi bomo skušali preveriti, ali se skupine, definirane glede na molekularne informacije po von Ritelen in sod. 2012, ločujejo tudi morfološko in kateri so znaki, ki nam omogočajo ločevanje. Predvidevamo lahko, da bodo med seboj morfološko bolj podobni rodovi, ki so si tudi genetsko sorodnejši, ali pa bo večja podobnost med vrstami, katerih predstavniki zasedajo podobne habitate. Glede na to, da je v družini Atyidae relativno veliko jamskih predstavnikov, ki so podzemeljske habitate naseljevali večkrat ločeno (von Rintelen in sod. 2012), bomo skušali ugotoviti, v katerih znakih se ločijo površinske in podzemeljske vrste, in ali lahko sploh prepoznamo kateri morfološki znak, ki se v podzemlju značilno spremeni pri vseh jamskih predstavnikih družine Atyidae. Zaradi vse hitrejšega upadanja biodiverzitete sladkovodnih ekosistemov in številnih groženj, ki pretijo tako površinskim kot podzemeljskim vrstam, je še eden od ciljev zaključne naloge pregled trenutnega stanja ogroženosti in vzrokov za upadanje biotske pestrosti v takšnih habitatih.

2 METODE DELA

2.1 Zbiranje in priprava literature

S pomočjo Rdečega seznama IUCN smo sprva naredili seznam vseh obstoječih vrst družine Atyidae, kjer so za vsako vrsto opisani glavni podatki, kot so habitat, razširjenost, varstveni status in grožnje (Priloga A). Iz pridobljenih informacij smo naredili pregled ogroženosti po habitatih in izračunali deleže vrst z različnimi varstvenimi statusi. Seznam je sestavljalo 444 vrst, med katerimi smo za analizo morfološke variabilnosti kot predstavnike rodov izbrali le tipske vrste vsakega rodu. Tako smo pridobili 39 vrst, katerim smo kasneje prišeli še 5 drugih vrst, za katere na Rdečem seznamu IUCN podatkov ni bilo. Dobili smo 44 vrst, ki so bile osnova za nadaljne delo. Ker je analiza temeljila na morfometriji, smo morali za vsako vrsto poiskati literaturo, ki je zajemala slike živali s primernimi oznakami velikosti in pravilnimi razmerji med različnimi deli telesa. Za vsako od tipskih vrst smo skušali dobiti podatke za oba spola. Za nekatere vrste nismo dobili primerne literature, zato smo pri takšnih rodovih, če le niso bili monotipski, vzeli drugo vrsto z dostopno literaturo, kjer pa to ni bilo mogoče, smo rod izključili iz analize. Seznam vrst se je tako zmanjšal na 32 vrst. K tem smo nato dodali še 5 vrst iz rodu *Troglocaris* in še novo monotipsko vrsto *Ficticaris serbica*, katere opis je še v pripravi (Jugovic in sod. v reviziji).

2.2 Morfometrija

Meritve smo izvajali v programu Image J in sicer pri vsaki vrsti smo izmerili 36 različnih morfoloških znakov (Preglednica 2 in Slika 1). Pri večini vrst je bilo na razpolago zadostno gradivo le za enega od spolov, zato smo za vsako vrsto merili le spol, ki je bil dostopen, spolno dimorfne znake pa smo izvzeli iz analize (PP2AM1, PP2AM2). Kljub temu, da smo za izbrane vrste imeli na razpolago potrebno gradivo, pri večini ni bilo prikazanih vseh struktur, ki smo jih želeli izmeriti. Ob koncu merjenja smo dobili matriko, ki ni bila popolna, zato je bilo za nadaljnjo analizo potrebno odstraniti nekaj znakov, ki jih pogosto ni bilo mogoče izmeriti (PL(1-6), S5, S6, S2L, S2H, TET1, TET2, U1, U2, TL, PP1EK, PP1EN, PP2AI, DT). Prav tako so bile izvzete nekatere vrste, pri katerih je manjkalo večje število znakov. Dobili smo prečiščeno matriko; 17 merjenih znakov pri končnih 36 vrstah, ki smo jih po klasifikaciji von Rintelen (2012) razvrstili v štiri večje glavne skupine, eno skupino z enim samim predstavnikom in dvema neuvrščenima vrstama (Preglednica 3).

Preglednica 2. Seznam 30 številskih merjenih in 6 številskih štetih (označeni s “+”) morfoloških znakov pri izbranih vrstah.

Okrajšava znaka	Opis	Formula
RL	dolžina kljunca (rostrum lenght)	
ROT1	+ št. zobcev na kljuncu dorzalno pred očmi	
ROT2	+ št. zobcev na kljuncu dorzalno za očmi	
ROT3	+ št. zobcev na kljuncu ventralno	
CL	dolžina koša (carapace lenght)	
CH	višina koša (carapace height)	
PL(1-6)	dolžina pleona (1.-6. abdominalni člen)	
S5	dolžina 5. abdominalnega člena	
S6	dolžina 6. abdominalnega člena	
S2L	dolžina 2. abdominalnega člena	
S2H	višina 2. abdominalnega člena	
TET1	+ št. dorzolateralnih parov bodic na telzonu	
TET2	+ št. spiniformnih set na distalnem robu telzona	
TZL	dolžina telzona (telzon lenght)	
TZW1	širina telzona na proksimalnem robu	
TZW2	širina telzona na distalnem robu	
U1	dolžina eksopodita uropoda	
U2	širina eksopodita uropoda	
AN1	dolžina stebla 1. antene	
AN2	dolžina stebla 2. antene	
PRP1	dolžina 1. pereopoda (3.-6. člen)	
PRP2	dolžina 2. pereopoda (3.-6. člen)	
PRP3	dolžina 3. pereopoda (3.-7. člen)	
PRP4	dolžina 4. pereopoda (3.-7. člen)	
PRP5	dolžina 5. pereopoda (3.-7. člen)	
PRP1PLm	maksimalna dolžina kleščice 1. pereopoda	
PRP1PWm	maksimalna širina kleščice 1. pereopoda	
PRP2PLm	maksimalna dolžina kleščice 2. pereopoda	
PRP2PWm	maksimalna širina kleščice 2. pereopoda	
TL	skupna dolžina živali (total lenght)	CL+PL(1-6)+TZL
PP1EK	dolžina eksopodita na 1. pleopodu	
PP1EN	dolžina endopodita na 1. pleopodu	
PP2AI	dolžina notranjega priveska (appendix interna) na endopoditu 2. pleopoda	
PP2AM1	dolžina moškega priveska (appendix masculina) na endopoditu 2. pleopoda	
PP2AM2	dolžina moškega priveska (appendix masculina) na endopoditu 2. pleopoda	
DT	+ št. trnov v uropodni diarezi	

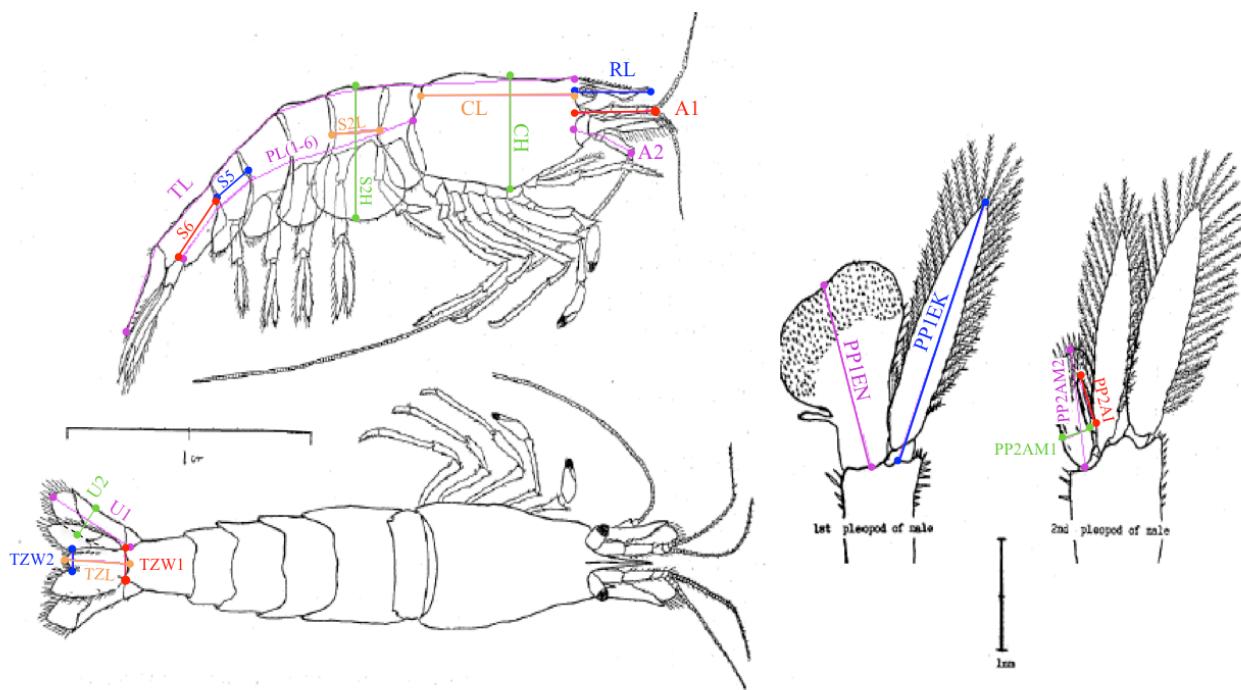
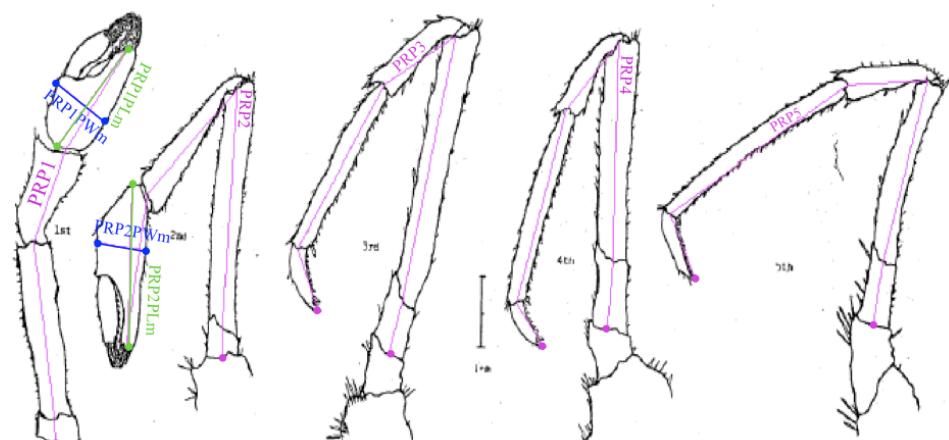
Fig. 1 *Neocaridina denticulata* De Haan (female)

Fig. 3 Pereiopods (1st~5th) of adult

Slika 1. Primer merjenja morfoloških znakov na vrsti *Neocaridina denticulata* De Haan (Mizue in Iwamoto, 1961) v programu Image J. Barvne črte prikazujejo način meritev številskih merjenih znakov.

Preglednica 3. Seznam vrst, uporabljenih v analizi morfologije, njihova klasifikacija (skupina po novi klasifikaciji: A-'Atya', C-'Caridella', P-'Paratya', T-'Typhlatya', S-'Syncaridinae'; in poddružina: A-Atyinae, C-Caridellinae, P-Paratyinae, T-Typhlatyinae), tipi habitata: (1) E-epigeično, H-hipogeično, (2) S-stoječe vode, T-tekoče vode (pt – počasi tekoče), (3) F-sladkovodni, A-anhialini habitat in vir slikovnega materiala za izvedbo morfometrije.

Vrsta in spol merjene živali	Skupina po klasifikaciji von Ritelenin sod. (2012)	Poddružina (Holthius 1993)	Habitat podzemlje/ površje	Habitat stoječe/tekoče vode	Habitat sladkovodni/ anhialini	Vir slikovnega materiala
<i>Atya innocous</i> M	A	A	E	T	F	Hobbs in Hart 1982
<i>Atyoida pilipes</i> M	A	A	E	T	F	Cai, Shokita in Satake 2006
<i>Atyopsis spinipes</i> M	A	A	E	T	F	Chace 1883
<i>Australatya obscura</i> M	A	A	E	T	F	Han in Klotz 2015
<i>Micratya poeyi</i> M	A	C	E	T	F	Pereira in Garcia 1995 & Karge Page in Klotz 2013
<i>Potimirim glabra</i> M	A	A	E	T	F	Fryer 1977
<i>Caridina nilotica</i> F	C	A	E	T/S	F	Richard in Clark 2005
<i>Elephantis natalensis</i> M	C*	?	E	T	F	Castelin, Marquet in Klotz 2013
<i>Edoneus erwini</i> M	C	C	H	T/S	F	Cai in Husana 2009
<i>Lancaris singhalensis</i> M	C	A	E	T	F	Cai in Bahir 2005
<i>Marosina brevirostris</i> M	C	?	H	T	F	Cai in Ng 2005
<i>Neocaridina denticulata</i> F	C	A	E	S	F	Mizue in Iwamoto 1961
<i>Paracaridina cheniensis</i> M	C	A	E	T	F	Guo in De Grave 2003
<i>Atyaephyra desmarestii</i> F	P	P	E	T	F	Anastasidou, Kistos in Koukouras 2006
<i>Paratya bonisiensis</i> M	P	P	E	T	F	Kiyoshi in Cai 2005
<i>Troglocaris (Troglocaris) anophthalmus</i> M	P	P	H	T (pt)	F	Jugovic in sod. 2012
<i>T. (Spelaeocaris) pretneri</i> M	P	P	H	T (pt)	F	Jugovic in sod. 2011 & Jugovic, neobjavljen
<i>T. (Spelaeocaris) pretneri</i> F	P	P	H	T (pt)	F	Jugovic in sod. 2011 & Jugovic, neobjavljen
<i>T. (Spelaoeocaris) neglecta</i> M	P	P	H	T (pt)	F	Jugovic in sod. 2011 & Jugovic, neobjavljen
<i>T. (Spelaoeocaris) neglecta</i> F	P	P	H	T (pt)	F	Jugovic in sod. 2011 & Jugovic, neobjavljen
<i>T. (Spelaoeocaris) kapelana</i> M (juv-ad)	P	P	H	T (pt)	F	Jugovic in sod. 2011 & Jugovic, neobjavljen
<i>T. (Spelaoeocaris) kapelana</i> F	P	P	H	T (pt)	F	Jugovic in sod. 2011 & Jugovic, neobjavljen
<i>T. (Spelaoeocaris) prasence</i> M	P	P	H	T (pt)	F	Jugovic in sod. 2011 & Jugovic, neobjavljen
<i>T. (Spelaoeocaris) prasence</i> F	P	P	H	T (pt)	F	Jugovic in sod. 2011 & Jugovic, neobjavljen
<i>T. (Troglocaridella) hercegovinensis</i> M	P	P	H	T (pt)	F	Jugovic in sod. 2011 & Jugovic, neobjavljen
<i>T. (Troglocaridella) hercegovinensis</i> F	P	P	H	T (pt)	F	Jugovic in sod. 2011 & Jugovic, neobjavljen
<i>Antecaridina lauensis</i> M	T	T	H	S	A	Botosanea 1986
<i>Ficticaris serbica</i> M	T	?	H	T (pt)	F	Jugovic in sod. v pripravi
<i>Halocaridina palahemo</i> M	T	C	H	S	A	Kensley in Williams 1986
<i>Monsamnis carpolongus</i> F	T**	T	E	T (pt)	F	Richard, De Grave in Clark 2012
<i>Halocaridinides trigonophthalma</i> F	T	C	H	S	A	Fujino in Shokita 1975
<i>Stygicaris lancifera</i> neznan spol	T	T	H	S	A	Holthuis 1960
<i>Typhlatya dzilamensis</i> M	T	T	H	S	A	Alvarez, Iliffe in Villalobos 2005
<i>Syncaris pasadenae</i> F	S	P	E	T	F	Martin in Wicksten 2004
<i>Atydina atyoides</i> M	neuvrščen	A	E	T	F	Cai 2010
<i>Puteonator iraqiensis</i> M	neuvrščen	C	H	S	A	Gurney 1987

* novi rod *Elephantis* Castelin, Marquet in Klotz, 2013 je bil določen za vrsto *Caridina natalensis* Bouvier, 1935, zato smo ga uvrstili v isto skupino kot rod *Caridina*.

** *Monsamnis carpolongus* Richard, De Grave & Clark, 2012, je bil ob opisu naknadno uvrščen v poddružino Typhlatyinae, zato smo ga po novi klasifikaciji uvrstili v skupino Typhlatya.

Eden od ciljev naloge je tudi pregled sprememb v morfoloških znakih, ki se spremenijo ob prehodu iz površinskega v podzemni način življenja, zato smo iz literature za hipogeične vrste zbrali še podatke o dveh pomembnih lastnostih, ki jih na slikovnem gradivu nismo mogli razbrati; redukcija oči in telesnega pigmenta (Preglednica 4). Vrste smo ločili na hipogeične, katerih habitat se nahaja pod zemljnjim površjem, in epigeične, ki naseljujejo površinske habitate.

Preglednica 4. Hipogeične vrste, vključene v statistično analizo in prisotnost dveh troglomorfčnih znakov. Stolpca prikazujeta redukcijo oči (O): 1-oči so reducirane in brez pigmenta, 2-oči so reducirane, pigment je še prisoten, 3-oči niso reducirane; ter redukcijo telesnega pigmenta (T): +) telesni pigment je reduciran, -) telesni pigment ni reduciran.

Vrsta	O	T
<i>Antecaridina lauensis</i>	2	-
<i>Edoneus erwini</i>	3	-
<i>Marosina brevirostris</i>	1	+
<i>Troglocaris anophthalmus</i>	1,2	+
<i>T. (Spelaeocaris) pretneri</i>	1	+
<i>T. (Spelaoeocaris) neglecta</i>	1	+
<i>T. (Spelaoeocaris) kapelana</i>	1	+
<i>T. (Spelaoeocaris) prasence</i>	1	+
<i>T. (Troglocaridella) hercegovinensis</i>	1	+
<i>Ficticaris serbica</i>	1	+
<i>Halocaridina palahemo</i>	2	-
<i>Halocaridinides trigonophthalma</i>	2	-
<i>Stygiocaris lancifera</i>	1	+
<i>Typhlatya dzilamensis</i>	1	+
<i>Puteonator iraqiensis</i>	1	+*

*V opisu vrste *Puteonator iraqiensis* (Gurney 1987) ni eksplizitno navedeno, ali je vrsta brez telesnega pigmenta, vendar je to glede na habitat in redukcijo oči zelo verjetno.

2.3 Statistična analiza

Za dobljeno matriko smo s Kolmogorov-Smirnovim testom preverili odstopanje od normalne porazdelitve za vsak znak. Zaradi majhne podatkovne baze z le posameznimi predstavniki posameznih rodov in velike morfološke različnosti vrst je večje število znakov odstopalo od normalne porazdelitve (Kolmogorov-Smirnov test, $p < 0.05$). Zato smo za vsak številski merjeni znak izračunali standardne ostanke (reziduale) glede na dolžino karapaksa (CL), znaka CL, ki je bil sam merilo velikosti, pa nismo preoblikovali. Preoblikovali nismo niti številskih štetih znakov (ROT1, ROT2 in ROT3). Ob ponovljenem preverjanju normalne razporeditve podatkov te še vedno ni bilo, zato smo za podatke (dobljene reziduale in 4 nespremenjene zanke) v postopku, ki ga navaja Tempelton (2011), dosegli normalno razporeditev ali pa smo se ji vsaj močno približali. Z namenom zmanjšanja nabora znakov, ki so med seboj visoko korelirani, smo preverili

korelacije med CL, ROT1, ROT2 in ROT3 ter vsakim izmed rezidualov merjenih znakov. Iz para ali skupine znakov, med katerimi je bila korelacija višja od 0.75, smo izločili vse razen enega znaka, kar je pri nas pomenilo zmanjšanje nabora znakov še za štiri, in sicer smo izključili še ROT2, A2, PRP2PLm in PRP2PWm.

Najprej smo z multivariatno enosmerno analizo variance (MANOVA) preverili, ali v povprečjih izbranih znakov obstaja statistično značilna razlika med definiranimi filogenetskimi skupinami oz. habitatoma, nato pa za filogenetske analize z enosmerno analizo variance (ANOVA) še v katerih znakih ($p < 0.01$). Da bi ugotovili, med katerimi filogenetskimi skupinami so za posamezen znak razlike statistično značilne ($p < 0.05$), smo izvedli še Posthoc test po Games-Howellu. Za ugotavljanje, kateri znaki so statistično značilno različni med obema habitatoma, smo uporabili T-test ($p < 0.1$).

V analizi glavnih komponent (PCA) smo preverjali morfološko variabilnost izmerjenih živali in morebitno oddelitev posameznih skupin. Analiza glavnih komponent je metoda, ki nam lahko prikaže koreliranost ali nekoreliranost v merjenih znakih med vrstami preko dvodimensionalnega grafa. Z multivariatno primerjavo znakov dobimo grafični prikaz, iz katerega lahko vidimo, ali se vrste kozic glede na merjene morfološke znaake razporedijo v značilne skupine ali ne. Analiza glavnih komponent nam pove, kolikšen delež variabilnosti nam prikazujejo posamezne osi in kateri znak je najbolj pomemben za dobljeno razporeditev vrst. Analizo PCA smo opravili na podlagi standardnih ostankov 11 izbranih številskih merjenih znakov.

Z namenom, da bi ugotovili, kateri znaki se med filogenetskimi skupinami najbolj razlikujejo, smo naredili kanonično analizo (CVA). S kanonično analizo lahko primerjamo, kako se skupine med seboj razlikujejo glede na kombinacijo znakov, kar nam pomaga identificirati morfološke značilnosti, ki definirajo skupine. S kanonično analizo izvemo, koliko so variabilni merjeni znaki med vrstami. Tudi CVA smo opravili na enakem setu znakov kot analizo PCA, v analizo pa smo vključili le vrste, ki pripadajo eni od štirih skupin (izpuščene so bile torej vrste *Atydina atyoides*, *Puteonator iraqiensis* in *Syncaris pasadenae*). Izračunali smo tudi Mahalanobisove razdalje med centroidi za pare filogenetskih skupin in razdalje uporabili pri interpretaciji stopnje morfološke podobnosti oziroma različnosti skupin. Podobnost med predstavniki definiranih skupin smo preverjali tudi z izračunom odstotka pravilnih uvrstitev na podlagi morfoloških značilnosti v znane skupine. Uporabili smo dve metodi: (1) s prečnim preverjanjem in (2) brez tega. Visok odstotek pravilnih napovedi nakazuje na velike morfološke razlike med skupinami, obratno pa na majhne razlike in/ali veliko morfološko variabilnost skupin. Diskriminacijsko analizo smo izvedli postopoma, tako, da smo v prvem koraku v analizo vključili živali iz vseh štirih velikih filogenetskih skupin, kasneje pa smo število skupin zmanjševali. Tako

smo postopoma skušali opisati posamezne skupine, t.j. v vsakem koraku najbolj odstopajočo skupino.

Diskriminacijsko analizo (ekvivalent kanonični analizi, le da se uporablja za le dve skupini) smo z namenom, da bi prepoznali znake, ki se v podzemlju značilno spremenijo, opravili še za dve definirani skupini glede na habitat: vrste, ki se pojavljajo v podzemlju, ter površinske vrste. V tem primeru smo v analizo poleg standardnih ostankov za izbranih 11 številskih merjenih znakov vključili še CL in edini preostali številski šteti znak (ROT3), ki ga zaradi visokih korelacij z nekaterimi drugimi znaki ali odstopanja od normalne porazdelitve ni bilo potrebno izločiti iz analiz.

3 REZULTATI Z DISKUSIJO

3.1 Rezultati

3.1.1 Filogenetske skupine

3.1.1.1 Korelacje znakov

Korelacie smo najprej izračunali za osnovne (netransformirane) znaKE (Priloga B), iz katerih so se za pare znakov z najvišjimi korelacijami ($|r|>0.97$) pri kozicah družine Atyidae izkazali (Slike 2-6):

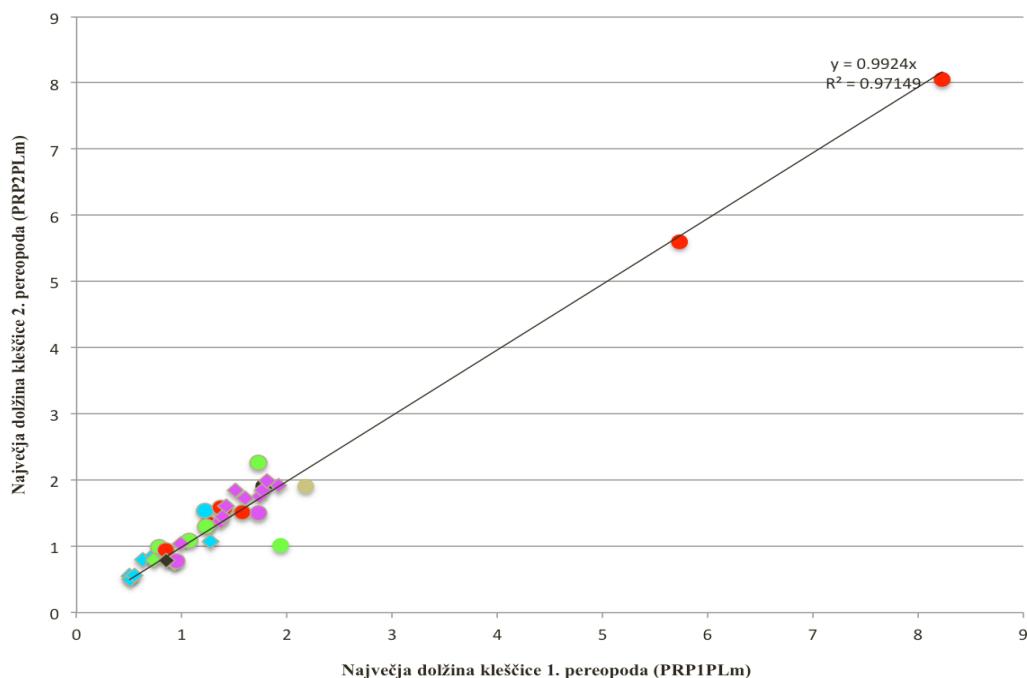
- največji dolžini kleščice 1. in 2. pereopoda (PRP1PLm in PRP2PLm): 0.987,
- dolžina in širina koša (CL in CH): 0.979,
- dolžina koša (CL) in 5. pereopod (PRP5): 0.978,
- 1. pereopod (PRP1) in največja dolžina kleščice 2. pereopoda (PRP2PLm): 0.977,
- največji širini kleščice 1. in 2. pereopoda (PRP1PWm in PRP2PWm): 0.971.

Po izračunu standardnih ostankov (rezidualov) glede na dolžino karapaksa (CL) za vse znaKE, razen ROT1, ROT2, ROT3 in CL, smo dobili nov izračun najvišjih korelacij, kjer so se za najvišje korelirane znaKE ($|r|>0.75$) izkazali (Slike 2, 6-9):

- največji širini kleščice 1. in 2. pereopoda (PRP1PWm in PRP2PWm): 0.902,
- največji dolžini kleščice 1. in 2. pereopoda (PRP1PLm in PRP2PLm): 0.856,
- dolžina 1. pereopoda (PRP1) in največja dolžina kleščice 1. pereopoda (PRP1PLm): 0.785,
- dolžina kljunka (RL) in št. zobcev na kljuncu ventralno (ROT3): 0.784,
- dolžini stebla 1. in 2. antene (A1 in A2): 0.773,
- št. zobcev na kljuncu dorzalno pred in za očmi (ROT1 in ROT2): 0.761.

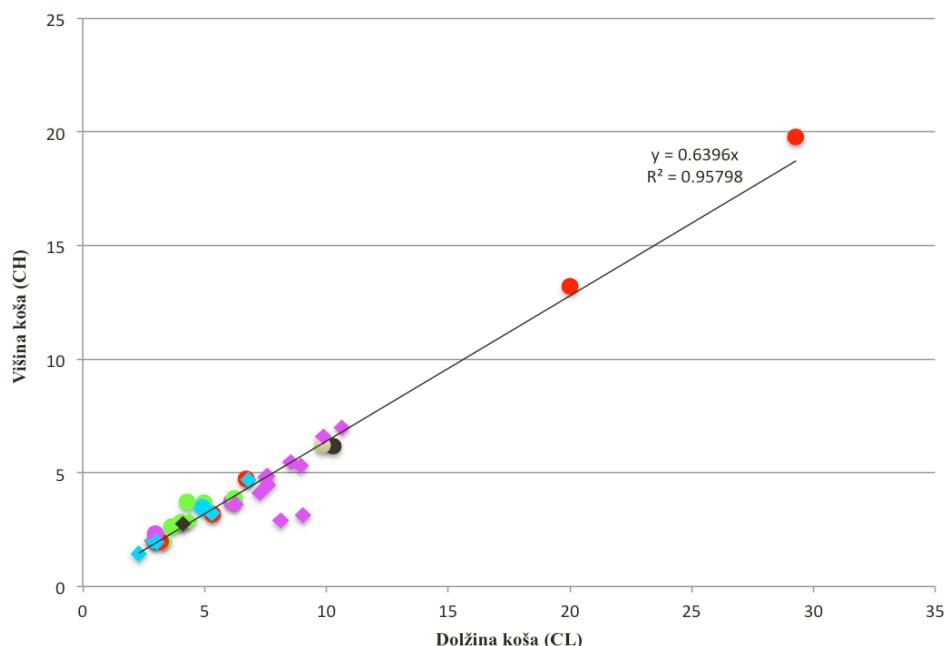
Tako smo iz nadaljnje analize izključili znaKE PRP2PLm, PRP2PWm, A2 in ROT2 (Priloga C).

Korelacija med največjima dolžinama kleščice 1. in 2. pereopoda



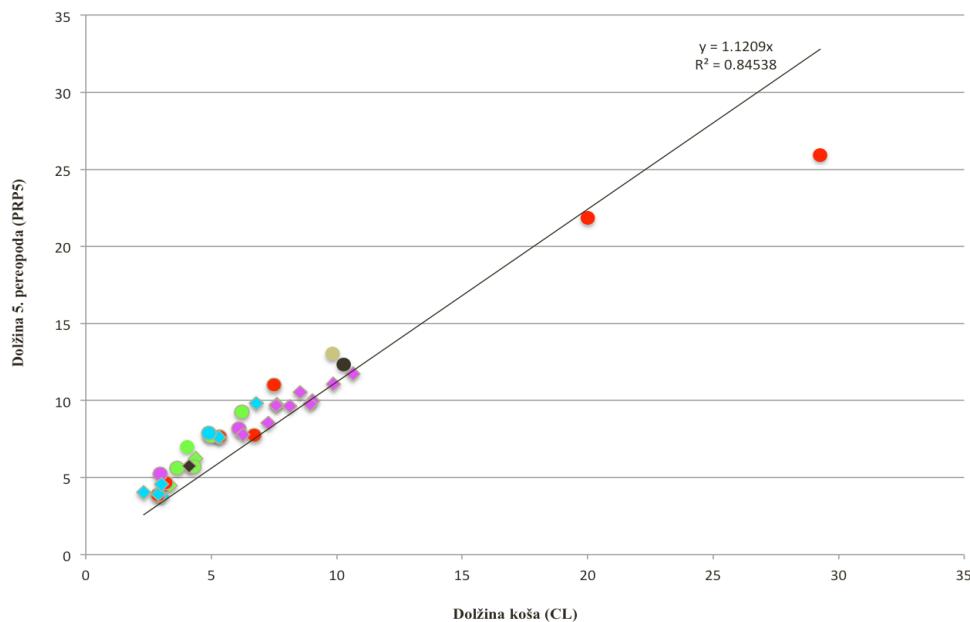
Slika 2. Korelacija med največjima dolžinama kleščice 1. in 2. pereopoda ($p=0.987$). Barve predstavljajo filogenetske skupine: ‘*Atya*’ (rdeča), ‘*Caridella*’ (zelena), ‘*Typhlatya*’ (modra), ‘*Paratya*’ (vijolična) ‘*Syncaridinae*’ (siva) in neuvrščene vrste (črna). Obliki predstavljata razlike glede na tip habitata: epigeične (krog) in hipogeične (kvadrat) vrste. Graf je narejen po vrednostih osnovnih (netransformiranih) znakov.

Korelacija med dolžino in višino koša



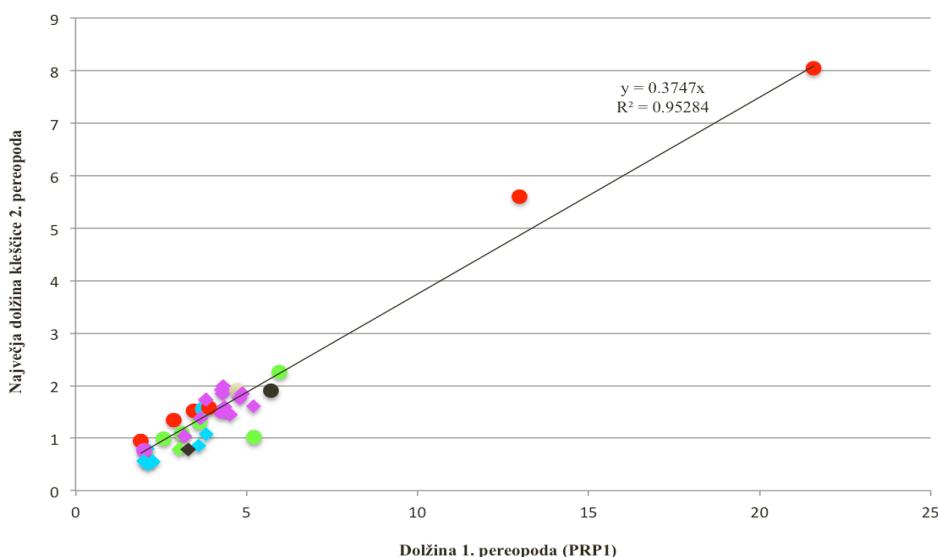
Slika 3. Korelacija med dolžino (CL) in višino (CH) koša ($p=0.979$). Barve predstavljajo filogenetske skupine: ‘*Atya*’ (rdeča), ‘*Caridella*’ (zelena), ‘*Typhlatya*’ (modra), ‘*Paratya*’ (vijolična) ‘*Syncaridinae*’ (siva) in neuvrščene vrste (črna). Obliki predstavljata razlike glede na tip habitata: epigeične (krog) in hipogeične (kvadrat) vrste. Grafični prikaz je narejen po vrednostih osnovnih (netransformiranih) znakov.

Korelacija med dolžino koša in dolžino 5. pereopoda



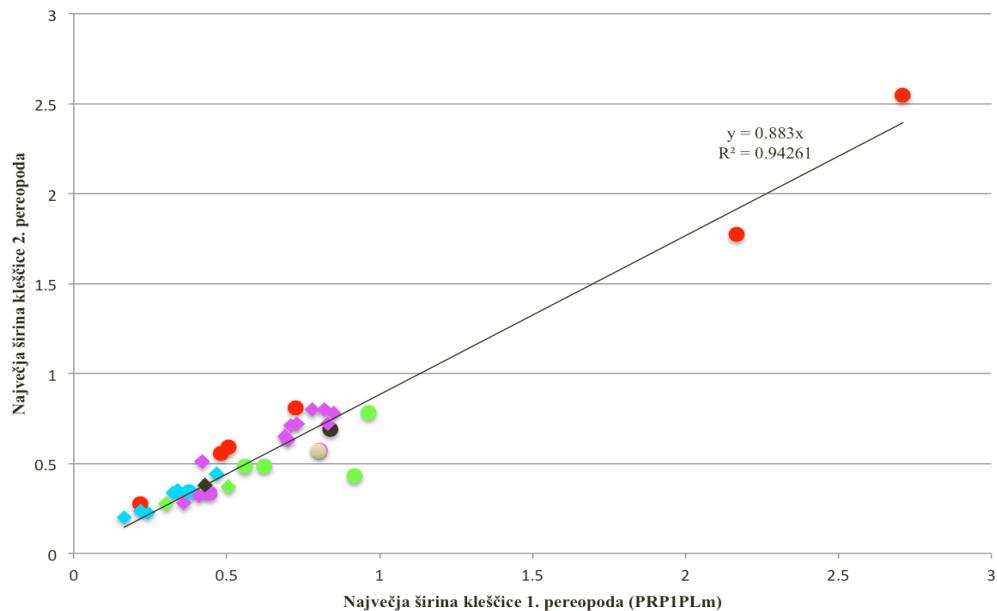
Slika 4. Korelacija med dolžino koša (CL) in dolžino 5. pereopoda (PRP5) ($p=0.978$). Barve predstavljajo filogenetske skupine: ‘Atya’ (rdeča), ‘Caridella’ (zelena), ‘Typhlatya’ (modra), ‘Paratya’ (vijolična) ‘Syncaridinae’ (siva) in neuvrščene vrste (črna). Obliki predstavljata razlike glede na tip habitatata: epigeične (krog) in hipogeične (kvadrat) vrste. Grafični prikaz je narejen po vrednostih osnovnih (netransformiranih) znakov.

Korelacija med dolžino 1. pereopoda in največjo dolžino kleščice 2. pereopoda



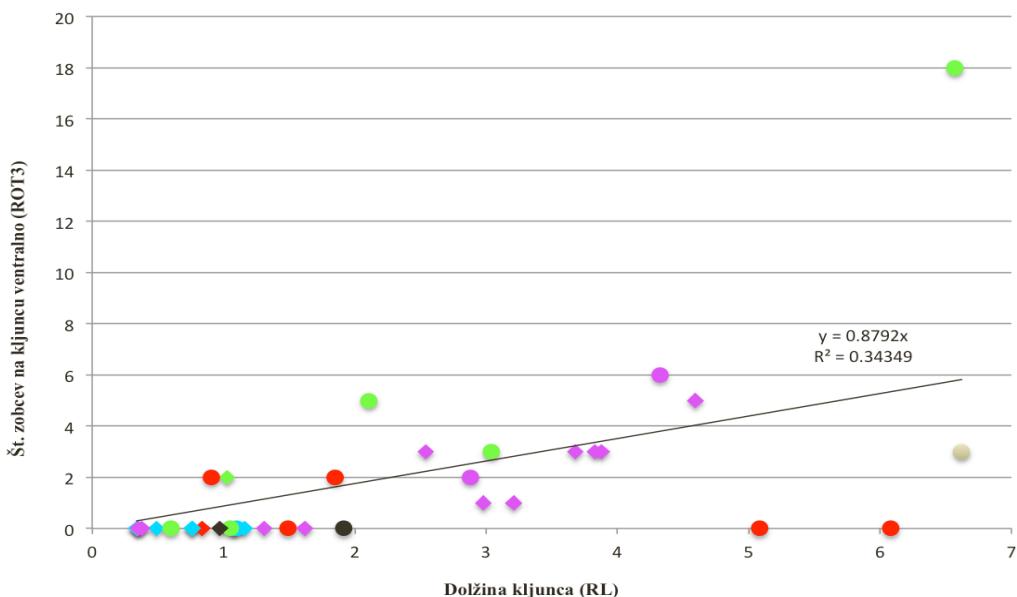
Slika 5. Korelacija med dolžino 1. pereopoda (PRP1) in največjo dolžino kleščice 2. pereopoda (PRP2PLm) ($p=0.977$). Barve predstavljajo filogenetske skupine: ‘Atya’ (rdeča), ‘Caridella’ (zelena), ‘Typhlatya’ (modra), ‘Paratya’ (vijolična) ‘Syncaridinae’ (siva) in neuvrščene vrste (črna). Obliki predstavljata razlike glede na tip habitatata: epigeične (krog) in hipogeične (kvadrat) vrste. Grafični prikaz je narejen po vrednostih osnovnih (netransformiranih) znakov

Korelacija med največjima širinama kleščice 1. in 2. pereopoda



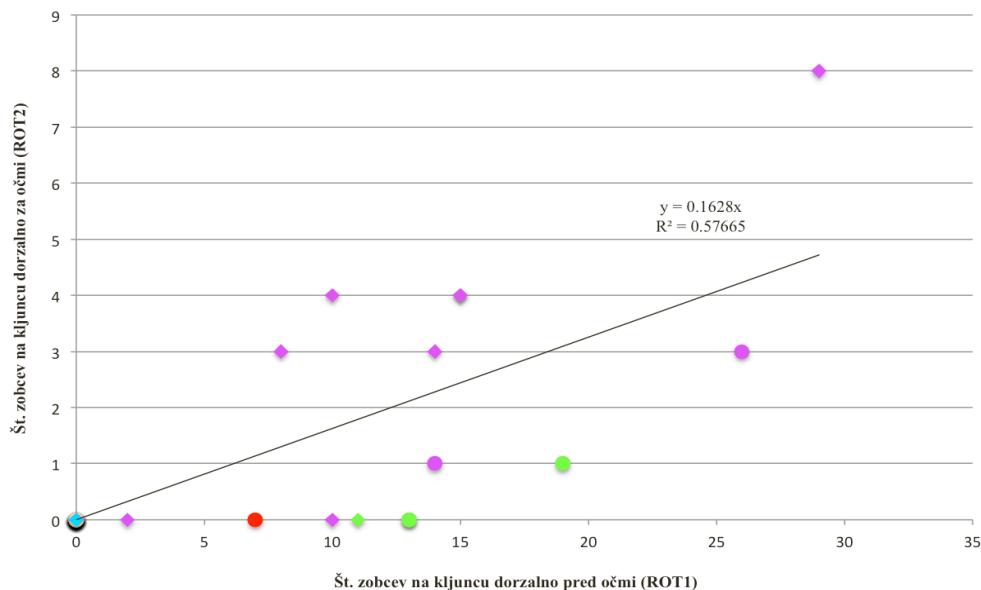
Slika 6. Korelacija med največjima širinama kleščic 1. in 2. pereopoda ($p=0.971$). Barve predstavljajo filogenetske skupine: ‘Atya’ (rdeča), ‘Caridella’ (zeleni), ‘Typhlatya’ (modra), ‘Paratyta’ (vijolična) ‘Syncaridinae’ (siva) in neuvrščene vrste (črna). Obliki predstavljata razlike glede na tip habitata: epigeične (krog) in hipogeične (kvadrat) vrste. Grafični prikaz je narejen po vrednostih osnovnih (netransformiranih) znakov.

Korelacija med dolžino kljunka in št. zobcev na kljuncu ventralno



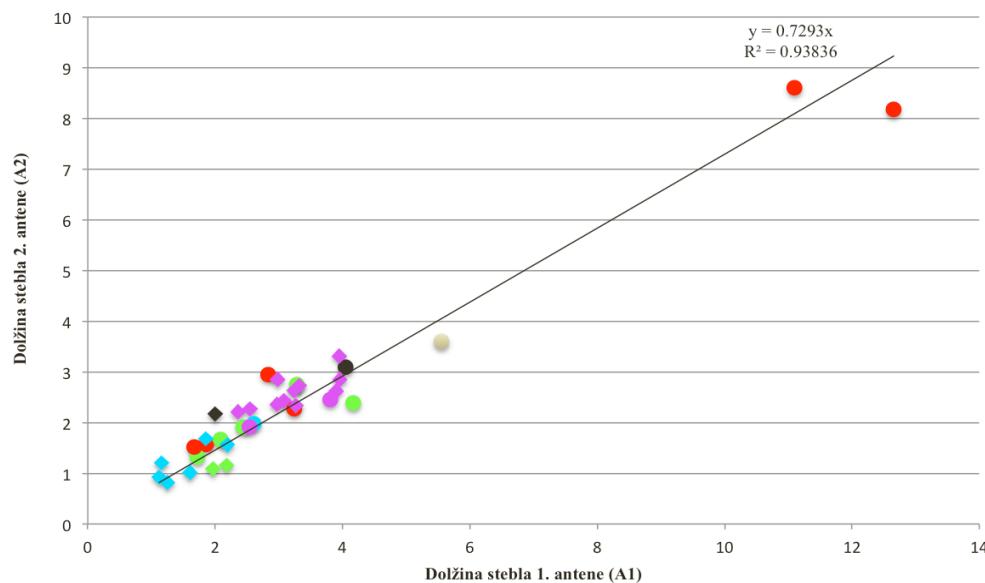
Slika 7. Korelacija med dolžino kljunka (RL) in št. zobcev na kljuncu ventralno (ROT3) ($p=0.784$). Barve predstavljajo filogenetske skupine: ‘Atya’ (rdeča), ‘Caridella’ (zeleni), ‘Typhlatya’ (modra), ‘Paratyta’ (vijolična) ‘Syncaridinae’ (siva) in neuvrščene vrste (črna). Obliki predstavljata razlike glede na tip habitata: epigeične (krog) in hipogeične (kvadrat) vrste. Grafični prikaz je narejen po vrednostih osnovnih (netransformiranih) znakov

Korelacija v št. zobcev na kljuncu dorzalno pred in za očmi



Slika 8. Korelacija v št. zobcev na kljuncu dorzalno pred in za očmi (ROT1 in ROT2) ($p=0.761$). Barve predstavljajo filogenetske skupine: ‘Atya’ (rdeča), ‘Caridella’ (zelena), ‘Typhlatya’ (modra), ‘Paratya’ (vijolična) ‘Syncaridinae’ (siva) in neuvrščene vrste (črna). Obliki predstavljata razlike glede na tip habitata: epigeične (krog) in hipogeične (kvadrat) vrste. Grafični prikaz je narejen po vrednostih osnovnih (netransformiranih) znakov.

Korelacija med stebli 1. in 2. antene



Slika 9. Korelacija med dolžinama stebel 1. in 2. antene (A1 in A2) ($p=0.773$). Barve predstavljajo filogenetske skupine: ‘Atya’ (rdeča), ‘Caridella’ (zelena), ‘Typhlatya’ (modra), ‘Paratya’ (vijolična) ‘Syncaridinae’ (siva) in neuvrščene vrste (črna). Obliki predstavljata razlike glede na tip habitata: epigeične (krog) in hipogeične (kvadrat) vrste. Grafični prikaz je narejen po vrednostih osnovnih (netransformiranih) znakov.

3.1.1.2 Analiza štirih filogenetskih skupin

Analiza glavnih komponent (PCA)

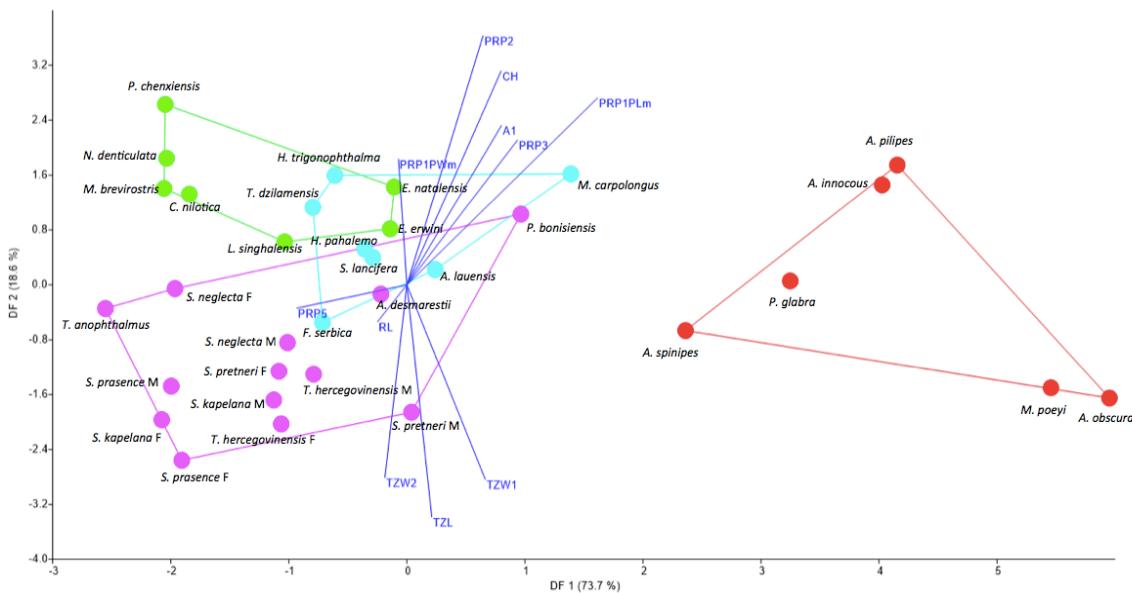
Analizo PCA smo opravili na podlagi standardnih ostankov 11 izbranih številskih merjenih znakov. Celotno variabilnost podatkov je pojasnilo 5 osi, prva in druga os pa sta pojasnili po 57% in 30% skupne variance. Skupine so se vzdolž osi močno prekrivale (ni prikazano).

Kanonična analiza (CVA)

V kanonični analizi štirih definiranih filogenetskih skupin (von Rintelen in sod. 2012) smo z upoštevanimi 11 znaki, za katere smo uporabili njihove standardne ostanke, nakazali na možne razlike med skupinami. Tri osi so pojasnile skupno varianco podatkov, od tega prva os 73.7%, druga 18.6% ter tretja preostanek variabilnosti podatkov (Preglednica 5). Vzdolž prve osi se najprej loči skupina ‘*Atya*’, katere predstavniki imajo v povprečju nekoliko krajše 5. pereopode (PRP5) in relativno daljše 3. pereopode (PRP3) ter propode pereopodov (PRP1PLm, PRP1PWm, Slika 10; Preglednica 5). Vzdolž druge osi se skupine ne ločijo jasno, sledijo si (neupoštevanje skupine ‘*Atya*’) v naslednjem vrstnem redu: ‘*Paratya*’, ‘*Typhlatya*’ in ‘*Caridella*’. Slednja ima od vseh treh relativno najkrajši in najožji telzon (TZL, TZW1, TZW2) in najširše propode 1. pereopodov (PRP1PWm).

Preglednica 5. Lastne vrednosti in odstotki variance podatkov za kanonične osi v analizi CVA štirih filogenetskih skupin.

CV	Lastna vrednost	%
1. os	4.659	73.69
2. os	1.178	18.63
3. os		7.68



Slika 10. Projekcija živali vzdolž prvih dveh kanoničnih osi v analizi štirih filogenetskih skupin družine Atyidae v CVA. Barve oznak: ‘Atya’ (rdeča), ‘Caridella’ (zelena), ‘Typhlatya’ (modra) in ‘Paratya’ (vijolična).

Preglednica 6. Prispevki 11 transformiranih znakov (njihovih standardnih ostankov glede na dolžino karapaksa, CL) v CVA štirih filogenetskih skupin (‘Atya’, ‘Caridella’, ‘Typhlatya’ in ‘Paratya’).

Znak	Oznaka znaka	1. os	2. os	3. os
Dolžina kljunka	RL	-3.8807	-1.2881	0.89544
Višina koša	CH	0.52953	1.413	0.61905
Dolžina telzona	TZL	4.0585	-2.7605	4.1032
Širina telzona na proksimalnem robu	TZW1	-0.85722	-0.98498	-1.4757
Širina telzona na distalnem robu	TZW2	6.1562	0.12549	-1.4487
Dolžina steba 1. antene	A1	5.1789	1.6338	-0.628
Dolžina 2. pereopoda	PRP2	-1.6343	1.0435	1.1491
Dolžina 3. pereopoda	PRP3	-0.69801	-1.7931	-1.4182
Dolžina 5. pereopoda	PRP5	-2.6497	1.6275	-0.10149
Maksimalna dolžina kleščice 1. pereopoda	PRP1PLm	11.473	0.69553	0.43075
Maksimalna širina kleščice 1. pereopoda	PRP1PWm	-6.525	1.3338	1.7754

Multivariatna analiza variance (MANOVA) je pokazala signifikantne razlike ($p<0.01$) med skupinami (Preglednica 6) pri znakih PRP1PLm (ANOVA, $p<0.001$), TZL ($p=0.002$), ROT1 ($p=0.002$), PRP2 ($p=0.006$) in CL ($p=0.007$). S Posthoc testom (Priloga D) smo ugotovili da se v znaku PRP1PLm najbolj razlikujeta skupini ‘Atya’ (povp.=0.838) in ‘Paratya’ (povp.=0.352; $p=0.005$) in skupini ‘Caridella’ (povp.=0.687) in ‘Paratya’ (povp.=0.352; $p=0.013$). V znaku TZL se najbolj razlikujeta skupini ‘Paratya’ (povp.=0.660) in ‘Typhlatya’ (povp.=0.246; $p<0.001$), pa tudi ‘Caridella’ (povp.=0.390) in ‘Paratya’ (povp.=0.690; $p=0.05$). Za znak ROT1 so največje razlike med skupinama ‘Paratya’ (povp.=11.0) in ‘Typhlatya’ (povp.=0; $p=0.001$) in parom ‘Atya’ (povp.=1.167) in ‘Paratya’ (povp.=11.0; $p=0.007$). Edina statistično značilna razlika v znaku PRP2 je med skupinama ‘Caridella’ (povp.=0.703) in ‘Paratya’ (povp.=0.315; $p=0.006$). V znaku

CL se najbolj razlikujeta skupini ‘*Caridella*’ (povp.=0.390) in ‘*Paratya*’ (povp.=0.669; p=0.002) ter ‘*Paratya*’ (povp.=0.669) in ‘*Typhlatya*’ (povp.=0.284; p=0.013).

Mahalanobisove razdalje med pari skupin so pokazale, da sta najbolj med seboj različni skupini ‘*Atya*’ in ‘*Caridella*’ (33.1), sledita skupini ‘*Atya*’ in ‘*Paratya*’ (29.6), nato pa še par ‘*Atya*’ in ‘*Typhlatya*’ (21.8). Izkaže se, da je od vseh skupin v povprečju Mahalanobisovih razdalj najbolj oddaljena prav ‘*Atya*’, s povprečno oddaljenostjo 28.1. Najbližje ostalim je skupina ‘*Typhlatya*’, s povprečno oddaljenostjo 11.1 (Preglednica 7). Najbolj podobni sta si skupini ‘*Typhlatya*’-‘*Caridella*’ (5.5) in ‘*Typhlatya*’-‘*Paratya*’ (5.9).

Preglednica 7. Mahalanobisove razdalje in statistična značilnost razdalj (*p<0.05; NS-ni značilno) med skupinami ‘*Atya*’, ‘*Caridella*’, ‘*Paratya*’ in ‘*Typhlatya*’.

	<i>Atya</i>	<i>Caridella</i>	<i>Paratya</i>	<i>Typhlatya</i>
<i>Atya</i>		NS	*	NS
<i>Caridella</i>	33.1		NS	NS
<i>Paratya</i>	29.6	7.0		NS
<i>Typhlatya</i>	21.8	5.5	5.9	
Povp.	28.1	15.2	14.2	11.1

V neprečnem preverjanju se je v predvideno skupino uvrstilo 31 od 32 živali (96.9 %), od tega se je nepravilno uvrstila le ena žival iz skupine ‘*Paratya*’ (Preglednici 8, 9). Vendar visoko variabilnost skupin potrjuje precej nižji odstotek pravilnih uvrstitev v prečnem preverjanju (Preglednici 8, 9), kjer se je le 17 od 32 živali uvrstilo v dejansko skupino (53.1%).

Preglednica 8. Neprečno in prečno (metoda Jackknife) preverjanje. V tabeli sta navedena število in odstotek pravilno uvrščenih vrst za štiri filogenetske skupine.

	Neprečno		Prečno	
	št.	%	št.	%
<i>Atya (n=6)</i>	6	100	3	50
<i>Caridella (n=7)</i>	7	100	4	57.1
<i>Paratya (n=13)</i>	12	92.3	8	61.3
<i>Typhlatya (n=7)</i>	7	100	2	28.6
Vsota	32	96.9	17	53.1

Preglednica 9. Prikaz razporeditve vrst štirih filogenetskih skupin z neprečnim in prečnim (metoda Jackknife) preverjanjem. Prikazana je razporeditev vrst po skupinah s številom in deležem glede na posamezno skupino.

	<i>Atya</i>		<i>Caridella</i>		<i>Paratya</i>		<i>Typhlatya</i>	
	št.	%	št.	%	št.	%	št.	%
NEPREČNO								
<i>Atya (n=6)</i>	6	100	0	0	0	0	0	0
<i>Caridella (n=7)</i>	0	0	7	100	0	0	0	0
<i>Paratya (n=13)</i>	0	0	0	0	12	92.3	1	7.7
<i>Typhlatya (n=7)</i>	0	0	0	0	0	0	7	100
PREČNO								
<i>Atya (n=6)</i>	3	50	0	0	1	16.7	2	33.3
<i>Caridella (n=7)</i>	0	0	4	57.1	1	14.3	2	28.6
<i>Paratya (n=13)</i>	0	0	3	23.1	8	61.5	2	15.4
<i>Typhlatya (n=7)</i>	1	14.3	1	14.3	3	42.9	2	28.6

3.1.1.3 Analiza treh filogenetskih skupin

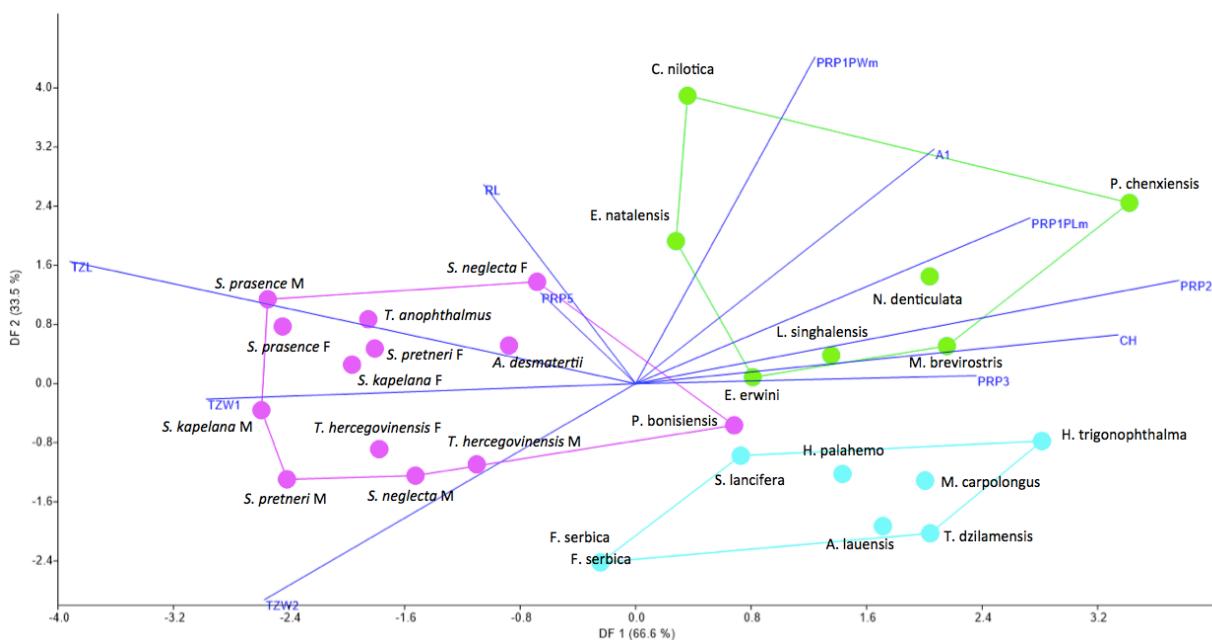
Kanonična analiza (CVA)

Da bi ugotovili ločevanje treh skupin, ki se v analizi štirih skupin niso jasno ločile, smo v ponovitvi kanonične analize skupino ‘Atya’, ki se je od preostalih skupin najbolj razlikovala, izpustili. Skupine ‘Caridella’, ‘Typhlatya’ in ‘Paratya’ se ob upoštevanju 11 znakov na projekciji vzdolž obeh kanoničnih osi niso prekrivale. Prva os je pojasnila 66.6%, druga pa 33.4% skupne variabilnosti podatkov (Preglednica 10).

Preglednica 10. Lastne vrednosti in odstotki pojasnjene variance podatkov za kanonični osi v analizi CVA treh filogenetskih skupin.

CV	Lastna vrednost	%
1.os	2.7	66.55
2.os	1.357	33.45

Vzdolž prve osi se od preostalih dveh v večini od ostalih skupin najprej ločijo predstavniki skupine ‘Paratya’, vzdolž druge osi pa se nadalje ločita še skupini ‘Caridella’ in ‘Typhlatya’ (Slika 11). Predstavniki skupine ‘Paratya’ imajo relativno najdaljši in najširši telzon (TZL, TZW1, TZW2), a relativno najkrajše 2. in 3. pereopode (PRP2, PRP3) ter krajše in nekoliko ožje propode 1. pereopodov (PRP1PLm; PRP1PWM), krajše steblo 1. antene (A1) in relativno nižji karapaks (CH). ‘Caridella’ ima glede na skupino ‘Paratya’ v povprečju predvsem relativno nekoliko daljši kljunec (RL) in steblo 1. antene (A1) ter širši in nekoliko daljši propodus 1. pereopoda (PRP1PWM, PRP1PLm). Prispevki znakov so podani v Preglednici 11.



Slika 11. Rezultati diskriminacijske analize za skupine ‘*Caridella*’ (zelena), ‘*Typhlatya*’ (modra) in ‘*Paratya*’ (vijolična).

Preglednica 11. Prispevki znakov na prvi in drugi osi diskriminacijske analize za tri filogenetske skupine ('*Caridella*', '*Typhlatya*' in '*Paratyta*') (uporabljeni so standardni ostanki znakov glede na CL).

Znak	Oznaka znaka	1. os	2. os
Dolžina kljunca	RL	0,35504	1,862
Višina koša	CH	21,563	10,202
Dolžina telzona	TZL	-4,9573	0,24505
Širina telzona na proksimalnem robu	TZW1	-1,2495	-0,39792
Širina telzona na distalnem robu	TZW2	0,99308	-5,9908
Dolžina steba 1. antene	A1	-0,47463	-3,3624
Dolžina 2. pereopoda	PRP2	33,268	19,779
Dolžina 3. pereopoda	PRP3	-1,8924	-1,8653
Dolžina 5. pereopoda	PRP5	-0,46687	37,155
Maksimalna dolžina kleščice 1. pereopoda	PRP1PLm	-0,4515	-7,1646
Maksimalna širina kleščice 1. pereopoda	PRP1PWm	16,086	71,224

Mahalanobisove razdalje pokažejo, da so razdalje med pari skupin kot tudi povprečna oddaljenost vsake od skupin od preostalih dveh podobni (9.3-12.0; Preglednica 12), statistično značilno oddaljenih parov ni.

Preglednica 12. Mahalanobisove razdalje in statistična značilnost razdalj (NS-ni značilno) med filogenetskimi skupinami '*Caridella*', '*Paratya*' in '*Typhlatya*'.

	<i>Caridella</i>	<i>Paratya</i>	<i>Typhlatya</i>
<i>Caridella</i>		NS	NS
<i>Paratya</i>	11.9		NS
<i>Typhlatya</i>	9.3	12.0	
Povp.	10.6	11.9	10.7

Kljub temu, da velikih razlik med skupinami nismo našli (gl. Preglednico 13), so se brez prečnega preverjanja vsi taksoni skupin ‘*Caridella*’ in ‘*Typhlatya*’ uvrstili v dejansko skupino, le pri skupini ‘*Paratya*’ se je ena vrsta nepravilno uvrstila v skupino ‘*Typhlatya*’ (Preglednici 13, 14). Odstotek pravilnih uvrstitev je tako znašal 96.3 %. Brez prečnega preverjanja so se vsi taksoni skupin ‘*Caridella*’ in ‘*Typhlatya*’ uvrstili v pravilno skupino, le pri ‘*Paratya*’ se je ena vrsta nepravilno uvrstila v skupino ‘*Typhlatya*’. Vendar je prečno preverjanje znova potrdilo visoko stopnjo variabilnosti skupin in podobnosti med njimi, saj se je pravilnost uvrstitev znižala le na 59.3 % (Preglednici 13, 14).

Preglednica 13. Število in odstotki pravilno uvrščenih vrst v skupine brez prečnega in s prečnim preverjanjem.

	Neprečno		Prečno	
	št.	%	št.	%
<i>Caridella (n=7)</i>	7	100	3	42.6
<i>Paratya (n=13)</i>	12	92.3	9	69.2
<i>Typhlatya (n=7)</i>	7	100	4	57.1
Vsota	26	96.3	16	59.3

Preglednica 14. Prikaz razporeditve vrst treh filogenetskih skupin. S številom vrst in odstotkom (glede na posamezno skupino) je prikazana razporeditev vrst po skupinah s prečno in neprečno metodo.

	<i>Caridella</i>		<i>Paratya</i>		<i>Typhlatya</i>	
	št.	%	št.	%	št.	%
NEPREČNO						
<i>Caridella (n=7)</i>	7	100	0	0	0	0
<i>Paratya (n=13)</i>	0	0	92.3	1	1	7.7
<i>Typhlatya (n=7)</i>	0	0	0	0	7	100
PREČNO						
<i>Caridella (n=7)</i>	3	42.9	1	14.3	3	42.9
<i>Paratya (n=13)</i>	2	15.4	9	69.2	2	15.4
<i>Typhlatya (n=7)</i>	2	28.6	1	14.3	4	57.1

3.1.2 Habitatni tipi

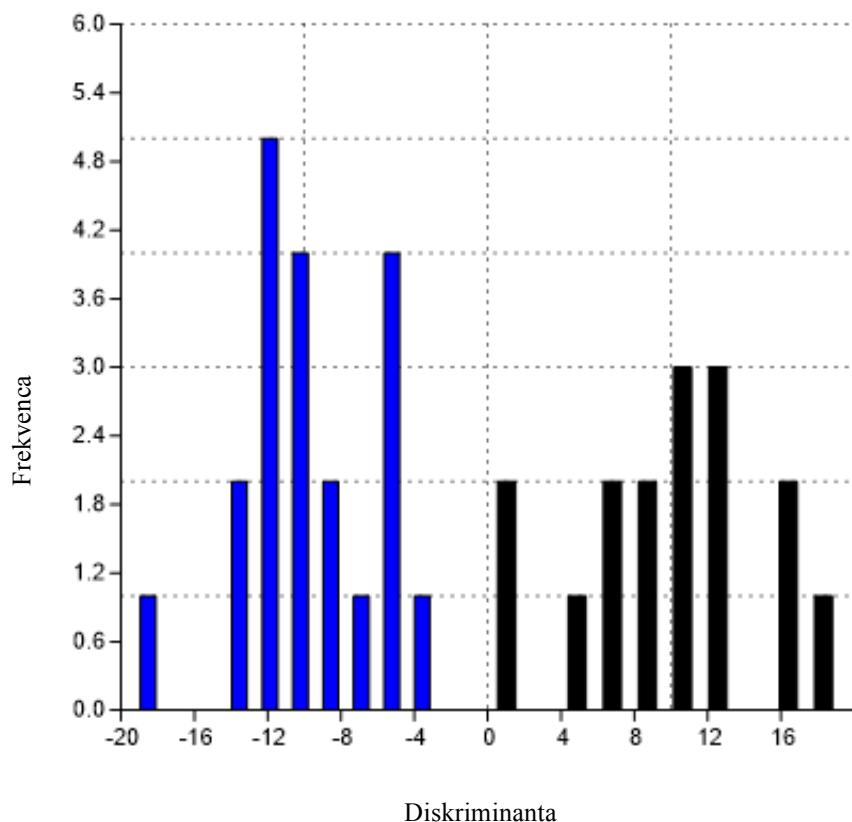
Diskriminacijsko analizo smo opravili za preverjanje razlik med skupinama glede na habitat, ne glede na filogenetsko pripadnost (Slika 12). Vrste, ki živijo v podzemeljskih habitatih ($N = 20$) se od tistih, ki živijo v površinskih ($N = 16$), v kombinaciji 13 znakov (CL, ROT1 ter standardni ostanki za 11 znakov, Preglednica 15) ločijo (100%) tako brez, kot s prečnim preverjanjem.

Največji prispevek k ločevanju površinskih vrst od tistih, ki živijo v podzemlju, vidimo v relativni dolžini propoda 1. pereopoda, v katerem imajo površinske vrste večinoma višje vrednosti. Površinske vrste imajo tudi relativno daljše 2. pereopode (PRP2) in telzon

(TZL), relativno višji koš (CH) in daljši 5. pereopod (PRP5). Podzemeljske vrste imajo relativno krajši kljunec (RL) in stebla 1. anten (A1), razlike v preostalih znakih so manjše. Čeprav večjih razlik med obema skupinama ni bilo, se je še najbolj statistični značilnosti približala relativna dolžina 5. pereopoda (PRP5: T-test, $p = 0.065$). Pri vseh ostalih znakih so bile vrednosti večje od 0.2. Pri hipogeičnih vrstah, ki smo jih vključili v analizo ($N=20$), je pri 16 vrstah prisotna redukcija oči in telesnega pigmenta, pri 4 vrstah pa do izgube telesnega pigmenta in popolne redukcije oči ni prišlo (Preglednica 4).

Preglednica 15. Prispevki znakov diskriminacijske analize za površinske in podzemeljske vrste iz družine Atyidae (* - uporabljen je standardni ostanek znaka glede na CL).

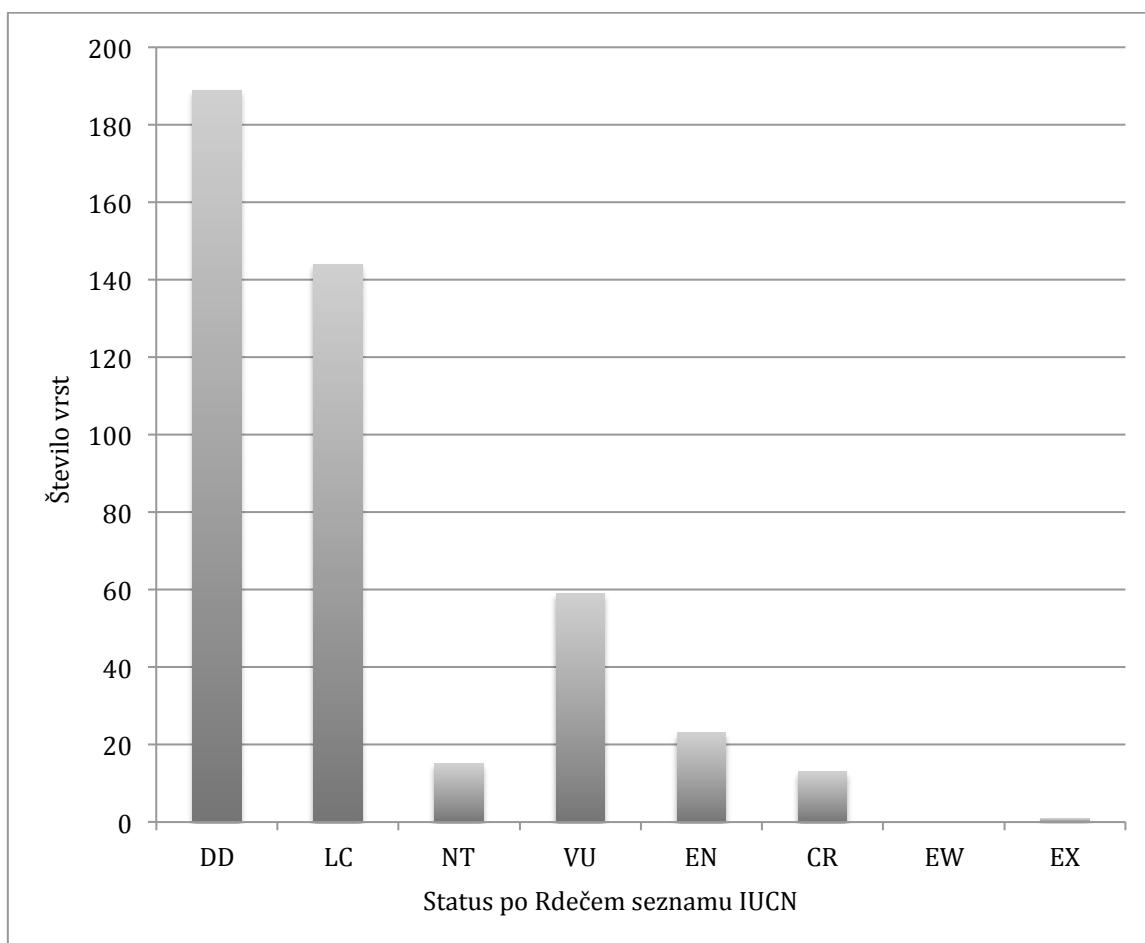
Znak	Oznaka znaka	Os
Dolžina koša	CL	7.827
Št. zobcev na kljuncu dorzalno pred očmi	ROT1	6.8712
Dolžina kljunka	RL*	-15.877
Višina koša	CH*	6.8466
Dolžina telzona	TZL*	22.07
Širina telzona na proksimalnem robu	TZW1*	-8.5607
Širina telzona na distalnem robu	TZW2*	21.327
Dolžina steba 1. antene	A1*	14.902
Dolžina 2. pereopoda	PRP2*	23.519
Dolžina 3. pereopoda	PRP3*	-6.0567
Dolžina 5. pereopoda	PRP5*	-2.1194
Maksimalna dolžina kleščice 1. pereopoda	PR1PLmax*	32.055
Maksimalna širina kleščice 1. pereopoda	PR1PWmax*	-0.1001



Slika 12. Diskriminantna analiza za skupini površinskih (črna) in podzemeljskih (modra) vrst.

3.1.3 Varstveni status

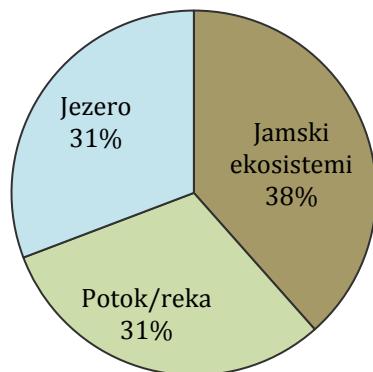
Znotraj družine Atyidae ima največje število vrst po Mednarodni zvezi za varstvo narave (IUCN) status ‐premalo podatkov‐, kar znaša 188 vrst (42.6%), drugi najpogostejši status je najmanj ogrožena vrsta, kamor spada 145 vrst (32.4%) (Slika 13). Potencialno ogroženih je 15 vrst (3.4%), ranljivih je 59 (13.3%), skrajno ogroženih pa 13 (2.9%). Nobena vrsta nima statusa ‐v divjini izumrla‐, ena vrsta pa je že opredeljena kot izumrla (0.2%). To je *Syncaris pasadenae*, ki je kljub intenzivnim iskanjem od leta 1933 niso več našli. Izmed 19 monotipskih rodov ima 7 vrst status ‐premalo podatkov‐, najmanj ogroženih vrst je 6, dve vrsti sta potenciano ogroženi, ena vrsta je ranljiva in treh vrst na Rdečem seznamu IUCN trenutno še ni zabeleženih (Priloga A).



Slika 13. Status ogroženosti po standardih Mednarodne zveze za varstvo narave s pripadajočim številom vrst v družini Atyidae (DD: premalo podatkov (data deficient), LC: najmanj ogrožena vrsta (least concern), NT: potencialno ogrožena vrsta (near threatened), VU: ranljiva vrsta (vulnerable), EN: ogrožena vrsta (endangered), CR: skrajno ogrožena vrsta (critically endangered), EW: v divjini izumrla vrsta (extinct in the wild), EX: izumrla vrsta (extinct)) (narejeno po The IUCN Red List of Threatened Species 2018).

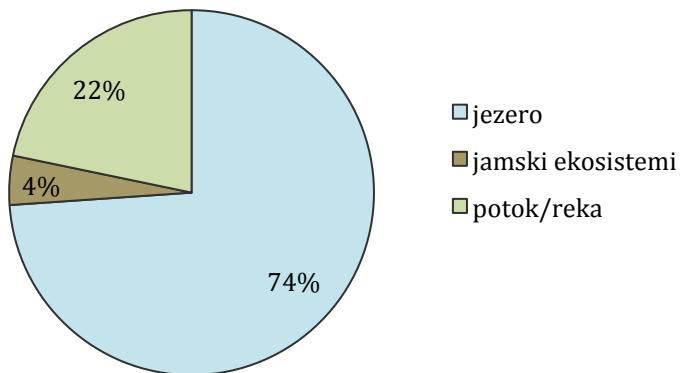
Od skrajno ogroženih vrst, ki jih je v celotni družini 13, štiri med njimi najdemo v jezerih (31%), štiri v potokih/rekah (31%) in pet vrst v jamskih ekosistemih (38%). Med 23 ogroženimi vrstami jih 17 prebiva v jezerih (74%), pet v potokih/rekah (22%) in ena vrsta v jamskih ekosistemih (4%). Med ranljivimi vrstami je delež vrst, ki se pojavljajo v jamskih ekosistemih bistveno višji, znaša kar 71%, kar pomeni 42 vrst izmed skupno 59. Osem vrst (14%) zaseda jezera, šest vrst (10%) potoke in tri vrste (5%) rečne habitate. Vrst s statusom potencialno ogrožene je 15, med katerimi jih 10 zaseda potočne ali rečne habitate (67%) in pet vrst jamske habitate (33%) (Slike 14-17).

Skrajno ogrožene vrste



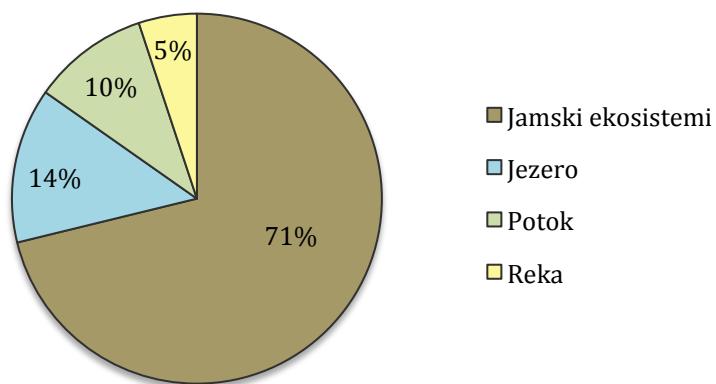
Slika 14. Po IUCN skrajno ogrožene vrste sladkovodnih kozic v družini Atyidae (n=13) in njihova razdelitev po treh tipih habitata: jezero (n=4), potok/reka (n=4) in jamski ekosistemi (n=5).

Ogrožene vrste



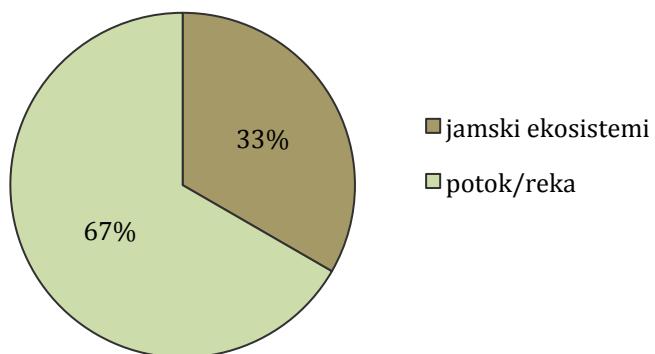
Slika 15. Po IUCN ogrožene vrste sladkovodnih kozic v družini Atyidae (n=23) in njihova razdelitev po treh tipih habitata: jezero (n=17), potok/reka (n=5) in jamski ekosistemi (n=1).

Ranljive vrste



Slika 16. Po IUCN statusu ranljive vrste ($n=59$) v družini Atyidae in njihov habitat. Razdeljene so v štiri tipe habitata, in sicer jamski ekosistemi ($n=42$), jezero ($n=8$), potok ($n=6$) in reka ($n=3$).

Potencialno ogrožene vrste



Slika 17. Po IUCN potencialno ogrožene vrste sladkovodnih kozic v družini Atyidae ($n=15$) in njihova razdelitev po treh tipih habitata: potok/reka ($n=10$) in jamski ekosistemi ($n=5$).

3.2 Diskusija

3.2.1 Filogenetske skupine

3.2.1.1 Stabilnost telesne oblike

Pri analiziranih vrstah lahko zasledimo visoko stopnjo korelacije v obliki propodov na 1. in 2. pereopodu. Kljub zelo raznolikim habitatom, v katerih prebivajo analizirane vrste, korelacija v obliki 1. in 2. pereopoda ostaja visoka, kar nakazuje na visoko stabilnost te oblike. To je pravzaprav tudi znak, ki definira družino Atyidae (De Grave in sod. 2008); specializirani helatni okončini, s katerimi se prehranjujejo. Takšna oblika propodov je bila v preteklosti očitno zelo uspešna, saj se je obdržala pri vseh predstavnikih te velike družine. Visoko korelirana sta dolžina kljunka in število zobcev ventralno na kljuncu. Vseeno je treba poudariti, da število zobcev na kljuncu lahko že znotraj vrste precej variira (Jugovic in sod. 2010). Po visoki stopnji koreliranosti med številom zobcev lahko sklepamo, da imajo pomembno funkcijo pri obrambi živali (Jugovic in sod. 2010, Ocasio-Torres in sod. 2015).

3.2.1.2 Morfološke značilnosti in odnosi med skupinami

Glede na morfologijo analiziranih vrst sklepamo, da se med štirimi večjimi filogenetskimi skupinami družine Atyidae ('Atya', 'Caridella', 'Paraty'a' in 'Typhlatya') od ostalih najboljše loči skupina 'Atya'. V to skupino spadajo rod *Atya* in njej podobni rodovi (von Rintelen in sod. 2012), za katere je značilno, da je karpus 2. pereopoda približno tako dolg kakor širok in značilno vdolben (Chace 1983). Pri naši morfometriji nismo merili posameznih členov okončin, temveč celotno okončino, in sicer od tretjega do šestega člena (išum, merus, karpus in propodus). Analiza je pokazala, da je 2. pereopod res krajsi od ostalih skupin, a so razlike relativno majhne. Izkazalo se je, da imajo predstavniki skupine precej značilno obliko propoda na 1. pereopodu, ki je relativno največje oblike glede na ostale tri skupine, podobna oblika pa se zaradi visokih korelacij verjetno pojavlja tudi pri 2. pereopodu. Koš je rahlo širši kot pri drugih treh skupinah, zato bi grobo lahko rekli, da so vrste skupine 'Atya' morfološko bolj čokate in imajo relativno kraje pereopode. Za razliko od ostalih skupin, se vse vrste skupine 'Atya', ki so bile vključene v analizo, pojavljajo v rekah ali potokih (Preglednica 3). Pomemben dejavnik v hitro tekočih vodah je močan tok, zaradi česar so živali v takšnem habitatu razvile anatomske in morfološke prilagoditve. Večina vrst rodu *Atya* se pojavlja v hitro tekočih vodah, zaradi česar so razvile prilagoditve kot so na primer pri vrsti *Atya innocous* značilni robusten koš, ki pripomore k večji stabilnosti ter ojačana 3. in 4. pereopod za lažje oprijemanje podlage (Felgenhauer in

Abele 1983). Opazna so tudi daljša stebla anten, kar bi lahko pripomoglo k večji stabilnosti anten ob močnem toku.

Kljub temu, da je skupina '*Atya*' morfološko najbolj različna od ostalih treh, je po naših analizah morfološko najbližje skupini '*Typhlatya*'. Tu vidimo, da se morfologija ne sklada s filogenijo, saj je po filogenetskih raziskavah (von Rintelen in sod. 2012) skupina '*Atya*' sestrsko skupini '*Caridella*'. Naši rezultati pa so pokazali največje razlike in najmanjšo podobnost ravno med temi dvema skupinama. Za drugi dve sestrski skupini, '*Paratya*' in '*Typhlatya*', smo zabeležili večjo morfološko podobnost, ki se bolj sklada tudi s filogenetskimi odnosi. Predvidevamo lahko, da je to tudi posledica velikega števila jamskih vrst v skupinah '*Paratya*' in '*Typhlatya*', saj te ponavadi morfološko evoluirajo v podobni smeri. V skupini '*Paratya*' je kar 11 izmed 13 analiziranih vrst hipogeičnih, v skupini '*Typhlatya*' pa pet izmed sedmih (Preglednica 3). Gre za konvergentno ali v primeru, ko so taksoni ozko sorodni, lahko tudi paralelni evoluciji, kjer ločene linije neodvisno razvijejo podobne lastnosti, ločnico med obema procesoma pa je velikokrat težko definirati (Schluter in Nagel 1995). V našem primeru gre za verjetne troglomorfije, ki se razvijejo zaradi specifičnih dejavnikov v podzemeljskih habitatih. Vemo, da je naseljevanje jamskih ekosistemov v preteklosti potekalo ločeno in večkrat (von Rintelen in sod. 2012). Po tako visokem deležu jamskih vrst v teh dveh linijah lahko predvidevamo, da so imele pripadajoče vrste že pred naselitvijo podzemeljskih habitatov preadaptacije, ki so jim omogočile prehod v jamsko življenje.

Največja morfološka podobnost se je po obeh analizah izkazala za skupini '*Caridella*' in '*Typhlatya*'. Razlog za to je verjetno relativno veliko število vrst iz stoječih voda, kjer so razvile podobne prilagoditve. V obeh skupinah je vsaj slaba polovica analiziranih vrst prisotnih v stoječih vodah (Preglednica 3), med tem ko v preostalih dveh skupinah nismo imeli niti enega predstavnika stoječih voda. Predvidevamo lahko, da se pojavljajo razlike v strukturah, ki so odgovorne za plavanje. V morfometričnih analizah dveh vrst kozic je bilo ugotovljeno, da so nekatere telesne strukture, kot so telzon, pleon in rostrum manjše pri živalih v lentičnih sistemih, kot pri tistih v tekočih vodah (Anastasiadou in Leonards 2008, Anastasiadou in sod. 2009), kar je lahko posledica različne stopnje prednjice v takšnih ekosistemih (Schram 1996, po Anastasiadou in sod. 2009) ali pa je večji telzon nujen za premagovanje vodnega toka. Tu lahko vidimo, da je okolje pomemben dejavnik, ki narekuje evolucijo populacij, ki so se znašle v novem habitatu. Konvergentna in divergentna evolucija, kot vidimo tudi v našem primeru, sta mnogokrat razlog za neskladja med filogenetsko sorodnostjo in morfološko podobnostjo.

Skupine '*Caridella*', '*Typhlatya*' in '*Paratya*' se v morfologiji ne razlikujejo znatno, a se med seboj vseeno ločijo z uporabo multivariatne statistike (Slika 11). Ugotovili smo, da so

med tremi skupinami morfološke razdalje približno enake, kljub temu, da sta ‘*Typhlatya*’ in ‘*Paratya*’ sestrski taksoni, ‘*Caridella*’ pa je sorodstveno nekoliko oddaljena. To nakazuje, da je za razvoj telesnih znakov teh vrst verjetno v veliki meri odgovorno okolje, v katerem so vrste zasedle vsaka svojo ekološko nišo. Če pogledamo tip habitata med skupinami (analiziranih vrst), vidimo, da v vsaki skupini prevladuje en tip kombinacije stopnje slanosti vode, hitrosti vodnega toka in površinskega/podzemeljskega okolja. Analizirani predstavniki skupine ‘*Caridella*’ se večinoma pojavljajo v tekočih sladkovodnih površinskih vodah, predstavnike skupine ‘*Paratya*’ najdemo v počasi tekočih sladkovodnih podzemeljskih vodah, predstavniki skupine ‘*Typhlatya*’ pa zasedajo pretežno anhialine stope ali počasi tekoče podzemeljske habitate. Predstavniki vsake skupine so prilagojeni na drugo kombinacijo dejavnikov v okolju, med katerimi je vsaka drugačna, kljub temu pa si delijo nekatere značilnosti. V nekaterih merjenih znakih lahko vidimo trend v naraščanju velikosti od najmanjšega pri skupini ‘*Paratya*’ do največjega pri skupini ‘*Caridella*’. Tu gre za zname kot so širina koša, 2. in 3. pereopod ter dolžina in širina propoda na 1. pereopodu. Če pogledamo, kateri dejavnik se spreminja v takšnem vrstnem redu, vidimo, da je razlog za to morda delež podzemeljskih vrst v skupini; v skupini ‘*Paratya*’ so jamski vsi razen dveh analiziranih predstavnikov (*Atyaephyra desmarestii* in *Paraya bonisiensis*), v skupini ‘*Typhlatya*’ je takšnih vrst dobra polovica, v ‘*Caridella*’ pa sta jamski vrsti le dve vrsti (*Edoneus erwini* in *Marosina brevirostris*). Lahko bi sklepali, da imajo jamske živali ožje koše, krajše 2. in 3. pereopode in manjše propode na 1. pereopodu. Najdaljši in najširši telzon ima skupina ‘*Paratya*’, po čemer bi lahko sklepali, da je daljši telzon prednost v podzemeljskih habitatih, a pri skupini ‘*Typhlatya*’, ki ima prav tako velik delež podzemeljskih vrst, zasledimo najkrajši telzon (Priloga E), zaradi česar verjetno razlog ni v podzemeljskem tipu habitata. Skupina ‘*Caridella*’ z največjim deležem površinskih predstavnikov nakazuje na daljše kljunce v habitatih izven podzemlja. Žal skupine ‘Syncaridinae’ zaradi samo enega pripadnega rodu v kanonično analizo nismo vključili, a smo vseeno izvajali meritve na vrsti *Syncaris pasadenae*, kjer so rezultati pokazali relativno dolg kljunec, dolga stebla 2. antene in dolga 2. in 5. pereopod, med tem ko sta 1. in 3. pereopod relativno kratka (Priloga D). O njegovi apomorfiji, ki je zlitje daktilusa in propoda na 2. maksilipediju (Martin in Wicksten, 2004) in njeni zanesljivosti so že razpravljali (von Rintelen in sod., 2012).

3.2.2 Razlike glede na tip habitata

Površinske in jamske vrste se po morfologiji med seboj sicer ločijo, kar bi lahko pomenilo, da so analizirane jamske vrste morfološko dokaj prilagojene na življenje v podzemlju. Razmere za življenje v jamskih habitatih narekujejo specifični dejavniki, kot so odsotnost svetlobe, konstantna temperatura in vlažnost ter ostro omejeni energetski viri (Simon 2012), zaradi česar mnoge populacije evoluirajo konvergentno in so kljub filogenetski

nesorodnosti morfološko lahko zelo podobne. Ena od najbolj pogostih prilagoditev ob prehodu s površine v podzemlje sta redukcija oči in telesnega pigmenta. Pri 16 hipogeičnih vrstah je prišlo do popolne redukcije oči in telesnega pigmenta, pri štirih vrstah pa se ti znaki (še) niso popolnoma reducirali. Tri vrste (*Halocaridina pahalemo*, *Halocarinides trigonophthalma* in *Antecaridina lauensis*) imajo delno reducirane oči, a so v očeh še prisotni ostanki pigmenta, prav tako pa je telo še pigmentirano. Vsem trem vrstam je skupen tip habitata; anhialini jamski ekosistemi. Za kozice iz anhialnih ekosistemov je značilno rdeče obarvano telo, ki je posledica razširitve številnih kromatofor pod eksoskeletom (Botosaneanu 1986). Ob stresu se kromatofore skrčijo in telo živali postane prosojno (Bailey-Brock in Brock 1993). Za razliko od teh vrst je *Typhlatya dzilamensis*, ki prav tako zaseda anhialine jamske ekosisteme, pravi troglobiont, saj ima reducirane oči in telesni pigment. Vrsta *Edoneus erwini*, ki so jo našli v dveh jamskih bazenih na Filipinih (Cai in Husana 2009), je edina hipogeična vrsta s popolnoma razvitimi očmi in telesnim pigmentom. Vrste, ki živijo v habitatih brez svetlobe imajo ponavadi daljše okončine, saj so se jim za uspešno sporazumevanje z okolico zaradi odsotnosti vida bolj razvila čutila za tip in vonj ter druga ekstraoptična čutila. Pri naši analizi se je izkazalo, da so pri površinskih vrstah 1., 2., 3. in 5. pereopod sicer daljši kot pri podzemeljskih vrstah (Priloga F), kar je ravno v nasprotju s splošnim prepričanjem, a je res, da zaradi omejenosti slikovnega materiala, ki smo ga uspeli zbrati, nismo merili celotnih okončin in bi morda pri vključitvi celotne dolžine dobili drugačne rezultate. Vendar je možno tudi, da daljšanje okončin ni vsesplošen trend v prehodu na jamsko življenje in nekateri organizmi najdejo drugačne rešitve. Analiza je pri podzemeljskih vrstah pokazala tudi krajši kljunec. Za rod *Macrobrachium* sorodne družine kozic Palaemonidae je bilo ugotovljeno ravno nasprotno, in sicer, da imajo jamske vrste daljše kljunce (Mascareñas in Torres, 2016). Potencialnih razlag je več, a poenotena razлага za daljši kljunec pri podzemeljskih vrstah še ni znana. V raziskavi jamskih kozic podrodu *Troglocaris* je bilo ugotovljeno, da imajo populacije živali v prisotnosti predatorja (*Proteus anguinus*) daljše kljunce z več zobci kot populacije brez prisotnosti predatorja, kar naredi kljunec za precej nezanesljiv taksonomski znak (Jugovic in sod. 2010). Analiza je pokazala še enkrat daljša stebla anten pri skupini površinskih vrst kot pri skupini podzemeljskih. Predvidevali smo, da bodo stebla anten daljša pri jamskih vrstah, za katere so značilne podaljšane okončine za lažje sprejemanje dražljajev iz okolice, antene pa so pomemben čutilni organ. Merili smo le stebla in ne tudi biča anten, zaradi česar ne moremo trditi, da so zaradi krajiših stebel anten pri podzemeljskih vrstah krajše celotne antene. Med skupinama so se pokazale razlike tudi v obliki telzona. Ugotovili smo, da imajo površinske vrste v povprečju rahlo daljši telzon in širši na proksimalnem koncu, med tem ko imajo jamske vrste krajiši telzon, bolj razširjen na distalnem delu. Znak, ki se je v prehodu v podzemlje najbolj spremenil je dolžina propoda na 1. pereopodu. Možno je, da se nekatere strukture zmanjšajo ob podaljšanju drugih delov telesa. Razlogi za to niso znani, kar pa lahko predstavlja nov izziv po

raziskovanju vzroka za regresivne spremembe v morfologiji teh znakov ob prehodu v podzemlje.

3.2.3 Ogroženost vrst

3.2.3.1 Grožnje vrstam

Družino Atyidae sestavlja 45 rodov, med katerimi je 19 monotipskih, kar pomeni da vsebujejo le po eno vrsto. Izmed teh ima sedem vrst status ‐premalo podatkov‐, kar je zelo zaskrbljujoče, saj bi takšne vrste z vidika biodiverzitete morali prioritetno varovati. Z izumrtjem monotipske vrste namreč izgine cel rod in s tem celotna zgodovina evolucijske linije. Skrajno ogroženih ali ogroženih vrst med monotipskimi rodovi ni, prisotni pa sta dve potencialno ogroženi vrsti (*Gallocaris inermis* in *Pycneus morsitans*) in ena ranljiva (*Archaetya chacei*). Tu ne smemo pozabiti na rod *Syncaris*, ki zajema dve vrsti; *Syncaris pacifica* in *S. pasadenae*, kjer je slednja obravnavana že kot izumrla vrsta. Rod *Syncaris* predstavlja pomembno evolucijsko enoto, saj se je linija teh dveh vrst prva odcepila od ostalih vrst družine Atyidae, zaradi česar je obravnavana kot posamezna filogenetska skupina ‐Syncaridinidae‐, ločeno od štirih velikih filogenetskih skupin (von Rintelen 2012). *S. pacifica*, kot edini preživeli predstavnik te linije, pa je po Rdečem seznamu IUCN trenutno ogrožen zaradi uničevanja habitata s posegi, kot so grajenje kanalizacij, zajezovanje vodotokov, odstranjevanje obvodne vegetacije in onesnaževanje. S stopnjo urbanizacije okolja, kot je potekala v preteklem stoletju, brez primernih varstvenih ukrepov, bo *S. pacifica* v prihodnosti čakala podobna usoda kot že izumrlo sestrsko vrsto.

V družini Atyidae je 59 vrst ranljivih, med katerimi je 71% vrst jamskih. Tudi med kritično ogroženimi vrstami je največji delež vrst jamskih (Slika 14). Jamskim ekosistemom preti mnogo groženj, med katerimi so daleč najpogosteje človeške motnje, kot so odvajanje vode in onesnaževanje, kamor sodi tudi prekomerno bogatenje talne vode s hranilnimi snovmi (The IUCN Red List of Threatened Species 2018). Za razliko od kopenskih voda, kjer se odvajanje vode za razne potrebe človeštva pozorno nadzoruje, so podzemeljski ekosistemi glede tega precej nenadzorovani. Onesnaževanje podzemeljskih voda je kljub veliki ekosistemski vogi, kot je pretvorba hranilnih snovi in biološka filtracija, ljudem manj očitno kot onesnaževanje površinskih voda (Boulton 2005). Zaradi razlogov, kot so težja dostopnost in splošno pomanjkanje znanja javnosti in ozaveščenosti o pomenu podzemnih voda, njihovih ekosistemskih storitvah ter hidrološkem kroženju, bo v prihodnosti potrebno več pozornosti usmeriti tudi v podtalne vode (Boulton 2005). Jamski organizmi so ponavadi geografsko izolirani in imajo omejeno možnost razširjanja, zaradi česar se ob takšnih grožnjah tveganje za izumrtje povečuje (Christodoulou in sod. 2016). Precej pogosta motnja je tudi rudarjenje, s katerim se jamskim vrstam uničuje naravni

habitat (The IUCN Red List of Threatened Species 2018). Ob detoniranju eksplozij v rudnikih se sprošča velika količina energije, med drugim v obliki zvoka, svetlobe in tresljajev, ki se prenašajo skozi stene (tudi do 1500 metrov od mesta eksplozije) in s tem negativno vplivajo na populacije netopirjev, od katerih je eneregetsko odvisnih mnogo drugih jamskih organizmov (Biswas 2009). Eden od problemov je tudi deforestacija in druge motnje v okolini vhodov v jame. Ravno od teh predelov je odvisen vnos različnih virov energije v podzemne dele ter s tem biotski in abiotski dejavniki v globjih delih jam (Biswas 2009).

Med ogroženimi vrstami, ki jih je v družini 23, jih kar 74% naseljuje jezerske habitate. Za vrste, živeče v jezerih je ena izmed najpogostejših groženj vnos invazivnih vrst živali, zlasti rib, ki avtohtonim kozicam predstavljajo plenilca ali tekmece. Pogoste izmed vnešenih vrst so ribe za kontroliranje populacij komarjev, kot je na primer *Gambusia* sp. V nekaterih primerih je predacija ali kompeticija lahko tako močna, da avtohtonu vrsta z vnešenega območja popolnoma izgine. V nekaterih primerih pa se avtohtonu vrsta vedenjsko prilagodi na prisotnost nove vrste. Populacije havajske vrste kozice *Halocaridina rubra* so ob prisotnosti omnivore vrste ribe *Gambusia affinis*, ki se med drugim hrani z algami, insekti in rakci, kot so manjši predstavniki *H. rubra*, začele zasedati drugačno ekološko nišo; podnevi so se nehale zadrževati na običajnih vidnih mestih, ponoči pa je bila njihova aktivnost tam toliko večja (Capps in sod. 2009). Z ene strani *G. affinis* predstavlja plenilski pritisk za kozice, po drugi strani pa tekmece, saj se prehranjuje na istih vrstah alg kot *H. rubra*. To je le eden od primerov hitrega zožanja ekološke niše zaradi antropogeno vnešenega dejavnika v okolje.

Potencialno ogroženih vrst je v družini 15, med njimi pa prevladujejo vrste, ki živijo v tekočih vodah, kot so reke in potoki. Velik problem za te vrste predstavlja gradnja jezov, ki predstavlja geografsko oviro, ki je živali ne morejo prečkat, prav tako pa to povzroči fragmentacijo habitatov (Bauer 2011). Zajezovanje predstavlja veliko težavo amfidromnim vrstam, kot so npr. nekatere vrste rodu *Macrobrachium*. Ugotovljeno je bilo, da so se ob zgraditvi jeza na porečju Senegala populacije *Macrobrachium* sp. zmanjšale, povečala pa se je nevarnost za okužbo in dejanski delež obolelih ljudi s shistosomazio, ki jo prenašajo vrste polžev, ki so plen sladkovodnim kozicam (Sokolow in sod. 2017). Takšen primer zaradi dejanskega tveganja za zdravje ljudi pritegne našo pozornost in pokaže pomen naravnih procesov in posledice porušenega naravnega ravnotesja zaradi antropogenih posegov v okolje v relativno kratkem času.

3.2.3.2 Pomanjkanje podatkov

Prese netljiv je podatek, da je po Mednarodni zvezi za varstvo narave kar 42,6% vrst opredeljenih z varstvenim statusom "premalo podatkov" (Data deficient) (Slika 13). Težko je oceniti, koliko izmed teh vrst je v resnici v nevarnosti za izginotje. Glede na to, da so to v povprečju manj razširjene vrste, moramo vsekakor biti pozorni na morebiten visok delež ogroženosti. Za pomanjkanje informacij o varstvenem statusu je najpogostejši razlog, da je vrsta znana le iz tipske serije in kasneje ni bila več najdena. Takšnih primerov je v družini Atyidae kar 89, kar je skoraj polovica vseh vrst s statusom "DD" (Priloga A). Pogosto je razlog za pomanjkanje podatkov zelo ozka razširjenost, kot je en sam potok ali le določeno jezero. Mnogokrat gre za vrste, katerih območje pojavljanja je znano, a ni podatkov o razširjenosti vrste ali grožnjah, ki bi se tam lahko pojavljale. Pri 25 vrstah je naravni habitat popolnoma neznan. Eno od redkejših pojasnil za status s premalo podatki je nejasen taksonomski položaj oz. dvom ali gre v resnici za samostojno vrsto. Možno je, da je eden od razlogov za pomanjkanje informacij tudi nepopolno posodabljanje baze z novejšimi podatki, a tako veliko število vrst s statusom nezadostnih podatkov še vseeno nakazuje na potrebo po nadaljnem raziskovanju. Večje število informacij o določeni vrsti nam omogoči lažje varovanje, saj nam pomaga predvideti grožnje, ki bi ji lahko pretile. S preučevanjem slabše raziskovanih vrst lahko potencialno odkrijemo kriptične vrste, za katere še ne vemo. Identifikacija takšnih skritih vrst pripomore k določevanju območij z visoko stopnjo biotske pestrosti, ki so lahko ključna za ohranjanje sladkovodne biodiverzitete (Cook, Page in Hughes 2008). Pri varovanju biodiverzitete je pomembno ohranjanje evolucijsko pomembnih enot, ki so skozi evolucijske procese izoblikovale biotsko raznovrstnost. Zato so urejena taksonomija in razjasnjeni sorodstveni odnosi med vrstami pomembna komponenta za uspeh pri varovanju. Eden od takšnih primerov je vrsta *Paratya australiensis*, ki naj bi bila edina predstavnica rodu *Paratya* v jugovzhodnem delu Avstralije. Kasnejše filogenetske raziskave pa so pokazale, da gre v resnici za kompleks devetih kriptičnih vrst z različno geografsko omejenostjo (Cook in sod. 2006). Takšen primer je tudi nekoč enotna vrsta *Troglocaris anophthalmus*, za katero je danes znano, da gre v resnici za mnogo vrst in podvrst (Sket in Zakšek 2009; Jugovic in sod. 2012). Z varstvenega vidika je definiranje vrst pomembno za uspeh, saj javnost ne prepozna populacije, temveč vrsto kot sestavino biotske raznovrstnosti in enoto, ki je potrebna varovanja. Podpora javnosti pa je ta, brez katere naravovarstvo ni zmožno napredovati in doseči željenih uspehov. Na ravni vrste temeljijo razni predpisi, kot so že omenjeni Rdeči seznam ogroženih vrst IUCN, CITES in razne uredbe o zavarovanju ogroženih vrst. Poleg visokega deleža vrst s statusom "premalo podatkov" obstaja tudi kar nekaj vrst, ki v podatkovni bazi Mednarodne zveze za varstvo narave (IUCN) še niso zabeležene. Po svetovnem registru morskih vrst (World Register of Marine species 2018) naj bi v družini

Atyidae obstajalo vsaj 500 vrst, med tem ko jih je v bazi IUCN zabeleženih 444, kar nakazuje na potrebo po ponovni posodobitvi spletnih podatkov.

4 ZAKLJUČEK

Iz naše raziskave je razvidno, da ima konvergentna evolucija veliko vlogo pri morfološki variabilnosti med različnimi vrstami. Čeprav so filogenetske skupine med seboj pokazale ločevanje po morfoloških znakih, je še vseeno okolje tisto, ki ima pomembnejšo vlogo. Videli smo, da si med seboj niso nujno najbolj podobne skupine, ki so ozko sorodne, temveč tiste, katerih predstavniki živijo v podobnih okoljih. Ugotovili smo, da se skupina '*Atya*' morfološko najbolje loči od ostalih treh skupin, kar je verjetno posledica velikega deleža vrst, ki zasedajo habitate hitro tekočih voda. Med ostalimi tremi skupinami ni velikih razlik, najpodobnejši sta si skupini '*Paratya*' in '*Typhlatya*', kar pripisujemo velikemu deležu hipogeičnih vrst v obeh skupinah. Z analizo vrst, glede na tip habitata, smo ugotovili, da imajo jamske vrste krajše nekatere strukture, za katere bi pričakovali, da bodo pri podzemeljskih predstavnikih daljše. Gre za strukture, kot so kljunec, steblo prve antene, drugi, tretji in peti pereopod, pleopod prvega pereopoda ter telzon, ki pa je pri podzemeljskih vrstah širši. Potrebno je poudariti, da nismo merili vseh okončin in večinoma le dele struktur, zaradi česar ne moremo govoriti o krajših okončinah pri jamskih vrstah, zanimivo pa bi bilo raziskati vzroke za krajšanje določenih struktur ob prehodu v podzemno življenje. Prilagoditve, ki se zagotovo razvijejo, so redukcija oči in telesnega pigmenta, kar je bilo prisotno skoraj pri vseh hipogeičnih vrstah. Med vrstami s statusom skrajno ogroženih in ranljivih prevladujejo jamske vrste, ki se srečujejo z grožnjami, kot so prekomerno odvajanje vode, onesnaževanje in rudarstvo. Vrste, ki živijo v jezerih, so najpogosteje med ogroženimi vrstami, med potencialno ogroženimi pa najdemo največ takšnih, ki zasedajo habitate tekočih voda. Slaba polovica vseh vrst v družini ima status "premalo podatkov", kar predstavlja potrebo po nadaljnem raziskovanju. Eden od problemov družine Atyidae je še vedno nejasna taksonomija, a se s pomočjo molekularnih metod postopoma razrešuje in vedno več vrst se premešča iz napačno določenih v pravilne ali celo nove rodove. S razrešenimi filogenetskimi odnosi lažje določimo enote varovanja, ki so pomembna za ohranjevanje biodiverzitete.

5 LITERATURA IN VIRI

Alvarez F., Iliffe T. M., Villalobos J. L. 2005. New species of the genus *Typhlatya* (Decapoda: Atyidae) from anchialine caves in Mexico, the Bahamas, and Honduras. *Journal of Crustacean Biology* 25(1): 81-94.

Anastasiadou C., Kitsos M.-S., Koukouras A. 2006. Redescription of *Atyaephyra desmarestii* (Millet, 1831) (Decapoda, Caridea, Atyidae) based on topotypical specimens. *Crustaceana* 79(10): 1195-1207.

Anastasiadou C., Leonards I. D. 2008. Morphological Variation among Populations of *Atyaephyra Desmarestii* (Decapoda: Caridea: Atyidae) from Freshwater Habitats of Northwestrn Greece. *Journal of Crustacean Biology* 28(2): 240-247.

Anastasiadou C., Liasko R., Leonardos I. D. Biometric analyses of lacustrine and riverine populations of *Palemonetes antennarius* (H. Milne-Edwards, 1837) (Crustaca, Decapoda, Palaemonidae) from north-western Greece. *Limnologica – Ecology and Manegeement of Inland Waters* 39(3): 244-254.

Assmann T., Casale A., Drees C., Habel J. C., Matern A., Schuldt A. 2010. The Dark Side of Relict Species Biology: Cave Animals as Ancient Lineages. *Relict Species: Phylogeography and Conservation Biology*: 91-103.

Bauer R. T. 2011. Amphidromy and migrations of freshwater shrimps II. Delivery of hatching larvae to the sea, return juvenile upstream migration and human impacts. *New frontiers in crustacean biology* 15: 157-168.

Botosaneau L. 1986. *Stygofauna Mundi: A faunistic, distributional and ecological synthesis of the world fauna inhabiting subterranean waters (including the marine interstitial)*. Leiden – E. J. Brill in Dr. W. Backhuys: Institute of Taxonomic Zoology, University of Amesterdam.

Boulton A. J. 2005. Chances and challenges in the conservation of groundwaters and their dependent ecosystems. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15: 319-323.

Bailey-Brock J. H. in Brock R. E. 1993. Feeding, Reproduction, and Sense Organs of the Hawaiian Anchialine Shrimp *Halocaridina rubra* (Atyidae). *Pacific Science* 47(4): 338-355.

Biswas J. 2009. The biodiversity of Kren Mawkhyrdop of Meghalaya, India, on the verge of extinction. Current Science 96(7): 904-910.

Cai Y., Anker A. 2004. On a collection of freshwater shrimps (Crustacea Decapoda Caridea) from the Philippines, with descriptions of five new species. Tropical Zoology 17: 233-266.

Cai Y., Bahir M. M. 2005. Lancaris, a new genus of freshwater shrimp from Sri Lanka (Crustacea: Decapoda: Atyidae). The Raffles Bulletin of Zoology 12: 39-46.

Cai Y., Ng P. K. L. 2005. Marosina, a new genus of troglobitic shrimps (Decapoda, Atyidae) from Sulawesi, Indonesia, with descriptions of two new species. Crustaceana 78(2): 129-139.

Cai Y., Ng P. K. L., Shokita S., Satake K. 2006. On the species of Japanese Atyid Shrimps (Decapoda: Caridea) described by William Stimpson (1860). Journal of Crustacean Biology 26(3): 392-419.

Cai Y., Husana D. E. 2009. Cave shrimp of the genus *Edoneus* Holthius, 1978, from Luzon, the Philippines, with descriptions of three new species (Crustacea: Decapoda: Atyidae). The Raffles Bulletin of Zoology 57(1): 51-63.

Cai Y. 2010. *Atydina*, a new genus for *Caridina atyoides* Nobili, 1900, from Indonesia (Crustacea: Decapoda: Atyidae). Zootaxa 2372: 75-79.

Calman W. T. 1899. Crustaceans from Lake Tanganyika. 704-712.

Calman W. T. 1926. XXXII. – On freshwater prawns of the family Atyidae from Queensland. Annals and Magazine of Natural History 9(17:98): 241-246.

Capps K. A., Turner C. B., Booth M. T., Lombardozzi D. L., McArt S. H., Chai D., Hairston Jr. N. G. 2009. Behavioral Responses of the Endemic Shrimp *Halocaridina rubra* (Malacostraca: Atyidae) to an Introduced Fish, *Gambusia affinis* (Actinopterygii: Poeciliidae) and Implications for the Trophic Structure of the Hawaiian Anchialine Ponds. Pacific Science 63(1): 27-37.

Castelin M., Marquet G., Klotz W. 2013. *Elephantis*, a new genus for *Caridina natalensis* Bouvier, 1925 from eastern rivers of Madagascar. Zootaxa 3702(6): 573-586.

Chace Jr. F. A. 1883. The *Atya*-like Shrimps of the Indo-Pacific Region (Decapoda: Atyidae). Smithsonian Contributions to Zoology: 384.

Christiansen K. 2012. Morphological Adaptations. V: White W. B., Culver D. C. (ur.). Encyclopedia of Caves. Elsevier: 517-527.

Christodoulou M., Anastasiadou C., Jugovic J., Tzomos T. 2016. Freshwater Shrimps (Atyidae, Palaemonidae, Typhlocarididae) in the Broader Mediterranean Region: Distribution, Life Strategies, Threats, Conservation Challenges and Taxonomic Issues. V: Kawai T., Cumberlidge N. (ur). A Global Overview of the Conservation of Freshwater Decapod Crustaceans. Springer International Publishing: 199-236.

Christoffersen M. L. 1986. Phylogenetic relationships between Oplophoridae, Atyidae, Pasiphaeidae, Alvinocarididae fam. n., Bresiliidae, Psalidopodidae and Disciadidae (Crustacea Caridea Atyoidea). Boletim de Zoologia 10: 273-281.

Cook B. D., Baker A. M., Page T. J., Grant S. C., Fawcett J. H., Hurwood D. A., Hughes J. M. 2006. Biogeographic history of an Australian freshwater shrimp *Paratya australiensis* (Atyidae): the role life history transition in phylogeographic diversification. Molecular Ecology 15: 1083-1093.

Cook B. D., Page T. J., Hughes J. M. 2008. Importance of cryptic species for identifying ‘representative’ units of biodiversity for freshwater conservation. Biological conservation 141: 2821-2831.

Davidson N. C. 2014. How much wetlands has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. Marine and Freshwater Research 65: 934-941.

De Grave S., Cai Y., Anker A. 2008. Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) in freshwater. Hydrobiologia 595: 287-293.

De Grave S., Pentcheff N. D., Ahyong S. T., Chan T.-Y., Crandall K. A., Dworschak P. C., Felder D. F., Feldmann R. M., Fransen C. H. J. M., Goulding L. Y. D., Lemaitre R., Low M. E. Y., Martin J. W., Ng P. K. L., Schweitzer C. E., Tan S. H., Tshudy D., Wetzer R. 2009. A classification of living and fossil genera of Decapod Crustaceans. Raffles Bulletin of Zoology 21: 1-109.

De Grave S., Fransen C. H. J. M. 2011. Carideorum Catalogus: The Recent Species of the Dendrobranchiate, Stenopodidean, Procarididean and Caridean Shrimps (Crustacean: Decapoda). *Zoologische Mededelingen Leiden* 85(9): 195-589.

De Grave S., Page T. J. 2014. The status of the Australian genus *Caridinides* Calman, 1926 (Crustacea: Decapoda: Atyidae) with reference to recent phylogenetic studies. *Zootaxa* 3753(4): 398-400.

De Grave S., Smith K. G., Adeler N. A., Allen D. J., Alvarez F., Anker A., Cai Y., Carrizo S. F., Klotz W., Mantelatto F. L., Page T. J., Shy J.-Y., Villalobos J. L., Wowor D. 2015. Dead Shrimp Blues: A Global Assessment of Extinction Risk in Freshwater Shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea). *PLoS ONE* 10(3): e0120198.

Dudgeon D., Arthington A. H., Gessner M. O., Kawabata Z.-I., Knowler D. J., Lévêque C., Naiman R. J., Prieur-Richard A.-H., Soto D., Stiassny M. L., Sullivan C. A. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163-182.

Felgenhauer B. E. in Abele L. G. 1983. Ultrastructure and functional morphology of feeding and associated appendages in the tropical fresh-water shrimp *Atya innocuous* (Herbst) with notes on its ecology. *Journal of Crustacean Biology* 3(3): 336-363.

Fryer G. 1972. Conservation of the Great Lakes of East Africa: A Lesson and a Warning. *Biological Conservation* 4(4): 256-262

Fryer G. 1977. Studies on the functional morphology and ecology of the Atyid prawns of Dominica. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Biological Sciences* 277 B(952): 57-129.

Fujino T., Shokita S. 1975. Report on Some New Atyid Shrimps (Crustacea, Decapoda, Caridea) from the Ryukyu Islands. *Bulletin of Science & Engineering Division, University of Ryukyus. Mathematics & natural sciences* 18: 93-113.

Guo Z.-L., De Grave S. 2003. Atyid shrimps of the genus *Paracaridina* (Crustacea, Decapoda, Atyidae) from Hunan Province, China. *Hydrobiologia* 513: 197-204.

Gurney A. R. 1987. *Puteonator iraqiensis* gen. nov., sp. nov., a new genus in the family Atyidae (Decapoda, Caridea) from southern Iraq. *Crustaceana* 53(2): 160-169.

Han C. C., Klotz W. 2015. *Australatya obscura* sp. nov., a new filter-feeding shrimp (Decapoda, Atyidae) from Taiwan and the Philippines. *Crustaceana* 88(1): 66-81.

Hobbs Jr. H. H., Hart Jr. C. W. 1982. The Shrimp Genus *Atya* (Decapoda: Atyidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 364.

Hobbs III H. H. 2012. Crustacea. V: White W. B., Culver D. C. (ur.). *Encyclopedia of Caves*. Kraj: Elsevier. 177-194.

Holthuis L. B. 1956. The troglobiotic Atyidae of Madagascar (Crustacea Decapoda Natantia). *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*, serija A XI: 97-110.

Holthuis L. B. 1960. Two new species of Atyid Shrimps from Subterranean Waters of NW Australia (Decapoda Natantia). *Crustaceana* 1(1): 47-57.

Holthuis L. B. 1986. A new genus and species of subterranean shrimp from Western Australia (Crustacea: Decapoda: Atyidae). *Zoologische Mededelingen* 60(7): 103-111.

Holthuis L. B. 1993. The recent genera of the Caridean and Stenopodidean shrimps (Crustacea, Decapoda): with an appendix on the order Amphionidacea. Leiden: Nationaal Natuurhistorisch Museum.

IUCN 2018. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Verzija 2017-3. <<http://www.iucnredlist.org>> (datum dostopa 15.5. 2018).

Jugovic J., Prevorčnik S., Aljančič G., Sket B. 2010. The atyid shrimp (Crustacea: Decapoda: Atyidae) rostrum: phylogeny versus adaptation, taxonomy versus trophic ecology. *Journal of Natural History* 44(41-42): 2509-2533.

Jugovic J., Sket B., Prevorčnik S., Blejec A. 2011. Morphological differentiation in the cave shrimps *Troglocaris* (Crustacea: Decapoda: Atyidae) of the Dinaric karst – a consequence of geographical isolation or adaptation? *Journal of zoological systematics and evolutionary research* 49(3): 185-195.

Jugovic J., Jalžić B, Prevorčnik S., Sket B. 2012. Cave shrimps *Troglocaris* s. str. (Dormitzer, 1853), taxonomic revision and description of new taxa after phylogenetic and morphometric studies. *Zootaxa* 3421: 1-31.

Karge A., Page T. J., Klotz W. 2013. A new species of freshwater shrimp of the genus *Micratya* (Decapoda: Atyidae: Caridea) from Puerto Rico. Zootaxa 3608(5): 357-368.

Kensley B., Williams D. 1986. New shrimps (families Procarididae and Atyidae) from a submerged lava tube on Hawaii. Journal of Crustacean Biology 6(3): 417-437.

Kiyoshi S., Cai Y. 2005. *Paratya boninensis*, a new species of freshwater shrimp (Crustacea: Decapoda: Atyidae) from Ogasawara, Japan. Proceedings of the Biological Society of Washington 118(2): 306-311.

Liang X.-Q., Guo Z.-L., Tang K.-E. 1999. On new genus and species of Atyid shrimps (Decapoda, Caridea) from Hunan, China. Journal of Fisheries of China 23: 69-73.

March J. G., Benstead J. P., Pringle C. M., Ruebel M. W. 2001. Linking shrimp assemblages with rates of detrital processing along an elevational gradient in a tropical stream. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58: 470-478.

Martin J. W., Wicksten M. K. 2004. Review and redescription of the freshwater Atyid shrimp genus *Syncaris* Holmes, 1900, in California. Journal of Crustacean Biology, 24(3): 447-462.

Mascareñas D. R., Torres M. A. J. 2016. Carapace shape differences between subterranean and aboveground populations of *Macrobrachium* sp. from Marinduque, Philippines. Extreme Life, Biospeleology & Astrobiology 8(1): 27-33.

Moritsch M. M., Pakes M. J., Lindberg D. R. 2014. How might sea level change affect arthropod biodiversity in anchialine caves: a comparison of Remipedia and Atyidae taxa (Arthropoda: Altocrustacea). Organisms Diversity & Evolution 14: 225-235.

Mizue K., Iwamoto Y. 1961. On the Development and Growth of Neocaridina denticulata De Haan. Nagasaki University College, Bulletin of the Faculty of Fisheries 10: 15-24.

Ocasio-Torres M. E., Giray T., Crowl T. A., Sabat A. M. 2015. Antipredator defence mechanism in the amphidromous shrimp *Xiphocaris elongata* (Decapoda: Xiphocarididae): rostrum length. Journal of Natural History 49(25-26): 1493-1506.

Page T. J., von Rintelen K., Hughes J. M. 2007. Phylogenetic and biogeographic relationships of subterranean and surface genera of Australian Atyidae (Crustacea:

Decapoda: Caridea) inferred with mitochondrial DNA. Invertebrate Systematics 21: 137-145.

Pereira G., García J. 1995. On the presence of *Micratya Poeyi*, *Xiphocaris elongata*, (Decapoda, Atyidae and Xiphocarididae) and *Moina macrocoppa macrocoppa* (Cladocera, Moinidae) in Venezuela. Acta Biologica Venezuelica 15(3-4): 89-95.

Richard J., De Grave S., Clark P. F. 2012. A new atyid genus and species from Madagascar (Crustacea: Decapoda: Caridea). Zootaxa 3162: 31-38.

Richard J., Clark P. F. 2005. *Caridina nilotica* (P. Roux, 1833) (Crustacea: Decapoda: Caridea: Atyidae) from East Africa, with descriptions of four new species. Proceedings of the Biological Society of Washington 118(4): 706-730.

Trontelj P., Douady C. J., Fišer C., Gibert J., Gorički Š., Lefébure T., Sket B., Zakšek V. 2009. A molecular test for cryptic diversity in ground water: how large are ranges of macro-stygobionts? Freshwater Biology 54: 727-744.

Satake K., Cai Y. 2005. *Paratya boninensis*, a new species of freshwater shrimp (Crustacea: Decapoda: Atyidae) from Ogasawara, Japan. Proceedings of the Biological Society of Washington 118(2): 306-311.

Schlüter D. in Nagel L. M. 1995. Parallel Speciation by Natural Selection. The American Naturalist 146(2): 292-301.

Smalley A. E. 1961. A new cave shrimp from southeastern United States (Decapoda, Atyidae). Crustaceana 3(2): 127-130.

Smith M. J., Williams W. D. 1981. The occurrence of *Antecaridina lauensis* (Edmondson) (Crustacea, Decapoda, Atyidae) in the Solomon Islands. Hydrobiologia 85: 49-58.

Sokolow S. H., Jones I. J., Jocque M., La D., Cords O., Knight A., Lund A., Wood C. L., Lafferty K. D., Hoover C. M., Collender P. A., Remais J. V., Lopez-Carr D., Fisk J., Kuris A. M. in De Leo G. A. 2017. Nearly 400 million people are at higher risk of schistosomiasis because dams block the migration of snail-eating river prawns. Philosophical Transactions of the Royal Society B 372: 20160127.

von Rintelen K., von Rintelen T., Maixner M., Lüter C., Cai Y., Glaubrecht M. 2007. Freshwater shrimp-sponge association from an ancient lake. Biology Letters 3(3): 262-264.

von Rintelen K., Page T. J., Cai Y., Roe K., Stelbrink B., Kuhajda B. R., Ilyiffe T. M., Hughes J., von Rintelen T. 2012. Drawn to the dark side: A molecular phylogeny of freshwater shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea: Atyidae) reveals frequent cave invasions and challenges current taxonomic hypothesis. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63: 82-96.

World Register of Marine Species: Atyidae de Haan, 1849.
<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=148534> (datum dostopa: 20.5.2018)

Zakšek V., Sket B., Trontelj P. 2007. Phylogeny of the cave shrimp *Troglocaris*: Evidence of a young connection between Balkans and Caucasus. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42: 223-235.

Yatsuya M., Ueno M., Yamashita Y. 2013. Life history of the amphidromous shrimp *Caridina leucosticta* (Decapoda: Caridea: Atyidae) in the Isazu river, Japan. *Journal of Crustacean Biology* 33(4): 488-502.

PRILOGE

Priloga A

Vrste družine Atyidae na rdečem seznamu Mednarodne zveze za varstvo narave, njihovo tipsko najdbišče, razširjenost, tip habitata, ki ga zasedajo in varstveni status (The IUCN Red List of Threatened Species 2018).

Dostopno na priloženi zgoščenki.

Priloga B

Rezultati morfometrije izbranih vrst družine Atyidae (skala: mm).

	RL	ROT1	ROT2	ROT3	CL	CH	TZL	TZW1	TZW2
<i>Antecaridina lauensis M</i>	0.489	0	0	0	3.053	2.282	1.541	0.8476	0.4623
<i>Atya innocous M</i>	5.083	0	0	0	29.262	19.79	5.458	3	1.61
<i>Atyaephyra desmarestii F</i>	4.325	26	3	6	6.112	3.73	3.541	1.422	0.552
<i>Atydina atyoides M</i>	1.917	0	0	0	10.28	6.17	5.542	2.95	1.487
<i>Atyoida pilipes M</i>	0.839	0	0	0	2.875	2	1.827	0.608	0.307
<i>Atyopsis spinipes M</i>	6.0832	0	0	0	20	13.2095	10.172	4	1.37296
<i>Australatya obscura M</i>	1.492	0	0	0	5.34	3.17	7.573	1.124	0.574
<i>Caridina nilotica F</i>	6.571	19	1	18	4.98	3.69	3.378	0.817	0.264
<i>Edoneus erwini M</i>	1.028	11	0	2	3.357	1.965	1.817	0.611	0.227
<i>Elephantis natalensis M</i>	2.11	13	0	5	4.047	2.82	2.52	0.812	0.377
<i>Ficticaris serbica M</i>	1.16	0	0	0	5.3	3.23	2.38	0.96	0.94
<i>Halocaridina palahemo M</i>	0.351	0	0	0	2.89	2	1.256	0.482	0.202
<i>Halocaridinides trigonophthalma F</i>	0.338	0	0	0	2.307	1.44	0.782	0.475	0.337
<i>Lancaris singhalensis M</i>	0.6	0	0	0	3.65	2.65	2.09	0.81	0.56
<i>Marosina brevirostris M</i>	1.086	0	0	0	4.385	2.885	1.394	0.536	0.3
<i>Micratya poeyi M</i>	0.908	7	0	2	3.19	1.97	2.506	1.237	0.742
<i>Monsannis carpolongus F</i>	1.1	0	0	0	4.903	3.484	2.3459	0.9557	0.6817
<i>Neocaridina denticulata F</i>	3.04	13	0	3	6.22	3.895	2.464	0.957	0.65
<i>Paracaridina chenxiensis M</i>	1.054	0	0	0	4.303	3.718	1.542	0.427	0.269
<i>Paratya bonisiensis M</i>	2.881	14	1	2	2.98	2.326	1.905	0.617	0.29
<i>Potimirim glabra M</i>	1.85	0	0	2	6.72	4.74	3.412	2.55	1.18
<i>Puteonator iraqiensis M</i>	0.973	0	0	0	4.119	2.76	2.254	1.066	0.265
<i>Stygiocaris lancifera neznan spol</i>	0.7629	0	0	0	3.019	1.958	1.615	0.45	0.2778
<i>Syncaris pasadenae F</i>	6.622	0	0	3	9.831	6.216	4.92	1.578	0.79
<i>Troglocaris_anophthalmus_M</i>	4.594	29	8	5	7.5	4.812	3.78	1.4	0.987
<i>T. Spelaeocaris pretneri M</i>	1.62	2	0	0	10.64	6.994	4.89	1.97	1.97
<i>T. Spelaeocaris pretneri F</i>	1.31	0	0	0	9.87	6.599	4.93	2.07	1.23
<i>T. Spelaoeocaris neglecta M</i>	0.35	0	0	0	6.26	3.623	2.72	1.09	0.62
<i>T. Spelaoeocaris neglecta F</i>	0.38	0	0	0	7.27	4.132	3.15	1.07	0.69
<i>T. Spelaoeocaris kapelana M (juv-ad)</i>	2.98	8	3	1	8.13	2.908	4.08	1.65	0.94
<i>T. Spelaoeocaris kapelana F</i>	3.21	10	4	1	9.04	3.1337	4.33	1.32	1.19
<i>T. Spelaoeocaris prasence M</i>	3.88	14	3	3	7.6	4.469	3.97	1.7	0.85
<i>T. Spelaoeocaris prasence F</i>	3.83	15	4	3	8.94	5.323	4.57	1.73	1.06
<i>T. Troglocaridella hercegovinensis M</i>	3.68	15	4	3	7.58	4.862	3.74	1.31	0.88
<i>T. Troglocaridella hercegovinensis F</i>	2.54	10	0	3	8.54	5.478	4.32	1.44	1.01
<i>Typhlatya dzilamensis M</i>	0.76	0	0	0	6.8	4.7	1.266	0.43	2.936

	A1	A2	PRP1	PRP2	PRP3	PRP5	PRP1P Lm	PRP1P Wm	PRP2P Lm	PRP2P Wm
<i>Antecaridina lauensis</i> M	1.122	0.925	2.091	2.831	4.536	3.771	0.629	0.326	0.797	0.337
<i>Atya innocuous</i> M	12.652	8.17	21.575	23.001	39.506	25.948	8.229	2.1671	8.0496	1.7732
<i>Atyaephyra desmarestii</i> F	3.808	2.454	4.2723	5.771	8.505	8.157	1.728	0.8048	1.502	0.5732
<i>Atydina atyoides</i> M	4.05	3.09	5.72	8.166	6.47	12.32	1.779	0.839	1.903	0.688
<i>Atyoidea pilipes</i> M	1.863	1.575	2.877	3.908	4.111	3.842	1.254	0.726	1.345	0.81
<i>Atyopsis spinipes</i> M	11.099	8.6045	12.986	14.506	27.275	21.851	5.731	2.7109	5.6056	2.546
<i>Australatyta obscura</i> M	2.837	2.952	3.454	3.67	8.211	7.658	1.577	0.482	1.521	0.557
<i>Caridina nilotica</i> F	4.17	2.39	3.626	5.372	7.045	7.688	1.23	0.56	1.297	0.483
<i>Edoneus erwini</i> M	1.964	1.088	2.03	3.02	4.55	4.49	0.931	0.506	0.746	0.37
<i>Elephantis natalensis</i> M	2.09	1.672	5.216	3.745	6.48	7.01	1.94	0.918	1.015	0.43
<i>Ficticaris serbica</i> M	2.19	1.56	3.6	4.53	7.57	7.62	0.73	0.34	0.86	0.35
<i>Halocaridina palahemo</i> M	1.251	0.817	2.264	2.99	4.28	3.932	0.504	0.165	0.555	0.2
<i>Halocaridinides trigonophthalmus</i> F	1.158	1.206	2.115	3.365	3.411	4.04	0.512	0.242	0.502	0.226
<i>Lancaris singhalensis</i> M	1.72	1.323	2.582	4.497	6.09	5.634	0.784	0.432	0.993	0.365
<i>Marosina brevirostris</i> M	2.18	1.159	3.032	4.031	5.793	6.238	0.735	0.302	0.792	0.275
<i>Micratya poeyi</i> M	1.673	1.523	1.915	2.169	4.84	4.662	0.85	0.218	0.949	0.278
<i>Monsamnis carpolongus</i> F	2.612	1.985	3.722	6.978	7.658	7.864	1.22	0.377	1.544	0.341
<i>Neocaridina denticulata</i> F	3.282	2.741	5.969	7.986	9.535	9.256	1.728	0.964	2.264	0.782
<i>Paracaridina chenxiensis</i> M	2.44	1.913	3.109	4.368	6.104	5.724	1.072	0.623	1.09	0.485
<i>Paratyta bonisiensis</i> M	2.54	1.915	2.01	3.36	7.141	5.213	0.95	0.444	0.775	0.332
<i>Potimirim glabra</i> M	3.24	2.27	3.9	6.486	8.638	7.76	1.408	0.506	1.58	0.59
<i>Puteonator iraqiensis</i> M	2.002	2.168	3.292	3.95	6.613	5.733	0.854	0.429	0.787	0.379
<i>Stygiocaris lancifera</i> neznan spol	1.603	1.0127	1.9896	2.86	4.5	4.549	0.5486	0.218	0.5633	0.2346
<i>Syncaris pasadena</i> F	5.553	3.595	4.73	8.801	12.707	13.037	2.178	0.8	1.912	0.571
<i>Troglocaris anophthalmus</i> M	3.9	2.625	4.358	5.478	11.03	10.99	1.372	0.69	1.59	0.65
<i>T. Spelaeocaris pretneri</i> M	3.95	3.31	4.8	5.94	12.62	11.74	1.74	0.83	1.76	0.72
<i>T. Spelaeocaris pretneri</i> F	3.96	2.85	4.87	6.61	10.99	11.07	1.51	0.73	1.85	0.72
<i>T. Spelaoeocaris neglecta</i> M	2.36	2.21	3.18	3.98	8.28	7.77	0.99	0.42	1.04	0.51
<i>T. Spelaoeocaris neglecta</i> F	2.55	2.27	3.65	4.7	8.9	8.54	1.37	0.7	1.38	0.63
<i>T. Spelaoeocaris kapelana</i> M (juv-ad)	3.24	2.63	3.81	4.81	9.49	9.64	1.6	0.71	1.73	0.71
<i>T. Spelaoeocaris kapelana</i> F	3.32	2.73	4.3	5.19	10.04	9.98	1.77	0.82	1.85	0.8
<i>T. Spelaoeocaris prasence</i> M	3.08	2.43	4.28	4.91	10.23	9.75	1.92	0.85	1.92	0.78
<i>T. Spelaoeocaris prasence</i> F	2.98	2.85	4.32	5.16	9.74	9.77	1.81	0.78	1.99	0.8
<i>T. Troglocaridella hercegovinensis</i> M	2.97	2.36	4.52	5.91	9.84	9.68	1.39	0.36	1.45	0.28
<i>T. Troglocaridella hercegovinensis</i> F	3.27	2.33	5.2	6.91	11.26	10.54	1.42	0.41	1.61	0.32
<i>Typhlatya dzilamensis</i> M	1.856	1.681	3.82	4.372	9.73	9.808	1.274	0.467	1.076	0.441

Priloga C

Prečiščene korelacije merjenih znakov
(izločene so tiste z vrednostjo >0.75)

	CL	ROT1	RL	CH	TZL	TZW1	TZW2	A1	PRP2	PRP3	PRP5	PRP1P Lm	PRP1P Wm
CL	1.000	-0.080	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
ROT1	-0.080	1.000	0.692	-0.174	0.123	0.024	-0.086	0.216	-0.069	0.121	0.320	0.091	0.149
RL	0.000	0.692	1.000	-0.089	0.333	0.126	-0.220	0.604	0.149	0.148	0.539	0.169	0.280
CH	0.000	-0.174	-0.089	1.000	-0.261	-0.136	-0.119	0.332	0.513	0.423	-0.038	0.323	0.061
TZL	0.000	0.123	0.333	-0.261	1.000	0.638	0.001	0.300	-0.319	-0.219	0.466	-0.076	0.324
TZW1	0.000	0.024	0.126	-0.136	0.638	1.000	0.107	0.159	-0.158	-0.455	0.243	-0.199	0.249
TZW2	0.000	-0.086	-0.220	-0.119	0.001	0.107	1.000	-0.522	-0.409	-0.289	0.290	-0.498	-0.263
A1	0.000	0.216	0.604	0.332	0.300	0.159	-0.522	1.000	0.499	0.446	0.333	0.572	0.606
PRP2	0.000	-0.069	0.149	0.513	-0.319	-0.158	-0.409	0.499	1.000	0.359	0.068	0.480	0.143
PRP3	0.000	0.121	0.148	0.423	-0.219	-0.455	-0.289	0.446	0.359	1.000	0.030	0.604	0.228
PRP5	0.000	0.320	0.539	-0.038	0.466	0.243	0.290	0.333	0.068	0.030	1.000	-0.106	0.271
PRP1P Lm	0.000	0.091	0.169	0.323	-0.076	-0.199	-0.498	0.572	0.480	0.604	-0.106	1.000	0.628
PRP1P Wm	0.000	0.149	0.280	0.061	0.324	0.249	-0.263	0.606	0.143	0.228	0.271	0.628	1.000

Priloga D

Posthoc test po Games-Howellu za štiri filogenetske skupine (1-‘*Atya*’, 2-‘*Caridella*’, 3-‘*Paratya*’, 4-‘*Typhlatya*’)

Primerjava štirih filogenetskih skupin							
Odvisna spremenljivka			Povprečna razlika (I-J)	Standardna napaka (SE)	Sig.	95% interval zaupanja	
						Spodnja meja	Zgornja meja
CL_norm	1,00	2,00	0.18047	0.16537	0.709	-0.4130	0.7739
		3,00	-0.09811	0.17135	0.937	-0.6857	0.4895
		4,00	0.28642	0.18329	0.450	-0.3067	0.8795
	2,00	1,00	-0.18047	0.16537	0.709	-0.7739	0.4130
		3,00	-,27857*	0.06368	0.002	-0.4591	-0.0981
		4,00	0.10596	0.09105	0.665	-0.1887	0.4006
	3,00	1,00	0.09811	0.17135	0.937	-0.4895	0.6857
		2,00	,27857*	0.06368	0.002	0.0981	0.4591
		4,00	,38453*	0.10151	0.013	0.0794	0.6896
	4,00	1,00	-0.28642	0.18329	0.450	-0.8795	0.3067
		2,00	-0.10596	0.09105	0.665	-0.4006	0.1887
		3,00	-,38453*	0.10151	0.013	-0.6896	-0.0794
ROT1_norm	1,00	2,00	-0.18406	0.09182	0.260	-0.4758	0.1077
		3,00	-,26865*	0.07079	0.007	-0.4699	-0.0674
		4,00	0.03772	0.03772	0.757	-0.1015	0.1769
	2,00	1,00	0.18406	0.09182	0.260	-0.1077	0.4758
		3,00	-0.08459	0.10293	0.843	-0.3897	0.2205
		4,00	0.22178	0.08371	0.131	-0.0680	0.5116
	3,00	1,00	,26865*	0.07079	0.007	0.0674	0.4699
		2,00	0.08459	0.10293	0.843	-0.2205	0.3897
		4,00	,30637*	0.05990	0.001	0.1285	0.4842
	4,00	1,00	-0.03772	0.03772	0.757	-0.1769	0.1015
		2,00	-0.22178	0.08371	0.131	-0.5116	0.0680
		3,00	-,30637*	0.05990	0.001	-0.4842	-0.1285
RL_norm	1,00	2,00	-0.07720	0.11041	0.895	-0.4105	0.2561
		3,00	-0.05407	0.11844	0.967	-0.3951	0.2869
		4,00	0.15304	0.08524	0.355	-0.1362	0.4423

	2,00	1,00	0.07720	0.11041	0.895	-0.2561	0.4105
	3,00		0.02313	0.11612	0.997	-0.3065	0.3527
	4,00		0.23024	0.08198	0.089	-0.0338	0.4943
	3,00	1,00	0.05407	0.11844	0.967	-0.2869	0.3951
	2,00		-0.02313	0.11612	0.997	-0.3527	0.3065
	4,00		0.20711	0.09250	0.159	-0.0604	0.4746
	4,00	1,00	-0.15304	0.08524	0.355	-0.4423	0.1362
	2,00		-0.23024	0.08198	0.089	-0.4943	0.0338
	3,00		-0.20711	0.09250	0.159	-0.4746	0.0604
CH_norm	1,00	2,00	-0.01441	0.14963	1.000	-0.4715	0.4427
	3,00		0.30464	0.13826	0.192	-0.1241	0.7334
	4,00		0.04069	0.13404	0.990	-0.3875	0.4689
	2,00	1,00	0.01441	0.14963	1.000	-0.4427	0.4715
	3,00		0.31905	0.12011	0.081	-0.0324	0.6705
	4,00		0.05510	0.11523	0.962	-0.2927	0.4029
	3,00	1,00	-0.30464	0.13826	0.192	-0.7334	0.1241
	2,00		-0.31905	0.12011	0.081	-0.6705	0.0324
	4,00		-0.26395	0.10003	0.074	-0.5481	0.0202
	4,00	1,00	-0.04069	0.13404	0.990	-0.4689	0.3875
	2,00		-0.05510	0.11523	0.962	-0.4029	0.2927
	3,00		0.26395	0.10003	0.074	-0.0202	0.5481
TZL_norm	1,00	2,00	0.20011	0.18258	0.703	-0.4007	0.8010
	3,00		-0.06982	0.16968	0.974	-0.6726	0.5329
	4,00		0.34449	0.17217	0.287	-0.2563	0.9452
	2,00	1,00	-0.20011	0.18258	0.703	-0.8010	0.4007
	3,00		-0.26993	0.08659	0.050	-0.5401	0.0002
	4,00		0.14439	0.09138	0.431	-0.1350	0.4238
	3,00	1,00	0.06982	0.16968	0.974	-0.5329	0.6726
	2,00		0.26993	0.08659	0.050	-0.0002	0.5401
	4,00		,41432*	0.06169	0.000	0.2339	0.5948
	4,00	1,00	-0.34449	0.17217	0.287	-0.9452	0.2563
	2,00		-0.14439	0.09138	0.431	-0.4238	0.1350
	3,00		-,41432*	0.06169	0.000	-0.5948	-0.2339
TZW1_norm	1,00	2,00	0.30582	0.17753	0.384	-0.2930	0.9047
	3,00		0.03644	0.17446	0.996	-0.5618	0.6347
	4,00		0.28681	0.18378	0.453	-0.3146	0.8882
	2,00	1,00	-0.30582	0.17753	0.384	-0.9047	0.2930
	3,00		-,26938*	0.08585	0.032	-0.5182	-0.0205
	4,00		-0.01901	0.10349	0.998	-0.3283	0.2903
	3,00	1,00	-0.03644	0.17446	0.996	-0.6347	0.5618
	2,00		,26938*	0.08585	0.032	0.0205	0.5182
	4,00		0.25037	0.09814	0.102	-0.0416	0.5423
	4,00	1,00	-0.28681	0.18378	0.453	-0.8882	0.3146
	2,00		0.01901	0.10349	0.998	-0.2903	0.3283

		3,00	-0.25037	0.09814	0.102	-0.5423	0.0416
TZW2_norm	1,00	2,00	0.17679	0.15838	0.691	-0.3329	0.6864
		3,00	-0.17394	0.15019	0.670	-0.6766	0.3287
		4,00	-0.07414	0.17309	0.972	-0.6078	0.4595
	2,00	1,00	-0.17679	0.15838	0.691	-0.6864	0.3329
		3,00	,35072*	0.09468	0.013	-0.6298	-0.0717
		4,00	-0.25093	0.12792	0.259	-0.6358	0.1339
		3,00	1,00	0.17394	0.15019	0.670	-0.3287
		2,00	,35072*	0.09468	0.013	0.0717	0.6298
		4,00	0.09980	0.11764	0.830	-0.2618	0.4614
A1_norm	4,00	1,00	0.07414	0.17309	0.972	-0.4595	0.6078
		2,00	0.25093	0.12792	0.259	-0.1339	0.6358
		3,00	-0.09980	0.11764	0.830	-0.4614	0.2618
		1,00	2,00	-0.02330	0.10467	0.996	-0.3397
		3,00	0.29477	0.11197	0.080	-0.0285	0.6180
	2,00	4,00	0.24680	0.11603	0.204	-0.1025	0.5961
		1,00	0.02330	0.10467	0.996	-0.2931	0.3397
		3,00	,31807*	0.10827	0.041	0.0108	0.6254
		4,00	0.27010	0.11246	0.132	-0.0657	0.6059
		3,00	1,00	-0.29477	0.11197	0.080	-0.6180
PRP2_norm	3,00	2,00	,31807*	0.10827	0.041	-0.6254	-0.0108
		4,00	-0.04797	0.11928	0.977	-0.3910	0.2951
		4,00	-0.24680	0.11603	0.204	-0.5961	0.1025
		2,00	-0.27010	0.11246	0.132	-0.6059	0.0657
		3,00	0.04797	0.11928	0.977	-0.2951	0.3910
	2,00	1,00	-0.09341	0.13283	0.893	-0.5090	0.3222
		3,00	0.29529	0.12870	0.173	-0.1098	0.7004
		4,00	0.02296	0.14719	0.999	-0.4237	0.4697
		1,00	0.09341	0.13283	0.893	-0.3222	0.5090
		3,00	,38870*	0.09817	0.006	0.1051	0.6723
PRP3_norm	4,00	4,00	0.11637	0.12141	0.775	-0.2481	0.4809
		2,00	,38870*	0.09817	0.006	-0.6723	-0.1051
		4,00	-0.27233	0.11687	0.147	-0.6215	0.0768
		4,00	-0.02296	0.14719	0.999	-0.4697	0.4237
		2,00	-0.11637	0.12141	0.775	-0.4809	0.2481
	3,00	3,00	0.27233	0.11687	0.147	-0.0768	0.6215
		1,00	2,00	0.08275	0.15150	0.945	-0.3891
		3,00	0.29147	0.14823	0.267	-0.1690	0.7519
		4,00	0.09012	0.13303	0.902	-0.3635	0.5437
		2,00	-0.08275	0.15150	0.945	-0.5546	0.3891

		3,00	0.20135	0.09147	0.162	-0.0581	0.4608
PRP5_norm	1,00	2,00	-0.20589	0.18176	0.681	-0.7800	0.3682
		3,00	-0.21103	0.16344	0.599	-0.7710	0.3489
		4,00	-0.09852	0.19986	0.959	-0.7083	0.5113
	2,00	1,00	0.20589	0.18176	0.681	-0.3682	0.7800
		3,00	-0.00514	0.10920	1.000	-0.3405	0.3303
		4,00	0.10737	0.15860	0.904	-0.3688	0.5836
	3,00	1,00	0.21103	0.16344	0.599	-0.3489	0.7710
		2,00	0.00514	0.10920	1.000	-0.3303	0.3405
		4,00	0.11251	0.13722	0.844	-0.3250	0.5500
	4,00	1,00	0.09852	0.19986	0.959	-0.5113	0.7083
		2,00	-0.10737	0.15860	0.904	-0.5836	0.3688
		3,00	-0.11251	0.13722	0.844	-0.5500	0.3250
PRP1PLm_norm	1,00	2,00	0.15101	0.10812	0.530	-0.1840	0.4860
		3,00	,48604*	0.11373	0.005	0.1472	0.8249
		4,00	,34241*	0.10607	0.043	0.0112	0.6736
	2,00	1,00	-0.15101	0.10812	0.530	-0.4860	0.1840
		3,00	,33503*	0.09539	0.013	0.0643	0.6058
		4,00	0.19140	0.08612	0.172	-0.0644	0.4472
	3,00	1,00	-,48604*	0.11373	0.005	-0.8249	-0.1472
		2,00	-,33503*	0.09539	0.013	-0.6058	-0.0643
		4,00	-0.14364	0.09307	0.434	-0.4072	0.1200
	4,00	1,00	-,34241*	0.10607	0.043	-0.6736	-0.0112
		2,00	-0.19140	0.08612	0.172	-0.4472	0.0644
		3,00	0.14364	0.09307	0.434	-0.1200	0.4072
PRP1PWm_norm	1,00	2,00	-0.20750	0.16916	0.628	-0.7413	0.3263
		3,00	0.09027	0.16387	0.944	-0.4322	0.6128
		4,00	0.17024	0.15719	0.710	-0.3513	0.6918
	2,00	1,00	0.20750	0.16916	0.628	-0.3263	0.7413
		3,00	0.29776	0.11908	0.102	-0.0467	0.6422
		4,00	,37774*	0.10972	0.025	0.0468	0.7086
	3,00	1,00	-0.09027	0.16387	0.944	-0.6128	0.4322
		2,00	-0.29776	0.11908	0.102	-0.6422	0.0467
		4,00	0.07997	0.10137	0.859	-0.2070	0.3670
	4,00	1,00	-0.17024	0.15719	0.710	-0.6918	0.3513
		2,00	-,37774*	0.10972	0.025	-0.7086	-0.0468
		3,00	-0.07997	0.10137	0.859	-0.3670	0.2070

Priloga E

Opisna statistika za štiri filogenetske skupine (*'Atya'*, *'Caridella'*, *'Paratya'* in *'Typhlatya'*).

Dostopno na priloženi zgoščenki.

Priloga F

Opisna statistika za dve skupini glede na habitatni tip (površinske in podzemeljske vrste).

Dostopno na priloženi zgoščenki.