

UNIVERZA V LJUBLJANI  
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA  
ŠTUDIJ EKOLOGIJE IN BIODIVERZITETE

Špela BORKO

**IZVOR PODZEMELJSKE FAVNE V GLOBOKIH  
BREZNIH**

MAGISTRSKO DELO  
Magistrski študij - 2. stopnja

Ljubljana, 2016

UNIVERZA V LJUBLJANI  
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA  
ŠTUDIJ EKOLOGIJE IN BIODIVERZITETE

Špela BORKO

**IZVOR PODZEMELJSKE FAVNE V GLOBOKIH BREZNIH**

MAGISTRSKO DELO  
Magistrski študij - 2. stopnja

**THE ORIGIN OF SUBTERRANEAN FAUNA IN DEEP CAVES**

M. Sc. THESIS  
Master Study Programmes

Ljubljana, 2016

Magistrsko delo je zaključek univerzitetnega študija 2. stopnje Ekologija in biodiverzitetna na Biotehniški fakulteti Univerze v Ljubljani. Laboratorijski del naloge je bil opravljen na Biotehniški fakulteti, Oddelku za biologijo, Katedri za zoologijo.

Po sklepu Komisije za študij 1. in 2. stopnje oziroma Senata oddelka z dne 21. 2. 2014 je bil za mentorja magistrskega dela imenovan prof. dr. Peter Trontelj in za recenzenta doc. dr. Cene Fišer.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik: izr. prof. dr. Rudi VEROVNIK  
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član: prof. dr. Peter TRONTELJ  
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član: doc. dr. Cene FIŠER  
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Datum zagovora:

Podpisana izjavljam, da je magistrsko delo rezultat lastnega raziskovalnega dela. Izjavljam, da je elektronski izvod identičen tiskanemu. Na univerzo neodplačno, neizključno, prostorsko in časovno neomejeno prenašam pravici shranitve avtorskega dela v elektronski obliki in reproduciranja ter pravico omogočanja javnega dostopa do avtorskega dela na svetovnem spletu preko Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete.

Špela Borko

## KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

- ŠD Du2  
DK UDK 551.44:591.9(043.2)=163.6  
KG speleobiologija/favna globokih jam/združbe kraškega masiva/Trnovski gozd  
AV BORKO, Špela, dipl. biol. (UN)  
SA TRONTELJ, Peter (mentor)/ FIŠER, Cene (recenzent)  
KZ SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101  
ZA Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Študij ekologije in biodiverzitete  
LI 2016  
IN IZVOR PODZEMELJSKE FAVNE V GLOBOKIH BREZNIH  
TD Magistrsko delo (Magistrski študij - 2. stopnja)  
OP X, 69 str., 8 pregl., 29 sl., 49 vir.  
IJ sl  
JI sl/en  
AI Ekstremna okolja vedno privlačijo raziskovalce, bodisi visoko v gorah, globoko v morju ali pod zemljo. Poraja pa se vprašanje, ali so zelo globoka brezna resnično ekološko drugačna od plitvejših jam ali pa so ekstremna le za človeškega obiskovalca. V dani nalogi smo skušali ugotoviti, ali so te združbe posebne, drugačne od siceršnje regionalne favne, oziroma če niso, kakšen je izvor favne globokih jam. Raziskali smo združbe 10 različno globokih jam kraškega masiva Trnovski gozd z vhodi na različnih nadmorskih višinah. Preverjali smo hipotezo unikatne globoke jamske favne in hipotezo votlinskega omrežja masiva, po kateri favna prosto prehaja skozi masiv v vse smeri, obstajajo tudi horizontalne povezave med združbami jamskih prostorov v notranjosti in združbami jam na robu masiva. Oblikovali in testirali smo hipotezo lijaka, kjer globlji deli jam delujejo kot vrat lijaka, ki zbira favno plitvejših predelov v širši okolici jamskega vhoda, gravitacija in voda pa jo prineseta v globino. Na videz unikatne globokojamske vrste so bile najdene ali so znane tudi iz plitvih jam, hipotezo globoke jamske favne smo zato ovrgli. Predlagali in delno potrdili smo hipotezo lijaka, saj so imeli globlji deli jam večjo pestrost kot plitvejši, tam smo našli tudi vrste, ki se pojavljajo v širši okolici. Prav tako skupna globina jame pozitivno korelira s pestrostjo troglobiontov. Jamska favna na masivu se razlikuje od favne na robu masiva, a hipoteze votlinskega omrežja nismo mogli zanesljivo testirati, saj so bile na robu masiva razmere zelo drugačne kot na vrhu in v masivu.

## KEY WORDS DOCUMENTATION

ND Du2  
DC UDC 551.44:591.9(043.2)=163.6  
CX speleobiology/deep cave fauna/communities of carst massif/Trnovski gozd  
AU BORKO, Špela  
AA TRONTELJ, Peter (supervisor)/ FIŠER, Cene (reviewer)  
PP SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101  
PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Master Study Programme of Ecology and biodiversity  
PY 2016  
TY THE ORIGIN OF SUBTERRANEAN FAUNA IN DEEP CAVES  
DT M. Sc. Thesis (Master Study Programmes)  
NO X, 69 p., 8 tab., 29 fig., 49 ref.  
LA sl  
Al sl/en  
AB Extreme environments are attractive to explorers, whether high in the mountains, deep in the sea or underground. But, do deep pits really ecologically differ from shallow caves, or are they extreme only from human perspective? Is deep cave fauna truly unique, and if not, what is its origin? We surveyed 10 caves of various depths and at various altitudes at the karst massif of Trnovski gozd in western Slovenia. We tested the hypothesis of unique deep cave fauna and the hypothesis of an interconnected karst fissure network that allows the fauna to move in all directions. According to the latter hypothesis, deep cave fauna is part of the regular subterranean fauna at same altitude. We proposed a model where deep caves act like funnels, i.e. they collect fauna from broader area. Our results support the latter, because the diversity in the deeper parts of the caves was higher than in the parts above, and overall depth of a cave positively correlated with the diversity of troglobionts. Few species were found exclusively in the deepest zones. In other caves, however, the same species occurred close to the surface, which is not consistent with deep cave fauna hypothesis. The fauna on top of the massif differs from the fauna on the slopes, but the ecological conditions of both are quite different, so we could not reliably test fissure network hypothesis.

## KAZALO VSEBINE

<b>KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA</b>	<b>III</b>
<b>KEY WORDS DOCUMENTATION</b>	<b>IV</b>
<b>KAZALO VSEBINE</b>	<b>V</b>
<b>KAZALO PREGLEDNIC</b>	<b>VII</b>
<b>KAZALO SLIK</b>	<b>VIII</b>
<b>OKRAJŠAVE IN SIMBOLI</b>	<b>X</b>
<b>1 UVOD</b>	<b>1</b>
1.1 RAZLIČNI HABITATI IN PODZEMELJSKE ZDRUŽBE KRAŠKEGA MASIVA	1
<b>1.1.1 Dvojnost podzemeljske favne</b>	<b>3</b>
<b>1.1.2 Živali v globokih jamah</b>	<b>5</b>
<b>1.1.3 Matična kamnina – omrežje prehodnih povezav</b>	<b>7</b>
<b>1.1.4 Izvor favne globokih brezen</b>	<b>9</b>
<b>2 MATERIAL IN METODE</b>	<b>12</b>
2.1 TRNOVSKI GOZD KOT MODEL KRAŠKEGA MASIVA – GEOLOGIJA IN GEOGRAFIJA	12
2.2 TRNOVSKI GOZD KOT MODEL KRAŠKEGA MASIVA – SPELEOBIOLOGIJA	14
2.3 TERENSKO DELO	16
2.4 DOLOČANJE ŽIVALI	19
2.5 ANALIZA PODATKOV	20
<b>2.5.1 Vpliv geografske razdalje, nadmorske višine in globine jame na podobnost med združbami</b>	<b>20</b>
<b>2.5.2 Analiza podobnosti med združbami</b>	<b>21</b>
2.5.2.1 Ordinacijske metode	21
2.5.2.2 Potrjevanje dveh skupin favne glede na lokacijo na masivu	22
2.5.2.3 Horizontalne povezave med združbami	23
2.5.2.4 Beta-diverziteta	24
<b>2.5.3 Vpliv globine jame na pestrost favne</b>	<b>26</b>
<b>2.5.4 Združbe globokih jam</b>	<b>26</b>

2.5.4.1	Profili pojavljanja vrst	26
2.5.4.2	Diverzitetni profili	27
2.5.4.3	Kopičenje vrst	27
2.6	UPORABLJENA RAČUNSKA ORODJA	28
<b>3</b>	<b>REZULTATI</b>	<b>29</b>
3.1	ZDRUŽBE V JAMAH IN PO GLOBINSKIH PASOVIH	29
3.3	VPLIV GEOGRAFSKE RAZDALJE, NADMORSKE VIŠINE IN GLOBINE JAME NA PODOBNOST MED ZDRUŽBAMI	35
3.4	ANALIZA PODOBNOSTI MED ZDRUŽBAMI	35
<b>3.4.1</b>	<b>Grafičen prikaz razlik med združbami</b>	<b>35</b>
<b>3.4.2</b>	<b>Potrjevanje dveh skupin favne glede na lokacijo na masivu</b>	<b>37</b>
<b>3.4.3</b>	<b>Horizontalne povezave med združbami</b>	<b>39</b>
<b>3.4.4</b>	<b>Beta-diverziteta</b>	<b>40</b>
3.5	VPLIV GLOBINE JAME NA DIVERZITETO	42
3.6	ZDRUŽBE GLOBOKIH JAM	45
<b>3.6.1</b>	<b>Profili pojavljanja vrst</b>	<b>45</b>
<b>3.6.2</b>	<b>Diverzitetni profili</b>	<b>48</b>
<b>3.6.3</b>	<b>Kopičenje vrst</b>	<b>50</b>
<b>4</b>	<b>RAZPRAVA</b>	<b>52</b>
<b>5</b>	<b>SKLEPI</b>	<b>61</b>
<b>6</b>	<b>POVZETEK</b>	<b>62</b>
<b>7</b>	<b>VIRI</b>	<b>65</b>
	<b>ZAHVALA</b>	

## KAZALO PREGLEDNIC

Preglednica 1: Seznam preučevanih jam s podanimi koordinatami (D-48), nadmorsko višino vhoda in globino.	17
Preglednica 2: Globine pasov znotraj obeh globokih jam. Pri 6. pasu se vrednost v oklepaju nanaša na globljo jamo, Veliko ledeno jamo v Paradani.	20
Preglednica 3: Taksonomski pregled ujetih vrst. Troglobiontske vrste so odebeljene in označene z *.	29
Preglednica 4: Število osebkov troglobiontnih vrst v posameznih jamah.	31
Preglednica 5: Število osebkov netroglobiontnih vrst v posameznih jamah.	32
Preglednica 6: Število ujetih osebkov posameznih vrst v Veliki ledeni jami v Paradani, po globinskih pasovih.	33
Preglednica 7: Število ujetih osebkov posameznih vrst v Beli griži 1, po globinskih pasovih.	34
Preglednica 8: Število vrst, ujetih v posameznih jamah.	34



## KAZALO SLIK

Slika 1: Novak in sod. (2012) so pokazali, da troglobiontska favna oblikuje dve ekološki skupini.	4
Slika 2: Rob kraške planote Trnovski gozd (foto: Remškar B, 2015).	12
Slika 3: Zemljevid Trnovskega gozda in okolice z označenimi izviri.	13
Slika 4: Relief dela Trnovskega gozda in Vipavske doline.	16
Slika 5: Prerez Trnovskega gozda in preučevanih jam.	17
Slika 6: Postavljanje pasti.	18
Slika 7: Past z vabo in fiksativom.	18
Slika 8: Shematski prikaz analize podobnosti združb na enakih nadmorskih višinah.	23
Slika 9: Shematski prikaz analize podobnosti združb po vertikali.	24
Slika 10: Principal Coordinate Analysis.	36
Slika 11: Principal Coordinate Analysis.	37
Slika 12: Box-Whisker diagram ANOSIM testa, upoštevajoč troglobionte in netroglobionte.	38
Slika 13: Box-Whisker diagram ANOSIM testa, upoštevajoč troglobionte.	39
Slika 14: Box-Whisker diagram, primerjava horizontalne in vertikalne podobnosti med združbami.	40
Slika 15: Beta-diverziteta znotraj obeh globokih jam, jam na centru masiva (Par, BG, MLP, JPM, LPD), jam na robu masiva (Gor, BB, Tun, PR, Hub) in jam celotnega masiva.	41
Slika 16: Število vseh vrst glede na globino jame.	42
Slika 17: Število troglobiontskih vrst glede na globino jame.	43
Slika 18: Shannonov indeks združb troglobiontov in netroglobiontov v odvisnosti od globine jame.	44
Slika 19: Shannonov indeks troglobiontskih združb v odvisnosti od globine jame.	45
Slika 20: Profil pojavljanja troglobiontskih in netroglobiontskih vrst vzdolž globinskega gradienta, Bela griža 1.	46
Slika 21: Profil pojavljanja troglobiontskih in netroglobiontskih vrst vzdolž globinskega gradienta, Velika ledena jama v Paradani.	47
Slika 22: Profil pojavljanja vrst, najdenih zgolj v eni ali obeh globokih jamah.	48
Slika 23: Diverzitetni profil globinskih pasov Bele griže 1, troglobionti.	49
Slika 24: Diverzitetni profil globinskih pasov Velike ledene jame v Paradani, troglobionti.	50
Slika 25: Kopičenje vrst od vhoda proti dnu jame, obe globoki jami.	51

Slika 26: <i>Astagobius angustatus</i> (levo), najštevilčnejša vrsta hrošča v jamah na masivu.	52
Slika 27: <i>Laemostenus schreibersi</i> , najštevilčnejša vrsta hrošča v jamah na robu masiva.	52
Slika 28: <i>Plusiocampa</i> sp. n. (foto: Kunaver U., 2015).	54
Slika 29: <i>Isotomurus</i> sp. n. (foto: Lukić M., 2016).	54

## OKRAJŠAVE IN SIMBOLI

ANOSIM: ANalysis Of SIMilarity

BB: Bošnarjev brezen

BG: Bela griža 1

Gor: Gorjanka

Hub: Veliki Hubelj

JPM: Jama pri Mali ledenici v Paradani

LPD: Ledenica pri Dolu

MLP: Mala ledena jama v Paradani

MSS: Mileu Souterrain Superficiel

Par: Velika ledena jama v Paradani

PCoA: Principal Coordinate Analysis

PR: Pajkova reža

SSH: Shallow Subterranean Habitats

## 1 UVOD

Z razvojem jamarstva in speleobiologije v zadnjih dveh desetletjih so globoka in tehnično zahtevna brezna postala dostopnejša za favnistične in ekološke raziskave. Nekatere nedavne objave nakazujejo, da bi lahko bila globoka jamska favna posebna, drugačna od siceršnje podzemeljske regionalne favne (Novak in sod., 2012; Sendra in Reboleira, 2012; Bedek in sod., 2012). A globoki deli masiva niso fizično izolirani od delov nad njimi. Skozi kraški masiv se voda pretaka iz površja v globine. Špranje, razpoke in kanali v kamnini, skozi katere se, ali se je nekoč pretakala voda, povezujejo plitve z globokimi deli jam. Zato se poraja vprašanje, ali je globoka jamska favna zares unikatna.

Vprašanje je zanimivo iz več vidikov. Če je živalstvo v globokih jamah res drugačno, gre za ozko endemične in zato naravovarstveno pomembne vrste. Zaradi visoke izoliranosti je zanimivo z evolucijskega vidika, kot primer za prilagajanja na ekstremna okolja, majhne populacijske velikosti in nizko genetsko pestrost. V tem primeru bodo potrebne obsežne nadaljnje raziskave, ki so drage, dolgotrajne, tehnično zahtevne in nevarne. Če favna ni drugačna, pa za favnistične analize zadošča pregledovanje plitvih jam in izvirov.

Da bi ugotovili ali in kako se spreminja favna skozi kraški masiv, smo raziskali sestavo kopenskih združb več različno globokih jam na različnih nadmorskih višinah in delih kraškega masiva Trnovski gozd. Med 10 raziskovanimi jamami sta bili dve globoki 650 in 850 m, ostale pa so bile plitvejšje in so se nahajale na različnih nadmorskih višinah od osrednjega dela do vznožja masiva.

### 1.1 RAZLIČNI HABITATI IN PODZEMELJSKE ZDRUŽBE KRAŠKEGA MASIVA

Podzemne habitate se je, poleg razdelitve na kopenske in vodne, tradicionalno delilo na jamske in intersticialne. Kaj hitro pa so ugotovili, da se na podzemlje prilagojene živali pojavljajo tudi izven omenjenih habitatov (Juberthie in sod., 1980). Vpeljan je bil nov pojem Milieu Souterrain Superficiel (MSS), ki opisuje plast pod prstjo, a nad kamninsko podlago. Culver in Pipan (2014)

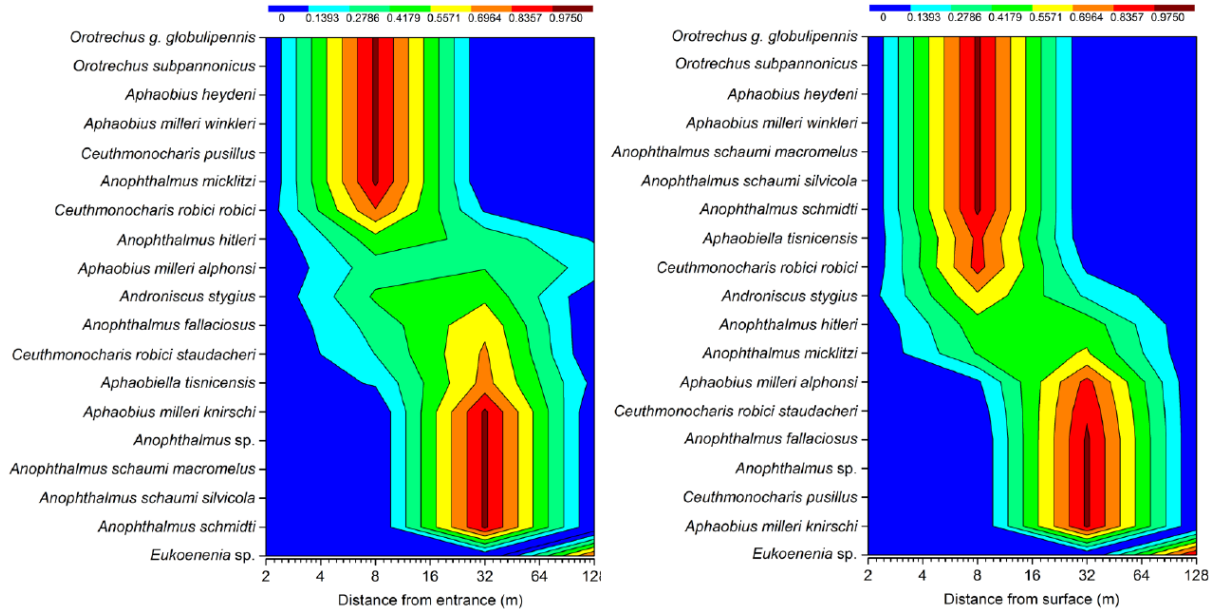
predlagata sistem, po katerem votle prostore blizu površja združimo pod pojmom plitvi podzemeljski habitati (Shallow Subterranean Habitats, SSH). SSH pa nadalje glede na ekološke pogoje delita na: epikras, hipotelminoreik in MSS. Prst pri prehodu iz površja v SSH deluje kot pufer, saj manjša amplitudo nihanja okoljskih dejavnikov. Tako so nihanja v SSH manjša kot na površju, a večja kot v pravem podzemlju. Omeniti velja tudi jamske vhode, ki predstavljajo ekoton med površjem in podzemljem ter imajo drugačne značilnosti kot zgoraj omenjeni habitati in so hkrati drugačni od globljih delov jame. Elementi in vplivi površja (svetloba, biota, ...) in nihanje okoljskih spremenljivk (temperatura, vlaga, ...) so na vhodih večji in upadajo proti notranjosti jam (Culver in Pipan, 2009).

Živali, ki jih najdemo v podzemlju, so na te habitate različno prilagojene in jih koristijo za različne namene. Podzemeljske združbe sestavljajo troglobionti in druge živali, ki s svojim ciklom niso vezane ekskluzivno na podzemlje (glej Sket, 2008) – v tej nalogi jih bomo obravnavali pod skupnim imenom »netroglobionti«. Nekatere so vezane le na prehodno cono med površjem in podzemljem – jamske vhode (Culver in Pipan, 2009). V SSH in tudi globlje, še posebej kadar so brezna neposredno povezana s površjem, pogosto najdemo edafske živali, ki so sicer vezane na prst oziroma na koreninski sistem v prsti (Culver in Pipan, 2009; Giachino in Vailati, 2010). Če hkrati v podzemlje zaide dovolj organskega materiala (npr. odmrlo rastlinje, ki pade v brezno), lahko tam najdemo začasne populacije edafobiontov v velikem številu, kljub temu, da v resnici niso prilagojeni na podzemlje. Z vidika vprašanja globokojamske favne nas zanimajo predvsem troglobionti. A netroglobionti pomembno doprinesejo k pretoku energije v podzemeljskem ekosistemu in lahko pojasnijo nekatere vzorce pojavljanja troglobiontov (kompetitivna prednost v habitatih pod večjim vplivom površja). Prav tako nam lahko informacija, kako globoko lahko v resnici zaidejo posamezni osebki netroglobiontov, veliko pove o moči vektorjev pasivnega prenosa živali. V nadaljevanju bomo predstavili, kako se spreminja favna v podzemlju z oddaljevanjem od površja.

### 1.1.1 Dvojnost podzemeljske favne

Če primerjamo sloje bližje površju (tako SSH kot jamske vhode) s habitati v matični podlagi, v splošnem velja, da vrstna pestrost upada z oddaljenostjo od površja, predvsem zaradi netroglobiontov, ki se globlje pojavljajo vse redkeje in imajo manj možnosti tvorjenja začasnih populacij (Culver in Pipan, 2009).

Novak in sod. (2012) so ugotovili, da je podobno s pojavljanjem troglobiontov: le manjši delež se jih pojavlja globlje v jamah. Hkrati so prvi potegnili ločnico med dvema ekološkima skupinama troglobiontov. V študiji 54 jam, dolgih vsaj 30 m, so postavljali pasti na povprečno 3,5 m, v različnih letnih časih. Zaključili so, da obstajata dve dobro ločeni, značilni podzemeljski favni: plitva favna, do globine 10 m, v kateri so našli večino troglobiontov in netroglobiontov, ki tam sobivajo (SSH, jamski vhodi in favna koreninskih sistemov, ki prodirajo v matično kamnino); in globlja favna, v matični kamnini, z zgolj manjšim deležem troglobiontov (slika 1). V globlji plasti so se troglobionti pojavljali z največjo gostoto na globini 32 m, globlje in plitveje pa vedno manj. Edina izjema je *Eukoenergia* sp., ki so jo ulovili le globlje in v največjem številu v najgloblji jami (oddaljeni od površja 128 m). Večjo pestrost v zgornjih 10 m (SSH, jamski vhodi in koreninski sistemi, ki prodirajo v prostore v matični kamnini) pojasnjujejo z več faktorji. Biotska pestrost v tleh je pogosto precej večja kot nad njimi. Vrstno pestrost v plitvih predelih višajo nenehne kolonizacije, v primeru kopenskih živali najverjetneje preko SSH. Kot zadnji argument citirajo že omenjeno trditev, da v splošnem velja, da pestrost z globino upada. Zaključujejo, da lahko troglobionte striktno razdelimo na dve ekološki podskupini.



Slika 1: Novak in sod. (2012) so pokazali, da troglobionska favna oblikuje dve ekološki skupini – živali najdene v zgornjih 10 m pod površjem in živali globlje (Novak in sod., 2012: 183).

Vprašanja spreminjanja jamske favne od vhoda proti notranjosti so se na drugačen način lotili Tobin in sod. (2013): raziskovali so le eno jamo in spremembe skušali povezati s spreminjanjem okoljskih spremenljivk (temperatura in vlaga). V različnih letnih časih so inventarizirali favno jame v marmorju, Clough Cave (Kalifornija, ZDA) in hkrati skozi celotno obdobje inventarizacije spremljali okoljske pogoje. Njihovi rezultati potrjujejo tezo, da se okoljski parametri sezonsko spreminjajo in da razpon teh sprememb upada z oddaljenostjo od vhoda. Vzorci razširjenosti jamskih živali so kazali prostorske in časovne trende, a jih niso mogli povezati s spreminjanjem temperature in oddaljenosti od vhoda. Diverziteteta združb jamskih živali je bila največja na vhodu in najgloblje v jami, kjer so bile najbolj stabilne razmere, a nezmožnost pokazati statistično večjo pestrost globlje v jami pripisujejo premajhnemu vzorcu ter dejstvu, da so zaradi pomanjkanja informacij o ekologiji vrst v to skupino združili tako (morebitne) troglofile kot troglobionte.

### 1.1.2 Živali v globokih jamah

Kot smo pojasnili v prejšnjem poglavju, je študija Novaka in sod. (2012) razkrila dve ekološki skupini podzemeljske favne, glede na oddaljenost od površja. S pričujočo nalogo pa smo skušali ugotoviti, kaj se dogaja še globlje. Ali tudi znotraj jamske favne (Culver in Pipan, 2009) obstajajo razlike v združbah, ki bi bile povezane z oddaljenostjo od površja? V študiji Novaka in sod. (2012) na to nakazuje zgolj pojavljanje vrste *Eukoenia* sp. Že nekaj desetletij pa vemo, da se različni troglobionti pojavljajo tudi zelo daleč od površja (Casale in Jalzić, 1988; Nonveiller in Pavićević, 1999; Kerovec in sod., 1999).

Posebno privlačni za raziskovalce so higropetrični hrošči, ki jih med drugim najdemo po globokih Dinaridskih brezni. Casale in Jalzić sta leta 1988 opisala nov rod in vrsto hrošča iz poddružine Bathysciinae, *Radziella styx*, najdenega v jamah na Biokovu (Hrvaška), na 576 in 252 m globine. Desetletje kasneje, 1999, sta Nonveiller in Pavićević opisala nov rod in vrsto iz Jame na Vjetrenim brdima (Durmitor, Črna Gora), *Tartariella durmitorensis*. Osebkje so našli na globini od 150 do 500 m, najštevilčnejši so bili na okoli 400 m. Tam so med drugim v zalitem kozarcu čokolade, ki je nehote postal mrtvolovna past, našli še kopico drugih troglobiontov, med njimi štiri vrste troglobiontskih hroščev in psevdoškorpijone. A nobena od najdenih vrst ni omejena zgolj na velike globine in je bila kasneje najdena tudi plitveje. Ključen faktor za pojavljanje omenjene ekološke skupine hroščev je habitat – jamski higropetrik (Sket, 2004), ki pa ni pogojen z globino, temveč s pogoji, v katerih lahko nastaja (voda, temperatura). Erpobdelidna pijavka *Croatobranchus mestrovi* Kerovec, Kučinić in Jalzić, 1999 je naslednja od "globokojamskih" živali z edinstveno morfologijo, ki so jo prvič našli v Lukini jami (Severni Velebit, Hrvaška), 1320 m globoko. Kasneje se je izkazalo, da pijavka ni vezana na velike globine, resda pa so bili osebkje številčnejši v globokih delih jam in le redko najdeni bližje površju (Sket in sod., 2001). Omenjene najdbe kažejo trend k večji številčnosti posameznih vrst v globokih delih jam, ne pa tudi obligatne vezanosti na globoko jamsko okolje.

Sendra in Reboleira (2012) poročata o rezultatih vzorčenja v trenutno najgloblji jami, Krubera-Voronja v Abhaziji na zahodnem Kavkazu. S talnimi pastmi, nameščenimi na štirih lokacijah,



in ročnim nabiranjem živali so našli 16 vrst nevretenčarjev, od tega 6 troglobiontov in dva stigobionta. Največ taksonov so našli na dnu vhodnega brezna, kar bi lahko pojasnili z značilnostjo odprtih vhodnih brezen, da vanje pade mnogo organskega materiala in površinskih, edafskih živali, ki v primeru zadostne količine hrane lahko preživijo in se razmnožujejo. Globlje so našli največ pršic (Acarina) in skakačev (Collembola). Zanimivo je, da so troglofilnega hrošča *Catops cavicis* iz družine Leiodidae najdevali vse do globine 1600 m. Tudi globlje od 2000 m pa so našli površinskega dvokrilca (Diptera) *Trichocera maculipennis*. V prispevku poročajo o zanimivih "globokojamskih" vrstah, novih za znanost, a po drugi strani njihovi podatki razkrivajo, da so nekatere netroglobionte najdevali skozi celo jamo, torej mora obstajati povezava med plitvejšimi habitati in velikimi globinami.

V sistemu Lukina jama-Trojama v severnem Velebitu, Hrvaška (globina 1421 m), so zabeležili 54 jamskih taksonov, od tega 19 troglobiontov in 13 stigobiontov. Največ taksonov so našli na globini 1000 m (Stoev in sod., 2015). Možen razlog za to je, da so tam vložili največ truda v lov živali (Lukić, 2015). Za to in okoliške globoke jame so značilni na higropetrik prilagojeni hrošči iz družine Cholevidae ter še neopisane vrste visoko prilagojenih skakačev (Collembola) (Bedek in sod., 2012; Stoev in sod., 2015). Globlje od 800 m so našli hišice in en živ primerek nove vrste polža, *Zospeum tholussum* (Weigand, 2013). Zanimivo je, da so v Lukini jami največ živali nabrali z dolgotrajnim pregledovanjem jame in ročnim nabiranjem živali, v pasti z vabo so jih ujeli le malo (Lukić, 2015; Stoev in sod., 2015). Pri omenjeni jami na razporeditev favne po jami najverjetneje pomembno vplivajo specifične okoljske razmere: do 200 m globine je temperatura v jami močno odvisna od zunanjih pogojev, navadno zelo nizka in nižja kot v globljih delih, prisotna sta sneg in led (Weigand, 2013). Veliko nihanje temperatur in zelo nizke temperature so omejujoči dejavnik za življenje troglobiontov, kar lahko pojasni večjo vrstno pestrost v globljih delih. K večji pestrosti bi lahko doprinesla geologija jame, saj globlji deli brezen dosežejo horizontalne jamske povezave med Liko in Jadranskim morjem.

Naslednja med »globokojamskimi« vrstami je striga *Geophilus hadesi*, najdena v jamah Munižaba in Muda labudova ter v Lukini jami (Velebit, Hrvaška). Poročajo o štirih osebkih, najdenih na globinah med 250 in 1000 m (Stoiev in sod., 2015).

Na drugi strani Atlantika, so v sistemu Huatla (Oaxaca, Mehika) globlje od 700 m našli troglobiotski vrsti škorpiona (*Scorpiones*) in ščetinorepke (*Thysanura*) (Espinasa in Voung, 2008).

Omenjene najdbe bi lahko nakazovale obstoj vrst, ki živijo zgolj v velikih globinah. A za vse tri študije je značilno, da jam niso pregledovali sistematično od vhoda do dna z enako vloženega truda na vseh vzorčnih mestih. Tako iz omenjenih raziskav ne moremo vedeti, ali vrste morda ne živijo tudi bližje površju. Če bi bilo tako, uporaba izraza globoka jamska favna, ki nakazuje drugačnost in ločenost te favne od favne nad njo, ne bi bila utemeljena. S celovitim pregledom favne kraškega masiva, tako vzdolž globinskega gradienta globokih jam, kot v plitvih jamah po masivu, smo testirali hipotezo unikatne globoke jamske favne, ki se razlikuje od siceršnje lokalne podzemeljske favne.

### **1.1.3 Matična kamnina – omrežje prehodnih povezav**

O raznolikosti življenjskih prostorov, ki se pojavljajo v matični kamnini, se sprva ni kaj dosti razpravljalo, izraz »jama« je bil dovolj. Prvi raziskovalci so živali, ki živijo v kamninski podlagi našli v jamah. V podzemlju živeče živali se še vedno pogosto opredeli kot »jamske živali«, z vidika vprašanja oddaljenosti od površja govorimo o »globoki jamski favni«. A osnovno vprašanje, kaj pravzaprav je jama, je bolj pereče kot se zdi. Antropocentrično gledano so jame podzemeljski prostori človeku dostopnih dimenzij. V smislu proučevanja jamske favne ta definicija ni nujno najbolj uporabna, saj z njo omejimo pojem jamskih živali na živali, ki naseljujejo človeku dostopne podzemeljske prostore. Culver in Pipan (2009) tako definirata jamo kot votel prostor v naravni kamnini, velik vsaj nekaj milimetrov in vsaj deloma v popolni odsotnosti sončne svetlobe. Po tej definiciji so jame povsod in jih je neskončno mnogo.

Giachino in Vailati (2010) podzemlje opišeta kot sistem razpoklin (»fissure network«) v kamninski podlagi, v katerem so jame zgolj naključne razširitve. Sistem razpoklin je po tem modelu tisti »pravi« podzemeljski habitat, ki ga preferirajo živali, prilagojene na podzemlje. Variacija v velikosti razpoklin omogoča obstoj tudi večjim vrstam s podaljšanimi okončinami, ki so jih tradicionalno povezovali z jamami. Giachino in Vailati tu uporabljata izraz »jama« za človeku dostopno votlino, ki za podzemeljske živali ne igra pomembnejše vloge kot sistem razpok okoli nje, oziroma celo nasprotno – je za njih bolj neugodna. V osnovi so razpokline Giachina in Vailatija ekvivalentne jamam Culverja in Pipanove. Geomorfološko je sicer sistem razpoklin preozek pojem, saj izključuje korozijske kanale in medzrnsko poroznost (Worthington in sod., 2000). Zato bomo v nadaljevanju naloge uporabljali izraz votlinsko omrežje, ki vključuje vse med seboj povezane votle prostore poljubnih dimenzij in geneze.

Ena možnih hipotez je torej, da človeku dostopni, večji prostori v podzemlju ne igrajo bistvene vloge za podzemeljsko favno, so pa ključnega pomena za raziskovalce, saj lahko le preko njih dostopamo do globljih delov masiva in s tem do podzemeljske favne, ki tam živi. Habitat v matični kamnini lahko označimo kot votlinsko omrežje. Po tej hipotezi bi moral biti kraški masiv za živali prehodni v vse smeri in globoki deli vertikalnih jam bi bili podobni distalnim delom horizontalnih jam. Druga možnost je, da obstajajo razlike med mikrohabitati glede na velikost prostorov, na katere so se živali nadalje specializirale. Pri iskanju odgovora na vprašanje, ali so večji podzemeljski prostori pomembni za podzemeljsko favno, se moramo vprašati, ali obstajajo in kakšne so razlike med votlinskim omrežjem (Giachino in Vailati, 2010) in jamami v smislu večjih prostorov. Če se osredotočimo na kopenske habitate, so nihanja okoljskih parametrov večja v jamah z večjim volumnom in ob glavnih vodnih tokovih. Večje je na primer spreminjanje vodostaja, hitrosti in pretoka vode (vpliv na poplavljanje kopenskih habitatov, različen donos hranil, dostopnost vode za živali), zračne vlage, spreminjanje preprihov, ki vplivajo na spremembe v temperaturi. Giachino in Vailati (2010) s tem argumentirata večji pomen razpoklin, v katerih je pretok vode počasnejši, zadrževalni čas vode daljši in manjši vpliv zračnih tokov, s tem pa so kopenski troglobionti izpostavljeni manjšim spremembam, na primer manjša je možnost izsušitve oziroma poplavljanja, manjše so spremembe v količini hranil itd.

Nasprotno lahko v vodnih okoljih pričakujemo manjša nihanja v freatični, stalno potopljeni coni, kjer so rovi praviloma veliki. Po večjih jamah pa se pretaka več vode, kar omogoča večji prenos hranil. Iz tega vidika ne moremo povsem zavreči možnosti, da so večji prostori vseeno pomembni za določene skupine živali.

Glavna omejitev hipoteze votlinskega omrežja, ki je prehodno v vse smeri, so okoljski pogoji. Če se vzdolž prostorskega gradienta okoljski pogoji pomembno spremenijo, vrste v smer proti zanje neugodnim pogojem ne bodo prehajale. Tudi zelo lokalne razlike v razmerah lahko vplivajo na sestavo in pestrost združb – topel zračni žep v delu jame brez prepriha lahko recimo botruje prisotnosti vrste, ki drugače preferira toplejše jame. Hipotezo votlinskega omrežja zato omejujejo razmere v masivu.

#### **1.1.4 Izvor favne globokih brezen**

Glavno vprašanje pričujoče naloge je, ali v globokih jamah res najdemo vrste, ki so tam izolirane in so se razvijale ločeno od vrst nad njimi. Če niso drugačne, nas zanima kako so v globine prišle: ali obstajajo povezave s populacijami nad njimi, oziroma s populacijami na robu masiva. Poznamo več vektorjev prenosa živali s površja v podzemlje in po podzemlju.

Živali lahko v podzemlje zaidejo same (in ga ob primernih pogojih kolonizirajo). Prav tako se lahko same premikajo po podzemlju. Poznamo vrste, ki so razširjene čez večja območja (npr. *Astagobius angustatus*, od Trnovskega gozda do Velebita (SubBioDatabase, 2016)). Populacije teh vrst naj bi torej bile povezane.

Drugi vektorji prenosa so lahko abiotski, npr. gravitacija, voda in veter (Culver in Pipan, 2009). Gravitacija igra v brezni pomembno vlogo. V nezastrta brezna lahko pade veliko organske snovi in tudi živali, kar pomembno vpliva na razmere v podzemlju. Prav na območju Trnovskega gozda so značilna odprta, globoka, enovita brezna. Več brezen ima na dnu veliko organskega materiala, tudi na globini 100 m in več. V tem materialu najdemo edafske in površinske živali (lastna opažanja). Pričakujemo lahko, da gravitacija zanese živali tudi zelo globoko (več kot

100 m pod površje) in pomembno vpliva na vrstno pestrost. V vertikalnih jamah bi zato lahko pričakovali večjo vrstno pestrost. Voda je naslednji dejavnik, pomemben za prenos snovi in živali (Culver in Pipan, 2009). V globokih brezni, je ključna za vnos organskih snovi. Podobno kor gravitacija, lahko curki in slapovi vode živali odnesejo zelo globoko. Če teče pod masivom podzemna reka ali vodonosnik, povezan z vodami v dolini, lahko vodni tokovi omogočajo tudi stransko vseljevanje, t.j. z roba masiva. Zelo globoko z vidika vertikalne razdalje od površja bi tako lahko našli živali, ki naseljujejo plitvo podzemlje na robu masiva. Naslednji vektor prenosa in tudi drugače pomemben dejavnik za živali v podzemlju je gibanje zračnih mas – v sistemih z velikimi rovi in veliko vertikalno razdaljo med zgornjim in spodnjim vhodom se lahko ustvarjajo izjemni prepahi, ki se sezonsko spreminjajo. Ravno gibanje zračnih mas povzroča tudi posebnosti v jamski klimi, za katero generalno velja, da je stabilna in z majhnimi, predvidljivimi spremembami z oddaljevanjem od površja. A tudi kilometer pod površjem lahko naletimo na anomalije v temperaturi zaradi vpliva premikanja zračnih mas (Badino, 2010).

Vsi našeti vektorji prenosa so dosti manj prisotni v manjših prostorih votlinskega omrežja. Kot že omenjeno, je prav stabilnost okoljskih pogojev v kopenskem habitatu votlinskega omrežja lahko razlog, da bi jamske živali preferirale takšen habitat (Giachino in Vailati, 2010). A z vidika možnosti kolonizacije novih ozemelj je pasivno premikanje živali bolj verjetno po večjih prostorih z intenzivnejšimi vektorji prenosa.

Omenjeni vektorji prenosa, ki delujejo predvsem v vertikalni smeri, bi lahko povzročili večjo pestrosti globokih jam, ki so jo opazili v že omenjenih študijah (Stoev in sod. 2015, Novak in sod. 2012., Bedek in sod. 2012). Zaradi tega bi lahko bile globoke jame za živali vsaj navidezno bolj pomembne kot preostali votlinski sistem. V glavne kolektorje globokih jam se stekajo vode s širšega območja (Petrič, 2009). Če obravnavamo globoke jame tudi kot zbiralnike favne iz širšega prispevnega območja, ki jo voda in gravitacija prineseta v globine, lahko pojasnimo večjo pestrost globljih delov in tudi prisotnost domnevno »globokojamskih« vrst, ki jih v resnici lahko najdemo tudi v plitvih jamah širše okolice.

V literaturi se torej pojavljata dve dokaj različni hipotezi o vzorcih razporejenosti favne v kraškem masivu. Razvili pa smo še tretjo, ki bi lahko pojasnila nekatere vzorce, ki jih že obstoječa modela ne moreta pojasniti, in jo poimenovali hipoteza lijaka. V naši nalogi smo tako testirali tri hipoteze:

- Hipoteza globoke jamske favne (Bedek in sod., 2012; Novak in sod., 2012; Sendra in Reboleira, 2012): favna globokih jam je edinstvena, drugačna od siceršnje regionalne favne. Pojavljajo se drugačne vrste, omejene le na velike globine.
- Hipoteza votlinskih omrežij (Giachino in Vailati, 2010): matična kamnina je razpokana v vse smeri, kar omogoča prehajanje živali skozi masiv. Favna globokih jam je podobna favni nad njo in na distalnem delu masiva, razen kadar to onemogočajo drugačni okoljski pogoji.
- Hipoteza lijaka: globlji deli jam delujejo kot lijaki, ki zbirajo favno plitvejših predelov v širši okolici jamskega vhoda, gravitacija in voda pa jo prineseta v globino. Globlji odseki jame imajo zato bogatejšo favno kot zgornji deli, primerljivo z vsoto favne več plitvih jam v okolici. Navidezno unikatne globokojamske vrste so v resnici prisotne tudi v plitvih jamah širše okolice.

## 2 MATERIAL IN METODE

### 2.1 TRNOVSKI GOZD KOT MODEL KRAŠKEGA MASIVA – GEOLOGIJA IN GEOGRAFIJA

Trnovski gozd je visoka dinarska planota v zahodni Sloveniji, sestavljena pretežno iz mezozojskih apnencev in dolomitov (Buser, 1965). Tvori izrazito reliefno pregrado med hladnim celinskim vremenskim vplivom na severu in toplejšim morskim na jugu. Obilne orografske padavine so posledica hitrega dvigovanja toplih zračnih mas z jugozahoda (Kodelja, 2013). V osrednjem delu Trnovskega gozda lahko letno pade prek 3000 mm padavin (Janež in sod., 1997). Podnebje najvišjega dela je po Ogrinu (1996) gorsko. Srednja letna temperatura v osrednjem Trnovskem gozdu se giblje med 7 in 9 °C, nad 1000 m n. v. pa pod 5 °C (Janež in sod., 1997). Pokriva ga bukovo-jelov gozd, ki je vir organskih snovi, ki jih obilne padavine izpirajo v podzemlje (Mršić, 1997) (slika 2).



Slika 2: Rob kraške planote Trnovski gozd (foto: Remškar B, 2015).



Večina Trnovskega gozda se odmaka proti Vipavski dolini, deloma tudi proti Idriji (Perko in Orožen Adamič, 1998). Vodi iz Belega brezna blizu Predmeje so sledili v izvira Mrzlek in Hubelj, v manjši koncentraciji pa še v Lijak (Gams, 2003) (slika 3). Ker torej obstaja povezava med osrednjim delom masiva, kjer voda ponikne in Hubljem, smo v študijo zajeli tudi jame v okolici Hublja, hkrati z jamo iz katere izvira (Veliki Hubelj).



Slika 3: Zemljevid Trnovskega gozda in okolice z označenimi izviri (rdeče puščice, od leve proti desni: Mrzlek, Lijak, Hubelj).

Na Trnovskem gozdu so ugodne razmere za nastanek globokih brez, saj planoto sestavljajo debeli skladi čistih, dobro pretrtih apnencev, gladina talne kraške vode je nizko in padavin je veliko. Med najvišjo točko Trnovskega gozda (Mali Golak, 1495 m n. v.) in izviro Hublja na vznožju planote (260 m n. v.) je več kot 1 km višinske razlike. Ima bogato zgodovino raziskovanja jam in posledično veliko registriranih jam. V katastru jam je na Trnovskem gozdu registriranih čez 200 jam globljih od 10 m (e-kataster jam, 2016). Veliko je ledenic, jam v



katerih se večino časa zadržuje led. V pleistocenu je bilo območje Trnovskega gozda pod močnim vplivom ledeniškega delovanja. Po zadnjih raziskavah (Žebre in sod., 2013) je sicer domnevan obseg poledenitve znatno manjši kot pri prejšnjih avtorjih (Habič, 1968) in naj bi obsegal le območja severno od Golakov. To bi lahko pojasnilo odsotnost (odprtih) jam severno od Golakov, ki so prekrite z moreno.

## 2.2 TRNOVSKI GOZD KOT MODEL KRAŠKEGA MASIVA – SPELEOBIOLOGIJA

Padavine in temperatura na površju vplivajo na podzemeljsko favno preko produktivnosti ekosistema na površju. Podzemeljski ekosistemi so skoraj vedno in v večinski meri odvisni od primarne produkcije nad njimi. Večja kot je primarna produkcija na površju, večjo pestrost lahko pričakujemo v podzemlju (Culver in sod., 2006; Christman in sod., 2016). Velike količine padavin v globine dobro pretrtega masiva Trnovski gozd odnašajo veliko organskega materiala. Z vidika produktivnosti ekosistema na površju lahko tukaj pričakujemo visoko podzemeljsko biodiverzitetu. Raznoliki habitati (npr. ledenice in jame z višjimi temperaturami, nihanje povprečne letne temperature od manj kot 5 °C na najvišjih delih do 12 °C v Ajdovščini) prav tako omogočajo večjo pestrost. Trnovski gozd je najbolj severni del Dinarskega gorstva, na stičišču dinarske in alpske biogeografske enote. Tu najdemo tako dinarske rodove troglobiontov (*Astagobius*, *Leptodirus*), kot rodove bolj značilne za alpski svet (*Pretneria*, *Oryotus*) (Zoia, 1998), kar je svojevrstna posebnost območja in doprinese k pestrosti podzemeljske favne.

Bogata zgodovina speleobioloških raziskav predstavlja prednost pri raziskovanju nekega območja, saj si ob pregledu literature lahko ustvarimo okvirno sliko kaj pričakovati. Trnovski gozd je že dolgo časa zanimiv za koleopterologe, in tamkajšnje ledenice so se izkazale kot izjemno bogate s troglofilnimi in troglobiotskimi vrstami hroščev. Biologi in zbiratelji so nabirali jamske hrošče Trnovskega gozda že v začetku 20. stoletja. Muller je leta 1922 našel vrsto *Oryotus schmidti*, po ustnem izročilu v Jami v Avški Lazni (v katastru jam podatkov o jami s tem imenom sicer ni). Kasneje je jamsko favno na Trnovskem gozdu raziskoval Egon Pretner. V letih po 2. sv. v. je lovil hrošče v Veliki ledeni jami v Paradani, Mali ledeni jami v Paradani, Jami pri Mali ledeni jami v Paradani, v Breznu pri Krnici, Ledenici pri Dolu (Pretner,

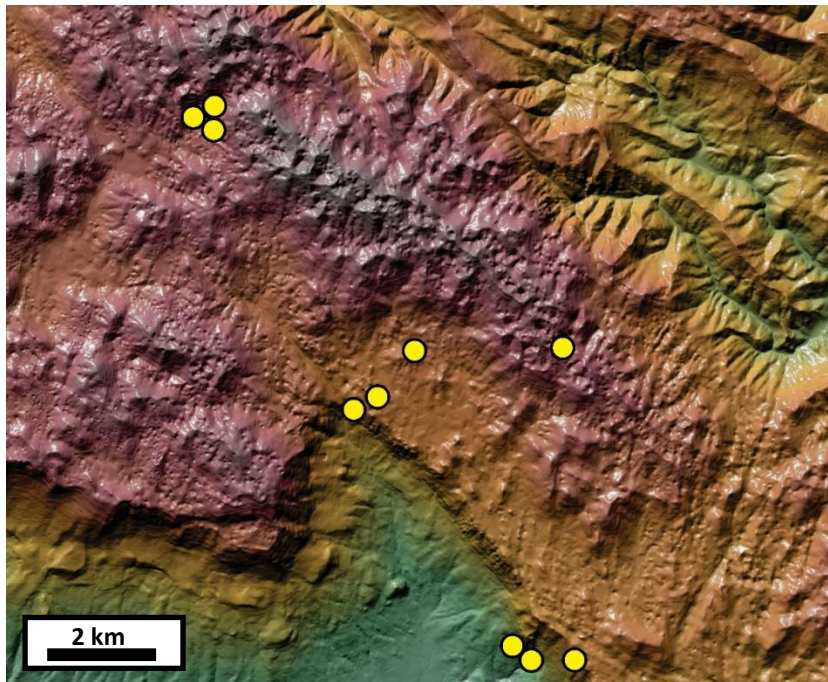
1955) in Bošnarjevem breznu (Bognolo in Vailati, 2010). Poročal je o najdbah leptodirinov *Oryotus schmidti*, *Pretneria latitarsis*, *Aphaobius lebenbaueri*, *Astagobius angustatus laticollis* in *Leptodirus hochenwarti hochenwarti*. Poleg njih pa je v jamah Trnovskega gozda našel tudi troglofilne in troglobiotske *Nebria diaphana*, *Laemostenus schriebersi*, *Anophthalmus ajdovskanus*, *A. hirtus*, *A. scopolii glacialis*, *A. schmidti insignis* in *Bathyscimorphus* sp.. (Pretner, 1955; Bognolo in Vailati 2010). Nato je hrošče tega območja raziskoval Bognolo (2002). Kontinuirano je vzorčil dolino, vhodni del in notranjost Ledenice pri Dolu. Opisal je vrsto *A. annamariae* in zabeležil skupno 20 vrst hroščev, od tega 13 edafskih in 7 jamskih. Bognolov prispevek o favni hroščev Ledenice pri Dolu postavlja omenjeno jamo v svetovni vrh po številu hroščev, najdenih v eni jami.

O drugih skupinah jamskih živali Trnovskega gozda pa v literaturi ni veliko podatkov. V podatkovni bazi SubBioDatabase je, poleg troglobiotskih hroščev, na območju Trnovskega gozda le še podatek za troglobiotsko vrsto pršice, *Rhagidia strasseri* Willmann 1932, katere tipška lokaliteta je v t. i. Breznu na Lazi, Trnovski gozd (brezno s tem imenom ni registrirano). Prav tako ni veliko podatkov o drugih vrstah, najdenih v pasteh, ki so jih postavljali omenjeni raziskovalci.

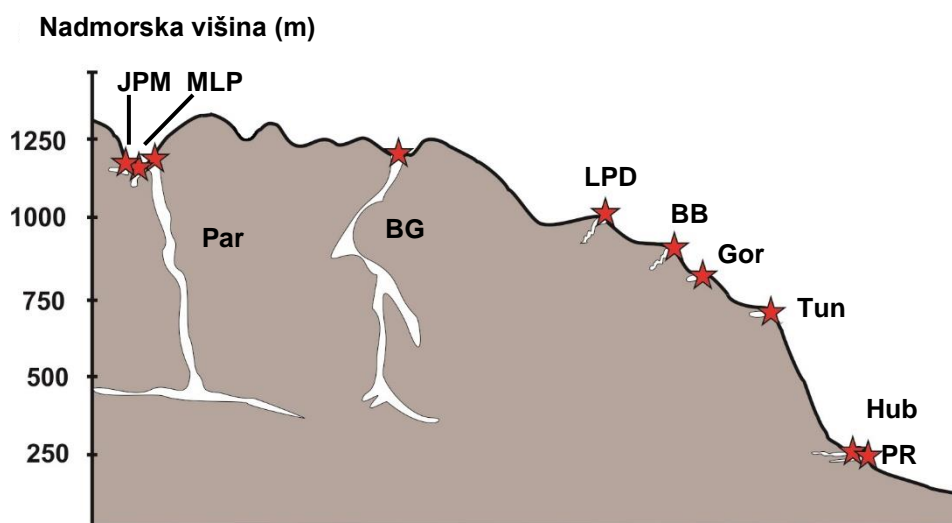
Iz vsega naštetega lahko sklepamo, da bi podzemlje Trnovskega gozda moralo biti vrstno bogato in spelobiološko zanimivo ter kot tako primerno za izvedbo naše raziskave.

### 2.3 TERENSKO DELO

Jame smo izbrali sistematično. Da bi ugotovili razlike med globinsko in plitvo jamsko favno, smo izbrali različno globoke jame. Da bi ugotovili, če živali migrirajo skozi masiv po sistemu špranj, smo izbrali jame na centralnem delu masiva in jame z vhodi na robu masiva. Za študijo hipoteze lijaka so primerne globoke jame, ki omogočajo poleg aktivne migracije tudi pasiven prenos in zbiranje favne v globinah (gravitacija, voda, veter). Ob upoštevanju naštetih kriterijev je bil naslednji pogoj za izbiro, da ima jama dejansko tudi jamsko okolje, s čimer smo izločili navzven odprta brezna, razpoke in spodmole. Pomemben je bil tudi dostop do jame: izbrali smo jame blizu bolj uporabljanih cest, ki so prevozne tudi v primeru snega. Za raziskovanje globljih jam je nujna stalna opremljenost jame z vrvmi, in odločili smo se, da bomo v raziskavo zajeli dve globoki jami, ki sta že bili opremljeni. V študijo smo zajeli dve globoki jami in osem plitvejših (preglednica 1). Jame se nahajajo v različnih delih masiva in na različnih nadmorskih višinah (slika 4, 5).



Slika 4: Relief dela Trnovskega gozda in Vipavske doline, obarvan glede na nadmorsko višino in z označenimi preučevanimi jamami (rumeno).



Slika 5: Prerez Trnovskega gozda in preučevanih jam. Zvezda nakazuje vhod v jamo, pripisane so okrajšave imen jam. Horizontalna skala ni v merilu.

Preglednica 1: Seznam preučevanih jam s podanimi koordinatami (D-48), nadmorsko višino vhoda in globino.

Jama	Okrajšava	GKX	GKY	m n. v.	Globina (m)
Bela griža 1	BG	90402	416608	1190	650
Bošnarjev brezen	BB	89570	413590	895	50
Gorjanka	Gor	89374	413217	855	20
Veliki Hubelj	Hub	85113	416051	260	0
Jama pri Mali Ledenici v Paradani	JPM	94415	410800	1140	20
Ledenica pri Dolu	LPD	90380	414190	995	70
Mala ledena jama v Paradani	MLP	94400	410775	1150	20
Pajkova reža	PR	85079	416077	250	0
Tunel	Tun	85103	416804	720	0
Velika ledena jama v Paradani	Par	94475	410840	1135	850

Talne pasti smo v jamah postavili dvakrat, v različnih letnih časih. Pasti smo v jamah pustili približno 30 dni, odvisno od vremenskih razmer, ki so pogojevale obisk jam. Skušali smo jih postaviti v čim bolj enakomernih razdaljah skozi celotno jamo, kolikor je to dopuščala morfologija jame. V plitvih, kratkih jamah smo postavili le nekaj pasti na raznolikih delih jame, da bi zajeli čim večji delež prisotnih taksonov. V globokih jamah smo pasti postavljali na nekaj 10 m globine, odvisno od morfologije jame. Izbirali smo vlažna mesta s čim bolj drobnim substratom, v katerega smo lahko zakopali pasti (slika 6, 7). Skupno smo postavili 185 pasti.

Uporabili smo talne mrtvolovne pasti z vabo in fiksativom, za katerega smo uporabili prenasršeno solno raztopino, ki smo jo pripravili iz kuhinjske soli (NaCl) in vode. Raztopino soli smo izbrali, ker je cenovno dostopna, ohrani DNA za morebitne genetske analize, za razliko od raztopine očetne kisline, ki jo kot fiksativ sicer uporabljajo koleopterologi, in je manj obremenjujoča za okolje kot naslednji pogosto uporabljeni fiksativ, etilen glikol. Kot se je izkazalo ob določanju živali, ima solna raztopina tudi negativne lastnosti. Nekaterim skupinam živali namreč spremeni morfološko podobo telesa in določevalcu s tem oteži ali onemogoči določanje. Primer so določene vrste Collembola, pri katerih je zmožnost prepoznavanja oblike telesa in izrastkov ključna za določanje.



Slika 6: Postavljanje pasti. Izbirali smo mesta, varna pred poplavo in zaščitena pred padajočo vodo (foto: Perne M., 2015).

Slika 7: Past z vabo in fiksativom (foto: Perne M., 2015).

Za vabo smo uporabili mešanico gnijočega piščančjega mesa, parmezana in gorgonzole. Mešanica sirov in mesa je odlična za privabljanje mrhovinarskih in plenilskih jamskih hroščev in drugih mrhovinarjev v jami (Hunt in Millar, 2001). Epruveto z vabo smo s kosom žice obesili nad v podlago vkopan plastičen kozarček volumna 2 do 3 dl z gladkimi stenami, ter vabo prekrili s kamenjem.

## 2.4 DOLOČANJE ŽIVALI

Po pobiranju pasti smo vzorce hranili v hladilniku do določanja. Pri določanju živali smo sodelovali s strokovnjaki za posamezne skupine, ki so nas napotili k literaturi za določanje in določili težje določljive taksone. Živali smo določili do najnižjega možnega taksona, pri taksonih, ki se jih ni dalo določiti do vrste, smo živali razdelili glede na fizične karakteristike na morfovvrste. Kadar se v nalogi sklicujemo na vrste, se izraz nanaša tako na nominalne vrste kot na morfovvrste. Po nekaj živali smo shranili v 96% raztopino etanola za morebitne genetske analize, ostale pa v 70% raztopino etanola. Za nadaljnjo obdelavo podatkov smo uporabili le del podatkov. Izvzeli smo: samice rodu *Anophthalmus*, ki jih nismo mogli določiti do vrste, ličinke hroščev, primerke, ki jih nismo mogli uspešno določiti. Omeniti treba omejitve, ki vplivajo na uspešnost določevanja. Določanje živali po morfologiji je pri nekaterih skupinah lažje kot pri drugih. Ravno v podzemlju najdemo dosti kriptičnih vrst, ki se po morfologiji le težko razločijo druga od druge. Potem so tu skupine, ki zahtevajo izdelavo mikroskopskih preparatov in poglobljeno poznavanje (na primer Collembola). Za večjo zanesljivost rezultatov bi bilo potrebno morfološko določanje vrst podpreti z genetskimi raziskavami.

Živali smo ekološko klasificirali glede na vezanost na podzemeljski habitat. Sket (2008) je predlagal poenotenje in delitev s podzemljem povezanih živali na troglobionte, eutroglofile, subtroglofile in trogloksene. Termini niso nujno vezani na vrsto in lahko opisujejo le populacijo. V nalogi smo eutroglofile, subtroglofile in trogloksene združili pod pojmom netroglobionti.

Globoki jami smo razdelili na 6 globinskih pasov, plitve jame so imele vsaka le po en pas (preglednica 2). Rezultate vzorčenja posameznih pasti smo združili znotraj pasov. Za nadaljnjo statistično obdelavo smo uporabili matriko abundance oziroma prisotnosti taksonov znotraj pasov.

Preglednica 2: Globine pasov znotraj obeh globokih jam. Pri 6. pasu se vrednost v oklepaju nanaša na globljo jamo, Veliko ledeno jamo v Paradani.

Oznaka globinskih pasov	Globina pasu
BG1, Par1	0–50 m
BG2, Par2	50–100 m
BG3, Par3	100–200 m
BG4, Par4	200–330 m
BG5, Par5	330–500 m
BG6, Par6	500–650 (850) m

---

## 2.5 ANALIZA PODATKOV

### 2.5.1 Vpliv geografske razdalje, nadmorske višine in globine jame na podobnost med združbami

Za ugotavljanje morebitnih povezav med različnimi spremenljivkami in sestavo združb smo uporabili Mantelov test (Mantel, 1967), z uporabo Spearmanove korelacije, ki je primerna tudi za nelinearne odvisnosti ter diskretne spremenljivke (Legendre in Legendre, 2012). Mantelov test je statistični test za iskanje povezav med dvema matrikama, v našem primeru med matriko različnosti združb in matriko razlik v okoljskih parametrih. Naredili smo tri teste s katerimi smo testirali: vpliv geografske razdalje na podobnost med združbami (matrika geografskih razdalj); vpliv nadmorske višine vhoda na podobnost med združbami (matrika razlik v nadmorski višini vhodov); in vpliv celokupne globine jame na podobnost med združbami (matrika razlik v globini jame).

Različnost med združbami smo računali po Jaccardovem indeksu na binarnih podatkih (prisotnost/odsotnost). Tudi pri nadaljnjih analizah smo uporabili le binarne podatke, da smo se izognili problemu vpliva različno velikih vzorcev in različno številčnih taksonov. V nekaterih jamah se pojavlja izjemno veliko število posameznih taksonov (npr. vrste *Collembola*, hrošč *Astagobius angustatus*), ali obratno, le posamični primerki nekaterih vrst (npr. skakač *Neelus* sp.). Število ujetih osebkov je odvisno od ekologije vrste (aktivnost, privlačnost vabe), kar pa ne odraža njihove dejanske številčnosti v naravi. Nitroglobionske vrste smo pri tej analizi



izključili, saj smo se osredotočili na podzemeljske povezave med združbami, torej na vrste, ki se po površju ne širijo.

Formula za izračun Jaccardovega indeksa na binarnih podatkih, kjer A in B predstavljata število vrst v eni in drugi združbi, J pa število vrst, ki se pojavljajo v obeh združbah:

$$\frac{\frac{2 \times (A + B - 2 \times J)}{A + B}}{\left(1 + \frac{A + B - 2 \times J}{A + B}\right)} \dots(1)$$

Koordinate in nadmorsko višino vhodov smo pridobili iz elektronskega katastra jam (e-kataster, 2016). Razdalje med vzorčnimi enotami smo izračunali z evklidsko razdaljo, uporabili smo Gauss-Krugerjev koordinatni sistem (D-48), ki je kartezični, kar omogoča enostavno računanje razdalj. Globino jam in delov jam smo določili po dostopnih načrtih.

Za izračun statistične značilnosti smo izvedli permutacijski test z 999 permutacijami vhodnih podatkov.

## **2.5.2 Analiza podobnosti med združbami**

### **2.5.2.1 Ordinacijske metode**

Ordinacija je analiza podatkov, pri kateri analiziramo strukturo združb, lahko vzdolž gradienta neodvisnih spremenljivk (geografska razdalja, okoljski pogoji, časovna lestvica). Principal Coordinates Analysis (PCoA) je ordinacijska metoda, ki razliko med elementi (v našem primeru združbami) prevede v razdaljo med točkami v evklidskem prostoru, tako da razdalja med dvema točkama predstavlja vhodno razliko med elementoma. Pri tem lahko uporabimo kateri koli različnostni indeks, kar predstavlja prednost pri obdelavi ekoloških podatkov (Gower, 1966). Rezultat so vrednosti neodvisnih ortogonalnih osi (dimenzij), ter lastne vrednosti, ki nam povedo, kolikšen delež variance različnosti med vzorci odpade na posamezno os. Z metodo



PCoA smo primerjali združbe vseh jam in globinskih pasov znotraj jam. Primerjali smo tudi jame na samem masivu, da dobimo boljši vpogled v raznolikost združb različnih globinskih pasov, ter kako so združbe globokih jam podobne med seboj in združbam drugih jam v okolici. Vrednosti dveh osi (dimenzij), ki pojasnujeta največji delež variance, smo prikazali na dvodimenzionalnem grafu. Delež variance prvih dveh dimenzij, ki smo ga navedli pod diagramom, nam pove, kako dobro razdalja med točkami na grafu povzema različnost med vzorci – večji kot je delež variance, ki ga pojasnujeta prvi dve osi, bolj realno razdalje na diagramu predstavljajo razlike med združbami (Kindt in Coe, 2005).

Pri računanju smo uporabili Jaccardov različnostni indeks na binarnih podatkih. Rezultate prvih dveh osi smo grafično predstavili na razsevnem diagramu.

#### 2.5.2.2 Potrjevanje dveh skupin favne glede na lokacijo na masivu

ANOSIM (ANalysis Of SIMilarity) je test za ugotavljanje, ali obstaja statistično pomembna razlika med dvema ali več skupinami vzorčnih enot (Clarke 1993). Test smo izvedli, da ugotovimo, ali sta si skupini jamske favne, ki smo jih opazili pri analizi s PCoA, tudi statistično značilno različni. Združbe na videz tvorijo dve jasni skupini, ki sta si med seboj različni: skupina združb iz jam z vhodi na masivu in skupina združb iz jam z vhodi na robu masiva (poglavje 4.3.1). Z metodo smo primerjali srednjo vrednost razlik znotraj teh dveh skupin s srednjo vrednostjo razlik med skupinama. Večje kot je razmerje med srednjo vrednostjo med skupinama ter srednjo vrednostjo znotraj skupin, večja je R vrednost.  $R = 1$  pomeni, da sta si skupini popolnoma različni, pri  $R = 0$  je razdelitev v skupine naključna. Za računanje razlik med združbami smo uporabili Jaccardov različnostni indeks (formula 1) na binarnih podatkih.

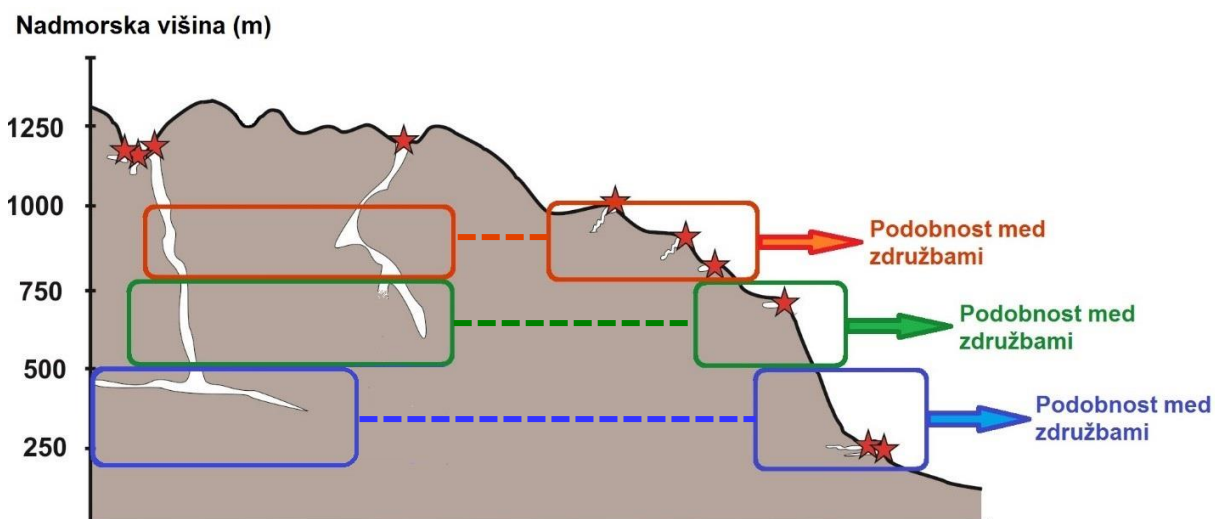
Formula za izračun R vrednosti, kjer je  $rB$  razlika v srednjih vrednostih rangov med skupinami,  $rW$  je razlika srednjih vrednosti rangov znotraj skupin,  $N$  pa je število primerjanih skupin:

$$R = \frac{rB - rW}{\frac{(N \times (N - 1))}{4}} \quad \dots (2)$$

Permutacijski test z 999 permutacijami vhodnih podatkov smo uporabili za preverjanje statistične značilnosti rezultata.

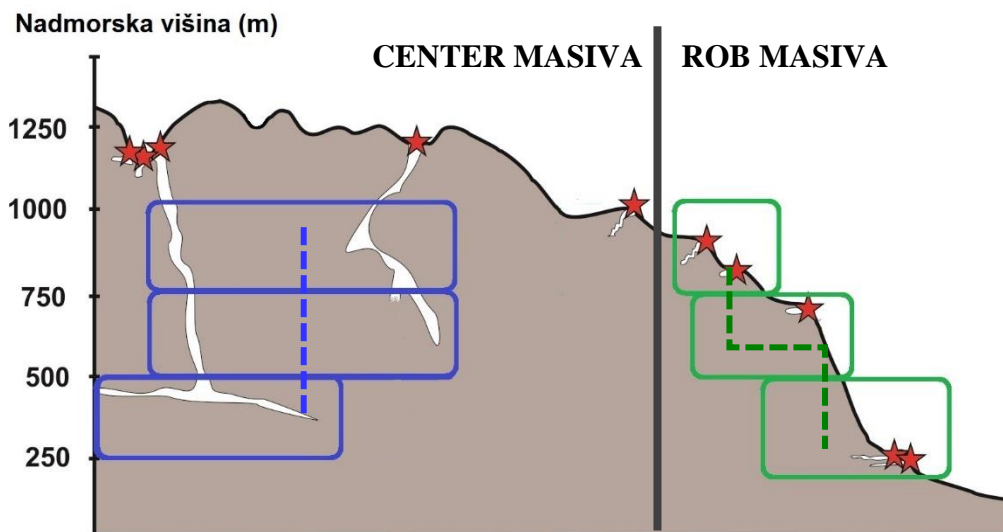
### 2.5.2.3 Horizontalne povezave med združbami

Preverili smo tudi, ali so horizontalne povezave med združbami prisotne in pomembne za združbe v osrčju masiva. Za ugotavljanje horizontalnih povezav med združbami na različnih delih masiva, a na enakih nadmorskih višinah, smo razdelili masiv na tri višinske pasove: 200–500 m, 500–800 m in 800–1000 m n. v. Za tri pasove smo se odločili, ker tako v vsak pas zajamemo enakomerno število jam in deležev globokih jam. Tako so v prvem pasu zajeti: Hub, PR in deli Par pod 500 m n. v., v drugem pasu so: Tun in deli BG ter Par med 500 in 800 m n. v., v tretjem pa: BB, Gor in deli BG ter Par od 800 do 1000 m n. v. Četrty, najvišji višinski pas, ni vključeval nobene jame na robu masiva, zato smo ga izvzeli iz analize (slika 8).



Slika 8: Shematski prikaz analize podobnosti združb na enakih nadmorskih višinah. Primerjali smo združbe, znotraj kvadratov enakih barv. Horizontalna skala ni v merilu.

Za vsak višinski pas smo izračunali podobnosti med združbami v osrčju masiva in združbami na robu. Nato smo izračunali podobnosti med združbami na enakem delu masiva (center/rob), med različnimi višinskimi pasovi (slika 9). Uporabili smo Jaccardov podobnostni indeks, ki smo ga izračunali tako, da smo od 1 odšteli Jaccardov različnostni indeks (formula 1). Statistično značilnost različnosti med skupinami podobnosti (horizontalne podobnosti, vertikalne podobnosti v osrčju masiva in vertikalne podobnosti na robu masiva) smo preverili s Kruskal-Wallisovim testom. Ta test smo izbrali, ker je neparametričen in primeren za primerjavo treh in več skupin. Rezultate smo predstavili z Box-Whiskers diagramom.



Slika 9: Shematski prikaz analize podobnosti združb po vertikali, na enakih delih masiva. Primerjali smo združbe, znotraj kvadratov enakih barv. Horizontalna skala ni v merilu.

#### 2.5.2.4 Beta-diverziteta

Beta-diverziteta je mera s katero izražamo razlike v vrstni sestavi med območji na nekem ozemlju. Kadar med združbami ni omejitev disperzije, odraža dva različna pojavi: prostorsko izmenjavo vrst in vgnezenost združb. Prvi je posledica izmenjavanja vrst, ko so v združbi ene lokacije prisotna ene, v združbi druge lokacije pa druge vrste (različna prilagojenost na okoljske pogoje ipd.). Drugi je posledica odsotnosti ene ali nekaj vrst – biota lokacije z manjšim številom vrst je podmnožica biote vrstno bogatejše lokacije. S takšnim pristopom lahko ugotovimo, ali

je beta diverziteteta posledica vrst z različnimi okoljskimi preferencami ali izgube pestrosti (Baselga, 2010). Osnovni pristop obravnava le paroma primerjane združbe. V našem primeru smo uporabili pristop, ki obravnava razlike med multiplimi združbami, kot ga je zasnoval Baselga (2010). Tako smo lahko pokazali, ali je razlika v vrstni pestrosti znotraj globokih jam in na celem masivu zaradi vgnezdenja ali zamenjevanja vrst. Uporabili smo Jaccardov različnostni indeks, prilagojen za multiple združbe, upoštevajoč le troglobionte. V nadaljevanju navajamo formule za izračun beta-diverzitete in njenih komponent po Baselgi (2012), kjer je:  $\beta_{JAC}$  = Jaccardov različnostni indeks,  $\beta_{JTU}$  = komponenta zamenjevanja vrst,  $\beta_{JNE}$  = komponenta vgnezdenih združb,  $S_i$  = število vrst  $i$ -te lokacije,  $S_T$  = število vseh vrst,  $b_{ij}$  in  $b_{ji}$  pa sta število vrst najdenih le na lokaciji  $i$  oziroma  $j$ , kadar ju primerjamo paroma:

$$\beta_{JAC} = \frac{[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})] + [\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji})]}{[\sum_i S_i - S_T] + [\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})] + [\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji})]} \quad \dots (3)$$

$$\beta_{JTU} = \frac{2 * [\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})]}{[\sum_i S_i - S_T] + [\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})]} \quad \dots (4)$$

$$\beta_{JNE} = \frac{[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})] - [\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji})]}{[\sum_i S_i - S_T] + [\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})] + [\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji})]} \quad \dots (5)$$

$$\times \frac{\sum_i S_i - S_T}{[\sum_i S_i - S_T] + 2 * [\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})]}$$

Izračunali smo beta-diverziteteto in njene komponente za vsako od globokih jam, za skupino jam na masivu, skupino jam na robu masiva in za celoten Trnovski gozd. Nato smo izračunali še beta-diverziteteto med dvema skupinama favne: med favno jam na masivu in favno jam na robu masiva. Rezultat smo prikazali s stolpčnim diagramom.

### **2.5.3 Vpliv globine jame na pestrost favne**

Za ugotavljanje odvisnosti števila vseh vrst/troglobiotskih vrst ter Shannonovega indeksa od celokupne globine jam smo izračunali linearne regresijske modele. To je model, ki danemu setu odvisnih in neodvisnih spremenljivk pripiše najbolj ustrezno linearno funkcijo oblike  $Y = bX + m$ , kjer je  $X$  neodvisna spremenljivka,  $Y$  je odvisna spremenljivka,  $b$  pa nam pove naklon premice. Izračunali smo tudi korelacijski koeficient ( $R^2$ ), ki nam pove delež variance, pojasnjene z modelom, pri  $R^2 = 1$  se vhodni podatki popolnoma prilegajo linearnemu modelu (Emden, 2008). Z 999 permutacijami vhodnih podatkov smo preverili statistično značilnost modela. Na razsevnih diagramih različnih kombinacij neodvisnih in odvisnih spremenljivk smo prikazali premico linearne regresijskega modela, obarvano glede na statistično značilnost.

Linearne regresijske modele odvisnosti diverzitete od celokupne globine jame smo izračunali za naslednje spremenljivke: število vrst, število troglobiontov, Shannonov diverzitetni indeks vseh vrst in Shannonov diverzitetni indeks troglobiontov. Za bolj pregleden grafični prikaz smo globine jam logaritmirali.

### **2.5.4 Združbe globokih jam**

#### **2.5.4.1 Profili pojavljanja vrst**

Naredili smo globinske profile pojavljanja vrst znotraj obeh globokih jam, tako da smo določili najvišjo in najnižjo točko pojavljanja nekega taksona, jih uredili po začetni globini pojavljanja od vhoda do najnižjega globinskega pasu in jih prikazali s stolpčnim diagramom. Različno smo obarvali troglobiontske in netroglobiontske vrste.

Enako smo naredili za taksone, ki se pojavljajo zgolj v eni ali obeh globokih jamah, s tem da smo, v primeru ko se takson pojavi v obeh jamah, globinski razpon pojavljanja združili.

#### 2.5.4.2 Diverzitetni profili

Naredili smo diverzitetna profila za obe globoki jami. Z diverzitetnim profilom lahko na enem grafu predstavimo različne oblike alfa diverzitete. Graf prikazuje Thalissovo generalizirano entropijo, to je posplošeno mero diverzitete.

Tsalissova entropija, kjer so »s« vrste, ki sestavljajo združbo (1, 2, 3 ..., S), »p<sub>s</sub>« je verjetnostni vektor, »q« pa je stopnja diverzitete (Marcon in Herault, 2015; Oksanen in sod., 2016):

$${}_qH = \sum s \times p_s \times \ln_q \left( \frac{1}{p p_s} \right) \quad \dots (6)$$

Rezultat je gradient alfa-diverzitete, kjer je razlaga rezultata odvisna od stopnje diverzitete (q). Pri q = 0 nam diverzitetni profil pove število vrst, pri q = 1 se obnaša kot Shannonov diverzitetni indeks in pri q = 2 kot Simpsonov diverzitetni indeks. Shannonov diverzitetni indeks izračunamo po formuli  $H = - \sum [(p_i) \times \ln(p_i)]$ , kjer je p<sub>i</sub> delež i-te vrste, Simpsonov diverzitetni indeks pa po formuli  $D = \sum p_i^2$  (Marcon in Herault, 2015; Oksanen in sod., 2016). Na ta način lahko na enem grafu predstavimo vse aspekte alfa-diverzitete: tako diverzitetno golega števila vrst, kot diverzitetno, ki upošteva zastopanost posamezne vrste.

Za lažje razumevanje grafično nismo prikazali celotnega gradienta alfa-diverzitete za 0 < q < 2. Uporabili smo rezultate pri q = 0, q = 1 in q = 2 (torej ko se alfa-diverzitetna obnaša kot število vrst, Shannonov diverzitetni indeks in Simpsonov diverzitetni indeks). Grafično smo prikazali spreminjanje alfa-diverzitete vzdolž globinskega gradienta za omenjene tri vrednosti q.

#### 2.5.4.3 Kopičenje vrst

Izračunali smo, koliko novih vrst doda vsak globinski pas k celokupnemu številu vrst nad njim ter rezultat (celokupno število vrst od vhoda do vsakega posameznega pasu) prikazali s črtnim diagramom.

## 2.6 UPORABLJENA RAČUNSKA ORODJA

Podatke smo analizirali in grafično predstavili s funkcijami, ki so na voljo v programskem okolju R: A language and environment for statistical computing (2016).

### 3 REZULTATI

#### 3.1 ZDRUŽBE V JAMAH IN PO GLOBINSKIH PASOVIH

V nalogi smo raziskali favno 10 različno globokih jam Trnovskega gozda na različnih nadmorskih višinah in na različnih delih masiva. Ujeli smo 61 različnih vrst in morfov vrst živali, od tega vsaj 35 troglobiontov (težavnih skupin nismo določili do vrste). Ujete vrste pripadajo dvema debloma, šestim razredom in vsaj 19 redovom (preglednice 3 do 5).

Preglednica 3: Taksonomski pregled ujetih vrst. Troglobionske vrste so odebeljene in označene z \*.

Deblo	Razred	Red	Vrsta/morfov vrsta
Arthropoda	Arachnida	Acarina	<b>Acarina morfospecies 1*</b>
			Acarina morfospecies 2
			Acarina morfospecies 3
		Araneae	<b><i>Spermophora sp. juv.*</i></b>
			<b><i>Stalita taenaria*</i></b>
			<i>Troglohyphantes sp. juv.</i>
			Pseudoscorpiones
		Opiliones	Chthonidae morfospecies 1
			Opiliones, morfospecies 1
		Diplopoda	Callipodida
	Polydesmida		
	Chordeumatida		Polydesmida morfospecies 1
			<b><i>Attemsia stygia*</i></b>
			<b>Chordeumatida morfospecies 1*</b>
	Glomerida		<b><i>Haasia stenopodium*</i></b>
			<b><i>Strasseria mirabilis*</i></b>
	Chilopoda	Geophilomorpha	Geophilomorpha morfospecies 1
			Lithobiomorpha
		Lithobiomorpha morfospecies 1	
Entognatha	Diplura	<i>Campodea (Paurocampa) suensoni</i>	
		Diplura morfospecies 1	

se nadaljuje



nadaljevanje preglednice 3: Taksonomski pregled ujetih vrst. Troglobiontske vrste so odebeljene in označene z \*.

Deblo	Razred	Red	Vrsta/morfovvrsta
			<i>Plusiocampa (Stygiocampa) nivea</i> *
			<i>Plusiocampa s.str. sp. n.</i> *
		Collembola	
			<i>Absolonia gigantea</i> *
			<i>Arrhopalites sp., morfospecies 1</i> *
			Entomobyridae , morfospecies 1
			Hypogasturidae , morfospecies 1
			Isotomidae , morfospecies 1
			<i>Isotomurus sp. n.</i> *
			<i>Neelus sp., morfospecies 1</i> *
			<i>Oncopodura morfospecies 1</i> *
			<i>Pseudosinella sp., morfospecies 1</i> *
			<b>Symphyleona, morfospecies 1*</b>
			Tomoceridae, morfospecies 1
	Insecta		
		Diptera	
			Diptera morfospecies 2
			Mycetophilidae, morfospecies 1
		Coleoptera	
			<i>Anophthalmus ravasinii</i> *
			<i>Anophthalmus sanctaeluciae</i> *
			<i>Anophthalmus schmidtii</i> *
			<i>Aphaobius lebenbaueri</i> *
			<i>Astagobius angustatus</i> *
			<i>Bathysciomorphus byssinus</i> *
			Carabidae morphospecies 1
			<i>Laemostenus schreibersi</i>
			<i>Leptodirus hohenwartii</i> *
			<i>Necrophilus subterraneus</i>
			<i>Orotrechus sp.n.</i> *
			<i>Oryotus schmidtii</i> *
			<i>Pretneria latitarsis</i> *
			<i>Sphaerobathyscia hoffmanni</i> *
			Staphylinidae morfospecies 1
			<i>Typhlotrechus bilimeki</i> *
		Orthoptera	
			<i>Troglophilus neglectus</i>
		Psocoptera	
			Psocoptera morfospecies 1
		Siphonaptera	
			Siphonaptera morfospecies 1
	Malacostraca		
		Isopoda	
			<i>Androniscus stygius</i> *
			<i>Orthometopon sp., morfospecies 1</i>
			<i>Trachelipus arcuatus</i>
			<i>Titanethes albus</i> *
			<i>Titanethes dahli</i> *
<b>Mollusca</b>			
			<i>Vitrea cf. diaphana</i> *
			<i>Zospeum cf. lautum</i> *

Od 35 troglobiontov jih je bilo največ (18) najdenih v Veliki ledeni jami v Paradani, najmanj (4), pa v Velikem Hublju, izvirni jami reke Hubelj, ki je ob večjih deževjih poplavljena (preglednica 4, 8). Za tri vrste lahko trdimo, da zanesljivo ne pripadajo nobeni že opisani vrsti. Poleg tega izstopa najdba dvojnonoge *Strasseria mirabilis* iz jame Tunel. Vrsta je redka, do sedaj najdena le na štirih lokacijah (Antić s sod., 2016).

Preglednica 4: Število osebkov troglobiontnih vrst v posameznih jamah.

Vrsta (troglobionti)	BG	Par	BB	LPD	MLP	JPM	Tun	Gor	PR	Hub
<i>Absolonia gigantea</i>	17	675	46	35	2		15	63		10
Acarina morfospecies 1	29	82		6	21	5			1	
<i>Androniscus stygius</i>								21		2
<i>Anophthalmus ravasinii</i>	1	42		30		1				
<i>Anophthalmus sanctaeluciae</i>	154	32	1	4						
<i>Anophthalmus schmidtii</i>						1				
<i>Aphaobius lebenbaueri</i>			33							
<i>Arrhopalites</i> sp., morfospecies 1			1			52			5	
<i>Astagobius angustatus</i>	268	682		174	56	20				
<i>Attemsia stygia</i>		1	12		1	8	9	19	2	
<i>Bathysciomorphus byssinus</i>			40				234	25		
Chordeumatida morfospecies 1										1
<i>Haasia stenopodium</i>		1								
<i>Isotomurus</i> sp.n.	85	121		7						
<i>Leptodirus hochenwartii</i>	1	1	18	1		1				
<i>Neelus</i> sp., morfospecies 1	2	2				1	4			
<i>Oncopodura</i> morfospecies 1	244	7								
<i>Orotrechus</i> sp.n.	2									
<i>Oryotus schmidtii</i>	712	155		41	15	55				
<i>Plusiocampa (Stygiocampa) nivea</i>	18	125	219							
<i>Plusiocampa</i> s.str. sp. n.	17	75		11						
<i>Pretermeria latitarsis</i>	3	33		64	33	13				
<i>Pseudosinella</i> sp., morfospecies 1	436	1		11						
<i>Spermophora</i> sp. juv.									1	
<i>Sphaerobathyscia hoffmanni</i>								29		
<i>Stalita taenaria</i>			1							
<i>Strasseria mirabilis</i>							1			
Symphyleona, morfospecies 1									1	
<i>Titanethes albus</i>			23				2	15		
<i>Titanethes dahli</i>			1							
<i>Tritomurus scutellatus</i>	1	1	20	2		14	62	215	36	88
<i>Typhlotrechus bilimeki</i>			5							
<i>Vitrea</i> cf. <i>diaphana</i>							15	2		
<i>Zospeum</i> cf. <i>lautum</i>	3	2								
<b>Skupno število ujetih osebkov</b>	<b>1993</b>	<b>2038</b>	<b>420</b>	<b>386</b>	<b>128</b>	<b>171</b>	<b>342</b>	<b>389</b>	<b>46</b>	<b>101</b>

Površinske in edafske vrste so prevladovale v Pajkovi reži – majhni jami preko katere dosežemo podzemni tok reke Hubelj (16). V Ledenici pri dolu smo ujeli le eno površinsko vrsto, verjetno zato, ker pasti nismo postavili v vhodnem delu jame (preglednica 5).

Preglednica 5: Število osebkov netroglobiontnih vrst v posameznih jamah.

	BG	Par	BB	LPD	MLP	JPM	Tun	Gor	PR	Hub
<b>Vrsta (netroglobionti)</b>										
Acarina morfospecies 2		2					6		6	
Acarina morfospecies 3			7						4	
<i>Campodea (Paurocampa) suensoni</i>						10	11	10	130	212
Carabidae morfospecies 1	3	7			8	6			10	
Chthonidae morfospecies 1							2			4
Diplura morfospecies 1		1								
Diptera morfospecies 2	2		102		7	7	30	90	121	45
<i>Dischizopetalum Illyricum</i>									3	
Entomobridae , morfospecies 1	60									
Geophilomorpha morfospecies 1						1				
Hypogasturidae , morfospecies 1	2		2						7	
Isotomidae , morfospecies 1	47		17		220					
<i>Laemostenus schreibersi</i>		5				26	19	76	168	8
Lithobiomorpha morfospecies 1							2		5	
Mycetophilidae, morfospecies 1	8	199	18	83	1					
<i>Necrophilus subterraneus</i>					4	5				
Opiliones , morfospecies 1			1							
<i>Orthometopon</i> sp., morfospecies 1									29	
Polydesmida morfospecies 1			2							
Psocoptera morfospecies 1									19	
Siphonaptera morfospecies 1									1	
Staphylinidae morfospecies 1	13				1		3		32	7
Tomoceridae, morfospecies 1			8							
<i>Trachelipus arcuatus</i>									8	
<i>Troglohyphantes</i> sp. juv						1			3	1
<i>Troglophilus neglectus</i>			1			6	12	43	114	
<b>Skupno število ujetih osebkov</b>	<b>135</b>	<b>214</b>	<b>158</b>	<b>83</b>	<b>241</b>	<b>62</b>	<b>85</b>	<b>219</b>	<b>660</b>	<b>277</b>

Vrste se vzdolž globinskega gradienta obeh globokih jam pojavljajo zelo raznoliko. Nekatere so prisotne skozi celotno jamo, druge se pojavljajo le posamič (preglednica 6, 7).

Preglednica 6: Število ujetih osebkov posameznih vrst v Veliki ledeni jami v Paradani, po globinskih pasovih.

	0 - 50 m	50 - 100 m	100 - 200 m	200 - 330 m	330 - 500 m	500 - 850 m
<b>NETROGLOBIONTI</b>						
Acarina morfospecies 2			2			
Carabidae morfospecies 1	7					
Diplura morfospecies 1	1					
<i>Laemostenus schreibersi</i>	5					
Mycetophilidae, morfospecies 1	11	1	28	11	24	124
Onychiuridae, morfospecies 1	1					
<b>TROGLOBIONTI</b>						
<i>Absolonia gigantea</i>	1	1	27	39	89	518
Acarina morfospecies 1	10	11	10	5	22	24
<i>Anophthalmus ravasinii</i>		4	14	10	9	5
<i>Anophthalmus sanctaeluciae</i>	4	3	1	2	2	20
<i>Astagobius angustatus</i>	273	111	152	34	63	49
<i>Attemsia stygia</i>	1					
<i>Haasia stenopodium</i>			1			
<i>Isotomurus</i> sp.n.			29	36	35	21
<i>Leptodirus hochenwartii</i>						1
<i>Neelus</i> sp., morfospecies 1				1		1
Oncopodura morfospecies 1						7
<i>Oryotus schmidtii</i>	99	26	12	3	9	6
<i>Plusiocampa (Stygiocampa) nivea</i>						125
<i>Plusiocampa</i> s.str. sp. n.			1	2	2	70
<i>Premeria latitarsis</i>	21	9	2		1	
<i>Pseudosinella</i> sp., morfospecies 1	1					
<i>Tritomurus scutellatus</i>	1					
<i>Zospeum cf. lautum</i>					1	1

Preglednica 7: Število ujetih osebkov posameznih vrst v Beli griži 1, po globinskih pasovih.

	0 - 50 m	50 - 100 m	100 - 200 m	200 - 330 m	330 - 500 m	500 - 850 m
<b>NETROGLOBIONTI</b>						
Carabidae morfospecies 1	3					
Diptera morfospecies 2	2					
Entomobridae, morfospecies 1	60					
Hypogasturidae, morfospecies 1	1	1				
Isotomidae, morfospecies 1	47					
Mycetophilidae, morfospecies 1	3	3		1		1
Staphylinidae morfospecies 1	13					
<b>TROGLOBIONTI</b>						
<i>Absolonia gigantea</i>			2	15		
Acarina morfospecies 1	18	6	3	1	1	
<i>Anophthalmus ravasinii</i>		1				
<i>Anophthalmus sanctaeluciae</i>	3	3	5	129	13	1
<i>Astagobius angustatus</i>	3	41	28	146	47	3
<i>Isotomurus</i> sp. n.		3	9	53	20	
<i>Leptodirus hochenwartii</i>				1		
<i>Neelus</i> sp., morfospecies 1		1	1			
Oncopodura morfospecies 1		3	3	100	114	24
Onychiuridae morfospecies 1	89	286	15			
<i>Orotrechus</i> sp.n.				1		1
<i>Oryotus schmidtii</i>	15	14	16	518	126	23
<i>Plusiocampa (Stygiocampa) nivea</i>						18
<i>Plusiocampa</i> s.str. sp.	6		4	7		
<i>Pretneria latitarsis</i>	1		1	1		
<i>Pseudosinella</i> sp., morfospecies 1	14	5	9	357	51	
<i>Tritomurus scutellatus</i>	1					
<i>Zospeum cf. lautum</i>			1	2		

Preglednica 8: Število vrst, ujetih v posameznih jamah.

	BG	Par	BB	LPD	MLP	JPM	Tun	Gor	PR	Hub
Troglobionti	17	18	13	12	6	11	8	8	6	4
Netroglobionti	7	5	9	1	6	8	8	4	16	6
<b>Število vseh vrst</b>	<b>24</b>	<b>23</b>	<b>22</b>	<b>13</b>	<b>12</b>	<b>19</b>	<b>16</b>	<b>12</b>	<b>22</b>	<b>10</b>

### 3.3 VPLIV GEOGRAFSKE RAZDALJE, NADMORSKE VIŠINE IN GLOBINE JAME NA PODOBNOST MED ZDRUŽBAMI

Najprej smo izločili faktor vpliva geografske razdalje na podobnost med združbami. Vrednost  $R$ , ki nam pove stopnjo korelacije (pri  $R = 1$  sta spremenljivki maksimalno soodvisni) je bila 0,2008, rezultat pa je hkrati statistično neznačilen, saj ima  $p$ -vrednost 0,102. S takšnim rezultatom ne moremo potrditi vpliva geografske razdalje na podobnost med združbami.

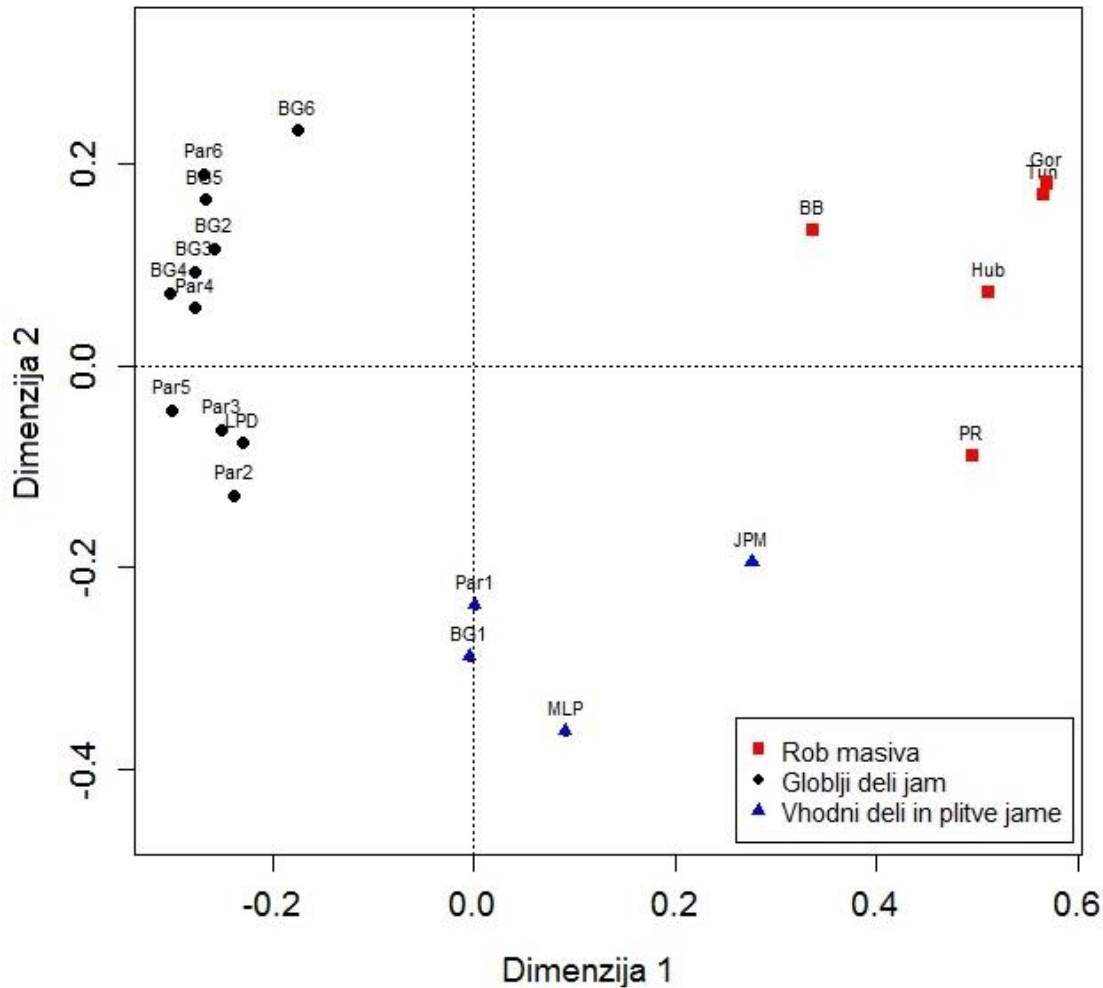
Nadmorska višina vhoda ima vsaj delen vpliv na sestavo troglobionske združbe. Primerjali smo razliko v nadmorskih višinah vhodov in podobnost med združbami. Vrednost  $R$  je bila 0,5411, pri  $p = 0,004$ .

Mantelov test odvisnosti med razlikami v celokupni globini jam in podobnostjo združb je dal negativen rezultat ( $R = -0,03669$ ) in je bil hkrati statistično neznačilen ( $p = 0,533$ ). Vpliva skupne globine jame na sestavo združbe ne moremo potrditi.

### 3.4 ANALIZA PODOBNOSTI MED ZDRUŽBAMI

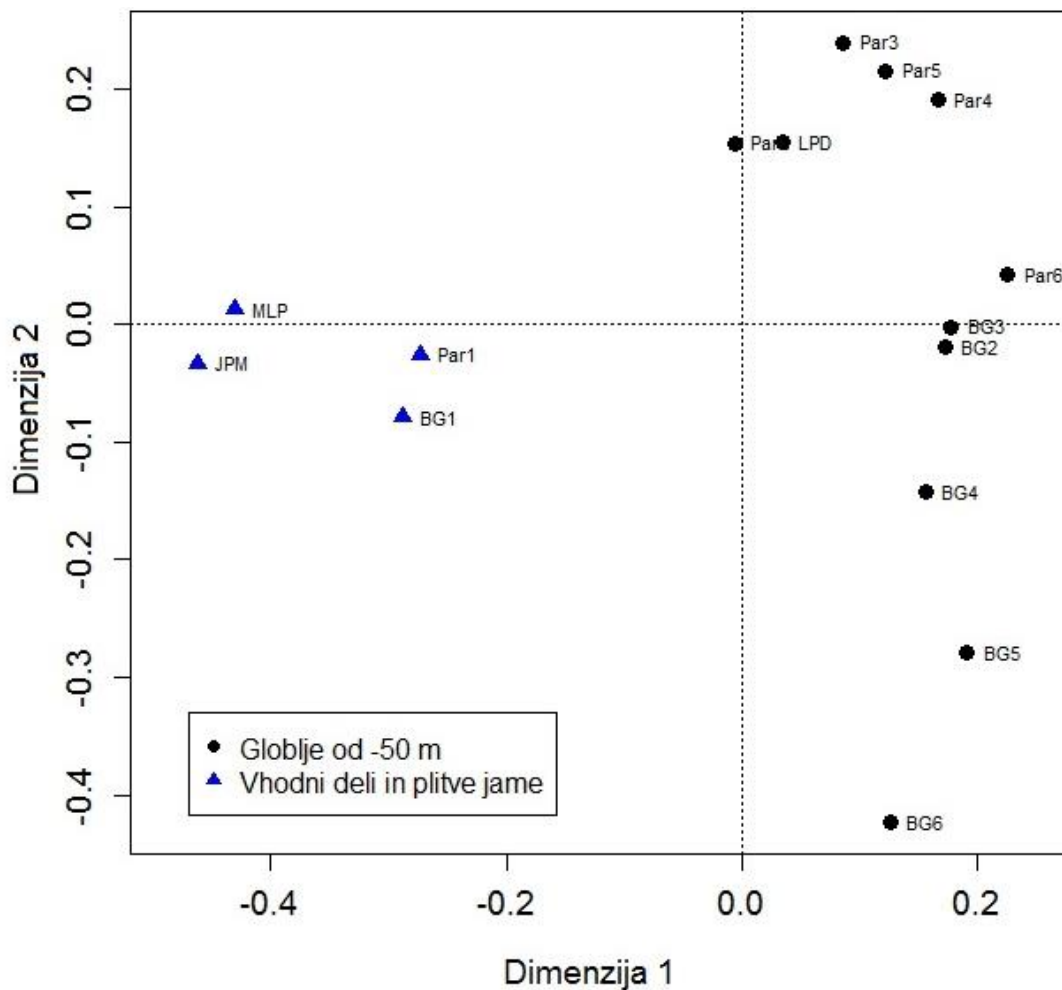
#### 3.4.1 Grafičen prikaz razlik med združbami

Z metodo PCoA smo primerjali združbe vseh jam in globinskih pasov znotraj jam. Prvi dve koordinati skupaj razložita 49 % variance, prva 39 in druga 10 %. Analiza je pokazala tri skupine (slika 10). Jame na robu masiva so si med seboj podobne in hkrati dokaj drugačne od jam na masivu. Drugo skupino tvorijo plitve jame na masivu in vhodni deli obeh globokih jam. Tretja skupina so: obe globoki jami in LPD.



Slika 10: Principal Coordinate Analysis izračunan s pomočjo Jaccardovega različnostnega indeksa iz binarnih podatkov, upoštevajoč troglobionte in netroglobionte. Bližje kot so si združbe na diagramu, bolj so si podobne in obratno.

Primerjali smo tudi jame na samem masivu (slika 11). Prvi dve dimenziji pojasnita 48 % variance, prva 30, druga pa 18 %. Še bolj nazorno kot pri prejšnji analizi se pokaže podobnost združb vhodnih delov globokih jam s plitvimi jamami v okolici, ter hkrati različnost vhodnih delov od globljih delov iste jame. LPD je zelo podobna notranjim delom Par, kljub temu, da sta geografsko dokaj oddaljeni. Vhodnih delov LPD nismo vzorčili, zato je ne moremo razdeliti na vhodni in notranji del. Obe globoki jami (Par in BG) si nista tako podobni, kot bi pričakovali. Predvsem znotraj BG so različni pasovi dokaj oddaljeni drug od drugega, kar nakazuje veliko raznolikost med pasovi znotraj ene jame.



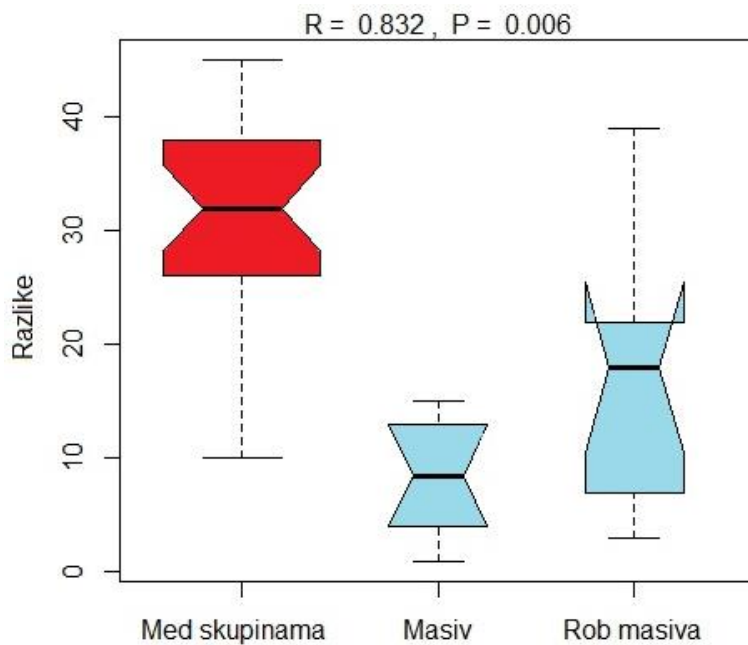
Slika 11: Principal Coordinate Analysis izračunan s pomočjo Jaccardovega različnostnega indeksa iz binarnih podatkov, upoštevajoč troglobionte in netrotroglobionte, za jame na masivu. Bližje kot so si združbe na diagramu, bolj so si podobne. Globine posameznih pasov so navedene v preglednici 2.

### 3.4.2 Potrjevanje dveh skupin favne glede na lokacijo na masivu

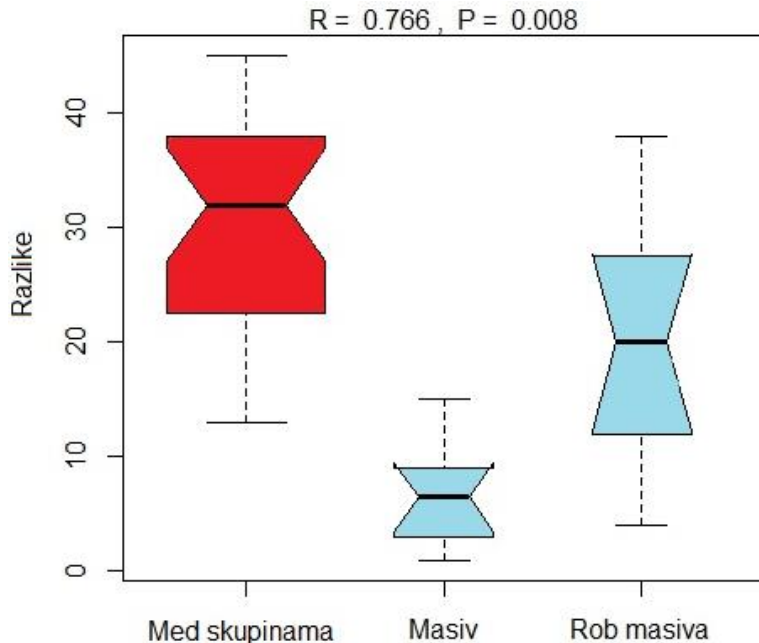
Z ordinacijsko metodo PCoA smo torej pokazali, da se združbe jam na masivu razlikujejo od združb jam na robu masiva (glej prejšnje poglavje). Z metodo ANOSIM pa smo preverili, ali obstaja med tema dvema skupinama favne statistično značilna razlika, ki je večja, kot so razlike znotraj posamezne skupine. Če za izračun uporabimo združbe troglobiontov in netrotroglobiontov, je razlika med obema skupinama večja kot so razlike znotraj skupin, vrednost R je visoka (0,832) pri nizkem  $p=0,007$  (slika 12). Če ponovimo postopek na združbah z zgolj troglobionti, dobimo



prav tako visoko vrednost  $R = 0,766$  pri  $p = 0,009$  (slika 13). Grafična predstavitev testa nazorno pokaže, da obstajajo razlike med združbami znotraj ene skupine, a so razlike med skupinama mnogo večje. S testom smo potrdili, da sta si skupini združb, določeni glede na lego jame na masivu, statistično značilno različni. Hkrati tudi opazimo, da je raznolikost med združbami na robu masiva večja.



Slika 12: Box-Whisker diagram ANOSIM testa, upoštevajoč troglobionte in netroglobionte, prikazuje razlike med združbami jam na masivu (»Masiv«), razlike med združbami jam na robu masiva (»Rob masiva«) in razlike med obema skupinama združb (»Med skupinama«, rdeče). Razlike med skupinama združb so večje kot razlike znotraj posamezne skupine.

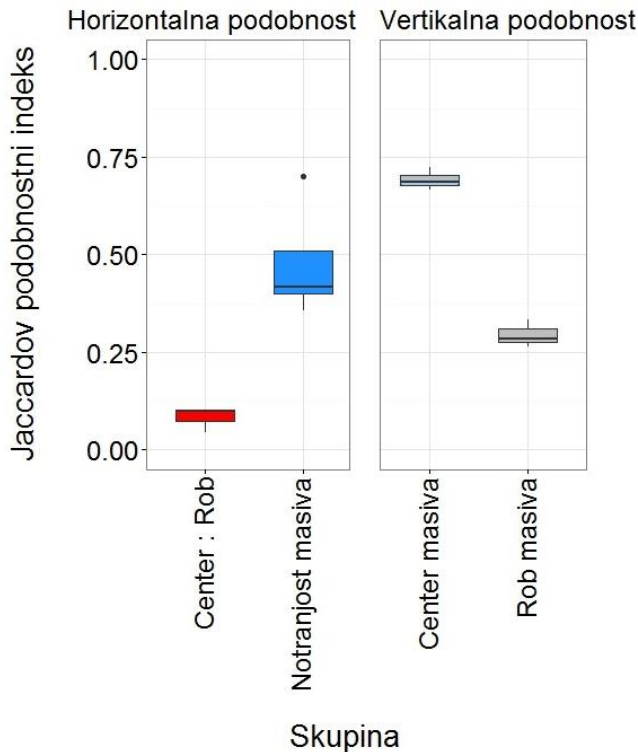


Slika 13: Box-Whisker diagram ANOSIM testa, upoštevajoč troglobionte, prikazuje razlike med združbami jam na masivu (»Masiv«), razlike med združbami jam na robu masiva (»Rob masiva«) in razlike med obema skupinama združb (»Med skupinama«, rdeče). Razlike med skupinama združb so večje kot razlike znotraj posamezne skupine.

### 3.4.3 Horizontalne povezave med združbami

Masiv smo razdelili na tri višinske pasove in primerjali podobnost združb v enakih pasovih na različnih delih masiva in različne pasove na enakih delih masiva. Vrednost Jaccardovega podobnostnega indeksa (JPI) 1 pomeni, da imata združbi skupne vse taksone, 0 pa da nimata nobenega. Povprečni vrednosti horizontalnih primerjav sta:  $JPI_{(Center:Rob)}=0,08$ ,  $JPI_{(Notranjost\ masiva)} = 0,41$ , povprečni vrednosti vertikalnih primerjav pa:  $JPI_{(Rob)}=0,29$  in  $JPI_{(Center)}=0,69$ . Horizontalna podobnost med notranjostjo in robom masiva (rdeče) je dosti manjša kot podobnost med združbami na različnih višinah, a na enakem delu masiva. Horizontalna podobnost znotraj masiva je večja, pri tem pa izstopa podobnost vhodnih delov obeh globokih jam ( $JPI = 0,7$ ) (slika 14). S Kruskal-Wallisovim testom smo potrdili, da se skupine statistično značilno razlikujejo pri stopnji tveganja manjši od 0,05 – vrednost  $\chi^2$  je bila 11,3, pri treh stopnjah prostosti in p-vrednosti 0,01. Potrdili smo, da enaka nadmorska višina ne narekuje podobnosti med združbami. Nasprotno je podobnost združbami na različni višini a enakem delu

masiva večja. Nimamo pa vpogleda v razloge za razlike med združbami v notranjosti in na robu masiva.



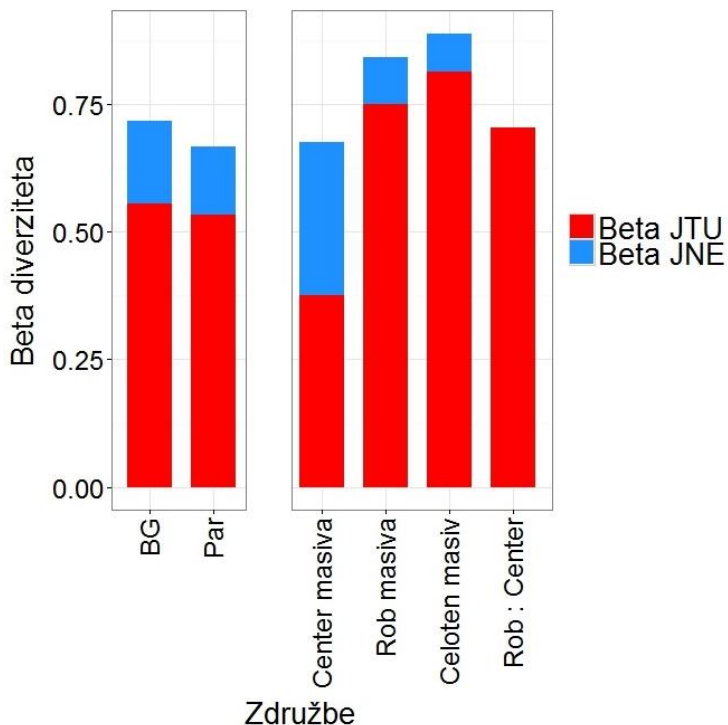
Slika 14: Box-Whisker diagram, primerjava horizontalne in vertikalne podobnosti med združbami. Horizontalno smo primerjali združbe jam na robu masiva z združbami globinskih pasov globokih jam na enaki nadmorski višini (Center : Rob) in združbe globinskih pasov na enaki nadmorski višini med obema globokima jamama (Notranjost masiva). Vertikalno smo primerjali podobnost med združbami jam iz enakih delov masiva (rob ali osrčje masiva) a na različnih nadmorskih višinah.

### 3.4.4 Beta-diverziteta

Beta-diverziteta troglobiontskih združb celotnega Trnovskega masiva je visoka ( $\beta_{JAC}(\text{celoten masiv}) = 0,89$ ). Združbe jam na robu masiva imajo večjo beta-diverziteto kot združbe jam na masivu ( $\beta_{JAC}(\text{rob}) = 0,84$  in  $\beta_{JAC}(\text{center}) = 0,68$ ). Beta diverziteta, če primerjamo vse združbe centra masiva z vsemi združbami roba masiva je  $\beta_{JAC}(\text{rob:center}) = 0,7$ . Prevladujoča komponenta beta-diverzitete v vseh primerih je komponenta izmenjevanja vrst ( $\beta_{JTU}(\text{celoten masiv}) = 0,81$ ,  $\beta_{JTU}(\text{rob}) = 0,75$ ,  $\beta_{JTU}(\text{center}) = 0,38$ ). Razlike med združbami jam na masivu in združbami jam na robu masiva grejo celo zgolj na račun prostorske izmenjave vrst ( $\beta_{JTU}(\text{Rob : Masiv}) = \beta_{JAC}(\text{rob:center})$ ). Le

manjši delež razlik med združbami gre na račun izgube vrst (vgnezdenja). Pri tem se kaže zanimiv vzorec: med združbami na masivu je delež vgnezdenja daleč največji ( $\beta_{JNE(\text{center})} = 0,3$ ,  $\beta_{JNE(\text{celoten masiv})} = 0,08$ ). Troglobiontska favna plitvih jam na masivu je podvzorec troglobiontske favne globokih jam, ali z drugimi besedami, globoke jame imajo, poleg vrst, ki so prisotne tudi v plitvih jamah nad njimi, še druge vrste.

Združbe globinskih pasov znotraj globokih jam imajo prav tako visoko beta-diverziteto ( $\beta_{JAC(BG)} = 0,72$  in  $\beta_{JAC(Par)} = 0,67$ ). Večina razlik je posledica zamenjevanja vrst ( $\beta_{JTU(BG)} = 0,56$ ,  $\beta_{JTU(Par)} = 0,54$ ). Delež vgnezdenja znotraj obeh globokih jam je višji kot delež vgnezdenja skozi celotni masiv ( $\beta_{JNE(BG)} = 0,16$ ,  $\beta_{JNE(Par)} = 0,13$ ). Vrstno manj pestri plitvejši deli globokih jam so podvzorci najbolj pestrih delov teh jam, to sta najgloblji pas v Par in srednji pas v BG.

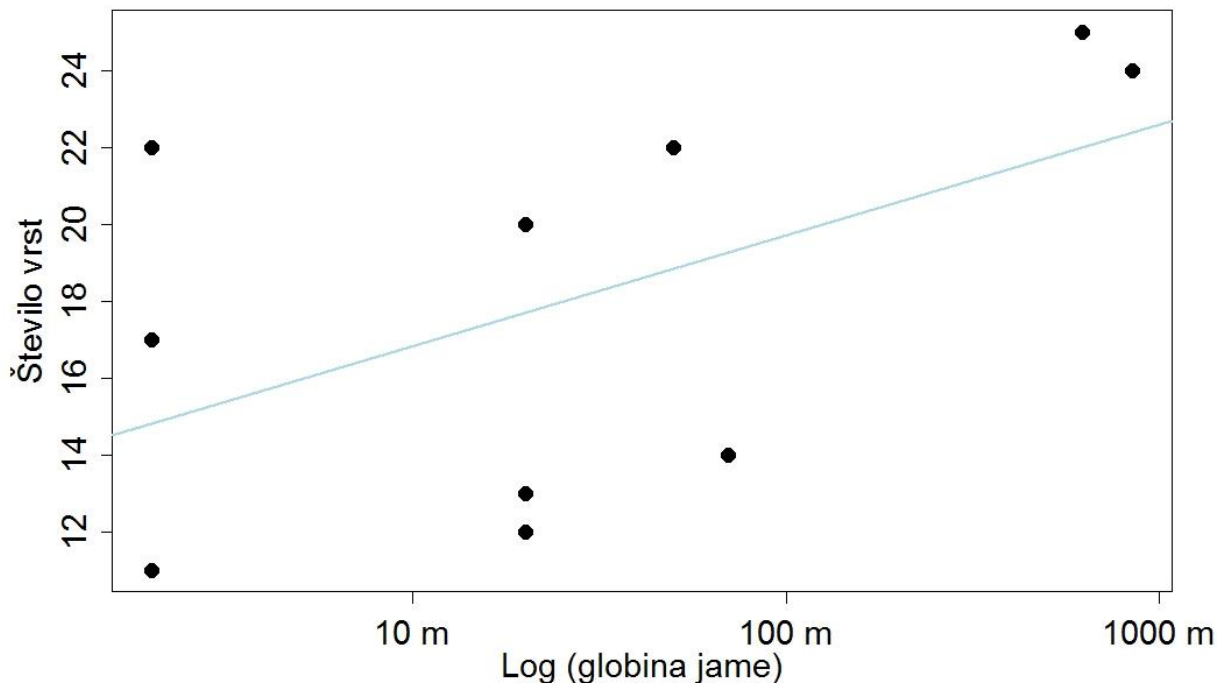


Slika 15: Beta-diverziteteta znotraj obeh globokih jam, jam na centru masiva (Par, BG, MLP, JPM, LPD), jam na robu masiva (Gor, BB, Tun, PR, Hub) in jam celotnega masiva, kot vsota komponente zamenjevanja vrst (JTU) in vgnezdenosti (JNE). Zadnji stolpec prikazuje beta-diverziteteto med združbami jam na robu masiva in združbami jam na masivu.

### 3.5 VPLIV GLOBINE JAME NA DIVERZITETO

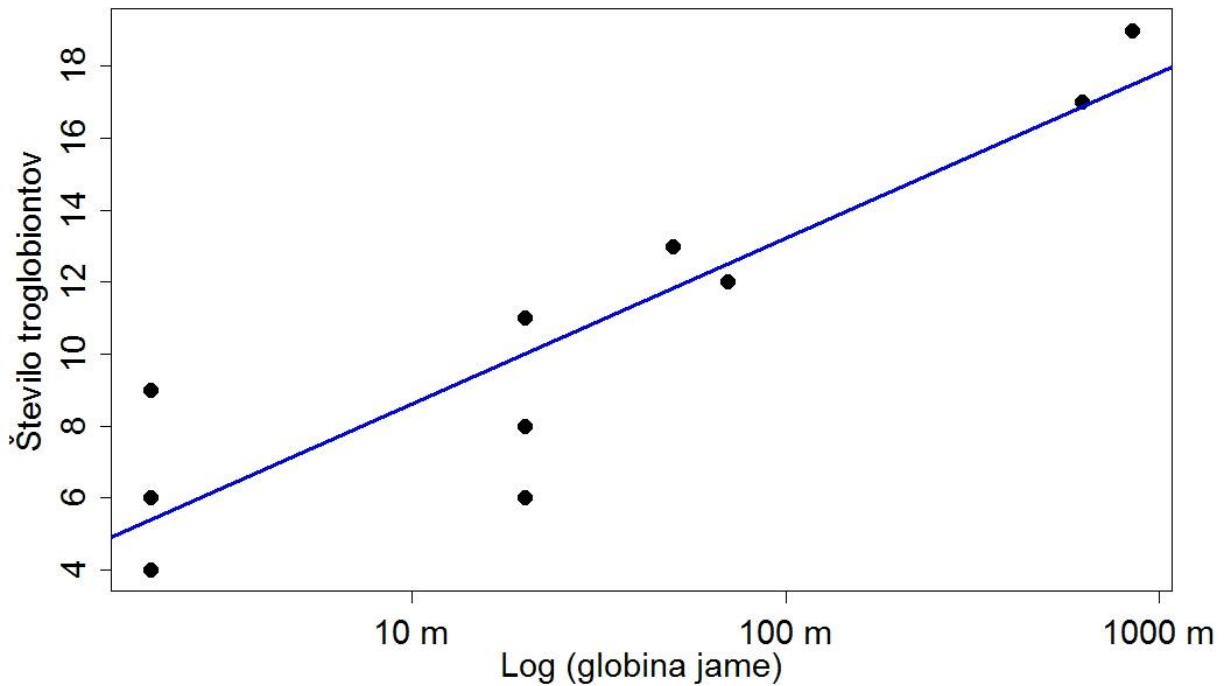
Število vseh vrst, število troglobionskih vrst in Shannonov indeks upoštevajoč vse vrste oziroma le troglobionte smo korelirali z globino vzorčenih jam. Kjer smo lahko podatkom pripisali statistično značilen linearni regresijski model, je le ta na grafu prikazan s temno modro barvo. V primerih, ko linearni regresijski model ni statistično značilen, je na grafu svetlo modre barve.

Število vseh vrst (troglobionti in netroglobionti) z globino narašča, a korelacija ni statistično značilna,  $p = 0,12$  (slika 16). Izstopajo tiste plitve jame, v katerih smo našli veliko netroglobionskih vrst, kar je verjetno posledica višjih temperatur in večjih količin organskega materiala v jami (npr. jama Pajkova reža).



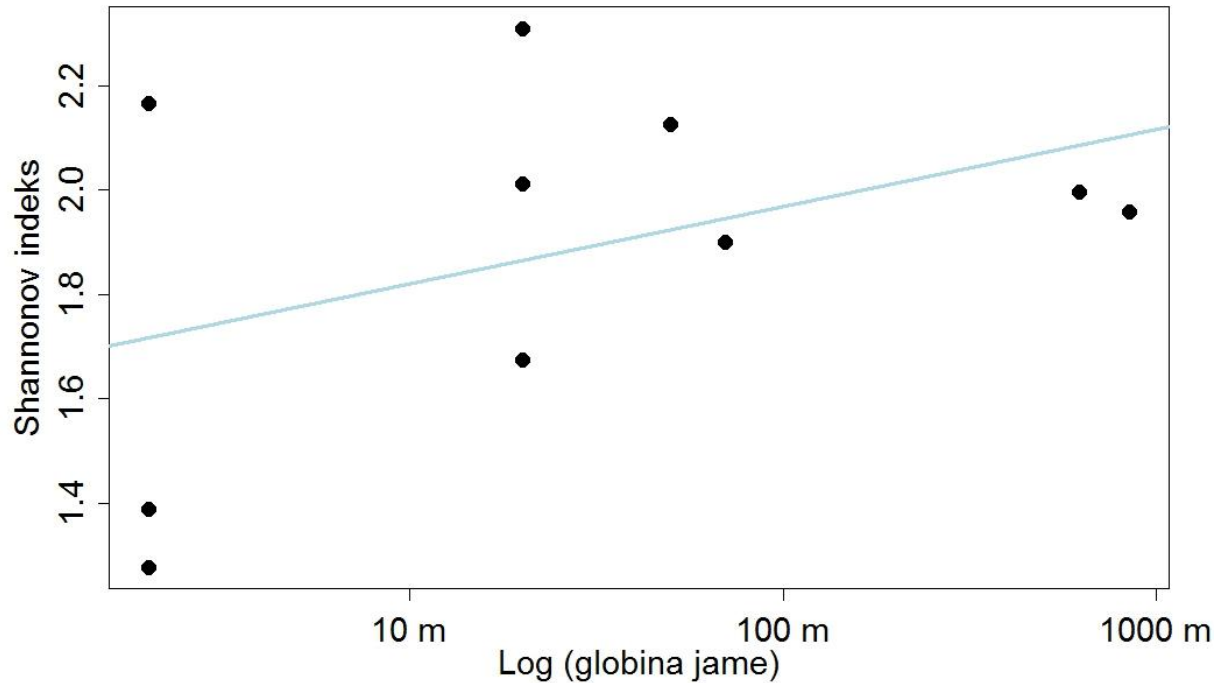
Slika 16: Število vseh vrst glede na globino jame, linearni regresijski model je statistično neznačilen ( $p=0,12$ ).

Število troglobiontov narašča z globino jame (slika 17). Linearni regresijski model je statistično značilen ( $p = 0,0002$ ) in kaže naraščanje števila troglobionskih vrst z naraščajočo globino jame. Formula regresijske premice je:  $Y = 4,14 + 4,17 \log(X)$ , s korelacijskim koeficientom  $r^2 = 0,84$ .



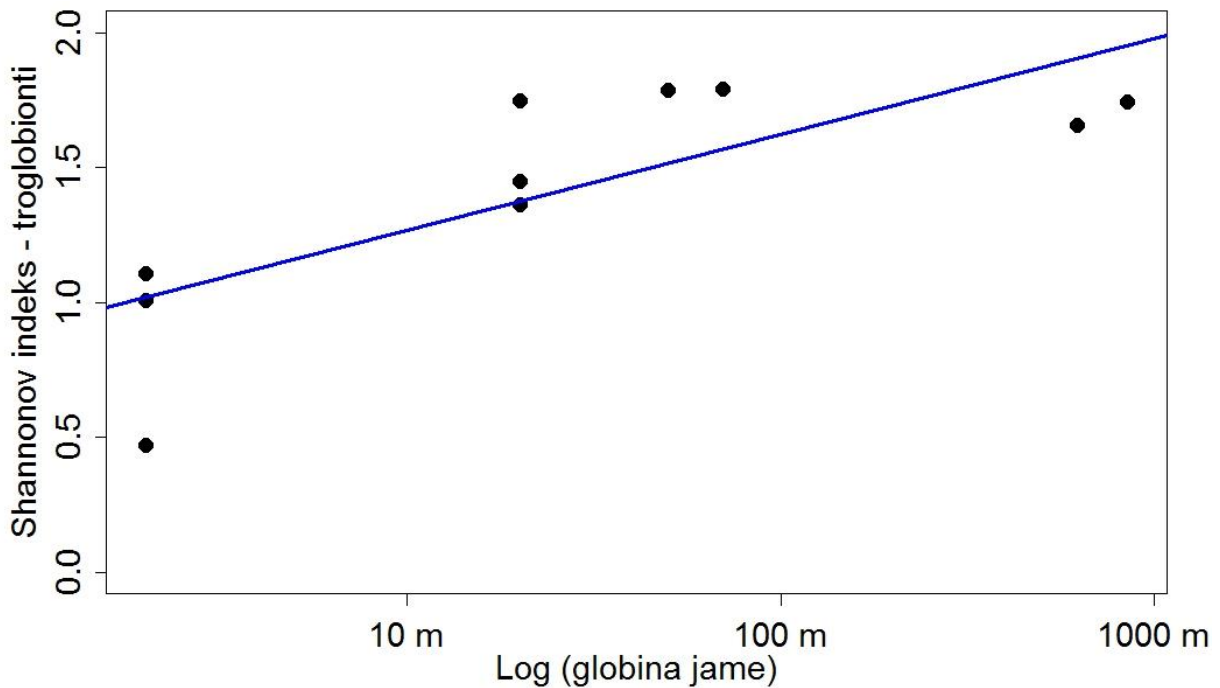
Slika 17: Število troglobionskih vrst glede na globino jame. Linearni regresijski model je statistično značilen in kaže naraščanje števila troglobionskih vrst z naraščajočo globino jame.

Shannonov diverzitetni indeks združb troglobiontov in netroglobiontov ni odvisen od globine jame (slika 19). Razlike v zastopanosti vrst so med združbami zelo velike. Nizke vrednosti indeksa se pojavljajo tam, kjer smo našli posamezen takson v zelo velikem številu (predvsem vrste iz skupine Collembola).



Slika 18: Shannonov indeks združb troglobiontov in netroglobiontov v odvisnosti od globine jame, linearni regresijski model je statistično neznačilen ( $p = 0,22$ ).

Če upoštevamo le troglobionte, se izkaže, da Shannonov diverzitetni indeks narašča z globino jame (slika 19). Linearni regresijski model, ki opisuje odnos med indeksom in globino je statistično značilen ( $p = 0,008$ ), s formulo regresijske premice  $Y = 0,91 + 0,35 \log (X)$  in korelacijskim koeficientom  $r^2 = 0,60$ . Naraščanje Shannonovega indeksa v odvisnosti od globine je manjše kot naraščanje golega števila troglobiontskih vrst – iz tega lahko sklepamo, da imajo globoke jame sicer več vrst troglobiontov, a so ti pogosto bolj neenakomerno zastopani kot v plitvih jamah.



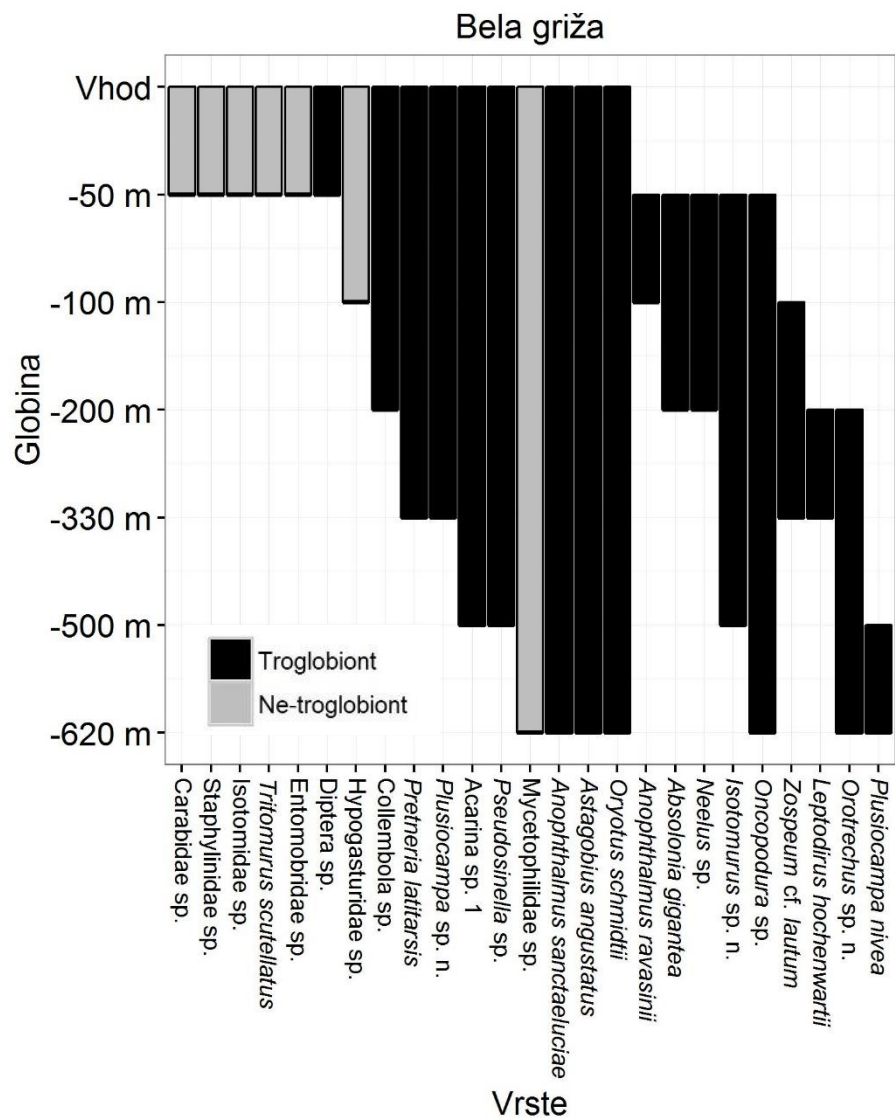
Slika 19: Shannonov indeks troglobiontskih združb v odvisnosti od globine jame. Linearni regresijski model je statistično značilen in kaže naraščanje alfa diverzitete troglobiontskih združb z naraščajočo globino jame.

### 3.6 ZDRUŽBE GLOBOKIH JAM

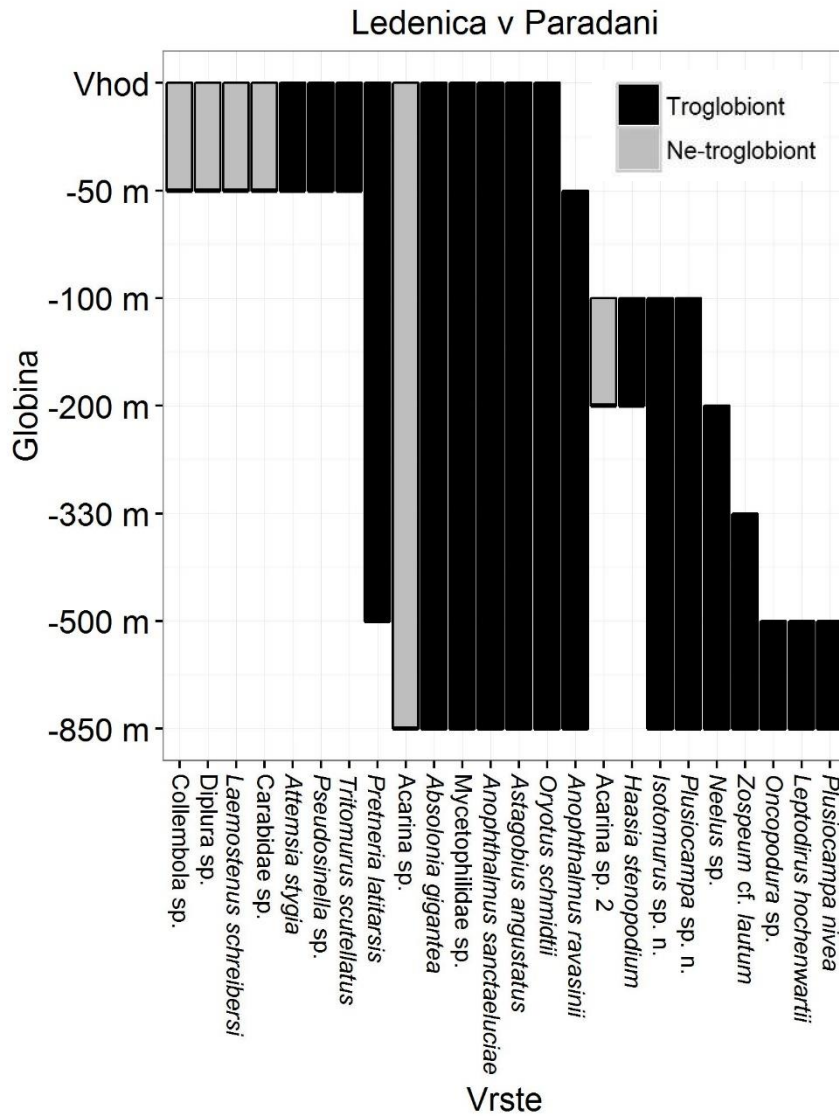
#### 3.6.1 Profili pojavljanja vrst

Profili pojavljanja vrst skozi jamo prikazujejo, kako se z globino spreminja vrstna zastopanost. Netroglobiontske vrste so prisotne predvsem v delih blizu vhoda, razen letočih predstavnikov, ki jih najdemo skozi celotni globoki jami. Troglobionti se vzdolž globinskega gradienta pojavljajo v različnih vzorcih: nekatere vrste so prisotne skozi celo jamo, druge le v manjšem delu jame. Tudi v najglobljih delih globokih jam najdemo vrste, ki višje niso prisotne (slika 20, 21). Unikatne vrste, to je vrste, ki jih nismo našli v plitvih jamah, niso omejene na neko globino ali del jame (slika 22).

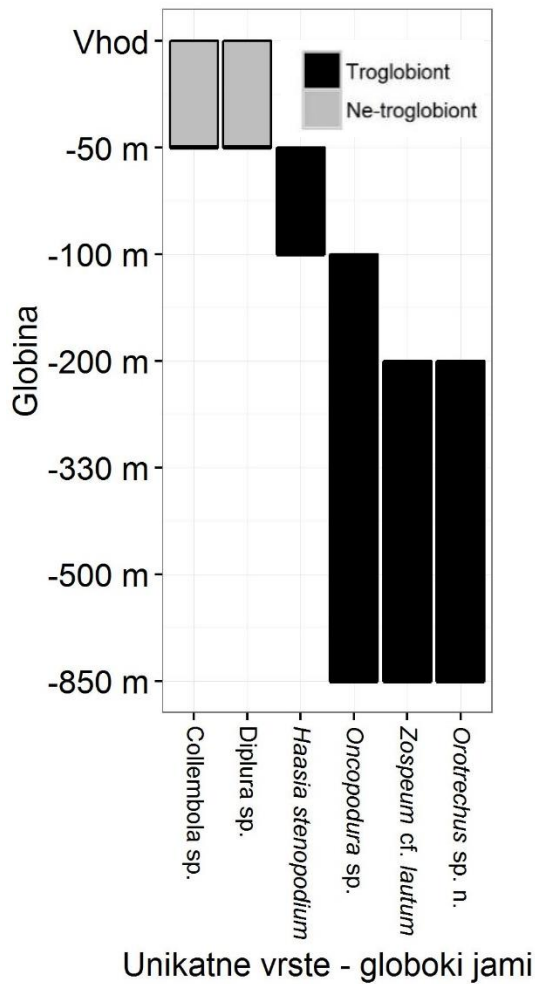




Slika 20: Profil pojavljanja troglobiontskih in netroglobiontskih vrst vzdolž globinskega gradienta, Bela griža 1.



Slika 21: Profil pojavljanja trogliontskih in netrogliontskih vrst vzdolž globinskega gradienta, Velika ledena jama v Paradani.

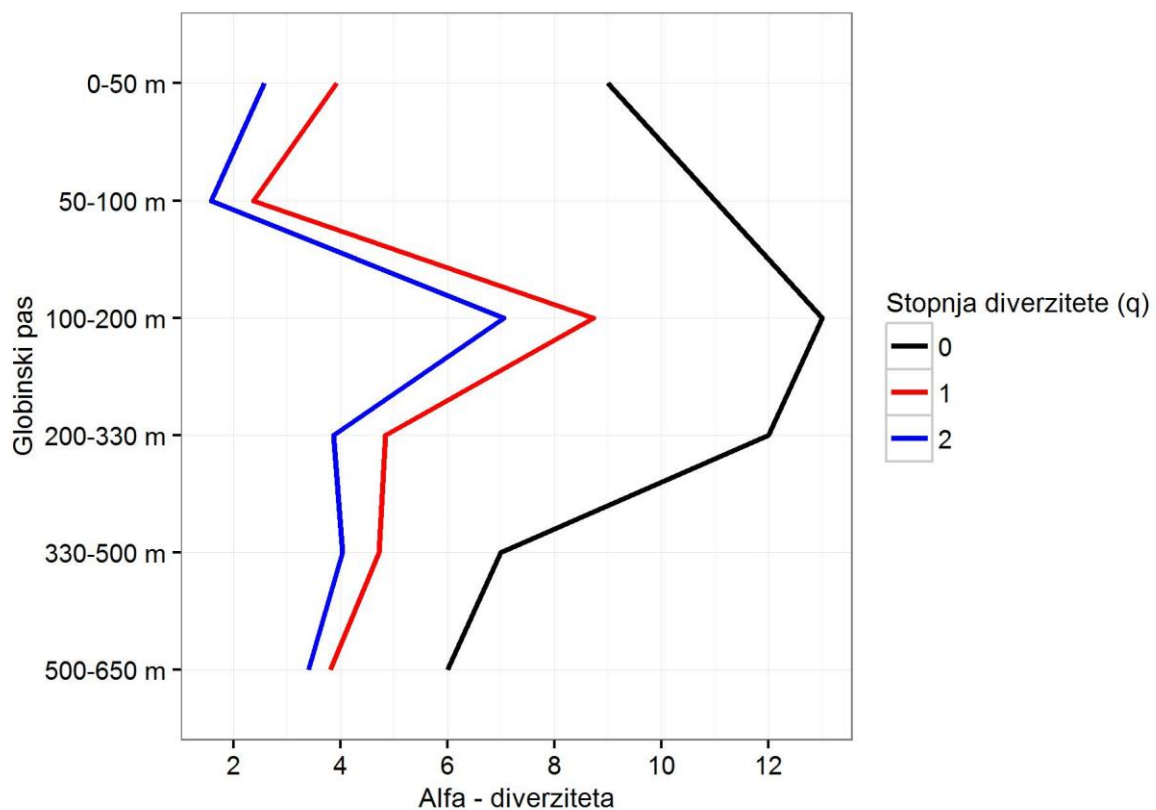


Slika 22: Profil pojavljanja vrst, najdenih zgolj v eni ali obeh globokih jamah.

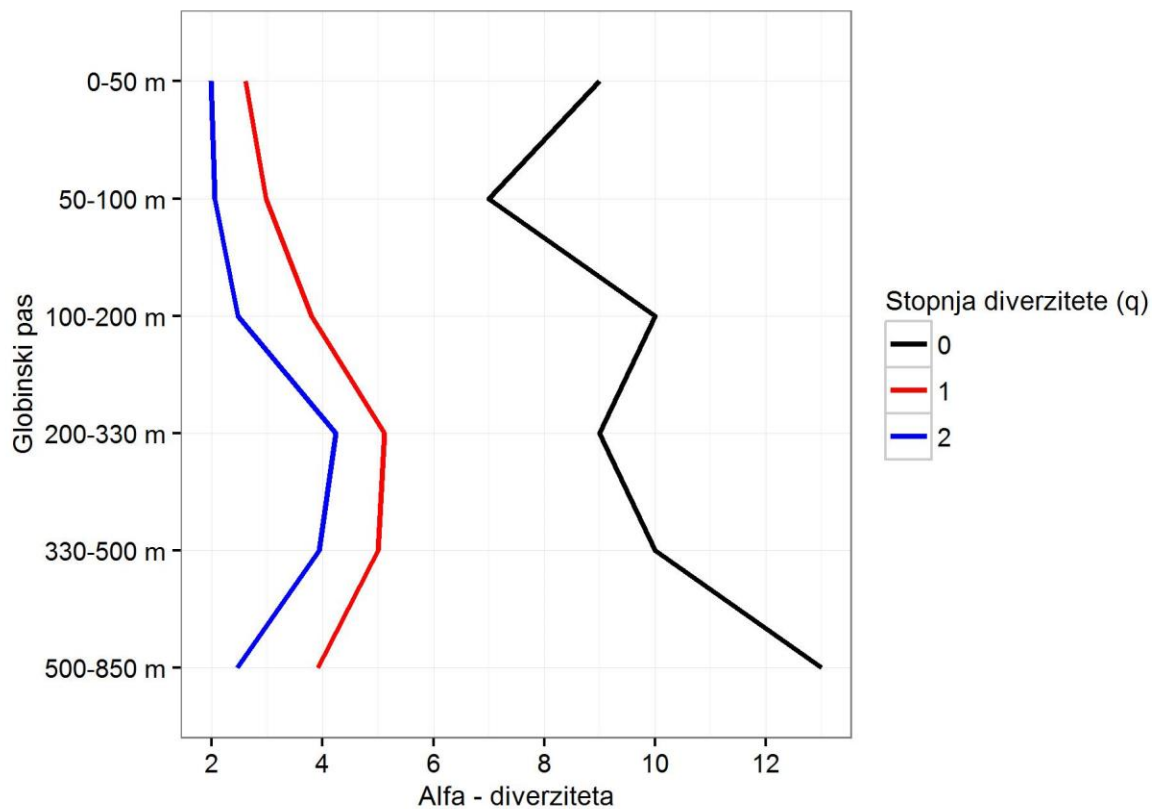
### 3.6.2 Diverzitetni profili

Diverzitetna profila obeh globokih jam prikazujeta spreminjanje alfa-diverzitete vzdolž globinskih pasov. Pri stopnji diverzitete  $q = 0$  se profil obnaša kot število vrst, pri  $q = 1$  kot Shannonov diverzitetni indeks in pri  $q = 2$  kot Simpsonov diverzitetni indeks. Slednja dva poleg števila upoštevata tudi abundanco vrst. Enakomerneje kot so vrste zastopane, višja sta indeksa. V Beli griži 1 sta tretji in četrti globinski pas (100 m do 330 m globine) bolj pestra od plitvejših dveh tako po številu vrst, kot če vzamemo v ozir tudi zastopanost posamezne vrste (slika 23). Tudi tu vidimo, da pestrost golega števila vrst ne sledi nujno diverzitetnim indeksom pri katerih

upoštevamo abundanco. Globlji pasovi imajo manj vrst, a so te enakomerneje zastopane. V Veliki ledeni jami v Paradani so deli globlje od 200 m v vseh ozirih bolj pestri kot vhodni, najgloblji pas ima največje število troglobiontskih vrst, Shannonov in Simpsonov indeks pa sta v najglobljem delu nižja (slika 24). Alfa-diverziteta obeh globokih jam vsaj do neke globine narašča z globino, predvsem se to izkaže na primeru Velike ledene jame v Paradani.



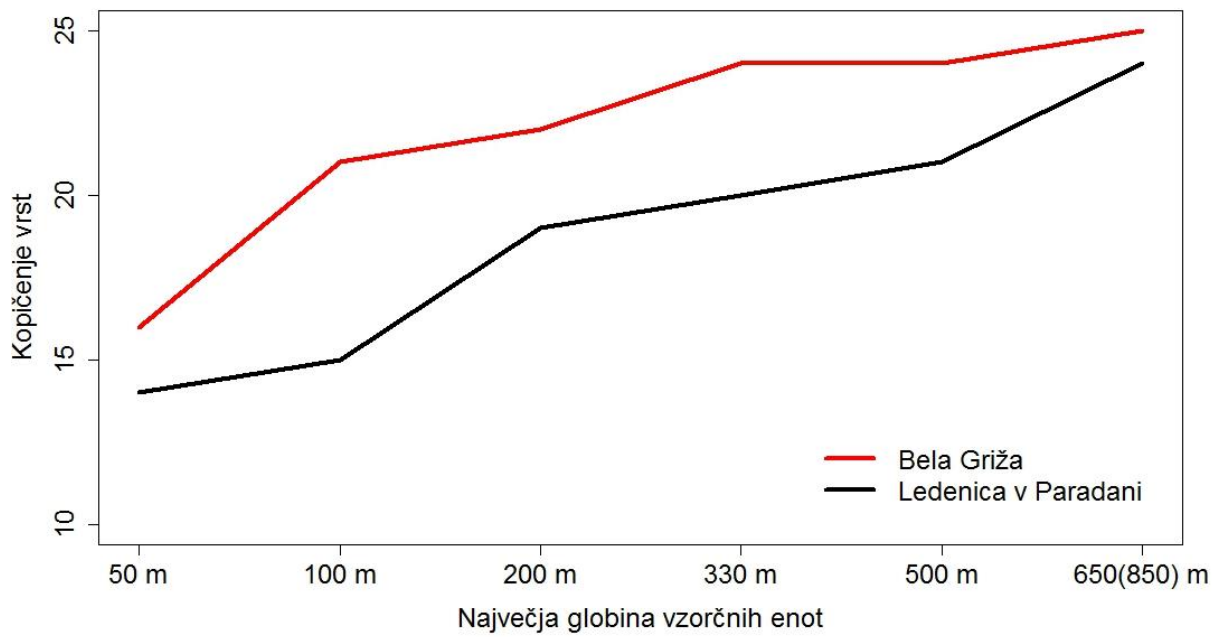
Slika 23: Diverzitetni profil globinskih pasov Bele griže 1, troglobionti.



Slika 24: Diverzitetni profil globinskih pasov Velike ledene jame v Paradani, troglobionti.

### 3.6.3 Kopičenje vrst

Vrste se v obeh globokih jamah kopičijo skozi celo globino jame. Tudi najgloblji deli prispevajo k celokupnem številu zajetih vrst (slika 25).



Slika 25: Kopičenje vrst od vhoda proti dnu jame, obe globoki jami.

#### 4 RAZPRAVA

V nalogi smo raziskali favno 10 različno globokih jam Trnovskega gozda na različnih nadmorskih višinah in na različnih delih masiva. Ujeli smo vsaj 35 vrst in morfovrst troglobiontov. Največje število troglobiontskih vrst smo našli v Veliki ledeni jami v Paradani, kjer smo skupno ujeli 18 troglobiontskih vrst. Če vzamemo v ozir, da so jame z 20 in več troglobiontnimi vrstami nekoč obravnavali kot vroče točke podzemeljske biodiverzitete (Culver in Sket, 2000), je biotska pestrost podzemlja Trnovskega gozda zagotovo visoka. Pasti smo postavljali le dvakrat, živali nismo aktivno iskali s pregledovanjem terena in v nalogi nismo upoštevali najdenih stigobiontov. Upoštevaajoč stigobionte bi vsaj Velika ledena jama v Paradani lahko postala t. i. vroča točka podzemeljske biodiverzitete. Trnovski gozd je zato zagotovo zanimiv za nadaljnje raziskave. Omejitvam vzorčenja navkljub, smo dobili dober vpogled v združbe raziskovanega kraškega masiva.



Slika 26: *Astagobius angustatus* (levo), najštevilčnejša vrsta hrošča v jamah na masivu (foto: Kunaver U., 2015).

Slika 27: *Laemostenus schreibersi*, najštevilčnejša vrsta hrošča v jamah na robu masiva (foto: Kozel P., 2016).

Testirali smo dve hipotezi o spreminjanju favne skozi masiv, ki se pojavljata v različnih literaturah: hipotezo o globoki jamski favni, ki se razlikuje od plitvejše favne v okolici in hipotezo votlinskih omrežij, po kateri je favna globljih delov jam povezana tudi s favno jam na enaki nadmorski višini na robu masiva. Globokojamske združbe se razlikujejo od združb nad

njimi, kar kaže visoka stopnja beta-diverzitete, z visoko stopnjo zamenjevanja vrst. Razlike med združbami pa v večini niso posledica drugih, na globoko jamsko okolje prilagojenih vrst, kot bi bilo pričakovati glede na dosedanje objave o globokojamski favni (Bedek in sod., 2012; Novak in sod., 2012; Sendra in Reboleira, 2012). Pojavljajo se vrste, ki jih je moč zaslediti v širši okolici globokih jam. Drugače povedano, globoki deli jam so vrstno bolj pestri kot posamezne plitve jame nad njimi, a niso bolj pestri kot vse plitve jame prispevnega območja skupaj. Rezultati ne podpirajo modela neomejene disperzije skozi votlinski sistem, oziroma ga zaradi razlik v okoljskih spremenljivkah ni bilo mogoče zanesljivo testirati. Na podlagi dosedanjih objav in znanj smo razvili hipotezo lijaka, kjer globlji deli jam delujejo kot zbiralniki favne iz širše okolice. Naši rezultati se skladajo s to hipotezo, zato jo zagovarjamo še naprej.

Znotraj obeh globokih jam smo našli štiri vrste, ki so bile v obeh jamah ujete le globlje od 100 m in bi lahko nakazovale na obstoj na globine vezanih vrst. A ko analiziramo omenjene najdbe, ugotovimo, da ne podpirajo modela globokojamske favne. Dve najdeni vrsti sta *Leptodirus hohenwarti* Schmidt 1832, prva znanstveno opisana jamska žival, najdena v Postojnski jami, razširjen tudi na območju Trnovskega gozda (SubBioDatabase, 2016) in *Zospeum lautum* Frauenfeld, 1854, prvič najden v Markonovi jami blizu Ljubljane (Rašica), razširjen pa vsaj od Ljubljane do Trsta (Welter-Schultes, 2012). Vrsti izven območja raziskave nista omejeni na velike globine. Obe najdbi potrjujeta, da so globlji deli jam povezani s plitvejšimi predeli in si z njimi delijo vsaj del favne. Drugi dve vrsti sta še neopisani. Obe imata močno razvite troglomorfoze. Krešič *Orotrechus* sp. n. je majhen, dorziventralno sploščen plenilec. Vrste iz tega rodu so značilne za MSS, na kar namiguje njihova sploščena oblika telesa. V Beli griži 1 smo našli tri osebke, od tega dva v pasteh in enega po naključju blizu pasti. V želji po ulovu več primerkov smo v jami še trikrat postavili živolovne pasti. Vsakič smo tudi intenzivno pregledovali površine in substrat skozi celo jamo. Našli nismo nobenega dodatnega primerka. Zaradi majhnega števila ujetih živali ne moremo sklepati o razširjenosti vrste. Morfologija živali nakazuje, da vrsta živi v sistemu razpok. Bilo bi nenavadno, če bi bila omejena zgolj na sistem razpok in substrat v globljih delih jame. Druga še neopisana vrsta, v globokih jamah najdena zgolj globlje od 100 m, je *Plusiocampa* s. str. sp. n., brezoka, vitka dvojnorepka, z zelo dolgimi antenami in nogami (slika 28). Najdena je bila le nižje od 500 m. Višje pa smo našli zgolj njej



podobno *Plusiocampa* (*Stygiocampa*) *nivea* Joseph 1882. Na prvi pogled bi najdba lahko nakazovala bolj specializirano in na velike globine omejeno vrsto Diplura, a ugotovitve iz Ledenice pri Dolu kažejo drugače.

Skakač *Isotomurus* sp. n. je naslednja v vrsti novoodkritih živali, najdena v obeh globokih jamah, v pasteh globlje od 50 m. Ima podolgovato telo, za to družino nenavadno dolge antene in zelo velike kremplje na nogah, je brezoka (slika 29). Morfološko je podobna novi, še neopisani vrsti iz družine Isotomidae, najdeni v velikih globinah Lukine jame, Hrvaška (Lukić, 2015).



Slika 28: *Plusiocampa* sp. n. (foto: Kunaver U., 2015).



Slika 29: *Isotomurus* sp. n. (foto: Lukić M., 2016).

Tako *Isotomurus* sp. n., kot *Plusiocampa* sp. n. smo našli tudi v Ledenici pri Dolu, plitvi jami, v kateri so vzorčile generacije koleopterologov. Objave o hroščih iz te jame segajo do Müllerja in Pretnerja (1922, 1955), Bognolo (2001) pa je objavil celo prispevek o hroščih jame in vhodne doline, s katerim jo je postavil v svetovni vrh po številu troglobiontskih hroščev. Jama je v večji meri enostavno prehodna, globlji deli so dosegljivi z minimalnim znanjem vrvne tehnike ali prostega plezanja. Globoka je okoli 70 m. A razen podatkov o hroščih ne najdemo o favni Ledenice pri Dolu ničesar. Dve visoko troglomorfni vrsti sta ostali neopaženi, kljub mnogim obiskom in raziskavam različnih generacij. Naše ugibanje je, da so bili hrošči edina ciljna skupina preteklih raziskovalcev in prilov v vabah jih ni zanimal. Z željo po celostnem raziskovanju podzemeljske favne, se je začelo krepiti tudi poznavanje drugih taksonov in nove najdbe niso nujno omejene na še neraziskana območja. Pomembno pa je sodelovanje med raziskovalci. V Sloveniji še vedno nimamo strokovnjakov za določene skupine in pri določanju živali za pričujočo nalogo smo sodelovali s strokovnjaki iz vsaj štirih držav. Živali najdene v globokih delih jam se torej v večini primerov pojavljajo tudi v plitvih jamah v okolici, za tiste, ki se ne, pa imamo premalo podatkov, da bi lahko na podlagi teh najdb potrdili hipotezo globoke jamske favne.

Vprašali smo se tudi, katere živali smo našli zgolj v globokih jamah, neodvisno od globine najdb. Šest vrst je bilo prisotnih zgolj v obeh globokih jamah, od tega dve netroglobiontni. Vsi troglobionti so bili najdeni globlje od 50 m. Med njimi so: že omenjena polž *Zospeum lautum* in krešič *Orotrechus* sp. n., skakač iz rodu *Oncopodura*, ki jih zaradi poškodb (posledica delovanja fiksativa) ni bilo mogoče določiti do vrste in *Haasia stenopodium* Strasser 1966, dvojnonoga, ki prej s tega območja ni bila poznana. Najdbe vrst v globokih jamah, ki so na videz unikatne za to območje, a že najdene v širši okolici, tudi iz plitvih jam, ne podpirajo hipoteze globokojamske favne, v nadaljevanju pa bomo opisali, kako jih lahko pojasnimo s hipotezo lijaka. Najdbi nove vrste hrošča in nedoločljivega skakača pa zgolj potrjujeta, da bi bilo treba za čim bolj popoln pregled jamske favne območja uporabiti različne metode nabiranja ter določanja živali.

O globoki jamski favni, ki bi bila izolirana od favne nad njo in bi jo predstavljale stare, reliktno vrste, oziroma bi se razvijala ločeno v nove, drugačne vrste, torej ne moremo govoriti. Hipoteze o globoki jamski favni na območju Trnovskega gozda ne moremo potrditi. Se pa globoke jame, v določenih pogledih, vseeno razlikujejo od plitvih, pojavljajo se na videz unikatne vrste, ki pa so bile v tej ali v preteklih raziskavah najdene v širši okolici globokih jam. Število ujetih troglobiontskih vrst narašča s celokupno globino jame. Globoke jame nudijo živalim več razpoložljivega habitata, zato je tak rezultat logičen. Poleg tega so globlji deli jam bolj pestri od plitvejših delov ter od plitvih jam v okolici. Število vrst v Ledeni jami v Paradani je največje v najglobljih delih jame. Jama tu spremeni svoj vertikalni značaj, dosežemo velik kolektor, ki zbira in usmerja vodo proti končnim sifonom. V Beli Griži 1 pa število vrst narašča le do neke globine. Manj troglobiontov v delih globlje od 330 m bi lahko pripisali spremembi morfologije jame – pasti smo postavljali v stranskem breznu, skozi katerega se pretaka manj vode. Glavnega brezna, kamor se steka glavnina vode in ki v končni fazi doseže sifon, iz varnostnih razlogov ni bilo mogoče obiskati. Indeksa, ki upoštevata abundanco, v Beli Griži 1 sledita trendu spreminjanja števila vrst in sta najvišja v pasu med 100 in 200 m globine. V Ledeni jami v Paradani pa proti dnu upadeta, kar razlagamo z najdbami vrst, ki so bile zelo maloštevilčne. Večjo pestrost v globljih delih jam bi lahko pojasnila hipoteza lijaka.

Kot smo pojasnili v uvodu, bi globlji deli jam lahko delovali kot grlo lijaka, ki zbira favno plitvejših predelov v širši okolici jamskega vhoda, gravitacija in voda pa jo prineseta v globino. Hierarhično omrežje vertikalnih prevodnikov vode v masivu je sestavljeno iz kanalčkov, ki zbirajo vodo s širšega območja v vedno večje nadrejene prevodnike, ki se na koncu stekajo v eno samo veliko vertikalno. Po tej hipotezi bi morali imeti globlji odseki jame (to je zbiralniki vode s širšega območja) bogatejšo favno kot zgornji deli, primerljivo z vsoto favne več plitvih jam v okolici, oziroma povedano drugače: vrstna sestava globoke jame je vsota vrstnih sestav plitvejših jam v okolici vhoda. Tak mehanizem razloži tudi navidezno unikatne globokojamske vrste, ki so v resnici prisotne tudi v plitvih jamah širše okolice. Prav tako pojasni najdbe vrst, ki jih sicer nismo našli v plitvih jamah, so pa znani podatki o najdbah v širši okolici. Združbe plitvih jam v okolici se lahko nekoliko razlikujejo. Vrsto, ki se pojavlja sporadično ali celo na zgolj eni lokaciji, bi s pregledovanjem le nekaj plitvih jam enostavno zgrešili. Takšno vrsto pa

bi vseeno lahko našli v globokih delih masiva, ki so povezani z izvorno lokacijo vrste. Ena od posledic napovedi je tudi, da bo v njej več vrst kot v bolj plitvih. Nekonsistenco med spreminjanjem golega števila vrst in Shannonovega indeksa, ki upošteva še abundanco, pripisujemo načinu lova živali. S talnimi pastmi z vabo zajamemo predvsem plenilce in mrhovinarje. Vrste, ki jih vaba ne privlači, se v past ujamejo zgolj po naključju in je zato njihovo število navadno zelo majhno. Prav tako obstaja možnost, da ujamemo manj živali, ki preferirajo majhne prostore, razpoke v matični kamnini. Na ta način torej ne zajamemo enakovrednega deleža vseh ekoloških skupin živali, prisotnih v nekem okolju. Zato je potrebno, še posebej v primeru podzemeljskih habitatov, za katere so značilni majhni vzorci, upoštevati različne aspekte alfa-diverzitete. V globokih jamah smo, napram plitvim jamam, večkrat našli zelo maloštevilčne vrste (vrste s po nekaj ali celo le enim najdenim osebkom). Nasprotno imajo plitve jame bolj enakomerno zastopane troglobiontske vrste, a je teh vrst manj. Rezultati tudi kažejo, da so plitve jame na masivu podvzorci globokih jam. Prav tako rezultati spreminjanja alfa-diverzitete znotraj obeh globokih jam kažejo sliko, ki bi lahko bila posledica enakega mehanizma - tudi najgloblji predeli pripomorejo k skupnemu številu vrst, v obeh jamah so globlji deli bolj pestri, čeprav v Beli griži 1 pestrost ni največja na dnu. Predlagano hipotezo lijaka naši rezultati podpirajo, zato jo še naprej zagovarjamo.

Obravnavali smo tudi podobnost med združbami na različnih delih masiva. Med favno na enaki nadmorski višini na robu masiva in favno v notranjosti le malo podobnosti, dosti manj kot so si podobni različni nadmorski pasovi na enakem delu masiva. Nadalje, skupna taksona med najgloblji delom jam na osrčju in jamami na robu na enaki nadmorski višini sta zgolj dva. Najpogostejša je *Absolonia gigantea*, skakač s široko razširjenostjo (našli smo jo v večini jam na različnih delih masiva in različnih globinah), za katerega ne moremo sklepati, ali je prišel v notranjost masiva iz plitvejših jam na masivu ali z aktivnim horizontalnim premikanjem. Drug takson skupen globinam in robnim jamam pa je morfovvrsta pršice, za katero ne moremo izključiti napake pri določitvi, pršice smo namreč določali zgolj po morfologiji telesa, hkrati pa so bile pogosto močno poškodovane. Naslednja višinska pasova robne in osrednje favne nimata, poleg *A. gigantea*, ki je prisotna povsod, nobenega skupnega taksona. Najvišja pasova, torej najplitvejši deli globokih jam in najvišje ležeče jame na robu masiva imata, poleg *A. gigantea*,

skupni dve vrsti hroščev: *Leptodirus hochenwartii* in *Anophthalmus sanctaluciae*. Prvi je v globokih jamah redka najdba, najde pa se ga v plitvih jamah nad globljimi deli (njegovo redko pojavljanje globlje v jamah je zato pojasnjivo s hipotezo lijaka). Drugi, *A. sanctaluciae*, pa je prisoten v obeh globokih jamah, v plitvih jamah na masivu in le v najvišji jami na robu masiva. Nižje na robu masiva ga ni najti, kar nakazuje, da je vrsta razširjena po masivu in v omenjeni jami doseže rob razširjenosti. Prav tako ni v globinah osrčja masiva najti vrst, ki so prisotne zgolj v jamah na robu na nižjih nadmorskih višinah. Iz navedenega ne moremo popolnoma izključiti horizontalnega premikanja živali iz roba masiva v notranjost, a se da vse omenjene skupne najdbe pojasniti z drugimi mehanizmi. Horizontalen premik bi z gotovostjo potrdile le vrste, ki bi bile najdene v masivu in na enaki nadmorski višini na robu masiva, ne bi pa bile prisotne v jamah na masivu. Takih vrst nismo našli, zato zaključujemo, da so horizontalni premiki živali z roba masiva v notranjost in obratno malo verjetni, oziroma, če se dogajajo, drugi dejavniki onemogočajo naselitev migrirajočih živali na novem ozemlju. V našem primeru so to najverjetneje dokaj različni okoljski pogoji (razlika v temperaturi, količini hrane, ipd. v globinah masiva in na robu masiva).

Ko pogledamo jame s podobnimi okoljskimi pogoji, pa vidimo, da so si združbe teh jam dokaj podobne – horizontalna migracija v tem primeru najverjetneje obstaja. Do neke mere so si podobne tudi združbe obeh globokih jam na enakih nadmorskih višinah (globlji deli ene jame so podobni globljim delom druge), a je podobnost manjša kot med združbami plitvih jam na masivu in vhodnih delov obeh globokih. Zanimivo je, da so nekatere od plitvih jam bolj oddaljene druga od druge, kot so oddaljene od jam na robu masiva, a so si vseeno zelo podobne, medtem ko imajo z jamami na robu masiva le malo skupnega. To govori v prid izraziti horizontalni migraciji pod površjem, morda po MSS-u in velikem vplivu mikroekoloških razmer. Stalno naselitev horizontalno migrirajočih živali torej najverjetneje omejujejo razlike v okoljskih pogojih. Za boljši vpogled v dinamiko združb kraškega masiva bi zato morali upoštevati mikroklimatske značilnosti območij. Kot primer vzemimo drobnovratnika, ki se v ledenicah pojavlja zgolj sporadično, bolj pogost pa je v toplejših jamah. Če bi imeli podatke o temperaturah na lokacijah kjer smo ga našli, bi lahko sklepali o odvisnosti pojavljanja vrste od lokalnih pogojev. Prav tako bi lahko iskali morebitno povezavo med razširjenostjo posameznih

vrst ali skupin in spreminjanjem okoljskih pogojev in pojasnili posamezne najdbe, ki jih zdaj nismo mogli. Seveda bi bil najboljši način za testiranje hipoteze votlinskih omrežji, da bi spremljali kako se spreminja favna na horizontalnem gradientu od roba masiva v notranjost. A omejeni smo bili na človeku fizično dostopne prostore, raziskovane jame na robu pa ne segajo globoko v masiv, na Trnovskem gozdu namreč dolge horizontalne jame niso poznane. Prav tako bi lahko v študijo vključili več različnih jam na robu masiva, a to v danem primeru zaradi morfologije masiva (zelo strmo pobočje) ni bilo mogoče. Če bi imeli na voljo več podatkov iz istih jam, bi verjetno lahko ocenili, ali so živali migranti ali specializanti in posledično, kolikšen delež distribucije razloži posamezna hipoteza.

Če podrobneje pogledamo načine, kako bi lahko živali migrirale po masivu, najdemo možna pojasnila, zakaj je širjenje areala vrst navzdol bolj verjetno od horizontalnega, oziroma zakaj bi lahko bilo horizontalno širjenje areala omejeno. Vektorji prenosa vira hranil in živali delujejo predvsem navzdol in v smeri pretakanja vode skozi masiv. Gravitacija in voda sta glavna vektorja prenosa omenjenih kvalitet, kadar nimamo drugih aktivnih vektorjev (npr. velike jate netopirjev). V večjih prostorih lahko pomembno vlogo igra tudi premikanje zračnih mas zaradi termodinamike. Pri horizontalnem prenosu gravitacija odpade. Voda bi lahko na eni strani masiva ponikala in na drugi izviralala, ter s tem v notranjost prinašala živali in hranila. A ponikalnice so predvsem značilnost nižinskega krasa. Globoke jame ležijo v gorskih kraških masivih, kjer je vodna dinamika predvsem vertikalna. Pod masivom Trnovskega gozda ni podzemne reke, ki bi na eni strani masiva ponikala in na drugi izviralala, zato horizontalen prenos z vodo v notranjost masiva ni verjeten. Zanimivo bi bilo preučiti favno masiva, ki tak vodni tok ima, ali ima celo človeku prehodno horizontalno jamo. Tak primer je situacija na Severnem Velebitu, kjer naj bi vode z Ličkega Polja pod masivom odtekale v Jadransko morje (Sket in sod., 2001).

Za kolonizacijo z roba masiva v osrčje preostaneta torej samo aktivno gibanje živali oziroma pasiven prenos s površinskimi živalmi, ki bi uporabljale podzemeljsko okolje. A malo verjetno je, da bi se s površinskimi živalmi prenašali npr. hrošči. Živali iz osrčja masiva bi lahko aktivno ali pasivno z vodo potovale proti robu masiva, a bi jim v neki točki stalno naselitev preprečile

drugačne okoljske razmere. Zato je malo verjetno, da bi sistem enako prehodnih razpok deloval na nivoju celotnega masiva.

## 5 SKLEPI

Jamska favna raziskanih globokih jam ni edinstvena in drugačna od siceršnje regionalne podzemeljske favne, še neopisane vrste so bile večinoma najdene tudi v plitvih jamah, na videz unikatne vrste, ki jih drugje na masivu nismo našli, pa so poznane iz plitvih jam od drugod. Rezultati niso v skladu s hipotezo globoke jamske favne, zato smo jo ovrgli.

Hipoteze votlinskega omrežja, po kateri je matična kamnina je razpokana v vse smeri, kar omogoča prehajanje živali skozi masiv, nismo mogli zanesljivo testirati zaradi zelo različnih abiotских pogojev na masivu in na robu masiva. Rezultati kažejo, da so živali pri uporabi horizontalnih povezav omejene (mikroklimatske razmere) in da so globlji deli jam bolj pestri in zato najverjetneje pomembni za podzemeljske združbe.

Oblikovali smo hipotezo lijaka, po kateri globlji deli jam delujejo kot lijaki, ki zbirajo favno plitvejših predelov v širši okolici jamskega vhoda, gravitacija in voda pa jo prineseta v globino. Globlji deli jam so bili bolj pestri kot vhodni deli, našli smo navidezno unikatne globokojamske vrste, ki pa so se v resnici pojavljale tudi v plitvih jamah širše okolice, oziroma so bile poznane iz plitvih jam drugod. Na podlagi naših rezultatov hipotezo lijaka še naprej zagovarjamo.



## 6 POVZETEK

Z razvojem jamarstva so postala globoka brezna dostopna tudi speleobiologom in v zadnjih dveh desetletjih je bilo opisanih mnogo vrst, ki so jih našli na velikih globinah, tudi pod 1000 m. Kasneje pa so večino teh vrst našli tudi plitveje. Več nedavnih publikacij navaja najdbe visoko specializiranih troglobiontov na velikih globinah, ki nakazujejo, da je favna globokih brezen posebna, drugačna od siceršnje regionalne favne. Vprašanje je zanimivo tako z naravovarstvenega kot evlucijskega vidika. Namen raziskave je bil ugotoviti ali je favna globokih jam res unikatna, oziroma če ni, kako je povezana z ostalimi podzemeljskimi združbami v masivu. Raziskali smo sestavo kopenskih združb 10 različno globokih jam na različnih delih kraškega masiva Trnovski gozd, z vhodi na različnih nadmorskih višinah. Med njimi sta bili tudi dve globoki jami – s 650 in 850 m globine.

Preverjali smo dve hipotezi, ki se pojavljata v literaturi: hipotezo unikatne globoke jamske favne, ki se razlikuje od siceršnje regionalne favne (Novak in sod., 2012; Sendra in Reboleira, 2012; Bedek in sod., 2012); in hipotezo votlinskih omrežij, po kateri favna prosto prehaja skozi masiv preko sistema votlin, globoki deli jam bodo zato podobni distalnim delom horizontalnih jam na robu masiva na enaki nadmorski višini (Giachino in Vailati, 2010). Tekom študije smo oblikovali še tretjo hipotezo, ki bi lahko pojasnila nekatere vzorce, ki jih že obstoječa modela ne moreta pojasniti, ter jo poimenovali hipoteza lijaka. Po tej hipotezi globlji deli jam delujejo kot lijaki, ki zbirajo favno plitvejših predelov v širši okolici jamskega vhoda, gravitacija in voda pa jo prineseta v globino.

V vsaki jami smo na enakomernih razdaljah dvakrat postavljali mrtvolovne pasti z vabo in fiksativom (prenasičena raztopina NaCl), v različnih letnih časih. Nato smo vse ujete živali določili do najnižjega možnega taksona. Živali smo razdelili na troglobionte in netroglobionte. Globoki jami smo razdelili na šest globinskih pasov in združili podatke vseh pasti posameznega pasu. Nato smo analizirali vzorce podobnosti in razlik med združbami, alfa- in beta-diverziteti združb in sestavo favne globokih jam.

Z uporabo Mantelovega testa smo ugotovili, da ne moremo potrditi vpliva geografske razdalje na podobnost med združbami, prav tako nismo potrdili vpliva celokupne globine jame na podobnost v sestavi združb. Nadmorska višina vhoda pa ima statistično značilen vpliv na sestavo troglobiontske združbe.

Z ordinacijsko metodo PCoA smo pokazali, da se združbe na masivu razlikujejo od združb na robu masiva. Nadalje se združbe na masivu delijo na vhodne dele globokih jam, ki so podobni plitvim jamam v okolici in na globlje dele obeh globokih jam, ki pa so si med seboj še vedno dokaj raznoliki. Z ANOSIM analizo smo potrdili, da združbe oblikujejo dve statistično značilno različni skupini: združbe jam z vhodi na robu masiva in združbe jam z vhodi na masivu.

Da bi potrdili morebitne horizontalne povezave med združbami, smo razdelili masiv na višinske pasove in primerjali podobnost združb znotraj višinskih pasov. Ugotovili smo, da si združbe osrčja masiva in roba masiva na enakih nadmorskih višinah niso podobne, delno podobne so si združbe pasov globokih jam na enakih nadmorskih višinah. Najbolj so si podobne združbe na enakem delu masiva (osrčje/rob), neodvisno od nadmorske višine.

Izračunali smo beta-diverziteto za različne sete združb. Ugotovili smo, da je v vseh primerih visoka, predvsem na račun izmenjave vrst, le manjši delež razlik med združbami je posledica izgube vrst. Plitve jame na masivu so podvzorci globokih jam. Beta-diverziteta med centrom masiva in robom je visoka in v gre celoti na račun izmenjave vrst.

Z linearno regresijo smo ugotavljali povezavo med alfa-diverziteto in celokupno globino jam. Celokupna globina jame pozitivno vpliva na število troglobiontov v jami, a ne na število vseh najdenih vrst. Prav tako z globino narašča pestrost troglobiontskih združb, če upoštevamo abundanco (Shannonov indeks).

S profili pojavljanja vrst v globokih jamah smo pokazali, da so nekatere vrste razširjene skozi celotno jamo, nekatere pa le v določenem delu jame. Obstajajo vrste, ki so bile najdene le v velikih globinah, a so iz drugih lokacij poznane iz plitvih jam, ali pa smo jih našli tudi v plitvi jami v bližini. To velja tudi za večino še neopisanih vrst, z izjemo izjemno redko najdene, še neopisane, vrste hrošča. Na videz unikatne vrste, ki se pojavljajo le v globokih jamah, so

poznane tudi iz plitvih jam drugje. Favna globokih delov torej je drugačna a ni unikatna, pač pa jo lahko obravnavamo kot seštevek favne širšega prispevnega območja nad jamo. Vrste se kopičijo skozi celotno globino jame in tudi najgloblji deli prispevajo k celokupnemu številu najdenih vrst. Diverzitetni profili troglobiontnih združb obeh globokih jam kažejo, da alfa-diverziteta do neke mere narašča z globino jame in da so globlji deli v obeh primerih bolj pestri kot vhodni, tako po številu troglobiontnih vrst, kot če upoštevamo abundanco.

Naši rezultati ne podpirajo hipoteze globoke jamske favne. Hipoteze votlinskega omrežja nismo mogli zanesljivo testirati, zaradi zelo različnih abiotskih pogojev na masivu in na robu masiva. Rezultati kažejo, da so živali pri uporabi horizontalnih povezav omejene (mikroklimatske razmere) in da so globlji deli jam vseeno bolj pestri in zato najverjetneje pomembni za podzemeljske združbe. Na podlagi pregleda literature in naših rezultatov smo oblikovali hipotezo lijaka, ki jo še naprej zagovarjamo.

## 7 VIRI

- Antić D., Dražina T., Pavković Lučić S., Lučić L., Makarov S. 2016. Cave-dwelling millipedes (Myriapoda, Diplopoda) in the Dinaric Region: diversification and biogeographic features. V: 1<sup>st</sup> Dinaric Symposium on Subterranean Biology. Zagreb, 23 – 24. september 2016. Lukić M. (ur.). Zagreb, Croatian Biospeleological Society: 9
- Badino G. 2010. Underground meteorology - “What’s the weather underground?”. *Acta Carsologica* 39, 3: 427-448
- Baselga A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 134-143
- Baselga A. 2012. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 1223-1232
- Bedek J., Lukić M., Jalžić B., Ozimec R., Bilandžija H., Dražina T., Hamidović D., Pavlek M., Patarčić I., Komerički A. 2012. Fauna dubokih jama Sjevernog Velebita. V: Znanstveno-stručni skup “Posebne vrijednosti dubokog krša”, Krasno, 21. - 22. 4. 2012. Zbornik sažetaka. Buzjak N., Paar D. (ur.). Krasno, Speleološki odsjek PDS Velebit, Speleološki klub Samobor: 4
- Bognolo M. 2002. *Anophthalmus annamariae* sp. n. (Coleoptera: Carabidae) and notes on the beetles of the cave Ledenica pri Dolu (Trnovski gozd, Slovenia). *Acta entomologica slovenica*, 10, 2: 121-130
- Bognolo M., Vailati D. 2010. Revision of the genus *Aphaobius* Abeille de Perrin, 1878 (Coleoptera, Cholevidae, Leptodirinae). *Scopolia*, 68: 1-75
- Casale A., Jalžić B. 1988. *Radziella* (new genus) *styx* (new species) a new exceptional troglobiontic Bathysciinae (Coleoptera, Catopidae) from the Dinaric region, Yougoslavia. *Bolletino del Museo regionale de Scienze Naturale, Torino*, 6, 2: 349-358
- Christiansen K. 1962. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. *Spelunca*, 2: 75-78

- Christman M.C., Doctor D.H., Niemiller M.L., Weary D.J., Young J.A., Zigler K.S., Culver D. C. 2016. Predicting the Occurrence of Cave-Inhabiting Fauna Based on Features of the Earth Surface Environment. *PLoS ONE*, 11,8: e0160408.doi:10.1371/journal.pone.0160408: 19 str.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117-143
- Culver D. C., Sket B. 2000. Hotspots of Subterranean Biodiversity in Caves and Wells. *Journal of Cave and Karst Studies*, 62, 1:11-17
- Culver D. C., Deharveng L., Bedos A., Lewis J. J., Madden M., Reddell J. R., Sket B., Trontelj P. in White D. 2006. The mid-latitude biodiversity ridge in terrestrial cave fauna. *Ecography*, 29: 120-128
- Culver D. C., Pipan T. 2014. *Shallow Subterranean Habitats. Ecology, Evolution, and Conservation*. Oxford, Oxford University Press: 288 str.
- Culver. D. C., Pipan T. 2009. Superficial subterranean habitats – gateway to the subterranean realm? *Cave and Karst Science* 35, 1 in 2: 5-12
- Društvo za raziskovanje jam Ljubljana. e-kataster jam. Ljubljana, Društvo za raziskovanje jam Ljubljana.  
<http://www.katasterjam.si/> (26. 8. 2016)
- Emden H. 2008. *Statistics for terrified biologists*. Oxford, Blackwell publishing: 342 str.
- Espinasa L., Voung N. H. 2008. A new species of cave adapted nicoletiid (*Zygentoma*: Insecta) from Sistema Huautla, Oaxaca, Mexico: The tenth deepest cave in the world. *Journal of Cave and Karst Studies*, 70: 73-77
- Gams I. 2003. *Kras v Sloveniji v prostoru in času*. Ljubljana, ZRC SAZU: 516 str.
- Giachino P. M., Vailati D. 2010. *The Subterranean Environment. Hypogean life, concepts and collecting techniques*. Verona, WBA Handbooks, 3: 128 str.

- Gower J. C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53: 325-328
- Hunt M., Millar I. 2001. Cave invertebrate collecting guide. Wellington, Department of conservation: 129 str.
- Janež J., Čar J., Habič P, Podobnik R., Hlad B. 1997. Vodno bogastvo Visokega krasa : ranljivost kraške podzemne vode Banjšic, Trnovskega gozda, Nanosa in Hrušice. Idrija, Geologija: 167 str.
- Juberthie C., Delay B., Bouillon M. 1980. Sur l'existence du milieu souterrain superficiel en zone non calcaire. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de la France D*, 290: 49-52
- Kindt R., Coe R. 2005. Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. Nairobi: World Agroforestry Centre (ICRAF).
- Legendre P., Legendre L. 2012. Numerical Ecology. 3 izd. Amsterdam, Elsevier: 1002 str.
- Lukić M. 2015. Pomoč pri določanju v študiji ujetih Collembola. Zagreb, Institut Ruđer Bošković (osebni vir, 20. 12. 2015)
- Mantel N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27, 2: 209-220
- Marcon E., Hérault B. 2015. Entropart: An R Package to Measure and Partition Diversity. *Journal of Statistical Software*, 67,8: doi:10.18637/jss.v067.i08: 26 str.
- Mršić N. 1997. Biotska raznovrstnost v Sloveniji, Slovenija – “vroča točka” Evrope. Ljubljana, Ministrstvo za okolje in prostor, Uprava RS za varstvo narave: 129 str.
- Nonveiller G., Pavićević D. 1999. *Tartariella durmitorensis* n. gen. et n. sp., troisième Leptodirini de la chaîne Dinarique à moeurs hadésiennes (Coleoptera, Leiodidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 104, 4: 315-326

- Novak T., Perc M., Lipovšek S., Janžekovič F. 2012. Duality of terrestrial subterranean fauna. *International Journal of Speleology*, 41, 2: 181-188
- Oksanen J., Blanchet G. F., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H. H., Szoecs E., Wagner H. 2016. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.3-5.  
<https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (20. 8. 2016)
- Perko D., Orožen Adamič M. 1998. Slovenija: pokrajine in ljudje. Ljubljana, Mladinska knjiga: 735 str.
- Petrič M. 2009. Pregled sledenja voda z umetnimi sledili na kraških območjih v Sloveniji. *Geologija*, 52,1: 127-136
- Pretner E. 1955. Rodovi *Oryotus* L. Miller, *Preneria* G. Mülleter, *Astagobius* Reitter in *Leptodirus* Schmidt (Coleoptera). *Acta Carsologica*, 1: 43-71
- Schiner J.R. 1854. Fauna der Adelsberger-, Lueger-, und Magdalenen Grotte. V: Zur Höhlenkunde des Karstes. Die Grotten und Höhlen von Adelsberg, Lueg, Planina und Laas. A. Schmidl (ur.). Dunaj, Braumüller: 231-272
- Sendra A., Reboleira A.S.P.S. 2012. The world deepest subterranean community – Krubera-Voronja Cave (Western Caucasus). *International Journal of Speleology*, 41, 2: 221-230
- Sket B. 2004. The cave hygropetric – a little known habitat and its inhabitants. *Archiv für Hydrobiologie*, 160: 413-425
- Sket B. 2008. Can we agree on an ecological classification of subterranean animals? *Journal of Natural History*, 42, 21-22: 1549-1563
- Sket B., Dovč P., Jalžić B., Kerovec M., Kučinić M., Trontelj P. 2001. A cave leech (Hirudinea, Erpobdellidae) from Croatia with unique morphological features. *Zoologica Scripta*, 30: 223-229

Skupina za speleobiologijo. SubBioDatabase. Ljubljana, Skupina za speleobiologijo, Oddelek za biologijo, Biotehniška fakulteta.

<http://subbio.net/db/> (26. 8. 2016)

Stoep P., Akkari N., Komerički A., Edgecombe G.D., Bonato L. 2015. At the end of the rope: *Geophilus hadesi* sp. n. – the world's deepest cave-dwelling centipede (Chilopoda, Geophilomorpha, Geophilidae). *ZooKeys*, 510: 95-114

Tobin B. W., Hutchins B. T., Schwartz B. F. 2013. Spatial and temporal changes in invertebrate assemblage structure from the entrance to deep-cave zone of a temperate marble cave. *International Journal of Speleology*, 42, 3: 203-214

Weigand A. M. 2013. New *Zospeum* species (Gastropoda, Ellobioidea, Carychiidae) from 980 m depth in the Lukina Jama–Trojama cave system (Velebit Mts., Croatia). *Subterranean Biology*, 11: 45-53

Welter-Schultes F. W. 2012. European non-marine molluscs, a guide for species identification. Göttingen, Planet Poster Editions.

Worthington S. R. H., Davies G. J., Ford D. C. 2000. Matrix, fracture and channel components of storage and flow in a Paleozoic limestone aquifer. V: Groundwater flow and contaminant transport in carbonate aquifers. Sasowsky I. D. in Wicks C. M. (ur.), Rotterdam, Balkema: 113-128

Zoia S. 1998. Considerations on the Italian Cholevidae and their distribution. V: Phylogeny and evolution of subterranean and endogean Cholevidae (: proceedings of a symposium (30 August, 1996, Florence, Italy) : XX International Congress of Entomology. Giachino P. M. in Peck S. B. (ur.). Torino, Museo Regionale di Scienze Naturali: 211-226

Žebre M., Stepišnik U., Kodelja B. 2013. Sledovi pleistocenske poledenitve na Trnovskem gozdu. *Dela*, 39: 157-1



## ZAHVALA

Jame zahtevajo timsko delo in najlepšega dela naloge – terenskega dela – mi ne bi uspelo izvesti brez vseh jamarjev, ki so me spremljali na ekskurzijah. Z menoj so terenili: Aja Zamolo, Ana Tratnik, Andrej Kristan, Anže Oblak, Armin Krivec, Behare Rexhepi, Bogomir Remškar, Damjan Maček, David Senica, David Škufca, Jaka Kregar, Marko Horvat, Marko Kavčič, Matic Boršnak, Matic Di Batista, Matija Perne, Nataša Sivec, Primož Gnezda, Robert Rehar, Teo Delić, Tomaž Šuštar in Uroš Kunaver.

Nič kaj globoko ne bi prišla brez vrvi, zato se zahvaljujem Jamarskemu društvu Logatec in Jamarskemu društvu Danilo Remškar Ajdovščina, ki sta mi omogočila uporabo opreme v Veliki ledeni jami v Paradani in v Beli Griži 1. Hvala Društvu za raziskovanje jam Ljubljana za izposojanje opreme in dostop do katastrskega gradiva.

Naslednji korak v misiji »magistrska naloga« je bil določanje živali. Slavko Polak, iskreno sem ti hvaležna, ker si me marsičesa naučil in morebiti še pomembneje, krmaril skozi diplomacijo komunikacije z drugimi strokovnjaki. Hvala vsem, ki ste določili taksonomsko zahtevnejše skupine živali: Andrea Colla, Andrej Kapla, Alberto Sendra, Marko Lukić, Miloš Vittori in Simona Prevorčnik.

Franci Gabrovšek in Tomaž Krajnc, hvala za informacije geološke narave in pomoč pri virih.

Teo Delić, brez tebe bi zamenjala temo pri prvi jami. Naučil si me terenskega dela in dajal smisel nesmiselom skozi celoten proces.

Behare Rexhepi in Nataša Sivec, hvala za lekturo, kave in posluh.

Matic Di Batista, dal si mi odgovor na vprašanje o življenju, vesolju in sploh vsem: jame se ne končajo, le jamarji odnehajo. Obljubim, da ne bom odnehala.