

UNIVERZITET U BEOGRADU – BIOLOŠKI FAKULTET

Bojan S. Ilić

**ANAMORFOZA I POLNI DIMORFIZAM  
BALKANSKOG ENDEMITA  
*APFELBECKIA INSCULPTA*  
(L. KOCH, 1867) (DIPLOPODA,  
CALLIPODIDA, SCHIZOPETALIDAE)**

Doktorska disertacija

Beograd, 2016.

UNIVERSITY OF BELGRADE – FACULTY OF BIOLOGY

Bojan S. Ilić

**ANAMORPHOSIS AND SEXUAL  
DIMORPHISM IN THE BALKAN ENDEMIC  
SPECIES *APFELBECKIA INSCULPTA*  
(L. KOCH, 1867) (DIPLOPODA,  
CALLIPODIDA, SCHIZOPETALIDAE)**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2016.

**Mentori:**

---

Dr Slobodan Makarov, redovni profesor  
Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet

---

Dr Bojan Mitić, docent  
Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet

**Članovi komisije:**

---

Dr Luka Lučić, vanredni profesor  
Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet

---

Dr Jelena Vranković, naučni saradnik  
Univerzitet u Beogradu – Institut za biološka  
istraživanja „Siniša Stanković“

**Datum odbrane:** \_\_\_\_\_

## ZAHVALNICA

*Ova doktorska disertacija je urađena na Katedri za dinamiku razvića životinja Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta uz finansijsku podršku Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja Republike Srbije (projekat „Ontogenetska karakterizacija filogenije bioraznovrsnosti“, evidencioni broj 173038).*

*Veliku zahvalnost dugujem svojim mentorima, dr Slobodanu Makarovu, redovnom profesoru Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta i dr Bojanu Mitću, docentu Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta na pomoći i podršci tokom izrade ove disertacije. Posebnu zahvalnost im iskazujem i za upoznavanje sa klasama Diplopoda i Chilopoda, kao i uvođenjem u svet problematike koja prati ove fascinantne organizme.*

*Zahvaljujem se i ostalim članovima Komisije, dr Luki Lučiću, vanrednom profesoru Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta i dr Jeleni Vranković, naučnom saradniku Univerziteta u Beogradu – Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ na korisnim komentarima i predlozima čime je tekst ove disertacije značajno poboljšan.*

*Hvala i kolegama sa Katedre za dinamiku razvića životinja, dr Vladimiru Tomiću, vanrednom profesoru Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta i dr Borisu Dudiću, docentu Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta na pomoći prilikom rešavanja problema koji su se javljali tokom izrade ove disertacije. Takođe, hvala i dr Daliboru Stojanoviću, asistentu Departmana za biomedicinske nauke Državnog Univerziteta u Novom Pazaru i Draganu Antiću, asistentu Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta na ustupljenom materijalu stonoga.*

*Na kraju, najveću zahvalnost dugujem svojim roditeljima, Janji i Stanku Iliću, na bezgraničnoj ljubavi, podršci i razumevanju. Ovu disertaciju posvećujem njima.*

*Autor*

**Anamorfoza i polni dimorfizam balkanskog endemita**  
***Apfelbeckia insculpta* (L. Koch, 1867) (Diplopoda, Callipodida, Schizopetalidae)**

**REZIME**

Ova teza je fokusirana na razrešavanje fenomena koji su vezani za postembrionalno razviće i polni dimorfizam kod balkanske endemične stonoge *Apfelbeckia insculpta* (L. Koch, 1867), jedne od najvećih evropskih stonoga, čija je distribucija ograničena na teritoriju Srbije, Crne Gore, Bosne i Hercegovine, Hrvatske i Albanije. Analizirani takson pripada grupi troglofilnih vrsta; najčešće naseljava pećine i druga endogejska staništa, ali ponekad može biti prisutna i u epigejskim ekosistemima.

Prvi deo teze se odnosi na analizu postembrionalnog razvića kod ispitivane vrste. Kao i kod drugih Myriapoda i Arthropoda, postembrionalni period života kod *A. insculpta* podrazumeva postojanje različitih stadijuma čije je trajanje ograničeno procesom presvlačenja. Na osnovu uzoraka prikupljenih iz pedeset populacija sa teritorija Srbije, Crne Gore, Bosne i Hercegovine, i Hrvatske, ustanovljeno je da *A. insculpta* tokom postembrionalnog razvića prolazi kroz deset stadijuma. Svako presvlačenje je praćeno povećanjem broja pleurotergita sa i bez nogu za hodanje, broja parova nogu za hodanje i broja redova ocela. Analizom navedenih struktura kod svake jedinke ponaosob, bilo je moguće precizno identifikovati anamorfni stadijum kome ta jedinka pripada. Način postembrionalnog razvića kod *A. insculpta* je teloanamorfoza, što podrazumeva da se sa finalnim presvlačenjem (devetim kod analizirane vrste) uspostavlja adultni stadijum, jedinke postaju polno zrele i nakon toga ne postoje dodatna presvlačenja. Mužjaci i ženke se mogu razlikovati počevši od stadijuma VIII.

Drugi deo teze posvećen je analizama fenomena koji su vezani za polni dimorfizam ispitivanog taksona. Analiza polnog dimorfizma je obuhvatila četiri populacije iz Srbije i jednu iz Crne Gore. Razlike u veličini i proporcijama tela su ispitivane univarijantnim i multivarijantnim statističkim metodama. Pokazano je da su ženke krupniji pol (u okviru svih pet populacija statistički značajno veće vrednosti dužine i mase tela su bile prisutne kod ženki). Takođe, dimenzije glave (dužina i širina) i trupa (dužina, širina i visina) su bile

veće kod ženki iz svih uzorkovanih populacija. Dužine antena i nogu za hodanje sa sredine trupa su pokazale suprotan smer ekspresije polnog dimorfizma, tj. veće vrednosti su registrovane kod mužjaka iz svih populacija. Razlike u obrascu ekspresije među populacijama su utvrđene za dimenzije gnathohilarijuma (dužinu i širinu), kao i dužine prvog, drugog i četvrtog para nogu, i podrazumevale su da su veće vrednosti dužine i širine gnathohilarijuma prisutne kod ženki iz dve populacije, dok su dužine navedena tri para nogu bile statistički značajno veće kod ženki u okviru samo jedne populacije. U ostalim slučajevima, interseksualne razlike u merama gnathohilarijuma i anteriornih nogu nisu bile statistički značajne. Generalno, kod ženki su prisutne veće vrednosti karaktera koji opisuju veličinu celog tela, kao i onih koji opisuju veličinu svakog telesnog regiona (glave i trupa), dok su kod mužjaka veće vrednosti registrovane za karaktere koji se mogu povezati sa pokretljivošću organizma, pronalaženjem i prepoznavanjem partnera za kopulaciju, kao i ponašanjem tokom samog čina parenja. Takođe, utvrđeno je da stepen polnog dimorfizma varira među analiziranim populacijama. Pretpostavljamo da su selekcija vezana za fekunditet i seksualna selekcija glavni mehanizmi koji utiču na veličinu i proporcije tela kod mužjaka i ženki *A. insculpta*.

Pored analize polnog dimorfizma kod adultnih jedinki, praćene su i morfološke razlike između mužjaka i ženki tokom ontogenije. Ova analiza je obuhvatala tri postembrionalna stadijuma tokom kojih je moguća distinkcija polova (stadijumi VIII, IX i adulti). Ispitivanja promena u veličini i proporcijama tela tokom postembriogeneze su podrazumevala univarijantne, bivarijantne i multivarijantne statističke analize. Rezultati ovih analiza su pokazali da se u osnovi polnog dimorfizma nalaze razlike u stopama rasta. Više stope rasta dužine i mase tela, dužine i širine glave, kao i dužine, širine i visine trupa su prisutne kod ženki. Suprotno ovim karakterima, više vrednosti stopa rasta antena i nogu za hodanje su prisutne kod mužjaka. Pored razlika u stopama rasta, utvrđeno je da polni dimorfizam u dužini glave nastaje kao posledica različitih alometrijskih obrazaca kod mužjaka i ženki (kod ženki je prisutna izometrija, a kod mužjaka negativna alometrija). Za razliku od ostalih karaktera, kod dužine nogu je utvrđeno da dolazi do promene u smeru, a i stepenu polnog dimorfizma tokom ontogenije. Na stadijumu VIII su veće vrednosti dužine nogu prisutne kod jedinki ženskog pola, dok su na stadijumu IX, kao i na adultnom

stadijumu veće vrednosti dužine nogu za hodanje prisutne kod mužjaka. Ovakav rezultat verovatno nastaje usled različitih selekcionih pritisaka u okviru svakog stadijuma.

**Ključne reči:** *Apfelbeckia insculpta*, Callipodida, Diplopoda, Balkansko poluostrvo, postembrionalno razviće, teloanamorfoza, morfometrija, polni dimorfizam, stope rasta

**Naučna oblast:** Biologija

**Uža naučna oblast:** Biologija razvića životinja

**UDK broj:** 595.61(497):[[591.166:591.342]+575.21](043.3)

**Anamorphosis and sexual dimorphism in the Balkan endemic species  
*Apfelbeckia insculpta* (L. Koch, 1867) (Diplopoda, Callipodida, Schizopetalidae)**

**ABSTRACT**

This dissertation is focused on resolving phenomena related to post-embryonic development and sexual dimorphism in the Balkan endemic millipede *Apfelbeckia insculpta* (L. Koch, 1867) which is one of the largest of European millipedes and is distributed in Serbia, Montenegro, Bosnia and Herzegovina, Croatia, and Albania. The analyzed taxon is classified as a troglophilic species, i.e. it usually inhabits caves and other underground habitats, but sometimes can be found in epigeic habitats.

Analysis of post-embryonic development is a focal point of the first part of this doctoral dissertation. As in other myriapods and arthropods, post-embryogenesis of *A. insculpta* is composed of different stadia which are separated by molts. Based on the data gathered from fifty populations from Serbia, Montenegro, Bosnia and Herzegovina, and Croatia, we conclude that during post-embryonic period of the life cycle *A. insculpta* undergo ten different stadia. Each molt is accompanied by the addition of podous and apodous pleurotergites, leg pairs and rows of ocelli. Thus, the analysis of these structures provided system for precise identification of anamorphic stadium of each individual. The mode of post-embryonic development in *A. insculpta* is teloanamorphosis, i.e. with the ninth and the last molt individuals become adults, reach sexual maturity and no additional molts occur after this. Males and females can be distinguished from stadium VIII onward.

The second part of this dissertation is focussed on sexual dimorphism in *A. insculpta*. Data for analysis of sexual dimorphism are gathered from four populations in Serbia and one in Montenegro. Univariate and multivariate statistical techniques are used for analyses of intersexual differences in both body size and body proportions. Females are the larger sex (in all analyzed populations, females expressed larger values for body length and body mass). Also, measures of head length, head width, trunk length, trunk width, and trunk height were significantly higher in females in all analyzed populations. Comparisons of length of the antennae and length of the walking legs showed that the opposite pattern of



sexual dimorphism is present in *A. insculpta*, i.e. dimorphism was male-biased for these characters in all populations. Sexual dimorphism in gnathochilarium measurements (length and width), as well as in lengths of the first, second and fourth leg pairs showed inter-population differences and both gnathochilarium measures had significantly higher values in females originating from two populations, while the mentioned three pairs of anterior legs were larger in females from only one population. Analyses showed that differences between males and females for gnathochilarium and anterior legs measurements were nonsignificant in remaining populations. Generally, females had significantly greater body size than males, as well as greater both body regions (head and trunk), while males expressed greater values in traits that can be associated with mobility, mate search, and copulation behavior. Also, we found significant variations in the degree of sexual dimorphism among analyzed populations. The influences of fecundity and sexual selection on females and males are regarded as the most probable drivers that affect variation in adult morphology in our study species.

In addition to the analysis of sexual dimorphism within adult stadium, we were focussed on ontogenetic perspective of sexual dimorphism in *A. insculpta*. Animals used in this analysis belonged to three post-embryonic stadia (VIII, IX, and adults) where sexes could be distinguished. Univariate, bivariate, and multivariate statistical procedures were used for quantification of intersexual differences in body size and body proportions during ontogeny. Our results indicate that differences between sexes arise via different growth rates. Females exhibit higher growth rates in body length, body mass, head length, head width, trunk length, trunk width, and trunk height. On the other hand, higher growth rates in males are present in lengths of the antennae and the walking legs. Apart from growth rates, our results showed that sexual dimorphism in head length arise because different allometric trends are present in males and females (negative allometry in males and isometry in females). In contrast to all other characters, it is shown that ontogenetic shift in the direction of sexual dimorphism occurs during the development of walking legs. Sexual dimorphism was female-biased for this character at stadium VIII, while the opposite pattern of sexual dimorphism in length of the walking legs is present in stadium IX and in adult

millipedes. We suppose that variation in selection pressures during ontogeny are the underlying factors that drive such pattern of sexual dimorphism.

**Key words:** *Apfelbeckia insculpta*, Callipodida, Diplopoda, Balkan Peninsula, post-embryonic development, teloanamorphosis, morphometry, sexual dimorphism, growth rates

**Scientific field:** Biology

**Scientific subfield:** Biology of animal development

**UDC number:** 595.61(497):[[591.166:591.342]+575.21](043.3)

## SADRŽAJ

<b>1. UVOD</b>	1
1.1. Opšte morfološke odlike klase Diplopoda	3
1.2. Postembrionalno razviće predstavnika klase Diplopoda	6
1.2.1. Varijabilnost u sekvencama postembrionalnog razvića Diplopoda	10
1.3. Polni dimorfizam — teorijske postavke	13
1.3.1. Polni dimorfizam kod Diplopoda	16
<b>2. CILJEVI</b>	19
<b>3. MATERIJAL I METODE</b>	21
3.1. <i>Apfelbeckia insculpta</i> — taksonomski položaj, distribucija i osnovne morfološke odlike	21
3.2. Analizirani lokaliteti	24
3.3. Procedura prikupljanja, čuvanja i merenja jedinki	28
3.4. Razlikovanje postembrionalnih stadijuma <i>A. insculpta</i>	29
3.5. Morfološki karakteri u analizama polnog dimorfizma	31
3.6. Statističke analize	32
3.6.1. Analiza polnog dimorfizma kod <i>A. insculpta</i>	32
3.6.2. Indeks polnog dimorfizma u veličini i proporcijama tela	33
3.6.3. Analiza ontogenetskih promena u smeru i stepenu polnog dimorfizma kod <i>A. insculpta</i>	34
<b>4. REZULTATI</b>	37
4.1. Postembrionalno razviće <i>A. insculpta</i>	37
4.2. Polni dimorfizam kod <i>A. insculpta</i> — univarijantne statističke analize	42
4.3. Polni dimorfizam kod <i>A. insculpta</i> — multivarijantne statističke analize	49
4.4. Smer i stepen variranja polnog dimorfizma	52
4.5. Ontogenetski obrasci ekspresije polnog dimorfizma kod <i>A. insculpta</i> — univarijantne i bivarijantne statističke analize	53

4.6. Ontogenetski obrasci ekspresije polnog dimorfizma kod <i>A. insculpta</i> — multivarijantne statističke analize	57
4.7. Smer i stepen variranja polnog dimorfizma tokom ontogenije <i>A. insculpta</i>	60
<b>5. DISKUSIJA</b>	61
5.1. Postembrionalno razviće <i>A. insculpta</i>	61
5.2. Polni dimorfizam kod <i>A. insculpta</i>	66
5.3. Ontogenetski obrasci ekspresije polnog dimorfizma kod <i>A. insculpta</i>	71
<b>6. ZAKLJUČCI</b>	78
<b>7. LITERATURA</b>	83

## 1. UVOD

Zglavkari (Arthropoda) predstavljaju dominantnu grupu Metazoa i obuhvataju blizu 85% recentnih vrsta na Zemlji (Giribet & Edgecombe, 2012). Do 2011. godine je opisano ukupno 1 214 295 vrsta (Zhang, 2011), a procenjuje se da na Zemlji živi još deset miliona različitih vrsta zglavkara novih za nauku (Basset et al., 2012). Arthropoda u užem smislu (Euarthropoda) obuhvataju četiri velike filogenetske linije: Chelicerata, Myriapoda, Crustacea i Hexapoda (Brusca et al., 2016). Vrste u okviru grupe Euarthropoda se odlikuju nizom morfoloških specifičnosti, različitim načinima embrionalnog i postembrionalnog razvića, fiziološkim adaptacijama, kao i čitavim spektrom ponašajnih osobenosti. Upravo zbog navedenih činjenica, mnoge studije iz različitih bioloških disciplina se zasnivaju na proučavanju sve većeg broja različitih predstavnika Arthropoda. S obzirom da raznovrsnost različitih aspekata životnog ciklusa zglavkara (morfološka, fiziološka, ponašajna) jeste u direktnoj vezi sa načinima razvića, biologija razvića ove životinjske grupe je bila i još uvek jeste jedna od bitnih tema za biologe. Napredak u rasvetljavanju brojnih fenomena tokom razvića zglavkara načinjen je integracijom evolucione i razvojne biologije u evolucionu biologiju razvića (evo-devo), kojom je postalo moguće objasniti određene aspekte biologije razvića koji do tada nisu imali adekvatna objašnjenja (Hughes & Kaufman, 2002; Minelli, 2003; Arthur, 2004; Chipman & Akam, 2008; Drago et al., 2008).

Zglavkari poseduju segmentisano telo prekriveno hitinoznim egzoskeletom (kutikulom) i izuzetnu morfološku varijabilnost zbog postojanja različitih načina segmentacije. Na mnogim segmentima nalaze se ekstremiteti koji mogu biti specijalizovani za različite funkcije, kako na individualnom tako i na interspecijjskom nivou. Varijabilnost broja segmenata, kao i specijalizacija segmenata i ekstremiteta u mnogome doprinosi diverzitetu faune zglavkara (Nagy & Williams, 2014). Morfološka varijabilnost zglavara ima i razvojnu osnovu. Predstavnici Arthropoda se rađaju ili sa kompletnim (adultnim) brojem segmenata ili, što je češći slučaj, adultni broj segmenata dobijaju tokom postembrionalnog razvića. Najčešće je adultni broj segmenata veći od onog koji poseduje prvi postembrionalni stadijum. Međutim, kod pojedinih holometabolnih insekata dolazi do smanjenja broja segmenata tokom ontogenije (Minelli & Fusco, 2013).

Veličina i oblik tela se mogu posmatrati kao glavne komponente morfološke varijabilnosti. Genetički i sredinski faktori na različite načine utiču na navedene aspekte morfologije (Kang et al., 2002; Arendt & Hoang, 2005). Prepoznavanje uzroka i posledica koji utiču na variranje veličine tela kod ektotermnih organizama je važno zato što je veličina tela u direktnoj vezi sa relativnom adaptivnom vrednošću (fitnessom) (Valenzuela, 2001). Pored genetičkih i sredinskih faktora, pol može biti značajan faktor koji doprinosi varijabilnosti veličine i oblika tela organizama (prisustvo polnog dimorfizma) (Fairbairn et al., 2007). Međutim, mužjaci i ženke se ne moraju razlikovati samo u veličini i obliku tela, već mogu biti prisutne i razlike u razviću, fiziologiji ili ponašanju (Andersson, 1994). Polni dimorfizam predstavlja važan biološki fenomen koji je proučen na mnogim vrstama životinja. Bone i saradnici su ukazali na nekoliko karakteristika organizma koje znatno mogu da pojednostave studije o seksualnoj selekciji, a samim tim mogu i da pojednostave objašnjenja o fenomenima koji dovode do pojave i održavanja polnog dimorfizma (Bonnet et al., 2001). Prva od njih jeste odsustvo brige o potomstvu. Kod organizama gde adulti ne vode brigu o potomstvu uglavnom se sreću sistemi u kojima se jedinka pari sa više partnera (poliginija, poliandrija ili poliginandrija) (Clutton-Bock, 1988). Kao posledica prisustva takvih sistema parenja, seksualna selekcija obično favorizuje aktivnu potragu za ženkama od strane mužjaka, dok selekcija vezana za fekunditet deluje na ženke kako bi došlo do povećanja broja potomaka. Druga osobenost organizama koji bi se koristili u studijama polnog dimorfizma bi bila da naseljavaju staništa u kojima su izražena sredinska ograničenja, kao što su na primer oštriji klimatski uslovi ili nedovoljan pristup i/ili količina hrane. Sredinska ograničenja mogu usporiti, pa čak i zaustaviti nastanak i diferencijaciju „ekstravagantnosti u divergenciji polova“ (Bonnet et al., 2001). Potom, ograničavanje ili nedostatak segregacije polova na različite ekološke niše pojednostavlja objašnjenje razloga koji dovode do polnog dimorfizma, zato što se umanjuje mogućnost da do razlika u morfologiji mužjaka i ženki dolazi usled razlika u korišćenju resursa koji se sreću u jednom staništu (npr. vrsti hrane ili vremenu i mestu u kome se obavlja najveći deo aktivnosti u toku dana). U takvim uslovima, prirodna selekcija manje ili više ima podjednak efekat na oba pola. Postojanje funkcionalnih veza između morfoloških i ponašajnih karaktera

povezanih sa relativnom adaptivnom vrednošću omogućava definisanje jednostavnih modela kojima bi se mogle objasniti razlike u veličini i/ili obliku tela (Bonnet et al., 2001).

Iako se čini da ima dosta kriterijuma koje je potrebno zadovoljiti, mnogi organizmi se mogu kandidovati kao pogodni i interesantni objekti za analizu polnog dimorfizma. Jedna od potencijalno zanimljivih grupa, koja je veoma slabo zastupljena u analizama polnog dimorfizma, jesu stonoge iz klase Diplopoda.

Pored razlika u veličini i obliku tela, kod malog broja diplopodnih taksona je utvrđena briga o potomstvu (Hopkin & Read, 1992; Enghoff et al., 1993; Kudo et al., 2009, 2011). Ponašanje tokom parenja je takođe opisano kod malog broja vrsta (Cooper & Telford, 2000; Rowe, 2010). Ipak, na osnovu opisa ponašajnih sekvenci koje prethode parenju, kao i ponašanja tokom same kopulacije, može se pretpostaviti da su razlike u veličini i proporcijama tela prisutne kako bi došlo do povećanja reproduktivnog uspeha. Dodatni argumenti se mogu pronaći i u činjenici da se predstavnici klase Diplopoda odlikuju slabom mobilnošću i da pokazuju tendenciju ka geografskoj izolaciji (Hopkin & Read, 1992; Wojcieszek & Simmons, 2013), što podstiče varijabilnost na različitim nivoima organizacije i može uticati na uspostavljanje razlika u smeru i opsegu polnog dimorfizma kako među populacijama jedne vrste tako i među različitim vrstama.

### **1.1. Opšte morfološke odlike klase Diplopoda**

Stonoge su grupa zglavkara koja pripada subfilumu Myriapoda. One obuhvataju četiri klase: Pauropoda, Symphyla, Chilopoda i Diplopoda. Diplopoda su najbrojnija klasa u okviru Myriapoda i uključuju približno 12 000 opisanih vrsta, dok je procenjeni broj vrsta oko 80 000 (Hoffman et al., 2002; Sierwald & Bond, 2007). Stonoge iz klase Diplopoda predstavljaju veoma staru grupu zemljišnih organizama. Na osnovu fosilinih nalaza, pretpostavlja se da je najstariji predstavnik celog subfiluma Myriapoda, a ujedno i prvi zemljišni organizam koji je udisao atmosferski kiseonik, bila diplopodna stonoga *Pneumodesmus newmani* Wilson & Anderson, 2004 iz srednjeg Silura (Wilson & Anderson, 2004). Diplopoda su većinom detrivori i uglavnom koriste hranu biljnog porekla, mada se kod pojedinih predstavnika sreće karnivorija, fungivorija ili koprofagija

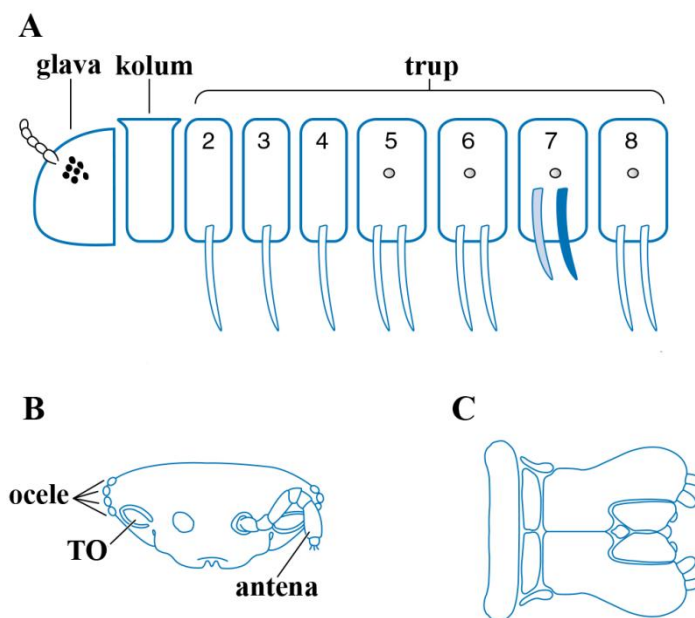
(Hopkin & Read, 1992; Minelli, 2015). Stonoge ove klase imaju značajnu ekološku ulogu, pre svega u razlaganju materija biljnog porekla i ciklusima kruženja u prirodi brojnih hemijskih elemenata (Cromack et al., 1977; Cárcamo et al., 2000), a naročito kalcijuma (Seastedt & Tate, 1981). Ipak, neke vrste se hrane svežim biljnim materijalom i mogu biti štetnošćine ekonomski značajnih biljnih kultura (Blower, 1985).

Telo Diplopoda se sastoji iz glave i trupa (slika 1A). Oblik trupa najvećeg broja predstavnika je (sub)cilindričan ili dorzoventralno spljošten. Trup je građen od većeg broja segmenata, od kojih su svi, izuzev prva četiri, nastali srastanjem dva segmenta. Udvojeni segmenti, odnosno diplosegmenti, predstavljaju najznačajniju morfološku odliku Diplopoda i po tome se one jasno razlikuju od preostale tri klase Myriapoda. Svaki udvojeni segment nosi po dva para segmentisanih nogu. Prvi trupni segment je kolum i on nije u vezi ni sa jednim parom ekstremiteta, a naredna tri segmenta nose po jedan par nogu za hodanje. Veza između nogu i trupa se nalazi paramedijalno, sa ventralne strane tela. Noge za hodanje su građene od sedam podomera (koksa, trohanter, prefemur, femur, postfemur, tibija i tarsus) i broj pari nogu za hodanje kod adultnih Diplopoda varira od 11-375 (Sierwlad & Bond, 2007). Takođe, i sama veličina tela značajno varira u okviru klase i kreće se u opsegu od 1,4-350 mm (Hoffman et al., 2002; Koch, 2015).

Na glavi Diplopoda se nalazi par antena kod kojih se na poslednjoj antenomeri nalaze četiri senzorna konusa, što je jedna od apomorfnih odlika klase. Na glavi se nalaze i ocele koje su najčešće organizovane u ocelarna polja na bočnim stranama glave (slika 1B). Kod pojedinih grupa ocele u potpunosti odsustvuju. Pored antena i ocela, na glavi pojedinih Diplopoda se nalazi i Tamašvarijev organ (slika 1B). Pretpostavlja se da ova struktura ima senzornu ulogu i nalazi se u blizini osnove antena (Hopkin & Read, 1992). Na glavi se još nalazi par mandibula i gnathohilarijum (slika 1C), za koji se pretpostavlja da nastaje fuzijom prvog para maksila (Kaestner, 1963; Hennig & Mickoleit, 1986) ili od oba para maksila (Kraus & Kraus, 1994). Gnathohilarijum se sastoji od nekoliko sklerita i njegova struktura varira kod različitih diplopodnih redova (Sierwlad & Bond, 2007). Kod nekih predstavnika, glava može biti delimično ili potpuno prekrivena prvim trupnim segmentom (Koch, 2015). Trup se završava telzonom koji se sastoji od preanalnog prstena, para analnih valvi i subanalne ploče. Na telzonu se kod nekih taksona nalaze i izduženi izraštaji (spinnereti)



preko kojih su paučinaste žlezde u kontaktu sa spoljašnjom sredinom (Hopkin & Read, 1992; Sierwald & Bond, 2004; Koch, 2015).



**Slika 1.** Shematski prikaz plana telesne organizacije klase Diplopoda (Helminthomorpha) (A). Ekstremiteti na sedmom trupnom segmentu predstavljaju gonopode, a kružići koji počinju na petom segmentu trupa označavaju otvore izvodnih kanala odbrambenih žlezda. Izgled glave predstavnika reda Glomerida (B). Gnathohilarijum stonoge iz reda Julida (C). TO = Tamašvarijev organ. Prema Sierwald & Bond (2007).

Na diplosegmentima se nalaze po dva para trahejnih otvora koji su za razliku od ostalih Mandibulata smešteni ventralno, na sternitima. Same traheje mogu biti proste ili granate (Hilken et al., 2015). Članovi najveće klade, Helminthomorpha, poseduju segmentno raspoređen sistem odbrambenih žlezda. Počevši od petog trupnog segmenta, svaki segment poseduje po par odbrambenih žlezda koje se otvaraju u spoljašnju sredinu na bočnoj strani tela. I predstavnici druge velike grupe u okviru Diplopoda (Pentazonia: Glomerida) poseduju odbrambene žlezde, koje su u komunikaciji sa spoljašnjom sredinom preko otvora duž dorzalne strane tela (Koch, 2015; Makarov, 2015).

Polni otvori (gonopore) se nalaze na anteriornom delu trupa. Kod ženki, gonopore se otvaraju na strukturama koje se zovu vulve. Kod pojedinih Diplopoda vulve mogu biti modifikovane u izdužene legalice ili u sklerotizovane cifopode. Gonopore mužjaka se nalaze u osnovi drugog para nogu ili na parnim, ređe neparnim penisima (Koch, 2015).

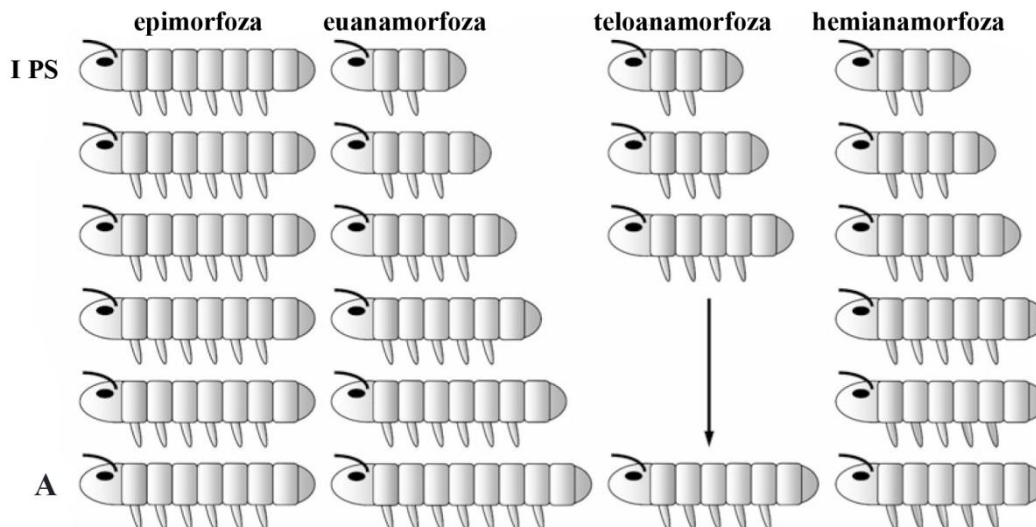
Modifikovani telesni nastavci koji direktno učestvuju u kopulaciji se sreću kod mužjaka grupa Diplopoda u kojima je prisutan direktan transfer spermatozoida u receptakulum ženke. Kod predstavnika infraklase Helminthomorpha, modifikovani telesni nastavci su sreću na sedmom ili na osmom trupnom segmentu i nazivaju se gonopode. Gonopode mogu biti razvijene na mestu osmog, osmog i devetog ili devetog i desetog para nogu za hodanje. Kod mužjaka infraklase Pentazonia modifikovani su telesni nastavci na kaudalnom kraju tela (najčešće je u pitanju devetnaesti par nogu, ali i sedamnaesti i osamnaesti par nogu takođe mogu biti modifikovani) i oni se nazivaju telopode (Wesener & VandenSpiegel, 2009; Koch, 2015; Minelli, 2015). Pored uloge u prenosu spermatozoida, telopode učestvuju i u pridržavanju glave ženke tokom kopulacije (Haacker, 1969; Schaller, 1971; Minelli, 2015). Još jedna od apomorfnih odlika Diplopoda je i prisustvo aflagelatnih spermatozoida (Hopkin & Read, 1992; Sierwlad & Bond, 2007).

Diplopoda se odlikuju debelom kalcifikovanom kutikulom (izuzev Penicillata). Kutikula svakog segmenta se sastoji od dorzalnog tergita, ventralnog sternita i bočnih pleura koji na različite načine mogu srastati u okviru klase (Enghoff et al., 1993). Površina tela može biti glatka, ili sa slabije ili jače izraženom ornamentacijom. Predstavници koji naseljavaju umerene regione su uglavnom zagasitih boja. Ipak, kod Diplopoda mogu biti zastupljene i različite šare na telu i intenzivnije boje (Enghoff, 2011), pa se može govoriti i o aposematskoj obojenosti (Marek & Bond, 2009).

## **1.2. Postembrionalno razviće predstavnika klase Diplopoda**

Kod većine zglavkara, broj segmenata na početku postembrionalne faze životnog ciklusa je manji ili jednak broju segmenata koji se sreće kod adultnih jedinki. U skladu sa tim, razlikuju se anamorfoza (tip postembrionalnog razvića kada se broj segmenata povećava) i epimorfoza (tip postembrionalnog razvića kada izostaje dodavanje novih segmenata nakon napuštanja jajnih opni) (Minelli & Fusco, 2004; Fusco, 2005; Miyazawa et al., 2014). Kod anamorfoze, diferencijacija novih segmenata se dešava na posteriornom kraju tela koji se označava kao proliferaciona zona (Fusco, 2005; Minelli & Fusco, 2013). Prikaz načina postembrionalnog razvića zglavkara je dat na slici 2.

Povećanje broja trupnih segmenata tokom postembriogeneze se može odvijati na više načina, tj. moguće je razlikovati više postembrionalnih modula. Enghof i saradnici su dali analizu postembrionalnog razvića diplopoda i definisali tri glavna modela postembriogeneze kod ove grupe organizama: (1) euanamorfozu (postembrionalni model koji obuhvata presvlačenja i dodavanja novih segmenata tokom čitavog životnog ciklusa jedinke), (2) hemianamorfozu (postembrionalni model koji podrazumeva dve faze; prva od njih je „anamorfna“ faza tokom koje se prilikom presvlačenja dodaju novi segmenti sve dok se ne dostigne određeni broj navedenih struktura, a potom nastupa „epimorfna“ faza tokom koje se životinja presvlači bez dodavanja novih segmenata i dostiže polnu zrelost), i (3) teloanamorfozu (model koji se sreće kod stonoga čije se postembrionalno razviće odlikuje zaustavljanjem presvlačenja i dodavanja novih segmenata na tačno određenom stadijumu, tj. adultnom stadijumu kada jedinka ujedno i dostiže polnu zrelost) (Enghoff et al., 1993). Iako je navedena klasifikacija prvobitno primenjena na stonogama, važno je napomenuti da se ona danas primenjuje i kod drugih grupa zglavkara (Minelli & Fusco, 2013).



**Slika 2.** Shema procesa segmentacije tokom postembriogeneze Arthropoda. Skraćenice: I PS = prvi postembrionalni stadijum, A = adult. Modifikovano prema Minelli & Fusco (2013).

U okviru klase Diplopoda, euanamorfno razviće je prisutno kod svih redova iz klade Colobognatha (Platydesmida, Siphonocryptida, Siphonophorida i Polyzoniida).

Euanamorfoza se sreće i kod juliformnih stonoga (red Julida i podred Cambalidea), a odlikuje i predstavnike reda Stemmiulida iz grupe Nematophora. Hemianamorfoza je karakteristična za Polyxenida i za sva tri reda koja pripadaju infraklasi Pentazonia (Glomeridesmida, Sphaerotheriida i Glomerida), a prisutna je i kod predstavnika reda Spirobolida i podreda Spirostreptidea (iz nadreda Juliformia). Redovi Chordeumatida i Polydesmida predstavljaju grupe kod kojih je prisutna teloanamorfoza (Enghoff et al., 1993; 2015; Miyazawa et al., 2014; Minelli, 2015). Takođe, teloanamorfoza predstavlja dominantan vid postembrionalnog razvića Callipodida i tome će posebna pažnja biti posvećena u narednim poglavljima.

Analiza postembrionalnog razvića Diplopoda poslužila je i za tumačenje filogenije ove grupa zglavkara (Enghoff et al., 1993; Miyazawa et al., 2014). Pretpostavlja se da se tokom evolucione istorije Diplopoda prvo javila hemianamorfoza, a da euanamorfoza i teloanamorfoza predstavljaju izvedena stanja. Pored Diplopoda, hemianamorfoza je zabeležena i kod Chilopoda, mnogih Crustacea, Protura, Pycnogonida, izumrlih Chelicerata i Trilobita (Hughes et al., 2006; Minelli & Fusco, 2013). Ovi nalazi upućuju na pretpostavku da hemianamorfoza predstavlja najstariji način postembrionalnog razvića kod Euarthropoda (Fusco, 2005; Hughes et al., 2006; Minelli & Fusco, 2013).

Od predačkih oblika Chilognatha koji su se odlikovali hemianamorfozom su nastale dve filetičke linije: jedna koja je vodila nastanku infraklase Pentazonia (čiji se pripadnici odlikuju hemianamorfnim razvićem), i druga, koja je vodila diferencijaciji infraklase Hemlinthomorpha (Enghoff et al., 1993). Rezultati skorašnje molekularne analize filogenije Diplopoda (Miyazawa et al., 2014) ukazuju da se euanamorfono razviće pojavilo nakon diverzifikacije Helminthomorpha, a da se teloanamorfoza pojavila još kasnije u evolucionoj istoriji ove infraklase i da je podjedanko mogla da nastane i od hemianamorfnih i od euanamorfnih predaka. Pored ovakvog scenarija, u okviru Spirostreptida se sreću stonoge koje se razvijaju euanamorfozom (podred Cambalidea), kao i one koje se odlikuju hemianamorfnim razvićem (podred Spirostreptidea). Dodatno, preostala dva reda koja zajedno za Spirostreptida ulaze u sastav nadreda Juliformia se razlikuju po modalitetima postembrionalnog razvića – kod Julida je prisutna euanamorfoza, a kod Spirobolida hemianamorfoza. Ovakav raspored prisustva različitih načina postembrionalnog razvića

kod diplopodnih redova upućuje da se modalitet postembriogeneze menjao više puta tokom evolucije grupe. Miyazawa i saradnici su na osnovu filogenetskog stabla koje je proisteklo iz njihove studije pretpostavili dva moguća scenarija evolucije postembriogeneze kod Diplopoda. Prvi od njih podrazumeva da je euanamorfoza više puta nezavisno evoluirala od hemianamorfoze, dok je prema drugom scenariju euanamorfoza evoluirala samo jednom od hemianamorfoze i to kod zajedničkog pretka svih Helminthomorpha, a nakon toga su se od euanamorfni predaka razvili oblici kod kojih je prisutna teloanamorfoza ili oblici koji su se sekundarno vratili na hemianamorfno razviće (Miyazawa et al., 2014).

Proučavajući postembriogenezu pripadnika reda Polydesmida, Fabre (1855) je svojevremeno uočio da segmenti bez nogu za hodanje na jednom stadijumu postaju segmenti koji će nositi po par navedenih struktura na narednom stadijumu. Halkka (1958) i Sahli (1969) su potvrdili ovu pravilnost tokom ontogenije predstavnika reda Julida, a sam fenomen je postao poznat kao „zakon anamorfoze“ (Enghoff et al., 1993). Zakon anamorfoze se ne može dovesti u korelaciju sa modelom postembrionalnog razvića Diplopoda, zato što se u okviru grupa koje odlikuje isti način anamorfoze sreću predstavnici kod kojih promene u broju trupnih segmenata između stadijuma prate zakon anamorfoze, kao i oni kod kojih to nije slučaj. Objašnjenje za ovu pojavu se može pronaći u činjenici da je diferencijacija novih tergita, sternita i parova nogu za hodanje nezavisna (Minelli & Fusco, 2013), što je uočeno kod određenih predstavnika Platydesmida i Pentazonia (Mauriès, 1980; Enghoff et al., 1993). Na nezavisnost procesa diferencijacije dorzalne i ventralne strane tela kod Diplopoda ukazuju i obrasci ekspresije gena koji učestvuju u procesu segmentacije tokom embrionalnog perioda razvića vrste *Glomeris marginata* (Villers, 1789) (Janssen et al., 2004, 2006, 2008; Damen et al., 2009).

Početna tačka postembrionalnog perioda života je ekvivalentna kod svih Diplopoda i podrazumeva postojanje stadijuma koji poseduje tri para nogu za hodanje (Minelli & Fusco, 2013). Ipak, kod pojedinih grupa Diplopoda, prvi postembrionalni stadijum nema ovakav plan telesne organizacije (Enghoff et al., 1993).

Diferencijacija adultnog broja segmenata uglavnom prethodi dostizanju polne zrelosti, a paralelno odvijanje oba procesa je prisutno kod grupa kod kojih nakon jednog, tj. konačnog presvlačenja nastaju adulti, i sa aspekta segmentacije i sa aspekta postanka

reproduktivno sposobne jedinke. Kod Diplopoda koje imaju euanamorfno razviće dodavanje novih trupnih segmenata nastavlja i nakon dostizanja polne zrelosti (Enghoff et al., 1993; Fusco 2005; Drago et al., 2008, 2011; Miyazawa et al., 2014). Reprodukcijska je ograničena na jedan adultni stadijum kod teloanamornih Diplopoda. Presvlačenja između polno zrelih stadijuma sreću se kod hemianamornih i euanamornih Diplopoda (Enghoff et al., 1993; Minelli, 2015).

Pored navedenih specifičnih tačaka postembrionalnog razvića, važno je analizirati i broj stadijuma kroz koje jedinka prolazi tokom svog životnog ciklusa. Uopšteno govoreći, broj postembrionalnih stadijuma je izuzetno varijabilan među različitim grupama Arthropoda, ali uglavnom ne prelazi više od 15 (Minelli & Fusco, 2013).

#### 1.2.1. Varijabilnost u sekvencama postembrionalnog razvića Diplopoda

Opisi procesa presvlačenja kod stonoga su veoma oskudni, jer za sada postoji samo jedna studija sprovedena od strane Vierhafa početkom XX veka (Verhoeff, 1901), koji se bavio navedenom problematikom. Poznato je da diplopodne stonoge prave posebne komore u kojima se dešava presvlačenje (Hopkin & Read, 1992; Enghoff & Akkari, 2011; Minelli, 2015). Pored toga što pojedini predstavnici klase (na primer, neke vrste roda *Poratia* Cook & Cook, 1894) (Adis et al., 2000) prave komore za presvlačenje od zemljišta, kore drveća i ostalih komponenti stelje, odbacivanje stare kutikule se obično dešava u komorama napravljenim od sekreta paučinastih žlezda koje se nalaze na posteriornom kraju tela. Paučinaste žlezde poseduju predstavnici klade Nematophora, a ove strukture se sreću i kod redova Polyxenida, Siphonoiulida, kao i kod pojedinih Polydesmida (Shear, 2008; Enghoff & Akkari, 2011; Minelli, 2015).

Stonoge klase Diplopoda dostižu adultni stadijum procesom anamorfoze, tj. njihovo postembrionalno razviće obuhvata seriju različitih stadijuma čije je trajanje ograničeno presvlačenjem, a tokom koga obično dolazi do povećanja broja trupnih segmenata i broja pari nogu sa hodanje (Enghoff et al., 1993). Algoritmi po kojima se ovaj fenomen odvija mogu biti izuzetno varijabilni u okviru i između različitih grupa Diplopoda, a kod pojedinih redova prisutna je izuzetna uniformnost tokom postembriogeneze (Minelli, 2015).

Kod Diplopoda se sreću sva tri prethodno navedena tipa anamorfoze. Iako je podela na eu-, hemi- i teloanamorfozu vrlo precizna i primenljiva kod velike većine diplopodnih taksona, sreće se i nekoliko izuzetaka. Jedan od zanimljivijih primera predstavlja postembrionalno razviće predstavnika roda *Devillea* Brolemann, 1902 (red Polydesmida). Vrste ovog roda imaju veći broj trupnih segmenata u odnosu na ostale Polydesmida, što ukazuje na to da navedeni takson potencijalno ima euanamorfno razviće umesto teloanamorfoze, koja je karakteristična za red Polydesmida (Enghoff et al., 1993; Minelli, 2015). Takođe, kod pojedinih Julida, postembrionalno razviće ima odlike euanamorfoze i teloanamorfoze (Minelli, 2015), dok u okviru teloanamorfnog reda Callipodida postoje predstavnici koji se razvijaju procesom hemianamorfoze (Hoffman & Lohmander, 1965).

Broj postembrionalnih stadijuma kod Diplopoda je varijabilan, a ponekad je izuzetno zahtevno definisati morfološke kriterijume koji odlikuju određeni stadijum. Ovo se naročito odnosi na pripadnike grupa koje se odlikuju euanamornim razvićem (opisi metoda su dati u Halkka, 1958; Blower & Gabbutt, 1964 i Enghoff et al., 1993). Kod predstavnika koji se razvijaju teloanamorfno i hemianamorfno (naročito tokom anamorfne faze kod kasnije navedenog modaliteta postembrionalnog razvića), znatno je „jednostavnije“ razlikovati stadijume, mada se mora uzeti u obzir više karaktera kako bi se tačno izvršila periodizacija postembriogeneze, što će i biti prikazano u ovoj doktorskoj disertaciji.

Kao što je već navedeno, broj postembrionalnih stadijuma, kao i vreme trajanja svakog stadijuma u okviru klase Diplopoda su izuzetno varijabilni. U poređenju sa većinom zglavkara, vreme generacije je veoma dugo. Životni ciklus brojnih polidezmidia traje jednu godinu (Murakami, 1962, 1966; Lewis, 1971), ali postoje i grupe stonoga koje žive i dve ili tri godine (Murakami, 1965; Blower, 1970), dok vrsta *Parafontaria armigera* Verhoeff, 1936 [= *Parafontaria laminata* (Attems, 1909)] koja takođe pripada redu Polydesmida, adultni stadijum i polnu zrelost dostiže tek u devetoj godini života (Fujiyama & Yoshida, 1984). Vreme generacije pojedinih predstavnika reda Glomerida može iznositi čak i deset godina (Blower, 1974). Maksimalan broj postembrionalnih stadijuma koji je zabeležen u klasi Diplopoda je 24, i to kod vrste *Tachypodoiulus niger* (Leach, 1814) (Sahli, 1969).

Dostizanje polne zrelosti predstavlja važan period u ontogeniji svakog organizma. Stadijum u kome individua postaje polno zrela je uglavnom invarijabilan kod diplopoda koje se razvijaju teloanamorfno, dok se znatne razlike u stadijumima na kojima se dostiže polna zrelost sreću kod grupa za koje je karakteristična euanamorfoza (Minelli, 2015). Uočeno je da postoje specijske i populacione razlike (Hopkin & Read, 1992), kao i polni dimorfizam (Enghoff et al., 1993) u stadijumima u kojima se dostiže polna zrelost. Obično mužjaci dostižu polnu zrelost ranije (Courret & David, 1985; Vohland & Adis, 2000), dok ženke mogu postati reproduktivno sposobne i nekoliko stadijuma nakon pojave potpuno odraslih muških jediniki u populaciji (Courret & David, 1985). Većina teloanamorfnih diplopoda su semelparne, dok su pripadnici hemianamorfnih i euanamorfnih grupa uglavnom iteroparni (Minelli, 2015). Kao što je već navedeno, diplopodni taksoni kod kojih se sreću hemianamorfoza i euanamorfoza se presvlače i nakon dostizanja polne zrelosti, a broj stadijuma na kojima je moguća reprodukcija je varijabilan (Enghoff et al., 1993).

Postojanje reproduktivne sposobnosti organizama na više stadijuma ne mora nužno da znači da su jedinice na svim stadijumima u tom vremenskom periodu sposobne za reprodukciju. Ponekad se između dva stadijuma na kojima je reprodukcija moguća nalazi stadijum gde jedinka ne može uspešno da učestvuje u kopulaciji. Ovakvi „interkalarni“ stadijumi se odlikuju različitim stepenom redukcije gonopoda i sreću se kod mužjaka predstavnika porodica Julidae i Blaniulidae (Hopkin & Read, 1992; Akkari & Enghoff, 2011; Enghoff et al., 2011). Ovakav vid postembrionalnog razvića se označava kao periodomorfoza. Najčešće se sreću jedan ili dva interkalarna stadijuma, ali kod vrste *Proteroiulus fuscus* (Am Stein, 1857) ih je zabeleženo čak šest (Rantala, 1974). Takođe, ne mora ni da postoji alteracija između interkalarnih i reproduktivno sposobnih stadijuma, pa su registrovana sukcesivna presvlačenja između interkalarnih stadijuma (Halkka, 1958; Sahli, 1958, 1961). Periodomorfoza se dovodi u vezu sa periodima kada su prisutni nepovoljni sredinski uslovi (Sahli, 1985), ali može predstavljati i jedan od mehanizama kojima se može uspostaviti adekvatan odnos polova u jednoj populaciji (Blower & Fairhurst, 1968; Fairhurst, 1974). Bejker (1978) i Sali (1986) su pored hipoteze da je periodomorfoza jedan od mehanizama za održavanje ujednačenog broja mužjaka i ženki u populaciji izneli i mišljenje da se periodomorfozom produžava život mužjaka na narednu



sezona parenja, u slučaju da je sezona u kojoj su se diferencirali u adulte bila nepovoljna za reprodukciju (Baker, 1978; Sahli, 1986). Pored mužjaka Diplopoda, smena reproduktivno aktivnih i reproduktivno neaktivnih stadijuma je zabeležena kod ženki Isopoda, nekoliko vrsta dekapodnih rakova, kao i kod pojedinih Collembola (Hopkin & Read, 1992; Minelli & Fusco, 2013).

Partenogeneza je takođe prisutna kod Diplopoda. Poznato je da je kod pojedinih vrsta izuzetno nizak odnos broja mužjaka i ženki ili da mužjaci uopšte i ne postoje (Hopkin & Read, 1992). Partenogeneza je zabeležena kod redova Polyxenida, Polydesmida i Julida (Meidell, 1970; Rantala, 1974; Enghoff, 1978; Hopkin & Read, 1992; Minelli, 2015).

### **1.3. Polni dimorfizam — teorijske postavke**

Polni dimorfizam je široko rasprostranjen u živom svetu i sreće se gotovo kod svih grupa organizama (biljaka i životinja) sa odvojenim polovima (Andersson, 1994; Abouheif & Fairbairn, 1997). Pod polnim dimorfizmom se podrazumeva postojanje razlika između polova u brojnim aspektima morfologije (najčešće u veličini i obliku tela), ali i u razlikama u fiziologiji, razviću ili ponašanju (Barrows, 2001). Među životinjama, ženke predstavljaju veći pol kod većine beskičmenjaka (Teder & Tammaru, 2005; Foellmer & Moya-Laraño, 2007; Stillwell et al., 2010, Benítez et al., 2013) i poikilotermnih kičmenjaka (Shine, 1994; Monnet & Cherry, 2002), dok je suprotan obrazac uglavnom prisutan kod ptica i sisara (Lindenfors et al., 2007; Székely et al., 2007; Webb & Freckleton, 2007). Ektotermni organizmi predstavljaju grupu kod koje se sreću najdrastičnije razlike u veličini tela između polova (Fairbairn et al., 2007).

Pojava i održavanje polnog dimorfizma verovatno nastaju kao posledica delovanja više različitih tipova selekcije (Price, 1984; Blanckenhorn, 2000, 2005, 2007; Butler & Losos, 2002; Fairbairn, 2007). Selekcija vezana za fekunditet (koje uglavnom deluje na ženke) i seksualna selekcija (koja uglavnom deluje na mužjake) su najverovatnije dva glavna vida selekcije koji favorizuju veću veličinu tela kod životinja (Stillwell et al., 2010; Salavert et al., 2011). Krupniji mužjaci se češće pare sa ženkama, zato što su obično uspešniji prilikom kompeticije sa sitnijim mužjacima ili zato što su češće birani od strane

ženke (Andersson, 1994). Pored toga, krupniji mužjaci mogu uticati i na fekunditet ženki, jer su uspješniji u obezbeđivanju resursa (hrane) za ženke sa kojima se pare (Fox et al., 2006). Kod ženki, veća veličina tela dovodi se u vezu sa većim fekunditetom, tj. krupnije ženke obično imaju veći broj potomaka ili donose na svet krupnije potomke (Honek, 1993; Blanckenhorn et al., 1995; Preziosi et al., 1996; Fox & Czesak, 2000; Davidowitz, 2008). Pored seksualne i selekcije vezane za fekunditet, do pojave polnog dimorfizma može doći i zbog segregacije polova na različite ekološke niše (Shine, 1989; Pekár et al., 2011; Berns, 2013). Navedeni oblici selekcije su često u koliziji sa vidovima selekcije koji favorizuju malu veličinu tela (Blanckenhorn, 2000). Na primer, dostizanje veće veličine tela obično podrazumeva duži period sazrevanja tokom koga su jedinke osetljivije na različite negativne efekte spoljašnje sredine, kada se povećava njihova stopa smrtnosti (Berger et al., 2006, Relyea, 2007). Međutim, jedinke mogu dostizati veću veličinu tela i kada je stopa rasta viša, ali pored toga što je brži rast energetski zahtevniji, povećava se verovatnoća da dođe do gladovanja ili ubijanja jedinki od strane predatora (Gotthard et al., 1994; Gotthard, 2004). Variranje u jačini delovanja navedenih agenasa selekcije koji favorizuju sitnije ili krupnije jedinke, može se uzeti u obzir kada se objašnjavaju razlike u polnom dimorfizmu koje se sreću u živom svetu (Stillwell et al., 2010).

Malo se zna o neposrednim mehanizmima koji dovode do nastanka polnog dimorfizma. Ovo naročito važi za beskičmenjake (Badyaev, 2002). Polno specifične razlike u morfologiji koje se sreću kod odraslih jedinki mogu biti posledica (1) razlika u veličini tela mužjaka i ženki prilikom rađanja, (2) razlika u stopi i trajektoriji rasta, (3) razlika u trajanju perioda rasta, i/ili (4) razlika u stopi preživljavanja zavisnoj od veličine tela (Fairbairn, 1997; Badyaev, 2002; Rutherford, 2004; Esperk et al., 2007a, b; Stillwell & Fox, 2007; Stillwell & Davidowitz, 2010; Stilwell et al., 2010). Malobrojne su studije koje su u fokusu imale razlike u veličini tela mužjaka i ženki insekata prilikom izleganja. Esperk i saradnici su sprovedi sveobuhvatnu studiju i pokazali da nema razlika u veličini tela kod tek izleglih insekata (Esperk et al., 2007b). Kod mnogih insekata, kao i kod većine beskičmenjaka, polni dimorfizam u veličini tela ili u pojedinim telesnim proporcijama predstavlja proizvod razlika u stopi rasta (Blanckenhorn et al., 2007a), trajanju perioda tokom koga jedinke rastu (Blanckenhorn et al., 2007b; Esperk et al., 2007a, b; Tammaru &

Esperk, 2007; Tammaru et al., 2010) ili kombinaciji oba primarna mehanizma nastanka polnog dimorfizma (Ernsting & Isaaks, 2002). Generalno, kod ektotermnih organizama, raste i razvije se pod snažnim uticajem brojnih sredinskih faktora, recimo temperature, dostupnosti i količine hrane (Angilletta & Dunham, 2003; De Block & Stoks, 2003; Davidowitz et al., 2004, Davidowitz & Nijhout, 2004; Stillwell et al., 2007; Stillwell & Fox, 2009). Na osnovu rezultata nekoliko studija pokazano je da se odgovor na promene u sredini u kojoj se organizam razvija može razlikovati između polova i na taj način doprineti nastanku inter- i intraspecijske varijabilnosti veličine ili oblika tela (Stillwell & Fox, 2007, Tedder & Tammaru, 2005).

Polni dimorfizam predstavlja jedan od glavnih izvora varijabilnosti kod adultnih jedinki jedne vrste (O'Higgins et al., 2001). Iako dimorfizam u pojedinim karakteristikama može biti prisutan od samog rođenja individue, promene u stepenu, a ponekad i u smeru ekspresije polnog dimorfizma se najčešće javljaju tokom ontogenije (Berdnikovs et al., 2007). Kao što je ranije navedeno u tekstu, različiti razvojni procesi utiču na morfologiju adulta. Tokom ontogenije dolazi do brojnih interakcija i alteracija između navedenih faktora, što utiče na verovatnoću da adulti npr. uspešno pronađu partnera za parenje i da se uspešno reprodukuju (Tarnawski et al., 2014a, b).

Kako kod najvećeg broja životinjskih vrsta veličina i oblik tela odraslih jedinki oslikavaju dinamiku relativnog rasta (Tschinkel, 2013), podaci prikupljeni iz ontogenetskih serija sačinjenih od juvenilnih i adultnih individua pružaju kvantitativnu deskripciju promene veličine i oblika tela tokom životnog ciklusa (McLellan et al., 2002). Obzirom da alometrija opisuje promene u relativnim dimenzijama delova tela jednog organizma koje su korelisane sa promenama u opštoj veličini tela (Levinton, 1988; Gayon, 2000) i kako alometrijske trajektorije rasta mogu oslikavati brojne procese koji utiču na rast organizma (Tarnawski et al., 2014b), alometrijom se može verodostojno opisati razvojna osnova polnog dimorfizma u veličini i proporcijama tela.

Na evoluciju polnog dimorfizma značajno utiču genetička, razvojna, filogenetska i/ili fiziološka ograničenja (Cheverud et al., 1985; Reeve & Fairbairn, 1996; Badyaev, 2002). Riv i Ferber su dali pogodan primer za prethodno navedenu tvrdnju. Obzirom da je heritabilnost slična između polova, kao i da su vrednosti genetičkih korelacija između

polova veoma visoke, geneza polnog dimorfizma bi trebalo da bude ograničena čak i pod jakim uticajem selekcije (Reeve & Fairbairn, 2001). Ipak, polno specifična ekspresija gena može značajno da modifikuje uočene obrasce polnog dimorfizma kod organizama i prevaziđe genetička ograničenja (Badyaev, 2002). Pored toga, spora evoluciona divergencija između polova podrazumeva da je potreban dovoljan vremenski period kako bi došlo do nastanka polnih razlika koje nisu postojale kod predačkih formi. Ovo se dešava čak i da je posmatrani takson pod jakim dejstvom direkcione selekcije i na taj način nastaju obrasci ekspresije polnog dimorfizma koji su uslovljeni samom filogenijom posmatranog taksona (Fairbairn, 1990). Osim navedenih scenarija evolucije polnog dimorfizma, energetska i/ili mehanička ograničenja mogu uticati na morfologiju i etologiju odabranog taksona (Reiss, 1989; Blanckenhorn, 2000), i tako modifikovati način na koji se ogleda polni dimorfizam prisutan kod izučavanog organizma (Stillwell et al., 2010).

### 1.3.1. Polni dimorfizam kod Diplopoda

Mušjaci diplopodnih stonoga se uglavnom odlikuju manjom veličinom tela u odnosu na ženke (Enghoff, 1992; Minelli & Michalik, 2015). Pored razlika u opštoj veličini tela, kod Diplopoda se sreću i razlike u broju trupnih segmenata, i broju parova nogu za hodanje. Na primer, veći broj pari nogu za hodanje karakterističan je za mužjake pripadnika nadreda Oniscomorpha. U slučaju broja segmenata koji grade trup, veći broj navedenih strukturnih jedinica uočen je kod ženki pojedinih predstavnika teloanamorfnih redova Chordeumatida (u okviru roda *Peterjohnsia* Mauriès, 1987, kao i kod odabranih vrsta u okviru porodice Tingupidae) i Polydesmida (kod ženki pripadnika rodova *Polydesmus* Latrielle 1803 i *Galliocookia* Ribaut, 1955) (Shelley et al., 2009; Minelli & Michalik, 2015). Veći broj trupnih segmenata sreće se uglavnom i kod ženki predstavnika klada koje se odlikuju eu- ili hemianamorfnim razvićem. Međutim, kod navedenih grupa Diplopoda, polni dimorfizam u navedenom karakteru se dovodi u vezu sa razlikama u broju postembrionalnih stadijuma kroz koje prolaze mužjaci i ženke tokom životnog ciklusa. Kod vrste *Ommatoiulus seppoi* Akkari & Enghoff, 2011 registrovano je da ženke imaju

14 postembrionalnih stadijuma, dok postembrionalno razviće mužjaka podrazumeva 11 stadijuma (Akkari & Enghoff, 2011).

Polni dimorfizam Diplopoda ogleda se i u morfologiji ekstremiteta. U ovom aspektu razlika među polovima, kao najznačajnije bi se moglo opisati prisustvo gonopoda (kod Helminthomorpha) ili telopoda (kod Pentazonia) kod mužjaka. U oba slučaja radi se o izuzetno modifikovanim ekstremitetima koji učestvuju u procesu prenosa spermatozoida do receptakuluma ženke. Pored navedene funkcije, telopode imaju ulogu i u pridržavanju ženke tokom kopulacije (Blower, 1985; Hopkin & Read, 1992; Sierwlad & Bond, 2007). Gonopode su locirane na sedmom trupnom segmentu, dok se telopode nalaze na kaudalnom kraju tela i predstavljaju izmenjeni devetnaesti par nogu.

Kod Diplopoda, pored polnog dimorfizma struktura koje direktno učestvuju u kopulaciji prisutan je i polni dimorfizam u morfologiji i broju pari nogu za hodanje, koji se ogleda u prisustvu izmenjenih anteriornih ekstremiteta, najčešće kod mužjaka. Na primer, prvi par nogu kod većine mužjaka pripadnika reda Julida ima redukovani broj segmenata i izmenjenu morfologiju u odnosu na ostale noge za hodanje. Navedeni ekstremiteti uglavnom imaju oblik kukice i pridržavaju glavu ženke tokom kopulacije (Hopkin & Read, 1992). Pored navedenih razlika, kod mužjaka pojedinih redova (Callipodida i Julida), na distalnim podomerama nogu za hodanje nalaze se adhezioni jastučići. Ove strukture su izgrađene od velikog broja seta i pretpostavlja se da se pomoću njih ostvaruje čvršći kontakt između mužjaka i ženki tokom parenja (Chung & Moon, 2008). Takođe, kod mužjaka predstavnika reda Chordeumatida se često sreću modifikacije nogu koje su locirane anteriorno u odnosu na gonopode. Morfologija anteriornih nogu mužjaka Chordeumatida najčešće podrazumeva prisustvo uvećanog prefemura, izraštaja na femuru, dok i same anteriorne noge mogu biti masivnije i duže u odnosu na noge za hodanje koje se nalaze iza gonopoda (Shear, 2007, 2009, 2010; Shear & Krejca, 2007). Pored modifikacija koje odlikuju mužjake Diplopoda, određene specifičnosti se sreću i kod ženki ove klase stonoga. Na primer, drugi par nogu može biti redukovani kod ženki pojedinih Chordeumatida (Minelli & Michalik, 2015).

Pored ekstremiteta, polni dimorfizam se ogleda i u morfologiji drugih struktura Diplopoda. Poznato je da gnathohilarijum kod mužjaka pojedinih Julida može biti zadebljao i

imati „jastučast“ izgled (Hopkin & Read, 1992). Takođe, oblik glave može biti različit kod mužjaka i ženki pojedinih taksona. Kod vrste *Apfelbeckia brazzana* (Attems, 1927) (red Callipodida), mužjaci imaju konkavan oblik glavene kapsule, a ženke imaju konveksan (Stoev & Enghoff, 2008). Pored Callipodida, interseksualne razlike u obliku glave se često sreću i kod reda Chordeumatida i podrazumevaju prisusvo zaravnjene ili konkavne glave kod mužjaka, dok ženke uvek imaju konveksnu glavu (Enghoff et al., 2015). Razlike između polova Diplopoda mogu postojati i u izgledu mandibula (Minelli & Michalik, 2015), kao i u setaciji i ornamentaciji trupa. Razlike u ornamentaciji trupa između mužjaka i ženki su zabeležene kod polidezmidne vrste *Ammodesmus granum* Cook, 1896 i ogledaju se u prisustvu papiliformnih izraštaja na metatergitima mužjaka, dok su metatergiti ženki glatki. Kod druge vrste iz istog roda (*A. congoensis* VandenSpiegel & Golovatch, 2015), metatergiti mužjaka su prekriveni brojnim kratkim setama, dok je na metatergitima ženki prisutan manji broj dužih seta (VandenSpiegel & Golovatch, 2012, 2015).

## 2. CILJEVI

Iako je anamorfoza prepoznata kao način postembrionalnog razvića još krajem XIX veka i opisana kod mnogih Diplopoda, analize ovog modaliteta razvića predstavljaju jednu od najzanimljivijih, ali još uvek nedovoljno proučenih tema u biologiji Diplopoda. Pred toga što se nedovoljno zna o molekularnim procesima koji se nalaze u osnovi anamorfoze, posebna pažnja se još uvek mora posvetiti i morfološkim promenama koje se dešavaju prilikom postembriogeneze Diplopoda.

Zbog specifičnosti plana organizacije, načina života, filogenetskog položaja reda kome pripada, specifičnog areala, kao model organizam u ovoj disertaciji je odabrana diplopodna stonoga *Apfelbeckia insculpta* (L. Koch, 1867). Ova vrsta se svrstava u red Callipodida, kod koga je postembriogeneza analizirana kod samo nekoliko taksona. Takođe, pretpostavlja se da se u okviru Callipodida sreću dva načina postembrionalnog razvića (teloanamorfoza i hemianamorfoza) i stoga su potrebne studije koje bi pružile više detalja o postembriogenezi ovog reda.

Pored studije postembrionalnog razvića, cilj ove teze je bila i analiza polnog dimorfizma u veličini i proporcijama tela u okviru pet populacija *A. insculpta* iz Srbije i Crne Gore. S obzirom na manjak literaturnih podataka o interseksualnim razlikama u veličini i proporcijama tela kod Diplopoda, a naročito kod predstavnika reda Callipodida, prvo smo želeli da utvrdimo da li su razlike u navedenim aspektima morfologije prisutne među mužjacima i ženka kod *A. insculpta*, i ukoliko jesu, u kom pravcu i stepenu variraju u okviru svake uzorkovane populacije, kao i među populacijama.

Kako smo pratili postembrionalno razviće i polni dimorfizam, kao cilj ove teze se izdvojila i analiza ontogenetskih promena u ekspresiji polnog dimorfizma kod naše model vrste. Ovo je prva studija u kojoj se prati variranje ekspresije polnog dimorfizma tokom postembrionalnog razvića ne samo u okviru reda Callipodida, već i u okviru čitave klase Diplopoda. Poznato je da postoje tri moguća načina na koja se polni dimorfizam eksprimira tokom ontogenije. Prvi od njih podrazumeva da je polni dimorfizam prisutan samo kod adultnih jedinki. Potom, polni dimorfizam može da postoji od trenutka rođenja, a smer i stepen polnog dimorfizma su slični na različitim postembrionalnim stadijumima

(uključujući i adulte). Najzad, treći način na koji se polni dimorfizam eksplicira tokom ontogenije podrazumeva da su razlike između polova prisutne tokom postembriogeneze, ali se smer i/ili stepen variranja polnog dimorfizma razlikuju među stadijumima. Zbog svega gorenavedenog, poseban deo ove disertacije je posvećen utvrđivanju razlika u veličini i proporcijama tela između mužjaka i ženki *A. insculpta* na različitim postembrionalnim stadijumima, variranju navedenih razlika tokom ontogenije, kao i mehanizmima koji dovode do nastanka i održavanja polnog dimorfizma kod ove kalipodidne vrste.



### 3. MATERIJAL I METODE

#### 3.1. *Apfelbeckia insculpta* — taksonomski položaj, distribucija i osnovne morfološke odlike

*Apfelbeckia insculpta* pripada redu Callipodida i podredu Schizopetalidea. Red Callipodida obuhvata nešto više od 140 vrsta i podvrsta koje su grupisane u 36 rodova i podrodova, osam porodica i tri podreda. Podred Schizopetalidea ima preko 120 vrsta, dok su preostala dva podreda Sinocallipodidea i Callipodidea znatno siromašniji vrstama (Stoev et al., 2008; Enghoff et al., 2015).

Stonoge ovog reda odlikuje izduženo, cilindrično telo koje se sastoji od 35-88 pleurotergita, umereno duge antene i noge, a na telzonu nose par paučinastih žlezda. Veličina tela varira od 12 mm do preko 100 mm (Hoffman, 1979, 1982; Stoev et al., 2008; Enghoff et al., 2015; Ilić et al., 2016a, b). Tradicionalno, red Callipodida se sa redovima Chordeumatida i Stemmiulida ubraja u nadred Nematophora.



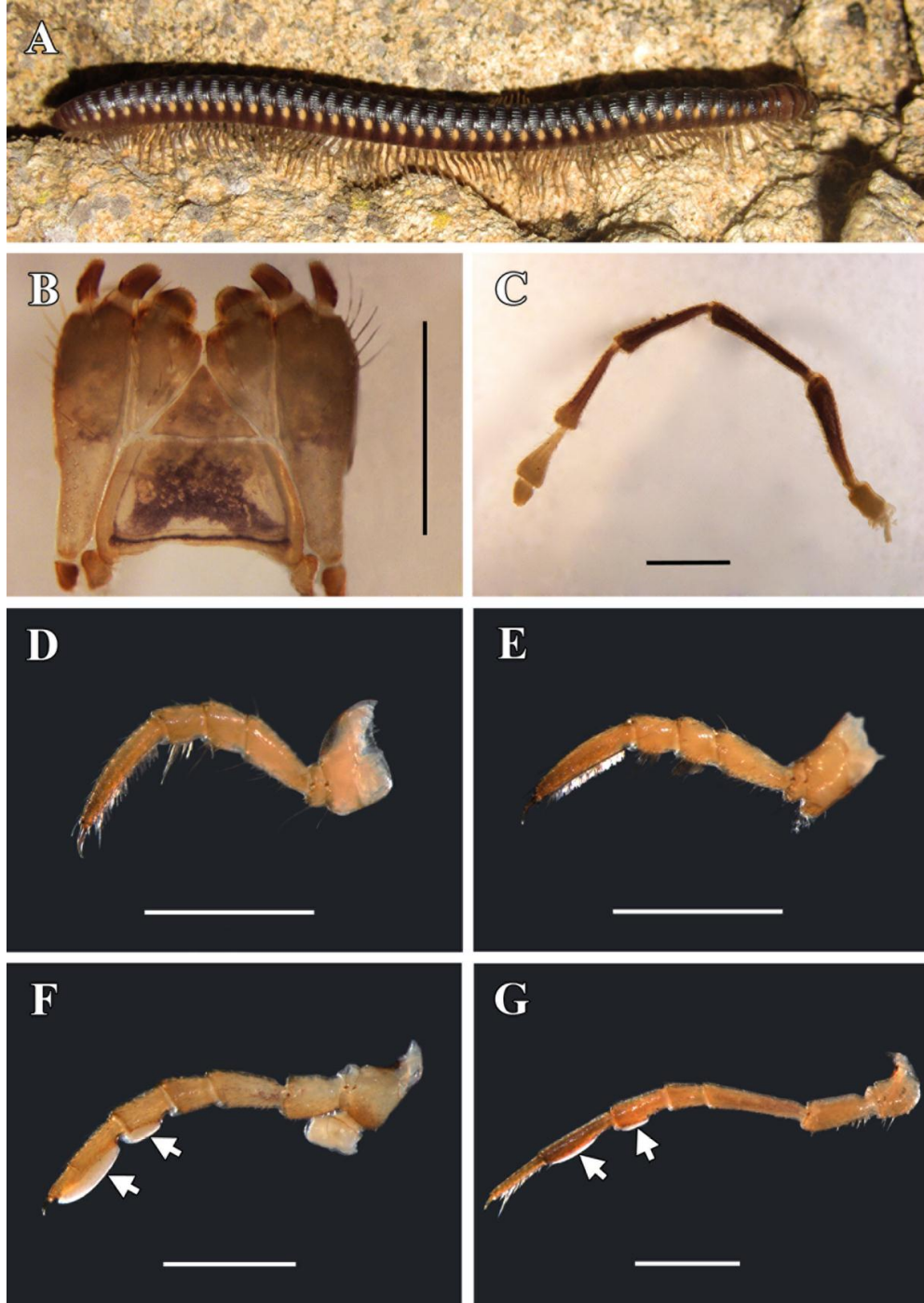
**Slika 3.** Globalna distribucija predstavnika reda Callipodida (Stoev et al., 2008).

Pripadnici reda Callipodida su rasprostranjeni u severnom i istočnom Sredozemlju, centralnoj i jugoistočnoj Aziji, kao i u delovima Centralne i Severne Amerike (slika 3). Najveći diverzitet je registrovan na Balkanskom poluostrvu, u Maloj Aziji, jugozapadnom delu SAD i severnom delu Meksika (Stoev et al., 2008; Enghoff et al., 2015). Uglavnom naseljavaju pećinske sisteme, ali mogu biti prisutne i u epigejskim staništima. Za razliku od većine drugih Diplopoda, predstavnici ovog reda preferiraju kamenita staništa, tako da ih

pojedini autori izdvajaju kao petrofilnu grupu (Stoev et al., 2008). Za ovaj red je karakteristično i da postoje predstavnici koji naseljavaju pustinjske i stepske regione centralne Azije (Stoev et al., 2008; Enghoff et al., 2015), kao i oni koji se sreću u predelima na višim nadmorskim visinama (Stoev & Enghoff, 2005). Pored specifičnosti plana telesne organizacije i izuzetno disjunktne areala, Callipodida su poznate i kao red gde se kod pojedinih predstavnika sreće karnivorija, pa čak i kanibalizam (Manton, 1958; Hoffman & Payne, 1969); takođe, zabeležena je i koprofagija (Stoev et al., 2008).

*Apfelbeckia* Verhoeff, 1896 je oligotipski rod troglofinlih stonoga rasprostranjen po pećinama i ostalim podzemnim staništima Balkanskog polusotrvja. Pored pećinskih sistema, predstavnici roda se ponekad mogu naći i u epigejskim staništima. U rod su uvrštene tri vrste: *A. brazzana* (Attems, 1927), *A. insculpta* i *A. synthesis* Stoev & Enghoff, 2008 (Stoev & Enghoff, 2008). Vrsta sa najvećim arealom je *A. insculpta* i rasprostranjena je u Srbiji, Crnoj Gori, Bosni i Hercegovini, Hrvatskoj i Albaniji (Stoev & Enghoff, 2008). U pitanju je jedna od najvećih stonoga u Evropi (Frederiksen et al., 2012). Analizirana vrsta ima izduženo, cilindrično telo, koje se odlikuje nešto većom visinom u odnosu na širinu. Oblik glave nije dimorfan i kod oba pola je konveksan, a antene su izdužene. Prva dva para nogu su značajno kraća od ostalih nogu i sastoje se od šest podomera, dok se sve ostale noge sastoje od sedam članaka. Anteriorne noge su generalno kraće i šire u odnosu na ostale noge za hodanje. Takođe, prisutan je polni dimorfizam u morfologiji nogu. Počevši od četvrtog para, na tibijama i tarsusima nogu mužjaka su prisutni adhezivni jastučići. Telzon je prekriven setama i nosi par paučinastih žlezda. Boja i ornamentacija tela su istovetne kod mužjaka i ženki – telo je tamno braon sa lateralno raspoređenim žućkastim tačkama koje se nalaze ispod otvora odbrambenih žlezda i umereno razvijenim uzdužnim krestama duž svakog metazonita. Takođe, na dorzalnoj strani tela su prisutne i izdužene sete koje su raspoređene u dva reda na anteriornim pleurotergitima, dok se na pleurotergitima koji se nalaze na sredini i posteriornom kraju tela nalazi po jedan red seta. Kod pojedinih jedinki sete mogu odsustvovati sa posteriornih pleurotergita.

Mušjake je najlakše razlikovati po prisustvu gonopoda. Gonopode su razvijene na poziciji osmog para nogu na sedmom trupnom segmentu. Habitus *A. insculpta*, kao i izgled pojedinih struktura koje su analizirane u ovoj disertaciji, prikazan je na slici 4.



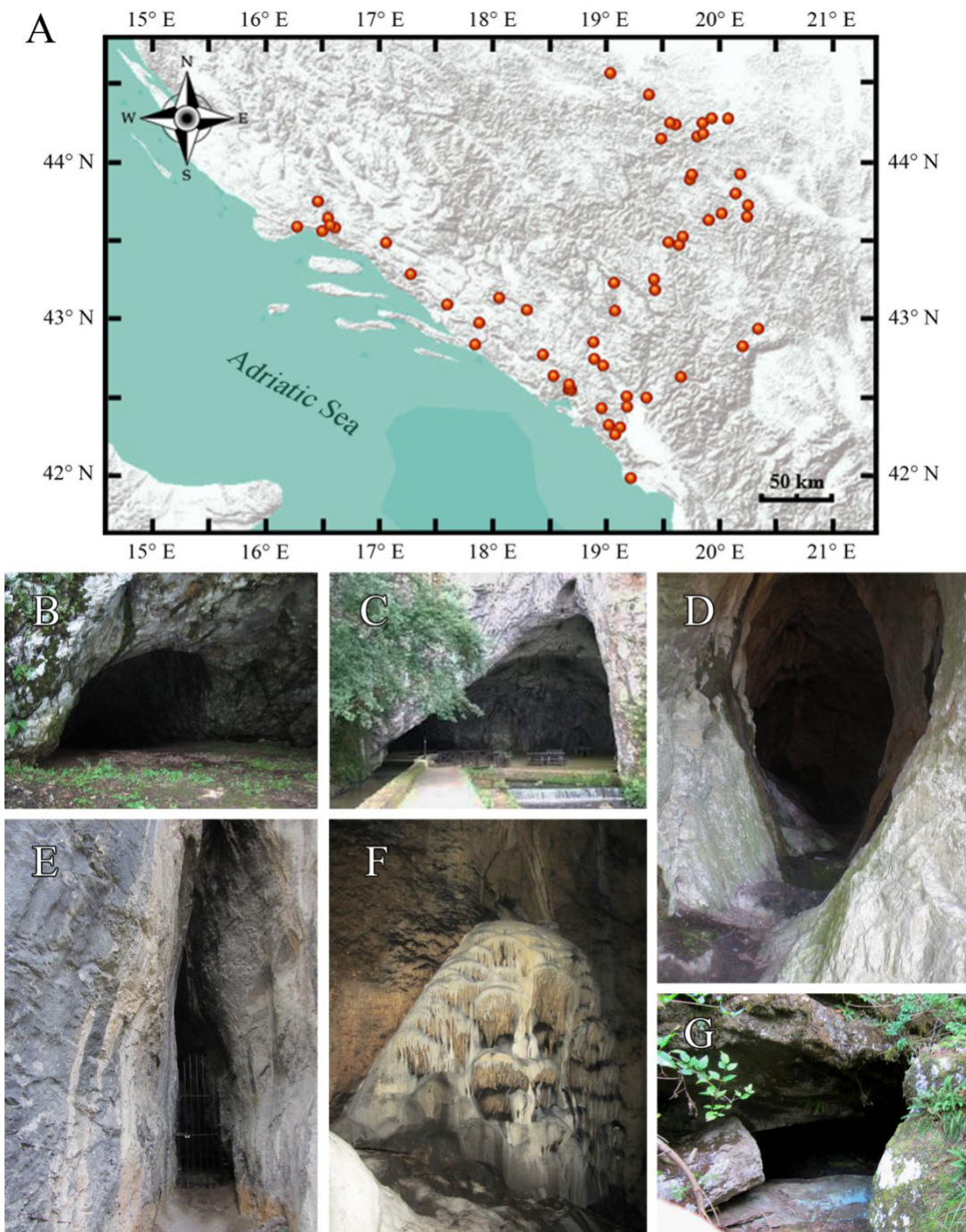
**Slika 4.** *Apfelbeckia insculpta*, ženka (A); gnatohilarijum (B); antena (C); desne noge iz prvog (D), drugog (E), četvrtog (F) i dvadeset i četvrtog para nogu (G). Strelice na slikama F i G ukazuju na adhezivne jastučice koji su prisutni kod mužjaka. Skale: B = 1 mm, C-G = 2 mm.

### 3.2. Analizirani lokaliteti

Na 50 lokaliteta u Srbiji, Crnoj Gori, Bosni i Hercegovini, i Hrvatskoj (slika 5), u periodu od 2000-2013. godine, prikupljeno je ukupno 1214 jedinki *A. insculpta* različitih postembrionalnih stadijuma. U daljem tekstu prikazani su podaci o obrađenom materijalu.

**Srbija. Hadži-Prodanova pećina**, selo Raščići, okolina Ivanjice: 25. maj 2000., leg. S. Makarov, V. Tomić, B. Mitić i S. Ćurčić, 8 ♂♂, 13 ♀♀, 10 subadultnih ♂♂, 15 subadultnih ♀♀ i 14 juvenilnih jedinki; 2. maj 2001., leg. S. Makarov, S. Ćurčić i B. Mitić, 7 ♂♂, 5 ♀♀, 10 subadultnih ♂♂, 20 subadultnih ♀♀ i 7 juvenilnih jedinki; 11. maj 2001., leg. S. Makarov, S. Ćurčić i B. Mitić, 5 ♂♂, 5 ♀♀, 1 subadultni ♂ i 9 subadultnih ♀♀; 29. maj 2003., leg. B. Mitić, S. Ćurčić, V. Tomić i S. Makarov, 4 ♂♂, 9 ♀♀, 11 subadultnih ♂♂, 15 subadultnih ♀♀ i 10 juvenilnih jedinki; 26. maj 2004., leg. S. Ćurčić, B. Mitić i S. Makarov, 9 ♂♂ i 4 ♀♀; 27. maj 2005., leg. S. Ćurčić, B. Mitić i S. Makarov, 5 ♂♂, 1 ♀, 5 subadultnih ♂♂, 12 subadultnih ♀♀ i 2 juvenilne jedinice; 30. maj 2006., leg. B. Mitić i S. Makarov, 4 ♂♂, 4 ♀♀, 2 subadultna ♂♂, 8 subadultnih ♀♀ i 5 juvenilnih jedinki; 27. maj 2007., leg. S. Makarov, B. Mitić i S. Ćurčić, 6 ♂♂, 3 ženke i 6 subadultnih ♀♀; 28. maj 2008., leg. B. Mitić i S. Makarov, 6 ♂♂, 2 ♀♀, 3 subadultna ♂♂, 4 subadultne ♀♀ i 2 juvenilne jedinice, 13. mart 2012., leg. B. Kušić, 2 ♂♂, 10 ♀♀, 5 subadultnih ♂♂, 8 subadultnih ♀♀ i 3 juvenilne jedinice; 18. april 2012., leg. B. Ilić, 8 ♂♂, 10 ♀♀, 18 subadultnih ♂♂, 15 subadultnih ♀♀ i 2 juvenilne jedinice; 14. april 2013., leg. B. Ilić, 1 ♂, 2 ♀♀, 10 subadultnih ♂♂, 13 subadultnih ♀♀ i 6 juvenilnih jedinki; 25. jul 2013., leg. B. Ilić, 10 ♂♂, 7 ♀♀, 11 subadultnih ♂♂ i 15 subadultnih ♀♀; 18. avgust 2013., leg. B. Ilić, 8 subadultnih ♂♂, 11 subadultnih ♀♀ i 1 juvenilna jedinka; **Mala pećina**, selo Rti, okolina Guče: 15. avgust 2000., S. Makarov, S. Ćurčić i B. Mitić, 3 ♂♂, 2 ♀♀, 2 subadultna ♂♂ i 5 subadultnih ♀♀; 30. april 2001., leg. B. Mitić i S. Ćurčić, 6 ♂♂, 10 ♀♀, 1 subadultni ♂ i 5 subadultnih ♀♀; 12. maj 2001., leg. B. Mitić, 5 ♂♂ i 1 ♀; 12. april 2004., leg. B. Mitić i S. Ćurčić, 1 ♂ i 14 ♀♀; 29. april 2004., leg. B. Mitić, S. Ćurčić i S. Makarov, 1 ♂ i 4 juvenilne jedinice; 3. maj 2004., leg. B. Mitić, S. Ćurčić i S. Makarov, 2 ♂♂ 1 ♀ i 2 subadultne ♀♀; **Velika pećina**, selo Rti, okolina Guče: 18. jul 2002., leg. D. Pavić, 4 ♂♂,





**Slika 5.** Analizirane populacije *A. insculpta* (A); lokaliteti sa kojih je prikupljen najveći deo materijala: Kovačevića pećina (B), Petnička pećina (C), Mladenovića megara (D), Hadži-Prodanova pećina (E-F) i Vilina pećina (G).

3 ♀♀, 4 subadultna ♂♂, 8 subadultnih ♀♀ i 2 juvenilne jedinke; 21. maj 2010., leg. V. Milutinović, 1 subadultni ♂ i 1 subadultna ♀; **Mokra pećina**, Ravna gora, planina Suvochor: 24. april 2004., leg. S. Ćurčić, 1 ♂, 2 ♀♀, 2 subadultna ♂♂ i 2 subadultne ♀♀; **Vodena pećina**, selo Brekovo, okolina Arilja: 17. avgust 2002., leg. B. Mitić, 2 ♀♀ i 1 subadultna ♀; **Virovska pećina**, s. Virovo, okolina Arilja: 16. avgust 2000., S. Makarov, S. Ćurčić i B. Mitić, 1 ♂, 4 ♀♀ i 2 juvenilne jedinke; 30. april 2001., leg. B. Mitić, 4 ♂♂, 3 ♀♀ i 4 subadultne ♀♀; **Vrletna pećina**, selo Visoka, okolina Arilja: 20. avgust 2000., S. Makarov, S. Ćurčić i B. Mitić, 1 subadultna ♀; **pećina Sveta Voda**, selo Turica, okolina Guče, 16. avgust 2000., S. Makarov, S. Ćurčić i B. Mitić, 4 ♀♀ i 1 juvenilna jedinka; **Bucurska pećina**, selo Bucure, planina Medvednik: 4. avgust 2011., leg. J. Kulačić i D. Antić; 2 juvenilne jedinke; **Milijina pećina**, selo Gornja Trešnjica, okolina Ljubovije: 17. jul 1972., leg. G. Nonveiller, 2 ♂♂ i 1 subadultni ♂; **Ribnička Pećina**, selo Paštrić, okolina Mionice: 23. jun 2003., leg. B. Mitić, 4 ♀♀; **Jagoševa pećina**, selo Crusko; okolina Sjenice: 18. oktobar 2008., leg. D. Pavićević, 1 ženka; **Vrbnička pećina**, okolina Sjenice: 29. novembar 1979., leg. nepoznat, 1 subadultna ♀; **jama na Mokroj gori**, planina Mokra gora: leg. nepoznat, 1 subadultna ♀; **Lenčina pećina**, selo Donje Leskovice, okolina Valjeva: 3. maj 2012., leg. V. Ranković, 7 ♂♂, 4 ♀♀ i 2 subadultne ♀♀; **Petnička pećina**, selo Petnica, okolina Valjeva: 21. jun 2001., leg. S. Ćurčić i B. Mitić, 1 ♂♂, 3 ♀♀, 1 subadultni ♂ i 3 subadultne ♀♀; 5. jun 2004., leg. S. Ćurčić i B. Mitić, 4 ♀♀; 16. jun 2006., leg. V. Draganić, 1 ♀; 4. april 2009., leg. D. Antić i R. Pavlović, 2 ♂♂ i 8 ♀♀, 21. jun 2009, leg. D. Stojanović, 1 ♂, 2 ♀♀ i 4 subadultne ♀♀, 21. maj 2010., leg. D. Stojanović, 4 ♂♂, 6 ♀♀, 2 subadultne ♀♀ i 3 juvenilne jedinke; 7. jul 2010., leg. D. Antić, 10 ♂♂, 11 ♀♀, 7 subadultnih ♂♂, 2 subadultne ♀♀ i 11 juvenilnih jedinki; 2. maj 2012., leg. B. Ilić, 7 ♀♀, 4 subadultna ♂♂ i 2 juvenilne jedinke; 29. maj 2012., leg. B. Ilić, 8 ♂♂, 8 ♀♀ i 4 juvenilne jedinke; 27. jul 2012., leg. B. Ilić, 10 ♂♂, 4 ♀♀, 4 subadultna ♂♂, 7 subadultnih ♀♀ i 4 juvenilne jedinke; **Kovačevića pećina**, selo Cerova, okolina Krupnja: 28. april 2001., leg. D. Pavić, 1 ♂, 1 subadultna ♀ i 1 juvenilna jedinka; 14. april 2005., leg. D. Pavić, 1 subadultni ♂, 4 subadultne ♀♀ i 3 juvenilne jedinke; 23. septembar 2005., leg. S. Ognjenović, 6 ♂♂, 8 ♀♀, 4 subadultna ♂♂, 6 subadultnih ♀♀ i 4 juvenilne jedinke; 21. jun 2012., leg. B. Ilić, D. Antić, S. Makarov i L. Lučić, 28 ♂♂, 13 ♀♀, 12 subadultnih ♂♂,

15 subadultnih ♀♀ i 3 juvenilne jedinke; 27. jul 2012., leg. B. Ilić, 2 ♂♂, 8 ♀♀, i 5 juvenilnih jedinki; **Mladenovića megara**, selo Stapani, okolina Užica: 17. avgust 2002., leg. D. Pavićević, 14 ♂♂, 10 ♀♀, 2 subadultna ♂♂ i 6 subadultnih ♀♀; 3. maj 2003., leg. B. Mitić i S. Ćurčić, 3 ♂♂, 2 ♀♀ i 4 subadultne ♀♀; 14. april 2012., leg. B. Ilić i B. Mitić, 35 ♂♂, 31 ženka, 25 subadultnih ♂♂, 28 subadultnih ♀♀ i 2 juvenilne jedinke; **Vukovića megara**, selo Stapani, okolina Užica: 4. maj 2003., leg. B. Mitić i S. Ćurčić, 1 ♀ i 3 subadultne ♀♀; **Popova pećina**, okolina Prijepolja: 24. mart 1980., leg. G. Nonveiller, 2 ♂♂, 3 subadultne ♀♀ i 1 juvenilna jedinka, 15. avgust 2012., leg. B. Ilić, 1 ♂ i 4 subadultne ♀♀; **pećina Kađenica**, Ovčar Banja, okolina Čačka: 2. maj 2004., leg. B. Mitić, 2 ♂♂ i 4 ♀♀; 22. januar 2008., leg. B. Mitić i S. Makarov, 4 ♂♂, 6 ♀♀ i 1 subadultni ♂; 12. avgust 2012., leg. B. Ilić, 2 ♀♀ i 1 subadultni ♂.

*Crna Gora.* **Pećina Kaluđerovača**, selo Tepca, planina Durmitor: 2. jun 1979., leg. M. Radin, 1 ♀ i 1 juvenilna jedinka, 9. agust 1979., leg. M. Radin, 1 ♀, 1 subadultna ♀ i 1 juvenilna jedinka; **pećina na Vranjini**, Vranjina: 7. maj 1975., leg. G.V., 1 ♀ i 2 juvenilne jedinke; **pećina Babošnja**, selo Trnovo, okolina Rijeke Crnojevića: 1. februar 1987., leg. I. Karaman, 1 subadultna ♀ i 1 juvenilna jedinka; **Arapova pećina**, između sela Brezovica i sela Grabovica, planina Durmitor: leg. D. Pavićević, 2 juvenilne jedinke; 16. avgust 1995., leg. I. Karaman, 1 subadultna ♀; **pećina Megara**, Tološi, Podgorica: 6. januar 1993., leg. I. Karaman, 1 subadultna ♀; 5. februar 1997., leg. I. Karaman, 3 subadultne ♀♀; 18. maj 2001., leg. nepoznat, 1 ♀ i 2 subadultne ♀♀; **Vilina pećina**, selo Darja Seoce, okolina Virpazara: 8. februar 1997., leg. I. Karaman, 3 subadultne ♀♀ i 1 juvenilna jedinka; **pećina Ladnica**, selo Bokovo, okolina Cetinja: 8. septembar 2000., leg. nepoznat, 2 ♀♀, 1 subadultni ♂, 3 subadultne ♀♀ i 1 juvenilna jedinka; **Cetinjska pećina**, okolina Cetinja: 22. avgust 2012., leg. D. Antić, 1 ♂ i 1 juvenilna jedinka; **pećina Gornja Pokljuka**, Knezlaz, Kameno More, Krivošije: 13. jul 1998., leg. S. Ognjenović, 2 subadultne ♀♀; **nepoznata jama**, okolina Ulcinja: 3. avgust 2006., leg. M. Trajković, 1 ♂; **Nova jama**, Velji vrh, okolina Risna: 29. jul 2010., leg. I. Njunjić, 1 ♂; **jama Bukarica**, Kameno More, okolina Risna: 2. avgust 2010., leg. I. Njunjić, 1 ♂; **Bijele Vode**, Kučki Komovi: 17. avgust 2011., leg. D. Stojanović, 1 ♂ i 1 ♀; **pećina Veljapeć**, selo Budoš, okolina Nikšića: 7. septembar 2000., leg. nepoznat, 3 ♂♂, 2 ♀♀, 1 subadultna ♀ i 2 juvenilne jedinke; **pećina**

**iznad Veljepeći**, selo Budoš, okolina Nikšića: 7. septembar 2000., leg. nepoznat, 1 ♂ i 1 ♀; **Vilina pećina**, selo Miločani, okolina Nikšića: 5. septembar 2000., leg. nepoznat, 2 ♀♀, 1 subadultni ♂ i 1 subadultna ♀; 18. avgust 2013., leg. B. Ilić, 16 ♂♂, 19 ♀♀, 2 subadultna ♂♂ i 7 subadultnih ♀♀.

*Bosna i Hercegovina.* **Pećina Lepirnica**, Fatničko polje: 18. jun 2003., leg. D. Pavićević, 2 ♀♀ i 2 juvenilne jedinke; **Velika pećina**, selo Dubočni, okolina Trebinja: 4. jun 2004., leg. D. Pavić, 1 ♀ i 5 juvenilnih jedinki; **jama Duboka**, Bijela Gora, planina Orjen: 2. jun 2004., leg. S. Ognjenović, 1 ♀ i 2 juvenilne jedinke; **Dvogrla jama pod Banjom**, Gornje Hrasno: 22. avgust 2009., leg. T. Rađa, 1 ♀ i 1 subadultna ♀.

*Hrvatska.* **Jolina pećina**, Dicmo Osoje: 10. april 2002., leg. T. Rađa, 2 ♀♀, 2 subadultna ♂♂, 5 subadultnih ♀♀ i 3 juvenilne jedinke; **Špilja na Stacionaži**, Dugopolje: 7. april 2004., leg. T. Rađa, 1 ♀, 1 subadultni ♂ i 2 juvenilne jedinke; **Jama na vrh Ulica**, Trnova: 23. jun 2004., 1 ♀ i 2 juvenilne jedinke; **Vašja jama**, Stilja: 23. jul 2007., leg. T. Rađa, 1 ♀ i 1 juvenilna jedinka; **Plano**, Provaljenica: 12. oktobar 2007., leg. T. Rađa, 1 ♀ i 1 juvenilna jedinka; **jama Omerovica**, Kučine: 9. mart 2008., leg. T. Rađa, 1 subadultna ♀; **špilja Mala Modrić**, Modrić: 26. mart 2008., leg. T. Rađa, 1 subadultni ♂ i 1 juvenilna jedinka; **jama u Predolcu**, Metković: 25. septembar 2009., leg. T. Rađa, 1 subadultna ♀; **jama Vranjača**, Kotlenice: 15. november 2009., leg. T. Rađa, 1 ♂.

### 3.3. Procedura prikupljanja, čuvanja i merenja jedinki

Materijal analiziran u ovoj studiji je najvećim delom prikupljan ručno, dok je znatno manji deo uzoraka prikupljen upotrebom klopki u kojima je atraktant bilo sirće. Prikupljene jedinke su fiksirane u 70% rastvoru etanola i svaka jedinka je sačuvana u posebnom flakonu sa evidencionom karticom. Uzorci su čuvani u uskim flakonima kako bi se savijanje trupa svelo na najmanju moguću meru.

Brojanje karaktera koji su upotrebljeni za razlikovanje postembrionalnih stadijuma je urađeno pomoću istraživačke binokularne lupe „Carl Zeiss“ (uveličanje objektiva 0,63x, 1x, 1,6x, 2,5x i 4x; uveličanje okulara 6,3x i 25x). Jedinke koje su odabrane za analize polnog dimorfizma su prvo držane (do tri dana) u perforiranim plastičnim kutijama veličine



40×40 cm, sa podlogom iz pećina iz kojih su prikupljene kako bi ispraznile sadržaj digestivnog sistema; potom su preparovane u alkoholu i odmah zatim im je izmerena masa. Masa je merena pomoću Scout Pro 123<sup>®</sup> vage (Ohaus Corporation, Pine Brook, NJ, USA). Pre disekcije, sve jedinice su fotografisane fotoaparatom Canon PowerShot 230HS, pored lenjira čiji je najmanji podeljak 1 mm. Fotoparat je bio montiran na stalak i sve fotografije su slikane sa iste visine. Ekstremiteti su uvek disekovani sa desne strane tela. Nakon disekcije, sve odabrane strukture (pregled je dat u poglavlju 3.5) su fotografisane pomoću AxioCam MR kamere montirane na bionkularnu lupu “Carl Zeiss” (uveličanja 0,8x, 1x, 1,6x, 2x i 5x; uveličanje okulara 6,3x). Merenja su izvršena u programu Axiovision (ver. 4.2 za Windows, Carl Zeiss, Munich, Germany).

### **3.4. Razlikovanje postembrionalnih stadijuma *A. insculpta***

S obzirom da se kod Diplopoda broj određenih telesnih struktura povećava prilikom svakog presvlačenja, na osnovu njihovog broja moguće je odrediti postembrionalni stadijum u kome se posmatrana jedinka nalazi. Navedene strukture podrazumevaju trupne segmente, noge za hodanje, ocele i odbrambene žlezde.

Na ovom mestu je potrebno istaći da je u opisu broja strukturnih jedinica trupa korišćen termin pleurotergit umesto segment. Kod predstavnika redova Chordeumatida, Callipodida, Stemmiulida i Platydesmida pleure srastaju sa odgovarajućim tergitom i grade pleurotergit, dok sternit ostaje slobodan. Iako je sa morfološkog aspekta neispravno reći „pleurotergit sa nogama” ili „pleurotergit bez nogu”, zato što su osnove nogu za hodanje u vezi sa sternitom, a sterniti su nezavisni od pleurotergita, u analizi postembrionalnog razvića *A. insculpta* korišćeni su izrazi poput „pleurotergit sa nogama” ili „pleurotergit bez nogu”, kako bi bilo moguće izvršiti poređenje sa literaturnim podacima o postembriogenezi drugih Callipodida (Latzel, 1884; Lang, 1935; Verhoeff, 1940; Nguyen Duy-Jacquemin, 1976, 1979; Enghoff et al., 1993). Radi preglednijeg prikazivanja organizacije trupa tokom postembrionalnog razvića, korišćena je segmentna formula oblika  $p + a + T$ , gde je  $p$  broj pleurotergita sa nogama za hodanje,  $a$  je broj pleurotergita bez nogu, dok se  $T$  odnosi na telzon (Enghoff et al., 1993).

Pored pleurotergita, brojani su i parovi nogu za hodanje. Iako postoje formule po kojima je moguće izračunati broj pari nogu ukoliko je poznat broj trupnih segmenata na određenom postembrionalnom stadijumu, noge su brojane nezavisno od pleurotergita zato što je poznato da kod Diplopoda sa slobodnim sternitima broj pari nogu ne mora da korelira sa brojem tergita (Enghoff et al., 1993).

Iako se Callipodida smatraju za red u kome je kod najvećeg broja predstavnika prisutna teloanamorfoza, odnosno presvlačenja se zaustavljaju po dostizanju adultnog stadijuma, i nakon poslednjeg presvlačenja nema povećanja broja segmenata i parova nogu za hodanje, primena samo brojeva navedenih struktura ne mora biti dovoljna u procesu identifikacije različitih postembrionalnih stadijuma. Utvrđeno je da broj trupnih segmenata, a samim tim i broj parova nogu za hodanje, može biti varijabilan kod jedinki istog stadijuma pojedinih Callipodida (Nguyen Duy-Jacquemin, 1976, 1979). Zato je posebna pažnja prilikom pregledanja materijala bila posvećena organizaciji ocelarnog polja. Tačnije, brojani su redovi ocela, kao i ocele u okviru svakog reda koji čini ocelarno polje. Vašon je uveo brojanje redova ocela kao metod za razlikovanje postembrionalnih stadijuma i ono se zasniva na činjenici da se prilikom svakog presvlačenja dodaje po jedan red ocela u odnosu na red(ove) ocela koji su prisutni na prethodnom stadijumu (Vachon, 1947). Na glavi jedinki stadijuma I najčešće nema ocela; na stadijumu II sreće se po jedna ocela na bočnim stranama glave; na stadijumu III uočava se još jedan red sa dve ocele, koji je anteriorno postavljen u odnosu na ocelu koja karakteriše prethodni stadijum; na stadijumu IV javlja se novi red sa tri ocele (anteriorno u odnosu na prethodna dva reda), tako da se broj ocela može predstaviti u obliku 1+2+3; na stadijumu V se dodaje još jedan red ocela (1+2+3+4), itd. Na taj način, broj posmatranog postembrionalnog stadijuma je za jedan viši od broja redova ocela koji su prisutni na datom stadijumu. Postembrionalni stadijum Diplopoda se označava rimskim brojem (Enghoff et al., 1993).

Pored nabrojanih karaktera, merene su i dužina, širina i visina tela. Širina i visina tela su merene na segmentima koji su locirani na sredini trupa, i to kao maksimalne distance između leve i desne strane (širina tela), i između ventralne i dorzalne strane (visina tela) segmenta.

### 3.5. Morfološki karakteri u analizama polnog dimorfizma

Kako bi se opisale interseksualne razlike u veličini i obliku tela kod *A. insculpta*, odabrano je 14 karaktera. U tabeli 1 su dati opisi svih mera, kao i opisi merenja.

**Tabela 1.** Morfološki karakteri u analizama polnog dimorfizma kod *A. insculpta*.

Karakter	Definicija (način merenja)
<b>BL</b>	Dužina tela (od distalne ivice glavene kapsule do kraja telzona)
<b>HL</b>	Dužina glave (od distalne do proksimalne ivice glavene kapsule)
<b>HW</b>	Širina glave (distanca između osnova antena)
<b>GL</b>	Dužina gnathohilarijuma (od distalne do proksimalne ivice gnathohilarijuma)
<b>GW</b>	Širina gnathohilarijuma (distanca između dve najanteriornije sete)
<b>AL</b>	Dužina antena (zbir dužina svake antenomere)
<b>TL</b>	Dužina trupa (od distalne ivice koluma do kraja telzona)
<b>TW</b>	Širina trupa (maksimalna distanca između leve i desne strane XV pleurotergita)
<b>TH</b>	Visina trupa (maksimalna distanca između dorzalne i ventralne strane XV pleurotergita)
<b>L1L</b>	Dužina prve noge (zbir dužina svake podomere)
<b>L2L</b>	Dužina druge noge (zbir dužina svake podomere)
<b>L4L</b>	Dužina četvrte noge (zbir dužina svake podomere)
<b>L24L</b>	Dužina dvadeset četvrte noge (zbir dužina svake podomere)
<b>M</b>	Masa tela

U analize polnog dimorfizma uvršteno je 299 jedinki *A. insculpta*. Za utvrđivanje prisustva i opisa polnog dimorfizma, kao i potencijalnog variranja smera i stepena polnog dimorfizma u okviru populacija *A. insculpta*, prikupljeno je 179 jedinki sa pet lokaliteta. Četiri analizirana lokaliteta su bila u Srbiji: Kovačevića pećina (44°23'11''N, 19°22'08''E; 21 mužjak i 18 ženki), Petnička pećina (44°14'19''N, 19°56'22''E; po 15 jedinki oba pola), Mladenovića megara (43°51'15''N, 19°44'29''E; 15 mužjaka i 19 ženki), Hadži-Prodanova pećina (43°37'23''N, 20°14'16''E; 21 mužjak i 20 ženki), a jedan lokalitet je bio u Crnoj Gori: Vilina pećina (42°48'10''N, 18°54'09''E; 16 mužjaka i 18 ženki). Navedene populacije su uzorkovane tokom 2012. godine.

Analize ekspresije polnog dimorfizma tokom postembrionalnog razvića i prisustva alometrije su obuhvatile ukupno 120 jedinki (po 20 mužjaka i ženki) VIII, IX i X

(adultnog) stadijuma. Stonoge u ovoj analizi su prikupljene u Hadži-Prodanovoj pećini tokom 2012. i 2013. godine.

### 3.6. Statističke analize

#### 3.6.1. Analiza polnog dimorfizma kod *A. insculpta*

Odabrani karakteri su uključeni u analizu kako bi se opisala morfologija glave i struktura povezanih sa ovom morfološkom celinom (HL, HW, GL i GW), morfologija trupa (TL, TW i TH) i ekstremiteta (AL, L1L, L2L, L4L i L24L) kod oba pola *A. insculpta*. Kao indikatori veličine tela korišćeni su dužina tela (BL) i masa (M).

Metode deskriptivne statistike su primenjene kako bi se dobili osnovni podaci o analiziranim karakterima. S obzirom da je u fokusu ovog dela disertacije bilo utvrđivanje postojanja polnog dimorfizma kod *A. insculpta*, analize varijanse (ANOVA) i kovarijanse (ANCOVA) su primenjene na dobijenim podacima. Analiza varijanse je bila metoda kojom su testirane interseksualne razlike u pokazateljima veličine tela (BL i M), dok je analiza kovarijanse primenjena na preostale karaktere. Kako su podaci prikupljeni iz više populacija i predstavljeni linearnim merama (tj. linearnim distancama između dve definisane tačke na odabranim morfološkim celinama; tabela 1), u analizi kovarijanse je više mera odabrano da budu pokazatelji veličine tela, tj. nekoliko mera su bile kovarijable (Berner, 2011). Kovarijable u analizi kovariranja dužine glave (HL) i veličine tela bile su dužina tela (BL) i širina glave (HW), dok su kovarijable u analizi kovarijanse širine glave (HW), dimenzija gnathohilarijuma (GL i GW) i dužine antena (AL) bile dužina tela i dužine glave (BL i HL). Kao kovarijable u ispitivanju razlika između mužjaka i ženki u relativnoj dužini trupa (TL) poslužile su dužina trupa i masa tela (M). Dužina trupa i dužina tela su bile kovarijable u analizi kovarijanse širine i visine trupa (TW i TH), kao i u merama odabranih nogu (L1L, L2L, L4L i L24L). Da bi se testiralo da li su zadovoljeni uslovi koje podrazumeva analiza kovarijanse (Sokal & Rolf, 2012), u model je uključena interakcija između kovarijabli i pola. Analiza kovarijanse je primenjivana u slučajevima kada

navedena interakcija nije bila statistički značajna ( $P > 0,05$ ), što ukazuje na homogenost u nagibima regresionih linija mužjaka i ženki.

U nastavku analize polnog dimorfizma primenjene su multivarijantne statističke analize — analiza glavnih komponenti (Principal Component Analysis, PCA) i kanonijska diskriminantna analiza (Canonical Variate Analysis, CVA). Navedene statističke analize se koriste kao pogodne metode kojima se mogu opisati odnosi između jedinki i/ili grupa. Analizom glavnih komponenti se opisuje prisutna varijabilnost između jedinki ili grupa, dok kanonijska diskriminantna analiza daje uvid u opis razlika između grupa (Zelditch et al., 2004). Značajnost uticaja pripadnosti polu i populaciji na morfološku varijabilnost registrovanu kod *A. insculpta* je ispitana multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA). U datoj analizi zavisne promenljive su bile sopstvene vrednosti svake jedinice dobijene u kanonijskoj diskriminantnoj analizi.

*Post hoc* analiza je predstavljena Tukijevim testom, a nivo statističke značajnosti je bio  $\alpha = 0,05$ . Pošto su rađena višestruka poređenja, početni nivo statističke značajnosti je korigovan primenom Bonferonijevog postupka za svaku analizu zasebno (Rice, 1989). Analize obuhvaćene ovim delom disertacije su urađene u softverskim paketima SPSS (ver. 20 za Windows, IBM, Armonk, NY, USA) i STATISTICA (ver. 7 za Windows, Statsoft, Tulsa, OK, USA).

### 3.6.2. Indeks polnog dimorfizma u veličini i proporcijama tela

Vrednosti indeksa polnog dimorfizma u veličini i proporcijama tela su izračunate za svaku uzorkovanu populaciju. U literaturi se sreće nekoliko načina kvantifikacije polnog dimorfizma (Rossolimo & Pavlinov, 1974; Lovich & Gibbons, 1992; Willemsen & Hailey, 2003). Willemsen i Hejli su predložili formulu za računanje indeksa polnog dimorfizma u obliku  $100 \cdot [(F-M)/M]$ , gde F i M predstavljaju srednje vrednosti veličine posmatranog karaktera kod ženki i mužjaka (Willemsen & Hailey, 2003). Ovaj način prikazivanja indeksa polnog dimorfizma jasno daje pozitivne vrednosti kada se kod ženskog pola sreću veće vrednosti odabranog karaktera i negativne vrednosti kada je to slučaj kod mužjaka. Srednje vrednosti dobijene analizom varijanse su upotrebljene za računanje indeksa polnog

dimorfizma u veličini tela, dok su relativne srednje vrednosti dobijene analizom kovarijanse iskorišćene za prikaz pravca i smera polnog dimorfizma u telesnim proporcijama.

### 3.6.3. Analiza ontogenetskih promena u smeru i stepenu polnog dimorfizma kod

#### *A. insculpta*

U ovoj analizi su primenjene univarijantne, bivarijantne i multivarijantne statističke metode. Razlike između mužjaka i ženki u dužini tela i masi su ispitivane analizom varijanse, dok su razlike u dimenzijama glave (dužina i širina), trupa (dužina, širina i visina) i ekstremiteta (dužina antena i nogu za hodanje) ispitane analizom kovarijanse. Kovarijabla u analizi kovarijanse je bila geometrijska sredina analiziranih karaktera. Navedene analize su urađene sa svaki stadijum odvojeno.

U analizi alometrije je korišćeno osam svojstava (dužina glave, širina glave, dužina antena, dužina trupa, širina trupa, visina trupa, dužina nogu za hodanje i masa tela). Prema Klingenbergu, ontogenetska alometrija (*syn.* alometrija rasta) obuhvata kovariranje između morfoloških karaktera tokom ontogenije. Takođe, vreme kao dimenzija tokom koje se dešavaju promene u morfologiji je implicitno uključeno u analizu (Klingenberg, 1996).

Subadultne i adultne jedinke oba pola su uključene u analizu alometrije. Polazna osnova u ovakvim studijama je jednačina alometrijskog rasta,  $y = a \cdot x^b$  (Huxley, 1932; McLellan et al., 2002). Data jednačina se lako prevodi u linearan oblik, odnosno u jednačinu prave, logaritmovanjem obe strane jednačine, i u tom slučaju ima oblik  $\log(y) = \log(a) + b \cdot \log(x)$ . Vrednost  $y$  predstavlja zavisnu promenljivu (bilo koji od merenih karaktera u analizi),  $x$  predstavlja nezavisnu promenljivu,  $a$  je konstanta i odnosi se na tačku preseka regresione linije i ordinate,  $b$  je takođe konstanta i predstavlja koeficijent alometrije (odnosno,  $b$  predstavlja nagib regresione linije) (modifikovano prema Kuo et al., 2009 i Torre et al., 2014). S obzirom da su u fokusu bile promene u obliku tela, kao nezavisnu promenljivu u analizi je bilo potrebno uključiti karakter koji bi verodostojno oslikavao veličinu tela. Geometrijska sredina predstavlja  $N$ -ti koren proizvoda  $N$  činilaca (osmi koren proizvoda vrednosti osam karaktera u ovoj analizi) i pogodna je kao indikator veličine tela (Mosimann, 1970) i kao nezavisna promenljiva u alometrijskim istraživanjima

(Tarnawski et al., 2014a, b). Smatrano je da je odnos veličine tela *A. insculpta* i konkretne morfološke celine proporcionalan, tj. da je prisutna izometrija ukoliko je  $b = 1$ . Pozitivna ili negativna alometrija su prisutne u slučaju da je  $b > 1$  ili  $b < 1$ . Koeficijenti alometrije su posmatrani kao stope rasta određenog morfološkog karaktera iako oni predstavljaju stope povećanja veličine karaktera koji je u fokusu (Gould, 1966; Cassini et al., 2012). Prateći skorašnje radove u kojima je ispitivano prisustvo alometrije tokom razvića glavenog skeleta predstavnika perajara iz porodice Otariidae i koje su bile zasnovane na linearnim merama (kao i naša studija), koeficijenti alometrije su smatrani za dobre pokazatelje stopa rasta (Tarnawski et al., 2014a, b).

U osnovi, metoda regresije, tj. izračunavanje optimalne prave sa najmanjom sumom kvadratnih odstupanja, primenjuje se kako bi se dobili podaci o prisustvu i obliku alometrije (Ivanović & Kalezić, 2009). Uzimajući u obzir da postoji više regresionih modela, model II tipa regresije se uzima kao najprihvatljiviji način za procenu koeficijenta alometrije (Warton et al., 2006). *T*-testom je analizirano da li je prisutna izometrija. Kako bi se dobila *t* vrednost u svakom konkretnom slučaju ( $t_s$ ), primenjena je sledeća jednačina  $t_s = (b-1)/SE_b$ ;  $b$  je koeficijent alometrije, a  $SE_b$  predstavlja standardnu grešku koeficijenta alometrije. Dobijena vrednost *t*-testa je potom poređena sa tabličnom vrednošću za dati broj stepeni slobode (Read & Tolley, 1997; Torre et al., 2014). Multivarijantna analiza kovarijanse (MANCOVA) je primenjena kako bi se ispitalo da li su prisutne razlike između mužjaka i ženki u koeficijentu alometrije (Sanfelice & de Freitas, 2008).

Kako bi se ispitale razlike u morfologiji između mužjaka i ženki VIII, IX i X (adultnog) stadijuma na multivarijantnom nivou, primenjene su analiza glavnih komponenti, kanonijska diskriminatna analiza i multivarijantna analiza varijanse. Multivarijantna analiza varijanse je primenjena na individualnim vrednostima za svaku jedinku uključenu u kanonijsku diskriminantnu analizu.

Nivo statističke značajnosti je bio  $\alpha = 0,05$ . Regresiona analiza je urađena u programu RMA (ver. 1.2.1 napisana u programskom jeziku Java; Bohonak & van der Linde, 2004), dok su ostale analize urađene u softverskom paketu SPSS (ver. 20 za Windows, IBM, Armonk, NY, USA) i STATISTICA (ver. 7 za Windows, Statsoft, Tulsa, OK, USA).

Postupak računanja vrednosti indeksa polnog dimorfizma u veličini i proporcijama tela je dat u potpoglavlju 2.6.2.

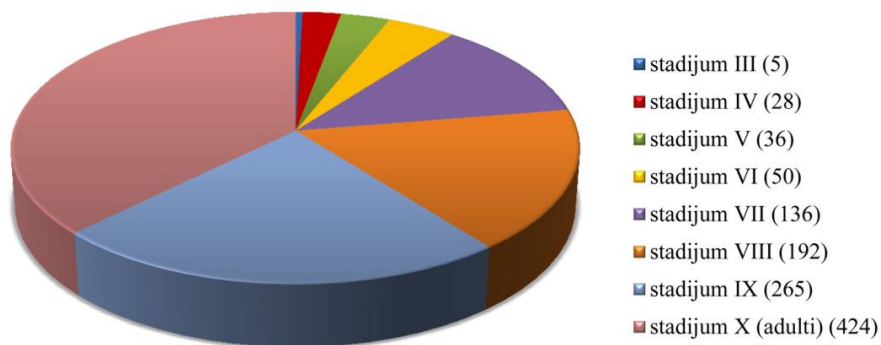


## 4. REZULTATI

Studije obuhvaćene ovom disertacijom podrazumevaju analize postembrionalnog razvića, polnog dimorfizma i ontogenetskih promena u obrascima ekspresije polnog dimorfizma kod balkanske endemične stonoge *A. insculpta*. Delovi rezultata ove teze su objavljeni u međunarodnom časopisu *Archives of Biological Sciences* (Ilić et al., 2016a, b).

### 4.1. Postembrionalno razviće *A. insculpta*

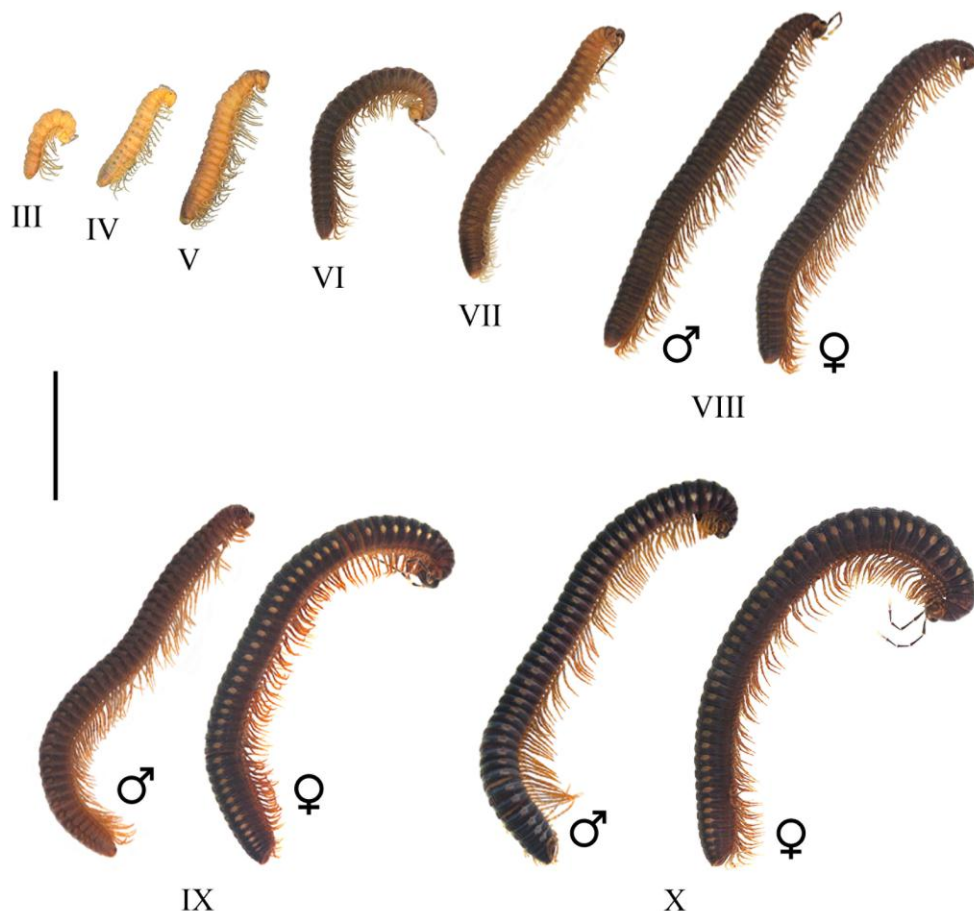
U ovoj disertaciji je registrovano osam različitih postembrionalnih stadijuma. Ukupan uzorak obrađen u ovoj studiji se sastojao od 1214 jedinki, a u 1136 slučajeva je bilo moguće precizno odrediti postembrionalni stadijum kome određena individua pripada. Raspored uzoraka po stadijumima je prikazan na slici 6. Počevši od stadijuma III, morfološke osobine svakog narednog ontogenetskog stadijuma vrste *A. insculpta* biće prikazane u daljem tekstu.



**Slika 6.** Raspored jedinki *A. insculpta* po različitim postembrionalnim stadijumima. U zagradama je predstavljen broj analiziranih jedinki u okviru svakog stadijuma.

*Stadijum III.* Dužina tela jedinki na ovom stadijumu iznosi 7,30-7,95 mm. Čitavo telo i noge su žućkaste boje (slika 7). Širina tela iznosi 1,21-1,34 mm, dok se visina tela nalazi u opsegu od 1,43-1,65 mm (tabela 2). Svaka analizirana jedinka stadijuma III poseduje deset pleurotergita sa nogama za hodanje i četiri apodna pleurotergita (10+4+T), kao i 17 pari nogu za hodanje. Broj ocela iznosi tri i one su organizovane u dva niza (1+2) (tabela 2, slika 8). Kod svih jedinki je prisutna ovakva organizacija ocelarnog polja.

*Stadijum IV.* Jedinke na ovom postembrionalnom stadijumu imaju istu boju tela kao i na prethodnom stadijumu. Dužina tela iznosi 9,35-10,92 mm, širina tela je 1,10-1,65 mm, a visina 1,83-2,05 mm (tabela 2). Sve prikupljene stonoge imaju 14 pleurotergita sa nogama za hodaње i 6-8 pleurotergita bez ekstremiteta. Ukupno, razlikuju se tri segmentne formule na stadijumu IV (tabela 3). Sve jedinke poseduju po 25 pari nogu za hodaње. Ocelarno polje se sastoji od šest ocela raspoređenih u tri reda (1+2+3) (tabela 2, slika 8).

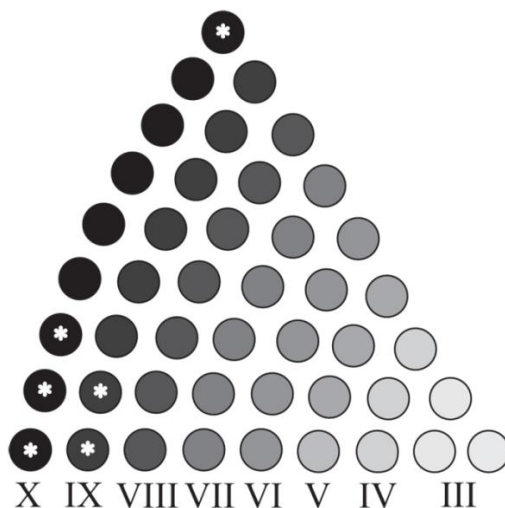


**Slika 7.** Registrovani postembrionalni stadijumi *A. insculpta*. Rimski brojevi označavaju broj stadijuma. Mužjaci i ženke se razlikuju počevši od stadijuma VIII. Skala = 10 mm.

*Stadijum V.* Dimenzije tela jedinki na ovom stadijumu su 14,78-20,80 mm (dužina tela), 1,85-2,40 mm (širina tela) i 2,15-2,97 mm (visina tela) (tabela 2). Telo je i dalje žućkaste boje, ali uočavaju se i delovi koji su tamnije braon obojeni (slika 7). Stonoge imaju 20 ili 21 pleurotergit sa nogama za hodaње i 5-7 apodnih pleurotergita (tabela 2). Pet segmentnih formula je prisutno na stadijumu V (tabela 3). Jedinke poseduju 37 ili 39

parova ekstremiteta. Ukupan broj ocela je deset i organizovane su u četiri reda (1+2+3+4) (tabela 2, slika 8).

*Stadijum VI.* Dužina tela je 24,10-30,15 mm, širina tela je 2,18-3,00 mm, a visina se kreće od 2,45 do 3,62 mm (tabela 2). Veći deo tela je tamno braon boje, dok se svetlije boje još sreću samo na anteriornom kraju jedinke (slika 7). Pored navedenog, žućkaste ili svetlije braon tačke se uočavaju na bočnoj strani tela, odmah ispod izvodnih kanala odbrambenih žlezda. Jedinke ovog stadijuma imaju 33-35 pleurotergita sa nogama, dok je 4-7 navedenih struktura bez nogu za hodanje (tabela 2). Četiri segmentne formule su uočene na stadijumu VI. Ovo je prvi stadijum u kome su registrovane razlike u broju pleurotergita koji nose noge za hodanje i broja pari nogu za hodanje. Preciznije govoreći, registrovano je 27 ili 28 pleurotergita sa nogama za hodanje, a to znači da bi očekivani broj nogu bio 51 ili 53 para. Pored navedena dva broja, postoje i jedinke sa 52 para nogu za hodanje. Ocelarno polje čini pet redova ocela, tj. 15 ocela (1+2+3+4+5) (tabela 2, slika 8).



**Slika 8.** Shematski prikaz ocelarnog polja kod *A. insculpta*. Različite nijanse ukazuju na redosled dodavanja redova ocela tokom postembriogeneze. Zvezdicom su označene ocele koje mogu da odsustvuju kod pojedinih jedinki. Ove ocele su predstavljene u zagradama u tekstu.

*Stadijum VII.* Na sedmom postembrionalnom stadijumu, jedinke su duge 31,23-52,18 mm, široke 2,48-3,90 mm i visoke 2,80-4,11 mm (tabela 2). Obojenost tela je kao na prethodnom stadijumu. Broj pleurotergita sa nogama za hodanje je 33, 34 ili 35, a sreće se i 4-7 apodnih pleurotergita. Ekstremiteti su organizovani u 63-65 ili 67 parova (tabela 2).

Ujedno, ovo je i stadijum sa najvećim brojem segmentnih formula (tabela 3). Na glavi svih jedinki stadijuma VII uočava se šest redova ocela koji ukupno imaju 21 ocelu ( $1+2+3+4+5+6$ ) (tabela 2, slika 8).

*Stadijum VIII.* Telesne dimenzije iznose 40,52- 84,88 mm (dužina tela), 2,61-4,28 mm (širina tela) i 3,01-4,95 mm (visina tela) (tabela 2). Počevši od ovog stadijuma, sve jedinke imaju adultnu obojenost — tamnobraon telo sa lateralno raspoređenim žučkastim tačkama ispod nivoa ozopore (slika 7). Obrađeni materijal su činile jedinke sa 39-43 pleurotergita sa nogama za hodanje i tri ili četiri apodna pleurotergita (tabela 2). Uočeno je šest segmentnih formula (tabela 3). Broj pari nogu za hodanje je prikazan u tabeli 2. Sve jedinke poseduju 28 ocela raspoređenih u sedam redova ( $1+2+3+4+5+6+7$ ) (slika 8). Ovo je prvi stadijum kada je moguće razlikovati polove, i to na osnovu prisustva začetaka gonopoda koji su razvijeni na mestu osmog para nogu za hodanje kod mužjaka.

*Stadijum IX.* Dužina analiziranih jedinki na ovom stadijumu je 52,08-90,15 mm, širina tela je 2,80-4,53 mm, a visina tela je 3,18-5,28 mm (tabela 2). Broj pleurotergita sa nogama za hodanje se kreće u opsegu od 43 do 47, a sve jedinke poseduju samo jedan pleurotegit bez ekstremiteta (tabela 2). Uočeno je pet različitih segmentnih formula (tabela 3). Broj pari nogu za hodanje je 83, 85 ili 87-92. Ocelarno polje sada ima jedan red ocela više u odnosu na prethodni stadijum, tj. prisutno je osam redova sa 34-36 ocela [ $1+2+3+4+5+6+7+6(2)$ ]. Broj u zagradi u „ocelarnoj“ formuli označava broj ocela koje odsustvuju kod pojedinih jedinki (tabela 2, slika 8).

*Stadijum X.* Ovo je konačni, tj. adultni stadijum. Dužina tela stonoga na ovom stadijumu iznosi 67,40-105,68 mm, širina tela je 2,94-4,70 mm, a visina tela je 3,33-5,47 mm (tabela 2). U poređenju sa stadijumom IX, jedinke na adultnom stadijumu imaju jedan pleurotegit sa nogama za hodanje više (44-48). Sreće se i jedan apodni pleurotegit, a broj pari nogu za hodanje se kreće u opsegu 84-94 (tabela 2). Tokom poslednjeg presvlačenja, dodaje se još jedan red ocela, tako da je ocelarno polje kod adultnih jedinki predstavljeno sa 40-45 ocela koje su organizovane u devet redova [ $1+2+3+4+5+6+7+6(2)+5(4)$ ] (slika 8). Maksimalno šest ocela može da odsustvuje kod pojedinih životinja, od toga četiri u okviru reda ocela koji se poslednji diferencira. Poslednje presvlačenje je praćeno i adultnom diferencijacijom gonopoda i vulvi, i jedinke na ovom stadijumu su reproduktivno sposobne.

**Tabela 2.** Sumarni prikaz odabranih kvalitativnih i kvantitativnih karaktera postembrionalnih stadijuma *A. insculpta*. Skraćenice: pPT = broj pleurotergita sa nogama sa hodanje; aPT = broj pleurotergita bez nogu za hodanje; LP = broj pari nogu za hodanje; RO = broj redova ocela; O = broj ocela; BL = dužina tela; BW = širina tela; BH = visina tela. Dužina, širina i visina tela su izražene u milimetrima (mm).

Stadijum	pPT	aPT	LP	RO	O	BL	BW	BH
III	10	4	17	2	3	7,30-7,95	1,21-1,34	1,43-1,65
IV	14	6-8	25	3	6	9,35-10,92	1,40-1,65	1,83-2,05
V	20, 21	5-7	37, 39	4	10	14,78-20,80	1,85-2,40	2,15-2,97
VI	27, 28	5-7	51-53	5	15	24,10-30,15	2,18-3,00	2,45-3,62
VII	33-35	4-7	63-65, 67	6	21	31,23-52,18	2,48-3,90	2,80-4,11
VIII	39-43	3, 4	75-77, 79, 81-83	7	28	40,52-84,88	2,61-4,28	3,01-4,95
IX	43-47	1	83, 85, 87-92	8	34-36	52,08-90,15	2,80-4,53	3,18-5,28
X	44-48	1	84-94	9	40-45	67,40-105,68	2,94-4,70	3,33-5,47

**Tabela 3.** Segmentne formule tokom postembriogenze *A. insculpta*. Brojevi u zagradama predstavljaju broj jedinki kod kojih je zabeležena odgovarajuća formula. Zvezdicom je označena segmentna formula koja ne sledi ni iz jedne kombinacije segmentnih formula na prethodnom stadijumu. Najčešći redosled uspostavljanja adultnog stadijuma je podebljan.

Segmentne formule								
III				<b>10+4+T (5)</b>				
IV			14+6+T (5)	<b>14+7+T (21)</b>	14+8+T (2)			
V		20+7+T (3)	21+6+T (8)	<b>21+7+T (22)</b>	22+5+T (1)	22+6+T (2)		
VI		27+7+T (6)	28+5+T (2)	<b>28+6+T (32)</b>	28+7+T (10)			
VII	33+7+T (1)	34+5+T (4)	34+6+T (22)	<b>34+7+T (58)</b>	35+4+T (8)	35+5+T (12)	35+6+T (27)	35+7+T (4)
VIII	39+4+T (1)	40+4+T (10)	41+3+T (30)	<b>41+4+T (83)</b>	42+4+T (66)	43+4+T (2)*		
IX		43+1+T (1)	44+1+T (31)	<b>45+1+T (118)</b>	46+1+T (79)	47+1+T (36)		
X		44+1+T (4)	45+1+T (47)	<b>46+1+T (202)</b>	47+1+T (156)	48+1+T (15)		

## 4.2. Polni dimorfizam kod *A. insculpta* — univarijantne statističke analize

Opseg variranja, srednje vrednosti, standardne devijacije, rezultati analize varijanse, kao i rezultati analize kovarijanse polnih razlika u ispitivanim morfološkim karakterima za svaku analiziranu populaciju su prikazani u tabelama 4-8. Analiza varijanse je pokazala da se mužjaci i ženke iz svih pet analiziranih populacija jasno razlikuju u veličini tela, tj. ženke pokazuju statistički značajno više vrednosti za dužinu tela (BL) i masu (M) u odnosu na mužjake (tabele 4-8). Takođe, srednje vrednosti dužine i mase tela mužjaka i ženki *A. insculpta* se razlikuju među uzorkovanim populacijama (Tukijev test: u svim slučajevima je  $P < 0,001$ ). Oba navedena karaktera su zadržala statistički značajno različite vrednosti kod *A. insculpta* nakon Bonferonijeve korekcije početnog praga statističke značajnosti (tabele 4-8).

Analiza kovarijanse je takođe pokazala da su razlike među polovima prisutne u posmatranim karakterima. Polni dimorfizam u korist ženki je registrovan u dužini i širini glave (HL i HW), i dimenzijama trupa [dužini trupa (TL), širini trupa (TW) i visini trupa (TH)] u svim analiziranim populacijama. Prisustvo statistički značajno viših vrednosti navedenih karaktera kod ženki se zadržava i nakon Bonferonijeve korekcije nivoa statističke značajnosti (tabele 4-8). Takođe, analiza kovarijanse je pokazala da je i gnathohilarijum polno dimorfna struktura. Međutim, za razliku od dimenzija glave i trupa, statistički značajne razlike u dužini i širini gnathohilarijuma (GL i GW) nisu prisutne u svim uzorkovanim populacijama. Kod ženki iz populacija koje naseljavaju Kovačevića pećinu i Hadži-Prodanovu pećinu su uočene veće vrednosti obe mere gnathohilarijuma u odnosu na mužjake sa istih lokaliteta (tabele 4 i 7). Značajne razlike u dužini gnathohilarijuma su prisutne kod jedinki iz Petničke pećine (tabela 5), dok se mužjaci i ženke iz Viline pećine (tabela 8) razlikuju po širini gnathohilarijuma (u oba slučaja su veće vrednosti zabeležene kod ženki). Nakon Bonferonijeve korekcije inicijalnog nivoa statističke značajnosti, interseksualne razlike u dimenzijama gnathohilarijuma nisu značajne kod jedinki iz populacije koja naseljava Mladenovića megaru (tabela 6).

Poređenje relativnih srednjih vrednosti dužina anteriornih nogu [prvog (L1L), drugog (L2L) i četvrtog para (L4L)] mužjaka i ženki je pokazalo da statistički značajne

razlike ne postoje u populacijama iz Kovačevića pećine, Petničke pećine i Viline pećine (tabele 4, 5 i 8). Mužjaci i ženke iz Mladenovića megare se ne razlikuju po dužini drugog para nogu, dok su kod ženki sa tog lokaliteta statistički značajno duži prvi i četvrti par nogu (tabela 6). Analiza uzorka iz Hadži-Prodanove pećine je pokazala da su veće dimenzije četvrtog para nogu prisutne kod ženki, dok razlike u dužinama prva dva para nogu nisu statistički značajne (tabela 7).

Posmatrajući rezultate analize kovarijanse za dužinu i širinu gnathohilarijuma, kao i dužine prvog, drugog i četvrtog para nogu, uočava se da su veće relativne srednje vrednosti prisutne kod ženki čak i u situacijama kada je Bonferonijeva korekcija početnog nivoa statističke značajnosti pokazala da ne postoje bitne interseksualne razlike u navednim morfološkim karakteristikama (tabele 4-8). Ovakav trend je registrovan u svim posmatranim populacijama analizirane vrste stonoga.

Za razliku od svih prethodno pomenutih karaktera, analiza kovarijanse je pokazala da je kod *A. insculpta* prisutan suprotan obrazac ekspresije polnog dimorfizma ako se posmatraju relativne vrednosti dužina antena i nogu za hodanje sa sredine trupa (AL i L24L), tj. dokazano je da su kod muških jedinki iz svih pet uzorkovanih populacija prisutne statistički značajno veće vrednosti (tabele 4-8). Značajnost razlika među polovima je zadržana i nakon Bonferonijeve korekcije. Višestruko poređenje srednjih vrednosti je pokazalo da se jedinke iz svih populacija međusobno razlikuju po dužinama antena i nogu za hodanje sa sredine trupa (Tukijev test u svim slučajevima je  $P < 0,05$ ). Takođe, Tukijev test je pokazao da se sve populacije međusobno statistički značajno razlikuju i po merama ostalih karaktera koji su poređeni analizom kovarijanse ( $P < 0,05$  u svim slučajevima).

**Tabela 4.** Kovačevića pećina (KP): deskriptivna statistika i rezultati analize varijanse i analize kovarijanse. Skraćenice i oznake: N = veličina uzorka; Min = najmanja vrednost u uzorku; Max = najveća vrednost u uzorku; Sr. vrednost = srednja vrednost; SD = standardna devijacija; F = odnos varijansi. Statistički značajno više srednje vrednosti nakon Bonferonijeve korekcije su podebljane. Slova u eksponentu pored F-vrednosti se odnose na nivo statističke značajnosti: a =  $P < 0,05$ , b =  $P < 0,005$  (posle korekcije za višestruka poređenja karaktera koji se odnose na veličinu tela) i c =  $P < 0,0008$  (posle korekcije za višestruka poređenja karaktera koji se odnose na telesne proporcije). Vrednosti su izražene u milimetrima (mm), izuzev mase koja je izražena u gramima (g).

<b>KP</b>		Mužjaci		Ženke		ANOVA	
Karakter	N	Min – Max	Sr. vrednost ± SD	N	Min – Max	Sr. vrednost ± SD	F
<b>Veličina tela</b>							
BL	21	72,29 – 81,79	75,44 ± 2,86	18	82,79 – 92,17	<b>87,96 ± 2,45</b>	211,65 <sup>a, b</sup>
M	21	0,56 – 0,69	0,61 ± 0,04	18	0,83 – 1,00	<b>0,91 ± 0,05</b>	407,54 <sup>a, b</sup>
		Mužjaci		Ženke		ANCOVA	
Karakter		Min – Max	Sr. vrednost ± SD	Min – Max	Sr. vrednost ± SD	F	
<b>Proporcije tela</b>							
HL	21	2,96 – 3,44	3,26 ± 0,13	18	3,34 – 3,78	<b>3,45 ± 0,11</b>	24,56 <sup>a, c</sup>
HW	21	1,60 – 1,83	1,70 ± 0,07	18	1,74 – 1,92	<b>1,80 ± 0,06</b>	19,41 <sup>a, c</sup>
GL	21	1,24 – 1,37	1,33 ± 0,02	18	1,38 – 1,52	<b>1,42 ± 0,02</b>	15,91 <sup>a, c</sup>
GW	21	1,44 – 1,55	1,51 ± 0,03	18	1,54 – 1,66	<b>1,60 ± 0,02</b>	16,61 <sup>a, c</sup>
AL	21	9,14 – 9,85	<b>9,65 ± 0,30</b>	18	8,89 – 9,40	8,98 ± 0,29	32,01 <sup>a, c</sup>
TL	21	68,31 – 78,35	72,25 ± 2,59	18	79,28 – 88,43	<b>84,17 ± 2,33</b>	44,99 <sup>a, c</sup>
TW	21	2,91 – 3,24	3,17 ± 0,12	18	3,42 – 3,86	<b>3,57 ± 0,13</b>	37,04 <sup>a, c</sup>
TH	21	3,68 – 3,98	3,87 ± 0,09	18	4,08 – 4,32	<b>4,14 ± 0,14</b>	37,26 <sup>a, c</sup>
L1L	21	3,12 – 3,44	3,20 ± 0,11	18	3,36 – 4,04	3,55 ± 0,15	4,58 <sup>a</sup>
L2L	21	2,97 – 3,25	3,09 ± 0,10	18	3,13 – 3,79	3,30 ± 0,11	3,91 <sup>a</sup>
L4L	21	4,53 – 4,75	4,69 ± 0,14	18	4,66 – 5,45	4,93 ± 0,16	6,54 <sup>a</sup>
L24L	21	5,90 – 6,34	<b>6,23 ± 0,23</b>	18	5,71 – 6,11	5,97 ± 0,19	19,01 <sup>a, c</sup>



**Tabela 5.** Petnička pećina (PP): deskriptivna statistika i rezultati analize varijanse i analize kovarijanse. Skraćenice i oznake: N = veličina uzorka; Min = najmanja vrednost u uzorku; Max = najveća vrednost u uzorku; Sr. vrednost = srednja vrednost; SD = standardna devijacija; F = odnos varijansi. Statistički značajno više srednje vrednosti nakon Bonferonijeve korekcije su podeljane. Slova u eksponentu pored F-vrednosti se odnose na nivo statističke značajnosti: a =  $P < 0,05$ , b =  $P < 0,005$  (posle korekcije za višestruka poređenja karaktera koji se odnose na veličinu tela) i c =  $P < 0,0008$  (posle korekcije za višestruka poređenja karaktera koji se odnose na telesne proporcije). Vrednosti su izražene u milimetrima (mm), izuzev mase koja je izražena u gramima (g).

PP		Mužjaci		Ženke			ANOVA
Karakter	N	Min – Max	Sr. vrednost ± SD	N	Min – Max	Sr. vrednost ± SD	F
<b>Veličina tela</b>							
BL	15	74,72 – 86,66	79,88 ± 3,45	15	86,22 – 99,87	<b>92,88 ± 4,31</b>	83,14 <sup>a, b</sup>
M	15	0,61 – 0,72	0,64 ± 0,04	15	0,92 – 1,14	<b>1,02 ± 0,05</b>	425,28 <sup>a, b</sup>
		Mužjaci		Ženke			ANCOVA
Karakter		Min – Max	Sr. vrednost ± SD	Min – Max	Sr. vrednost ± SD		F
<b>Proporcije tela</b>							
HL	15	3,26 – 3,55	3,44 ± 0,10	15	3,67 – 3,87	<b>3,68 ± 0,06</b>	25,37 <sup>a, c</sup>
HW	15	1,75 – 1,93	1,82 ± 0,06	15	1,87 – 1,95	<b>1,91 ± 0,05</b>	18,28 <sup>a, c</sup>
GL	15	1,29 – 1,39	1,36 ± 0,03	15	1,40 – 1,48	<b>1,42 ± 0,04</b>	24,32 <sup>a, c</sup>
GW	15	1,45 – 1,55	1,51 ± 0,04	15	1,56 – 1,62	1,57 ± 0,04	5,09 <sup>a</sup>
AL	15	9,56 – 9,98	<b>9,88 ± 0,29</b>	15	8,74 – 9,28	8,95 ± 0,25	35,66 <sup>a, c</sup>
TL	15	71,56 – 83,16	76,56 ± 3,65	15	82,52 – 96,00	<b>88,68 ± 4,02</b>	53,32 <sup>a, c</sup>
TW	15	3,13 – 3,41	3,43 ± 0,09	15	3,55 – 3,92	<b>3,66 ± 0,09</b>	20,06 <sup>a, c</sup>
TH	15	3,71 – 3,88	3,91 ± 0,07	15	4,42 – 4,58	<b>4,47 ± 0,09</b>	167,08 <sup>a, c</sup>
L1L	15	3,45 – 3,59	3,52 ± 0,11	15	3,54 – 3,66	3,58 ± 0,13	4,02 <sup>a</sup>
L2L	15	2,97 – 3,28	3,14 ± 0,09	15	3,17 – 3,38	3,29 ± 0,12	8,22 <sup>a</sup>
L4L	15	4,87 – 5,19	5,02 ± 0,12	15	5,00 – 5,37	5,09 ± 0,15	5,23 <sup>a</sup>
L24L	15	6,64 – 6,91	<b>6,71 ± 0,14</b>	15	6,18 – 6,69	6,35 ± 0,20	15,53 <sup>a, c</sup>

**Tabela 6.** Mladenovića megara (MM): deskriptivna statistika i rezultati analize varijanse i analize kovarijanse. Skraćenice i oznake: N = veličina uzorka; Min = najmanja vrednost u uzorku; Max = najveća vrednost u uzorku; Sr. vrednost = srednja vrednost; SD = standardna devijacija; F = odnos varijansi. Statistički značajno više srednje vrednosti nakon Bonferonijeve korekcije su podebljane. Slova u eksponentu pored F-vrednosti se odnose na nivo statističke značajnosti: a =  $P < 0,05$ , b =  $P < 0,005$  (posle korekcije za višestruka poređenja karaktera koji se odnose na veličinu tela) i c =  $P < 0,0008$  (posle korekcije za višestruka poređenja karaktera koji se odnose na telesne proporcije). Vrednosti su izražene u milimetrima (mm), izuzev mase koja je izražena u gramima (g).

MM		Mužjaci		Ženke		ANOVA	
Karakter	N	Min – Max	Sr. vrednost ± SD	N	Min – Max	Sr. vrednost ± SD	F
<b>Veličina tela</b>							
BL	15	66,00 – 78,42	70,99 ± 3,18	19	74,76 – 83,23	<b>78,14 ± 2,44</b>	55,02 <sup>a, b</sup>
M	15	0,51 – 0,63	0,58 ± 0,04	19	0,60 – 0,89	<b>0,78 ± 0,07</b>	104,27 <sup>a, b</sup>
		Mužjaci		Ženke		ANCOVA	
Karakter		Min – Max	Sr. vrednost ± SD	Min – Max	Sr. vrednost ± SD	F	
<b>Proporcije tela</b>							
HL	15	2,53 – 2,94	2,80 ± 0,11	19	3,26 – 3,64	<b>3,42 ± 0,12</b>	100,59 <sup>a, c</sup>
HW	15	1,55 – 1,71	1,66 ± 0,04	19	1,65 – 1,87	<b>1,79 ± 0,06</b>	29,87 <sup>a, c</sup>
GL	15	1,27 – 1,36	1,33 ± 0,02	19	1,35 – 1,49	1,37 ± 0,02	5,85 <sup>a</sup>
GW	15	1,48 – 1,59	1,53 ± 0,04	19	1,55 – 1,67	1,59 ± 0,05	4,65 <sup>a</sup>
AL	15	8,74 – 9,39	<b>9,13 ± 0,26</b>	19	7,95 – 8,69	8,19 ± 0,23	49,97 <sup>a, c</sup>
TL	15	63,33 – 75,89	68,20 ± 3,33	19	71,28 – 79,65	<b>74,70 ± 2,78</b>	43,17 <sup>a, c</sup>
TW	15	2,77 – 3,21	3,01 ± 0,10	19	3,05 – 3,76	<b>3,24 ± 0,13</b>	23,99 <sup>a, c</sup>
TH	15	3,59 – 3,86	3,70 ± 0,08	19	3,90 – 4,34	<b>4,05 ± 0,06</b>	39,21 <sup>a, c</sup>
L1L	15	3,42 – 3,80	3,66 ± 0,09	19	3,89 – 4,16	<b>4,00 ± 0,10</b>	26,96 <sup>a, c</sup>
L2L	15	2,96 – 3,21	3,07 ± 0,08	19	3,07 – 3,36	3,15 ± 0,12	7,66 <sup>a</sup>
L4L	15	4,35 – 4,79	4,54 ± 0,16	19	4,58 – 5,11	<b>4,71 ± 0,13</b>	16,15 <sup>a, c</sup>
L24L	15	5,95 – 6,51	<b>6,34 ± 0,22</b>	19	5,84 – 6,33	6,00 ± 0,17	14,32 <sup>a, c</sup>

**Tabela 7.** Hadži-Prodanova pećina (HPP): deskriptivna statistika i rezultati analize varijanse i analize kovarijanse. Skraćenice i oznake: N = veličina uzorka; Min = najmanja vrednost u uzorku; Max = najveća vrednost u uzorku; Sr. vrednost = srednja vrednost; SD = standardna devijacija; F = odnos varijansi. Statistički značajno više srednje vrednosti nakon Bonferonijeve korekcije su podebljane. Slova u eksponentu pored F-vrednosti se odnose na nivo statističke značajnosti: a =  $P < 0,05$ , b =  $P < 0,005$  (posle korekcije za višestruka poređenja karaktera koji se odnose na veličinu tela) i c =  $P < 0,0008$  (posle korekcije za višestruka poređenja karaktera koji se odnose na telesne proporcije). Vrednosti su izražene u milimetrima (mm), izuzev mase koja je izražena u gramima (g).

<b>HPP</b>		Mužjaci		Ženke		ANOVA	
Karakter	N	Min – Max	Sr. vrednost ± SD	N	Min – Max	Sr. vrednost ± SD	F
<b>Veličina tela</b>							
BL	21	66,79 – 75,44	71,20 ± 2,80	20	75,36 – 86,82	<b>81,26 ± 3,26</b>	112,54 <sup>a, b</sup>
M	21	0,46 – 0,56	0,51 ± 0,03	20	0,64 – 0,85	<b>0,74 ± 0,06</b>	253,54 <sup>a, b</sup>
		Mužjaci		Ženke		ANCOVA	
Karakter		Min – Max	Sr. vrednost ± SD	Min – Max	Sr. vrednost ± SD	F	
<b>Proporcije tela</b>							
HL	21	2,51 – 2,78	2,70 ± 0,09	20	2,64 – 3,64	<b>2,95 ± 0,12</b>	27,42 <sup>a, c</sup>
HW	21	1,37 – 1,60	1,51 ± 0,06	20	1,56 – 1,71	<b>1,62 ± 0,05</b>	18,75 <sup>a, c</sup>
GL	21	1,13 – 1,28	1,22 ± 0,02	20	1,27 – 1,37	<b>1,31 ± 0,03</b>	17,13 <sup>a, c</sup>
GW	21	1,33 – 1,46	1,42 ± 0,03	20	1,44 – 1,59	<b>1,53 ± 0,05</b>	25,42 <sup>a, c</sup>
AL	21	8,35 – 9,35	<b>8,84 ± 0,30</b>	20	7,92 – 8,51	8,23 ± 0,25	28,98 <sup>a, c</sup>
TL	21	64,24 – 72,74	68,62 ± 2,45	20	72,67 – 83,99	<b>78,23 ± 2,88</b>	37,35 <sup>a, c</sup>
TW	21	2,79 – 3,20	3,03 ± 0,10	20	3,13 – 3,64	<b>3,30 ± 0,12</b>	30,12 <sup>a, c</sup>
TH	21	3,39 – 3,64	3,52 ± 0,09	20	3,91 – 4,23	<b>3,99 ± 0,11</b>	84,20 <sup>a, c</sup>
L1L	21	2,96 – 3,34	3,21 ± 0,12	20	3,20 – 3,38	3,28 ± 0,10	8,58 <sup>a</sup>
L2L	21	2,68 – 2,89	2,78 ± 0,11	20	2,91 – 3,18	3,06 ± 0,13	7,49 <sup>a</sup>
L4L	21	3,94 – 4,26	4,06 ± 0,19	20	4,34 – 5,04	<b>4,72 ± 0,20</b>	19,95 <sup>a, c</sup>
L24L	21	5,78 – 6,35	<b>6,14 ± 0,14</b>	20	5,71 – 6,04	5,88 ± 0,20	14,12 <sup>a, c</sup>

**Tabela 8.** Vilina pečina (VP): deskriptivna statistika i rezultati analize varijanse i analize kovarijanse. Skraćenice i oznake: N = veličina uzorka; Min = najmanja vrednost u uzorku; Max = najveća vrednost u uzorku; Sr. vrednost = srednja vrednost; SD = standardna devijacija; F = odnos varijansi. Statistički značajno više srednje vrednosti nakon Bonferonijeve korekcije su podebljane. Slova u eksponentu pored F-vrednosti se odnose na nivo statističke značajnosti: a =  $P < 0,05$ , b =  $P < 0,005$  (posle korekcije za višestruka poređenja karaktera koji se odnose na veličinu tela) i c =  $P < 0,0008$  (posle korekcije za višestruka poređenja karaktera koji se odnose na telesne proporcije). Vrednosti su izražene u milimetrima (mm), izuzev mase koja je izražena u gramima (g).

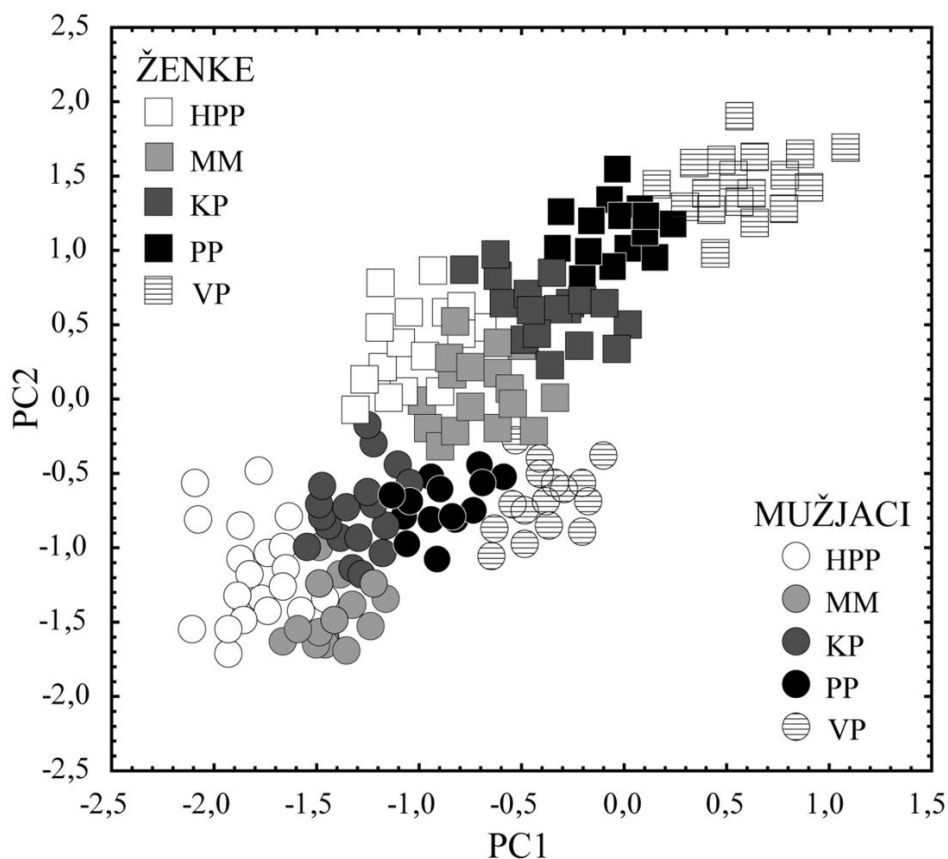
VP		Mužjaci			Ženke			ANOVA
Karakter	N	Min – Max	Sr. vrednost ± SD	N	Min – Max	Sr. vrednost ± SD	F	
<b>Veličina tela</b>								
BL	16	84,61 – 97,92	91,56 ± 3,85	18	97,22 – 109,90	<b>103,40 ± 4,12</b>	74,43 <sup>a, b</sup>	
M	16	1,08 – 1,25	1,16 ± 0,05	18	1,54 – 1,92	<b>1,71 ± 0,11</b>	332,05 <sup>a, b</sup>	
		Mužjaci		Ženke		ANCOVA		
Karakter		Min – Max	Sr. vrednost ± SD	Min – Max	Sr. vrednost ± SD	F		
<b>Proporcije tela</b>								
HL	16	3,97 – 4,15	4,09 ± 0,10	18	4,02 – 4,34	<b>4,18 ± 0,09</b>	16,33 <sup>a, c</sup>	
HW	16	2,03 – 2,18	2,14 ± 0,05	18	2,18 – 2,38	<b>2,26 ± 0,03</b>	21,02 <sup>a, c</sup>	
GL	16	1,54 – 1,68	1,61 ± 0,04	18	1,62 – 1,76	1,67 ± 0,04	6,68 <sup>a</sup>	
GW	16	1,83 – 1,97	1,94 ± 0,05	18	1,98 – 2,12	<b>2,02 ± 0,04</b>	18,95 <sup>a, c</sup>	
AL	16	12,09 – 12,97	<b>12,49 ± 0,32</b>	18	10,89 – 11,93	11,30 ± 0,29	62,94 <sup>a, c</sup>	
TL	16	80,64 – 93,78	87,52 ± 3,68	18	93,11 – 105,69	<b>99,06 ± 3,98</b>	88,32 <sup>a, c</sup>	
TW	16	3,91 – 4,26	4,12 ± 0,09	18	4,31 – 4,85	<b>4,51 ± 0,09</b>	44,12 <sup>a, c</sup>	
TH	16	4,43 – 4,75	4,65 ± 0,09	18	5,05 – 5,43	<b>5,19 ± 0,12</b>	149,74 <sup>a, c</sup>	
L1L	16	4,33 – 4,80	4,64 ± 0,12	18	4,47 – 5,05	4,72 ± 0,15	9,92 <sup>a</sup>	
L2L	16	4,07 – 4,39	4,22 ± 0,14	18	4,21 – 4,56	4,34 ± 0,12	4,02 <sup>a</sup>	
L4L	16	6,15 – 6,61	6,40 ± 0,22	18	6,34 – 7,04	6,59 ± 0,26	4,30 <sup>a</sup>	
L24L	16	8,42 – 9,18	<b>8,86 ± 0,26</b>	18	7,98 – 8,62	8,17 ± 0,29	35,17 <sup>a, c</sup>	

### 4.3. Polni dimorfizam kod *A. insculpta* — multivarijantne statističke analize

Analiza glavnih komponenti je dala dve ose, odnosno glavne komponente (sa sopstvenim vrednostima većim od jedan), pomoću kojih je opisano 94,83% ukupne varijabilnosti uzorka. Prva glavna komponenta (PC1) opisuje 89,55% ukupne varijabilnosti, a svi analizirani karakteri imaju gotovo podjednako opterećenje po ovoj osi. Takođe, opterećenja svih karaktera po PC1 su istog znaka (tabela 9). Ovakav vid doprinosa pojedinačnih morfoloških karaktera ukazuje na to da prva glavna komponenta dominantno opisuje varijabilnost u veličini tela. Druga glavna komponenta (PC2) opisuje dodatnih 5,27% ukupne varijabilnosti u obrađenom uzorku. Devet analiziranih morfoloških karaktera ima pozitivno opterećenje po ovoj osi, dok pet karaktera pokazuje negativno opterećenje. Varijabilnosti koja je opisana pomoću PC2 značajno doprinose dva karaktera (AL i L24L) (tabela 9). U prostoru definisanom prvim dvema glavnim komponentama, jedinke pokazuju jasno grupisanje prema polu, ali i prema pripadnosti uzorkovanoj populaciji (slika 9).

**Tabela 9.** Analiza glavnih komponenti. Podebljane vrednosti predstavljaju najviša opterećenja karaktera u opisivanju ukupne varijabilnosti po prve dve glavne komponente.

	PC1	PC2
Karakter	Opterećenja	
BL	<b>0,94</b>	-0,13
M	<b>0,97</b>	-0,26
HL	<b>0,92</b>	-0,13
HW	<b>0,96</b>	0,03
GL	<b>0,98</b>	-0,01
GW	<b>0,96</b>	0,11
AL	<b>0,86</b>	<b>0,54</b>
TL	<b>0,83</b>	-0,42
TW	<b>0,97</b>	0,01
TH	<b>0,96</b>	0,08
L1L	<b>0,98</b>	0,05
L2L	<b>0,98</b>	0,05
L4L	<b>0,98</b>	0,04
L24L	<b>0,80</b>	<b>0,51</b>
Sop. vred.	11,68	1,09

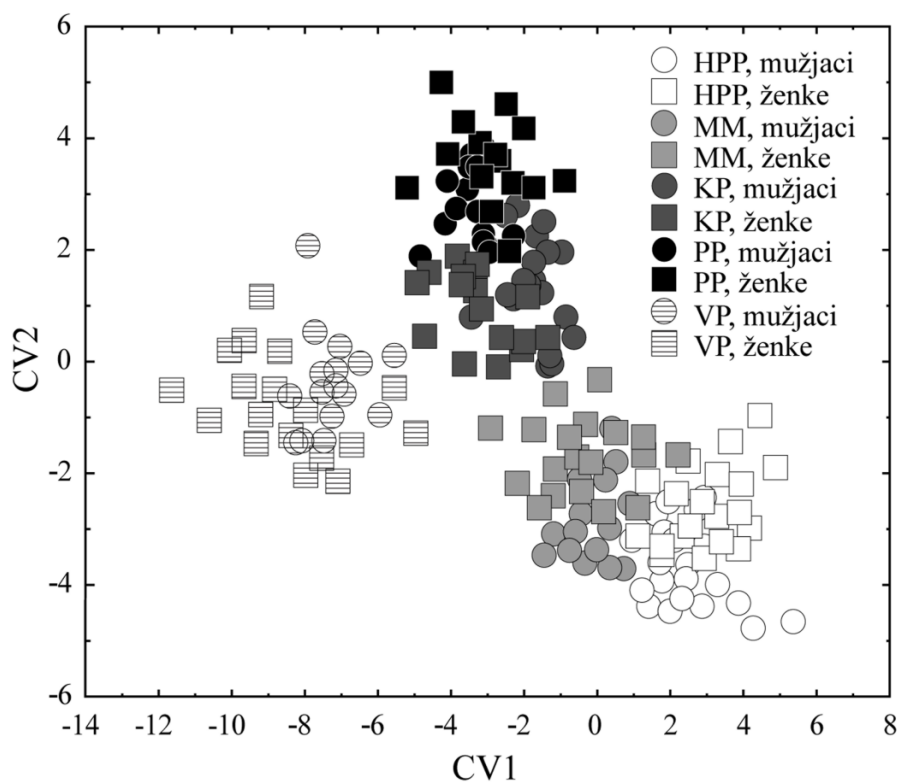


**Slika 9.** Položaj mužjaka i ženki *A. insculpta* iz svih analiziranih populacija u prostoru definisanom prvom i drugom glavnom komponentom.

Kanonijska diskriminantna analiza i multivarijantna analiza varijanse su primenjene kako bi se opisale morfološke razlike među polovima i populacijama. Kanonijskom diskriminantnom analizom su izdvojene tri kanonijske varijable kojima je obuhvaćeno 98,41% (CV1 – 80,99%; CV2 – 13,11%; CV3 – 4,31%) ukupne diskriminacije uzorka. Vrednosti standardizovanih koeficijenata karaktera koje doprinose razdvajanju uzoraka po prve tri kanonijske varijable su prikazani u tabeli 10. Slično kao i sa analizom glavnih komponenti, pozicije jedinki u prostoru definisanom prvim dvema kanonijskim varijablama ukazuju na razlike između polova i populacija analiziranog taksona (slika 10). Rezultati multivarijante analize varijanse pokazuju statistički značajne razlike između mužjaka i ženki (Wilk's  $\lambda = 0,033$ ;  $F = 528,20$ ;  $P < 0,001$ ), i između populacija (Wilk's  $\lambda = 0,009$ ;  $F = 115,90$ ;  $P < 0,001$ ), dok je interakcija između pripadnosti polu i pripadnosti populaciji takođe značajna (Wilk's  $\lambda = 0,071$ ;  $F = 17,10$ ;  $P < 0,001$ ).

**Tabela 10.** Kanonijska diskriminantna analiza. Najviše vrednosti standardizovanih koeficijenata su podebljene.

Karakter	Kanonijske varijable		
	CV1	CV2	CV3
BL	<b>-1,365</b>	0,302	-0,008
M	<b>-1,094</b>	0,247	-0,013
HL	-0,209	<b>0,683</b>	-0,120
HW	0,099	<b>1,317</b>	<b>1,061</b>
GL	0,361	<b>0,913</b>	<b>1,745</b>
GW	<b>-1,010</b>	<b>-2,231</b>	0,017
AL	<b>-0,565</b>	<b>0,523</b>	<b>-0,585</b>
TL	<b>1,123</b>	<b>0,552</b>	<b>-1,071</b>
TW	-0,085	-0,346	<b>-1,147</b>
TH	<b>0,676</b>	-0,247	-0,445
L1L	<b>0,641</b>	-0,085	-0,105
L2L	0,140	<b>-0,865</b>	0,035
L4L	<b>-0,751</b>	0,070	-0,077
L24L	<b>-0,567</b>	<b>-0,676</b>	0,041



**Slika 10.** Položaj mužjaka i ženki *A. insculpta* iz svih analiziranih populacija u prostoru definisanom prvom i drugim kanonijskom varijablom.

#### 4.4. Smer i stepen variranja polnog dimorfizma

Indeks polnog dimorfizma pokazuje značajno variranje u stepenu dimorfizma u okviru uzorkovanih populacija, dok je smer variranja polnog dimorfizma uniforman i isti kod svih pet populacija (tabela 11). Najveće razlike među polovima u stepenu polnog dimorfizma dobijene su za karaktere koji opisuju veličinu tela (BL i M), kao i za dužinu trupa (TL). U odnosu na sve posmatrane karaktere, indeks polnog dimorfizma pokazuje da je divergencija u masi tela najizraženiji vid ekspresije polnog dimorfizma kod *A. insculpta* (tabela 11). Najniže vrednosti indeksa polnog dimorfizma su dobijene na pojedinim lokalitetima za dužine anteriornih nogu. Negativne vrednosti indeksa polnog dimorfizma su dobijene za dužine dve grupe ekstremiteta (AL i L24L), što ukazuje na prisustvo dimorfizma u korist mužjaka (za navedene karaktere).

**Tabela 11.** Variranje indeksa polnog dimorfizma u pet populacija *A. insculpta* iz Srbije i Crne Gore.

Lokalitet Karakter	KP	PP	MM	HPP	VP
<b>Veličina tela</b>					
BL	+16,60	+16,27	+10,07	+14,13	+12,93
M	+49,18	+59,37	+34,48	+45,10	+47,41
<b>Proporcije tela</b>					
HL	+5,83	+6,98	+22,14	+6,64	+2,20
HW	+4,71	+4,95	+7,83	+6,62	+3,24
GL	+6,02	+4,41	+3,01	+7,38	+4,97
GW	+5,96	+3,97	+3,92	+7,75	+3,59
AL	-6,94	-9,41	-10,30	-6,90	-9,53
TL	+16,49	+15,83	+9,53	+14,00	+13,19
TW	+12,62	+6,71	+3,18	+8,91	+9,47
TH	+6,98	+14,32	+7,24	+13,35	+11,61
L1L	+10,94	+1,70	+9,29	+2,18	+1,72
L2L	+6,80	+4,78	+2,61	+10,07	+2,84
L4L	+5,12	+1,39	+3,74	+16,26	+2,97
L24L	-3,53	-5,36	-5,36	-4,23	-7,79



#### 4.5. Ontogenetski obrasci ekspresije polnog dimorfizma kod *A. insculpta* — univarijantne i bivarijantne statističke analize

Prosečne apsolutne (za BL) i relativne (za sve ostale obrađene karaktere) vrednosti odabranih morfoloških karakterata su prikazane u tabeli 12. Tokom postembriogeneze, ženke su pokazale veće vrednosti u ukupnoj dužini tela. Relativne srednje vrednosti pojedinih karakterata (rezultati analize kovarijanse) pokazuju drugačiji obrazac ekspresije polnog dimorfizma u odnosu na dimorfizam u masi tela juvenilnih i adultnih jedinki. Na stadijumu VIII, veće vrednosti za dimenzije glave, dužinu i visinu trupa, kao i za dužinu nogu za hodanje su dobijene kod jedinki ženskog pola. Statistički značajne razlike između polova ne postoje u dužini antena, širini trupa i telesnoj masi (tabela 12). Svi analizirani karakteri postaju polno dimorfni na stadijumu IX, i to na sledeći način: dužina tela, dužina glave, širina glave, dužina trupa, širina trupa, visina trupa i masa pokazuju značajno veće vrednosti kod ženki, dok je suprotan obrazac ekspresije polnog dimorfizma prisutan u dužini ekstremiteta (antena i nogu za hodanje). Smer dimorfizma je identičan i na adultnom stadijumu, s tim što su razlike između mužjaka i ženki izraženije u odnosu na VIII i IX postembrionalni stadijum (tabela 12).

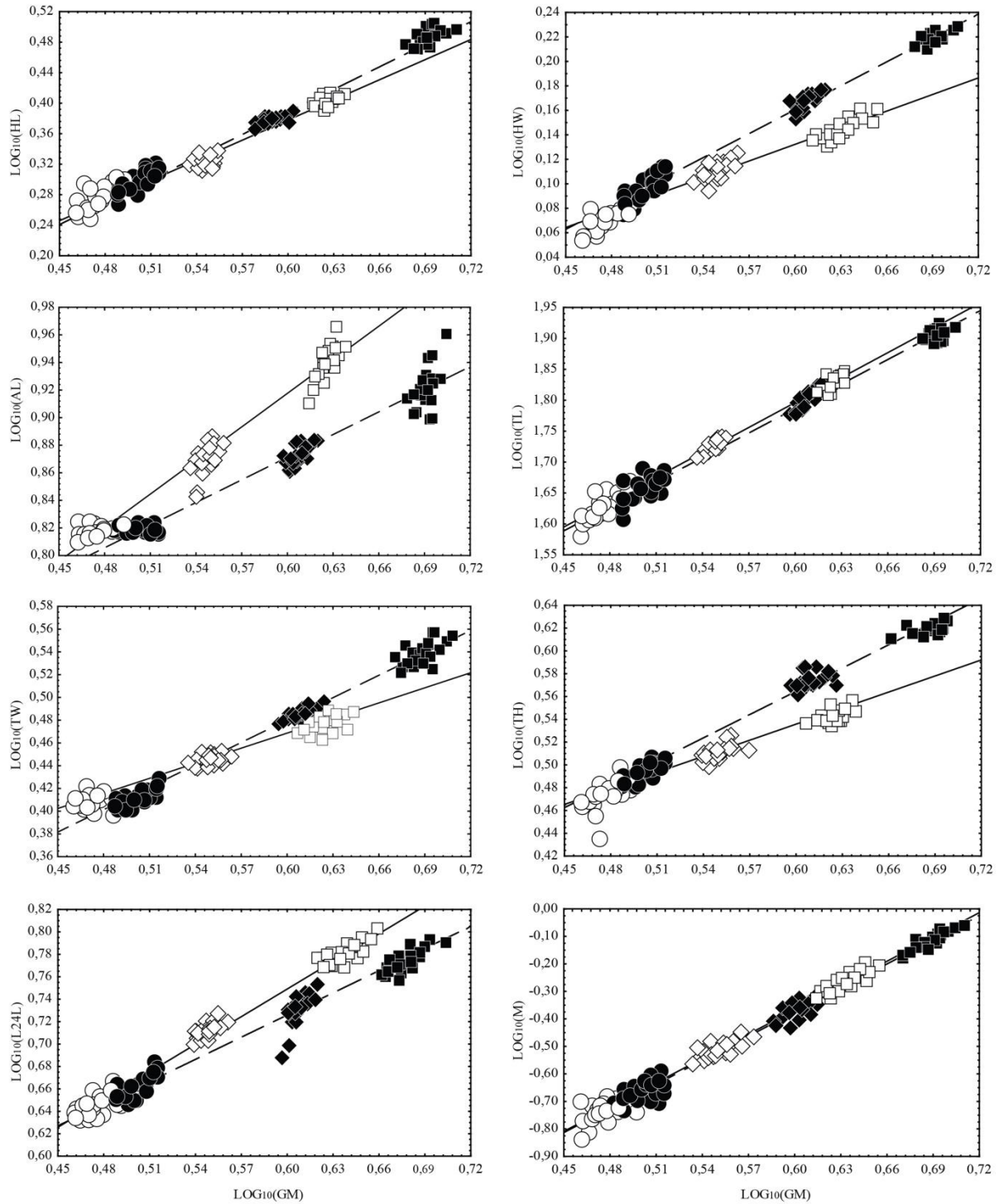
Regresiona analiza je pokazala da dužina glave (HL) raste negativno alometrijski kod mužjaka, dok je kod ženki prisutna izometrija (tabela 13, slika 11). Negativna alometrija je obrazac rasta širine glave (HW) kod oba pola, a isti tip alometrije je prisutan kod mužjaka i ženki *A. insculpta* i tokom rasta antena (AL), širine i visine trupa (TW i TH), kao i kod nogu za hodanje (L24L) (tabela 13). Dužina trupa i masa tela rastu pozitivno alometrijski kod jedinki oba pola. Interseksualne razlike u nagibima regresionih linija mužjaka i ženki su prisutne u svim obrađenim slučajevima (tabela 13, slika 11).

**Tabela 12.** Poređenje odabranih morfoloških karaktera po uzrasnim kategorijama *A. insculpta*. Vrednosti su predstavljene kao srednja vrednost  $\pm$  standardna greška (SE). Skraćenice i oznake: N = veličina uzorka; F = odnos varijansi, P = nivo statističke značajnosti, ns =  $P > 0,05$ , \*\*\* =  $P < 0,001$ . Vrednosti su izražene u milimetrima (mm), izuzev mase koja je izražena u gramima (g).

Karakter	Mužjaci		Ženke		F / P
	N	Sr. vrednost $\pm$ SE	N	Sr. vrednost $\pm$ SE	
Stadijum VIII					
BL	20	44,93 $\pm$ 0,010	20	<b>46,78 <math>\pm</math> 0,011</b>	13,65 / ***
HL	20	1,90 $\pm$ 0,003	20	<b>1,97 <math>\pm</math> 0,003</b>	84,50 / ***
HW	20	1,20 $\pm$ 0,002	20	<b>1,23 <math>\pm</math> 0,002</b>	116,06 / ***
AL	20	6,61 $\pm$ 0,001	20	6,59 $\pm$ 0,001	0,28 / ns
TL	20	42,96 $\pm$ 0,005	20	<b>44,98 <math>\pm</math> 0,005</b>	36,78 / ***
TW	20	2,53 $\pm$ 0,002	20	2,54 $\pm$ 0,002	0,79 / ns
TH	20	3,00 $\pm$ 0,003	20	<b>3,06 <math>\pm</math> 0,003</b>	43,62 / ***
L24L	20	4,49 $\pm$ 0,003	20	<b>4,56 <math>\pm</math> 0,003</b>	32,39 / ***
M	20	0,20 $\pm$ 0,010	20	0,21 $\pm$ 0,010	0,36 / ns
Stadijum IX					
BL	20	53,64 $\pm$ 0,009	20	<b>62,08 <math>\pm</math> 0,010</b>	21,36 / ***
HL	20	2,07 $\pm$ 0,004	20	<b>2,25 <math>\pm</math> 0,004</b>	553,40 / ***
HW	20	1,34 $\pm$ 0,005	20	<b>1,41 <math>\pm</math> 0,005</b>	361,02 / ***
AL	20	<b>8,02 <math>\pm</math> 0,008</b>	20	6,93 $\pm$ 0,007	12,15 / ***
TL	20	53,33 $\pm$ 0,006	20	<b>60,68 <math>\pm</math> 0,007</b>	755,21 / ***
TW	20	2,96 $\pm$ 0,003	20	<b>3,15 <math>\pm</math> 0,002</b>	2137,15 / ***
TH	20	3,46 $\pm$ 0,003	20	<b>3,75 <math>\pm</math> 0,003</b>	1710,58 / ***
L24L	20	<b>5,85 <math>\pm</math> 0,009</b>	20	4,80 $\pm$ 0,008	44,46 / ***
M	20	0,31 $\pm$ 0,016	20	<b>0,43 <math>\pm</math> 0,014</b>	649,84 / ***
Stadijum X (adulti)					
BL	20	70,33 $\pm$ 0,011	20	<b>81,67 <math>\pm</math> 0,011</b>	31,96 / ***
HL	20	2,51 $\pm$ 0,005	20	<b>3,11 <math>\pm</math> 0,005</b>	2180,32 / ***
HW	20	1,47 $\pm$ 0,005	20	<b>1,64 <math>\pm</math> 0,004</b>	2012,23 / ***
AL	20	<b>8,30 <math>\pm</math> 0,013</b>	20	7,11 $\pm$ 0,010	26,33 / ***
TL	20	68,02 $\pm$ 0,011	20	<b>77,67 <math>\pm</math> 0,010</b>	343,47 / ***
TW	20	3,03 $\pm$ 0,018	20	<b>3,28 <math>\pm</math> 0,020</b>	44,10 / ***
TH	20	3,49 $\pm$ 0,003	20	<b>4,08 <math>\pm</math> 0,003</b>	3611,63 / ***
L24L	20	<b>6,87 <math>\pm</math> 0,013</b>	20	5,26 $\pm$ 0,012	29,97 / ***
M	20	0,53 $\pm$ 0,017	20	<b>0,78 <math>\pm</math> 0,016</b>	749,43 / ***

**Tabela 13.** Rezultati analize alometrijskog rasta kod mužjaka i ženki *A. insculpta*. Sve tačke preseka sa ordinatom ( $a$ ) i nagibi regresionih linija ( $b$ ) su statistički značajni ( $P < 0,001$  za oba parametra). Koeficijent korelacije ( $R^2$ ), standardna greška (SE) i 95% intervali poverenja (CI) su prikazani sa svaki činilac alometrijskih jednačina. Statistički značajno odsupanje od izometrije ( $b = 1$ ) je testirano  $t$ -testom. Vrednosti navedenog testa i nivo statističke značajnosti su prikazani zajedno. Rezultati analize razlika u regresionim nagibima ( $b_m = b_f$ ) su prikazani uz nivo statističke značajnosti. Skraćenice i oznake: GRM = registrovani tip alometrije, = označava izometriju, - označava negativnu alometriju, + označava pozitivnu alometriju,  $P$  = nivo statističke značajnosti, ns =  $P > 0,05$ , \*\*\* =  $P < 0,001$ .

Karakter	Pol	$a \pm SE$	95% CI $a$	$b \pm SE$	95% CI $b$	$R^2$	$b = 1 / P$	GRM	$b_m = b_f / P$
HL	♂	$-0,163 \pm 0,017$	-0,196 – -0,136	$0,904 \pm 0,031$	0,854 – 0,960	0,930	6,93 / ***	-	566,66 / ***
	♀	$-0,251 \pm 0,030$	-0,307 – -0,206	$1,066 \pm 0,050$	0,989 – 1,152	0,872	2,76 / ns	=	
HW	♂	$-0,163 \pm 0,015$	-0,187 – -0,140	$0,496 \pm 0,027$	0,454 – 0,545	0,828	17,14 / ***	-	1079,90 / ***
	♀	$-0,240 \pm 0,006$	-0,252 – -0,228	$0,668 \pm 0,010$	0,648 – 0,688	0,989	15,65 / ***	-	
AL	♂	$0,414 \pm 0,012$	0,388 – 0,437	$0,843 \pm 0,022$	0,801 – 0,889	0,962	11,33 / ***	-	843,84 / ***
	♀	$0,536 \pm 0,011$	0,512 – 0,559	$0,558 \pm 0,018$	0,516 – 0,600	0,942	18,72 / ***	-	
TL	♂	$0,979 \pm 0,013$	0,953 – 1,006	$1,336 \pm 0,023$	1,319 – 1,413	0,983	20,71 / ***	+	4171,85 / ***
	♀	$0,981 \pm 0,014$	0,951 – 1,009	$1,343 \pm 0,023$	1,298 – 1,391	0,993	19,24 / ***	+	
TW	♂	$0,116 \pm 0,017$	0,137 – 0,190	$0,510 \pm 0,031$	0,463 – 0,565	0,785	22,46 / ***	-	286,94 / ***
	♀	$0,038 \pm 0,023$	0,006 – 0,068	$0,736 \pm 0,038$	0,681 – 0,792	0,845	18,40 / ***	-	
TH	♂	$0,292 \pm 0,017$	0,186 – 0,255	$0,533 \pm 0,032$	0,471 – 0,597	0,785	23,43 / ***	-	673,71 / ***
	♀	$0,140 \pm 0,014$	0,119 – 0,161	$0,708 \pm 0,023$	0,673 – 0,747	0,940	20,07 / ***	-	
L24L	♂	$0,240 \pm 0,015$	0,211 – 0,268	$0,852 \pm 0,027$	0,800 – 0,906	0,941	16,96 / ***	-	1103,26 / ***
	♀	$0,321 \pm 0,010$	0,305 – 0,337	$0,675 \pm 0,017$	0,670 – 0,701	0,962	18,01 / ***	-	
M	♂	$-2,162 \pm 0,030$	-2,231 – -2,089	$2,965 \pm 0,041$	2,873 – 3,119	0,978	30,26 / ***	+	5368,12 / ***
	♀	$-2,154 \pm 0,025$	-2,200 – -2,101	$3,000 \pm 0,056$	2,880 – 3,037	0,989	27,28 / ***	+	



**Slika 11.** Grafički prikaz alometrijskih jednačina. Beli simboli na slici predstavljaju mužjake, a crni simboli se odnose na ženke. Krugovi predstavljaju jedinke na VIII stadijumu, rombovi jedinke na IX stadijumu, dok se kvadrati odnose na adultne jedinke.

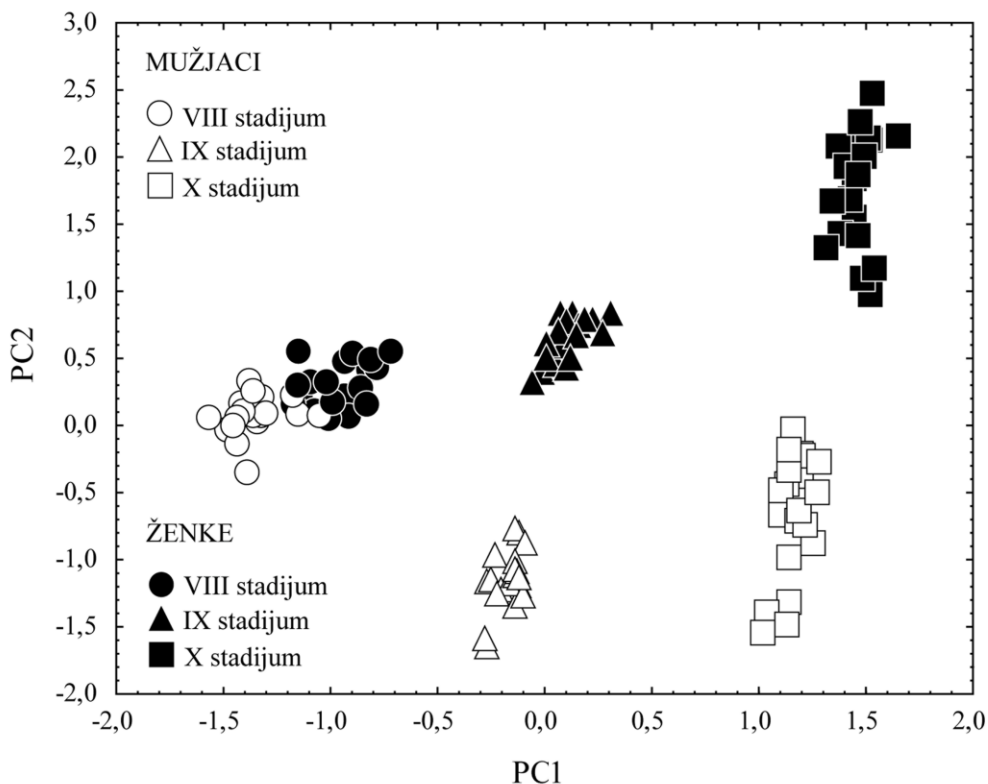
#### 4.6. Ontogenetski obrasci ekspresije polnog dimorfizma kod *A. insculpta* — multivarijantne statističke analize

Analiza glavnih komponenti je dala dve ose, odnosno dve glavne komponente (PC) sa sopstvenim vrednostima većim od jedan. Prva glavna komponenta (PC1) opisuje 91,26% varijabilnosti uzorka, a druga glavna komponenta (PC2) opisuje dodatnih 4,54% varijabilnosti obrađenog uzorka. Na osnovu dobijenih vrednosti procenata opisane varijabilnosti po prve dve glavne komponente, uočeno je da je varijabilnost među uzorcima najvećim delom posledica razlika u veličini tela mužjaka i ženki na svakom posmatranom stadijumu (opsiuje je PC1). Varijabilnosti opisanoj po PC1 značajno doprinose svi odabrani morfološki karakteri (tabela 14). U odnosu na ostale karaktere, nešto niži doprinos opisu varijabilnosti je uočen kod dužine antena (AL) (tabela 14).

Za razliku od PC1, na kojoj svi karakteri imaju opterećenje istog smera, pozitivno opterećenje po PC2 imaju dužina i masa tela (BL i M), kao i dužine glave (HL), antena (AL), trupa (TL) i nogu za hodanje (L24L), a negativno opterećenje imaju širina glave (HW), širina trupa (TW) i visina trupa (TH). Od devet analiziranih karaktera, samo AL i L24L daju značajan doprinos opisu varijabilnosti po PC2 (tabela 14). Grafički prikaz položaja jedinki u prostoru definisanom prvim dvema glavnim komponentama ukazuje na to da među jedinkama na stadijumu VIII postoji preklapanje u delovima morfološkog prostora koji zauzimaju mužjaci i ženke, dok na stadijumu IX, kao i kod odraslih, jedinke oba pola zauzimaju različite delove prostora (slika 12).

**Tabela 14.** Analiza glavnih komponenti. Podebljane vrednosti predstavljaju najviša opterećenja karaktera u opisivanju ukupne varijabilnosti po prve dve glavne komponente.

	PC1	PC2
Karakter	Opterećenja	
BL	<b>0,99</b>	0,04
M	<b>0,99</b>	0,02
HL	<b>0,95</b>	0,09
HW	<b>0,95</b>	-0,27
AL	<b>0,88</b>	<b>0,53</b>
TL	<b>0,99</b>	0,04
TW	<b>0,91</b>	-0,28
TH	<b>0,94</b>	-0,32
L24L	<b>0,96</b>	<b>0,56</b>
Sop. vred.	10,04	1,48



**Slika 12.** Položaj mužjaka i ženki *A. insculpta* iz analiziranih postembrionalnih stadijuma u prostoru definisanom prvom i drugom glavnom komponentom.

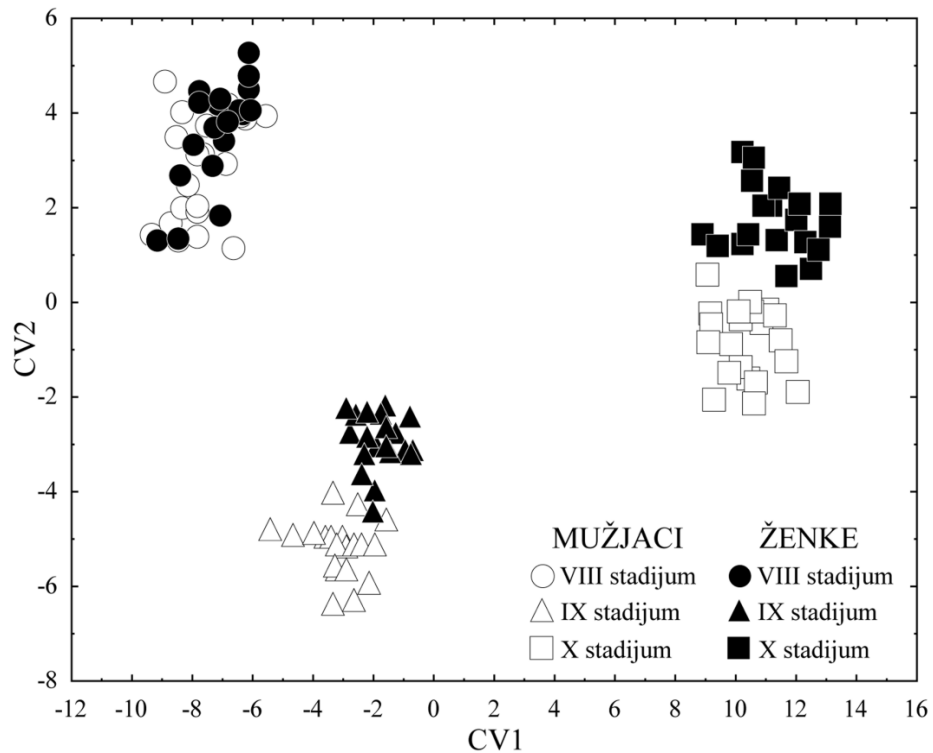
Kanonijska diskriminantna analiza je dala dve kanonijske varijable na osnovu kojih je opisano 100% diskriminacije uzorka. Međusobnom razdvajanju uzoraka po prvoj kanonijskoj varijabli (CV1) najviše doprinose dužina i masa tela (BL i M), dužina i širina glave (HL i HW), kao i dužina i visina trupa (TL i TH) (tabela 15). Prva kanonijska varijabla opisuje 88,48% diskriminacije uzorka. Po drugoj varijabli (CV2), mužjaci i ženke *A. insculpta* se razdvajaju na osnovu dužine i mase tela, dimenzija glave (dužina i širina), dužine antena, širine i visine trupa, i dužine nogu za hodanje (L24L). Druga kanonijska varijabla opisuje preostalih 11,52% diskriminacije grupa. Na slici 13 su prikazani položaji mužjaka i ženki osmog, devetog i desetog (tj. adultnog) stadijuma u prostoru koji definišu CV1 i CV2.

Rezultati multivarijantne analize varijanse na individualnim vrednostima jedinki koji su dobijeni u kanonijskoj diskriminantnoj analizi pokazuju statistički značajan uticaj pola (Wilk's  $\lambda = 0,931$ ;  $F = 14,167$ ;  $P < 0,01$ ) i stadijuma (Wilk's  $\lambda = 0,001$ ;  $F =$

1620,399;  $P < 0,001$ ), dok uticaj interakcije između pola i stadijuma nije imao statističku značajnost (Wilk's  $\lambda = 0,828$ ;  $F = 2,576$ ;  $P > 0,05$ ).

**Tabela 15.** Kanonijska diskriminantna analiza. Najviše vrednosti standardizovanih koeficijena su podebljene.

Karakter	Kanonijske varijable	
	CV1	CV2
BL	<b>1,648</b>	<b>1,123</b>
M	<b>1,598</b>	<b>0,871</b>
HL	<b>3,252</b>	<b>2,199</b>
HW	<b>-2,274</b>	<b>-1,228</b>
AL	0,423	<b>1,006</b>
TL	<b>-1,740</b>	-0,402
TW	0,425	<b>0,968</b>
TH	<b>-1,751</b>	<b>-1,187</b>
L24L	0,193	<b>-1,366</b>



**Slika 13.** Položaj mužjaka i ženki *A. insculpta* iz analiziranih postembrionalnih stadijuma u prostoru definisanom prvom i drugom kanonijskom varijablom.

#### 4.7. Smer i stepen variranja polnog dimorfizma tokom ontogenije *A. insculpta*

Karakteristi koji se tradicionalno koriste kao dobri pokazatelji opšte veličine tela (BL i M) pokazuju izraženu divergenciju između polova tokom ontogenije *A. insculpta*. Smer ekspresije polnog dimorfizma je identičan (pozitivan) tokom obrađene ontogenetske serije za oba navedena karaktera (tabela 16). Isti trend u ekspresiji polnog dimorfizma tokom ontogenije *A. insculpta* se sreće i u slučaju ostalih morfoloških karaktera, izuzimajući dužinu antena (AL), gde je negativan smer indeksa polnog dimorfizma prisutan na sva tri postembrionalna stadijuma (stadijumi VIII, IX i X) i dužine nogu za hodanje (L24L), gde je registrovana pozitivna vrednost indeksa polnog dimorfizma na stadijumu VIII, dok se na stadijumima IX i X sreću negativne vrednosti (tabela 16).

**Tabela 16.** Variranje stepena i smera polnog dimorfizma tokom postembriogeneze *A. insculpta*.

Karakter	Postembrionalni stadijum		
	VIII	IX	X (adulti)
<b>Veličina tela</b>			
BL	+4,12	+15,73	+16,12
M	+5,00	+38,71	+47,17
<b>Proporcije tela</b>			
HL	+2,50	+8,70	+23,90
HW	+3,68	+5,22	+11,56
AL	-0,30	-13,59	-14,34
TL	+4,70	+13,78	+14,19
TW	+0,40	+6,42	+8,26
TH	+2,00	+8,38	+16,91
L24L	+1,56	-17,95	-23,44



## 5. DISKUSIJA

### 5.1. Postembrionalno razviće *A. insculpta*

Na osnovu literaturnih podataka (Lang, 1935) i originalnih rezultata dobijenih u ovoj studiji, možemo reći da postembrionalno razviće *A. insculpta* obuhvata ukupno deset stadijuma. Sve do dostizanja stadijuma X, odnosno adultnog stadijuma, svako presvlačenje je praćeno dodavanjem pleurotergita sa ili bez nogu za hodanje, kao i povećanjem broja redova ocela (samim tim i povećanjem broja ocela). Prisustvo apodnih pleurotergita na adultnom stadijumu ukazuje na mogućnost presvlačenja i dodavanja novih pleurotergita i nakon dostizanja polne zrelosti. Ipak, ukoliko je kod svih odraslih jedinki jedne vrste prisutan nepromenljiv broj apodnih pleurotergita i nisu registrovane jedinke kod kojih je trup građen samo od pleurotergita koji nose noge, može se smatrati da su takve individue dostigle konačan broj pleurotergita i da ne postoje dodatna presvlačenja. Prisustvo jednog apodnog pleurotergita kod svih analiziranih odraslih jedinki *A. insculpta* upućuje na to da se teloanamorfoza može izdvojiti kao način postembrionalnog razvića, što je slučaj i sa većinom Callipodida (Enghoff et al., 1993; Minelli, 2015). Poznato je da kod pojedinih predstavnika reda Callipodida može biti prisutna i hemianamorfoza. Hofman i Lohmander su registrovali tri subadultne ženke vrste *Eurygyrus ciliciensis* (Verhoeff, 1898), kod kojih nije bio prisutan nijedan pleurotergit bez nogu za hodanje (Hoffman & Lohmander, 1965). Dostizanje adultnog stadijuma kod navedenih jedinki bi podrazumevalo barem jedno epimorfno presvlačenje, što upućuje na to da je kod *E. ciliciensis* prisutna hemianamorfoza.

Postembriogeneza *A. insculpta* se odlikuje velikim brojem segmentnih formula. Jedna segmentna formula je zabeležena samo na stadijumu III, dok se na stadijumu IV sreću tri različite segmentne formule. Razlike u segmentnim formulama na ovom stadijumu su prisutne zbog razlika u broju apodnih pleurotergita. Svi apodni pleurotergiti na stadijumu IV će postati pleurotergiti sa nogama za hodanje na stadijumu V. Generalno, kod *A. insculpta* svi apodni pleurotergiti na jednom postembrionalnom stadijumu postaju pleurotergiti sa nogama za hodanje na narednom stadijumu. Jedini izuzetak od ove pravilnosti je zabeležen na stadijumu VIII, gde je registrovana segmentna

formula koje ne proističe ni iz jedne formule zabeležene na stadijumu VII. Obzirom da u svim ostalim slučajevima postoji direktna korelacija broja pleurotergita na jednom stadijumu sa brojem pleurotergita na sledećem stadijumu, pretpostavljamo da na stadijumu VII postoji više segmentnih formula od onih koje su zabeležene. Inače, stadijum VII je stadijum sa najvećim brojem segmentnih formula. Velika varijabilnost segmentnih formula postembrionalnih stadijuma *A. insculpta* se može pripisati i činjenici da je obrađeni materijal prikupljen sa većeg broja lokaliteta. Takođe, na varijabilnost u segmentnim formulama utiče i činjenica da razlike nisu prisutne samo između jedinki iz različitih populacija, već se i u okviru jedne populacije sreću jednike istog stadijuma koje se razlikuju po broju trupnih segmenata.

Veliki broj segmentnih formula ne mora biti samo posledica interpopulacione varijabilnosti. Analiza postembriogeneze vrste *Callipus foetidissimus* (Savi, 1819) je takođe pokazala varijabilnost u broju segmentnih formula, iako su jedinice bile gajene u laboratorijskim uslovima (Nguyen Duy-Jacquemin, 1976, 1979). Slično kao i kod *A. insculpta*, variranje u broju apodnih pleurotergita u okviru jednog stadijuma počinje u ranijim fazama postembrionalnog razvića (na stadijumu III kod *C. foetidissimus* i na stadijumu IV kod *A. insculpta*).

Enghoff i saradnici su na osnovu literaturnih podataka (Latzel, 1884; Verhoeff, 1940) dali prikaz postembrionalnog razvića vrste *Dischizopetalum illyricum* (Latzel, 1884) (Enghoff et al., 1993). Kao i kod *A. insculpta*, navedena vrsta tokom postembriogeneze prolazi kroz deset stadijuma (stadijum X predstavlja adultni stadijum). Za razliku od vrste koja je u fokusu ove teze i *C. foetidissimus*, postembrionalno razviće *D. illyricum* se odlikuje fiksiranim brojem pleurotergita u okviru svakog stadijuma.

Analiza postembrionalnog razvića *A. insculpta* je takođe pokazala pravilnost rasta ocelarnog polja. Svako presvlačenje (počevši od stadijuma III) je podrazumevalo dodavanje po jednog reda ocela. Identična pravilnost je registrovana i kod ostalih Callipodida (Latzel, 1884; Verhoeff, 1940; Nguyen Duy-Jacquemin, 1976, 1979; Enghoff et al., 1993), što ukazuje na činjenicu da se promene rasta ocelarnog polja tokom postembrionalnog razvića mogu koristiti kao pouzdan karakter za distinkciju postembrionalnih stadijuma. Ipak, među kalipodidama se uočavaju razlike u rastu ocelarnog polja na I i II postembrionalnom stadijumu. Kod prva dva postembrionalna

stadijuma *C. foetidissimus* i *D. illyricum* prisutna je jedna ocela (Latzel, 1884; Verhoeff, 1940; Nguyen Duy-Jacquemin, 1976, 1979), dok jedinke na stadijumu I kod *A. insculpta* nemaju ocele (Lang, 1935). Situacija kod *C. foetidissimus* i *D. illyricum* upućuje na činjenicu da presvlačenje između prvog i drugog stadijuma nije praćeno povećanjem broja ocela, a da se počevši od narednog presvlačenja (između stadijuma II i III) broj ocela povećava tako što se prilikom svakog presvlačenja dodaje po red ocela sa jednom ocelom više u odnosu na red iz prethodnog stadijuma. Iako ne postoji opis stadijuma II kod *A. insculpta*, pretpostavljamo da jedinke ovog stadijuma imaju jednu ocelu, a da se prilikom presvlačenja jedniki u stadijum III, na postojeću ocelu dodaje jedan red sa dve ocele. Ocelarno polje stadijuma III kod svih Callipodida za koje postoje opisi je predstavljeno sa tri ocele organizovane u dva reda.

Adulti *A. insculpta* i *D. illyricum* poseduju devet redova ocela, dok je jedan red više registrovan kod odraslih jedinki *C. foetidissimus*. Za razliku od *D. illyricum*, kod adulata *A. insculpta* je prisutna varijabilnost u broju ocela. Do uočenih razlika kod *A. insculpta* dolazi usled odsustva pojedinih ocela u osmom i devetom redu ocelarnog polja. Podaci za adulte *C. foetidissimus* nisu dostupni, ali je zabeleženo da je različit broj ocela prisutan kod jedinki na stadijumima VII i VIII, što je pokazatelj da se i odrasle jedinke ove vrste verovatno odlikuju varijabilnošću u broju ocela.

Enghof i saradnici su istakli da kod većine Diplopoda kod kojih sterniti ostaju slobodni, broj sternita ne mora da prati broj tergita (Enghoff et al., 1993). To znači da, na primer, ne mora da postoji korelacija između broja pari nogu za hodanje i broja pleurotergita. Upravo razlika u broju pari nogu za hodanje i pleurotergita je jedna od odlika postembrionalnog razvića *A. insculpta*. Sve do stadijuma V, broj pari nogu za hodanje prati broj pleurotergita. Jedinke na petom postembrionalnom stadijumu u našoj analizi su imale 51, 52 ili 53 para nogu za hodanje i 27 ili 28 pleurotergita. Prema broju pleurotergita sledi da bi jednike trebalo da imaju 51 ili 53 pari nogu za hodanje. Parni i neparni brojevi nogu za hodanje su registrovani i na stadijumima posle stadijuma V. Razlike u broju pari nogu za hodanje i pleurotergita su uočene i kod *D. illyricum*. Počevši od stadijuma VI navedene vrste, kod jedinki koje se međusobno ne razlikuju po broju pleurotergita, prisutni su parni i neparni brojevi parova nogu za hodanje. Za razliku od *A. insculpta*, variranje broja nogu za hodanje kod jedinki na istom postembrionalnom

stadijumu vrste *D. illyricum* podrazumeva razliku od jednog para nogu (Enghoff et al., 1993).

Adulti predstavnika reda Chordeumatida (koji se zajedno sa redovima Callipodida i Stemmiulida ubraja u nadred Nematophora) se odlikuju konstantnim brojem pleurotergita, a tokom postembrionalnog razvića prolaze kroz tačno određen broj stadijuma, pri čemu je broj pleurotergita na svakom stadijumu invarijabilan. Većina Chordeumatida na adultnom stadijumu ima 29 pleurotergita, ali poznati su slučajevi da postoje i vrste sa 25, 27, 28 ili 30 pleurotergita (Enghoff et al., 1993).

Kao i kod većine Callipodida, postembrionalno razviće Chordeumatida se odlikuje prisustvom teloanamorfoze. Međutim, za razliku od *A. insculpta* i *D. illyricum*, kod Chordeumatida postoji pravilnost u povećanju broja nogu za hodanje u odnosu na broj apodnih pleurotergita na prethodnom stadijumu. Jedini izuzetak kod Chordeumatida predstavlja stadijum II, koji ima pet pari nogu za hodanje (jedan par manje u odnosu na očekivani broj). Takođe, uočeno je da se kod Chordeumatida koje na adultnom stadijumu imaju 29 pleurotergita sreće osam presvlačenja i da se broj pleurotergita povećava na tačno definisan način — stadijum I ima pet pleurotergita, a u sukcesivnim presvlačenjima se dodaje po 2, 3, 4, 4, 4, 3, 2, i 2 pleurotergita (Enghoff et al., 1993). Kod reda Callipodida, pravilnost u povećavanju broja pleurotergita tokom postembriogeneze je moguća kod *D. illyricum*, gde je na svakom stadijumu registrovan samo jedan broj pleurotergita (Latzel, 1884; Verhoeff, 1940). Ipak, ovaj podatak bi trebalo uzeti sa rezervom zato što su navedeni autori prikazali samo ukupan broj pleurotergita u okviru svakog stadijuma, a ne i broj pleurotergita sa i bez nogu. Moguće je da se podjednak broj pleurotergita u okviru jednog stadijuma postiže različitim kombinacijama brojeva pleurotergita sa nogama za hodanje i apodnih pleurotergita.

Od interesa je i posvetiti pažnju razlikama u rastu ocelarnog polja između Callipodida i Chordeumatida. Callipodida se odlikuju dodavanjem novog reda ocela anteriorno u odnosu na red(ove) sa prethodnog stadijuma (izuzimajući prva dva postembrionalna stadijuma kod *C. foetidissimus* i *D. illyricum* gde presvlačenje nije praćeno porastom broja ocela). Kod Chordeumatida je registrovan u potpunosti drugačiji obrazac rasta ocelarnog polja. Stadijum I vrste *Ceratosphys amoena* Ribaut, 1920 ima jednu ocelu, dok na stadijumu II i III nema promena u broju ocela. Novi red se dodaje

prilikom presvlačenja u stadijum IV, i to ventralno u odnosu na postojeću ocelu. Treći red ocela se dodaje prilikom presvlačenja u stadijum V i on je predstavljen sa četiri ocele. Dodavanje novih redova ocela se odvija tako što se oni umeću između trećeg reda i reda koji je dodat nakon poslednjeg presvlačenja, a broj ocela u prvobitnom trećem redu se prilikom svakog presvlačenja uvećeva za jedan (Demange, 1972).

Pored *C. amoena*, podaci o rastu ocelarnog polja su dostupni i za *Chordeuma proximum* Ribaut, 1913, *C. sylvestre* C. L. Koch, 1847, *Craspedosoma rawlinsi* Leach, 1814, *Melogona gallica* (Laztel, 1884), *M. scutellaris* (Ribaut, 1913) i *Nanogona polydesmoides* (Leach, 1814) (Blower, 1984, 1985). Za navedene vrste je karakteristično da se na stadijumima II i III sreće po jedan red sa jednom ocelom, a da se tokom narednih presvlačenja dodaju redovi sa više ocela. Dodatno, kod oba predstavnika roda *Melogona* Cook, 1895 promene u ocelarnom polju podrazumevaju i dodavanje ocela u postojeće redove umesto porasta broja samih redova sa ocelama (Blower, 1984, 1985; Enghoff et al., 1993). Zbog ovakvog rasta ocelarnog polja, kod Chordeumatida ne mora da važi pravilnost da je broj redova ocela niži za jedan od broja postembrionalnog stadijuma. Prema poznatim literaturnim podacima, kao i rezultatima proisteklim iz ove disertacije, možemo reći da je, počevši od stadijuma III, kod predstavnika reda Callipodida broj stadijuma moguće precizno odrediti na osnovu redova ocela.

Predstavnici reda Stemmiulida se, za razliku od Callipodida i Chordeumatida, razvijaju euanamorfozom (Enghoff et al., 1993). Kod vrste *Prostemmiulus adisi* Mauriès, 1984 je utvrđeno da se tokom postembrionalnog razvića sreće devet stadijuma. Prvi postembrionalni stadijum poseduje tri para nogu za hodaње i čak 32 pleurotergita. Ovako visok broj pleurotergita na stadijumu I nije zabeležen među predstavnicima drugih redova Diplopoda. Još jedna karakteristika postembriogeneze *P. adisi* jeste i nagli porast broja parova nogu za hodaње prilikom presvlačenja u stadijum II. Jedinke na ovom stadijumu imaju 60 parova nogu. Takođe, počevši od stadijuma II, broj parova nogu za hodaње je uvek paran i fiksiran u svakom stadijumu (Mauriès, 1984).

Velik broj pleurotergita na stadijumu I je utvrđen i kod drugih predstavnika reda Stemmiulida. Kod vrste *Stemmiulus bellus* Cook, 1895 na ovom stadijumu su prisutna 34 pleurotergita, dok se kod *S. regressus* (Silvestri, 1916) i *S. recedens* (Silvestri, 1916) sreću po 29 i 31 pleurotergit (Cook, 1896; Silvestri, 1916). Poznat je opis stadijuma I i

kod *Prostemmiulus modicus* Silvestri, 1916 i jedinke na ovom stadijumu poseduju po 24 pleurotergita (Silvestri, 1916). U svim slučajevima jedinke na stadijumu I su imale tri para nogu za hodanje. Ovi podaci daju mogućnost da se pretpostavi da je odlika reda Stemmiulida da jedinke na stadijumu I imaju veliki broj apodnih pleurotergita koji će prilikom presvlačenja u stadijum II dati pleurotergite koji nose po dva para nogu za hodanje. Ovako izražena promena u broju pari nogu za hodanje je registrovana još samo kod kalipodidne vrste *C. foetidissimus*, ali prilikom presvlačenja stadijuma II u stadijum III. Drugi postembrionalni stadijum navedene kalipodide se odlikuje velikim brojem apodnih pleurotergita (14), a oni će na narednom stadijumu dati pleurotergite sa nogama za hodanje. Kod *A. insculpta* nije registrovana ovako nagla promena u broju parova nogu za hodanje između dva sukcesivna stadijuma. Najveći broj apodnih pleurotergita kod *A. insculpta* se sreće na stadijumu IV i taj broj iznosi osam. Svi apodni pleurotergiti na stadijumu IV će postati pleurotergiti sa nogama za hodanje kod jedinki na narednom stadijumu.

## 5.2. Polni dimorfizam kod *A. insculpta*

Dobijeni rezultati su pokazali prisustvo polnog dimorfizma kod *A. insculpta*. Oba telesna regiona, tj. glava i trup imaju veće dimenzije kod ženki. Takođe, ženke su statistički značajno teže od mužjaka. Ovi rezultati su nedvosmisleni pokazatelj polnog dimorfizma u veličini tela u korist ženki.

Kao i kod ostalih grupa životinja kod kojih ženke predstavljaju krupniji pol, pretpostavljamo da je selekcija vezana za fekunditet mehanizam koji dovodi do ovakvog obrasca ekspresije polnog dimorfizma. Preciznije govoreći, zapremina tela majčinskog organizma je pod direktnim uticajem selekcije vezane za fekunditet, zato što je zapremina tela jedan od glavnih faktora koji mogu ograničiti fekunditet (Du & Lü, 2010). Iako zapremina tela nije direktno merena, može se pretpostaviti da je ona veća kod ženki zato što su kod ovog pola zabeležene veće vrednosti dužine, širine i visine trupa. Kako su prethodne studije na diplopodama pokazale pozitivnu korelaciju između veličine tela ženke i broja jaja (Heath et al., 1974; Baker, 1978; Bhakat et al., 1989), pretpostavljamo da selekcija vezana za fekunditet favorizuje povećanje veličine tela ženki. Ovde se može

napraviti poređenje sa skorašnjim radom u kome je analiziran polni dimorfizma kod polidezmidne vrste *Cladethosoma clarum* (Chamberlin, 1920), gde su registrovane veće dimenzije trupa kod ženki; takav trend je doveden u vezu sa uticajem selekcije vezane za fekunditet (Rowe, 2010).

Oblik glave je najčešće dimorfan kod predstavnika reda Callipodida (Enghoff et al., 2015). Kod druge vrste iz roda *Apfelbeckia* (*A. brazzana*) pokazano je da mužjaci imaju konkavnu glavu, dok se kod ženki sreće konveksan oblik glave (Stoev & Enghoff, 2008). Kod ispitivanog model organizma, kao i kod *A. synthesis*, ovakav vid polnog dimorfizma nije prisutan, ali dimenzije glave su statistički značajno različite među polovima. Relativne dimenzije dužine i širine glave, kao i dužine i širine gnathohilarijuma, imaju veće vrednosti kod jedinki ženskog pola. Ovakav rezultat bi se mogao dovesti u vezu sa povećanom potrebom za hranom koja je najčešće prisutna kod ženki zglavkara (Babu et al., 1979; Rahman, 2001; Rahmathulla & Suresh, 2008). Takođe, poznato je da kod pojedinih grupa životinja frekvencija hranjenja ili veličina plena koreliraju sa varijabilnošću u veličini glave (Krause et al., 2003). Prisustvo polnog dimorfizma u veličini glave ili strukturama koje direktno učestvuju u ishrani jednog organizma je teško dovesti u vezu sa povećanjem uspeha u reprodukciji (Bulté et al., 2008). Ipak, moguće je uspostaviti indirektnu vezu između veličine glave i trofičkih struktura sa reprodukcijom. Ova veza obuhvata obezbeđivanje dovoljne količine energije za održavanje opšteg stanja organizma (odnosi se na oba pola), što u slučaju ženki podrazumeva i obezbeđivanje dovoljno energije za procese poput diferencijacije jajnih ćelija i vitelogeneze, a koji utiču na reproduktivni uspeh kod ženki (Vincent, 2006).

Takođe, registrovano je da se mužjaci i ženke *A. insculpta* razlikuju i po dužini antena. U svim populacijama je uočeno da relativne dužine antena imaju veće vrednosti kod mužjaka. Diplopoda se generalno sreću u staništima gde je nivo svetlosti nizak i uprkos tome što su kod mnogih stonoga razvijene ocele, u obavljanju životnih aktivnosti moraju se oslanjati na druge senzorne strukture. Antene Diplopoda nose brojne receptore, uključujući gustatorne i olfaktorne receptore (Hopkin & Read, 1992). Antene učestvuju u procesu prepoznavanja partnera za kopulaciju i bitne su za proces kopulacije. Dokazano je da do parenja ne dolazi ukoliko se one mužjaku odstrane ili naruši njihov integritet (Haacker 1974; Carey & Bull, 1986). Opisi ponašajnih sekvenci tokom parenja

Diplopoda su malobrojni. Detaljniji podaci su dostupni za pojedine predstavnike rodova *Centrobolus* Cook, 1897 (red Spirobolida) i *Parafontaria* Verhoeff, 1936 (red Polydesmida) (Cooper & Telford, 2000; Tanabe & Sota, 2008). U oba slučaja, mužjaci su prilikom inicijalnog kontakta, antenama dodirivali ženke po dorzalnoj strani tela, a tokom same kopulacije antenama su prelazili preko glave ženki.

Iako prilikom terenskih istraživanja nije uočeno reproduktivno ponašanje kod *A. insculpta* i ne postoje literaturni podaci koji se bave ovom temom, pretpostavljamo da antene kod muških jedinki ove vrste imaju značajnu ulogu u prepoznavanju partnera. Razlike u veličini antena između mužjaka i ženki se najčešće dovode u vezu sa povećanjem površine na kojoj se nalaze receptori, a samim tim i sa povećanjem sposobnosti percepcije promena u sredini u kojoj se jedinke nalaze (Hallberg et al., 2003). Obično se veće vrednosti dimenzija antena kod mužjaka povezuju sa efikasnijim detektovanjem feromona koje emituje ženka, što dovodi do bržeg pronalaženja partnera i potencijalne kopulacije. Pored povećanja broja receptora, interseksualne razlike se mogu ogleđati i u prisustvu različitih receptora na antenama mužjaka i ženki, a najčešće se veći broj tipova receptora sreće kod mužjaka (Romero-Lopez et al., 2010). Kao i u slučaju razlika u dimenzijama antena, kvalitativne razlike u prisustvu antenalnih receptora se objašnjavaju time da su mužjaci pol koji ima ulogu da prepoznaje hemijske signale koje oslobađa ženka (Romero-Lopez et al., 2010; Zheng et al., 2016). U ovoj tezi je dokazano da mužjaci kod *A. insculpta* poseduju duže antene u odnosu na ženke i to se može dovesti u vezu sa efikasnijim lociranjem potencijalnih partnera za parenje.

Na nogama mužjaka *A. insculpta* se sreću adhezivni jastučići (Stoev & Enghoff, 2008). Prvi par nogu kod koga se sreću navedene strukture se nalazi na petom trupnom segmentu (četvrti par nogu). Prisustvo adhezivnih jastučića na nogama se ubraja u sekundarne polne karakteristike i pretpostavlja se da se pomoću njih mužjak čvršće drži za kutikulu ženke tokom parenja (Hopkin & Read, 1992; Chung & Moon, 2008). Analiza kovarijanse je pokazala da je četvrti par nogu duži samo kod ženki iz populacija koje naseljavaju Mladenovića megaru i Hadži-Prodanovu pećinu. Prisustvo značajnih razlika u dužini prvog para nogu je zabeleženo samo kod individua iz Mladenovića megare (gde je prvi par nogu bio duži kod ženki), dok se nijedna od pet analiziranih populacija ne odlikuje polnim dimorfizmom u dužini drugog para nogu za hodanje. Morfologija prva



dva para nogu za hodanje (kraće i kompaktnije u odnosu na noge sa sredine trupa) ukazuje na to da ove noge potencijalno imaju i druge uloge osim hodanja. Manton je pokazala da su kraće noge kod Diplopoda efikasnije u obavljanju pokreta koji podrazumevaju upotrebu maksimalne sile, kao što su kopanje ili probijanje kroz stelju (Manton, 1973). Prilikom prikupljanja jedinki *A. insculpta* primećeno je da se prva dva para nogu koriste za pridržavanje i približavanje hrane usnom otvoru, a potencijalno mogu imati i ulogu u provlačenju jedinki kroz pukotine prisutne u pećinama. Dobijeni rezultati o prisustvu polnog dimorfizma u dužini prvog i četvrtog para nogu za hodanje u pojedinim populacijama se za sada ne mogu objasniti. Potrebno je sprovesti dodatne studije o odlikama ponašanja, ishrane ili sredinskim faktorima koji su prisutni na lokalitetima, kako bi se dobila jasnija slika o tome zašto su pojedine populacije polno dimorfne u dužini anteriornih nogu, a druge nisu.

Relativne dimenzije nogu za hodanje (L24L) *A. insculpta* su bile veće kod mužjaka u svim populacijama. Kod grupa životinja kod kojih mužjaci aktivno tragaju za ženkama, i kod kojih odsustvuje direktna borba između mužjaka za pristup i parenje sa ženkama, kao što je slučaj kod Diplopoda (Telford & Dangerfield, 1993; Cooper & Telford, 2000; Tanabe & Sota, 2008; Rowe, 2010), pretpostavlja se da seksualna selekcija favorizuje povećan stepen pokretljivosti kod mužjaka (Yasuda & Dixon, 2002). Manton je pokazala da je dužina nogu u tesnoj vezi sa lokomotornom aktivnošću Diplopoda (Manton, 1973). Takođe, i manja veličina tela se dovodi u vezu sa povećanom mobilnošću jedinki (Blancekenhorn, 2005). Kombinacija manje dužine i mase tela, i dužih ekstremiteta kod mužjaka *A. insculpta*, može se okarakterisati kao pokazatelj da su selektivni pritisci na veličinu i oblik tela mužjaka delovali u smeru povećanja lokomotorne sposobnosti ovog pola. Identičan trend u organizaciji telesnog sklopa mužjaka je zabeležen i kod *C. clarum*, i doveden je u vezu sa izraženim uticajem seksualne selekcije na jedinke muškog pola (Rowe, 2010).

Veće vrednosti dužina nogu za hodanje i antena kod mužjaka *A. insculpta* ukazuju na potencijalne mehanizme seksualne selekcije. Darwin je pretpostavio da je seksualna selekcija prisutna kada postoji kompeticija između jedinki jednog pola za pristup partnerima drugog pola i kada postoji preferencija jednog jednog pola prema gametima pojedinih jedinki suprotnog pola (Darwin, 1871). Darwinovi mehanizmi se danas opisuju

kao intra- (najčešće je u pitanju kompeticija između mužjaka i podrazumeva „borbu za pristup“ jedinkama ženskog pola) i interseksualna selekcija (obično podrazumeva izbor ženki i dovodi do kompeticije među mužjacima za privlačenje ženki) (Savalli, 2001; Tucić, 2003).

Intraseksualna selekcija se sreće u mnogim oblicima, a najčešći su kompeticija među spermatozoidima, efikasnost u pronalaženju partnera, prinuda partnera na kopulaciju, istrajnost u kompeticiji, infanticid, direktan sukob među mužjacima za partnera u kopulaciji i zastrašivanje (Andersson 1994; Andersson & Iwasa, 1996; Savalli, 2001). Efikasnost u pronalaženju partnera za kopulaciju je najverovatniji mehanizam intraseksualne selekcije kod mužjaka *A. insculpta*. Navedeni mehanizam se javlja u slučajevima kada mužjaci povećavaju reproduktivni uspeh, tako što brzo pronalaze ženke i ostvaruju kopulaciju sa većim brojem ženki. U takvom sistemu, selekcija favorizuje prisustvo uvećanih senzornih i lokomotornih organa (Andersson & Iwasa, 1996; Savalli, 2001), kao što je i slučaj sa mužjacima *A. insculpta*.

Razlike u veličini tela kod mužjaka i ženki *A. insculpta* ne moraju da budu u vezi samo sa selekcijom vezanom za fekunditet ili intraseksualnom selekcijom. Eksperimenti u kojima je praćeno ponašanje tokom parenja vrste *Alloporus uncinatus* Attems, 1914 (red Spirostreptida) su pokazali da ukoliko je mužjak krupniji od ženke, ženka može da strada prilikom kopulacije (Telford & Dangerfield, 1993). Kako ponašanje mužjaka tokom parenja može da ugrozi život ženke, tokom evolucije Diplopoda moglo je da dođe do evolucije većeg tela ženki kako bi one uopšte preživele sam čin parenja (Cooper & Telford, 2000).

Posmatrajući dobijene podatke o indeksu polnog dimorfizma, možemo reći da je divergencija u veličini tela između mužjaka i ženki izražena kod analizirane vrste. Vrednosti indeksa polnog dimorfizma ukazuju i na činjenicu da stepen polnog dimorfizma varira među analiziranim populacijama. Razlike u genetičkoj korelaciji između polova, alometriji ili filogeniji mogu biti u osnovi interpopulacione varijabilnosti u stepenu i smeru polnog dimorfizma (Lengkeek et al., 2008). Potom, varijabilnost polnog dimorfizma može biti posledica interseksualnih razlika u fenotipskoj plastičnosti (Delph et al., 2002; Fairbairn, 2005; Grey et al., 2005; Stillwell & Fox, 2009) ili mikroevolucionih promena između populacija (King, 1989; Bronikowski, 2000).

Konačno, variranje u stepenu i smeru polnog dimorfizma među populacijama može nastati kao rezultat dešavanja u prošlosti populacija ili razlika u ponašanju (Badyaev & Hill, 2000; Badyaev et al., 2001; Székely et al., 2004; Roitberg, 2007). Analiza polnog dimorfizma kod *A. insculpta* je bila zasnovana na jedinkama iz prirode i u ovom trenutku nije moguće direktno dovesti u vezu neki od navedenih uzročnika sa registrovanom varijabilnošću polnog dimorfizma. Ipak, značajne interakcije između uticaja pola i uticaja populacije u multivarijantnoj analizi varijanse na individualnim vrednostima dobijenim u kanonijskoj diskriminantnoj analizi ukazuju na postojanje polno specifičnog odgovora jedinki na sredinske faktore koji su prisutni na svakom analiziranom staništu. Ovo upućuje na to da je varijabilnost kod populacija analizirane vrste stonoga možda posledica fenotipske plastičnosti mužjaka i ženki.

### **5.3. Ontogenetski obrasci ekspresije polnog dimorfizma kod *A. insculpta***

King i saradnici su izdvojili tri moguća načina variranja smera i stepena polnog dimorfizma tokom ontogenije: (1) interseksualne razlike su prisutne samo kod odraslih jedinki, (2) razlike između mužjaka i ženki su prisutne odmah po rađanju, a smer i stepen polnog dimorfizma imaju slične vrednosti kod juvenilnih i adultnih jedinki, i (3) razlike između mužjaka i ženki su prisutne i kod juvenilnih i kod odraslih jedinki, ali se razlikuju među uzrasnim kategorijama po svom smeru i/ili stepenu (King et al., 1999). Posmatrajući dobijene rezultate, zaključili smo da kod *A. insculpta* smer i stepen polnog dimorfizma variraju i da postoje razlike između analiziranih stadijuma (kako između samih subadultnih stadijuma, tako i između subadultnih i odraslih jedinki). Obzirom da se kod Diplopoda jasno mogu razlikovati različiti postembrionalni stadijumi, bilo je moguće prikupiti podatke o interseksualnim razlikama u ontogenetskim trajektorijama za svaki analizirani karakter i na taj način opisati neposredne mehanizme koji dovode do nastanka polnog dimorfizma kod odraslih jedinki.

Najveće variranje u stepenu polnog dimorfizma je registrovano za dužinu i masu tela, karaktere koji se tradicionalno koriste kao dobri pokazatelji veličine tela (King et al., 1999; Djordjević et al., 2011). Dužina tela se statistički značajno razlikovala na sva tri analizirana stadijuma, dok su razlike u masi tela između mužjaka i ženki bile statistički

neznačajne na stadijumu VIII, a već od stadijuma IX registrovane su znatno veće vrednosti kod ženki. Posmatrano na sva tri stadijuma, možemo reći da je stopa porasta mase tela ženki mnogo veća u odnosu na mužjake. Ovo je potvrđeno i alometrijskim analizama. Kod oba pola je prisutna pozitivna alometrija, što se može opisati i na način da masa tela raste brže u odnosu na rast veličine tela (Kuo et al., 2009), a dobijene vrednosti alometrijskih stopa rasta su bile više kod ženki.

Više stope rasta veličine tela ženki su generalno prisutne kod zglavkara (Honek, 1993; Blanckenhorn, 2007). To se dovodi u vezu sa povećanjem reproduktivnog uspeha ovog pola, tj. uočeno je da krupnije ženke donose na svet brojnije i/ili krupnije potomstvo (Stephens & Wiens, 2009; Luo et al., 2012). Veće stope rasta dimenzija trupa se takođe sreću kod ženki *A. insculpta*, što je dodatni dokaz da na ženke deluje selekcija „za“ fekunditet. Trup predstavlja telesni region za koji se može reći da je pod direktnim uticajem selekcije vezane za fekunditet, zato što se upravo u trupu nalaze ovarijumi ispunjeni jajnim ćelijama, a povećanjem dimenzija trupa povećava se i prostor za održavanje i skladištenje većeg broja jajnih ćelija.

Postavlja se pitanje zašto se javljaju razlike u stopama rasta veličine tela mužjaka i ženki *A. insculpta*? Nekoliko hipoteza može ponuditi odgovor na ovo pitanje. Poznato je da su stope rasta u bliskoj vezi sa ishranom (Haenel & John-Alder, 2002; Cox et al., 2006). Mužjaci i ženke mogu „okupirati različite zone jednog staništa, što može uticati na razlike u načinu ishrane, a samim tim i uticati na pojavu polnog dimorfizma“ (Madsen & Shine, 1993). Ipak, prilikom terenskih istraživanja obuhvaćenih ovom studijom uočeno je da se jedinke oba pola *A. insculpta* podjednako sreću u svim delovima pećina koje naseljavaju. Ova činjenica upućuje na to da ne postoji segregacija polova na različita mikrostaništa u okviru pećinskih ekosistema. Samim tim, hrana predstavlja podjednako dostupan resurs za mužjake i ženke. Promene u frekvenciji hranjenja jednog pola, u odsustvu bilo kakvih razlika u dostupnosti hrane, mogu uticati na razlike u stopama rasta veličine tela mužjaka i ženki (Zhao & Liu, 2014).

Sa druge strane, manje vrednosti stopa rasta veličine tela mužjaka mogu se povezati sa uticajem seksualne selekcije na ovaj pol. Krupnije telo mužjaka se dovodi u vezu sa većim uspehom u parenju kod grupa organizama kod kojih postoji izražena borba između mužjaka za partnera u kopulaciji ili gde je prisutan izbor partnera od strane ženki

(Kuo et al., 2009; Zhang & Lu, 2013). Ipak, kod nekih organizama može doći i do suprotnog scenarija, tj. selekcija može da favorizuje manju veličinu tela mužjaka u odnosu na ženke (Andersson, 1994; Blanckenhorn, 2000, 2005). Sitnije jedinke zahtevaju manju količinu hrane za održavanje životnih aktivnosti, što može predstavljati prednost u staništima sa ograničenim resursima, tako da mužjaci imaju dovoljno energije za obavljanje aktivnosti koje mogu dovesti do povećanja uspeha u reprodukciji. Dodatno, manja veličina tela se dovodi i u vezu sa većim stepenom mobilnosti (Blanckenhorn, 2005). Navedene osobine mužjaka imaju prednosti kada je prisutna kompeticija u efikasnom pronalaženju partnera za kopulaciju, a koja je prisutna kod mužjaka Diplopoda (Telford & Dangerfield, 1993; Cooper & Telford, 2000; Tanabe & Sota, 2008, Rowe, 2010; Ilić et al., 2016b).

Niže vrednosti stope rasta veličine tela mužjaka *A. insculpta* mogu se objasniti *modelom deljenja energije* (Kindlman & Dixon, 1989; Dixon & Kindlman, 1999; Yasuda & Dixon, 2002). Ovaj model podrazumeva da se energetske resursi koji bi bili iskorišćeni za rast veličine tela mogu preusmeriti na razviće reproduktivnih organa, sekundarnih polnih karaktera (izuzev veličine tela) i reproduktivnog ponašanja (Yasuda & Dixon, 2002; Tarnawski et al., 2014b). U našem slučaju, mužjaci pokazuju više stope rasta antena i nogu za hodanje u odnosu na ženke tokom odabranog perioda postembriogeneze. Obe vrste ekstremiteta imaju bitne uloge u pronalaženju partnera i reproduktivnom ponašanju (Cooper & Telford, 2000; Tanabe & Sota, 2008), i verovatno su pod uticajem intraseksualne selekcije. Pored viših vrednosti alometrijskih stopa rasta antena i nogu, počevši od VIII postembrionalnog stadijuma, dolazi i do pojave i diferencijacije gonopoda kod mužjaka. Gonopode predstavljaju ekstremitete pomoću kojih se odvija inseminacija ženki; ubrajaju se u sekundarne polne karaktere (Hopkin & Read, 1992) i mogu predstavljati strukture za čije se razviće takođe troši deo energije koji bi bio usmeren na povećanje veličine tela mužjaka.

Pored navedenih faktora koji mogu da dovedu do pojave polnog dimorfizma i koji se mogu okarakterisati kao posredni (Kuo et al., 2009), postoje i neposredni faktori koji mogu imati značajan efekat na morfološku varijabilnost odraslih jedinki. Do polno specifičnih razlika u veličini tela životinja može doći ukoliko su jedinke većeg pola krupnije odmah po rođenju, imaju brže stope rasta ili rastu tokom dužeg vremenskog

perioda (Esperk & Tammaru, 2006). Generalno, malobrojne su studije u okviru Arthropoda koje se bave razlikama u veličini tela mužjaka i ženki odmah nakon izlaska iz jajnih opni. Pokazano je da kod insekata nema statistički značajnih razlika u veličini tela između jedinki oba pola (Mackey, 1978; Ernsting & Isaaks, 2002; Yasuda & Dixon, 2002). Suprotno od navedenog neposrednog faktora, razlike u stopama rasta između mužjaka i ženki (Telang et al., 2001; Yasuda & Dixon, 2002; Blanckenhorn, 2005), i u vremenu koje je potrebno da se dostigne reproduktivna sposobost kod oba pola (Mackey, 1978; Brakefield & Mazzota, 1995; De Black & Stoks, 2003; Mikolajewski et al., 2005), relativno su česte kod insekata. Ponekad, sinergistički efekat razlika u stopama rasta i periodima koji su potrebni da mužjaci i ženke postanu polno zreli dovode do polnog dimorfizma u veličini tela kod odraslih jedinki (Bradshaw & Holzapfel, 1996; Ernsting & Isaaks, 2002).

Rast zglavkara predstavlja diskontinuiran proces, tj. rast je podjeljen na diskretne periode tokom kojih jedinka raste. Odbacivanje stare i diferencijacija nove kutikule jesu pojave koje su odgovorne za ovakve odlike rasta zglavkara. Stope rasta usporavaju kako se približava trenutak presvlačenja, zaustavljaju se u toku presvlačenja i ubrzavaju se odmah nakon odbacivanja stare kutikule (Esperk & Tammaru, 2004, 2006). Pretpostavlja se da je maksimalno povećanje veličine tela zglavkara ograničeno prisustvom kutikule na površini tela (Hutchinson et al., 1997) i evolucionini trend uspostavljanja podjednagog broja postembrionalnih stadijuma kod oba pola bi ograničio nastanak polnog dimorfizma u veličini tela (Tammaru, 1998; Esperk et al., 2007). Kako bi dostigle veću veličinu, jedinke krupnijeg pola bi tokom postembriogeneze morale da imaju veće stope rasta, da rastu duži vremenski period ili da imaju više postembrionalnih stadijuma u odnosu na sitniji pol (Esperk & Tammaru, 2006).

Postembrionalno razviće *A. insculpta* obuhvata deset različitih stadijuma, a trajanje svakog stadijuma je ograničeno presvlačenjem. Sa devetim presvlačenjem se uspostavlja adultni stadijum i jedinke tada postaju reproduktivno sposobne. Kod *A. insculpta* ne postoje presvlačenja nakon dostizanja adultnog stadijuma, tako da se može reći da se razlike među polovima u veličini i proporcijama tela uspostavljaju zaključno sa presvlačenjem koje dovodi do diferencijacije odraslih jedinki. Kao i kod ostalih

Arthropoda, rast jedinki je ograničen samo na kratke periode pre nego što nova kutikula očvrsne.

Iako je kod ženki pojedinih Diplopoda prisutan veći broj postembrionalnih stadijuma u odnosu na mužjake (Akkari & Enghoff, 2011), analiza postembrionalnog razvića *A. insculpta* je pokazala da oba pola prolaze kroz podjednak broj stadijuma tokom života. Faktor koji dovodi do polnog dimorfizma kod analizirane vrste su razlike u stopama rasta. Alometrijske analize su pokazale da su stope rasta veličine tela više kod ženki i da su one razlog zašto su ženke veći pol kod *A. insculpta*. Moguće je i da mužjaci sazrevaju ranije u odnosu na ženke, a poznato je da skraćivanje perioda rasta tokom juvenilnih stadijuma dovodi do manje veličine tela kod adulta (Esperk & Tammaru, 2006). Vohland i Adis su analizirali postembrionalno razviće polidezmidne vrste *Pycnotropis tida* (Chamberlin, 1941) i pokazali da oba pola dostižu polnu zrelost u VIII stadijumu, ali da se adultni mužjaci diferenciraju ranije u odnosu na ženke (Vohland & Adis, 1999). Produžavanje postembrionalnog razvića ženki Diplopoda se dovodi u vezu povećanim energetske troškovima diferencijacije ovarijuma (Hopkin & Read, 1992), a ranija pojava mužjaka u populaciji je u vezi sa pronalaženjem većeg broja potencijalnih partnera za kopulaciju (Snider, 1981; Bhakat et al., 1989).

Pored razlika u stopama rasta i potencijalnih razlika u vremenu koje je potrebno da se dostigne adultni stadijum, uočeno je da do polnog dimorfizma može doći i usled različitih načina alometrijskog rasta kod mužjaka i ženki *A. insculpta*. Naši rezultati pokazuju da dužina glave ženki raste izometrijski, dok je kod mužjaka prisutna negativna alometrija. Širina glave kod oba pola raste negativnom alometrijom, ali su veće vrednosti stopa rasta prisutne kod ženki. Teško je dovesti u direktnu vezu dobijene rezultate o alometriji glavenog regiona i nekog od faktora koji dovode do nastanka polnog dimorfizma, ali varijabilnost veličine i oblika glave može uticati na smanjenje kompeticije među polovima i bolje iskorišćavanje hrane od strane ženki. Kod skakavca *Romalea microptera* (Houttuyn, 1813) je pokazano da prisustvo većih dimenzija glave omogućava ženkama veći izbor hrane u odnosu na mužjake (Vincent, 2006). Veličina glave je u bliskoj vezi sa veličinom trofičkih struktura (Brannen et al., 2005), a korelira i sa snagom zagrižaja insekata (Vincent, 2006). Obzirom da se *A. insculpta* hrani materijama životinjskog porekla, bilo da je u pitanju predatorstvo ili detritivorija (Stoev &

Enghoff, 2008; Stoev et al., 2008), veće stope rasta glave prisutne kod ženki, a samim tim i veće dimenzije glave, mogle bi se dovesti u vezu za jačim zagrižajem i eventualnim korišćenjem čvršće hrane i/ili krupnijeg plena, čime se ženkama omogućava efikasnije korišćenje dostupnih resursa u okviru staništa. Nije poznato da li postoji preferencija ka određenim tipovima hrane kod mužjaka i ženki *Diplopoda*, i iznetu hipotezu bi trebalo dodatno testirati.

Poznato je da prilikom rastejanja dolazi do variranja u veličini i proporcijama tela, što za posledicu može imati promene u sposobnosti jedinke da obavlja određenu funkciju (Bennet-Clark, 1975; Gabriel, 1985a, b; Queathem, 1991). Ovakav sled događaja tokom ontogenije ponekad dovodi i do drastičnih razlika u ponašanju i ekologiji različitih uzrasnih stadijuma iste vrste (Werner & Gilliam, 1984; Werner, 1986).

U ovoj disertaciji je utvrđeno da dolazi do promene u smeru ekspresije polnog dimorfizma u dužini nogu za hodanje. Kako se kod *A. insculpta* polovi mogu razlikovati počevši od stadijuma VIII, bilo je moguće kvantifikovati smer i opseg polnog dimorfizma na stadijumima VIII, IX i X, odnosno adultnom stadijumu. Značajne interseksualne razlike u dužini nogu su prisutne na sva tri stadijuma, i to tako što su veće dimenzije navedenog morfološkog karaktera prisutne kod ženki na stadijumu VIII, dok su u naredna dva stadijuma veće dimenzije nogu registrovane kod mužjaka. Kao što je već pomenuto, dužina nogu utiče na brzinu kretanja *Diplopoda* (Manton, 1973). Naši rezultati indirektno ukazuju da su ženke pokretljiviji pol na stadijumu VIII, a da od stadijuma IX mužjaci postaju pol koji se odlikuje većom pokretljivošću. Dodatni argument za ovu tvrdnju jesu i promene u masi tela tokom posmatrane ontogenetske serije. Naime, na stadijumu VIII nema značajnih razlika u masi tela između mužjaka i ženki, a od stadijuma IX povećanje mase tela se značajno brže dešava kod ženki *A. insculpta*. Povećanje mase tela je praćeno smanjenjem pokretljivosti organizma (Gabriel, 1985a). S obzirom da se veće stope smrtnosti dovode u vezu sa slabijom lokomotornom sposobnošću zglavkara (Queathem, 1991), možemo govoriti o razlikama u preživljavanju između mužjaka i ženki *A. insculpta* na različitim postembrionalnim stadijumima. Ukoliko su mužjaci slabije pokretan pol na stadijumu VIII, verovatno je da su oni pod jačim uticajem predatora i ima ih manje u populaciji u odnosu na ženke istog stadijuma. Na stadijumima IX i X, mužjaci postaju pokretljiviji pol, a kod ženki se može govoriti o postojanju uzajamnog



ograničenja između povećanja veličine tela koje je favorizovano uticajima selekcije vezane za fekunditet i povećanog rizika od smrtnosti usled smanjenja lokomotorne sposobnosti. Pretpostavljamo da je na stadijumima IX i X stopa smrtnosti kod ženki viša u odnosu na mužjake, i da se na taj način uspostavlja ravnotežan odnos polova kod adultnih jedinki *A. insculpta*.

Ovo je prva studija koja uključuje podatke o ontogenetskim promenama u smeru i stepenu variranja polnog dimorfozma kod jedne diplopodne stonoge, i ovakve analize su potrebne ne samo na drugim vrstama Diplopoda već i na ostalim stonogama, kako bi bilo moguće dati preciznija i sveobuhvatnija objašnjenja o variranju veličine i oblika tela tokom postembrionalnog razvića.

## 6. ZAKLJUČCI

Iako se stonoge iz klase Diplopoda ubrajaju u jednu od najraznovrsnijih grupa terestričnih organizama i imaju bitnu ulogu u većini ekosistema koje naseljavaju, vrlo malo se zna o mnogim aspektima njihove biologije. U fokusu ove disertacije bili su postembrionalno razviće, polni dimorfizam, kao i promene koje prate pojavu i diferencijaciju morfoloških razlika između mužjaka i ženki analizirane vrste Diplopoda koja naseljava podzemna staništa Balkanskog poluostrva. *Apfelbeckia insculpta* pripada redu Callipodida, čiji su predstavnici bili predmet relativno malog broja studija u odnosu na ostale diplopode severne hemisfere. Takođe, vrlo malo se zna o postembrionalnom razviću Callipodida i izuzev građe gonopoda i vulvi, ne postoje podaci o prisustvu, stepenu i smeru morfološke varijabilnosti između mužjaka i ženki. U nastavku će biti prikazni najznačajniji zaključci iz studija obuhvaćenih ovom disertacijom.

1. Dobijeni rezultati su pokazali da je teloanamorfoza tip postembrionalnog razvića kod *A. insculpta*. Tokom teloanamorfoze, analizirana vrstase presvlači devet puta i sa poslednjim presvlačenjem dostiže adultni stadijum (X stadijum). Svako presvlačenje je praćeno dodavanjem pleurotergita sa i bez nogu za hodaње, nogu za hodaње i ocela.

2. Analize bogatog uzorka *A. insculpta* iz većeg dela njenog areala, omogućile su da se identifikuje osam postembrionalnih stadijuma. Jedinke na stadijumu III poseduju deset pleurotergita sa nogama za hodaње i četiri pleurotergita bez njih. Broj pleurotergita sa nogama se povećava na 14 u okviru stadijuma IV, a na istom stadijumu se sreće i 6-8 apodnih pleurotergita. Trup jedinki na stadijumu V je predstavljen sa 20 ili 21 pleurotergitom koji nose noge i 5-7 pleurotergita bez ekstremiteta. Stadijum VI se odlikuje prisustvom 27 ili 28 pleurotergita sa nogama za hodaње i istim brojem apodnih pleurotergita kao stadijum V. Jedinke na stadijumu VII imaju 33-35 pleurotergita sa nogama za hodaње i 4-7 pleurotergita bez navedenih struktura. Povećanje broja pleurotergita se nastavlja i na stadijumu VIII, i to tako što jedinke na ovom stadijumu imaju 39-43 pleurotergita sa ekstremitetima i tri ili četiri bez njih. Apodni pleurotergiti na stadijumu VIII će postati pleurotergiti sa nogama za hodaње na stadijumu IX, tako da jedinke na ovom stadijumu imaju 43-47 pleurotergita sa nogama i jedan bez nogu. Adulti

su predstavljeni sledećim stadijumom (stadijum X) i imaju 44-48 pleurotergita sa ekstremitetima i jedan apodni pleurotergit.

3. Povećanje broja pleurotergita tokom postembriogeneze je praćeno povećanjem broja nogu za hodanje. Stadijum III se odlikuje sa 17 pari nogu, dok je kod svih jedinki sledećeg stadijuma registrovano 25 pari nogu za hodanje. Trup jedinki na stadijumu V nosi 37 ili 39 pari nogu za hodanje. Jedinke na stadijumu VI imaju 51-53 para nogu za hodanje. Ovo je prvi postembrionalni stadijum kod *A. insculpta* kod koga broj pleurotergita i nogu za hodanje nije u korelaciji. Razlike u broju pleurotergita i nogu za hodanje sreću se i na svim narednim stadijumima. Stonoge na stadijumu VII imaju 63-65 ili 67 pari nogu za hodanje. Stadijum VIII se odlukuje sa 75-77, 79 i 81-83 pari nogu, a stadijum IX sa 83, 85 ili 87-92 para nogu. Broju nogu za hodanje kod adultnih jedinki se kreće u opsegu od 84 do 94.

4. Svako presvlačenje *A. insculpta* je praćeno dodavanjem jednog reda ocela anteriorno u odnosu na postojeći(e) red(ove) ocela. Stonoge na stadijumu III imaju dva reda sa ukupno tri ocele. Na stadijumu IV se sreću tri reda sa šest ocela. Ocelarno polje jedinki stadijuma V je predstavljeno sa deset ocela organizovanih u četiri reda. Jedinke na stadijumu VI imaju pet redova sa ukupno 15 ocela. Na glavi jedinki narednog stadijuma se sreće šest redova ocela sa 21 ocelom. Sedam redova sa 28 ocela je registrovano kod svih jedinki na stadijumu VIII. Još jedan red ocela se dodaje prilikom diferencijacije stadijuma IX, tako da je ocelarno polje na ovom stadijumu građeno od osam redova sa 34-36 ocela. Kod adultnih jedinki, ocelarno polje je predstavljeno sa 40-45 ocela raspoređenih u devet redova. Poslednja dva stadijuma (IX i adultni) se odlikuju varijabilnošću u broju ocela, zato što pojedine ocele mogu odsustvovati iz redova koji se javljaju prilikom presvlačenja u ove stadijume.

5. Postembrionalno razviće *A. insculpta* se odlikuje variranjem broja segmenata koji se sreću na određenom stadijumu. U obrađenom uzorku, samo je kod jedinki stadijuma III pronađen nepromenljiv broj pleurotergita sa nogama, kao i apodnih pleurotergita. Variranje broja apodnih pleurotergita počinje na stadijumu IV, a od narednog stadijuma, kod jedinki na istom stadijumu se sreću različiti brojevi pleurotergita sa i bez nogu za hodanje.

6. Studija variranja kvalitativnih karaktera tokom postembriogeneze je pokazala da se stadijumi jasno razlikuju prema organizaciji ocelarnog polja. Obzirom da je prvi postembrionalni stadijum bez ocela i da su presvlačenja u svaki sukcesivni stadijum uvek praćena dodavanjem jednog reda ocela, broj stadijuma je za jedan viši od broja redova u ocelarnom polju. Takođe, među različitim stadijumima nema ni preklapanja u samom broju ocela. Ukoliko se za distinkciju postembrionalnih stadijuma koriste brojevi pleurotergita sa i bez ekstremiteta, kao i broj nogu za hodanje, moguće je razlikovati prvih sedam stadijuma. Počevši od stadijuma VIII, registrovano je preklapanje brojeva navedenih struktura kod analiziranih jedinki *A. insculpta*.

7. Kvantitativna obeležja tela (dužina, širina i visina tela) pokazuju niži informacioni značaj za razlikovanje postembrionalnih stadijuma u odnosu na analizirane kvalitativne karaktere. Na osnovu pomenutih mera, moguće je razlikovati stadijume III, IV i V.

8. Polni dimorfizam se prvi put javlja na stadijumu VIII. Kod mužjaka ovog stadijuma dolazi do diferencijacije začetaka gonopoda na mestu anteriornog para nogu za hodanje, na sedmom pleurotergitu.

9. Kod *A. insculpta* ne postoje razlike među polovima u broju postembrionalnih stadijuma. I mužjaci i ženke se presvlače devet puta tokom postembriogeneze i postaju adulti na stadijumu X.

10. Rezultati prikazani u tezi ukazuju na postojanje polnog dimorfizma u veličini tela kod *A. insculpta*. U svim uzorkovanim populacijama ženke su krupniji pol i imaju znatno veće srednje vrednosti karaktera koji su upotrebljeni kao pokazatelji veličine tela (dužina i masa tela). Ovakav vid ekspresije polnog dimorfizma je u vezi sa delovanjem selekcije (vezane za fekunditet) na ženke.

11. Pored veličine tela, polni dimorfizam se ogleda i u telesnim proporcijama. Pokazano je da su veće srednje vrednosti dimenzija glave, gnatohilarijuma i trupa veće kod ženki. Kao i sa veličinom tela, prisustvo polnog dimorfizma u navedenim morfološkim celinama se može dovesti u vezu sa selekcijom vezanom za fekunditet.

12. Veće srednje vrednosti dužine antena i nogu za hodanje su zabeležene kod mužjaka u svim analiziranim populacijama. Ovakav vid polnog dimorfizma se dovodi u vezu sa izraženim uticajima intraseksualne selekcije na morfološke karakteristike

mužjaka. Preciznije, prisustvo većih dimenzija senzornih i lokomotornih struktura kod mužjaka ukazuje na činjenicu da je među pripadnicima ovog pola izražena kompeticija za brzo pronalaženje partnera za kopulaciju.

13. Vrednosti indeksa polnog dimorfizma su pokazale da je smer dimorfizma na svim analiziranim lokalitetima isti, ali da se vrednosti stepena polnog dimorfizma razlikuju među lokalitetima. Interpopulaciona varijabilnost u stepenu ekspresije polnog dimorfizma se može dovesti u vezu sa uticajima sredinskih faktora u okviru svakog staništa.

14. Pored adultnog stadijuma, polni dimorfizam u veličini tela je registrovan i na nekoliko ranijih teloanamornih stadijuma. Na stadijumu VIII (prvi postembrionalni stadijum kada je moguće razlikovati polove na osnovu morfologije), kod ženki su prisutne veće srednje vrednosti dužine tela, a interesantno je istaći da na ovom stadijumu nema značajnih razlika u masi tela među polovima. Na stadijumu IX, polni dimorfizam u veličini tela je u korist ženki i za dužini i za masu tela, a isti trend se sreće i kod odraslih jedinki.

15. Mužjaci i ženke stadijuma VIII se razlikuju po dužini i širini glave, dužini i visini trupa, kao i po dužini nogu za hodanje (veće vrednosti su prisutne kod ženki), a statistički značajne razlike ne postoje u dužini antena i širini trupa. Na stadijumu IX se uspostavlja obrazac ekspresije polnog dimorfizma koji se sreće i kod adultnih jedinki, i podrazumeva dimorfizam u korist ženki za dimenzije glave (dužina i širina glave) i dimenzije trupa (dužina, širina i visina trupa), dok su veće srednje vrednosti dužina antena i nogu za hodanje prisutne kod mužjaka.

16. Vrednosti indeksa polnog dimorfizma na stadijumima VIII, IX i X ukazuju na variranje stepena polnog dimorfizma tokom ontogenije, odnosno da interseksualne razlike u posmatranim karakteristikama postaju izraženije prilikom svakog presvlačenja i dostižu najveće vrednosti kod adultnih jedinki (stadijum X).

17. Do razlika u veličini i proporcijama tela kod mužjaka i ženki *A. insculpta* dolazi usled razlika u stopama rasta. Kod ženki su zabeležene više vrednosti stopa rasta mase tela, širine glave, dužine, širine i visine trupa, dok su kod mužjaka prisutne veće vrednosti stopa rasta ekstremiteta (antena i nogu za hodanje).

18. Prisustvo polnog dimorfizma u dužini glave kod analizirane vrste je rezultat različitih načina alometrijskog rasta. Tako je kod ženki prisutan proporcionalan rast dužine glave i veličine tela (izometrija), dok je kod mužjaka prisutna negativna alometrija.

19. Registrovano je da tokom postembriogeneze *A. insculpta* može doći do promene u smeru ekspresije polnog dimorfizma. Ženke na stadijumu VIII imaju veće vrednosti dužine nogu za hodanje, dok su na IX i adultnom stadijumu veće vrednosti ovog morfološkog karaktera prisutne kod mužjaka. Ovakav vid promene ekspresije polnog dimorfizma se može dovesti u vezu sa razlikama u nivou selekcionih pritisaka tokom ontogenije.

## 7. LITERATURA

- Abouheif, E., Fairbairn, D.J. (1997) A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *American Naturalist*, 149, 540–562.
- Adis, J., Hansen, B., Wilck, L., Adis, I., Hirschel, K. (2000) A spinning apparatus documented in Polydesmida for the first time. *Fragmenta Faunistica*, 43 (Supplement), 139–149.
- Akkari, N., Enghoff, H. (2011) Copulatory-copulatory male succession and male slenderness in *Ommatoiulus sempervirilis* n. sp., a new insular millipede from Tunisia (Diplopoda: Julida: Julidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 49, 285–291.
- Andersson, M. (1994) *Sexual selection*. Princeton University Press: Princeton, New Jersey.
- Andersson, M., Iwasa, Y. (1996) Sexual selection. *TREE*, 11, 53–58.
- Angilletta, M.J., Dunham, A.E. (2003) The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *American Naturalist*, 162, 332–342.
- Arendt, J., Hoang, L. (2005) Effect of food level and rearing temperature on burst speed and muscle composition of Western Spadefoot Toad (*Spea hammondi*). *Functional Ecology*, 19, 982–987.
- Arthur, W. (2004) *Biased embryos and evolution*. Cambridge University Press: Cambridge.
- Babu, M.H., Bhattacharya A.K., Rathore, Y.S. (1978) Rate of intake, growth and digestibility of three lepidopterous insects on soybean and green gram. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 87, 322–327.
- Badyaev, A.V. (2002) Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 369–378.
- Badyaev, A.V., Hill, G.E. (2000) The evolution of sexual dimorphism in the house finch. I. Population divergence in morphological covariance structure. *Evolution*, 54, 1784–1794.

- Badyaev, A.V., Hill, G.E., Whittingham, L.A. (2001) The evolution of sexual size dimorphism in the house finch: IV. Population divergence in ontogeny of dimorphism. *Evolution*, 55, 2534–2549.
- Baker, G.H. (1978) The post-embryonic development and life history of the millipede, *Ommatoiulus moreletii* (Diplopoda : Julidae), introduced in south-eastern Australia. *Journal of Zoology*, 186, 209–228.
- Barrows, E.M. (2001) *Animal behavior desk reference; a dictionary of animal behavior, ecology, and evolution. Second Edition.* CRC Press LLC: Boca Raton.
- Basset, Y., Cizek, L., Cuénoud, P., Didham, R.K., Guilhaumon, F., Missa, O., Novotny, V., Ødegaard, F., Roslin, T., Schmidt, J., Tishechkin, A.K., Winchester, N.N., Roubik, D.W., Aberlene, H.-P., Bail, J., Barrios, H., Bridle, J.R., Castaño- Meneses, Corbara, B., Curletti, G., Duarte da Rocha, W., De Bakker, D., Delabie, J.H.C., Dejean, A., Fagan, L.L., Floren, A., Kitching, R.L., Medianero, E., Miller, S.E., Gama de Oliveira, E., Orivel, J., Pollet, M., Rapp, M., Ribeiro, S.P., Roisin, Y., Schmidt, J.B., Sørensen, L., Leponce, M. (2012) Arthropod diversity in a tropical forest. *Science*, 338, 1481–1484.
- Bennet-Clark, H.C. (1975) The energetics of the jump of the locust *Schistocerca gregaria*. *Journal of Experimental Biology*, 63, 53–83.
- Benítez, H.A., Sanzana, M.J., Jerez, V., Parra, L., Hernández, C.E., Canales-Aguirre, C.B. (2013) Sexual shape and size dimorphism in carabid beetles of the genus *Ceroglossus*. Is the geometric body size similar between sexes due to sex ratio? *Zoological Science*, 30, 289–295.
- Berdnikovs, S., Bernstein, M., Metzler, A., German, R.Z. (2007) Pelvic growth: ontogeny of size and shape sexual dimorphism in rat pelves. *Journal of Morphology*, 268, 12–22.
- Berger, D., Walters, R., Gotthard, K. (2006) What keeps insects small? Size dependent predation on two species of butterfly larvae. *Evolutionary Ecology*, 20, 575–589.
- Berner, D. (2011) Size correction in biology: how reliable are approaches based on (common) principal component analysis? *Oecologia*, 166, 961–971.



- Berns, C.M. (2013) The evolution of sexual dimorphism: understanding mechanisms of sexual shape differences. In: Moriyama, H. (Ed.), *Sexual dimorphism*. InTech: Rijeka, pp. 1–16.
- Bhakat, S., Bhakat, A., Mukhopadhyaya, M.C. (1989) The reproductive biology and post-embryonic development of *Streptogonopus phipsoni* (Diplopoda: Polydesmoidea). *Pedobiologia*, 33, 37–47.
- Blanckenhorn, W.U. (2000) The evolution of body size: What keeps organisms small? *Quarterly Review of Biology*, 75, 385–407.
- Blanckenhorn, W.U. (2005) Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology*, 111, 977–1016.
- Blanckenhorn, W. U. (2007) Case studies of the differential-equilibrium hypothesis of sexual size dimorphism in two dung fly species. In: Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., Székely, T. (Eds.), *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press: Oxford, pp. 106–114.
- Blanckenhorn W.U., Preziosi, R.F., Fairbairn, D.J. (1995) Time and energy constraints and the evolution of sexual size dimorphism: to eat or to mate? *Evolutionary Ecology*, 9, 369–381.
- Blanckenhorn, W.U., Dixon, A.F.G., Fairbairn, D.J., Foellmer, M.W., Gibert, P., van der Linde, K., Meier, R., Nylin, S., Pitnick, S., Schoff, C., Signorelli, M., Teder, T., Wiklund, C. (2007a) Proximate causes of Rensch's rule: Does sexual Size dimorphism in arthropods result from sex differences in development time? *American Naturalist*, 169, 245–257.
- Blanckenhorn, W.U., Meier, R., Teder, T. (2007b) Rensch's rule in insects: patterns among and within species. In: Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., Székely, T. (Eds.), *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press: Oxford, pp. 60–70.
- Blower, J.G., Gabbutt P.D. (1964) Studies on the millipedes of a Devon oak wood. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 143, 143–176.
- Blower, J.G. (1970) Notes on the life-histories of some British Iulidae. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* (Supplement 2), 41, 19–23.

- Blower, J.G. (1974) Food consumption and growth in a laboratory population of *Ophiulus pilosus* (Newport). *Symposia of the Zoological Society of London*, 32, 527–551.
- Blower, J.G. (1984) The British Chordeumatidae. *Bulletin of the British Myriapod Group*, 2, 8–23.
- Blower, J.G. (1985) *Milipedes. Keys and Notes for the Identification of the Species*. 35. The Linnean Society of London and the Estuarine and Brackish – Water Sciences Association. E.J. Brill/Dr. W. Backhuys: London.
- Blower, J.G., Fairhurst, C.P. (1968) Notes on the life-history and ecology of *Tachypodoiulus niger* (Diplopoda, Iulidae) in Britain. *Journal of Zoology*, 156, 257–271.
- Bohonak, A.J., van der Linde, K. (2004) RMA: software for Reduced Major Axis regression, Java version (<http://www.kimvdlinde.com/professional/rma.html>).
- Bonnet, X., Lagarde, F., Henen, B.T., Corbini, J., Nagy, K.A., Naulleau, G., Bahloul, K., Chastel, O., Legrand, A., Cambag, R. (2001) Sexual dimorphism in steppe tortoises (*Testudo horsfieldii*): influence of the environment and sexual selection on body shape and mobility. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72, 357–372.
- Bradshaw, W.E., Holzapfel, C.M. (1996) Genetic constraints to life-history evolution in the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii*. *Evolution*, 50, 1176–1181.
- Brakefield, P.M., Mazzota, V. (1995) Matching field and laboratory environments: effects of neglecting daily temperature variation on insect reaction norms. *Journal of Evolutionary Biology*, 8, 559–573.
- Brannen, D., Barman, E.H., Wall, W. P. (2005) An allometric analysis of ontogenetic changes (variation) in the cranial morphology of larvae of *Agabus disintegratus* (Crotch) (Coleoptera: Dytiscidae). *The Coleopterists Bulletin*, 59, 351–360.
- Bronikowski, A.M. (2000) Experimental evidence for the adaptive evolution of growth rate in the garter snake *Thamnophis elegans*. *Evolution*, 54, 1760–1767.
- Brusca, R.C., Moore, W., Shuster, S.M. (2016) *Invertebrates. Third edition*. Sinauer Associates, Inc.: Sunderland.

- Bulté, G., Irschick, D.J., Blouin-Demers, G. (2008) The reproductive role hypothesis explains trophic morphology dimorphism in the northern map turtle. *Functional Ecology*, 22, 824–830.
- Butler, M.A., Losos, J.B. (2002) Multivariate sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in Greater Antillean *Anolis* lizards. *Ecological Monographs*, 72, 541–559.
- Cárcamo, H.A., Abe, T.A., Prescott, C.E., Holl, F.B., Chanway, C.P. (2000) Influence of millipedes on litter decomposition, N mineralization, and microbial communities in a coastal forest in British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 817–826.
- Carey, C.J., Bull, C.M. (1986) Recognition of mates in the Portuguese millipede *Ommatoiulus moreletii*. *Australian Journal of Zoology*, 34, 837–842.
- Cassini, G.H., Flores, D.A., Vizcaíno, S.F. (2012) Postnatal ontogenetic scaling of Nesodontinae (Notoungulata, Toxodontidae) cranial morphology. *Acta Zoologica*, 93, 249–259.
- Cheverud, J.M., Dow M.M., Leutenegger, W. (1985) The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution*, 39, 1335–1351.
- Chipman, A.D., Akam, M. (2008) The segmentation cascade in the centipede *Strigamia maritima*: involvement of the Notch pathway and pair-rule gene homologues. *Developmental Biology*, 319, 160–169.
- Chung, K.-H., Moon, M.-J. (2008) Microstructure of the adhesive pad in the millipede *Orthomorphella pekuensis* (Polydesmida: Paradoxosomatidae). *Entomological Research*, 38, 216–220.
- Clutton-Bock, T.H. (Ed.) (1988) *Reproductive success*. The University of Chicago Press: Chicago.
- Cook, O.F. (1896) The larvae of *Stemmatoiulus*. *Brandtia*, 11, 47–50.
- Cooper, M.I., Telford, S. (2000) Copulatory sequences and sexual struggles in millipedes. *Journal of Insect Behavior*, 13, 217–230.
- Couret, T., David, J.F. (1985) Recherche des stades de maturité sexuelle chez myriapode *Polyzonium germanicum* Brandt, 1831 (Diplopoda, Polyzoniida). *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 22, 247–258.

- Cox, R.M., Zilberman, V., John-Alder, H. (2006) Environmental sensitivity of sexual size dimorphism: laboratory common garden removes effects of sex and castration on lizard growth. *Functional Ecology*, 20, 880–888.
- Cromack, K., Sollins, P., Todd, R.L., Crossley, D.A., Fender, W.M., Fogel, R., Todd, A.W. (1977) Soil-microorganism-arthropod interactions: fungi as major calcium and sodium sources. In: Mattson, W.J. (Ed.), *The role of arthropods in forest ecosystems*. Springer-Verlag: Berlin, pp. 78–84.
- Damen, W.G.M., Prpic, N.M., Janssen, R. (2009) Embryonic development and the understanding of the adult body plan in myriapods. *Soil Organisms*, 81, 337–346.
- Darwin, C. (1871) *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray: London.
- Davidowitz, G. (2008) Population and environmental effects on the size-fecundity relationship in a common grasshopper across an aridity gradient. *Journal of Orthoptera Research*, 17, 265–271.
- Davidowitz, G., Nijhout, H.F. (2004) The physiological basis of reaction norms: the interaction among growth rate, the duration of growth and body size. *Integrative and Comparative Biology*, 44, 443–449.
- Davidowitz, G., D'Amico, L.J., Nijhout, H.F. (2004) The effects of environmental variation on a mechanism that controls insect body size. *Evolutionary Ecology Research*, 6, 49–62.
- De Block, M., Stoks, R. (2003) Adaptive sex-specific life history plasticity to temperature and photoperiod in a damselfly. *Journal of Evolutionary Biology*, 16, 986–995.
- Delph, L.F., Knapczyk, F.N., Taylor, D.R. (2002) Among-population variation and correlations in sexually dimorphic traits of *Silene latifolia*. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 1011–1020.
- Demange, J.-M. (1972) Contribution à la connaissance du développement postembryonnaire de *Pachybolus ligulatus* (Voges). *Biologia Gabonica*, 8, 127–161.
- Dixon, A.F.G., Kindlman, P. (1999) Cost of flight apparatus and optimum body size of aphid migrants. *Ecology*, 80, 1678–1690.

- Djordjević, S., Djurakić, M., Golubović, A., Ajtić, R., Tomović, Lj., Bonnet, X. (2011) Sexual size and body shape dimorphism of *Testudo hermanni* in central and eastern Serbia. *Amphibia-Reptilia*, 32, 445–458.
- Drago, L., Fusco, G., Minelli, A. (2008) Non-systemic metamorphosis in male millipede appendages: long delayed, reversible effect of an early localized positional marker? *Frontiers in Zoology*, 5, 5.
- Drago, L., Fusco, G., Garollo, E., Minelli, A. (2011) Structural aspects of leg-to-gonopod metamorphosis in male helminthomorph millipedes (Diplopoda). *Frontiers in Zoology*, 8, 19.
- Du, W.-G., Lü, D. (2010) An experimental test of body volume constraint on female reproductive output. *of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 313A, 123–128.
- Enghoff, H. (1992) The size of a millipede. In: Meyer, E., Thaler, K., Schedl, W. (Eds.), *Advances in Myriapodology. Proceedings of the 8th International Congress of Myriapodology, Innsbruck, 15-20 July 1990*. Ber. nat-med. Verein Innsbruck, Suppl. 10. Universitätsverlag Wagner: Innsbruck, pp. S47–S56.
- Enghoff, H. (2011) Trans-segmental serial colour patterns in millipedes and their developmental interpretation. *International Journal of Myriapodology*, 6, 1–7.
- Enghoff, H., Dohle, W., Blower, J.G. (1993) Anamorphosis in millipedes (Diplopoda) - the present state of knowledge with some developmental and phylogenetic considerations. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 109, 103–234.
- Enghoff, H., Akkari, N. (2011) A callipodidan cocoon (Diplopoda, Callipodida, Schizopetalidae). *International Journal of Myriapodology*, 5, 49–53.
- Enghoff, H., Golovatch, S., Short, M., Stoev, P., Wesener, T. (2015) Diplopoda – taxonomic overview. In: Minelli, A. (Ed.), *Treatise on zoology – anatomy, taxonomy, biology. The Myriapoda. Volume 2*. Brill: Leiden, pp. 363–453.
- Ernsting, G., Isaaks, J.A. (2002) Gamete production and sexual size dimorphism in an insect (*Orchesella cincta*) with indeterminate growth. *Ecological Entomology*, 27, 145–151.
- Esperk, T., Tammaru, T. (2004) Does the 'investment principle' model explain moulting strategies in lepidopteran larvae? *Physiological Entomology*, 29, 56–66.

- Esperk, T., Tammaru, T. (2006) Determination of female-biased sexual size dimorphism in moths with a variable instar number: the role of additional instars. *European Journal of Entomology*, 103, 575–586.
- Esperk, T., Tammaru, T., Nylin, S. (2007a) Intraspecific variability in number of larval instars in insects. *Journal of Economic Entomology*, 100, 627–645.
- Esperk, T., Tammaru, T., Nylin, S., Teder, T. (2007b) Achieving high sexual size dimorphism in insects: females add instars. *Ecological Entomology*, 32, 243–256.
- Fabre, M. (1855) Recherches sur l’anatomie des organes reproducteurs et sur le développement des Myriapodes. *Annales des Sciences Naturelles*, 4, *Séries Zoologie*, 3, 257–316.
- Fairbairn, D. J. (1990) Factors influencing sexual size dimorphism in temperate waterstriders. *American Naturalist*, 136, 61–86.
- Fairbairn, D.J. (1997) Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 659–687.
- Fairbairn, D.J. (2005) Allometry for sexual size dimorphism: testing two hypotheses for Rensch’s rule in the water strider *Aquarius remigis*. *American Naturalist*, 166, S69–S84.
- Fairbairn, D.J. (2007) Sexual dimorphism in the water strider, *Aquarius remigis*: a case study of adaptation in response to sexually antagonistic selection. In: Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., Székely, T. (Eds.), *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press: Oxford, pp. 97–105.
- Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., Székely, T. (Eds.) (2007) *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press: New York.
- Fairhurst, C.P. (1974) The adaptive significance of variations in the life cycles of schizophylline millipedes. *Symposia of the Zoological Society of London*, 32, 575–587.
- Foellmer, M.W., Moya-Laraño, J. (2007) Sexual size dimorphism in spiders: Patterns and processes. In: Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., Székely, T. (Eds.), *Sex, size and*

- gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press: Oxford, pp. 71–81.
- Fox, C.W., Czesak, M.E. (2000) Evolutionary ecology of progeny size in arthropods. *Annual Review of Entomology*, 45, 341–369.
- Fox, C.W., Stillwell, R.C., Wallin, W.G., Hitchcock, L.J. (2006) Temperature and host species affect nuptial gift size in a seed-feeding beetle. *Functional Ecology*, 20, 1003–1011.
- Frederiksen, S.B., Petersen, G., Enghoff, H. (2012) How many species are there of *Pachyiulus*? A contribution to the taxonomy of Europe's largest millipedes (Diplopoda: Julida: Julidae). *Journal of Natural History*, 46, 599–611.
- Fujiyama, S., Yoshida, T. (1984) The effects of low temperature on the induction of reproduction in *Parafontaria laminata armigera* Verhoeff (Diplopoda). *Edaphologia*, 30, 17–21.
- Fusco, G. (2005) Trunk segment numbers and sequential segmentation in myriapods. *Evolution & Development*, 7, 608–617.
- Gabriel, J.M. (1985a) The development of the locust jumping mechanism. I. Allometric growth and its effect on jumping performance. *Journal of Experimental Biology*, 118, 313–326.
- Gabriel, J.M. (1985b) The development of the locust jumping mechanism. II. Energy storage and muscle mechanics. *Journal of Experimental Biology*, 118, 327–340.
- Gayon, J. (2000) History of the concept of allometry. *American Zoologist*, 40, 748–758.
- Giribet, G., Edgecombe, G.D. (2012) Reevaluating the arthropod tree of life. *Annual Reviews of Entomology*, 57, 167–186.
- Gotthard, K. (2004) Growth strategies and optimal body size in temperate Pararginii butterflies. *Integrative and Comparative Biology*, 44, 471–479.
- Gotthard, K., Nylin, S., Wiklund, C. (1994) Adaptive variation in growth rate: life history costs and consequences in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*. *Oecologia*, 99, 281–289.
- Gould, S.J. (1966) Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews*, 41, 587–640.

- Grey, M., Boulding, E.G., Brookfield, M.E. (2005) Shape differences among boreholes drilled by three species of naticid gastropods. *Journal of Molluscan Studies*, 71, 253–256.
- Haacker, U. (1969) Spermaübertragung von *Glomeris*. *Naturwissenschaften*, 56, 467.
- Haacker, U. (1974) Patterns of communication in courtship and mating behavior of millipedes (Diplopoda). *Symposia of the Zoological Society of London*, 32, 317–328.
- Haenel, G.J., John-Alder, H.B. (2002) Experimental and demographic analyses of growth rate and sexual size dimorphism in a lizard, *Sceloporus undulates*. *Oikos*, 96, 70–81.
- Halkka, R. (1958) Life history of *Schirophyllum sabulosum* (L.) (Diplopoda, Iulidae). *Annales Zoologici Societatis Zoologicae Boanicae Fennicae 'Vanamo'*, 19, 1–72.
- Hallberg, E., Hansson, B.S., Löfstedt, C. (2003) Sensilla and proprioceptors. In: Christensen, N.P. (Ed.), *Handbook of Zoology, Vol. IV. Part 36. Lepidoptera, moths and butterflies. Vol. 2., Morphology, physiology, and development*. Walter de Gruyter: Berlin, New York, pp. 267–288.
- Heath, J., Bock, K.L., Mountford, M.D. (1974) The life history of the millipede *Glomeris marginata* (Villers) in north-west England. *Symposia of the Zoological Society of London*, 32, 433–462.
- Hennig, W., Mickoleit, G., (Eds.) (1986) *Wirbellose II: Gliedertiere*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Hilken, G., Sombke, A., Müller, C.H.G., Rosenberg, J. (2015) Diplopoda – tracheal system. In: Minelli, A. (Ed.), *Treatise on zoology – anatomy, taxonomy, biology. The Myriapoda. Volume 2*. Brill: Leiden, pp. 129–152.
- Hoffman, R.L. (1979) *Classification of the Diplopoda*. Museum d'Histoire Naturelle, Genève.
- Hoffman, R.L. (1982) Diplopoda. In: Parker, S. (Ed.), *Synopsis and classification of living organisms, 2*. McGraw-Hill: New York, pp. 689–724.
- Hoffman, R.L., Lohmander, H. (1965) The Diplopoda of Turkey. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*, 62, 101–151.
- Hoffman, R.L., Payne, J.A. (1969) Diplopods as carnivores. *Ecology*, 50, 1096–1098.
- Hoffman, R.L., Golovatch, S.I., Adis, J., de Morais, J.W. (2002) Diplopoda. In: J. Adis (Ed.), *Amazonian Arachnida and Myriapoda*. Pensoft: Sofia, Moscow, pp. 505–533.



- Honek, A. (1993) Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos*, 66, 483–492.
- Hopkin, S.P., Read, H.J. (1992) *The biology of millipedes*. Oxford University Press: Oxford.
- Hughes, C.L., Kaufman, T.C. (2002) Hox genes and the evolution of the arthropod body plan. *Evolution & Development*, 4, 459–499.
- Hughes, N.C., Minelli, A., Fusco, G. (2006) The ontogeny of trilobite segmentation: a comparative approach. *Paleobiology*, 32, 602–627.
- Hutchinson, J.M.C., McNamara, J.M., Houstin, A.I., Vollrath, F. (1997) Dyar's rule and the investment principle: optimal moulting strategies if feeding rate is size-dependent and growth is discontinuous. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 352, 113–138.
- Huxley, J.S. (1932) *Problems of relative growth*. Methuen: London.
- Ilić, B.S., Tomić, V.T., Lučić, L.R., Mitić, B.M. (2016a) Anamorphic development of *Apfelbeckia insculpta* (L. Koch, 1867) (Diplopoda: Callipodida: Schizopetalidae). *Archives of Biological Sciences*, 68, 445–450.
- Ilić, B.S., Mitić, B.M., Makarov, S.E. (2016b) Sexual dimorphism in *Apfelbeckia insculpta* (L. Koch, 1867) (Myriapoda: Diplopoda: Callipodida). *Archives of Biological Sciences*, DOI: 10.2298/ABS160229060I.
- Ivanović, A., Kalezić, M. (2009) *Evoluciona morfologija. Teorijske postavke i geometrijska morfometrija*. Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet: Beograd.
- Janssen, R., Prpic, N.M., Damen, W.G. (2004) Gene expression suggests decoupled dorsal and ventral segmentation in the millipede *Glomeris marginata* (Myriapoda: Diplopoda). *Developmental Biology*, 268, 89–104.
- Janssen, R., Prpic, N.M., Damen, W.G.M. (2006) Dorso-ventral differences in gene expression in *Glomeris marginata* (Villers, 1789) (Myriapoda: Diplopoda). *Norwegian Journal of Entomology*, 53, 129–137.
- Janssen, R., Budd, W.G., Damen, W.G.M., Prpic, N.M. (2008) Evidence for Wg-independent tergite boundary formation in the millipede *Glomeris marginata*. *Development Genes and Evolution*, 218, 361–370.

- Kaestner, A. (1963) *Wirbellose. Lehrbuch der speziellen Zoology*. Band 1, 2. VEB Gustav Fischer: Jena.
- Kang, J.H., Lee, S.J., Park, S.R., Ryu, H.Y. (2002) DNA polymorphism in the growth hormone gene and its association with weight in olive flounder *Paralichthys olivaceus*. *Fisheries Science*, 68, 494–498.
- Kindlman, P., Dixon, A.F.G. (1989) Developmental constraints in the evolution of reproductive strategies: Telescoping of generations in parthenogenetic aphids. *Functional Ecology* 3, 531–537.
- King, R.B. (1989) Body size variation among island and mainland snake populations. *Herpetologica*, 45, 84–88.
- King, R.B., Bittner, T.D., Queral-Regil, A., Clinem J.H. (1999) Sexual dimorphism in neonate and adult snakes. *Journal of Zoology*, 247, 19–28.
- Klingenberg, C.P. (1996) Multivariate allometry. In: Marcus, L.F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G.J.P., Slice, D.E. (Eds.), *Advances in morphometrics*. Plenum Press: New York, pp. 23–49.
- Kraus, O., Kraus, M. (1994) Phylogenetic system of the Tracheata (Mandibulata): on Myriapoda-Insecta interrelationships, phylogenetic age and primary ecological niches. *Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Veriens in Hamburg*, 34, 5–31.
- Krause, M.A., Burghardt, G.M. (2007) Sexual dimorphism of body and relative head size in neonatal Common Garter Snakes. *Journal of Zoology*, 272, 156–164.
- Koch, M. (2015) Diplopoda – general morphology. In: Minelli, A. (Ed.), *Treatise on zoology – anatomy, taxonomy, biology. The Myriapoda. Volume 2*. Brill: Leiden, pp. 7–67.
- Kudo, S., Koshio, C., Tanabe, T. (2009) Male egg-brooding in the millipede *Yamasinianum noduligerum* (Diplopoda: Andrognathidae). *Entomological Science*, 12, 346–347.
- Kudo, S.-I., Akagi, Y., Hiraoka, S., Tanabe, T., Morimoto, G. (2011) Exclusive male egg care and determinants of brooding success in a millipede. *Ethology*, 117, 19–27.
- Kuo, C.-Y., Lin, Y.-T., Lin, Y.-S. (2009) Sexual size and shape dimorphism in an agamid lizard, *Japalura swinhonis* (Squamata: Lacertilia: Agamidae). *Zoological Studies*, 48, 351–361.

- Lang, J. (1935) Le développement postembryonal du genre *Apfelbeckia* Verh. *Vestnik Ceskoslovenske Spolecnosti Zoologicke*, 2, 83–86.
- Latzel, R. (1884) *Die Myriopoden der Österreichisch-ungarischen Monarchie. Zweite Hälfte. Die Symphylen, Pauropoden und Diplopoden*. Alfred Hölder: Wien.
- Lengkeek, W., Didderen, K., Côté, I.M., van der Zee, E.M., Snoek, R.C., Reynolds, J.D. (2008) Plasticity in sexual size dimorphism and Rensch's rule in Mediterranean blennies (Blenniidae). *Canadian Journal of Zoology*, 86, 1173–1178.
- Levinton, J. (1988) *Genetics, paleontology and macroevolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lewis, J.G.E. (1971) The life history and ecology of three paradoxosomatid millipedes (Diplopoda, Polydesmida) in northern Nigeria. *Journal of Zoology*, 165, 431–452.
- Lindfors, P., Gittleman, J.L., Jones, K.E. (2007) Sexual size dimorphism in mammals. In: Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., Székely, T. (Eds.), *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press: Oxford, pp. 16–26.
- Lovich, J.E., Gibbons, J.W. (1992) A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth, Development & Aging* 56, 269–281.
- Luo, L., Wu, Y., Zhang, Z., Xu, X. (2012) Sexual size dimorphism and female reproduction in the white-striped grass lizard *Takydromus wolteri*. *Current Zoology*, 28, 236–243.
- Mackey, A.P. (1978) Growth and bioenergetics of the moth *Cyclophragma leucosticta* Grünberg. *Oecologia*, 32, 367–376.
- Madsen, T., Shine, R. (1993) Phenotypic plasticity in body sizes and sexual size dimorphism in European grass snakes. *Evolution*, 47, 321–325.
- Makarov, S.E. (2015) Diplopoda – integument. In: Minelli, A. (Ed.), *Treatise on zoology – anatomy, taxonomy, biology. The Myriapoda. Volume 2*. Brill: Leiden, pp. 69–99.
- Manton, S.M. (1958) The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part 6. Habits and evolution of Lysopetaloidea (Diplopoda), some principles of leg design in Diplopoda and Chilopoda, and limb structure of Diplopoda. *Journal of the Linnean Society of London*, 43, 487–556.

- Manton, S.M. (1973) The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part 11. Habits, morphology and evolution of the Uniramia (Onychophora, Myriapoda, Hexapoda) and comparisons with the Arachnida, together with a functional review of uniramian musculature. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 53, 257–375.
- Marek, P.E., Bond, J.E. (2009) A Müllerian mimicry ring in Appalachian millipedes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 9755–9760.
- Mauriès, J.-P. (1980) Diplopodes Chilognathes de la Guadeloupe et ses dépendances. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 4, 1059–1111.
- Mauriès, J.-P. (1984) Les premiers Stemmiulides signalés au Brésil: trois espèces nouvelles de la région de Manaus dont une de la forêt inondable (*Prostemmiulus adisi* n. sp.) (Myriapoda: Diplopoda: Stemmiulida). *Amazoniana*, 8, 375–387.
- McLellan, W.A., Koopman, H.N., Rommel, S.A., Read, A.J., Potter, C.W., Nicolas, J.R., Westgate, A.J., Pabst, D.A. (2002) Ontogenetic allometry and body composition of harbor porpoises (*Phocoena phocoena*, L.) from the western North Atlantic. *Journal of Zoology*, 257, 457–471.
- Meidel, B.A. (1970) On the distribution, sex ratio, and development of *Polyxenus lagurus* (L.) in Norway. *Norsk Entomologisk Tidsskrift*, 17, 147–152.
- Mikolajewski, D.J., Brodin, T., Johansson, F., Joop, G. (2005) Phenotypic plasticity in gender specific life-history: effects of food availability and predation. *Oikos*, 110, 91–100.
- Minelli, A. (2003) *The development of animal form*. Cambridge University Press: Cambridge.
- Minelli, A. (2015) Diplopoda – development. In: Minelli, A. (Ed.), *Treatise on zoology – anatomy, taxonomy, biology. The Myriapoda. Volume 2*. Brill: Leiden, pp. 267–302.
- Minelli, A., Fusco, G. (2004) Evo-devo perspectives on segmentation: model organisms, and beyond. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 423–429.
- Minelli, A., Fusco, G. (2013) Arthropod post-embryonic development. In: Minelli, A., Boxshall, G., Fusco, G. (Eds.), *Arthropod biology and evolution. Molecules, development, morphology*. Springer-Verlag: Berlin, Heidelberg, pp. 91–122.

- Minelli, A., Michalik, P. (2015) Diplopoda – reproduction. In: Minelli, A. (Ed.), *Treatise on zoology – anatomy, taxonomy, biology. The Myriapoda. Volume 2*. Brill: Leiden, pp. 237–265.
- Miyazawa, H., Ueda, C., Yahata, K., Su, Z.-H. (2014) Molecular phylogeny of Myriapoda provides insights into evolutionary patterns of the mode in post-embryonic development. *Scientific Reports*, 4, 4127.
- Monnet, J.M., Cherry, M.I. (2002) Sexual dimorphism in anurans. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 269, 2301–2307.
- Mosimann, J.E. (1970) Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *Journal of the American Statistical Association*, 65, 930–945.
- Murakami, Y. (1962) Postembryonic development of the common Myriapoda of Japan. XIII. Life history of *Oxidus gracilis* (Koch) (Diplopoda, Strongylosomidae). *Zoological Magazine*, 71, 245–249.
- Murakami, Y. (1965) Postembryonic development of the common Myriapoda of Japan. XVIII. Life history of *Ampelodesmus iyonis* Murakami (Diplopoda, Cryptodesmidae). 2. *Zoological Magazine*, 74, 31–37.
- Murakami, Y. (1966) A correction regarding the article of the life history of *Oxidus gracilis*. *Zoological Magazine*, 75, 51.
- Nagy, L.M., Williams, T. A. (2014) Evodevo and the promise of understanding morphological transitions in evolution. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 99, 289–300.
- Nguyen Duy-Jacquemin, M. (1976) Contribution à l'étude du développement postembryonnaire de *Callipus foetidissimus* Savi, 1819 (Myriapode, Diplopode). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 3<sup>e</sup> Série, 408, Zoologie*, 285, 1115–1127.
- Nguyen Duy-Jacquemin, M. (1979) Contribution à l'étude du développement postembryonnaire de *Callipus foetidissimus* Savi, 1819 (Myriapode, Diplopode) II. De l'éclosion au stade III. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 4<sup>e</sup> Série, 1, Section A, Zoologie*, 1, 79–93.

- O'Higgins, P., Chadfield, P., Jones, N. (2001) Facial growth and the ontogeny of morphological variation within and between the primates *Cebus apella* and *Cercocebus torquatus*. *Journal of Zoology*, 254, 337–357.
- Pekár, S., Martišová, M., Bilde, T. (2011) Intersexual trophic niche partitioning in an ant-eating spider (Araneae: Zodariidae). *Plos One*, 6, e14603.
- Preziosi, R.F., Fairbairn, D.J., Roff, D.A., Brennan, J.M. (1996) Body size and fecundity in the waterstrider *Aquarius remigis*: a test of Darwin's fecundity advantage hypothesis. *Oecologia*, 108, 424–431.
- Price, T.D. (1984) The evolution of sexual size dimorphism in Darwin's finches. *American Naturalist*, 123, 500–518.
- Queathem, E. (1991) The ontogeny of grasshopper jumping performance. *Journal of Insect Physiology*, 37, 129–138.
- Rahman, A.K.M. (2001) Food consumption and utilization of the grasshopper *Chrotogonus lugubris* Blanchard (Orthoptera, Acridoidea, Pyrgomorphidae) and its effect on the egg deposition. *Journal of Central European Agriculture*, 2, 263–269.
- Rahmathulla, V.K., Suresh, H.M. (2008) Feed consumption and conversion efficiency in male and female bivoltine silkworms (*Bombyx mori* L.): a comparative study. *Journal of the Entomological Research Society*, 10, 59–65.
- Rantala, M. (1974) Sex ratio and periodomorphosis of *Proteroiulus fuscus* (Am Stein) (Diplopoda, Blaniulidae). *Symposia of the Zoological Society of London*, 32, 463–469.
- Read, A.J., Tolley, K.A. (1997) Postnatal growth and allometry of harbor porpoises from the Bay of Fundy. *Canadian Journal of Zoology*, 75, 122–130.
- Reeve, J P, Fairbairn, D.J. (1996) Sexual size dimorphism as a correlated response to selection on body size: an empirical test of the quantitative genetic model. *Evolution*, 50, 1927–1938.
- Reiss, M.J. (1989) *The allometry of growth and reproduction*. Cambridge University Press: Cambridge.
- Relyea, R.A. (2007) Getting out alive: how predators affect the decision to metamorphose. *Oecologia*, 152, 389–400.
- Rice, W.R. (1989) Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, 43, 223–225.

- Roitberg, E.S. (2007) Variation in sexual size dimorphism within a widespread lizard species. In: Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., Székely, T. (Eds.), *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press: Oxford, pp. 143–153.
- Romero-López, A., Morón, M., Valdez, J. (2010) Sexual dimorphism in antennal receptors of *Phyllophaga ravidata* Blanchard (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae). *Neotropical Entomology*, 39, 957–966.
- Rossolimo, O.L., Pavlinov, I.Y. (1974) Sex-related differences in development, size, and proportions of the skull of martens *Martes martes* (Mammalia, Mustelidae). *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists, Biological Series*, 79, 23–35. (In Russian)
- Rowe, M. (2010) Copulation, mating system and sexual dimorphism in an Australian millipede, *Cladethosoma clarum*. *Australian Journal of Zoology*, 128, 127–132.
- Rutherford, P.L. (2004) Proximate mechanisms that contribute to female-biased sexual size dimorphism in an anguid lizard. *Canadian Journal of Zoology*, 82, 817–822.
- Sahli, F. (1958) Données sur le développement post-embryonnaire du Diplopode *Tachypodoiulus albipes* C. L. Koch. *Compte Rendu Hebdomadaire des Séances de l'Académie des Sciences*, 246, 2037–2039.
- Sahli, F. (1961) La succession des différentes formes mâles au cours de la periodomorphose chez le Diplopode *Tachypodoiulus albipes* C. L. Koch. *Compte Rendu Hebdomadaire des Séances de l'Académie des Sciences*, 253, 3094–3095.
- Sahli, F. (1969) Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Diploptides Iulides. *Annales Universitatis Saraviensis*, 71, 1–154.
- Sahli, F. (1985) Periodomorphose chez *Cylindroiulus nitidus* (Verhoeff) en Grand Bretagne et en Allemagne (Diplopoda: Julidae). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 55, 190–192.
- Sahli, F. (1986) On some roles of periodomorphosis in *Ommatoiulus sabulosus* (L.) (Myriapoda, Diplopoda) in the Maritime Alps. In: Porchet, M., Andries, J.-C., Dhainaut, A. (Eds.), *Advances in invertebrate reproduction*. 4. Elsevier: Amsterdam, pp. 409–416.

- Salavert, V., Zamora-Muñoz, C., Ruiz-Rodriguez, M., Soler, J.J. (2011) Female-biased size dimorphism in a diapausing caddisfly, *Mesophylax aspersus*: effect of fecundity and natural and sexual selection. *Ecological Entomology*, 36, 389–395.
- Sanfelice, D., de Freitas, T.R.O. (2008) A comparative description of dimorphism in skull ontogeny of *Arctocephalus australis*, *Callorhinus ursinus* and *Ottaria byronia*. *Journal of Mammology*, 89, 336–346.
- Savalli, U.M. (2001) Sexual selection. In: Fox, C.W., Roff, D.A., Fairbairn, D.J. (Eds.), *Evolutionary ecology. Concepts and case studies*. Oxford University Press: Oxford, pp. 207–221.
- Schaller, F. (1971) Indirect sperm transfer by soil arthropods. *Annual Review of Entomology*, 16, 407–446.
- Seastedt, T.R., Tate, C.M. (1981) Decomposition rates and nutrient contents of arthropod remains in forest litter. *Ecology*, 62, 13–19.
- Shear, W.A. (2007) Cave millipeds of the United States. V. The genus *Idagona* Buckett & Gardner (Chordeumatida, Conotylidae, Idagoninae). *Zootaxa*, 1463, 1–12.
- Shear, W.A. (2008) Spinnerets in the millipede order Polydesmida, and the phylogenetic significance of spinnerets in millipeds (Diplopoda). *International Journal of Myriapodology*, 2, 123–146.
- Shear, W.A. (2009) Buotidae, a new family for the minute North American milliped *Buotus carolinus* (Chamberlin) 1940 (Diplopoda, Chordeumatida, Striarioidea). *Zootaxa*, 2290, 41–49.
- Shear, W.A. (2010) *The milliped family Trichopetalidae, Part 2: The genera Trichopetalum, Zygonopus and Scoterpes (Diplopoda: Chordeumatida, Cleidogonoidea)*. Magnolia Press: Auckland.
- Shear, W.A., Krejca, J.K. (2007) Revalidation of the milliped genus *Amplaria* Chamberlin 1941 (Diplopoda, Chordeumatida, Striariidae), and description of two new species from caves in Sequoia and Kings Canyon National Parks, California. *Zootaxa*, 1532, 23–39.
- Shelley, R. M., Medrano, M.F., Ovaska, K. (2009) The milliped family Tingupidae (Chordeumatida) on Kodiak Island, Alaska, USA, a geographically remote record of indigenous Diplopoda. *Insecta Mundi*, 105, 1–5.



- Shine, R. (1989) Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology*, 64, 419–461.
- Shine, R. (1994) Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia*, 1994, 326–346.
- Sierwald, P., Bond, J.E. (2007) Current status of the myriapod class Diplopoda (millipedes): taxonomic diversity and phylogeny. *Annual Review of Entomology*, 52, 401–420.
- Silvestri, F. (1916) Contribuzione alla conoscenza degli Stemmiuloidea (Diplopoda). *Bollettino del Laboratorio di zoologia generale e agraria della Facoltà agraria in Portici*, 10, 287–347.
- Snider, R.M. (1981) Growth and survival of *Polydesmus inconstans* (Diplopoda: Polydesmidae) at constant temperatures. *Pedobiologia*, 22, 354–353.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J. (2012) *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman and Company: New York.
- Stephens, P.R., Wiens, J.J. (2009) Evolution of sexual size dimorphism in emydid turtles: Ecological dimorphism, Rensch’s rule, and sympatric divergence. *Evolution*, 63, 910–925.
- Stillwell, R.C., Fox, C.W. (2007) Environmental effects on sexual size dimorphism of a seed-feeding beetle. *Oecologia*, 153, 273–280.
- Stillwell, R.C., Fox, C.W. (2009) Geographic variation in body size, sexual size dimorphism and fitness components of a seed beetle: local adaptation versus phenotypic plasticity. *Oikos*, 118, 703–712.
- Stillwell, R.C., Morse, G.E., Fox, C.W. (2007) Geographic variation in body size and sexual size dimorphism of a seed-feeding beetle. *American Naturalist*, 170, 358–369.
- Stillwell, R.C., Davidowitz, G. (2010) A developmental perspective on the evolution of sexual size dimorphism of a moth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 2069–2074.
- Stillwell, R.C., Blanckenhorn, W.U., Teder, T., Davidowitz, G., Fox, C. (2010) Sex differences in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in insects: from physiology to evolution. *Annual Review of Entomology*, 55, 227–245.
- Stoey, P., Enghoff, H. (2005) A new cave-dwelling millipede of the genus *Bollmania* Silvestri, 1896 from Yunnan, China, with remarks on the reduction of the second

- female leg-pair (Diplopoda: Callipodida: Caspiopetalidae). *Journal of Natural History*, 39, 1875–1891.
- Stoey, P., Enghoff, H. (2008) A revision of the millipede tribe Apfelbeckiini Verhoeff, 1900 (Diplopoda: Callipodida: Schizopetalidae). *Steenstrupia*, 29, 47–66.
- Stoey, P., Sierwald P., Billey, A. (2008) An annotated world catalogue of the millipede order Callipodida (Arthropoda: Diplopoda). *Zootaxa*, 176, 1–50.
- Székely, T., Freckleton, R.P., Reynolds, J.D. (2004) Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 12224–12227.
- Székely, T., Lislevand, T., Figuerola, J. (2007) Sexual size dimorphism in birds. In: Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., Székely, T. (Eds.), *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press: Oxford, pp. 27–37.
- Tammaru, T. (1998) Determination of adult size in a folivorous moth: constraints at instar level? *Ecological Entomology*, 21, 80–89.
- Tammaru, T., Esperk, T. (2007) Growth allometry of immature insects: larvae do not grow exponentially. *Functional Ecology*, 21, 1099–1105.
- Tammaru, T., Esperk, T., Ivanov, V., Teder, T. (2010) Proximate sources of sexual size dimorphism in insects: locating constraints on larval growth schedules. *Evolutionary Ecology*, 24, 161–175.
- Tanabe, T., Sota, T. (2008) Complex copulatory behavior and the proximate effect of genital and body size differences on mechanical reproductive isolation in the millipede genus *Parafontaria*. *American Naturalist*, 171, 692–699.
- Tarnawski, B.A., Cassini, G.H., Flores, D.A. (2014a) Allometry of the postnatal cranial ontogeny and sexual dimorphism in *Otaria byronia* (Otariidae). *Acta Theriologica*, 59, 81–97.
- Tarnawski, B.A., Cassini, G.H., Flores, D.A. (2014b) Skull allometry and sexual dimorphism in the ontogeny of the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). *Canadian Journal of Zoology*, 92, 19–31.
- Teder, T., Tammaru, T. (2005) Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects. *Oikos*, 108, 321–334.

- Telang, A., Booton, V., Chapman, R.F., Wheeler, D.E. (2001) How female caterpillars accumulate their nutrient reserves. *Journal of Insect Physiology*, 47, 1055–1064.
- Telford, S.R., Dangerfield, J.M. (1993) Mating tactics in the tropical millipede *Alloporus uncinatus* (Diplopoda: Spirostreptidae). *Behavior*, 124, 45–56.
- Torre, J., Vidal, O., Brownell, R.L. (2014) Sexual dimorphism and developmental patterns in the external morphology of the vaquita, *Phocoena sinus*. *Marine Mammal Science*, 30, 1285–1296.
- Tschinkel, W.R. (2013) The morphometry of *Solenopsis* fire ants. *PLoS One*, 8, e79559.
- Tucić, N. (2003) *Evoluciona biologija. Drugo izdanje*. NNK-International: Beograd.
- Yasuda, H., Dixon, A.F.G. (2002) Sexual dimorphism in the two spot ladybird beetle *Adalia bipunctata*: developmental mechanism and its consequences for mating. *Ecological Entomology*, 27, 493–498.
- Vachon, M. (1947) Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire de *Pachybolus ligulatus* Voges. Les étapes de la croissance. *Annales de Sciences Naturelles, Zoologie, Série 11*, 9, 109–121.
- Valenzuela, N. (2001) Maternal effects on life-history traits in the Amazonian giant river turtle *Podocnemis expansa*. *Journal of Herpetology*, 35, 368–378.
- VandenSpiegel, D., Golovatch, S. (2012) The millipede family Ammodesmidae (Diplopoda, Polydesmida) in western Africa. *ZooKeys*, 221, 1–17.
- VandenSpiegel, D., Golovatch, S. (2015) A new millipede of the family Ammodesmidae found in central Africa (Diplopoda, Polydesmida). *ZooKeys*, 221, 1–7.
- Verhoeff, K.W. (1901) Über den Häutungsvorgang der Diplopoden. *Nova Acta. Abhandlungen der Kaiserlichen Leopoldinisch-Carolinischen Deutschen Akademie der Naturforscher*, 77, 467–485.
- Verhoeff, K.W. (1940) Zur Kenntnis der Ökologie und der jüngeren Larvenstufen der Lysiopetaliden. *Archiv für Naturgeschichte*, 9, 437–449.
- Vincent, S.E. (2006) Sex-based divergence in head shape and diet in the Eastern lubber grasshopper (*Romalea microptera*). *Zoology*, 109, 331–338.
- Vohland, K., Adis, J. (1999) Life history of *Pycnotropis tida* (Diplopoda: Polydesmida: Aphelidesmidae) from seasonally inundated forests in Amazonia (Brazil and Peru). *Pedobiologia*, 43, 231–244.

- Warton, D.I., Wright, I.J., Falster, D.S., Westoby, M. (2006) Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81, 259–291.
- Webb, T.J., Freckleton, R.P. (2007) Only half right: species with female-biased sexual size dimorphism consistently break Rensch's rule. *Plos One*, 2, e897.
- Wesener, T., VandenSpiegel, D. (2009) A first phylogenetic analysis of giant pill-millipedes (Diplopoda: Sphaerotheriida), a new model Gondwanan taxon, with special emphasis on island gigantism. *Cladistics*, 25, 545–573.
- Werner, E.E. (1986) Species interactions in freshwater fish communities. In: Diamond, T., Case, T. (Eds.), *Community ecology*. Harper and Row: New York, pp. 344–357.
- Werner, E.E., Gilliam, J.F. (1984) The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 15, 393–425.
- Willemsen, R.E., Hailey, A. (2003) Sexual dimorphism of body size and shell shape in European tortoises. *Journal of Zoology (London)*, 260, 353–365.
- Wilson, H.M., Anderson, L.I. (2004) Morphology and taxonomy of Paleozoic millipedes (Diplopoda: Chilobognatha: Archipolypoda) from Scotland. *Journal of Paleontology*, 78, 169–184.
- Wojcieszek, J.M., Simmons, L.W. (2013) Divergence in genital morphology may contribute to mechanical reproductive isolation in a millipede. *Ecology and Evolution*, 3, 334–343.
- Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., Sheets, H.D., Fink, W.L. (2004) *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Elsevier Academic Press: San Diego.
- Zhang, Z.-Q. (2011). Phylum Arthropoda von Siebold, 1848. In: Zhang, Z.-Q. (Ed.), *Animal biodiversity: an outline of higher-level classifications and survey of taxonomic richness*. Magnolia Press: Auckland, pp. 99–103.
- Zhang, L., Lu, X. (2013) Ontogenetic mechanisms underlying sexual size dimorphism in Urodele amphibians: an across-species approach. *Current Zoology*, 59, 142–150.
- Zhao, W., Liu, N. (2014) The proximate causes of sexual size dimorphism in *Phrynocephalus przewalskii*. *Plos One*, 9, 85963.

Zheng, Y., Zheng, L, Liao, Y., Wu, W. (2016) Sexual dimorphism in antennal morphology and sensilla ultrastructure of a pupal endoparasitoid *Tetrastichus howardi* (Olliff) (Hymenoptera: Eulophidae). *Microscopy research and technique*, 79, 374–384.

## BIOGRAFIJA

Bojan S. Ilić, diplomirani biolog, rođen je 3. avgusta 1985. godine u Beogradu. Osnovnu školu "Vasa Pelagić" je završio 2000. godine kao nosilac Vukove diplome i učenik generacije. Prvu beogradsku gimnaziju je završio 2004. godine. Od III razreda je bio član Republičkog centra za talente. Prvo mesto iz biologije na regionalnim i republičkim smotrama radova naučnog i umetničkog stvaralaštva talenata u organizaciji resornih ministarstava i Republičkog centra za talente osvojio je u III i IV razredu.

Biološki fakultet Univerziteta u Beogradu upisao je 2004. godine, a diplomirao je 2009. sa prosečnom ocenom 9,35. Diplomski rad pod nazivom „Briga o potomstvu kod vrste *Clinopodes flavidus* Koch (Chilopoda: Geophilomorpha)“ odbranio je sa ocenom 10 na Katedri za dinamiku razvića životinja. Iste godine je upisao doktorske studije na Univerzitetu u Beogradu – Biološkom fakultetu (Modul Biologija razvića životinja), a od maja 2010. je zaposlen na Katedri za dinamiku razvića životinja Instituta za zoologiju, Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta. Do sada je objavio dva naučna rada u vrhunskim međunarodnim časopisima, jedan rad u istaknutim međunarodnim časopisima, dvadeset i sedam naučnih radova u međunarodnim časopisima, jedan naučni rad u časopisu nacionalnog značaja, sedam saopštenja sa međunarodnih skupova štampanih u izvodu i četiri saopštenja sa skupova nacionalnog značaja štampana u izvodu. Govori engleski i francuski jezik.

## BIBLIOGRAFIJA

### B1. Radovi u časopisima međunarodnog značaja

*Originalni naučni rad objavljen u vrhunskim međunarodnim časopisima (M21)*

Vujisić, Lj.V., Vučković, I.M., Makarov, S.E., **Ilić, B.S.**, Antić, D.Ž., Jadranin, M.B., Todorović, N.M., Mrkić, I.V., Vajs, V.E., Lučić, L.R., Ćurčić, B.P.M., Mitić, B.M. (2013) Chemistry of the sternal gland secretion of the Mediterranean centipede *Himantarium gabrielis* (Linnaeus, 1767) (Chilopoda: Geophilomorpha: Himantariidae). *Naturwissenschaften*, 100, 861–870.

Makarov, S.E., Vujisić, Lj.V., Ćurčić, B.P.M., **Ilić, B.S.**, Tešević, V.V., Vajs, V.E., Vučković, I.M., Mitić, B.M., Lučić, L.R., Đorđević, I.Ž. (2012) Chemical defense in the cave-dwelling millipede *Brachydesmus troglobius* Daday, 1889 (Diplpoda, Polydesmidae). *International Journal of Speleology*, 41, 95–100.

*Originalni naučni rad objavljen u istaknutim međunarodnim časopisima (M22)*

Vujisić, Lj.V., Makarov, S.E., Ćurčić, B.P.M., **Ilić, B.S.**, Tešević, V.V., Gođevac, D.M., Vučković, I.M., Ćurčić, S.B., Mitić, B.M. (2011) Composition of the defensive secretion of three species of European millipedes. *Journal of Chemical Ecology*, 37, 1358–1364.

*Originalni naučni rad objavljen u međunarodnim časopisima (M23)*

**Ilić, B.S.**, Mitić, B.M., Makarov, S.E. (2016) Sexual dimorphism in *Apfelbeckia insculpta* (L. Koch, 1867) (Myriapoda: Diplopoda: Callipodia). *Archives of Biological Sciences*, DOI: 10.2298/ABS160229060I.

**Ilić, B.S.**, Tomić, V.T., Lučić, L.R., Mitić, B.M. (2016) Anamorphic development of *Apfelbeckia insculpta* (L. Koch, 1867) (Diplopoda: Callipodida: Schizopetalidae). *Archives of Biological Sciences*, 68, 445–450.

- Mitić, B.M., Stojanović, D.Z., Antić, D.Ž., **Ilić, B.S.**, Gedged, A.M., Borković-Mitić, S.S., Ristić, N.M., Živić, N.V., Makarov, S.E. (2016) Maternal care in epimorphic centipedes (Chilopoda: Phylactometria: Epimorpha) from the Balkan Peninsula. *Invertebrate Reproduction & Development*, 60, 81–86.
- Ćurčić, B.P.M., Rađa, T., Rađa, B., Dimitrijević, R.N., Ćurčić, S.B., Ćurčić, N.B., **Ilić, B.S.** (2014) *Chthonius (Globochthonius) daorsoni* n. sp. (Chthoniidae, Pseudoscorpiones) – a new cave false scorpion from Bosnia and Herzegovina. *Archives of Biological Sciences*, 66, 901–906.
- Ćurčić, B.P.M., Rađa, T., Dimitrijević, R.N., Ćurčić, S.B., Ćurčić, N.B., Makarov, S.E., **Ilić, B.S.** (2014) *Microchthonius kasteli* n. sp. (Chthoniidae, Pseudoscorpiones) – a new cave false scorpion from Croatia (Dalmatia). *Archives of Biological Sciences*, 66, 437–443.
- Ćurčić, B.P.M., Rađa, T., Dimitrijević, R.N., Ćurčić, S.B., Makarov, S.E., Antić, D.Ž., **Ilić, B.S.** (2014) A new pseudoscorpion from Bosnia: *Roncus bosniensis* n. sp. (Neobisiidae, Pseudoscorpiones). *Archives of Biological Sciences*, 66, 363–368.
- Ćurčić, B.P.M., Dimitrijević, R.N., Ćurčić, S.B., Makarov, S.E., Ćurčić, N.B., Tomić, V.T., **Ilić, B.S.** (2013) *Chthonius (Globochthonius) montis* n. sp.: a new epigeal pseudoscorpion from Montenegro (Chthoniidae, Pseudoscorpiones). *Archives of Biological Sciences*, 65, 1553–1558.
- Ćurčić, B.P.M., Rađa, T., Rađa, B., Dimitrijević, R.N., Tomić, V.T., **Ilić, B.S.** (2013) A new cave pseudoscorpion from the Adriatic Isle of Šolta (Dalmatia): *Microchthonius solentanus* n. sp. (Pseudoscorpiones: Chthoniidae). *Acta Zoologica Bulgarica*, 65, 283–287.
- Ćurčić, B.P.M., Rađa, T., Dimitrijević, R.N., Ćurčić, S.B., Ćurčić, N.B., **Ilić, B.S.** (2013) *Neobisium crucis* n. sp. and *N. pluzinensis* n. sp., two new cave-dwellers from Montenegro (Neobisiidae, Pseudoscorpiones). *Archives of Biological Sciences*, 65, 1261–1267.
- Ćurčić, B.P.M., Rađa, T., Makarov, S.E., Dimitrijević, R.N., Ćurčić, S.B., **Ilić, B.S.** (2013) On the identity of *Roncus diocletiani* Ćurčić, Dimitrijević & Rađa, and *Archaeoroncus*



- tenuis* (Hadži) (Pseudoscorpiones, Neobisiidae) from Croatia. *Archives of Biological Sciences*, 65, 761–766.
- Ćurčić, B.P.M., Dimitrijević, R.N., Makarov, S.E., Ćurčić, S.B., Tomić, V.T., Antić, D.Ž., **Ilić, B.S.** (2013) *Roncus radgost* n. sp., *R. jarevid* n. sp., and *R. crnobog* n. sp., three new cave-dwellers from Eastern Serbia. *Archives of Biological Sciences*, 65, 751–760.
- Ćurčić, B.P.M., Rađa, T., Ćurčić, S.B., **Ilić, B.S.**, Tomić, V.T., Makarov, S.E. (2013) *Microchthonius elegantissimus* n. sp., a new troglobitic pseudoscorpion (Chthoniidae, Pseudoscorpiones) from Croatia. *Archives of Biological Sciences*, 65, 405–410.
- Makarov, S.E., Ćurčić, B.P.M., Antić, D.Ž., Tomić, V.T., Ćurčić, S.B., **Ilić, B.S.**, Lučić, L.R. (2013) A new cave species of the genus *Hyleoglomeris* Verhoeff, 1910, from the Balkan Peninsula (Diplopoda: Glomerida: Glomeridae). *Archives of Biological Sciences*, 65, 341–344.
- Ćurčić, B.P.M., Dimitrijević, R.N., Rađa, T., Makarov, S.E., **Ilić, B.S.** (2012) *Archaeoroncus*, a new genus of pseudoscorpions from Croatia (Pseudoscorpiones, Neobisiidae), with descriptions of two new species. *Acta Zoologica Bulgarica*, 64, 333–340.
- Ćurčić, B.P.M., Makarov, S.E., Rađa, T., **Ilić, B.S.**, Antić, D.Ž. (2012) *Roncus meledae* n. sp. and *Neobisium oculatum* n. sp., from the Island of Mljet, Dalmatia (Neobisiidae, Pseudoscorpiones). *Archives of Biological Sciences*, 64, 1567–1576.
- Mitić, B.M., Antić, D.Ž., **Ilić, B.S.**, Makarov, S.E., Lučić, L.R., Ćurčić, B.P.M. (2012) Parental care in *Cryptops hortensis* (Donovan) (Chilopoda: Scolopendromorpha) from Serbia, the Balkan Peninsula. *Archives of Biological Sciences*, 64, 1117–1121.
- Ćurčić, B.P.M., Dimitrijević, R.N., Tomić, V.T., Pecelj, M., **Ilić, B.S.**, Makarov, S.E., Ćurčić, N.B., Pešić, S. (2012) A new epigeal false scorpion: *Roncus sumadijae* n. sp. (Neobisiidae, Pseudoscorpiones) from the Balkan Peninsula (Western Serbia). *Archives of Biological Sciences*, 64, 703–708.
- Ćurčić, B.P.M., Stojanović, D.Z., **Ilić, B.S.**, Ćurčić, N.B. (2012) *Roncus ivansticae* (Neobisiidae, Pseudoscorpiones), a new epigeal species from Eastern Serbia. *Archives of Biological Sciences*, 64, 371–377.

- Ćurčić, B.P.M., Makarov, S.E., Ćurčić, S.B., Rađa, T., Tomić, V.T., **Ilić, B.S.** (2012) A new rare representative of *Microchthonius* Hadži (Pseudoscorpiones: Chthoniidae) from Dalmatia, Croatia. *Acta Zoologica Bulgarica*, 64, 229–234.
- Ćurčić, B.P.M., Rađa, T., Dimitrijević, R.N., Ćurčić, N.B., **Ilić, B.S.**, Pecelj, J.M. (2011) *Chthonius* (*Ephippiochthonius*) *lagadini* n. sp. (Chthnoidea, Pseudoscorpiones), a new endemic epigeal pseudoscorpion from Macedonia. *Archives of Biological Sciences*, 63, 1251–1256.
- Ćurčić, B.P.M., Makarov, S.E., Rađa, T., Dimitrijević, R.N., **Ilić, B.S.** (2011) *Chthonius* (*Globochthonius*) *globimanus* n. sp. and *Chthonius* (*Chthonius*) *longimanus* n. sp., two new pseudoscorpions from a cave in Montenegro. *Acta Zoologica Bulgarica*, 63, 223–230.
- Ćurčić, B.P.M., **Ilić, B.S.**, Rađa, T., Makarov, S.E., Tomić, V.T. (2011) On two new cave-dwelling and relict pseudoscorpions of the genus *Chthonius* C. L. Koch (Chthoniidae, Pseudoscorpiones) from Bosnia. *Archives of Biological Sciences*, 63, 847–854.
- Mitić, B.M., Makarov, S.E., **Ilić, B.S.**, Stojanović, D.Z., Ćurčić, B.P.M. (2011) Cases of trunk segmental anomalies in the geophilomorph centipedes *Clinopodes flavidus* C. L. Koch and *Clinopodes trebevicensis* (Verhoeff) (Chilopoda: Geophilomorpha). *Archives of Biological Sciences*, 63, 841–845.
- Ćurčić, B.P.M., Rađa, T., Makarov, S.E., Ćurčić, S.B., **Ilić, B.S.**, Dimitrijević R. N. (2011) A cavernicolous pseudoscorpion of the genus *Chthonius* (*Chthonius*) C. L. Koch from Dalmatia. *Archives of Biological Sciences*, 63, 493–498.
- Ćurčić, B.P.M., Ćurčić, S.B., Ćurčić, N.B., **Ilić, B.S.** (2011) *Chthonius* (*Globochthonius*) *medeonis* n. sp., a new cave false scorpion from Montenegro. *Archives of Biological Sciences*, 63, 245–250.
- Mitić, B.M., **Ilić, B.S.**, Tomić, V.T., Makarov, S.E., Ćurčić, B.P.M. (2010) Parental care in *Clinopodes flavidus* Koch (Chilopoda: Geophilomorpha: Geophilidae). *Annales Zoologici*, 60, 633–638.
- Mitić, B.M., Tomić, V.T., Makarov, S.E., **Ilić, B.S.**, Ćurčić, B.P.M. (2010) On the appendage regeneration of *Eupolybothrus transsylvanicus* (Latzel) (Chilopoda: Lithobiidae). *Archives of Biological Sciences*, 62, 281–287.

## **B2. Radovi u časopisima domaćeg značaja**

*Originalni naučni rad objavljen u časopisu nacionalnog značaja (M53)*

Mitić, B.M., **Ilić, B.S.**, Makarov, S.E. (2012) First record of *Cryptops parisi* Brolemann, 1920 (Chilopoda: Scolopendromorpha: Cryptopidae) in Serbia. *Kragujevac Journal of Science*, 34, 97–100.

## **B3. Kongresna saopštenja na skupovima međunarodnog značaja**

*Saopštenje sa međunarodnog skupa štampano u izvodu (M34)*

Mitić, B.M., Živić, N.V., Stojanović, D.Z., Antić, D.Ž., **Ilić, B.S.**, Makarov, S.E. (2014) The centipedes (Chilopoda) of Serbia (including Kosovo and Metohija). In: Tuf, I.H. & Tajovský, K. (Eds.), *16th International Congress of Myriapodology*, 20-25 July 2014, Olomouc: Czech Republic. Book of Abstracts, pp 56.

Mitić, B.M., Vujisić, Lj.V., Milosavić, N., Anđelković, B., **Ilić, B.S.**, Makarov, S.E. (2014) Defensive secretion of proteinaceous glues by *Henia (Henia) illyrica* (Meinert, 1870) (Chilopoda, Geophilomorpha). In: Tuf, I.H. & Tajovský, K. (Eds.), *16th International Congress of Myriapodology*, 20-25 July 2014, Olomouc: Czech Republic. Book of Abstracts pp. 55.

Mitić, B.M., Stojanović, D.Z., Antić, D.Ž., **Ilić, B.S.**, Gedged, A., Makarov, S.E. (2014) Parental care in centipedes (Myriapoda: Chilopoda): A phylogenetic perspective. In: Tuf, I.H. & Tajovský, K. (Eds.), *16th International Congress of Myriapodology*, 20-25 July 2014, Olomouc: Czech Republic. Book of Abstracts, pp. 54.

Makarov, S.E., Dimkić, I.Z., Antić, D.Ž., Vujisić, Lj.V., Stević, T.R., Mitić, B.M., Tomić, V.T., **Ilić, B.S.**, Ćurčić, B.P.M., Stanković, S.L. (2014) *Pachyiulus hungaricus* (Karsch, 1881) (Myriapoda, Diplopoda, Julidae) – a model-system for semiochemical analysis and antimicrobial testing. In: Tuf, I.H. & Tajovský, K. (Eds.), *16th International*

*Congress of Myriapodology*, 20-25 July 2014, Olomouc: Czech Republic. Book of Abstracts, pp. 51.

- Ilić, B.S.**, Makarov, S.E., Mitić, B.M., Ćurčić, B.P.M. (2014) Sexual body size and shape dimorphism in *Apfelbeckia insculpta* (L. Koch, 1867) (Diplopoda: Callipodida: Schizopetalidae). In: Tuf, I.H. & Tajovský, K. (Eds.), *16th International Congress of Myriapodology*, 20-25 July 2014, Olomouc: Czech Republic. Book of Abstracts, pp. 33.
- Ćurčić, B., Dimitrijević, R., Makarov, S., Ćurčić, S., Tomić, V., Antić, D., **Ilić, B.**, Ćurčić, N. (2013) *Roncus radgost* n. sp., *R. jarevid* n. sp. and *R. crnobog* n. sp.: three new cave-dwellers from Eastern Serbia (Neobisiidae, Pseudoscorpiones). In: *Building Bridges in Ecology Linking Systems, Scales and Disciplines, 43rd Annual Meeting of the Ecological Society of Germany, Austria and Switzerland*, 9-13 September 2013, Potsdam: Germany. Book of Abstracts, pp. 158.
- Mitić, B., Vujisić, L., Makarov, S., Jadranin, M., **Ilić, B.**, Mandić, B., Ćurčić, B., Tešević, V. (2011) Centipede chemistry: volatile compounds from sternal glands of *Clinopodes flavidus* Koch (Chilopoda: Geophilomorpha: Geophilidae). In: Mesibov, R. & Short, M. (Eds.), *Proceedings of the 15th International Congress of Myriapodology*, 18-22 July 2011, Brisbane: Australia. pp. 11.

#### **B4. Kongresna saopštenja na skupovima domaćeg značaja**

*Saopštenje sa skupa nacionalnog značaja štampano u izvodu (M64)*

- Mitić, B.M., Stojanović, D.Z., **Ilić, B.S.**, Lučić, L.R., Vujisić, Lj.V. (2013) Filogenetski aspekt brige o potomstvu kod vrste *Cryptops parisi* Brolemann, 1920 (Chilopoda: Scolopendromorpha). In: *Simpozijum entomologa Srbije*, 18-22. septembar 2013, Tara. Plenarni referati i rezimei, pp. 65.
- Mitić, B.M., Vukov, T.D., Vranković, J.S., **Ilić, B.S.**, Giurginca, A. (2013) Varijabilnost u broju trupnih segmenata vrste *Clinopodes flavidus* C. L. Koch, 1847 (Chilopoda: Geophilomorpha). In: *Simpozijum entomologa Srbije*, 18-22. septembar 2013, Tara. Plenarni referati i rezimei, pp. 56.

- Mitić, B.M., Vujisić, L.V., **Ilić, B.S.**, Antić, D.Ž., Gođevac, D.M., Mandić, B.M., Makarov, S.E., Tešević, V.T., Ćurčić, B.P.M. (2011) Hemoekološke karakteristike *Himantarium gabrielis* (L.) (Chilopoda: Geophilomorpha: Himantariidae). In: *Simpozijum entomologa Srbije*, 21-25. septembar 2011, Donji Milanovac. Plenarni referati i rezimei, pp. 73.
- Mitić, B.M., **Ilić, B.S.**, Makarov, S.E. (2009) Briga o potomstvu kod vrste *Clinopodes flavidus* Koch (Chilopoda: Geophilidae). In: *Simpozijum entomologa Srbije*, 23-27. septembar 2009, Soko Banja. Plenarni referati i rezimei, pp. 14.

## Изјава о ауторству

Име и презиме аутора \_\_\_\_\_ Бојан Илић \_\_\_\_\_

Број индекса \_\_\_\_\_ Б3403/2009 \_\_\_\_\_

### Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

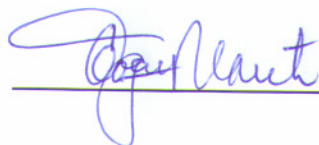
Анаморфоза и полни диморфизам балканског ендемита *Apfelbeckia insculpta*

(L. Koch, 1867) (Diplopoda, Callipodida, Schizopetalidae)

- резултат сопственог истраживачког рада;
- да дисертација у целини ни у деловима није била предложена за стицање друге дипломе према студијским програмима других високошколских установа;
- да су резултати коректно наведени и
- да нисам кршио/ла ауторска права и користио/ла интелектуалну својину других лица.

Потпис аутора

У Београду, 29.07.2016. године

  
\_\_\_\_\_

## Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора Бојан Илић

Број индекса Б3403/2009

Студијски програм Биологија развића животиња

Наслов рада Анаморфоза и полни диморфизам балканског ендемита  
*Apfelbeckia insculpta* (L. Koch, 1867) (Diplopoda, Callipodida, Schizopetalidae)

Ментори Др Слободан Макаров, редовни професор Универзитета у Београду  
– Биолошког факултета, др Бојан Митћ, доцент Универзитета у Београду –  
Биолошког факултета

Изјављујем да је штампана верзија мог докторског рада истоветна електронској верзији коју сам предао/ла ради похрањена у **Дигиталном репозиторијуму Универзитета у Београду**.

Дозвољавам да се објаве моји лични подаци везани за добијање академског назива доктора наука, као што су име и презиме, година и место рођења и датум одбране рада.

Ови лични подаци могу се објавити на мрежним страницама дигиталне библиотеке, у електронском каталогу и у публикацијама Универзитета у Београду.

Потпис аутора

У Београду, 29.07.2016. године



## Изјава о коришћењу

Овлашћујем Универзитетску библиотеку „Светозар Марковић“ да у Дигитални репозиторијум Универзитета у Београду унесе моју докторску дисертацију под насловом:

Анаморфоза и полни диморфизам балканског ендемита *Apfelbeckia insculpta* (L. Koch, 1867) (Diplopoda, Callipodida, Schizopetalidae)

која је моје ауторско дело.

Дисертацију са свим прилозима предао/ла сам у електронском формату погодном за трајно архивирање.

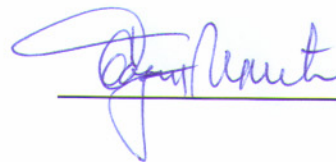
Моју докторску дисертацију похрањену у Дигиталном репозиторијуму Универзитета у Београду и доступну у отвореном приступу могу да користе сви који поштују одредбе садржане у одабраном типу лиценце Креативне заједнице (Creative Commons) за коју сам се одлучио/ла.

1. Ауторство (CC BY)
2. Ауторство – некомерцијално (CC BY-NC)
3. Ауторство – некомерцијално – без прерада (CC BY-NC-ND)
4. Ауторство – некомерцијално – делити под истим условима (CC BY-NC-SA)
5. Ауторство – без прерада (CC BY-ND)
6. Ауторство – делити под истим условима (CC BY-SA)

(Молимо да заокружите само једну од шест понуђених лиценци.  
Кратак опис лиценци је саставни део ове изјаве).

Потпис аутора

У Београду, 29.07.2016. године





1. **Ауторство.** Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце, чак и у комерцијалне сврхе. Ово је најслободнија од свих лиценци.
2. **Ауторство – некомерцијално.** Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела.
3. **Ауторство – некомерцијално – без прерада.** Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела. У односу на све остале лиценце, овом лиценцом се ограничава највећи обим права коришћења дела.
4. **Ауторство – некомерцијално – делити под истим условима.** Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада.
5. **Ауторство – без прерада.** Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела.
6. **Ауторство – делити под истим условима.** Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада. Слична је софтверским лиценцама, односно лиценцама отвореног кода.