

Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet



Dalibor Z. Stojanović

**Epimorfno razviće i briga o potomstvu kod vrste
Cryptops parisi Brolemann, 1920 (Chilopoda:
Scolopendromorpha: Cryptopidae)**

Doktorska disertacija

Beograd, 2016.

University of Belgrade – Faculty of Biology



Dalibor Z. Stojanović

**Epimorphic development and parental care in
Cryptops parisi Brolemann, 1920 (Chilopoda:
Scolopendromorpha: Cryptopidae)**

PhD thesis

Belgrade, 2016.

Mentori:

Dr Luka Lučić, vanredni profesor
Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta, mentor

Dr Bojan Mitić, docent
Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta, mentor

Članovi komisije:

Dr Slobodan Makarov, redovni profesor
Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta

Dr Nataša Ristić, naučni saradnik
Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“
Univerziteta u Beogradu

Datum odbrane doktorske disertacije:

ZAHVALNICA

Ova doktorska disertacija urađena je na Katedri za dinamiku razvića životinja, Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta, uz finansijsku podršku Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja (projekat 173038).

Neizmernu zahvalnost dugujem svojim mentorima, dr Bojanu Mitiću, docentu Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta, i dr Luki Lučiću, vanrednom profesoru Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta, na nesebičnoj pomoći, neprocenjivim savetima, podršci, a naročito strpljenju tokom godina rada na ovoj studiji.

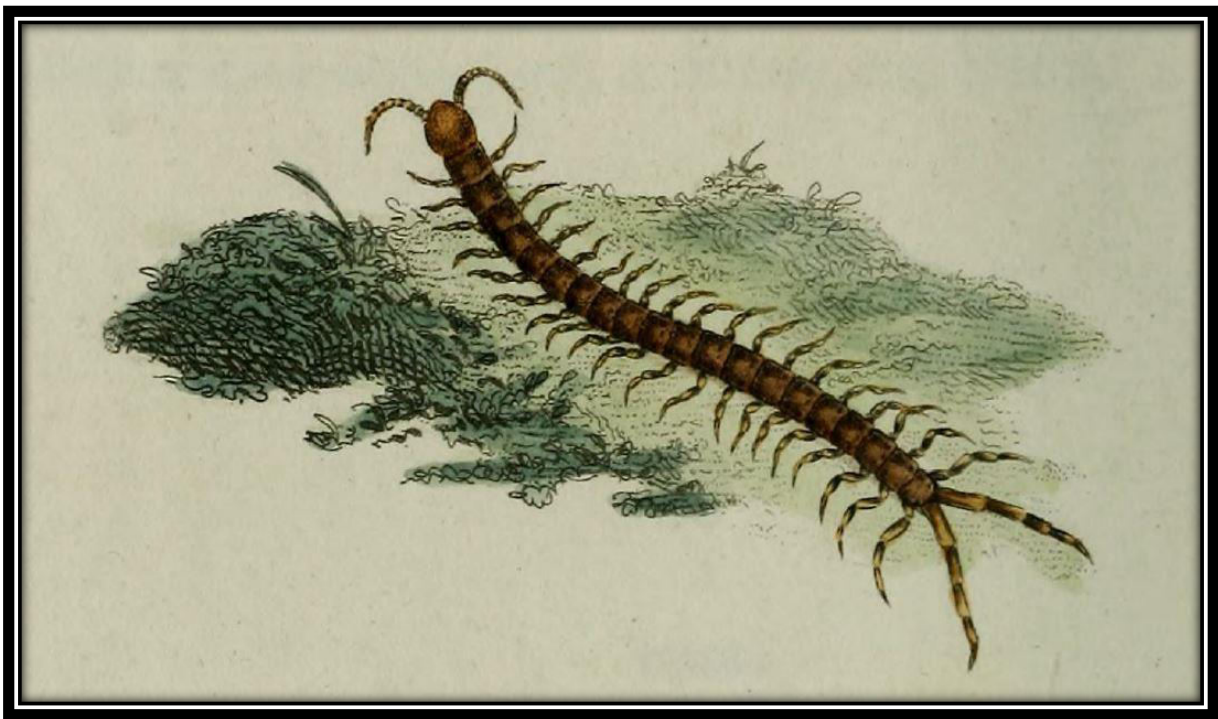
Veliku zahvalnost dugujem i dr Nataši Ristić, naučnom saradniku Instituta za biološka istraživanja “Siniša Stanković” Univerziteta u Beogradu (Odeljenje za citologiju), za rukovođenje delom teze koji se odnosi na embrionalnu fazu razvića.

Takođe, želeo bih da se posebno zahvalim svom profesoru, dr Slobodanu Makarovu, upravniku Instituta za zoologiju i šefu Katedre za dinamiku razvića životinja, Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta, na savetima i sugestijama tokom celokupnog rada.

Realizaciji ove studije su na različite načine doprineli mnogi prijatelji i kolege. Ovom prilikom želim da se srdačno zahvalim dr Vladimiru Tomiću, Draganu Antiću, dr Dejanu Mirčiću, Jeleni Danilović Luković, dr Milanu Dekiću, Mirzeti Hadžibrahimović, dr Miroslavu Živiću, dr Ivani Živić, dr Mladenu Kučiniću, dr Borisu Dudiću, Irfanu Fetahoviću, Bojanu Iliću, Nihadu Granici i dr Džonu Luisu.

Za bezgraničnu podršku koju su mi uvek pružali, želim da kažem veliko HVALA najmilijima, mojim roditeljima Zvonku i Jadranki, braći Ivanu i Igoru, kao i porodici Bjelanović. Posebno mesto u ovoj zahvalnici pripada mojoj supruzi Katarini, koja je bila sastavni deo svakog deliću ove disertacije, u dobrim i lošim trenucima. Na kraju, najviše želim da se zahvalim mojoj najvećoj inspiraciji tokom pisanja ove teze i glavnom motivu da se sve ovo privede kraju, kako bi smo imali više vremena za druženje, svom sinu Marku.

Autor



Prvi publikovani crtež roda *Cryptops* preuzeto iz „*The Natural History of British Insects*“
(Donovan, 1810).

Epimorfno razviće i briga o potomstvu kod vrste *Cryptops parisi* Brolemann, 1920 (Chilopoda: Scolopendromorpha: Cryptopidae)

Rezime

Klasa Chilopoda (hilopodne stonoge) obuhvata široko rasprostranjenu grupu terestričnih predatorskih zglavkara, kod kojih su prepoznata dva osnovna razvojna modela: anamorfoza (odlika recentnih redova Scutigeromorpha, Lithobiomorpha, Craterostigmomorpha) i epimorfoza (redovi Scolopendromorpha i Geophilomorpha objedinjeni unutar monofiletskog taksona Epimorpha). Nakon izleganja anamorfne stonoge se karakterišu nepotpunim brojem trupnih segmenata i ekstremiteta. Adultni broj segmenata se dostiže serijom presvlačenja tokom postembrionalnog razvića, a nakon dostizanja kompletnog broja prestaje se sa dodavanjem novih segmenata (razlog zašto je anamorfoza kod hilopoda zapravo hemianamorfoza). Kraj embrionalnog razvića kod Epimorpha se odlikuje punim (adultnim) brojem segmenata u prvom postembrionalnom stadijumu.

Razvojni modeli Chilopoda pokazuju značajno preklapanje sa fenomenom brige o potomstvu - reproduktivnom ponašajnom karakteristikom koja ima i određeni taksonomski značaj. Kod vrsta kod kojih je registrovano, ovo svojstvo je rezervisano isključivo za ženke. Izuzev vrsta reda Craterostigmomorpha, kod kojih je prisutna redukovana anamorfoza sa samo jednim stadijumom sa nepotpunim brojem segmenata, predstavnici hemianamorfni hilopoda iz redova Scutigeromorpha i Lithobiomorpha nemaju izraženu brigu o potomstvu. Nakon polaganja jaja (pojedinačno ili u grupama), pokrivaju ih česticama zemljišta i napuštaju. Nasuprot tome, epimorfne hilopode jaja uvek polažu u grupama, a ženka ih obavija svojim telom i čuva još nekoliko nedelja. Orijentacija ženke tergitema ili sternitema u odnosu na jaja i mlade takođe predstavlja značajno filogenetsko obeležje. Sve hilopode koje brinu o potomstvu grupisane su u okviru monofiletskog taksona Phylactometria (Craterostigmomorpha+Scolopendromorpha+Geophilomorpha).

U ovoj studiji, po prvi put je analizirano razviće kriptopidne stonoge *Cryptops parisi* Brolemann, 1920. Tokom životnog ciklusa date vrste, prepoznate su tri razvojne faze: embrionalna, embrioidna i kasna postembrionalna, sa posebno izdvojenim prelaznim stadijumom izleganja. Razviće ove vrste praćeno je na ranim uzrasnim stadijumima u leglu, unutar majčinog „zagrljalja“ (embrionalna, embrioidna i početak kasne postembrionalne faze), kao i kod kasnijih slobodnoživećih oblika (većina kasne postembriogeneze). Opisano je ukupno 22 razvojna stadijuma i identifikovani su karakteri koji se mogu koristiti u njihovoj distinkciji. Zatim, utvrđeni su prvi stadijumi na kojima je moguće identifikovati vrstu i pol, kao i onaj u kom se prvi put javlja sposobnost razmnožavanja. Takođe, opisane su i osnovne odlike produžene brige o potomstvu, gde je prikazana sternalna orijentacija tela ženke prema mladima, veličina legla, ponašanje majke i mladih, karakteristika indirektnog transfera sperme i procenjeno vreme trajanja procesa.

Između ovipozicije i napuštanja legla, identifikovali smo 16 stadijuma, iz uzorka prikupljenog na lokalitetu Babin Zub, Stara planina. Ukupno, prepoznato je osam stadijuma u embrionalnoj fazi (koja se odlikuje postojanjem jajne opne), jedan intermedijarni stadijum izleganja (odnosno pucanja horiona), šest embrioidnih stadijuma (proembrioid I do III, prefetus, i fetus I i II) i jedan adolescens stadijum (adolescens I). Na osnovu spoljašnjih morfoloških karaktera ustanovljeno je da identifikacija vrste može biti urađena na jedinkama od stadijuma fetus II pa nadalje, dok je utvrđivanje pola jedinki prvi put moguće tek na adolescens I stadijumu.

Utvrđivanjem stanja određenih morfoloških karaktera jedinki (poput broja pora i seta unutar koksopleuralnog polja sa porama, širine i dužine glave, dužine anteriornih i posteriornih sutura, broja prelabralnih klipealnih seta i seta na anteriornoj ivici koksopleure) i statističkom obradom dobijenih vrednosti, izdvojili smo ukupno sedam stadijuma kasne postembriogeneze. Prva tri stadijuma su definisana kao juvenilni i označeni su kao adolescens I, II i III. Preostala četiri predstavljaju adultne stadijume i imenovani su kao maturus junior, dva maturusa (I i II) i maturus senior. Maturus junior je prepoznat kao prvi reproduktivni stadijum. Kao najpogodniji karakter za razdvajanje kasnih postembrionalnih stadijuma identifikovan je broj pora unutar koksopleuralnog polja sa porama.

Upoređivanjem broja i odlika pojedinačnih stadijuma vrste *C. parisi*, i čitavog razvojnog ciklusa, sa dostupnim literaturnim podacima, utvrđeno je veliko preklapanje između vrsta reda Scolopendromorpha, kao i sa redom Geophilomorpha. Čitav rad je imao za cilj uspostavljanje jedinstvenog razvojnog modela i terminologije kod Scolopendromorpha, a usled potvrđenih bliskih filogenetskih odnosa i usklađivanje razvojnih šema između epimorfnihi redova.

Ključne reči: Chilopoda, Scolopendromorpha, *C. parisi*, epimorfoza, embrionalna faza, embrioidna faza, postembrionalno razviće, briga o potomstvu, Phylactometria

Naučna oblast: Biologija

Uža naučna oblast: Biologija razvića životinja

UDK: 595.62:(591.3+591.56)(043.3)

Epimorphic development and parental care in *Cryptops parisi* Brolemann, 1920 (Chilopoda: Scolopendromorpha: Cryptopidae)

Abstract

Class Chilopoda (centipedes) includes a widespread group of predatory terrestrial arthropods, which features two different developmental models: anamorphosis (characteristic of recent orders Scutigleromorpha, Lithobiomorpha, and Craterostigmomorpha) and epimorphosis (orders Scolopendromorpha and Geophilomorpha unified under the taxon Epimorpha). After hatching, anamorphic centipedes are characterised by incomplete number of trunk segments and legs. The full number of adult segments will be established by series of molting events during postembryonic development, which stops after achieving the full number of segments (the reason why centipedes anamorphosis is in fact hemianamorphosis). The end of embryonic development in epimorphic centipedes is characterised by the full number of adult segments in the first postembryonic stage.

Developmental models of Chilopoda show a huge overlap with a presence of the parental care phenomenon, the reproductive behavioral characteristics with certain taxonomic importance. In species in which this occurrence is recorded, it is reserved exclusively for females. Excluding the species from order Craterostigmomorpha, which have a shortened anamorphosis with only one incomplete number of segments' stage, all other hemianamorphic centipedes from orders Scutigleromorpha and Lithobiomorpha do not have the expressed maternal care. After laying their eggs (separately or in group), they cover the eggs with fine soil particles and abandon them. In contrast, epimorphic centipedes lay eggs in clusters, females roll their body around the broods, and protect them for several weeks more. Tergal or sternal orientation of females to eggs or young specimens are also important phylogenetical features. All Chilopoda with recorded parental care are grouped in monophyletic taxon Phylactometria (Craterostigmomorpha + Scolopendromorpha + Geophilomorpha).

In this study, development of the cryptopid centipede *Cryptops parisi* is analyzed for the first time. Throughout the species' life cycle, three developmental phases were identified. Namely, embryonic, embryoid, and late postembryonic phase, with hatching as the intermediate stage. This species' development was studied on earliest categories from broods, under the mother's hug (embryonic, embryoid, and first postembryonic stage), as well as in subsequent free living forms (the most of late postembryogenesis). In total, twenty-two developmental stages were described, and the characteristics which can be used in their distinction were recognized. The first stages in which it is possible to identify species and genders, as well as the first reproductive active stage were recognized. Also, features of the parental care were described, as a female sternal orientation to their offsprings, the brood size, behavioral characteristics of mother and their youth, indirect sperm transfer characteristics and estimated duration of the process.

During the period between oviposition and abandonment of the brood, we identified sixteen brood dependent stages, on a sample collected at the Babin Zub locality in Serbia. In summary, eight stages are described from the embryonic phase, which are characterized by the presence of egg shell, in addition to one intermediate stage (hatch), six stages from the embryoid phase (proembryoid I to III, praefoetus, foetus I and II) and only one in the adolescent phase (adolescens I). Having traced the external morphological characteristics, we established that the precise identification of species is possible from the second foetus stage and onwards, while the sex of specimens is possible to determine for the first time from the adolescens I stage.

By establishing the value of some specimens' morphological features (such as the number of pores and a setae on the coxopleural pore field, the width and length of the head, the length of anterior and posterior suture, the number of prelabral clypeal setae and setae from the anterior border of coxopleuron), and using the statistical analysis of the obtained values, during the late postembryogenesis we defined seven stages in total. The first three of them were defined as juvenile and named as adolescens I, II and III. The remaining four adult stages are labelled as matus junior, two matus stages (I and II), and matus senior. The matus junior stage is recognized as a first and the most frequent reproductive

stage. The number of pores on the coxopleural pore field is recognized as the most useful characteristic for the separation of the late postembryonic stages.

By means of comparison of the individual stages number and features, as well as the entire species developmental process with available literature data for the other species of epimorphic orders, a high degree of overlap between species under the order Scolopendromorpha and also with order Geophilomorpha has been found. The entire procedure is aimed to establishing a single developmental model and terminology at the Scolopendromorpha order levels, and achieving harmonization of the developmental schedules of epimorphic orders, which is justified by the confirmed close phylogenetic relationship of those groups.

Keywords: Chilopoda, Scolopendromorpha, *C. parisi*, epimorphosis, embryonic phase, embryoid phase, postembryonic development, maternal care, Phylactometria

Academic Expertise: Biology

Field of Academic Expertise: Animal development

UDK: 595.62:(591.3+591.56)(043.3)

SADRŽAJ

1. UVOD	1
1.1. ONTOGENETSKI OBRASCI CHILOPODA	5
1.1.1. EMBRIONALNO RAZVIĆE EPIMORPHA	8
1.1.2. POSTEMBRIONALNO RAZVIĆE EPIMORPHA	15
1.2. REPRODUKCIJA I BRIGA O POTOMSTVU KOD PHYLACTOMETRIA	19
1.3. DIVERZIFIKACIJA RODA <i>CRYPTOPS</i> LEACH, 1814.....	23
1.3.1. <i>CRYPTOPS (CRYPTOPS) PARISI</i> BROLEMANN, 1920	28
2. MATERIJAL I METODE.....	35
2.1. PRIKUPLJANJE I OBRADA JEDINKI	35
2.2. ANALIZIRANI KARAKTERI <i>C. PARISI</i>	37
3. REZULTATI.....	40
3.1. DISTINKCIJA EMBRIONALNIH STADIJUMA <i>C. PARISI</i>	40
3.2. DISTINKCIJA EMBRIOIDNIH STADIJUMA <i>C. PARISI</i>	46
3.3. DISTINKCIJA POSTEMBRIONALNIH STADIJUMA <i>C. PARISI</i>	52
3.4. BRIGA O POTOMSTVU I REPRODUKTIVNE ODLIKE <i>C. PARISI</i>	65
4. DISKUSIJA.....	67
4.1. USKLAĐIVANJE RAZVOJNIH OBRAZACA KOD CHILOPODA	67
4.2. DISTINKCIJA RAZVOJNIH STADIJUMA KOD <i>C. PARISI</i>	73
4.3. EVOLUCIONE IMPLIKACIJE BRIGE O POTOMSTVU U OKVIRU PHYLACTOMETRIA	78
5. ZAKLJUČCI.....	84
6. LITERATURA	87

1. UVOD

Zadivljujuća raznovrsnost životinjskih oblika na Planeti, pored genskog i specijskog nivoa, ogleda se i u impresivnoj varijabilnosti ontogenetskih procesa i obrazaca. Na svakom koraku u razviću životinja, bilo da se radi o embrionalnim ili postembrionalnim fazama, mogu se generisati razlike sa morfološkim, fiziološkim i/ili etološkim implikacijama. Ovakve evolucione promene nastale izmenama u procesu razvića, provučene kroz mehanizme prirodne selekcije, na kraju mogu imati i svoj filogenetski značaj. Svakako da i ovom obliku diverziteta, kao i na svim ostalim nivoima biološke raznovrsnosti, najveći doprinos daje najbrojnija i najraznovrsnija grupa životinjskog carstva — zglavkari (filum Arthropoda).

Ogromna raznovrsnost u morfologiji i načinu života zglavkara u direktnoj je korelaciji sa značajnom raznovrsnošću samih tipova razvića unutar grupe. Ovo praktično znači da se na svakom koraku u razviću jednog taksona, mogu javiti određena odstupanja koja ga odvajaju od drugih srodnih taksona. Te ontogenetske razlike tiču se svih embrionalnih faza i nivoa, od genske ekspresije, preko brazdanja, gastrulacije, začetaka formiranja klicinih listova, inicijalnog rasta, pa sve do procesa segmentacije i morfogeneze (Weygoldt, 1960; 1963; Anderson, 1973; Scholtz, 1997; Akam, 2000; Hughes & Kaufman, 2002a; Chipman & Akam, 2008). Razlike se dobrim delom generišu i u kasnijim postembrionalnim fazama razvića. Postembriogeneza nam u nastavku otkriva sve postojeće obrasce rasta organizama direktnim ili indirektnim razvićem, a u slučaju drugog i ogromnu varijabilnost tipova larvi sa širokim spektrom načina života, najčešće veoma različitim u odnosu na adultne forme (Minelli & Fusco, 2013). Sa druge strane, neophodno je naglasiti da variranje u postembrionalnom razviću ne mora nužno biti u pozitivnoj korelaciji sa raznovrsnošću adultnih oblika. Sličan oblik i organizacija tela adulata kod različitih taksona mogu biti posledica veoma različitih ontogenetskih modela, kao i obrnuto, slični obrasci razvića mogu rezultovati veoma raznovrsnim adultnim oblicima (Scholtz, 2005).

Ontogenetska varijabilnost zglavkara dovela je do generisanja brojnih pojmova kojima bi se naglasile razlike između različitih procesa, struktura i pojava, u svim razvojnim etapama. Kao neki primeri mogu se navesti površinsko brazdanje u odnosu na

potpuno brazdanje, varijabilni modeli gastrulacije, kratkotrajni i dugotrajni nastanak germinativnih formacija, holometabolija naspram hemimetabolije i ametabolije, epimorfno razviće naspram anamorfoze i hemianamorfoze, itd. Uspostavljanje velikog broja termina kojima se opisuju faze i/ili procesi u životnim ciklusima različitih grupa zglavkara, pored praktične upotrebne vrednosti ima i svoj filogenetski kontekst. Razmatranje i poređenje različitih ontogenetskih obrazaca trebalo bi da omogući upotrebu ontogenije u rekonstruisanju filogenetskih odnosa artropoda i razumevanju kako razvojni mehanizmi evoluiraju (Scholtz & Wolff, 2013).

Tradicionalni koncept prikazivanja razvića Metazoa, podrazumeva usitnjavanje kontinuiranog procesa razvića na delove, kroz seriju karakterističnih stadijuma ili faza. Iz oplođene jajne ćelije prelazi se u rano brazdanje, ono vodi ka blastuli, koja je pak početna tačka procesa gastrulacije, itd. Ova praksa uglavnom pokazuje određenu efikasnost u komparaciji ontogeneza različitih životinjskih grupa, ali u nekim slučajevima ne postoji mogućnost jasnog razdvajanja stadijuma (Minelli et al., 2006). Otuda se, naročito u opisivanju ranog razvića, pribegava proizvoljnijem i „labavijem“ definisanju početka i kraja stadijuma, npr. definicija ranog brazdanja kao razvojnog intervala koji obuhvata period od formiranja zigota do obrazovanja blastoderma, tokom koga se jaje deli na blastomere, strukturne i funkcionalne jedinice (Scholtz & Wolff, 2013). Sa druge strane, ukoliko se gastrulacija kod zglavkara posmatra kao jedan stadijum, uglavnom se definiše kao razdvajanje germinativnih slojeva, ali to podrazumeva ne jedinstven, već proces izgrađen iz većeg broja kompresovanih koraka koji se javljaju tokom ovog perioda ranog razvoja (Weygoldt, 1960; Fioroni, 1970).

U samoj srži upotrebe ontogenije u funkciji filogenetskih tumačenja nalazi se i pokušaj razumevanja evolucije forme organizama. Čitava ideja bazira se na modifikovanom pristupu dugo osporavanog Hekelovog „*biogenetičkog zakona*“, po kome se filogenija rekapitulira ontogenijom (Haeckel, 1866). Savremeno tumačenje prihvata da je rekapitulacija neretka pojava, ali ne i dovoljno učestala da bi se nazivala „zakonom“ (Gould, 1977; Dugon et al., 2012). Udruživanjem klasične biologije razvića sa novim dostignućima molekularne biologije, u poslednje tri decenije razvija se nova disciplina – evolucionarna biologija razvića ili „evo-devo“. Ovaj pravac fokusiran je uglavnom na

genetičku mašineriju razvića koja se nalazi iza raznovrsnosti embrionalnih fenotipova, odnosno na postulatu da je nastanak različitih fenotipova regulisan diferencijalnom genskom ekspresijom (Arthur, 2002). Osnovni nedostatak ovakvog koncepta podrazumeva isključivanje sredinske komponente iz produkcije fenotipova. Koristeći čuvenu i često citiranu tvrdnju da se evolucija može definisati kao „kontrola razvića ekologijom“ (Van Valen, 1973), Gilbert postepeno uvodi koncept „eko-devo“, kojim sredina prestaje da bude beznačajan činilac u ontogeniji (Gilbert, 2001; 2003), a nedugo zatim javlja se i prošireniji „eko-evo-devo“ koncept (Gilbert & Epel, 2008). Ovim nastaje relativno nova oblast, koja ima zadatak da otkrije pravilnosti koje se nalaze u osnovi interakcije između sredine nekog organizma, gena i razvića, kao i da se sva ta saznanja inkorporiraju u teoriju evolucije (Abouheif et al., 2014; Gilbert et al., 2015; Santos et al., 2015). Zbog svog jedinstvenog diverziteta, zglavkari imaju posebnu mesto i ulogu u istraživanjima ovih oblasti bioloških nauka.

Razdeo Arthropoda predstavlja ubedljivo najveću grupu organizama današnjice. O megadiverzitetu ove grupe najbolje svedoče brojevi: oko 1.250.000 opisanih vrsta, od koji je oko 28.000 fosilnih (Zhang, 2011). Grupisane su unutar klade Ecdysozoa, gde su pored njih nalaze još i razdeli Onychophora, Tardigrada, Kinorhyncha, Priapulida, Loricifera, Nematoda i Nematomorpha. Prvi put Ecdysozoa su definisani kao klada isključivo preko filogenetskih stabala upotrebom 18S rRNK gena (Aguinaldo et al., 1997), da bi kao grupa koja je nastala od zajedničkog pretka bila potvrđena nakon obimnih filogenomskih istraživanja (Dunn et al., 2008). Osnovno morfološko obeležje grupe predstavlja periodično odbacivanje egzoskeleta, poznato kao presvlačenje ili „ekdizis“ („*ecdysis*“). Ekdizis sam po sebi predstavlja dobar primer spone između ontogenije i filogenije, obeležje razvića jedne životinjske grupe koje ima upotrebnu vrednost i u filogeniji. Prilikom presvlačenja dolazi do pucanja stare, neelastične kutikule, a životinja se oslobađa ostataka starog hitinskog omotača koji se naziva ekzuvija („*exuviae*“). Ovo je period u kome se menja površina i zapremina jedinke pre no što nova kutikula očvrsne. Presvlačenje je odlika postembrionalnog razvića, period kada dolazi do diskontinuiranih promena kvalitativnih i kvantitativnih osobina jedinke. I samo presvlačenje po sebi se može posmatrati kao jedan diskontinuirani trenutak tokom postembrionalnog života (Brena, 2014). Interperiodi između

dva presvlačenja se u tradicionalnim okvirima biologije označavaju kao stadijumi, tokom čijeg se trajanja postembrionalno razviće nastavlja kontinuiranim promenama karaktera.

Jedan od najslikovitijih objašnjenja postembrionalnog razvića kod zglavkara dato je kroz analogiju sa segmentisanim telom neke vrste iz iste grupe, npr. telo jedne stonoge (Minelli et al., 2006). Uzdužna osa tog tela predstavljala bi trajanje postembrionalnog života, prelazi (granice) između dva segmenta periode presvlačenja, a sami segmenti bi bili stadijumi. Koliko stadijuma u životnom ciklusu date vrste postoji, toliko bi ovo telo posedovalo i segmenata. Iz ovakve analogije može se lako izvesti zaključak da stadijum predstavlja osnovnu strukturalnu, funkcionalnu i vremensku jedinicu procesa razvića. Minelli i Fusco su definisali stadijum kao: „*bilo koji deo postembrionalnog razvića zglavkara između dva presvlačenja, ili nakon poslednjeg adultnog presvlačenja, tokom života jedinke*“ (Minelli & Fusco, 2013). Na odbačenoj ekzuviji nakon presvlačenja ostaje zapis morfoloških karakteristika predhodnog stadijuma, koje su obično kvalitativno i kvantitativno drugačije od onih na istoj „sveže“ presvučenoj jedinki. U osnovi, ovako bi izgledala pojednostavljena verzija tzv. „kutikularnog gledišta“ (eng. *cuticular view*), koncept razvića kod zglavkara ustanovljen od strane Minelija i saradnika (Minelli et al., 2006).

Zbog izrazite metamerije tela i gotovo neograničenih mogućnosti istraživanja mehanizama segmentacije, u proučavanju procesa razvića kod artropoda kao jedan od značajnijih modela izdvajaju se stonoge. Ovi specifični zglavkari su, zbog već pomenutih jedinstvenih odlika segmentacije, izdvojeni u poseban podrazdeo Myriapoda. Ponovno potvrđivanje monofilije Myriapoda smatra se jednim od najvećih uspeha upotrebe molekularnih metoda u definisanju internih filogenetskih odnosa (Regier et al., 2008). Podrazdelom je obuhvaćeno preko 15.000 vrsta, grupisanih unutar četiri klase: Chilopoda (oko 3150 vrsta), Symphyla (195 vrsta), Pauropoda (835 vrsta) i Diplopoda (više od 11.000 vrsta) (Minelli, 2011a; Scheller, 2011; Szucsich & Scheller, 2011; Enghoff et al, 2015). Monofilija svake od ovih filogenetskih linija je snažno podržana morfološkim, razvojnim, molekularnim i fosilnim dokazima (Dohle, 1980; 1997; Kraus, 1997; Edgecombe & Giribet, 2002; Shear & Edgecombe, 2010). Među stonogama, naročito pogodni taksoni za proučavanje procesa segmentacije se nalaze unutar klase Chilopoda. Transformacija prvog

para ekstremiteta za hodaње i odgovarajućeg trupnog segmenta u otrovni injekcioni aparat, kao adaptacija na predatorski način života, predstavlja jedinstvenu odliku klase. Oko 3.150 vrsta do sada opisanih unutar ove grupe, klasifikovano je u preko 400 rodova, 24 porodice i pet redova (Bonato et al., 2011). Recentni redovi hilopoda (Scutigermorpha, Lithobiomorpha, Craterostigmomorpha, Scolopendromorpha i Geophilomorpha) prepoznati su pojedinačno kao monofiletski entiteti koji pokazuju tendenciju povećanja broja segmenata tokom evolucione istorije (Edgecombe & Giribet, 2007). Unutar klase otkriven je i jedan izumrla red, Devonobiomorpha, sa samo jednom opisanom vrstom (Shear & Bonamo, 1988).

1.1. ONTOGENETSKI OBRASCI CHILOPODA

Da bi se sagledala i razumela raznolikost ontogenetskih mehanizama koja se sreće kod zglavkara, kao i kako ovi mehanizmi mogu evoluirati, neophodno je detaljno proučiti osnovne razvojne pravce kod svih glavnih filogenetskih linija ove jako diverzifikovane grupe. Kao jedna od takvih osnovnih linija, sa ogromnim potencijalom u dešifrovanju biologije razvića artropoda, svakako je i klasa Chilopoda. Zbog starosti grupe i ontogenetske raznolikosti pojedinačnih redova, kao i jasne monofilije istih, klasa je izuzetno interesantna sa aspekta izučavanja evolucije ontogenetskih pravaca kod zglavkara. Upravo sama starost predstavnika ovog taksona (Shear & Edgecombe, 2010), trebala je da bude najbolja preporuka za povećano interesovanje proučavanja njihove razvojne biologije. Međutim, proučavanje razvića Chilopoda postaje popularno tek u poslednjih četvrt veka, a kao glavni razlog mogla bi se navesti njihova metamerija tela i pokušaji razumevanja mehanizma segmentacije. Ipak, i pored ove progresije, još uvek se malo zna o njihovom razviću.

Najopštija generalizacija razvića hilopoda, kao procesa koji traje neprekidno tokom čitavog njihovog životnog ciklusa, podrazumeva podelu na embrionalni i postembrionalni period razvića. Embrionalna faza i samo razviće kod hilopoda, započinje oplodnjem jajeta, a njen „vidljivi“ deo nastupa polaganjem jaja od strane ženke. Tokom embrionalne faze, odvijaju se najkrupnije i najznačajnije promene važne za izgled jedinke (Scholtz & Wolff,

2013). Od oplodjenog jajeta, u seriji transformacija unutar jajne opne (brazdanje, periferna migracija, gastrulacija, segmentacija i organogeneza), dolazi se do uspostavljanja uzdužne ose tela i naznaka pojedinačnih telesnih struktura i segmenata. Završetak embrionalne faze vezuje se za fenomen izleganja, odnosno proces pucanja horiona (jedinog embrionalnog presvlačenja) (Brena & Akam, 2012). Ovaj događaj predstavlja granicu između dva glavna perioda razvića - napuštanjem jajne opne započinje postembrionalni život jedinke. Prvi postembrionalni stadijum zadržava mnoge embrionalne, ali dobija i niz progresivnih odlika, koje će u seriji transformacija (presvlačenja) dovesti do adultnog izgleda individue.

Postembrionalno razviće hilopoda ogleda se u dva različita modela razvića: anamorfoze (Scutigermorpha, Lithobiomorpha i Craterostigmomorpha) i epimorfoze (Scolopendromorpha i Geophilomorpha). Anamorfoza i epimorfoza su kod hilopoda, po prvi put prepoznati kao filogenetske odrednice još krajem XIX veka, kada je i predložena podela klase Chilopoda na Anamorpha i Epimorpha (Haase, 1880; 1881). Osnovne razlike između ove dve grupe, ogledaju se u morfološkim karakteristikama prvog postembrionalnog stadijuma. Nakon izleganja, jedinke anamorfni vrsta se odlikuju nepotpunim brojem trupnih segmenata i nogu. Adultni (kompletan) broj segmenata se postiže dodavanjem novih segmenata, u seriji presvlačenja tokom rane postembriogeneze. Dodavanje segmenata presvlačenjem prestaje nakon dostizanja adultnog broja. U nastavku životnog ciklusa, svakim sledećim ecdizisom dešavaju se kvalitativne i kvantitativne promene određenih morfoloških struktura (veličina, pokrivenost setama, obojenost, itd), jedinka raste, ali se ne menja broj segmenata. Ovo je upravo razlog zašto je anamorfoza kod Chilopoda zapravo hemianamorfoza (Minelli & Sombke, 2011). Kraj embrionalnog razvića kod Epimorpha odlikuje se adultnim brojem segmenata prvog postembrionalnog stadijuma. Čitav proces embrionalnih i početnih postembrionalnih transformacija mlade jedinke kod epimorfni stonoga, prostorno je vezan za leglo i majčinsku brigu. Anamorfne stonoge, uz izuzetak dve vrste reda Craterostigmomorpha, nemaju produženu brigu o potomstvu (Edgecombe & Giribet, 2007).

Kod Anamorpha, odmah po izleganju, mlade jedinke su malih dimenzija, blede boje, sa funkcionalnim trahealnim sistemom i dobro razvijenim ekstremitetima, izrazito aktivne. Postembriogeneza ove grupe podeljena je u dve faze: anamorfnu i epimorfnu.

Mlade jedinke, sa nepunim brojem segmenata i nogu (anamorfna faza), obično se označavaju „larvama“. Broj „larvalnih“ stadijuma je različit od grupe do grupe. Tako se kod Scutigermorpha razlikuje šest „larvalnih“ stadijuma koji imaju 4, 5, 7, 9, 11 i 13 pari ekstremiteta, a imenovani su kao: *agenitalis I i II*, *imaturus*, *prematurus*, *pseudomaturus* i *maturus*, a stadijum *imaturus* već počinje sa aktivnim hranjenjem (Verhoeff, 1902-25; Murakami, 1956; 1958; 1959a; 1959b; Dohle, 1970). Ključna obeležja za razlikovanje „larvalnih“ stadijuma, pored broja nogu, su broj antenomera, spinulacija nogu i broj tarzalnih segmenata. Za opisivanje anamorfne faze postembrionalnog razvića kod Lithobiomorpha, u upotrebi je terminologija predložena od Vierhova (Verhoeff, 1902-25), upotrebljena za opis postembrionalnog razvića vrste *Lithobius forficatus* (Linnaeus, 1758). On je razlikovao ukupno šest „larvalnih“ stadijuma: *fetus* (stadijum koji probija horion) i *larva I* do *V*. Prvi stadijum koji se aktivno hrani je *larva II* (Scheffel, 1969). Kod reda Craterostigmomorpha, anamorfoza je redukovana na jedan „larvalni stadijum“ sa 12 pari ekstremiteta, a adultni broj se postiže već posle samo jednog presvlačenja (Manton, 1965; Dohle, 1985).

Epimorfna „postlarvalna“ faza anamorfni hilopoda jedino je dobro istražena kod Lithobiomorpha. Kod preostala dva reda, saznanja o ovom periodu gotovo ne postoje. Karl Vierhof je na primeru *L. forficatus*, a identično kao i Rober Žoli na francuskoj populaciji iste vrste, opisao ukupno sedam „postlarvalnih“ stadijuma (Verhoeff, 1902-25; Joly, 1966). Anderson je na populaciji iste vrste iz Švedske opisao devet stadijuma (Andersson, 1976). Na gajenom materijalu različitih Lithobiomorpha u laboratorijskim uslovima, opisano je od 5-9 „postlarvalnih“ stadijuma (Andersson, 1978; 1980; 1981a; 1982; 1983; 1984a; 1984b; Kos, 1997). Ukupno šest stadijuma iz prirodnih populacija je opisano kod vrste *Eupolybothrus transsylvanicus* (Latzel, 1882) (Mitić & Tomić, 2008). Postoje indicije da je kod lithobiomorfa broj epimorfni stadijuma species-specifičan, uz postojanje i intraspecijske varijabilnosti duž areala (Andersson, 1981b).

Sa druge strane, postembrionalno razviće Epimorpha se takođe može predstaviti kroz dve faze: ranu i kasnu postembriogenezu. Podela je čisto veštačka i uspostavljena da bi se lakše mogla pratiti dva prostorno i funkcionalno različita dela postembriogeneze. Čitava rana postembriogeneza epimorfa je vezana za brigu o potomstvu, a obuhvata period

razvića unutar legla od izleganja iz jajne opne do poslednjeg presvlačenja u stadijum koji napušta leglo (Vedel & Arthur, 2009). Kasna postembriogeneza epimorfa podrazumevala bi sve razvojne promene koje se dešavaju tokom slobodnoživeće faze, odnosno nakon napuštanja majčinskog „zagrljaja“ pa sve do kraja životnog ciklusa.

I dok savremena tumačenja kladu Epimorpha smatraju monofiletskim taksonom, Anamorpha danas imaju, pre svega, značaj u definisanju netaksonomske grupe sa istim razvojnim obrascem, ali bez filogenetskog značaja. Do ovoga je došlo nakon utvrđivanja veće bliskosti Lithobiomorpha u odnosu na Epimorpha (podklasa Pleurostigmophora), nego Scutigeromorpha (Edgecombe & Giribet, 2007).

1.1.1. EMBRIONALNO RAZVIĆE EPIMORPHA

Pod pojmom embrionalnog razvića obuvačen je period najranijih faza životnog ciklusa, koji kod većine artropoda podrazumeva vremenski interval od polaganja jaja pa sve do pucanja horiona, odnosno izleganja iz jajne opne. Proučavanje ovog razvojnog perioda kod stonoga ima tradiciju dugu gotovo jedan i po vek (Metschnikoff, 1871; 1872; 1874; 1875; Sograff, 1882; 1883), pa bi se možda očekivala daleko veća istraženost procesa formiranja novih jedinki kod ove grupe. Međutim, najveći deo onoga što i danas znamo o ovoj problematici zasnovan je upravo na starijim istraživanjima, urađenim na relativno malom broju vrsta. Otuda, pri korišćenju starih literaturnih podataka, istraživači se danas sreću sa dvostrukim problemom: 1) imajući u vidu tehničku ograničenost opreme tog vremena, neophodno je oprezno prihvatanje činjenica opisanih u starim radovima; 2) generalizacija razvojnih obrazaca obuhvata sve klase, iako je analizirano na samo nekoliko vrsta (Brena, 2015). Tako se o embriogenezi Symphyla i Pauropoda govori samo na osnovu opisa urađenih na po jednoj vrsti (Tiegs, 1940; 1947). U slučaju klasa Diplopoda i Chilopoda, postoji nešto više studija na ovoj problematici, ali uz takođe ograničen broj vrsta sa detaljno opisanim embrionalnim razvićem.

Uopšte, može se reći da broj publikacija koje se tiču embrionalnog razvića Chilopoda nije naročito veliki. Od onih najstarijih, vezanih za drugu polovinu XIX veka, sve do danas, istraživanja najranijeg perioda razvića hilopoda nisu podrazumevala

značajnija poređenja između redova, već su obično zasnovana na opisu samog mehanizma kod pojedinih vrsta datih redova, i to: kod Scutigeromorpha (Dohle, 1970; Knoll, 1974), Lithobiomorpha (Hertzel, 1983; 1984; 1985; Kadner & Stollewerk, 2004), Scolopendromorpha (Heymons, 1898; 1901; Ivanov, 1940; Dawydoff, 1956; Whittington et al., 1991; Sakuma & Machida, 2002; 2003; 2004; 2005) i Geophilomorpha (Metschnikoff, 1875; Sograff, 1882; 1883; Chipman et al., 2004; Brena & Akam, 2012). Embriogeneza dve recentne vrste iz reda Craterostigmomorpha do sada nije proučavana. Svi značajniji revijski prikazi embiologije stonoga (Johannsen & Butt, 1941; Anderson, 1973; Gilbert, 1997), skoro isključivo su zasnovani na Hejmonsovom opisu embriogeneze kod roda *Scolopendra* Linnaeus, 1758 (Heymons, 1901).

Jaja svih grupa Myriapoda pokazuju sličnu strukturnu organizaciju (Anderson, 1973). Ovalnog su ili sferičnog oblika, i kao kod većine artropoda, tipične centolecitne građe, sa nukleusom smeštenim u središtu velike centralne mase žumanceta. Oko centralno postavljenog jedra nalazi se tanak prsten citoplazme, oko koga je raspoređena velika masa gusto akumuliranih žumancetnih granula. Površinu jajeta obavija jedna membrana, obično označena kao *horion*. Između horiona i žumancetne formacije nalazi se tanak sloj periferne citoplazme (*periplazma*). Veličina jaja kod stonoga varira od nekoliko delova milimetra do nekoliko milimetara. Najveće dimenzije sreću se kod Chilopoda, kod kojih su u proseku 1-2 mm (Brena, 2015). Kod vrste *Scolopendra cingulata* Latreille, 1829 zabeležene su dimenzije ovoidnih jaja od 3 mm (Heymons, 1901); jaja vrste *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) su prečnika 1-2 mm (Dohle, 1970), dok su kod Geophilomorpha zabeležene dimenzije od 1,2-1,3 mm za vrstu *Clinopodes flavidus* C. L. Koch, 1847 (Mitić, 2012), odnosno 0,7-1,3 mm kod vrste *Strigamia maritima* (Leach, 1817) (Brena & Akam, 2012). Zabeleženo je da Diplopoda u proseku polažu sitnija jaja od Chilopoda; najveće zabeležene dimenzije jaja registrovane su kod vrsta *Strongylosoma guerini* (Gervais, 1836), sa prečnikom 1-3 mm (Metschnikoff, 1874) i *Platyrrhacus amauros* Attems, 1897, prečnika od 0,96 mm (Pflugfelder, 1932), zatim *Glomeris marginata* (Villers, 1789), sa dijametrom jaja 0,7-0,8 mm (Dohle, 1964), dok su najmanje dimenzije zabeležene kod vrsta *Polyxenus lagurus* (Linnaeus, 1758) sa 0,35 mm (Metschnikoff, 1874) i *Polydesmus abchasius* Attems, 1898 sa prečnikom od samo 0,3 mm (Lignau, 1911). Kod klase

Symphyla, na vrsti *Hanseniella agilis* Tiegs, 1939 registrovan je sferičan oblik jaja prečnika 0,37 mm (Tiegs, 1940), a najmanje dimenzije kod stonoga uopšte zabeležene su na pauropodnoj vrsti *Pauropus sylvaticus* Tiegs, 1943 koja produkuje sferična jaja prečnika 0,11 mm (Tiegs, 1947).

Rano brazdanje Myriapoda pokazuje određena odstupanja među grupama, što može imati i filogenetski značaj. Sa jedne strane, grupa stonoga označenih kao Progoneata (uključuje klase Diplopoda, Pauropoda i Symphyla) odlikuje se tipičnim holoblastičnim (potpunim) brazdanjem kojim nastaje celoblastula (oblik šuplje lopte). Ova transformacija je uglavnom praćena sekundarnom redukcijom žumanceta. Nasuprot progoneatnim stonogama, klasa Chilopoda pokazuje nešto veću varijabilnost, od klasičnog meroblastičnog (površinskog), pa do neke vrste prelaznog tipa između ova dva osnovna tipa brazdanja (Scholtz & Wolff, 2013). Filogenetski značaj ovakve osobine ogleda se u dokazanoj monofiliji sestrinskih grupa Progoneata i Chilopoda (Regier et al., 2010; Shear & Edgecombe, 2010). Izvorni (predački) tip brazdanja kod stonoga do današnjih dana je ostao misterija za evoluciju biologiju razvića.

Najveći deo recentnih Chilopoda odlikuje se atipičnim intermedijarnim tipom brazdanja, između potpunog i površinskog. Kod većine hilopoda, opšta šema embrionalnog razvića podrazumevala bi da tokom ranog brazdanja dolazi do intralecitne deobe nukleusa (deobe unutar žumanceta, bez citokineze), nakon čega ćerke nukleusi (*energide brazdanja*) migriraju ka perifernoj periplazmi. Ovde one nastavljaju svoju deobu sve dok gusto ne ispune periplazmu. Uz membranu ćelije tada počinju da se diferenciraju pojedinačne jednojedarne ćelije, jedna uz drugu. U tom trenutku embrion se nalazi u stadijumu periblastule, izgrađen je od žumancetne sfere sa nekoliko zaostalih razbacanih energida i pokriven je tankim slojem ćelija označenih kao *blastoderm* (Brusca et al., 2016). Cilj samog ranog brazdanja jeste formiranje blastoderma, koji zatim preuzima ključnu ulogu u odvijanju kasnijih embrionalnih koraka. Na samom početku brazdanja, nakon samo nekoliko intralecitnih jedarnih deoba, a gotovo paralelno sa ovim procesom, žumance se razbija na radijalne blokove poznate kao *žumancetne piramide* (Sograff, 1883; Heymons, 1901; Dawidoff, 1956; Chipman et al., 2004). Ovi blokovi su bezjedarni i predstavljaju apomofnu odliku Pleurostigmophora (klade koja kod Chilopoda ne uključuje jedino red

Scutigeromorpha). Formiranje ovakvih odeljaka žumanceta do danas nije registrovano samo kod Scutigeromorpha, koje se odlikuju meroblastičnim tipom brazdanja (Knoll, 1974). Žumancetne piramide se javljaju i kod drugih grupa stonoga, kao i kod mnogih rakova, ali u ovim slučajevima pojedinačne piramide uvek sadrže po jedan nukleus (energidu), dokaz da se radi o potpunom tipu brazdanja (Anderson, 1973). Kod Chilopoda, granice između pojedinačnih piramida predstavljaju puteve kojima energide migriraju iz centra ka periplazmi. Po formiranju blastoderma, ovakve formacije se postepeno dezintegrišu i javlja se prelaz ka klasičnom površinskom tipu brazdanja.

Indirektni prenos spermatozoida i oviparija, kao tipične reproduktivne odlike Chilopoda, uslovile su povećanu potrebu za postojanjem većih količina žumanceta u jajetu. Ovakva evoluciona promena mogla je usloviti prelazak sa holoblastičnog na meroblastično brazdanje. Međutim, na osnovu detaljnog opisa embrionalnog razvika kod vrste *Strigamia maritima*, kao i analize njenih žumancetnih piramida, sugerise se mogućnost da upravo ovi odeljci mogu ukazivati da kod Geophilomorpha, ali i svih drugih Myriapoda postoji samo holoblastični tip brazdanja (Brena & Akam, 2012). Drugim rečima, mišljenje da je kod Chilopoda zastupljeno površinsko brazdanje predstavlja zabluđu, do koje se došlo zbog postojanja i pogrešnog tumačenja žumancetnih piramida. U prilog ovoj tvrdnji idu i neka starija tumačenja. Zograf govori o piramidama kao o blastomerama nastalim završetkom ranog brazdanja (Sograff, 1883). Takođe, Heymons ih je posmatrao kao strukture ćelijske prirode, za koje međutim nije pronašao vezani nukleus (Heymons, 1901). Da bi dopunili ovo, Brena i Akam (2012) su dodali objašnjenje kako ove piramide poseduju prva ćelijska tela na unutrašnjem kraju i aktinske filamente na marginama samih odeljaka, i zaključili da sve to ukazuje na kontinuitet žumancetnih piramida u odnosu na prve blastomere. Međutim, ukoliko se njihovo mišljenje i pokaže ispravnim, tvrdnja da sve Myriapoda pokazuju potpuno brazdanje bez studija na drugim grupama, u najmanju ruku je preuranjena. Naročito ako se uzme u obzir čuvena studija na skutigeromorfama, koja sugerise da je brazdanje kod ovih hilopoda površinsko i bez žumancetnih piramida (Knoll, 1974). Ukoliko se kombinuju tvrdnje da se kod svih glavnih grupa hilopoda javlja površinsko brazdanje i interni filogenetski odnosi po kojima su Geophilomorpha smeštene unutar

Pleurostigmophora (Edgecombe & Giribet, 2004), postoji opravdanost da se površinsko brazdanje smatra predačkim tipom brazdanja svih Chilopoda (Scholtz & Wolff, 2013).

Bez obzira koji tip brazdanja se javlja kod stonoga i drugih grupa zglavkara, konačni ishod biće formiranje blastoderma. U nastavku embrionalnog razvića sledi prilično univerzalan proces migracije ćelija i agregacija na jednoj strani jajeta bogatog žumancetom (Scholtz & Wolff, 2002). U početku, dok je ovaj skup malih dimenzija, naziva se *germinativni* ili *klicin disk*, a izgrađen je od cilindričnih ćelija koje se lako razlikuju od okolnih kuboidnih ćelija ostataka blastoderma. Nakon uzdužnog rasta i povećanja površine, struktura se menja u *germinativnu* ili *klicinu traku*. Germinativna traka se proteže duž uzdužne ose embriona i obeležava buduću ventralnu stranu jedinke. Istovremeno, ona predstavlja embrion u užem smislu, dok se ostatak jajeta transformiše u ekstraembrionalno tkivo (Scholtz & Wolff, 2013).

Formiranu germinativnu traku čine ektoderm i mezoderm. Oba klicina lista formiraju metamerno organizovane strukture koje učestvuju u segmentaciji. Jedno od češćih pitanja u embriologiji zglavkara je da li postoji određena hijerarhija u odnosu ektoderma i mezoderma prema segmentaciji. Drugim rečima, da li je mezodermalna segmentacija glavna i da li ona pokreće pojavu segmentisanih ektodermalnih struktura, ili je obrnuto. Postoje određene indicije da su kod rakova metamerne strukture poreklom iz mezoderma indukovane segmentacijom ektoderma i da čitavom segmentacijom upravlja upravo ovaj klicin list (Hannibal et al., 2012). Međutim, za ostale grupe to nije potvrđeno i ostaje kao zadatak da se utvrdi da li ovo pravilo važi i za artropode generalno.

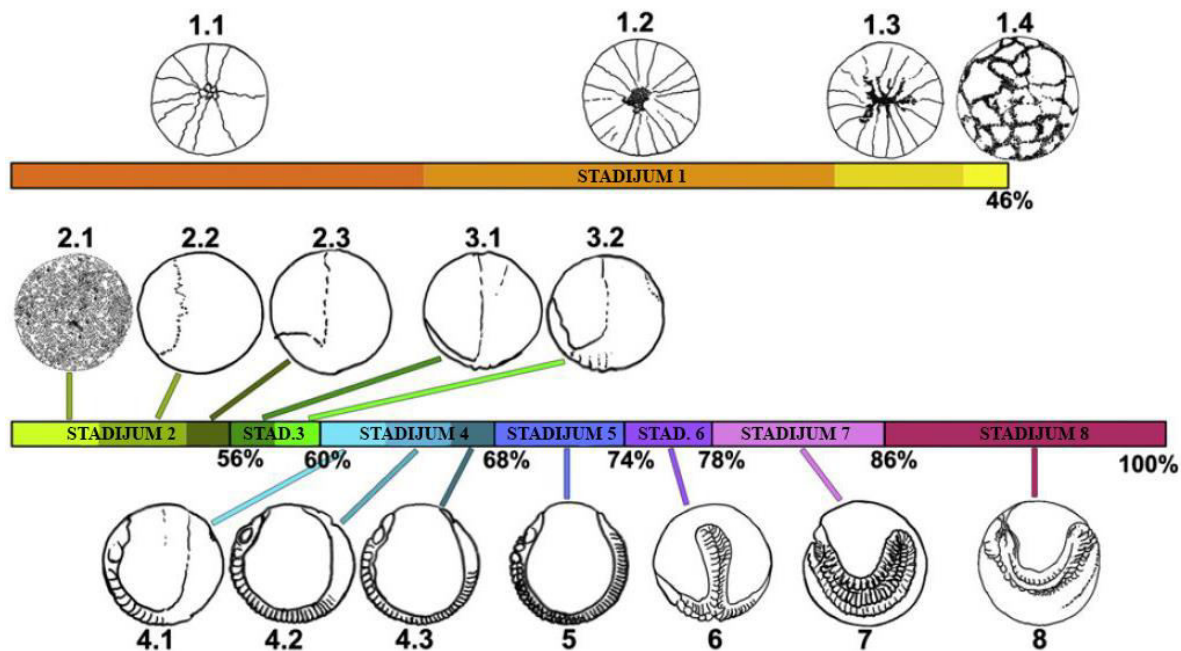
Kod većine artropoda, klicina traka leži na površini žumanceta. Sa napredovanjem razvića, bočne strane rastu prema dorzalnoj, čime započinje diferencijacija bočnih i dorzalnih struktura, što na kraju rezultira dorzalnim zatvaranjem (Scholtz & Wolff, 2013). Ovim se žumance zatvara unutar embriona, a sam embrion ostvaruje svoj trodimenzionalni oblik. S obzirom da je pojava klicine trake široko rasprostranjena među svim artropodskim grupama (plus srodni filum Onychophora), može se govoriti kao o apomorfnoj odlici ovih grupa (Scholtz, 1997). Takođe, ovaj embrionalni period bi mogao biti definisan kao stadijum u kome se uspostavlja plan građe tela artropoda i koji je izuzetno konzervativan, tj. slabo podložan evolucionim promenama (Peel et al., 2005).

U savremenoj analizi dalje embrionalne sudbine germinativne trake kod zglavkara nemoguće je ne pomenuti tzv. koncept *dugi zametak* nasuprot *kratkom zametku*, zasnovan na komparativnoj studiji embriologije insekata (Krause, 1939). U svom ekstremu, razviće kratkim zametkom podrazumeva da germinativna traka sadrži samo materijal za glavene režnjeve, dok ostatak tela sukcesivno pupi ka posteriornom kraju tela. U suprotnom ekstremu, razviće dugim zametkom podrazumeva da se za izgradnju čitavog embriona materijal nalazi u klicinoj traci, kao i da od početka njenog formiranja, gotovo istovremeno nastaju i segmenti duž čitave trake (Scholtz, 1997). Stonoge pokazuju određenu varijabilnost u pogledu tipa razvića zametka; Diplopoda i Chilopoda pokazuju prelazne odlike od kratkog ka intermedijarnom tipu zametka (Dohle, 1964; Hertzel, 1985; Hughes & Kaufman, 2002b; 2002c; Chipman et al., 2004; Brena & Akam, 2012; Janssen, 2012). Kod simfila i pauropoda, germinativna traka pokazuje karakteristike intermedijarnog zametka (Tiegs, 1940; 1947).

Kod Chilopoda, u skladu sa prisutnim tipom zametka, germinativna traka veći deo svog ćelijskog materijala ulaže u izgradnju glave i nekoliko prvih segmenata. Dodavanje novih segmenata do postizanja punog embrionalnog broja, dešava se pupljenjem posteriorne zone klicine trake, poznate i kao *zona rasta* (eng. *growth zone*). Ova zona je široko zastupljena kod raznih grupa zglavkara, a definiše se kao region u posteriornom delu germinativne trake sa izraženim ćelijskim deobama (Liu & Kaufman, 2005). Segmenti najpre počinju da se naslućuju na jednom kraju (inicijalne segmentarne kaskade), a zatim se njihov broj povećava u seriji, da bi se nakon dostizanja punog broja segmentarnih pregrada javili i začeci ekstremiteta (antena i nogu za hodanje) (Chipman et al., 2004; Brena & Akam, 2012).

Paralelno sa procesom segmentacije, započinje i proces organogeneze. Formiranje embrionalnog digestivnog sistema započinje fleksijom ektoderma (od koga nastaju prednje i zadnje crevo sa stomodeumom i proktodeumom), a završava se uspostavljanjem kontakta sa srednjim crevom koje je endodermalnog porekla. Mezoderm proliferiše ka unutrašnjosti formirajući uzdužnu gastralnu brazdu, u kojoj se smešta buduće crevo. Čelije budućeg creva okružuju i postepeno počinju da apsorbuju veliku centralnu masu žumanceta (Dawidoff, 1956). Ovaj region će se tokom dalje embriogeneze, a nakon fleksije unutar

zaostale žumancetne mase, diferencirati u ventralnu stranu jedinke. Suprotna strana, kao što je već naglašeno, diferencira se u dorzalni ekstraembrionalni ektoderm (Heymons, 1901).



Slika 1. Šematski prikaz embrionalnog razvića, svih stadijuma i podstadijuma, kao i procentualnog trajanja stadijuma u odnosu na čitavu embriogenezu, kod epimorfne vrste *Strigamia maritima* (Leach, 1817) (preuzeto iz Brena & Akam, 2012).

Noviji opisi embrionalnog razvića Chilopoda bazirani su isključivo na epimorfnoj vrsti *Strigamia maritima*, koja se u poslednjih pet decenija izdvojila kao najznačajniji model organizam za opisivanje toka, procesa i mehanizama razvića ovih životinja. U izuzetno detaljnom opisu embrionalnog razvića ove vrste iz 2004. godine, ukupno je izdvojeno sedam embrionalnih stadijuma (Chipman et al., 2004). Ponovni opis od strane Brene i Akama (2012), istovremeno i najdetaljniji opis embrionalnog razvića jedne vrste stonoga do sada, sugerše da od momenta polaganja jaja do izleganja iz jajne opne, postoji ukupno osam stadijuma (slika 1). Stadijumi po hronologiji javljanja su: 1) brazdanje i periferna migracija; 2) blastoderm, gastrulacija i cefalična kondenzacija; 3) rana faza segmentacije; 4) srednja faza segmentacije — glavna faza dodavanja trupnih segmenata; 5)

završna faza segmentacije — segmentacija pre-fleksije; 6) dorzo-ventralno savijanje (fleksija) embriona; 7) post-fleksija, pre-apoliza stadijum (pri čemu se pod pojmom apoliza kod Arthropoda podrazumeva odvajanje kutikule od epidermisa); 8) embrionalna apoliza, tamnjenje embrionalnog zuba i formiranje poslednja dva telesna segmenta. Većina stadijuma, naročito početnih, obuhvata veći broj pojedinačnih embrionalnih događaja unutar svakog, koji bi se mogli označiti i kao podstadijumi (slika 1). Prisustvo ovih podjedinica unutar stadijuma, kao i sami nazivi stadijuma, pokazuju koliko je embrionalno razviće epimorfa kompleksan i kontinuiran proces. Brena i Akam (2012) su svoj precizni opis embrionalnih stadijuma izveli u laboratorijskim uslovima, tako da su utvrdili i vremenske okvire za svaki pojedinačni stadijum. Čitav proces embrionalnog razvića završava se izleganjem, čime se prelazi na rano postembrionalno razviće.

1.1.2. POSTEMBRIONALNO RAZVIĆE EPIMORPHA

Kako su istakli Mineli i saradnici, dva događaja su presudna u opisivanju postembrionalnog razvića zglavkara: izleganje, kao početna tačka, i presvlačenje u prvi (ili jedini) adultni stadijum (Minelli et al., 2006). Opisivanje granica između embriona/juvenilnih jedinki i juvenilnih jedinki/(sub)adulta u većini slučajeva je problematično i krajnje arbitrarno. Osnovno pitanje je kako kvalifikovati stadijum izleganja, kao embrionalni ili postembrionalni stadijum. Nesumljivo je da se radi o prelaznom stadijumu, s obzirom da se jedinka još uvek nalazi unutar horiona, ali njegova spoljašnja površina naprsla. Opisujući ranu postembriogenezu kod Geophilomorpha, Vedel i Artur su izleganje predstavili kao poslednji embrionalni stadijum (Vedel & Arthur, 2009). Slično interpretiranje sugerišu Mineli i Sombke, uz tvrdnju da se izleganje može uslovno posmatrati kao homologi razvojni stadijum kod oba epimorfna reda (Minelli & Sombke, 2011).

Tradicionalno, postembrionalno razviće stonoga moglo bi se prikazati kao zbir ukupnog broja presvlačenja tokom životnog ciklusa jedinke. Prilikom opisivanja postembrionalnog razvića Epimorpha, jedna od problematičnih oblasti jeste veštačka i čisto terminološka podela na ranu i kasnu fazu. Kod ovih životinja, čitava rana postembriogenez

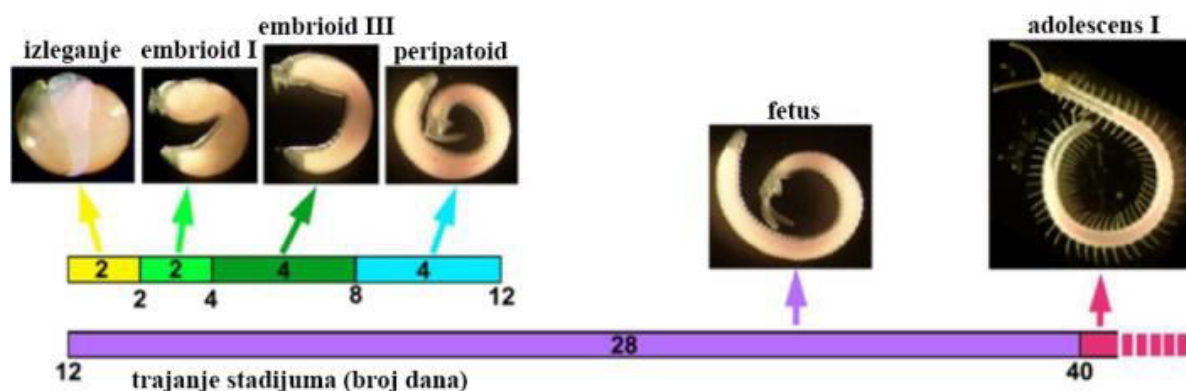
je vezana za leglo i majčinsku brigu (Vedel & Arthur, 2009). Napuštanje legla od strane mladih jedinki može biti prepoznato kao potencijalna granica između ranog i kasnog postembrionalnog života. U tom slučaju, čitava kasna postembriogeneza mogla bi biti opisana kao serija kontinuiranih i diskontinuiranih promena nakon započinjanja samostalnog života, a poslednji stadijum u leglu može se takođe definisati kao prvi juvenilni stadijum (prvi stadijum nezavisan od legla i majčine brige). Na osnovu izveštaja Luisa, ovaj prelazni stadijum (označen kao stadijum *adolescens I*) kod vrste *Strigamia maritima* egzistira dosta duže kao nezavisan nego kao zavisen od legla (Lewis, 1961). Isti stadijum je i kod vrste *Cryptops hortensis* (Donovan, 1810) prepoznat kao poslednji stadijum u leglu (Mitić et al., 2012a). Brena (2014) predlaže termin *embrioid* za sve stadijume rane postembriogeneze kod *S. maritima*. Ovaj termin nije potpuna novost, s obzirom da je već upotrebljen za slične stadijume kod nekoliko različitih vrsta zglavkara (Minelli & Fusco, 2013). Ukoliko bi se termin *embrioid* prihvatio i primenio na sve Epimorpha, on bi obuhvatao sve razvojne promene od pucanja horiona i izleganja prvog postembrionalnog stadijuma, sve do poslednjeg stadijuma u leglu (prvog juvenilnog stadijuma, *adolescens I*), koji ne bi bio obuhvaćen ovim terminom. Razviće obuhvaćeno ovom fazom moglo bi se nazvati *embrioidno razviće*, a tek stadijumi koji su nezavisni od roditeljske brige prolazili bi kroz postembrionalno razviće. Na ovaj način bi se konstruisao trofazni model razvića epimorfni stonoga.

Ne postoji mnogo publikacija koje se suštinski bave ranim postembrionalnim razvićem Epimorpha. Većina njih urađena je na različitim geofilomorfim vrstama. Za posthorionske stadijume u leglu, do formiranja adultnog izgleda jedinke, obično su korišćeni nazivi „larvalni stadijumi“ (Weil, 1958; Prunescu & Căpușe, 1971; Økland, 1984). Na ovome se može primetiti pokušaj uspostavljanja određene analogije sa razvićem anamorfni stonoga, gde su ovi termini ustaljeni. Delimično, ovu terminologiju koristi i Luis, kako bi *embrioidne* stadijume odvojio od „post-larvalnih“ (Lewis, 1981). Kao što je već naglašeno, Brena (2014) prekida sa ovakvom praksom i ove larvalne stadijume definiše kao *embrioidni*, dok za postlarvalne stadijume koristi naziv *juvenilni*, kojim opisuje sve preadultne postembrionalne stadijume.

Prvi detaljni opis embrioidnih stadijuma *Geophilomorpha* dat je na vrsti *Dicellogophilus carniolensis* (C. L. Koch, 1847), sa definisanjem stadijuma „peripatoid“ i „fetus“ (Verhoeff, 1902-25). Od ovog trenutka, dva predložena termina su široko prihvaćena i upotrebljavana u nekoliko studija (npr. Weil, 1958; Lewis, 1961; Prunescu & Căpușe, 1971). Većina novih radova rane postembriogeneze urađena je na vrsti *Strigamia maritima* (Johanstone & Arthur, 2002; Horneland & Meidell, 2009; Vedel & Arthur, 2009; Brena, 2014). Postembrionalno razviće dve vrste roda *Clinopodes* C. L. Koch, 1847 prikazano je u disertaciji Bojana Mitića (2012). Nakon istraživanja Karla Brene (2014), u laboratorijskim uslovima, ustanovljena su ukupno četiri presvlačenja, i čitavo embrioidno razviće *S. maritima* podeljeno je na pet stadijuma: *proembrioid I, II i III, peripatoid* i *fetus* (slika 2).

Broj publikacija sa ranim postembrionalnim razvićem *Scolopendromorpha* još je manji i sa mnogo većom terminološkom konfuzijom. Najčešće se ne pravi razlika između embrionalnih i kasnijih stadijuma. Heymons kod vrsta *Scolopendra cingulata* Latreille, 1829 i *S. dalmatica* C. L. Koch, 1847, u opisu razvića unutar legla prepoznaje dva glavna stadijuma (embrionalni i adolescens I) i jedan intermedijarni stadijum koji je nazvao fetus (Heymons, 1901). Ovo je istovremeno i prva upotreba ovog naziva embrioidnog stadijuma. Lorens za isti razvojni period vrste *Cormocephalus multispinus* (Kraepelin, 1903) registruje ukupno šest stadijuma, po tri embrionalna i adolescens stadijuma (Lawrence, 1947). Sličan obrazac i terminologija su primenjeni kod još nekoliko skolopendromofi (Brunhuber, 1970; Siritwut et al., 2014). Kroz sve ove opise se provlače termini „larva“ i „larvalni stadijum“, koji su u savremenim opisima neprihvatljivi za epimorfne stonoge. Prvi usklađeniji opis posthorionskih stadijuma sa istim kod *Geophilomorpha*, javlja se nakon studije Dugona i saradnika, gde su tokom praćenja razvića otrovnog aparata izdvojena četiri postembrionalna stadijuma: dva postembrionika (I i II), i po jedan fetus i adolescens (Dugon et al., 2012). Kada je u pitanju rana postembriogeneza roda *Cryptops* Leach, 1814, radi se o nedovoljno detaljnim i nepotpunim opisima na svega tri vrste: *C. anomalans* Newport, 1844, *C. hortensis* i *C. australis* Newport, 1845 (Fabre, 1857; Verhoeff, 1902-25; Lawrence, 1947).

Značajno je napomenuti da Fabre (1857), u jednoj od istovremeno najstarijih publikacija koja se tiče rane postembriogeneze kod hilopoda, iznosi veoma interesantnu konstataciju vezanu za razviće mladih jedinki na vrsti *C. anomalans* (navedeno kao *C. savignyi* Leach, 1817), po kojoj postoji manjak delova usnog aparata na prvim postembrionalnim stadijumima. Po njegovim rečima, pod mikroskopom se vidi samo „*zaobljeni otvor sa resastim ivicama, smešten između usnih ekstremiteta*“. Ovakav primer predstavlja dobru potvrdu o potrebi kritičkog zapažanja i rezultata nastalih tokom XIX veka, a kao posledica ograničenja opreme korišćene u tom periodu (Brena, 2015).



Slika 2. Šematski prikaz embrioidnog razvića i trajanja stadijuma (broj dana) kod epimorfne vrste *Strigamia maritima* (Leach, 1817) (preuzeto iz Brena, 2014).

Za razliku od embrionalnog i ranog postembrionalnog perioda, kasna postembriogeneza u relevantnoj literaturi pokazuje dosta veći nivo usklađenosti, kako u terminologiji, odabiru karaktera za razlikovanje stadijuma, tako i u okvirnom broju stadijuma koji se pepoznaju. Najčešće se prepoznaju dve podfaze, adolescens i maturus (adult), sa brojem stadijuma koji varira od vrste do vrste. Tako su kod različitih vrsta Geophilomorpha, upotrebom različitih kriterijuma, prepoznata najčešće tri, a maksimalno šest adolescens stadijuma; broj adultnih stadijuma je procenjen na 1-4 (Verhoeff, 1902-25; Demange, 1943; Weil, 1958; Lewis, 1961; Minelli, 1985). Edmund Vejl je za ove stadijume predložio termine *adolescens I* do *III*, *maturus junior*, *maturus* i *maturus senior*, koji se danas široko upotrebljavaju (Weil, 1958). Kod Scolopendromorpha, o broju kasnih

postembrionalnih stadijuma nešto više se zna na osnovu istraživanja na vrstama *Cryptops hortensis* i *Scolopendra morsitans* Linnaeus, 1758 (Verhoeff, 1902-25; Lewis, 1966). U ovim slučajevima takođe su jasno prepoznata tri adolescens stadijuma, ali i samo jedan maturus stadijum, najverovatnije kao posledica ograničenog broja jedinki koje su analizirane.

1.2. REPRODUKCIJA I BRIGA O POTOMSTVU KOD PHYLACTOMETRIA

Kod većine životinjskih taksona, uključujući i ogromnu većinu beskičmenjaka, nakon reproduktivnog procesa roditelji ne pokazuju brigu o potomstvu, osim ako se pod ovim pojmom ne podrazumeva obezbeđivanje malih količina žumanceta koje služi kao početni izvor nutrijenata dok mladi ne postanu potpuno sposobni da se samostalno hrane. Ipak, kod pojedinih vrsta ženke, ili znatno ređe mužjaci ili oba pola, povećavaju izgleda svojim mladuncima da prežive štiteći ih od predatora, nestašice hranu, isušivanja i niza drugih sredinskih uticaja, pri tome često ugrožavajući sopstveni opstanak i dalju reprodukciju (Smiseth et al., 2012).

Kao i velika većina artropoda, i hilopode su gonohoristi. Pol adultnih jedinki većine grupa (izuzev Scolopendromorpha) obično se lako utvrđuje na osnovu odgovarajućih spoljašnjih morfoloških karaktera. U slučaju ogromne većine skolopendromorfi, spoljašnje sekundarne polne karakteristike nisu uočljive, pa je neophodna disekcija postpedalnog segmenta koji je uvučen ispod osnove terminalnih ekstremiteta (Minelli, 2011b). O ponašanju hilopoda prilikom parenja zna se, pre svega, iz nekoliko studija sa ovom tematikom (Demange, 1956; Klingel, 1956; 1957; 1959a; 1959b; 1960; 1962; Brunhuber, 1969; 1970).

Transfer spermatozoida do genitalnog trakta ženke obavlja se indirektno. Kod vrsta većine redova prenos ide preko spermatofora, dok su izuzetak Geophilomorpha, kod kojih mužjaci oslobađaju neobavijenu masu sperme u vidu kapljice (Schaller, 1971). Kod Scutigeromorpha, spermatofor se ostavlja direktno na podlogu (Klingel, 1956; 1960; 1962). U slučaju Lithobiomorpha (Demange, 1956; Klingel, 1959a) i Scolopendromorpha (Klingel, 1957; 1960; Brunhuber, 1969), spermatofori, odnosno masa sperme kod

Geophilomorpha (Klingel, 1959b), postavljaju se u mrežu koju prethodno formira mužjak, a zatim, nakon ritualnih radnji i njegovog „udvaranja“ sa ili bez kontakta partnera, ženka pokupi spermu iz mreže. Transfer spermatozida iz spermatofora u genitalni atrijum ženke ide relativno brzo, a omotač spermatofora na kraju ona obično pojede ili ga samo odbaci (Brunhuber, 1969). Ženke hilopoda prihvataju spermatozoide jednom u životu ili, što je verovatnije, jednom godišnje (Minelli, 2011c). Na osnovu zapažanja reproduktivnog ponašanja afričke skolopendromorfe *Cormocephalus westwoodi anceps* Porat, 1871, došlo se do zaključka da kada mužjak ostavi jedan spermatofor, u blizini iste ženke neće ostaviti i drugi (Brunhuber, 1969). Jedini slučaj direktnog transfera spermatofora kod hilopoda, prijavljen je kod australijske vrste *Ethmostigmus rubripes* (Brandt, 1840). Između jedinki ove vrste, na određeno vreme se ostvaruje kontakt genitalnim otvorima (Sundara Rajulu, 1970), što predstavlja reproduktivno ponašanje u tolikoj meri neuobičajeno da se čekaju nove potvrde.

Jedna od najznačajnijih reproduktivnih i ponašajnih odlika Chilopoda, deli ovu klasu u dve velike grupe, u zavisnosti od toga da li postoji ili ne postoji briga o potomstvu. Zanimljiv i veoma značajan podatak je da ova podela pokazuje ogroman obim preklapanja sa podelom izvršenom na osnovu tipa postembrionalnog razvića (Minelli, 2011c). Hilopode unutar redova Scutigeromorpha i Lithobiomorpha (grupe sa najizraženijim anamorfnim tipom razvića), tokom dužeg vremenskog intervala polažu jaja pojedinačno, da bi nakon pokrivanja finim partikulama zemljišta potomstvo bilo prepušteno samo sebi (Dohle, 1970; Knoll, 1974). Druga velika linija prepoznata je kao monofiletski takson Phylactometria, a obuhvata red Craterostigmomorpha (kod koga je hemianamorfoza svedena na jedno postembrionalno anamorfnu presvlačenje) i hilopode sa jasnim epimorfnim razvićem ujedinjene unutar taksona Epimorpha (Scolopendromorpha + Geophilomorpha) (Egecombe & Giribet, 2004). Filaktometrija polažu sva svoja jaja unutar jedne gomile, a zatim ih ženka svojim telom obavija i ostaje u ovom položaju sve dok mladunci ne budu sposobni za samostalni život. Izuzev fenomena kanibalizma u leglu koji je registrovan kod nekoliko vrsta Scolopendromorpha (Brunhuber, 1970; Lawrence, 1984; Machado, 2000; Siriwt et al., 2014), ne postoje literaturni podaci da je zabeležena ishrana ženke tokom ovog perioda. Polaganje jaja i formiranje legla kod Scolopendromorpha i Geophilomorpha umerenih

oblasti, vezano je za početak proleća (Verhoeff, 1902-25; Palmén & Rantala, 1954; Weil, 1958; Vaitilingham, 1960; Lewis, 1961; 1962).

Vreme koje ženka provede čuvajući potomstvo različito je od vrste do vrste. Brunhuber (1970) kod afričke skolopendromorfne vrste *Cormocephalus westwoodi anceps*, procenjuje trajanje razvića mladunaca u leglu na 50-60 dana (od polaganja jaja do napuštanja majke). Kod vrste *Scolopendra cingulata*, period brige o mladima iznosi ukupno 54 dana (Radl, 1992). Najkraći registrovani period od 18 dana zabeležen je kod vrste *Scolopendra heros* Girard, 1853 (Iorio, 2003). Kod vrsta iz reda Geophilomorpha trajanje brige o potomstvu može biti i duže, a takođe je primećeno i intraspecijsko variranje ovog obeležja. Luis kod prirodnih populacija vrste *Strigamia maritima*, iz južne Engleske, trajanje ranog razvića do pojave adolescens I stadijuma procenjuje na oko osam nedelja (Lewis, 1961). Kod populacije iste vrste sa zapadne obale Norveške, isti razvojni period je procenjen na dva meseca (Økland, 1984). Do pojave adolescens I stadijuma iste vrste, u laboratorijskim uslovima, bilo je potrebno skoro 90 dana, i to: 49 dana za period od polaganja jaja do izleganja iz horiona (Brena & Akam, 2012) i 40 dana za embrioidnu fazu do izleganja adolescens I stadijuma (Brena, 2014). Vreme koje adolescens I stadijum provede u leglu nije poznato, tako da briga o potomstvu traje verovatno duže. Kraće trajanje ranog razvića u prirodnim populacijama objašnjava se promenljivim vrednostima temperature na samom staništu (Brena, 2014).

Završetak embrionalnog i početak postembrionalnog razvića (rana postembriogeneza) kod Phylactometria je vezan za leglo i maternalnu brigu. Dokazano je da se radi o obligatornom odnosu, odnosno da je rano razviće nemoguće bez maternalne brige. Tako, Brunhuber (1970) na primeru skolopendromorfne vrste *C. westwoodi anceps*, iznosi zapažanje da samo nekoliko dana nakon što ih je majka napustila, kao rezultat bakterijske i gljivične infekcije, dolazi do smrti jaja i najranijih postembrionalnih stadijuma. Na osnovu izveštaja Radla (1992), ubrzana hidratacija, koja je neophodna mladima *S. cingulata*, je moguća jedino u prisustvu majke. Bez nje, mladi mogu preživeti jedino ako su stariji od 36 dana (od 54, koliko traje briga o potomstvu kod ove vrste).

Fekunditet ženki hilopoda takođe pokazuje značajnu varijabilnost. Izuzetno ga je teško odrediti kod anamorfnihi vrsta, zato što se većina jaja polaže pojedinačno, tokom

dužeg vremenskog perioda. U laboratorijskim uslovima, ženke vrste *Scutigera coleoptrata* legu obično četiri jaja dnevno (ali mogu i više od 20), sa ukupno 151 jajetom kao maksimalnim brojem za čitavu sezonu (Knoll, 1974). Maksimum od 30-40 jaja po sezoni zabeležen je kod vrste *Lithobius mutabilis* L. Koch, 1862 (Albert, 1983; Voigtländer, 2007), ali fekunditet krupnijih litobiomorfi može biti i veći (Minelli, 2011c). Postoje indicije da pojedine vrste roda *Lithobius* iz umerenih oblasti polažu jaja i nekoliko puta tokom godine (Voigtländer, 2000).

Kod Phylactometria, godišnja produkcija jaja je ograničena na jedno leglo, pa se fekunditet može lako utvrditi. Jedini slučaj dva polaganja jaja u sezoni zabeležen je kod vrste *Ethmostigmus trigonopodus* (Leach, 1817) (Iorio & Ythier, 2007). Ukupan broj položenih jaja u ovom slučaju iznosio je 26, i to 22 tokom prvog i četiri tokom drugog polaganja. Kod ostalih skolopendromorfni vrsta, broj položenih jaja po leglu značajno varira od vrste do vrste. Najmanje jaja zabeleženo je kod roda *Cryptops*, i to: 7-9 jaja po leglu kod vrste *C. hyalinus* Say, 1821 (Cornwell, 1934; Johnson, 1952), odnosno 7-19 kod *C. hortensis* (prosečno 12,3) (Mitić et al., 2012a). Najveća legla među skolopendromorfama zabeležena su kod vrste *Scolopendra morsitans*, sa 28-86 (prosečno 46) mladih u njima (Lewis, 1970).

Ispoljeni fekunditet predstavnika reda Geophilomorpha takođe pokazuje sličnu kako intraspecijsku, tako i interspecijsku varijabilnost. Tako su kod vrste *Strigamia maritima* pronađena legla sa 3-51 jedinki na ranim razvojnim stadijumima (3-44 – Lewis, 1961; 5-30, prosečno 20 – Kettle et al., 2003; 12-51 – Prunescu & Căpușe, 1971). Velika variranja u veličini legla zabeležene su kod vrsta *Geophilus flavus* (De Geer, 1778) (sa 12-73) i *Stenotaenia linearis* (C. L. Koch, 1835) (sa 13-51 mlade jedinke) (Weil, 1958), *Clinopodes flavidus* sa 18-35 (prosečno 26) (Mitić et al., 2010), *Pachymerium ferrugineum* (C. L. Koch, 1835) sa zabeleženih 20-55 mladih (Palmén & Rantala, 1954), dok se kod *G. vittatus* (Rafinesque, 1820) veličina legla kreće između 17 i 73 (Johnson, 1952). Brojnost položenih jaja kod reda Craterostigmomorpha poznata je iz podataka Mesibova (1995), koji je za vrstu *Craterostigmus tasmanianus* Pocock, 1902 ustanovio opseg od 44-77 jaja.

Phylactometria polažu jaja pojedinačno, formirajući leglo oko kog će kasnije obaviti svoje telo. Kod vrsta *Cormocephalus westwoodi anceps* i *C. multispinus* zabeleženo je

prisustvog sekreta preko jaja i embriona koji omogućava formiranje sferičnog klastera (Brunhuber, 1970; Lawrence, 1947). Prilikom formiranja legla, od značaja je položaj tela ženke u odnosu na mlade. Kod roda *Craterostigmus* Pocock, 1902 (koji je ograničen na Tasmaniju i Novi Zeland), ženka se prema mladim jedinkama okreće ventralnom stranom tela (Manton, 1965; Mesibov, 1995). Kod svih do sada analiziranih skolopendromorfnih vrsta, zabeležen je identičan položaj, tj. orijentacija sternita prema potomstvu (Lawrence, 1947; Jangi, 1957; Brunhuber, 1970; Demange, 1981; Radl, 1992; Chao, 2008; Mitić et al., 2012a; Siriwt et al., 2014). Za ogromnu većinu linija unutar Geophilomorpha, karakterističan je suprotan položaj tela, gde se ženke dorzalnom stranom tela okreću (Weil, 1958; Jones et al., 1976; Arthur & Chipman, 2005; Mitić et al., 2010). Izuzetak od ovakvog ponašanja zabeležen je kod mecistocefalide *Dicellogophilus carniolensis*, kod koje ženka okreće ventralnu stranu ka leglu (Bonato & Minelli, 2002; Bonato et al., 2010a). U skladu sa podelom Geophilomorpha na dve sestrinske grupe — Placodesmata (porodica Mecistocephalidae) i Adesmata (sve ostale porodice) (Verhoeff, 1902-25), ovakav položaj se tumačio kao pleziomorfna odlika mecistocefalida. Okretanje ventralne strane tela ka spolja, dovodi se u vezu sa prisustvom otvora sternalnih žlezda, kako bi njihov sekret brže i efikasnije mogao da se koristi kao oružje protiv potencijalnih predatora (Minelli, 2011c). Međutim, otkriće da se druga vrsta iz ove porodice, *Mecistocephalus togensis* (Cook, 1896), ponaša kao sve Adesmata, baca sumnju na ovu hipotezu (Edgecombe et al., 2010). U svetlu razjašnjenja filogenetskog značaja ovih reproduktivnih ponašajnih odlika, postoji potreba za kompletiranjem opisa na što većem broju taksona Phylactometria.

1.3. DIVERZIFIKACIJA RODA *CRYPTOPS* LEACH, 1814

„*Antennae conico-setaceae, 17-articulatae, articulis globoso-subconicis. Labium inferius non denticulatum, margine antico vix emarginato. Pedes postici articulo basilari inermi. Oculi obscuri.*“ (Leach, 1815). Priloženi opis delo je čuvenog engleskog zoologa Vilijama Elforda Liča i široko je prihvaćen kao originalni opis roda *Cryptops* (Scolopendromorpha: Cryptopidae). Prilikom inventarizacije do tada opisanih taksona britanskih zglavkara i pokušaja utvrđivanja njihovih međusobnih taksonomskih odnosa, Lič

je izdvojio novi rod revizijom vrste opisane četiri godina ranije unutar roda *Scolopendra* (videti Donovan, 1810). Ovim je vrsta *Cryptops hortensis* postala tipska za rod *Cryptops*, a kasnije i za familiju na čije se utemeljenje čekalo više od šest decenija (Kohlraush, 1881).

Na ovaj način bi se moglo hronološki opisti otkriće tipske vrste *C. hortensis*, roda *Cryptops* i monogenerične familije Cryptopidae. Međutim, celokupan istorijat objavljivanja ovih taksona je znatno komplikovaniji. Naime, Lič (koji se sa pravom smatra autorom roda) je istovremeno i legator tipskog materijala (prikupio ga je u svojoj bašti u Ekseteru, okrug Devon, Devonšire, UK), ali nije i autor prvoopisane vrste ovog roda (Jeekel, 1999). Prikupljeni materijal prosledio je poznatom ilustratoru životinja i biljaka Edvardu Donovanu, koji u njemu otkriva novu vrstu za nauku, opisujući je pod imenom *Scolopendra hortensis*. Posle nekoliko godina, Lič u ovoj vrsti prepoznaje novi rod. Iako je i danas široko rasprostranjeno da je 1815. godina rođenja roda *Cryptops*, prvi opis javio se godinu dana ranije u „*Edinburgskoj enciklopediji*“ (videti Leach, 1814). Zbog toga je prvi opis roda *Cryptops* na engleskom, a ne na latinskom jeziku, i glasio bi: „***Antennae conico-setaceous, with 17 globular sub-conical joints. Anterior margin of the lip not denticulated, and scarcely notched. The basilar joint of the posterior feet not spiny; legs forty-two; eyes not discernible.***“ (Leach, 1814). Oba opisa se istorijski svakako mogu vezati za godinu 1814; prvi, jer je tokom te godine poslat na štampu u okviru rada koji se bavi filogenetskim odnosima zglavkara, a koji će tek sledeće godine biti objavljen (Leach, 1815), a drugi jer je tada štampan u već pomenutoj enciklopediji (Leach, 1814). Iz priloženog opisa se može videti da su osnovne dijagnostičke odlike roda prisustvo ukupno 22 para nogu (računajući i maksilopede), potpuno odsustvo očiju, antene izgrađene iz 17 članaka sa velikim brojem seta, bazični članak terminalnih nogu bez trnolikih struktura, nenazubljena i slabo usečena anteriorna ivica usne.

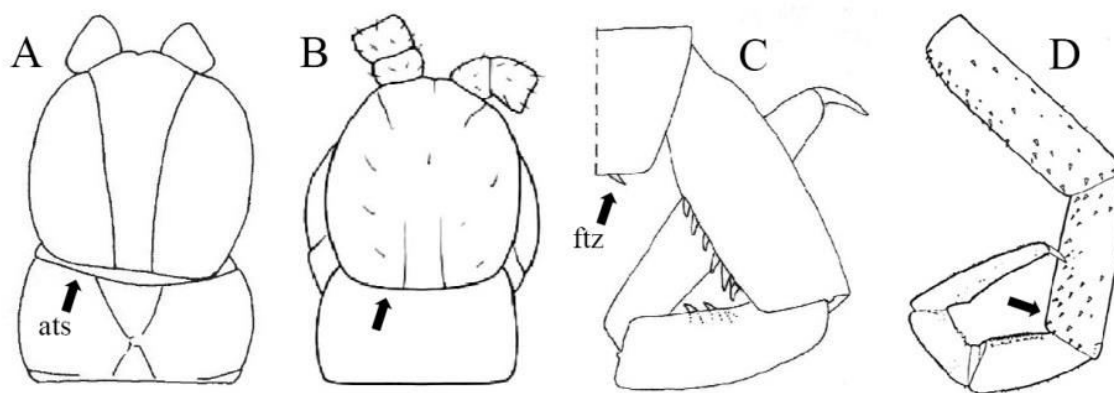
Nakon premeštanja roda *Tonkinodentus* Schileyko, 1992 unutar familije Scolopendridae Newport, 1844 (videti Schileyko, 2007) i promenom statusa roda *Paracryptops* Pocock, 1891 u status podroda (Vahtera et al., 2012a; 2013), *Cryptops* ostaje jedini rod unutar familije Cryptopidae. Današnji taksonomski položaj ovih slepih skolopendromorfni stonoga je davne 1930. godine doslovno „zacementiran“, kada je i poslednja revizija roda urađena (Attems, 1930). Savremenim morfološkim i kladističkim

studijama samo je potvrđen monofiletski karakter grupe (Edgecombe & Koch, 2008; Edgecombe et al., 2012; Koch et al., 2009; 2010; Vahtera et al., 2012a; 2012b; 2013).

Kombinacijom podataka dostupnih preko elektronske baze *ChiloBase: A World Catalogue of Centipedes* (Bonato et al., 2016), kao i opisa novih vrsta iz poslednje decenije još uvek ne priključenih ovom popisu (Song et al., 2010; Balan et al., 2012; Ázara & Ferreira, 2013; 2014) i revizija pojedinačnih vrsta ili grupa vrsta (Iorio & Geoffroy, 2007a; Lewis, 2011a; 2011b; 2013; 2014), dolazi se do broja od 183 validne vrste unutar roda *Cryptops*. Ovakav specijski diverzitet, uz još značajan broj već sinonimiziranih vrsta, svrstava ovaj rod u grupu taksonomski najkompleksnijih unutar reda Scolopendromorpha i klase Chilopoda uopšte. Na osnovu procene profesora Džona Luisa, broj vrsta unutar ovog roda bi bio najmanje prepolovljen kada bi se izvršila nova evaluacija tipskog materijala (Lewis, 2003).

Analiza internih filogenetskih odnosa najbolji je pokazatelj izuzetne varijabilnosti i kompleksnosti samog roda *Cryptops*. Trenutno važeća podela na podrodove obuhvata ukupno šest filogenetskih linija, čija validnost i međusobni odnosi još uvek nisu razjašnjeni. Unutar ovog roda definisani se podrodovi *Cryptops* Leach, 1814 (ukupno 147 vrsta; gotovo globalna distribucija), *Trigonocryptops* Verhoeff, 1906 (26 vrsta; uglavnom tropski region), *Paracryptops* Pocock, 1891 (5 vrsta; Indija, Nova Gvineja i najverovatnija introdukcija na Antile), *Chromatanops* Verhoeff, 1906 (1 vrsta; Centralna i Južna Amerika), *Haplocryptops* Verhoeff, 1934 (1 vrsta; Meksiko) i *Trichocryptops* Verhoeff, 1937 (3 vrste; Malezijski region) (Lewis, 2009; Vahtera et al., 2012a, 2013; Bonato et al., 2016). Ovakvo taksonomsko stanje uspostavljeno je indirektnim putem, nakon promene statusa roda *Paracryptops*, kao i sinonimiziranja podroda *Paratrigonocryptops* Demange, 1963 unutar podroda *Trigonocryptops* (videti Lewis, 2005). U osnovi, do same podele na podrodove došlo se bez upotrebe savremenih molekularnih analiza; i ona je zasnovana samo na određenim spoljašnjim morfološkim karakteristikama, kao što su jednodelnost ili dvodelnost tarzusa, prisustvo ili odsustvo trigonalnih sutura na posteriornom delu sternita, izgled spirakuluma, odlike setacije pojedinih regiona, i izgled sutura na glavenom regionu i tergitema (Edgecombe, 2005; 2006; Edgecombe & Bonato, 2011; Lewis, 2005).

Najveća raznovrsnost vrsta (čak 140) zabeležena je u okviru podroda *Cryptops* (Edgecombe & Bonato, 2011). Do danas, unutar ovog taksona izdvojene su ukupno tri grupe vrsta: „*anomalans*“, „*doriae*“ i „*hortensis*“ grupa (Lewis, 2011a; 2013); podela je izvršena na osnovu prisustva i/ili odsustva nekoliko ključnih morfoloških karaktera. Vrste kod kojih se na tergitu T1 uočavaju anteriorne transverzalne suture grupisane su u okviru tzv. *anomalans* grupe (slika 3. A). Predstavnici kod kojih ne postoje ovakve poprečne suture dalje se grupišu prema odsustvu (*hortensis* grupa; slika 3. D) ili prisustvu jednog ili više testerastih zubića (*doriae* grupa; slika 3. C) na femuru terminalnog para nogu. Podela ovog podroda nije potpuna jer još uvek u analizu nisu uključene vrste iz Neartičke i Neotropске oblasti. U prilog „prirodnosti“ ovakvog grupisanja idu i određeni biogeografski dokazi, uzimajući u obzir da vrste iz *doriae* grupe nisu do sada registrovane na prostoru Evrope [izuzev nominalne vrste koja je zabeležena kao introdukovana, ali isključivo u staklenim baštama „Projekta Eden“ u Kornvolu, Engleska (Lewis, 2007; Stoev et al., 2010)], kao i da predstavnici *hortensis* grupe nikada nisu zabeleženi u Australazijskoj i Afrotropicalnoj oblasti (Lewis, 2013). Određeni molekularni podaci pokazuju kontradiktornost ovakve morfološki zasnovane podele, ali uz potrebne dodatne molekularne analize (Vahtera et al., 2013; Wesener et al., 2016).



Slika 3. Osnovni identifikacioni karakteri pojedinih grupa vrsta unutar podroda *Cryptops*: A) Glaveni plato i tergiti T1 kod vrste *C. anomalans*; **ats** – anteriorna transverzalna sutura (crtež preuzet iz Eason, 1964); B) Glaveni plato i tergiti T1 kod vrste *C. parisi*; strelica ukazuje na odsustvo **ats** (Matic, 1977); C) Terminalna noga kod vrste *C. doriae*; **ftz** – femoralni testerasti zubić (Lewis, 2010); D) Terminalna noga kod vrste *C. anomalans*; strelica ukazuje na odsustvo testerastih zubića na femuru terminalnih nogu (Eason, 1964).

Specijski diverzitet roda *Cryptops* na prostoru Evrope, kako sa biogeografskog tako i sa taksonomskog aspekta, mogao bi se opisati kao nedovoljno proučen. Ukoliko se uporede podaci sa web pretraživača *ChiloBase* (Bonato et al., 2016) i *Fauna Europea* (Foddai & Minelli, 2013), kao i iz već pomenutih recenzija pojedinih vrsta roda (Iorio & Geoffroy, 2007a; 2007b; Lewis, 2011a; 2011b; 2013; 2014), dolazi se do broja od ukupno 25 evropskih vrsta roda *Cryptops*. Gotovo polovina vrsta je registrovana samo u po jednoj evropskoj državi, a među njima dve vrste (*C. canariensis* Latzel, 1895 i *C. vulcanicus* Zapparoli, 1990) geografski i ne pripadaju Evropi (registrovane su samo na Kanarskim Ostrvima u Makaronezijskom regionu, koja teritorijalno pripadaju Španiji, a geografski zapadnoj Africi). Širu distribuciju u Evropi (prisustvo registrovano u više od tri države) ima tek šest vrsta, i to: *C. anomalans*; *C. croaticus* Verhoeff, 1931; *C. hortensis*; *C. parisi*; *C. rucneri* Matic, 1967; i *C. trisulcatus* Brölemann, 1902. Od ukupnog broja evropskih vrsta, čak 12 njih nakon originalnog opisa nikada nije doživelo reviziju. Iz priloženog, sasvim je izvesno da bi se broj evropskih vrsta primetno umanjio posle provere tipskog materijala nerevidiranih taksona, kao i jedinki na osnovu kojih je utvrđeno prisustvo određene vrste samo u pojedinim evropskim državama, a postoji mogućnost pogrešne identifikacije.

Pored pomenutih vrsta, u fauni Evrope su još registrovane: *C. beroni* Matic & Stavropoulos, 1988; *C. beshkovi* Matic & Stavropoulos, 1988; *C. caucasicus* Verhoeff, 1934; *C. compositus* Chamberlin, 1952; *C. corcyraeus* Verhoeff, 1901; *C. diana* Matic & Stavropoulos, 1988; *C. garganensis* Verhoeff, 1934; *C. hispanus* Brölemann, 1920; *C. illyricus* Verhoeff, 1933; *C. kosswigi* Chamberlin, 1952; *C. lobatus* Verhoeff, 1931; *C. medius* Verhoeff, 1901; *C. punicus* Silvestri, 1896; *C. sublitoralis* Verhoeff, 1931; *C. umbricus* Verhoeff, 1931; *C. longicornis* (Ribaut, 1915) i *C. similis* Machado, 1953. Jedino dve poslednje pomenute vrste pripadaju podrodu *Trigonocryptops*, dak su sve ostale taksonomski uključene unutar podroda *Cryptops*.

U fauni Srbije je do sada zabeleženo ukupno pet vrsta skolopendromorfnihi hilopoda, i to: *Scolopendra cingulata* (familija Scolopendridae), *Cryptops anomalans*; *C. croaticus*; *C. hortensis* i *C. parisi* (familija Cryptopidae) (Mitić, 2001; 2002; Mitić & Tomić, 2002; Mitić et al., 2012b). Prve dve pomenute vrste roda *Cryptops* pripadaju *anomalans* grupi, dok su *C. hortensis* i *C. parisi* tipični predstavnici *hortensis* grupe.

1.3.1. *CRYPTOPS (CRYPTOPS) PARISI* BROLEMANN, 1920

Cryptops parisi predstavlja jednu od najčešćih i najšire rasprostranjenih evropskih vrsta ovog roda. Originalno je opisana na individui prikupljenoj u mestu Saint-Seine-L'Abbaye, departman Côte-d'Or („Zlatna obala“), region Burgonja, u centralnoj Francuskoj. Naziv „*parisi*“ nije dobila u čast prestonice Francuske, već gospodina P. Parisa (istovremeno i legatora tipskog materijala), sa Univerziteta u Dižonu, glavnog grada već pomenute regije. Tipski materijal ove vrste čuva se u zbirci Prirodnjačkog muzeja u Parizu.

Od samog opisa pa do današnjih dana, kada god se u taksonomskom smislu govori o vrsti *C. parisi*, pre svega se ukazuje na morfološke razlike između nje i vrste *C. hortensis*. Ovakav pristup započinje Brolemanovim originalnim opisom (Brolemann, 1920), a nastavlja se i u kasnijim radovima kako ovog, tako i drugih autora, gde se postepeno generisao ukupni spisak razlika između ove dve vrste (Brolemann, 1925; 1930; Verhoeff, 1931; Bagnall, 1935; Eason, 1964; Matic, 1972; Koren, 1986; Pichler, 1987; Stoev, 2002; Iorio & Geoffroy, 2003; 2007b; 2007c; Barber, 2009; Iorio, 2009; Lewis, 2009; 2011a; Mitić et al., 2012b). I pored izuzetne sličnosti, iako se tradicionalno smatra da se radi o dve jako srodne vrste, pojedine molekularne analize bacaju sumnju na ovu tvrdnju (Vahtera et al., 2013). Većina autora se slaže da je ključni morfološki karakter za razdvajanje ove dve vrste, i pored drugih veoma upotrebljivih, prisustvo tridentalnog („truzubog“) labruma kod *C. parisi* (slika 4. H). Međutim, postoje i određene indicije da se ovaj karakter mora koristiti sa oprezom, pogotovo nakon otkrića da pojedine jedinke vrste *C. parisi* sa Iberijskog poluostrva ne poseduju nazubljenost labruma (Lewis, 2009). U slučaju da je nazubljenost labruma jasno uočljiva, tada se radi o veoma sigurnom taksonomskom karakteru, ali ukoliko se ne uočava, neophodno je pogledati još neke determinante. Takođe, zabeleženi su i slučajevi atipičnog izgleda labruma kod kojih je samo jedna strana nazubljena (Pichler, 1987).

Pored nazubljenosti labruma i drugi spoljašnji morfološki karakteri se mogu upotrebiti u distinkciji ove dve vrste. Vrstu *C. parisi* odlikuje još i prisustvo posteriornih paramedijalnih sutura na glavenoj ploči (slika 4. A), znatno istaknutiji (izduženiji) anteriorni kraj forcipularnog koksosternuma (slika 4. B), znatno izduženija otrovna žlezda

smeštena u donjoj polovini forcipularnog trohanteroprefemura (sa dosta dugim kanalom koji vodi do vrha forcipula), postojanje jedne duge i jedne kratke pretarzalne bodlje u osnovi kandžica ekstremiteta, 20. par nogu znatno manji od terminalnih ekstremiteta, odsustvo ventralnog žljebastog kanala na prefemurima terminalnih nogu (slika 4. G), kao i koksopleuralna polja na terminalnim koksopleurama sa znatno većim brojem pora i izraženijom setacijom (slika 4. F). Kod vrste *C. hortensis* lako se uočava postojanje samo jednog zubića na labrumu, odsustvo posteriornih paramedijalnih sutura i znatno kraće anteriorne suture na glavenoj ploči, manja izbočenost anteriorne ivice forcipularnog koksosternita; znatno sabijenija čašica otrovne žlezde (smeštena uglavnom u tibiji maksilopoda i sa znatno kraćim izvodnim kanalom), postojanje dve kratke pretarzalne bodlje u osnovi kandžica ekstremiteta, 20. par nogu koji je tanak i dug gotovo kao i terminalni ekstremiteti, izraženi ventralni žljebovi na prefemurima terminalnih nogu, manja koksopleuralna polja sa značajno manjim brojem pora i slabije izraženom setacijom. Broj i raspored tibijanih i tarzalnih zubića na terminalnim ekstremitetima takođe imaju određeni taksonomski značaj, ali zbog izrazite intraspecijske varijabilnosti ovog karaktera treba ga uzeti sa oprezom i jedino u kombinaciji sa drugim karakteristikama (Iorio & Geoffroy, 2003).

Između ove dve vrste roda *Cryptops* postoje i određene razlike u izgledu trupnih sternita, ali se one manje koriste u identifikaciji. Ovaj karakter se zasniva na kojim trupnim segmentima se uočavaju tzv. endosterniti – posteriorni delovi prethodnog sternita koji su prekriveni anteriornim delom sledećeg sternita. Počev od glavenog regiona pa nadalje, veličina endosternita opada do određenog segmenta, odakle nema više endosternita, odnosno više nema prepokrivanja posteriornog kraja prethodnog sternita. U slučaju *C. parisi*, prvi trupni sternit je sa najvećim endosternitom (slika 4. C), poslednji trupni segment čiji sternit poseduje endosternit je sternit S5 (slika 4. D), dok je prvi segment bez endosternita sternit S6 (slika 4. E). U slučaju *C. hortensis*, treći trupni segment je poslednji koji poseduje endosternit. Glavni razlog zašto se ovaj karakter slabo koristi je neophodnost prosvetljavanja jedinki kako bi se uočili endosterniti (što samo po sebi produžava vreme determinacije), kao i subjektivnost u procenjivanju na kome segmentu se poslednji put javljaju, usled progresivnog smanjivanja njihove veličina idući ka posteriornom kraju tela.

U originalnom opisu vrste je navedeno da je *C. parisi* nešto manjih dimenzija od vrste *C. hortensis*, ali mnogi kasniji nalazi ukazuju da Broleman nije bio u pravu u pogledu ovog karaktera (Bagnall, 1935; Eason, 1964; Iorio & Geoffroy, 2007b). Takođe, kao razlika između ovih vrsta navodi se i nešto svetlija kutikula kod *C. parisi* (Bagnall, 1935; Turk, 1944). O tome zašto je neophodno kombinovati više karaktera prilikom determinacije vrsta ovog roda i kolika može biti intraspecijska varijabilnost pojedinačnih determinanti, govori i podatak da jedinke iz jedne populacije vrste *C. hortensis* iz Severnog Tirola u Austriji (n.v. 1000–1300m) ne poseduju ventralni kanal na prefemurima terminalnih nogu, što je osobina koja se smatra jednom od ključnih u determinaciji ove vrste (Pichler, 1987).

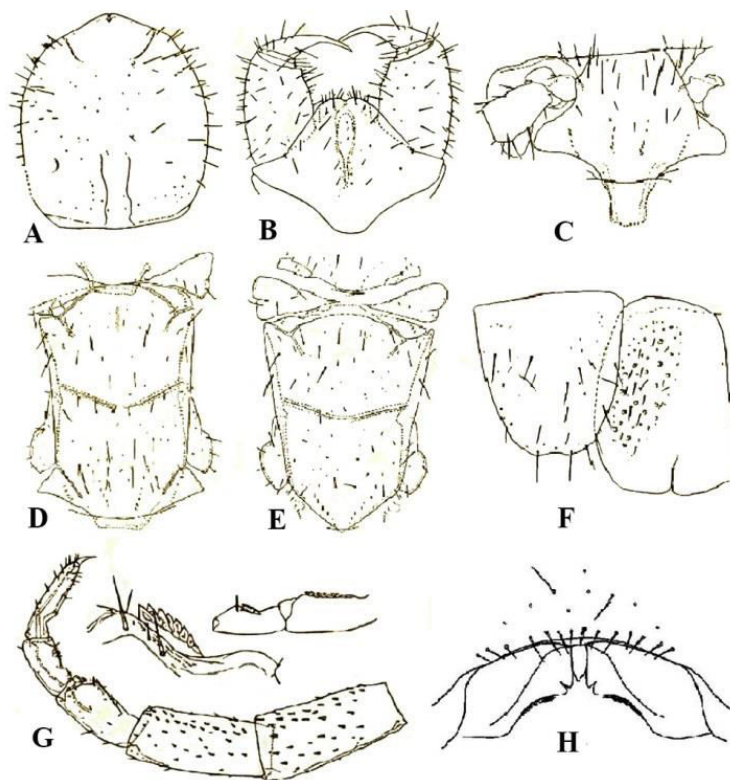
Većina do sada pomenutih autora se slaže da, zavisno od uzrasne kategorije i njihovih odlika, postoji mogućnost pogrešne identifikacije ovih vrsta. Precizni podaci o vremenu pojavljivanja i izraženosti pojedinih karaktera koji definišu interspecijske razlike kod ovih vrsta na mlađim uzrasnim kategorijama gotovo da i ne postoje. Odličan primer kako nepoznavanje odlika svih uzrasnih kategorija koje se javljaju tokom čitavog životnog ciklusa može dovesti do zabune ili pogrešnih zaključaka, jeste izdvajanje posebnog varijeteta od krupnijih jedinki iz populacije (npr. *C. parisi* var. *cristata* Brolemann, 1925). Jedinke koje su se podvele pod ovaj varijetet su opisane kao krupnije nego tipična forma, i sa brojnijim zubićima na tibijalnim i tarzalnim člancima terminalnih nogu (Barber, 2009). Nakon analize urađene na relativno malom uzorku, ispostavilo se da se radi samo o krupnijim jedinkama koje su imale veći broj presvlačenja, pa je varijetet sinonimiziran sa tipičnom formom, a došlo se i do zaključka da čak i nakon dostizanja polne zrelosti, jedinke trpe određene morfološke promene (Iorio & Geoffroy, 2003; Iorio, 2006). Ova činjenica se preslikava i na čitav red, uz opasku autora da se samo uz opsežne populacione studije na svakoj vrsti može spoznati interval promene određenog karaktera i njegove informacione vrednosti za taksonomske potrebe.

C. parisi je vrsta koja se veoma često sreće kao biont listopadnih šuma u neposrednoj blizini urbanih oblasti širom Evrope. Do današnjih dana, među evropskim državama literaturno je zabeleženo prisustvo u: Albaniji, Austriji, Belgiji, Bosni i Hercegovini, Bugarskoj, Crnoj Gori, Češkoj Republici, Danskoj, Evropskom delu Rusije (Transkarpatiji), Evropskom delu Turske, Finskoj, Francuskoj, Grčkoj, Holandiji,

Hrvatskoj, Irskoj, Italiji, Makedoniji, Nemačkoj, Norveškoj, Poljskoj, Portugalu, Rumuniji, Slovačkoj, Sloveniji, Srbiji, Španiji, Švajcarskoj, Švedskoj, Ukrajni i Velikoj Britaniji (Brolemann, 1925; 1930; Attems, 1930; Verhoeff, 1931; Eason, 1964; Jeekel, 1977; Barber, 1985; Rundle, 1986; Palmén, 1988; Kos, 1992a; 1992b; Zalesskaja & Shileyko, 1992; Foddai et al., 1995; Stoev, 1997; 2001; Wytwer, 1997; Zapparoli, 1999; 2002; 2006; Lock, 2000; Országh, 2001; Tajovsky, 2001; Shelley, 2002; Voigtländer, 2003; Leśniewska, 2004; Kosyanenko, 2005; Tuf & Laška, 2005; Iorio, 2007; Iorio & Geoffroy, 2007b; Geoffroy & Iorio, 2009; Reip & Voigtländer, 2009; Enghoff et al., 2011; Mitić et al., 2012b; Wesener et al., 2016). Kao osnovni areal *C. parisi* označava se centralna i južna Evropa (Reip & Voigtländer, 2009), dok se prisustvo vrste u Skandinavskim zemljama i Velikoj Britaniji smatra posledicom introdukcije (Zapparoli, 2006). Upotrebom klasifikacije horotipa predložene od strane Augusta Vinja Taljantija i saradnika (Vigna Taglianti et al., 1999), vrsta je najpre okarakterisana kao centralno-evropski horotip (CEU) (Zapparoli, 1999; Stoev, 2002), da bi kasnijom dopunom i podrobnijom analizom podataka o distribuciji horotip bio preimenovan u južnoevropski (SEU) (Zapparoli, 2002; 2005; 2006). Pored ove gotovo pan-evropske distribucije, vrsta je registrovana i u jugozapadnoj Aziji (široke oblasti u Turskoj) (Zapparoli, 1999), a zabeležena je i introdukcija na severnoameričkom kontinentu, u Njufaulndu (Kanada), gde se i odomaćila (Palmén, 1953; Kevan, 1983; Shelley, 2002).

I pored značajne distribucije u Evropi, saznanja o ekološkim odlikama vrste su relativno ograničena. Pronađena je na veoma različitim tipovima staništa. Najveći broj nalaza se vezuje za mezofilne listopadne šume, mada se može naći i u četinarskim, mešovitim, pa i u drugim tipovima staništa, poput livada, subalpijskih travnatih, pećinskih i urbanih staništa (kamenolomi i gradski parkovi) (Zapparoli, 1992; 2002; 2005; 2006; Minelli & Zapparoli, 1994; Lock, 2000; Stoev, 2002; Dányi, 2008; Mitić et al., 2012b). Do sada je registrovana u velikom broju različitih, prevashodno šumskih zajednica, kao i na velikom rasponu nadmorskih visina, od 20-2200 m. n. v. (Kos, 1997; Stoev, 2002; Zapparoli, 2002; 2006). Veoma često se ova vrsta dovodi u vezu sa neposrednom blizinom, ali ne i samim sinantropnim staništima (Barber, 1985; Rundle, 1986; Barber & Keay, 1988; Zapparoli, 1992; 2006). Pojedini autori klasifikuju je kao klasičnu termofilnu vrstu (Eason,

1964; Peter, 1984; Minelli & Iovane, 1987; Voigtländer, 2003), mada prema nekim naznakama se radi o vrsti koja je visoko otporna na hladne uslove (Koren, 1986; Spelda, 1999). Tuf i Tufova u predloženoj ekološkoj klasifikaciji kvaliteta staništa na osnovu zajednica stonoga i mokrica, okarakterisali su je kao *adaptabilnu* (prilagodljivu) vrstu, a time i kao vrstu koja može lako da se introdukuje u staništa sa različitim životnim uslovima (Tuf & Tufová, 2008). Prema istraživanju sprovedenom u istočnoj Nemačkoj (Voigtländer, 2005), *C. parisi* je vrsta koja više preferira umereno suve uslove (ne toleriše prevelike količine vode na staništu), kao i slabiju vegetacijsku pokrovnost. Postoje određene indicije da sa vrstom *C. hortensis* živi u alopatričkim odnosima (Lock et al., 2001); međutim, u oblastima gde je *C. parisi* introdukovana (sever Evrope i Severna Amerika), populacije ove dve vrste mogu se sresti na istom staništu (Bonato et al., 2016).



Slika 4. Osnovne dijagnostičke karakteristike vrste *C. parisi*. (A) Glaveni plato sa anteriornim (as) i posteriornim paramedijalnim suturama (ps); (B) Izgled forcipula i forcipularnog koksosternita; (C) Sternit S1 sa velikim endosternitom (e); (D) Sternit S5, poslednji endosternit (e); (E) Sternit S6, strelica ukazuje na odsustvo endosternita; (F) Terminalni sternit sa levom koksopleurom; (A-F) (preuzeto iz Brolemann, 1920); (G) Izgled terminalne noge i testerastih zubića na tarsusu (Brolemann, 1928); (H) Izgled nazubljenog (trozubog) labruma (tl) i raspored nadlabralnih klipealnih seta (Pichler, 1987).

Iako je vrsta *C. parisi* dosta dugo poznata u gotovo svim okolnim zemljama Balkanskog poluostrva, za faunu Srbije je po prvi put registrovana tek pre nekoliko godina u park-šumi Košutnjak u Beogradu (Mitić et al., 2012b). Jedinke su prikupljane u mešovitoj hrastovoj šumi pod snažnim antropogenim uticajem. Ne računajući lokalitete Izbice i Babin Zub, sa kojih je prikupljan materijal za potrebe ove studije, ovo je jedini literaturno zabeleženi lokalitet u Srbiji. Međutim, retki nalazi ove vrste ne daju pravu sliku o njenoj prisutnosti kod nas, već su samo posledica nedovoljne istraženosti faune hilopoda.

1.4. CILJ ISTRAŽIVANJA

Studije biologije razvića na grupi Chilopoda nisu bile tako česte u prošlosti, pre svega zbog komplikacija koje su se javljale prilikom gajenja jaja i mladih, ali i zbog karakteristika životnog ciklusa. Broj taksona kod kojih su poznati svi detalji razvojnih odlika (broja razvojnih faza i stadijuma, karaktera upotrebljivih u razdvajanju stadijuma, detekcija prvih stadijuma na kojima je moguće identifikovati vrstu ili pol, kao i stadijuma koji dostižu polnu zrelost, broj presvlačenja, itd). U poslednjih četvrt veka, kao najzastupljeniji model organizam među hilopodama izdvojila se geofilomorfna vrsta *Strigamia maritima*; Scolopendromorpha nemaju pandam ovoj vrsti.

Ovom studijom obuhvaćene su analize karakteristika razvića tokom čitavog životnog ciklusa vrste *C. parisi*, kao i osnovne reproduktivne i ekološke odlike. U realizaciji istraživanja definisane su tri osnovne grupe problema, koje su međusobno povezane i prepliću se. To su:

- Mogućnosti usklađivanja razvojnih modela unutar reda Scolopendromorpha, kao i između epimorfnihi redova;
- Distinkcija razvojnih stadijuma tokom čitavog životnog ciklusa (embrionalnih, embrioidnih i kasnih postembrionalnih) i detaljno utvrđivanje njihovih odlika;
- Poređenje reproduktivnih odlika vrste, naročito prisutne produžene brige o potomstvu, sa aktuelnim filogenetskim tumačenjima i definisanje njene upotrebne vrednosti kao ponašajnog karaktera.

Proces usklađivanja razvojnih obrazaca epimorfnih stonoga započinje utvrđivanjem stepena sličnosti, ali i obima razlika koje se javljaju u svakoj od faza razvića, što samo po sebi istovremeno podrazumeva problem razlikovanja stadijuma. Ovo najbolje ilustruje kolika je neophodnost paralelnog rada na izdvojenim problematikama. Pored usaglašavanja terminoloških nepodudarnosti, podrazumevano je poređenje svake faze, kako između vrsta unutar reda Scolopendromorpha, tako i sa vrstama iz drugog epimorfnog reda. Naročito je značajno izjednačiti internu terminologiju kod reda Scolopendromorpha, iz razloga trenutnog haotičnog stanja koje vlada u upotrebi naziva pri opisivanju razvojnih stadijuma različitih vrsta. Prilikom upoređivanja opisa, stiče se utisak da se radi o razviću filogenetski vrlo udaljenih grupa životinja, a ne relativno bliskih taksona. Usklađivanje razvojnih obrazaca unutar klade Epimorpha usled potvrđenih sestrinskih odnosa dva konstitutivna reda (Scolopendromorpha i Geophilomorpha), bi bio logičan nastavak ovog procesa harmonizacije razvojnih modela.

Dodatni motiv za pronalaženje načina kojim bi se omogućilo precizno razdvajanje i razlikovanje stadijuma, jeste i praktični taksonomski značaj rezultata. *C. parisi* se često definiše kao vrsta koja se lako može pomešati sa svojim srodnikom, vrstom *C. hortensis*. Ovo je još verovatnije kada se radi o ranim uzrasnim kategorijama. Definisanje stadijuma na kojima je determinacija vrste moguća, i karaktera koji se mogu upotrebiti u te svrhe bio bi značajan korak napred ka rešenju ovog problema.

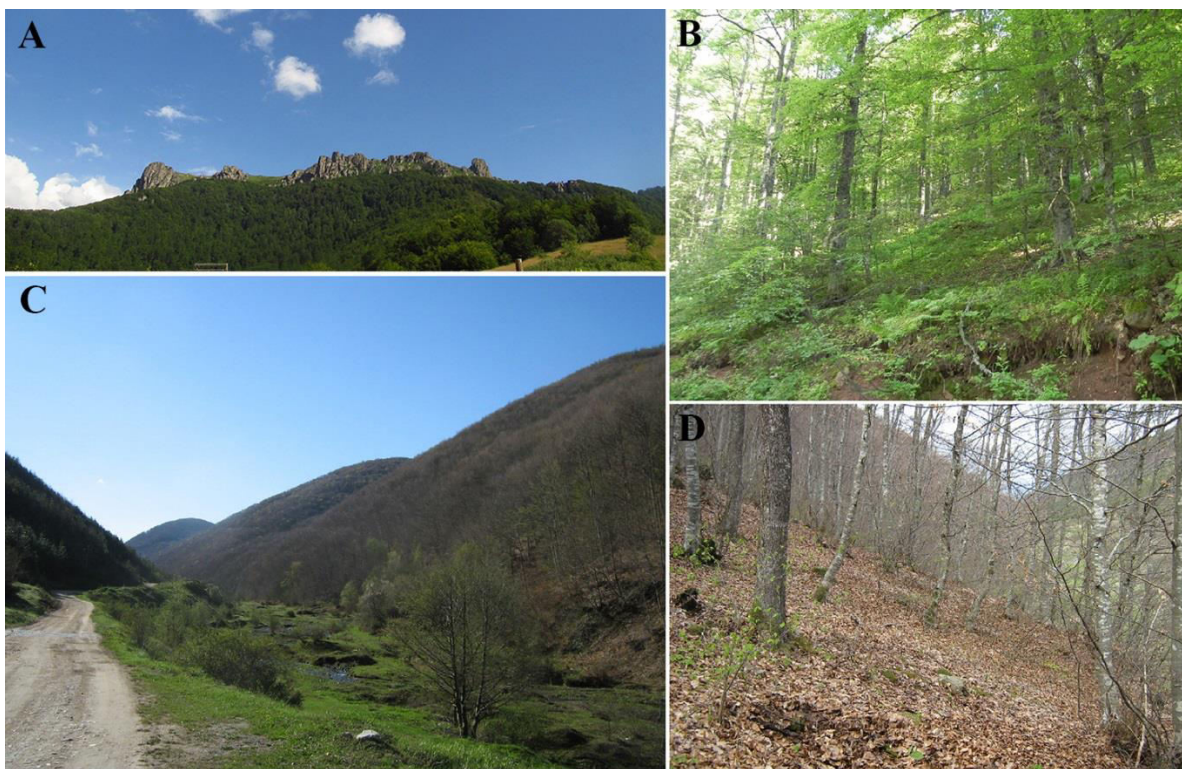
Na kraju, u sklopu posmatranja razvojnih šema i procesa razvića, potrebno je uključiti i karakteristike reproduktivnog ponašanja prilikom formiranja i održavanja legla, kao procesa unutar koga se odvija čitav rani period razvića. Filogenetski značaj ovog ponašajnog karaktera je danas vrlo aktuelan. Stoga opis brige o potomstvu kod svake nove vrste iz klade Phylactometria, predstavlja stavljanje novog delića u mozaik reproduktivne biologije grupe.

2. MATERIJAL I METODE

2.1. PRIKUPLJANJE I OBRADA JEDINKI

Materijal vrste *C. parisi* analiziran u ovoj studiji prikupljan je u mešovitim šumskim sastojinama sa dominacijom bukve (*Fagetum submontanum mixtum* i *Fagetum moesiace montanum*), u stelji, zemljištu, ispod kamenja i trulih panjeva, ručno (pomoću pincete). Uzorkovanja su vršena u periodu od avgusta 2011. do avgusta 2013. godine, na četiri lokaliteta u Srbiji i jednom u Crnoj Gori, i to: 1) rezervat Duboka, Kopaonik, centralna Srbija (N 43°16.457' i E 20°51.548', na oko 1120 m. n. v., uzorkovano 21.06.2013., legator D. Stojanović), 2) izvor Tovarničke reke, Jabučko ravnište, Stara planina, istočna Srbija (N 43°21.437' i E 22°34.598', na oko 1470 m. n. v., uzorkovano 19.06.2013., leg. D. Stojanović), 3) Babin zub, Stara planina, istočna Srbija (N 43°22.273' i E 22°37.009', na oko 1580 m. n. v., tokom 2013. godine (21.06.; 06.07.; 20.07: 03.08. i 16.08.), leg. D. Stojanović), 4) Izbice, okolina Novog Pazara, jugozapadna Srbija (N 43°07.333' i E 22°34.354', na oko 700 m. n. v., uzorkovano od marta do novembra 2012. godine, legator D. Stojanović) i 5) prevoj Carine – katun Sumor, Kučki Komovi, jugoistočna Crna Gora (N 42°38.503' i E 19°38.213', na oko 1780 m. n. v., uzorkovano 17-18.08.2011., leg. D. Stojanović).

Za potrebe praćenja razvića ranih stadijuma unutar legla, analizirano je 81 leglo sa ukupno 1134 embrionalnih i ranih postembrionalnih stadijuma, prikupljenih na lokalitetu Babin zub (slika 5. A, B). Pored materijala prikupljenog na ovom lokalitetu, pri opisivanju karakteristika brige o potomstvu i veličine legla, uključena su i legla sa lokaliteta Jabučko ravnište (3 legla), rezervat Duboka (1 leglo) i prevoj Carine (ukupno 5 legala). Materijal upotrebljen u analizi kasnih postembrionalnih stadijuma prikupljen je na lokalitetu Izbice (slika 5. C, D). Uzorak broji ukupno 958 jedinki, od čega su 370 mužjaci i 588 ženke. Prikupljena legla i jedinke iz prirode se čuvaju u pojedinačnim obeleženim plastičnim bočicama sa 70% etanolu i deponovane su u zbirci Katedre za dinamiku razvića životinja, Instituta za zoologiju, Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta.



Slika 5. Lokaliteti i staništa sa kojih je uzorkovan materijal *C. parisi*. A-B, Babin Zub; C-D, Izbice.

Identifikacija vrsta, fotografisanje jedinki, prikupljanje merističkih i morfometrijskih parametara, izvršeno je upotrebom istraživačke binokularne lupe „Carl Zeiss Stemi 2000-C“, sa integrisanom digitalnom kamerom i Axio Vs40 Carl Zeiss 4.8.2.0. softverskim paketom. Determinacija je izvršena na osnovu dijagnostičkih karaktera izdvojenih od strane Luisa (Lewis, 2011a). Za potrebe utvrđivanja pola jedinki, nakon disekcije genitalnog segmenta, posmatrani su spoljašnji morfološki karakteri postpedalnog segmenta (Pichler, 1987). Terminologija upotrebljena u studiji usklađena je sa preporukama Bonata i saradnika (Bonato et al., 2010b). Nazivi stadijuma dodeljeni su u skladu sa preporučenim za embrionalne (Brena & Akam, 2012) i embrioidne (Brena, 2014) kod vrste *Strigamia maritima*, odnosno za kasne postembrionalne kod *Geophilus flavus* i *Stenotaenia linearis* (Weil, 1958). U cilju opisivanja ponašanja ženki tokom trajanja brige o potomstvu, kao i jedinki unutar legla, na samom terenu je vršeno posmatranje i fotografisanje istih. Statistička obrada podataka izvršena je upotrebom softvera SPSS ver.20, a za potrebe klasifikacije stadijuma urađena je diskriminantna analiza pomoću K-means algoritma.

2.2. ANALIZIRANI KARAKTERI *C. PARISI*

Za potrebe ove studije, izvršena je analiza niza morfoloških i ponašajnih osobina. Posmatrani morfološki karakteri *C. parisi* podeljeni su u ukupno četiri grupe, i to:

1) Karakteri za razlikovanje polova:

- Prisustvo sekundarnog genitalnog sternita i spineta kod postpedalnog segmenta mužjaka,
- Prisustvo lamine adanalis i lamine subanalis kod postpedalnog segmenta ženki,
- Prisustvo spermatofora u genitalnom traktu mužjaka;

2) Karakteri za razdvajanje embrionalnih stadijuma:

- Dimenzije ovoidnih jaja (dužina i širina),
- Uočljivost procesa brazdanja ili gastrulacije,
- Prisustvo/odsustvo i obim procesa segmentacije (broj diferenciranih segmenata),
- Step en uočljivosti diferenciranih regiona tela embriona,
- Prisustvo/odsustvo savijanja diferenciranog tela embriona,
- Prisustvo pigmentisanih delova embriona (embrionalni zub),
- Celovitost ili napuklost horiona;

3) Karakteri za razdvajanje embrioidnih stadijuma:

- Oblik tela embrioida,
- Prisustvo/odsustvo membrane ventralis i membrane dorzalis,
- Prisustvo/odsustvo glavenog platoa,
- Step en segmentiranosti tela i ekstremiteta (antena, usnih, trupnih ekstremiteta i terminalnih nogu),
- Step en diferencijacije pojedinih delova tela (ekstremiteta, genitalnog i postpedalnog segmenta, trupnih segmenata, labruma, stigmi, prelabralnih sutura, apikalnih kandžica i testerastih zubića na terminalnim nogama),
- Položaj antena,
- Broj presvlačenja;
- Prisustvo/odsustvo embrionalnog zuba,

— Prisustvo/odsustvo pigmentacije,

— Pokretljivost;

4) Karakteri za distinkciju kasnih postembrionalnih stadijuma:

— Širina glave,

— Dužina glave (DG),

— Dužina anteriornih sutura (DAS),

— Dužina posteriornih sutura (DPS),

— Odnos dužine anteriornih sutura i dužine glave (DAS/DG),

— Odnos dužine posteriornih sutura i dužine glave (DPS/DG),

— Broj prelabralnih klipealnih seta,

— Ukupan broj pora unutar koksopleuralnih polja leve i desne koksopleure (ukupan BKPP),

— Ukupan broj seta unutar koksopleuralnih polja leve i desne koksopleure (ukupan BSKPP),

— Ukupan broj spina posteriorne ivice koksopleure leve i desne strane (ukupan BSPIKP),

— Ukupan broj seta posteriorno od koksopleuralnog polja, sa obe strane tela (ukupan BSPKPP).

Potrebno je još napomenuti da je praćenjem broja i rasporeda seta na klipeusu definisano ukupno četiri grupe (klipealne sete 1, 2, 3 i 4), ali su prve tri isključene iz daljeg toka analize. Karakter klipealne sete 4 je jedini uključen u statističku obradu podataka i preimenovan je kao broj prelabralnih klipealnih seta.

Za potrebe analize varijabilnosti izabranih karaktera kod stadijuma kasnog postembrionalnog razvića, izvršena su poređenja pojedinačnih karaktera (DPS, DPS/DG, ukupan BPKP, ukupan BSKPP, ukupan BSKIPP) u odnosu na širinu glave (po polovima). Utvrđena je korelisanost vrednosti širine glave u odnosu na sledeće parametre: dužina glave, DPS, promenjiva DPS/DG, broj prelabralnih klipealnih seta, ukupan BKPP, ukupan BSKPP i ukupan BSPIKP. Karakteri širina glave, dužina glave i DPS izraženi su u

milimetrima, karakter DPS/DG u procentima (pretvoreni u decimalne zapise), dok su svi ostali predstavljeni celim numeričkim vrednostima.

U ovoj studiji analizirana je i briga o potomstvu, kao osnovno ponašajno svojstvo *C. parisi*. Ova reproduktivna odlika, koja je kod hilopoda rezervisana isključivo za ženke, posmatrana je najvećim delom na lokalitetu Babin zub, i podrazumevala je položaj tela ženke u odnosu na leglo. Osim ove karakteristike praćena je i pokretljivost mladih u leglu (na kom stadijumu se javlja i koji je tip). Takođe, posmatrano je i da li postoje naznake kanibalizma između majke i mladih.

3. REZULTATI

Studija razvića skolopendromorfne vrste *C. parisi* priložena u ovoj disertaciji, hronološki opisuje promene različitih morfoloških karaktera tokom kontinuirane smene razvojnih stadijuma, grupisanih unutar tri faze: embrionalne, embrioidne i kasne postembrionalne. Prve dve faze, embrionalni i embrioidni period razvića, egzistencijalno su vezane za leglo i maternalnu brigu. U kontekstu analize ovih ranih razvojnih perioda, analizirane su i ponašajne odlike ženki tokom formiranja i održavanja legla, pojedine odlike indirektnog transfera spermatozoida, trajanja brige o potomstvu, kao i broj i veličinu položenih jaja. Analiza kasne postembriogeneze, treće faze razvića ovih životinja, podrazumeva deskripciju kontinuiranih i diskontinuiranih promena na jedinkama pronađenih u prirodi. Ona obuhvata identifikaciju karaktera koji se mogu koristiti u razdvajanju stadijuma, identifikaciju prvog adultnog stadijuma i ukupnog trajanja životnog ciklusa.

Delovi rezultata prikazani u ovoj tezi publikovani su u međunarodnim naučnim časopisima *Russian Journal of Developmental Biology* (Stojanović et al., 2015) i *Invertebrate Reproduction & Development* (Mitić et al., 2016).

3.1. DISTINKCIJA EMBRIONALNIH STADIJUMA *C. PARISI*

Embrionalna faza se kod Chilopoda lako razlikuje od drugih faza razvića na osnovu kompletne jajne opne (slika 6. C-M). Kod epimorfnih stonoga, ova faza obuhvata stadijume najranijeg razvića, od momenta ovipozicije do trenutka pucanja horiona (slika 6. N). Nakon polaganja jaja, majka grupiše jaja u klaster i obavlja ih svojim telom. Tokom celokupnog trajanja ove faze, embrioni (jaja) su ovoidni, beličasti i nepokretni.

Analiza embriogeneze i stadijuma koji se sukcesivno smenjuju tokom ovog razvojnog perioda, urađena je obradom 365 embriona iz 24 legla. Ukupno je identifikovano osam stadijuma, koje smo grupisali unutar tri podfaze (embrionik I, II i III). Podfaze su konstruisane isključivo za potrebe analize.

Embriionik I podfaza (period nesegmentisanih jaja) se izdvaja na osnovu nepostojanja površinski vidljivih morfoloških tragova segmentacije na embrionu. Pokriva period od ovipozicije do početka segmentacije jaja, tj. embrione prikupljene u vreme trajanja prva dva embrionalna stadijuma: brazdanja i periferne migracije (slika 6. C), i blastoderma, gastrulacije i cephalične kondenzacije (slika 6. D).

Stadijumi prve embrionalne podfaze kod *C. parisi* se međusobno razlikuju veličinom citoplazmatskog prostora između prozirnog elastičnog horiona i centralno postavljene celularne mase. Kod prvog embrionalnog stadijuma zapremina celularne mase je manja od zapremine jajeta ograničenog horionom, a citoplazmatski prostor između je jasno uočljiv (slika 6. C). Na drugom embrionalnom stadijumu, celularna masa ispunjava čitavu zapreminu jajeta (slika 6. D).

Stadijumi embriionik I podfaze pronađeni su u 10 od ukupno 13 pronađenih legala tokom prvog uzorkovanja (21.06.2013), dok su dve nedelje kasnije, tokom drugog uzorkovanja (06.07.2013), zabeleženi samo unutar jednog od 15 prikupljenih legala (tabela 1). Ukupno je iz ova dva uzorkovanja, analizirano 158 embriona prvog i drugog embrionalnog stadijuma. Premeravanjem njihove dužine i širine došlo se do srednjih vrednosti od 1,06 mm ($\pm 0,0039$) i 0,8 mm ($\pm 0,0033$); sa zabeleženim ekstremima od 0,92 mm i 1,2 mm za dužinu, odnosno 0,67 mm i 0,87 mm za širinu.

Embriionik II podfaza (segmentisana jaja) uključuje tri embrionalna stadijuma segmentacije (ranu, srednju i kasnu). Stadijum rane segmentacije započinje procesom formiranja anteriornih segmenata (glavena oblast) i uočava se prisustvom svega nekoliko segmentacionih kaskada (slika 6. F). Na ovom, trećem po redu embrionalnom stadijumu, još uvek nije moguće jasno uočiti glavene segmente i nastavke (rudimente antena, labruma, usnih ekstremiteta i maksilopeda). Tokom sledećeg ili stadijuma srednje segmentacije, na ovako formiranom anteriornom kraju embriona u seriji se dodaju novi trupni segmenti. Bočni pogled na embrion pokazuje da je gotovo 50% obima jajeta segmentisano (slika 6. E.a). Srednja segmentacija predstavlja intermedijalni stadijum u formiranju konačne anteriorno-posteriorne ose embriona. Dodavanje preostalih segmenata dešava se u poslednjem stadijumu ove podfaze, tokom kasne segmentacije. U ovom periodu se završava formiranje anteriorno-posteriorne ose jedinke, po prvi put se mogu uočiti

antenalni začeci, kompletira se broj budućih trupnih segmenata (izuzev krajnje posteriornog, tj. postpedalnog), a diferencijacija gastralne brazde segmentacione kaskade deli na levu i desnu polovinu (slika 6. E.b). Iznad segmentisane ose, koja će u kasnijim fazama definisati ventralnu stranu jedinke, nalazi se prostor jajeta ispunjen žumancetnim materijalom. Segmentisanost na završetku ovog stadijuma pokriva oko 70% obima embriona.

Dimenzije embriona iz embrionik II podfaze pokazuju srednje vrednosti od 1,08 mm ($\pm 0,0039$) (min. 1 mm; max. 1,19 mm) za dužinu, odnosno 0,8 ($\pm 0,0038$) (min. 0,72 mm; max. 0,9 mm) za širinu jajeta. Ukupno je zabeleženo 122 embriona iz 12 legala (četiri iz prvog i osam iz drugog uzorkovanja).

Embrionik III podfaza pokriva period embrionalnog razvića između završetka segmentacije i izleganja iz jajne opne. Ovaj period embriogeneze obuhvata šesti, sedmi i osmi embrionalni stadijum, i to: stadijum dorzo-ventralnog savijanja embriona (slika 6. G, H, I), stadijum postfleksije (pre apolize) (slika 6. J, K) i stadijum embrionalne apolize (tamnjenja embrionalnog zuba i formiranja poslednjeg posteriornog segmenta) (slika 6. L, M). Nakon završetka segmentacije započinje proces fleksije na sredini embriona. Na embrionu stadijuma dorzo-ventralnog savijanja uočljivo je širenje gastralne brazde i uvlačenje centralnog dela segmentisane ose unutar žumanceta (slika 6. H, I). Anteriorni i posteriorni kraj embriona su još uvek na suprotnim stranama jajeta i odlikuju se manjom širinom gastralne brazde nego u centralnom delu.

Pomeranjem posteriornog kraja ka anteriornom dolazi do preklapanja prednje i zadnje polovine embriona, koje se sada postavljaju paralelno i dodiruju ventralnim stranama (slika 6. J, K). Ovaj period u embriogenezi, u kome se anteriorni i posteriorni kraj nalaze naspramno i gotovo se dodiruju ventralnim površinama, naziva se postfleksija, a stadijum pre apoliza. Tokom ovog, po hronologiji sedmog embrionalnog stadijuma, po prvi put u razviću *C. parisi* uspostavlja se dorzo-ventralni oblik tela. Na jedinci se lako uočava glaveni region sa začecima nesegmentisanih usnih ekstremiteta i nešto izduženijim nesegmentisanim antenama, a duž ostatka tela i rudimenti trupnih segmenata i ekstremiteta (slika 6. K). Po prvi put u razviću se formiranjem ekstraembrionalnog ektoderma potpuno jasno definiše ventralna strana jedinke. Međutim, prostor između anteriorne i posteriorne

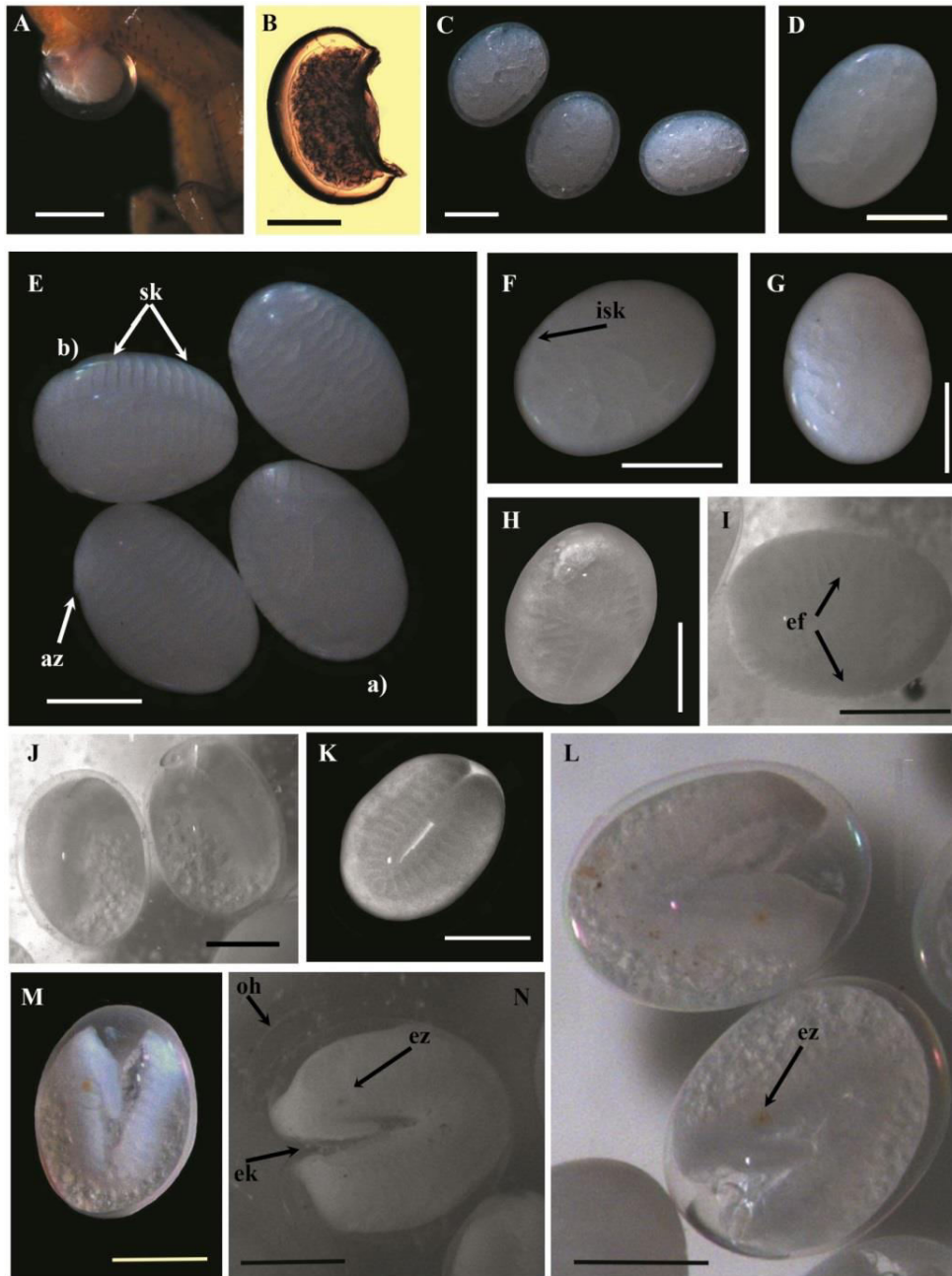
polovine jedinke je još uvek mali, gotovo u kontaktu. Posteriorni kraj tela embriona se neznatno izdužuje, ali je još uvek dosta zaobljen i nediferenciran. Sve ove transformacije dešavaju se dok se embrion još uvek nalazi unutar samog horiona.

Poslednji embrionalni događaji obuhvaćeni su unutar stadijuma embrionalna apoliza, tamnjenje embrionalnog zuba i formiranje poslednjeg posteriornog segmenta (slika 6. L, M). Najznačajnije promene na embrionu obuhvataju apolizu (odvajanje) anteriornog i posteriornog kraja tela embriona, povećanje zapremine ventralnog ekstraembrionalnog ektoderma i formiranje membrane ventralis (odvajanje ventralne strane tela jedinke od ostalog prostora unutar horiona). Na bokovima embriona, u nivou glavenog regiona, dolazi do promene boje (tamnjenja) embrionalnog zuba (slika 6. L). U ovom periodu, paralelno sa apolizom, dolazi do segmentacije poslednjeg segmenta na posteriornom kraju tela, čime se definisao i deo koji će u kasnijoj fazi dati genitalni segment. Time je proces segmentacije, a i sama faza embrionalnog razvića u potpunosti završena.

Dimenzije embriona u embrionik III podfazi pokazuju srednje vrednosti za dužinu od 1,09 mm ($\pm 0,0074$) (min. 0,96 mm; max. 1,3 mm), odnosno za širinu 0,82 mm ($\pm 0,0049$) (min. 0,71 mm; max. 0,93 mm). Analizirano je ukupno 85 embriona ove podfaze, prikupljenih jedino tokom drugog uzorkovanja, unutar sedam različitih legla (tabela 1).

U procesu razvića hilopoda, embrionalna faza je ključni period za definisanje svih ostalih razvojnih karakteristika i izgleda jedinke. Razvojni događaji su prikazani kontinuiranim promenama, bez promena omotača (presvlačenja), obzirom da se svi procesi dešavaju unutar horiona. Otud samo razdvajanje na stadijume predstavlja jednu veštačku podelu, kojom se olakšava opisivanje čitavog procesa. U kasnijim fazama će presvlačenje (ekdzis) dovesti do određenih diskontinuiranih promena i olakšaće separaciju mnogih razvojnih subjedinica. Granicu između embrionalne i embrioidne faze predstavlja izleganje, kratkotrajni proces koji se može predstaviti posebnim prelaznim stadijumom.

Izleganje može biti definisano kao poslednji embrionalni ili kao intermedijarni embrionalni/postembrionalni stadijum. Pod ovim terminom se definiše proces pucanja horiona i istovremeno, kod *C. parisi*, predstavlja prvo i jedino presvlačenje embriona.



Slika 6. Indirektni transfer spermatozoida i embrionalno razviće kod *C. parisi*. (A) Momenat indirektnog transfera spermatozoida; kontakt spermatofora i genitalnog aparata ženke; (B) Spermatofor; (C) Brazdanje i periferna migracija (stadijum 1); (D) Blastoderm (stadijum 2); (E) Obrazovanje segmentacionih kaskada: (a) Srednja faza segmentacije (stadijum 4); (b) Završna faza segmentacije (stadijum 5); (F) Rana faza segmentacije - inicijalna segmentacija (stadijum 3); (G, H, I) Proces uvijanja embriona (embrionalne fleksije) (stadijum 6); (J, K) Naspramnost embrionalnih polovina (stadijum 7); (L, M) Razdvajanje embrionalnih polovina (stadijum 8); (N) Izleganje prvog embrioidnog stadijuma. Skraćenice: (az) antenalni začetak; (ef) embrionalna fleksija; (ek) embrionalni kanal; (ez) embrionalni zub; (isk) inicijalne segmentalne kaskade; (oh) odbačeni horion; (sk) segmentalne kaskade. Skale: (B): 0,2 mm; (A, C-N): 0,5 mm.

Otvaranje horiona kreće sa iste strane gde se nalaze anteriorni i posteriorni kraj embriona i nastavlja se duž uzdužne ose jajeta. Proces započinje probijanjem opne pomoću embrionalnog zuba, oštre skleretizovane kutikularne strukture na rudimentu druge maksile koja se lako uočava kao žućkasta struktura na izrazito beličastoj jedinci (slika 6. L, N; 7. J). Prvi embrioidni kutikularni omotač razvija se na površini čitave jedinke unutar napuklog horiona, što je u direknoj korelaciji sa nastankom prvog embrioidnog stadijuma (slika 6. N). Jedinica se prostorno još uvek nalazi unutar horiona, ali sve njene morfološke odlike vidljive tokom čitavog događaja se zadržavaju i nakon odbacivanja naprsle jajne opne, čime ona prelazi u prvi postembrionalni stadijum razvika. Ispod napuklog horiona uočava se kanal između anteriorne i posteriorne polovine jedinke i podeljena membrana ventralis po sredini, čime su ova dva kraja konačno odvojena jedan od drugog (slika 6. N). Segmentacija antena na članke se tokom ovog procesa po prvi put primećuje, ali je ona još uvek nejasna.

Prilikom analize stadijuma zavisnih od legla, svega pet jedinki iz dva legla je registrovano u ovoj fazi. Srednja vrednost dužine jedinki iznosi 2,19 mm ($\pm 0,0565$), dok je najmanja i najveća premerena jedinica imala dužinu od 2,05 mm, odnosno 2,31 mm.

Tabela 1. Različiti stadijumi u leglima *C. parisi* prikupljeni na lokalitetu Babin zub tokom leta, 2013. godine.

Broj jedinki po stadijumu	Uzorkovanje				
Datum uzorkovanja	21.06.2013.	06.07.2013.	20.07.2103.	03.08.2013.	16.08.2013.
Ukupno – jedinki (legla)	212 (13)	250 (16)	167 (16)	232 (16)	273 (20)
Embrionik I	144	14	–	–	–
Embrionik II	68	54	–	–	–
Embrionik III	–	85	–	–	–
Izleganje	–	5	–	–	–
Proembrioid I	–	54	9	–	–
Proembrioid II	–	30	11	–	–
Proembrioid III	–	8	5	–	–
Prefetus	–	–	105	–	–
Fetus I	–	–	37	207	70
Fetus II	–	–	–	19	73
Adolescens I	–	–	–	6	130

3.2. DISTINKCIJA EMBRIOIDNIH STADIJUMA *C. PARISI*

Embrioidnom fazom kod epimorfnih stonoga obuhvaćen je period razvića svih postembrionalnih stadijuma u leglu, odnosno period njihove rane postembriogeneze. Promene koje se dešavaju tokom ove faze podrazumevaju niz morfo-anatomskih promena, koje konačno rezultuju transformacijom od embrionalne do juvenilne jedinke. Opseg morfološke raznolikosti između početnih i završnih stadijuma kreće se od gotovo embrionalnog do skoro adultnog izgleda jedinke, dok je celokupan proces vremenski povezan sa brigom o potomstvu. Završetak rane postembriogeneze vezuje se za poslednji stadijum u leglu (*adolescens I*), koji nije obuhvaćen embrioidnom fazom. *Adolescens I* napušta majku i živi kao prvi samostalni stadijum, pa se može definisati i kao prvi juvenilni stadijum. Analizirajući embrioidnu fazu kod vrste *C. parisi*, identifikovali smo ukupno šest stadijuma (bez *adolescens I* stadijuma). Hronološki, to su tri stadijuma pod terminom *proembrioid* (I, II i III), jedan *prefetus* i dva *fetus* stadijuma (I i II). Srednje vrednosti dužina jedinki i prikaz pojedinih karakteristika značajnih za razdvajanje stadijuma prikazani su u tabeli 2.

Nakon pucanja jajne opne i izleganja prvog postembrionalnog stadijuma, jedinke su morfološki znatno bliže embrionalnom izgledu stadijuma nego slobodnoživećim stadijumima. Prvi postembrionalni period odlikuje se izrazito belim jedinkama, nejasno izražene segmentacije, cilindričnog tela savijenog u obliku potkovice. Ovim razvojnim periodom obuhvaćeno je ukupno tri stadijuma označeni terminom *proembrioid* (I, II i III), koji su jedan od drugog odvojeni presvlačenjem. Promena oblika tela dešava se tek u poslednjem od njih, kada je posteriorni kraj jedinke uvijen ventralno formirajući spiralnu figuru. Jedinke na *proembrioidnim* stadijumima zadržavaju nekoliko embrionalnih karakteristika, kao što su embrionalni zub, nepotpuna segmentacija antena, nesegmentisani usni ekstremiteti i noge za hodanje, nediferencirani terminalni ekstremiteti, poslednji telesni segment i postpedalni segment.

Prvi postembrionalni stadijum, *proembrioid I*, je u direknoj korelaciji sa embrionalnim razvićem; zapravo, jedinka dobija ovakav izgled oslobađanjem od horiona. Ventralne površine anteriorne i posteriorne polovine jedinke su jasno odvojene i nalaze se

međusobno pod ostrim uglom, a čitava ventralna površina tela pokrivena je rezidualnom membranom ventralis formiranom tokom poslednjeg embrionalnog stadijuma. Najprepoznatljivija odlika prvog proembrioidnog stadijuma predstavlja „glaveni plato“, zaravnjena površina na dorzalnoj strani glave nastala procesom izduživanja glavenog regiona. Ovaj plato zauzima oko polovine dorzalne strane anteriorne polovine jedinke, što odgovara glavenoj kapsuli i nekoliko prvih trupnih segmenata (slika 7. A). Ostatak dorzalne strane jedinke je zaobljen i ispunjen ostatkom žumancetne materije. Telesna segmentacija se može naslutiti jedino preko rudimenata trupnih ekstremiteta, dok na samom telu nema tragova ovog procesa. Izuzev kratkih zaobljenih antena na kojima se primećuje jedan vid lažne segmentacije (sa najviše četiri pseudosegmenta), usni, trupni i terminalni ekstremiteti su nesegmentisani. Kraj prvog postembrionalnog stadijuma obeležen je presvlačenjem, koje kreće sa anteriorne strane. Dokaz ovakvoj tvrdnji predstavlja nekoliko jedinki na početku sledećeg stadijuma sa zaostalom eksuvijom na posteriornoj strani tela. Jedinke na ovom stadijumu registrovane su unutar pet legala, tokom uzorkovanja početkom jula i samo u jednom leglu sredinom jula 2013. godine. Ukupno je analizirano 63 proembrioid I jedinki.

Proembrioid II stadijum je zabeležen unutar pet legala, na ukupno 41 individui. Ključna osobina za razdvajanje ovog stadijuma u odnosu na predhodni stadijum predstavlja gubitak glavenog platoa popunjavanjem praznog prostora iznad embrionalnim tkivom (slika 7. B). Po prvi put u razviću *C. parisi* nejasno se naslućuje segmentacija tela, koja započinje sa dorzalne strane. Tokom čitavog stadijuma, telo zadržava karakterističan oblik potkovice. Antene su nešto izduženije u odnosu na prethodni stadijum, primećeno je povećanje broja prstenova na njima, ali još uvek bez jasne segmentacije; i dalje su orijentisane ka ventralnoj strani tela. Stadijum zadržava još čitav niz embrionalnih odlika, poput nesegmentisanih usnih ekstremiteta i nogu za hodanje, prisutnog embrionalnog zuba i ostataka membrane ventralis. Terminalne noge se još uvek ne razlikuju od trupnih ekstremiteta, ni po veličini, ni po obliku. Postpedalni segment još uvek nije diferenciran. Završetak ovog stadijuma se odlikuje novim presvlačenjem, identično kao i u predhodnoj situaciji, sa zabeleženim ekzuvijama na posteriornom kraju tela nekoliko jedinki sledećeg stadijuma.

U *proembrioid III* stadijumu dolazi do promene oblika tela u spiralni (slika 7. C). Posteriorni kraj se orijentiše unutar centra spirale, dok anteriorni leži usmeren ka spolja. Telo je još uvek bez potpuno jasne segmentacije, sa zaostalom membranom ventralis na trbušnoj strani i embrionalnim tkivom na leđnoj. Svi telesni udovi su zaobljeni, bez spolja vidljive segmentacije i nepotpunih dimenzija. Kod antena se i dalje primećuje trend izduživanja u odnosu na prethodne stadijume, i ventralno su orijentisane (preko usnog aparata). Terminalne noge pokazuju određeno izduživanje u odnosu na trupne ekstremitete. Poslednji trupni i postpedalni segment još uvek nisu uočljivi. Na kraju ovog stadijuma dolazi do poslednjeg proembrioidnog presvlačenja (slika 7. D) i sa ovom ekzuvijom se odbacuje jedno od osnovnih embrionalnih obeležja, kutikularni embrionalni zub (slika 7. J). Tokom drugog i trećeg uzorkovanja pronađeno je po jedno leglo, sa ukupno 13 jedinki ovog stadijuma. Pokreti proembrioidnih jedinki u leglu nisu primećeni.

Prefetus stadijum označava intermedijarni stadijum između jedinki koje po izgledu liče na embionalne ili juvenilne. Jedinke na ovom stadijumu zadržavaju belu obojenost i spiralni oblik tela, ali pokazuju određeni stepen bočnog spljoštavanja i jasno vidljivu segmentaciju ekstremiteta. Sa predhodnim presvlačenjem, embrionalne strukture poput embrionalnog zuba i membrane ventralis nestaju. Na ovom stadijumu, na svim telesnim ekstremitetima je vidljiva segmentiranost. Antene su ventralno orijentisane, bez setacije i položene preko još uvek nepotpuno diferenciranog usnog aparata. Kraći trupni i nešto duži terminalni ekstremiteti su takođe segmentisani i sa zaobljenim apikalnim krajevima. Kandžice, testerasti zubići i sete još uvek nisu vidljivi na terminalnim nogama. Po prvi put u razviću ove kriptopidne vrste vidljivi su poslednji trupni i postpedalni segmenti, ali još uvek bez jasno diferenciranih delova. Nije primećena nikakva pokretljivost.

Prefetus stadijum i njegovo odvijanje iz spiralne strukture je prikazano na slici 7 (E, F i G). Sa ukupno 105 jedinki, pronađenih unutar 12 legala, prefetus je predstavljao dominantan stadijum tokom uzorkovanja sredinom jula 2013. godine.

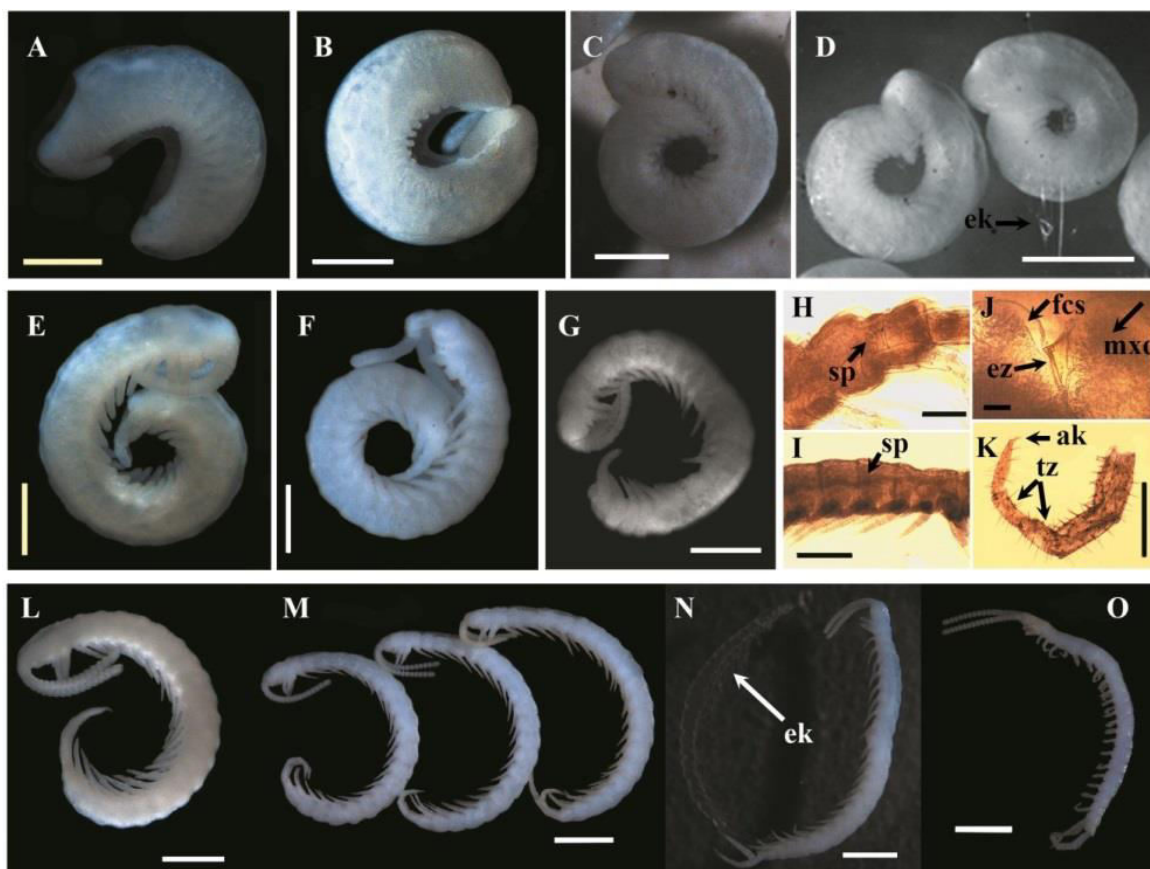
Najuočljivija karakteristika sledećeg embrioidnog stadijuma, označenog kao *fetus I*, predstavlja cilindrično telo koje se odmotava i menja oblik od spiralnog ka srpastom (slika 7. L, M). Proces segmentacije je gotovo kompletiran na svim delovima tela (trupnim i terminalnim nogama, antenama, usnom aparatu, itd). Međutim, trupni segmenti još uvek

nisu diferencirani na tergite, sternite i eupleurijum. Nasuprot promeni oblika tela i progresiji segmentacije, mnoge morfološke odlike jedinki su iste kao i kod prefetusa, poput beličaste obojenosti, položaja antena i odsustva setacije. Apikalne kandžice, testerasti zubići i sete nisu vidljive na terminalnim nogama, ali je na trupnim ekstremitetima moguće uočiti gotovo sve segmente. Još uvek se ne mogu videti distalne apikalne kandžice na nogama i maksilama.

Najprogresivnije promene fetusa I mogu se uočiti u glavenom regionu (slike 8. B, C). Antene su sa jasno izdvojenim antenomerama, ali bez prisustva seta. Prvi put u razviću moguće je jasno razdvojiti pojedinačne delove na maksilipedama, poput forcipularnog koksosternita i forcipularnih segmenata sa distalnom bodljom. Prelabralne sete nisu još uvek vidljive na obodu klipeusa. Postoje naznake tridentalnog labruma, ali još uvek nisu jasno prepoznatljivi delovi, tako da njegova upotreba kao karaktera u identifikaciji vrste još nije moguća. Identična je situacija i sa posteriornim uzdužnim suturama na glavenoj kapsuli. Bočno na trupu su po prvi put uočljivi začeci spirakuluma (slika 7. H). Na ovom stadijumu, još uvek nisu prepoznatljivi svi delovi poslednjeg trupnog i postpedalnog segmenta. Koksopleura je bez seta i sa slabo vidljivim začecima koksalnog polja sa porama. Postpedalni segment i pored činjenice da su neki delovi prepoznatljivi, ali ne i potpuno razvijeni (poput genitalnog sternita, epiprokta i paraprokta), nije upotrebljiv u određivanju pola jedinke (slika 8. H). Kraj stadijuma je obeležen presvlačenjem koje startuje sa anteriorne strane.

Fetus I stadijum je zabeležen u 23 legla, sa ukupno 314 jedinki. Predstavlja najčešće pronalaženi stadijum sa kraja jula i početka avgusta 2013. godine. Ovaj stadijum predstavlja prvi razvojni period na kome su (na terenu) primećeni pokreti jedinki u vidu grčenja.

Fetus II stadijum predstavlja poslednji embrioidni stadijum, a istovremeno i intermedijarni stadijum ka juvenilnim oblicima. Ukupno je zabeleženo 92 jedinke, unutar 10 legala (jedno početkom avgusta, ostala tokom poslednjeg uzorkovanja, tabela 1). Zabeležena je pokretljivost jedinki kao i u predhodnom stadijumu, uz povećanje frekventnosti grčenja.



Slika 7. Embrioidno razviće kod *C. parisi*. (A–D) Proembrioidni stadijumi: Proembrioid I (A), II (B) i III (C, D) stadijum; (E, F, G) Proces odmotavanja prefetus stadijuma; (H) Posteriorni deo tela fetus I stadijuma; (I) Anteriorni deo tela fetus II stadijuma; (J) Embrionalni zub kod proembrioid III stadijuma; (K) Terminalne noge kod adolescens I stadijuma; (L, M) Fetus I; (N, O) Fetus II.

Oznake: (ak) apikalna kandžica; (ez) embrionalni zub; (ek) ekzuvija; (fcs) forcipularni segment; (mxd) maksila II; (sp) spirakulum; (tz) testerasti zubići. Skala: (J): 30 μ m; (H): 0,2 mm; (A–G, I, K, L): 0,5 mm; (M, N, O): 1 mm.

Osnovna odlika fetusa II predstavlja ispravljanje i započinjanje dorzo-ventralnog spljoštavanja tela (slika 7. N, O). Segmentacija je gotovo završena na svim delovima tela. Na ovom stadijumu se mnoge osobine po prvi put uočavaju, poput započinjanja setacije čitavog tela, diferenciranja margina tergita i sternita na pojedinačnom trupnom segmentu, ispravljanje antena u anteriornom pravcu (slika 8. D), pojava apikalnih kandžica na usnim (slika 8. D, E), trupnim i terminalnim ekstremitetima (slika 8. I).

Takođe, po prvi put su vidljive pore unutar koksalnog polja na koksopleuri (4-6), kao i spine na posteriornoj ivici iste strukture (po tri), anteriorne i deo posteriornih sutura na glavenoj kapsuli, kao i spirakule na trupu (slika 7. I). Sa ventralne strane

Tabela 2. Prikaz pojedinačnih karakteristika svakog postembrionalnog stadijuma tokom razvića *Cryptops parisi*.

Stadijum Karakter							
	Proembrioid I	Proembrioid II	Proembrioid III	Prefetus	Fetus I	Fetus II	Adolescens I
Presvlačenje na kraju stadijuma	+	+	+	–	+	+	– (u leglu)
Oblik tela	Oblik podkovice	Oblik podkovice	Spiralan	Spiralan	Srpast; cilindrične jedinke	Cilindričan; započinjanje dorzo-ventralnog spljoštavanja	Dorzo-ventralno spljoštene jedinke
Srednja vrednost dužine tela i ekstremiteta (u mm)	2,66 mm ($\pm 0,0303$) (min. 2,12; max. 3,32)	2,84 mm ($\pm 0,0635$) (min. 2,30; max. 3,62)	3,64 mm ($\pm 0,0678$) (min. 3,24; max. 4,02)	4,80 mm ($\pm 0,0351$) (min. 3,94; max. 5,47)	6,08 mm ($\pm 0,0365$) (min. 4,43; max. 7,13)	5,51 mm ($\pm 0,0773$) (min. 4,27; max. 7,26)	5,02 mm ($\pm 0,0454$) (min. 4,06; max. 7,42)
Segmentacija tela	Nije vidljiva	Nije vidljiva	Započinjanje	Vidljiva; bez jasnih margina na segmentima	Vidljiva; bez jasnih margina na segmentima	Vidljiva; začetak pojave margina	Potpuno razvijena; jasno uočljivi tergiti i sterniti
Antene	Zaobljene; usmerene ventralno	Zaobljene; usmerene ventralno; nešto izduženije	Izdužene; usmerene ventralno	Konačan oblik; usmerene ventralno	Konačan oblik; usmerene ventralno	Konačan oblik; usmerene anteriorno	Konačan oblik; usmerene lateralno
Tridentalni labrum	–	–	–	Vidljiv; nediferenciran	Začetak diferencijacije; nemoguća identifikacija vrste	Razvijen; moguća taksonomska upotreba	Potpuno razvijen
Usni aparat	Nesegmentisani delovi; u obliku rudimenata	Nesegmentisani delovi; u obliku rudimenata	Nesegmentisani nešto izduženi delovi	Nesegmentisani izduženi delovi	Segmentisani delovi; bez apikalnih kandžica	Potpuno razvijen	Potpuno razvijen
Trupni ekstremiteti	U obliku rudimenata	Zaobljeni; u obliku rudimenata	Zaobljeni; nešto izduženi; nesegmentisani	Izduženi; segmentisani	Segmentisani; bez apikalnih kandžica	Potpuno razvijeni	Potpuno razvijeni
Spirakulum	–	–	–	–	Začeci	Jasno uočljivi	Potpuno razvijeni
Embrionalni zub	+	+	+	–	–	–	–
Terminalni ekstremiteti	U obliku rudimenata	U obliku rudimenata	Nešto izduženiji; nesegmentisani	Izduženi; segmentisani	Segmentisani; bez apikalne kandžice i testerastih zubića	Segmentisani; bez testerastih zubića	Potpuno razvijeni
Poslednj trupni i postpedalni segment	Nisu uočljivi	Nisu uočljivi	Nisu uočljivi	Uočljivi; nediferencirani	Začetak diferenciranja	Završetak diferenciranja; nemoguća determinacija pola	Razvijeni; moguća determinacija pola
Setacija	–	–	–	–	–	+	+
Boja	Bela	Bela	Bela	Bela	Bela	Bela do žućkasta (glava i noge)	Žuto-braon (glava i noge)
Pokretljivost	–	–	–	–	Grčenje	Učestalo grčenje	Pokretljive

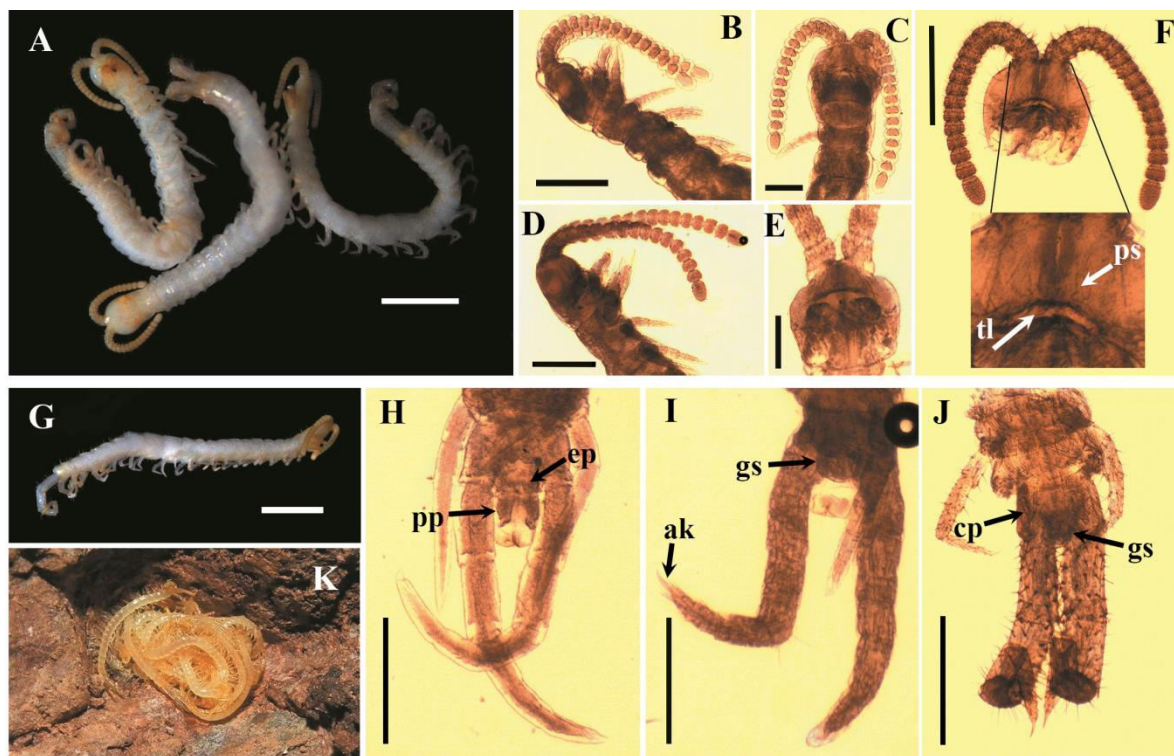
glave, na posteriornjoj ivici klipeusa prelabralne sete su potpuno prepoznatljive, a takođe i tridentalni labrum ispod njih (slika 8. E). Tek nekoliko struktura još uvek ne pokazuju odlike jasne diferencijacije, kao što su testerasti zubići na terminalnim nogama i neke strukture na postpedalnom segmentu (sekundarni genitalni sternit i spinet kod mužjaka, odnosno lamina adanalis i lamina subanalis kod ženke) (slika 8. I). Na samom kraju stadijuma, pred poslednje embrioidno presvlačenje kojim se i završava ovaj stadijum, dolazi do promene obojenosti glave i terminalnog segmenta od beličaste do svetlo žute (slika 7. N). Promena obojenosti istovremeno je i poslednja promena unutar embrioidnog razvića, nakon čega jedinke prelaze u adolescens I stadijum, koji napušta leglo i predstavlja prvi stadijum kasne postembriogeneze.

3.3. DISTINKCIJA POSTEMBRIONALNIH STADIJUMA *C. PARISI*

Pod terminom *adolescens I* obuhvaćen je stadijum čije trajanje predstavlja zbir vremena provedenog u leglu i vremena nakon napuštanja majke, do prvog presvlačenja kao solitarnog organizma. Stoga bi se zbog praćenja promena koje se dešavaju kontinuirano tokom ove faze, sam period mogao posmatrati kroz dve podfaze: *rani adolescens I* (unutar legla) i *kasni adolescens I* (slobodnoživeći).

Rani adolescens I podstadijum sledi nakon poslednjeg embrioidnog presvlačenja jedinki u leglu. Sve morfološke odlike tipične za vrstu su već uspostavljene, a procesi segmentacije i setacije, kao i dorzo-ventralnog spljoštavanja završeni (slike 8. A, G). Na pojedinačnom telesnom segmentu potpuno su diferencirani tergiti, sterniti i euplerijumi. Po prvi put u razviću *C. parisi* na tibiji i prvom tarzusu terminalnih nogu su lako prepoznatljivi testerasti zubići (slika 7. K). Glava, trup i terminalni segmenti su izrazite žuto obojeni. Takođe su obojene i antene, koje su sada sa lateralnim položajem. Prelabralne sete, klipeolabralne suture i tridentalni labrum se jasno uočavaju na klipeolabrumu, a takođe i čitave uzdužne posteriorne suture su vidljive na glavenoj kapsuli (slika 8. F). Svi delovi terminalnog segmenta koji nosi ekstremitete su razvijeni, uključujući metatergit, metasternit i bočnu koksopleuru sa tri spine na posteriornjoj ivici i centralno postavljenim

koksoleuralnim poljem sa porama (ukupno 6-10 pora i bez setacije u njemu). Posteriorni kraj tela odlikuje se potpunim razvićem svih delova postpedalnog segmenta (slika 8. J).

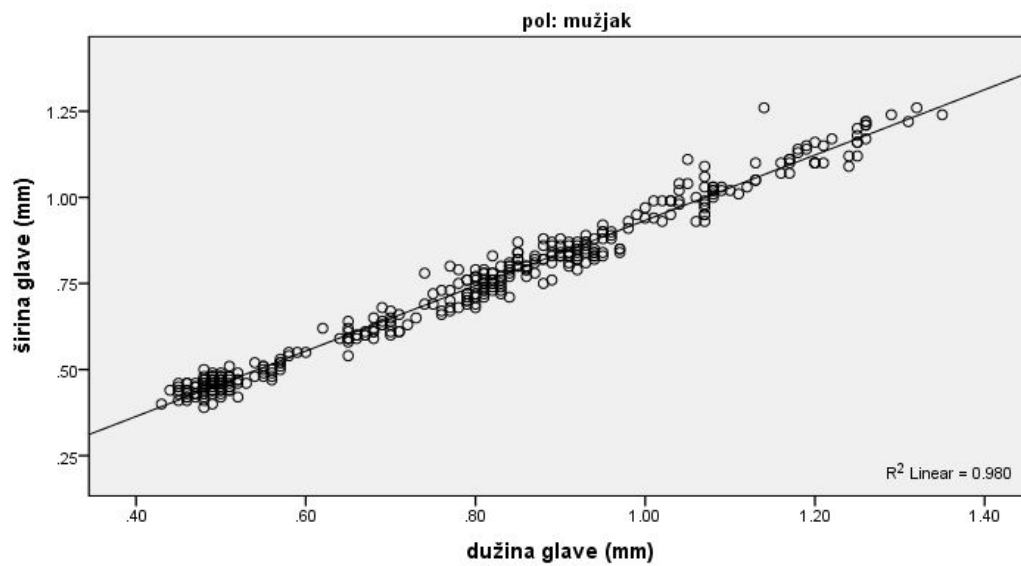


Slika 9. Stadijum adolescens I kod *C. parisi*. (A, G) Adolescens I (ventralni, dorzalni i lateralni izgled); (B, C) Glavna kapsula kod fetus I stadijuma (lateralno i ventralno); (D, E) Glavna kapsula kod fetus II stadijuma (lateralno i ventralno); (F) Glavna kapsula kod adolescens I stadijuma (ventralno); (H, I, J) Terminalni i postpedalni segment kod: fetus I (H), fetus II (I) i adolescens I (J) stadijuma; (K) Leglo napušteno od majke nakon uznemiravanja. Oznake: (ak) apikalna kandžica; (ep) epiprokt; (gs) genitalni segment; (pp) paraprokt; (ps) prelabralne sete; (tl) tridentalni labrum. Skala: (C, E): 0,2 mm; (B, D, F, H, I, J): 0,5 mm; (A, G): 1 mm.

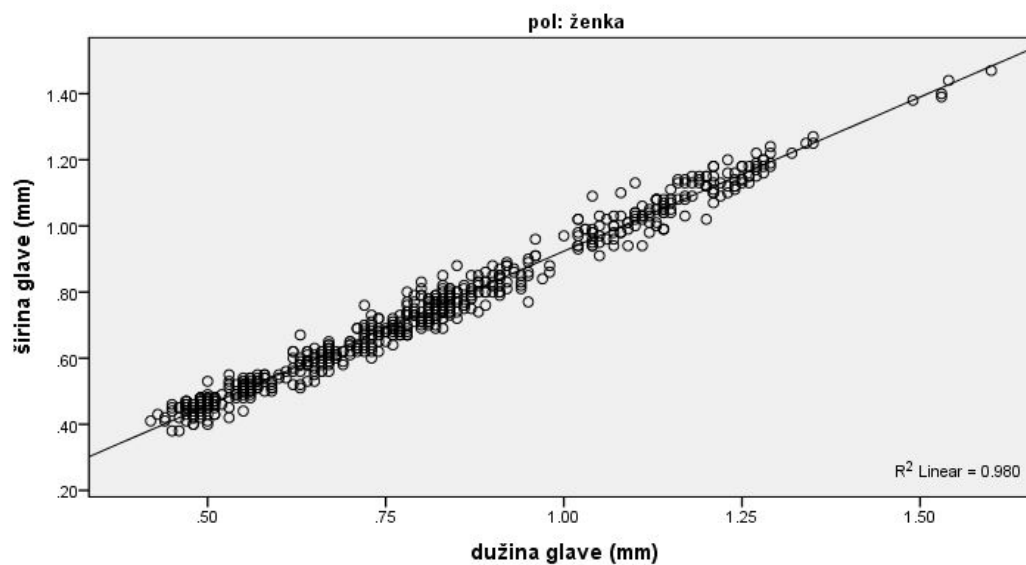
Poslednji stadijum u leglu se pokazao dominantnim tokom poslednjeg uzorkovanja materijala iz legla (tabela 1). Ukupno je pronađeno 136 jedinki, unutar 13 legala. Posmatranjem ponašanja jedinki unutar legla, ustanovljeno je povećanje pokretljivosti u odnosu na fetus II. Zavisno od toga koliko dugo su jedinke u ovoj fazi, primećeni su i različiti oblici pokretljivosti. Tako, jedinke na početku stadijuma pokreću sve telesne nastavke (antene i ekstremitete), a bočnim i dorzo-ventralnim ugibanjem i čitavo telo, držeći se pritom legla. Kod jedinki koje su već neko vreme na stadijumu ranog adolescensa I, primećeno je slabljenje veze između jedinki i razbijanje legla, a u nekoliko slučajeva

pronađene su jedinke udaljene nekoliko centimetara od majke, braće i sestara preostalih u leglu; ovakve individue su pokazivale potpunu pokretljivost. Međutim, zabeleženi su i slučajevi povratka jedinke u klaster nakon ispadanja. Dokaz da u ovom periodu slabi veza između mladunaca i majke je i to da ženke, kada su mladunci u ovom stadijumu, izuzetno lako napuštaju legla (slika 8. K). Ovo nije bio slučaj dok su mladi bili u ranijim fazama. Stadijum *kasni adolescens I* započinje od trenutka napuštanja majke i traje sve do prvog presvlačenja jedinke.

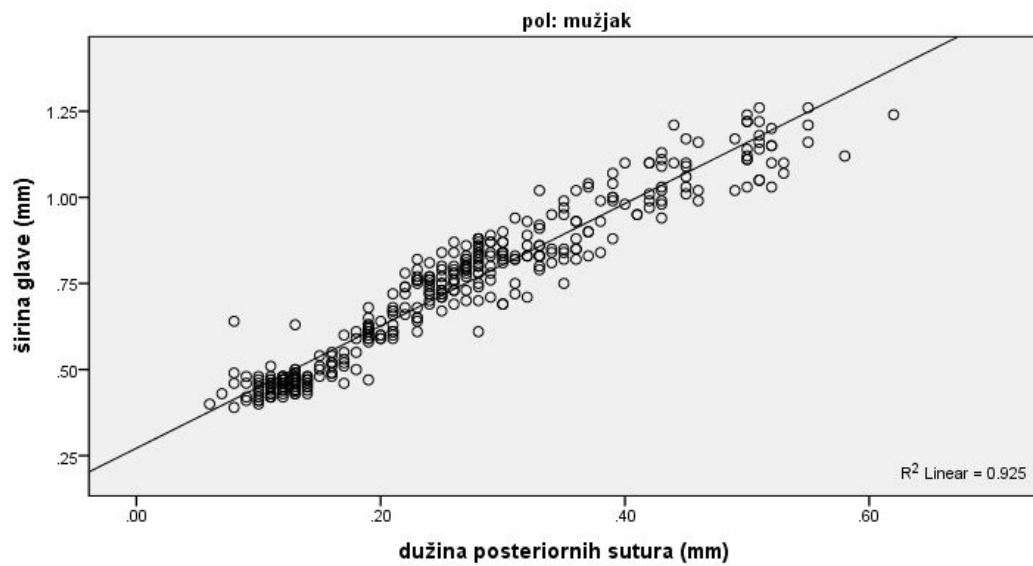
Za potrebe analize varijabilnosti izabranih karaktera kod stadijuma kasnog postembrionalnog razvića (po polovima), izvršena su poređenja pojedinačnih karaktera u odnosu na širinu glave. Izabrani karakteri su pokazali izuzetne prediktivne vrednosti, pre svega najveća korelisanost karaktera širina glave postoji sa dužinom glave (98% kod oba pola), zatim sa ukupan BKPP (93,5% kod ♂, 93% ♀) i DPS (92,5% kod ♂, 91,3% ♀). U manjem stepenu širina glave je u korelaciji sa karakterima (po opadajućoj korelisanosti): ukupan BSKPP (72,9% kod ♂, 75% ♀), broj prelabralnih klipealnih seta (65,5% kod ♂, 60,8% ♀), DPS/DG (68,3% kod ♂, 56,3% ♀) i ukupan BSPIKP (65,2% kod ♂, 53,6% ♀). Rezultati korelisanosti širine glave sa ostalim izabranim karakterima pojedinačno (po polu), prikazani su na grafikonima 1-14.



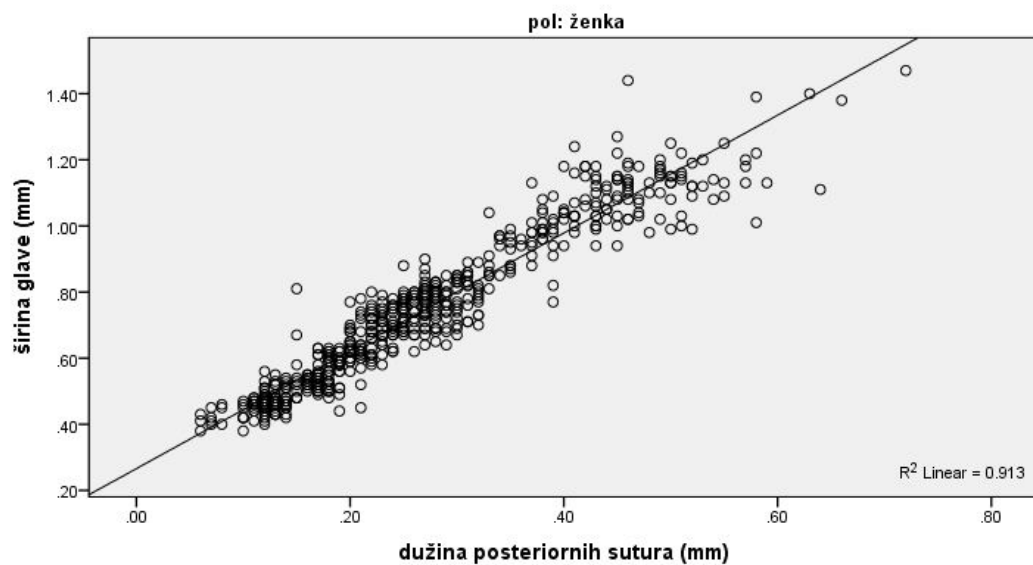
Grafikon 1. Varijabilnost širine glave u odnosu na dužinu glave kod mužjaka *C. parisi*.



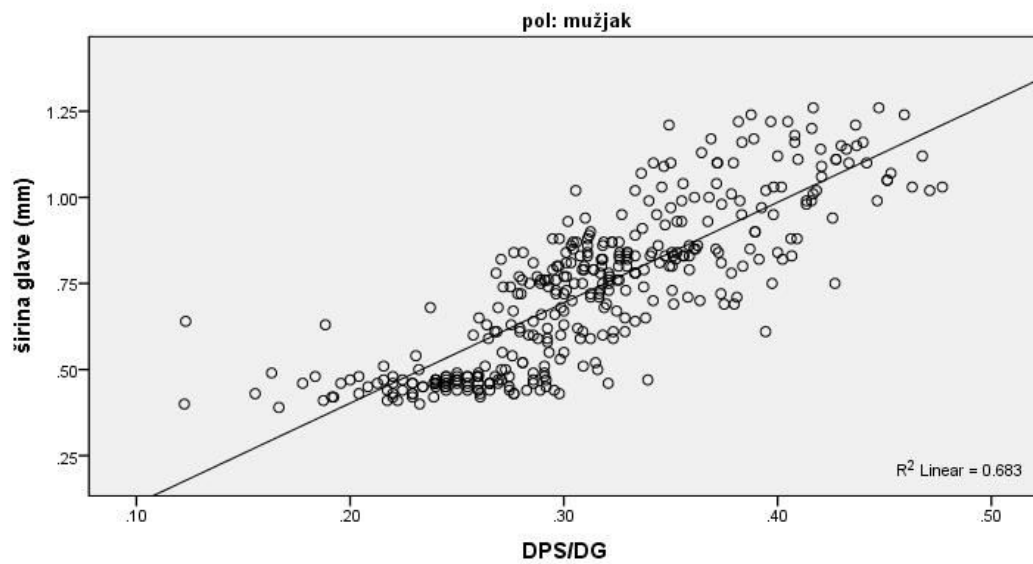
Grafikon 2. Varijabilnost širine glave u odnosu na dužinu glave kod ženki *C. parisi*.



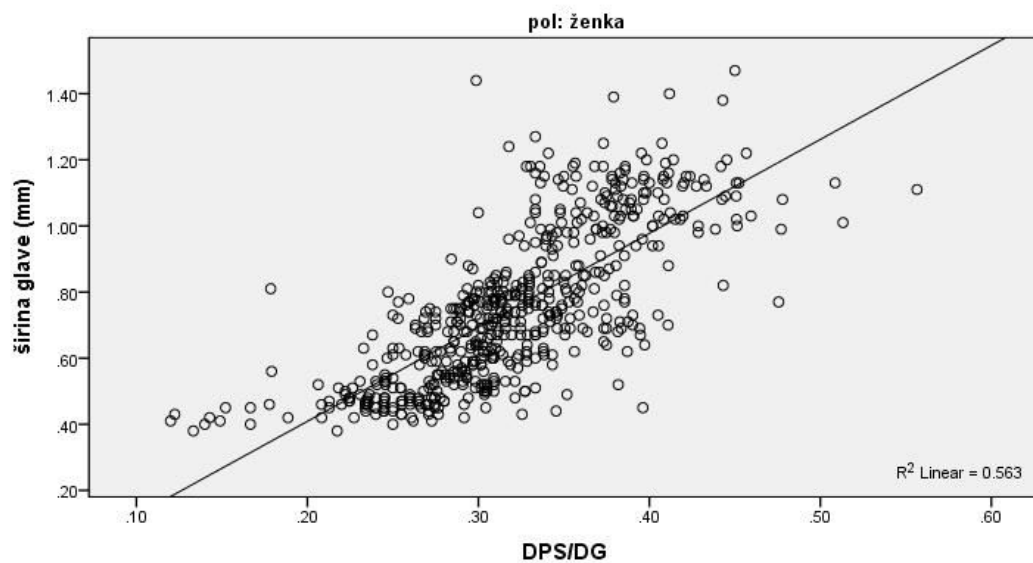
Grafikon 3. Varijabilnost širine glave u odnosu na dužinu posteriornih uzdužnih sutura na glavenoj kapsuli kod mužjaka *C. parisi*.



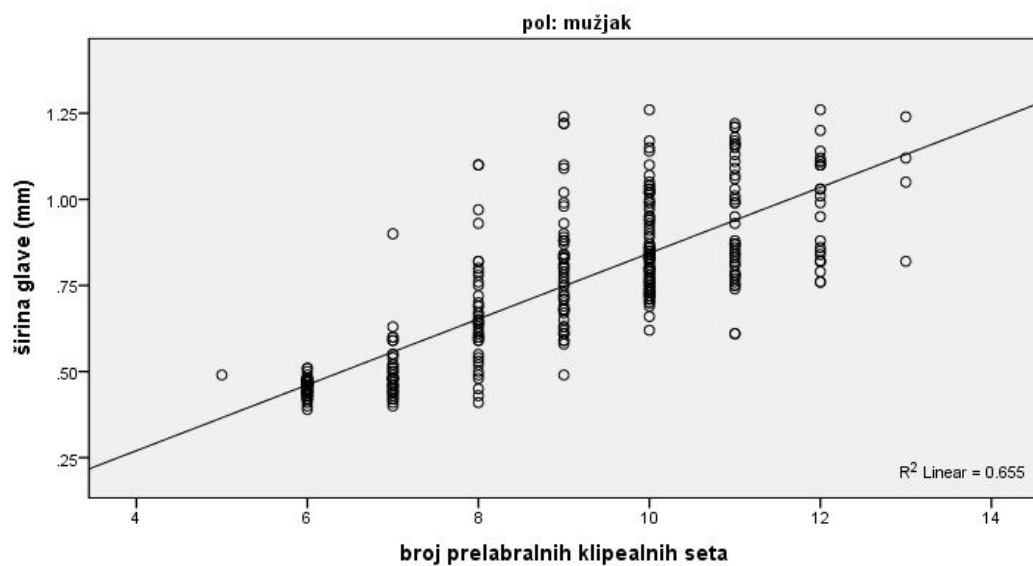
Grafikon 4. Varijabilnost širine glave u odnosu na dužinu posteriornih uzdužnih sutura na glavenoj kapsuli kod ženki *C. parisi*.



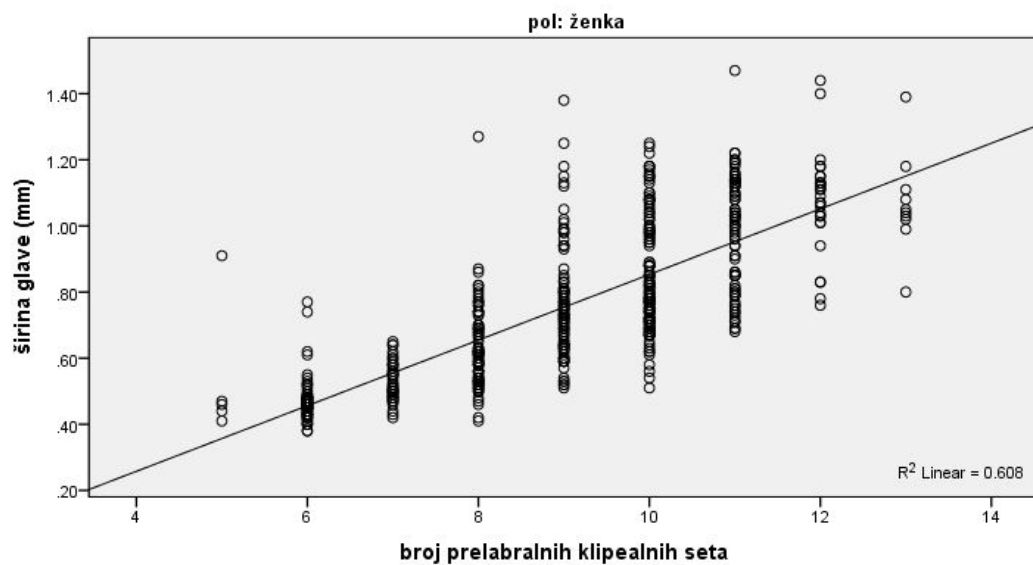
Grafikon 5. Varijabilnost širine glave u zavisnosti od odnosa dužine posteriornih uzdužnih sutura na glavenoj kapsuli i dužine glave kod mužjaka *C. parisi*.



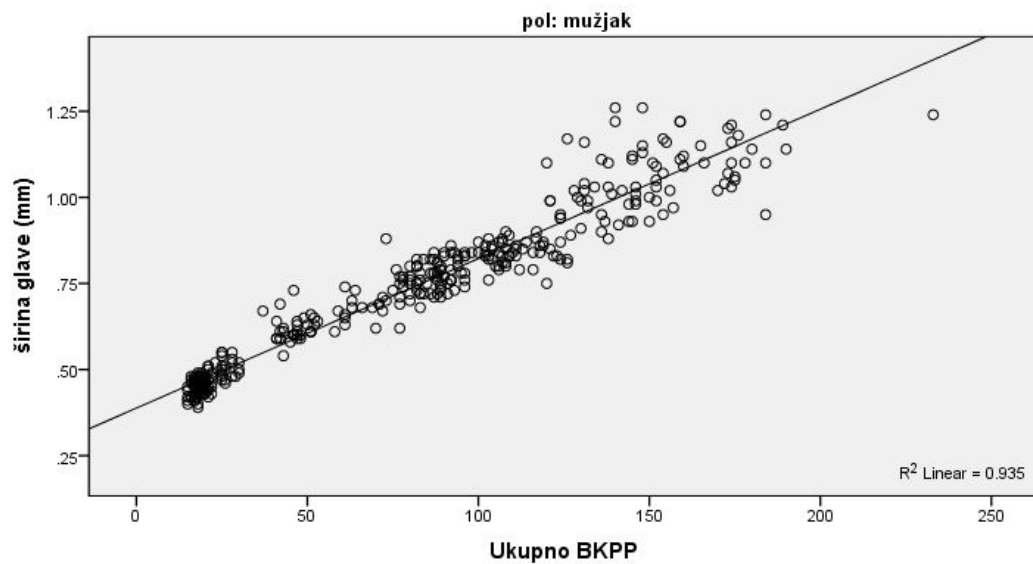
Grafikon 6. Varijabilnost širine glave u zavisnosti od odnosa dužine posteriornih uzdužnih sutura na glavenoj kapsuli i dužine glave kod ženki *C. parisi*.



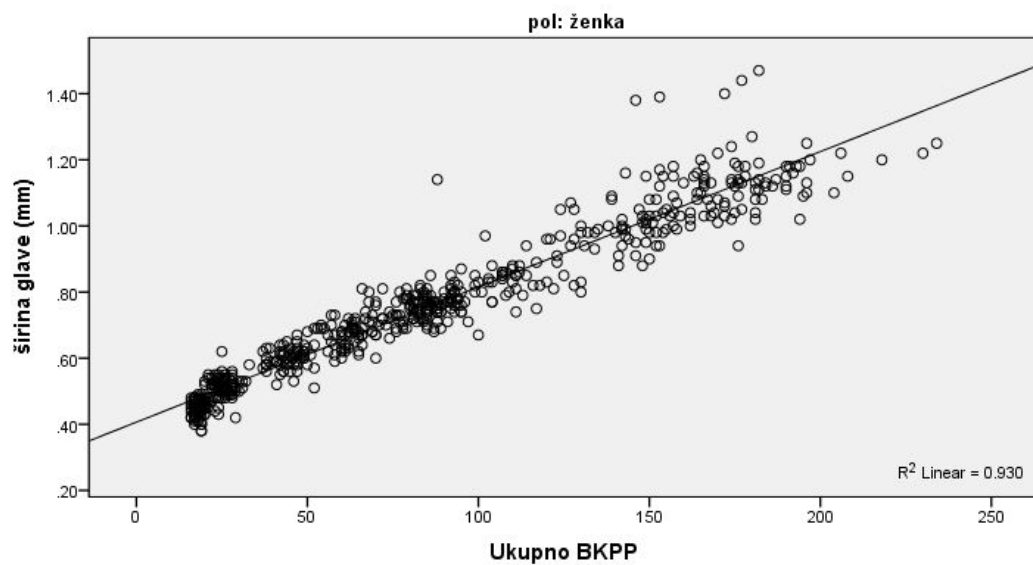
Grafikon 7. Varijabilnost širine glave u odnosu na broj prelabralnih klipealnih seta kod mužjaka *C. parisi*.



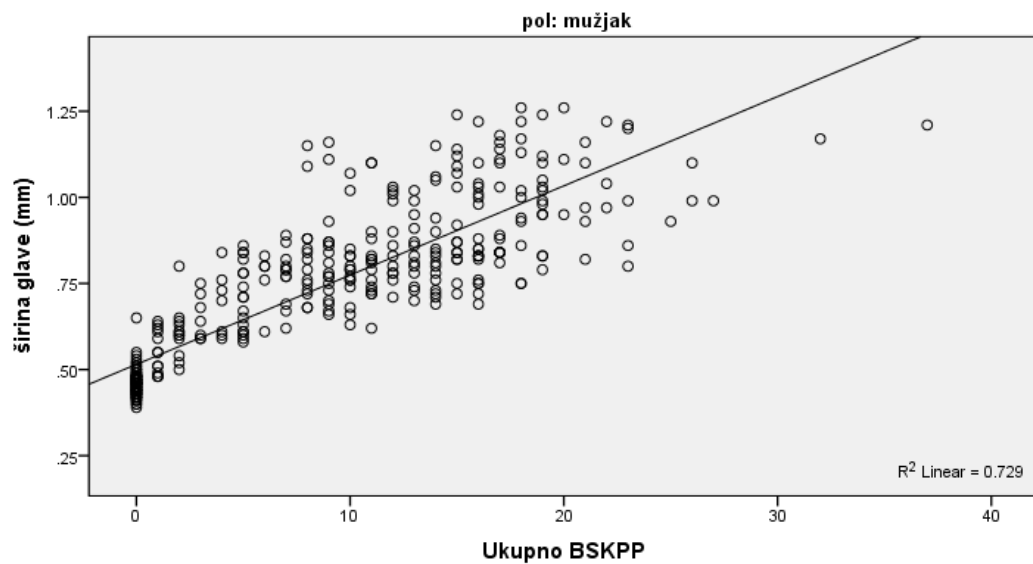
Grafikon 8. Varijabilnost širine glave u odnosu na broj prelabralnih klipealnih seta kod ženki *C. parisi*.



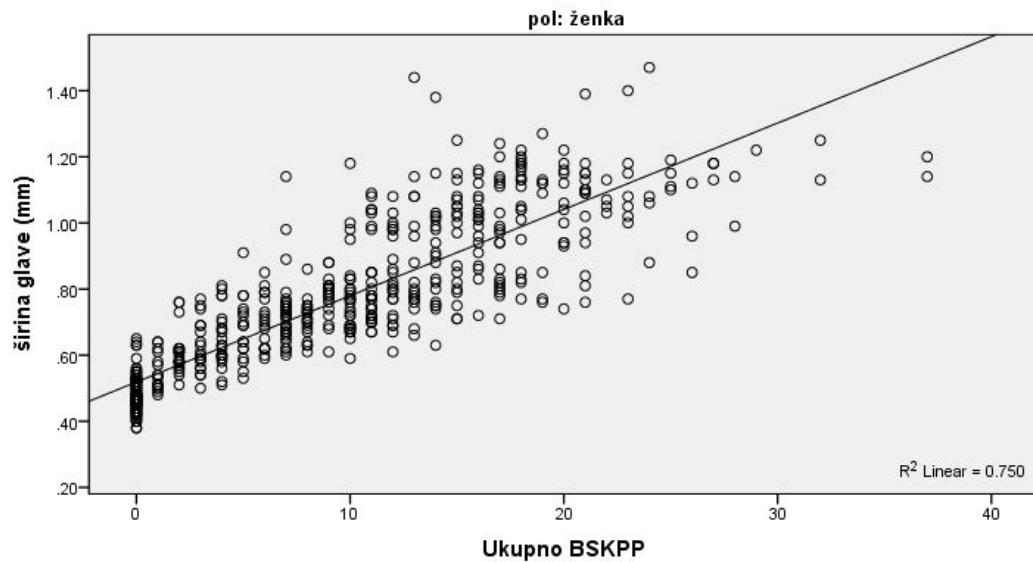
Grafikon 9. Varijabilnost širine glave u odnosu na ukupni broj pora unutar koksopleuralnog polja kod mužjaka *C. parisi*.



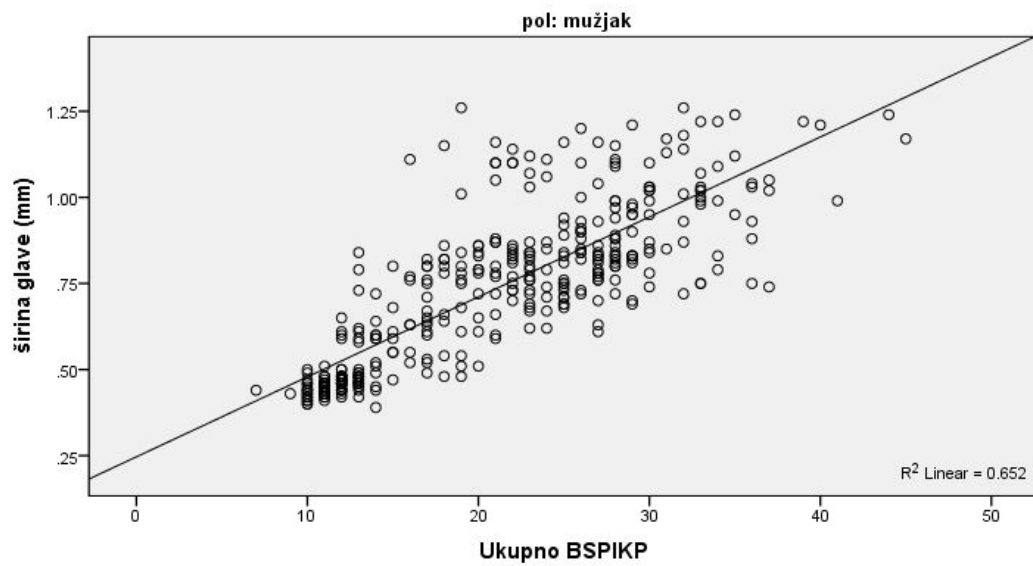
Grafikon 10. Varijabilnost širine glave u odnosu na ukupni broj pora unutar koksopleuralnog polja kod ženki *C. parisi*.



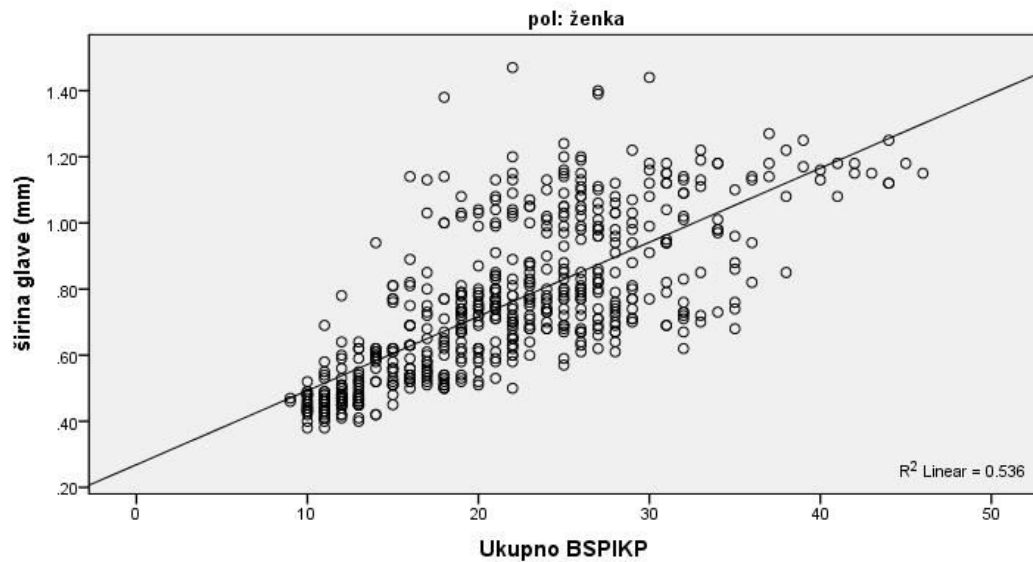
Grafikon 11. Varijabilnost širine glave u odnosu na ukupan broj seta unutar koksopleuralnog polja sa porama kod mužjaka *C. parisi*.



Grafikon 12. Varijabilnost širine glave u odnosu na ukupan broj seta unutar koksopleuralnog polja sa porama kod ženki *C. parisi*.

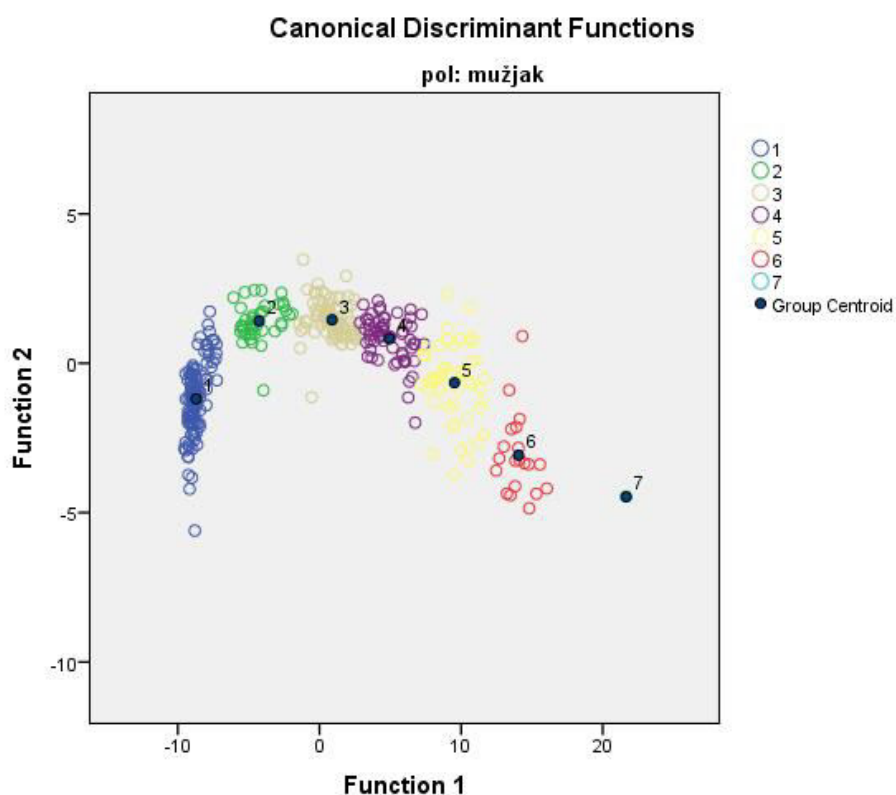


Grafikon 13. Varijabilnost širine glave u odnosu na ukupan broj seta posteriorne ivice koksopleure kod mužjaka *C. parisi*.

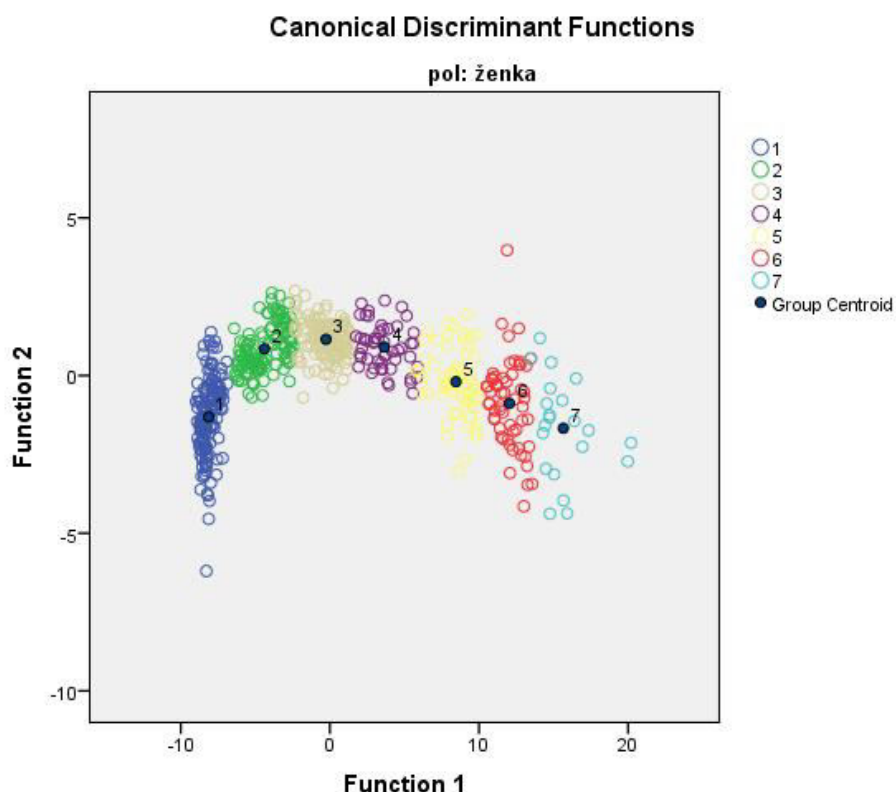


Grafikon 14. Varijabilnost širine glave u odnosu na ukupan broj seta posteriorne ivice koksopleure kod ženki *C. parisi*.

U diskriminantnoj kanonijskoj analizi grupišuća promjenjiva je predstavljena apriori identifikovanim stadijumima, uz korekciju sa „k-means“ algoritmom. U analizi su, pored karaktera širina glave i većine korišćenih za utvrđivanje korelacije sa njim (dužina glave, DPS, ukupan BKPP, ukupan BSKPP i ukupan BSPIKP), upotrebljeni još i karakteri ukupan BSPKPP, DAS, transformisane (arcsin) promjenjive DAS/DG i DPS/DG. Značajne vrednosti na prvoj kanonijskoj osi imao je karakter ukupan BKPP, dok su se na trećoj kanonijskoj osi izdvojili karakteri širina glave, dužina glave i DAS. Ukupna proporcija varijabilnosti na tri kanonijske ose u analizi bila je 99,8%. Diskriminativna analiza je pokazala opštu uspešnost klasifikacije od 98%. Razdvajanje posmatranih stadijuma ilustrovano je na dvodimenzionalnim grafikonima za mužjake i ženke (prva dva kanonijska korena) sa ucrtanim centralnim tačkama grupa (grafikoni 15 i 16).



Grafikon 15. Razdvajanje slobodnoživećih postembrionalnih stadijuma *C. parisi* kanonijskom diskriminantnom analizom odabranih karaktera kod mužjaka.



Grafikon 16. Razdvajanje slobodnoživećih postembrionalnih stadijuma *C. parisi* kanonijskom diskriminantnom analizom odabranih karaktera kod ženki.

Na osnovu upotrebljenih karaktera, kanonijska diskriminantna analiza pokazala je postojanje sedam razvojnih grupa (stadijuma). Kao najpogodnija promenjiva pokazao se karakter ukupan BKPP, na osnovu koga je izvršena klasifikacija slobodnoživećih postembrionalnih stadijuma *C. parisi*, uzimajući u obzir da dodatne promenjive nisu doprinele poboljšanju sortiranja „k-means“ algoritmom. U tabeli 3 prikazane su srednje vrednosti ukupnog broja pora unutar koksopleuralnog polja po jedinki, za svaki od predpostavljenih stadijuma. Vrednosti ovog karaktera su prikazane za oba pola i ne pokazuju velike numeričke razlike među njima. Zbog potreba analize zaokružene su na cele brojeve.

Tabela 3. Srednje vrednosti ukupnog broja pora unutar koksopleuralnog polja za pretpostavljene stadijume po polovima.

Izdvojeni stadijumi	1	2	3	4	5	6	7
Ukupan BKPP (srednja vrednost) kod mužjaka	20	50	86	113	145	177	233
Ukupan BKPP (srednja vrednost) kod ženki	22	52	83	112	147	173	200

Poređenjem srednjih vrednosti ukupnog broja pora leve i desne koksopleure jedinki prikupljenih na lokalitetu Izbice, sa vrednostima istog karaktera ženki iz populacije sa lokaliteta Babin zub (prikupljene sa leglima), došlo se do zaključka da prvi sigurni reproduktivno sposobni stadijum ženki odgovara četvrtoj grupi izdvojenoj diskriminantnom analizom. Upravo je i najveći broj jedinki uzorkovanih sa leglima pokazivao brojnost pora koje odgovaraju ovom stadijumu (41 od ukupno 81 ženke). Tri jedinke sa Babinog zuba pokazale su vrednosti karaktera ukupan BPKP bliže vrednostima treće grupe (vrednosti su bile iznad srednjih za datu grupu, ali bliže nego četvrtoj), dok je ostatak uzorka prikazivao vrednosti karakteristične za kasnije stadijume. Za nazive stadijuma predlažemo, po redosledu grupa: *adolescens I, II i III* (grupe 1-3), *maturus junior* (grupa 4), *maturus I i II* (grupe 5 i 6) i *maturus senior* (grupa 7).

Od interesa je naglasiti da mnoge morfološke karakteristike i tokom trajanja samog stadijuma trpe određeni opseg promena. Svakako kao najvidljivija odlika bi se mogla predstaviti obojenost jedinki. Odmah po presvlačenju, jedinka koja pripada slobodnoživećem postembrionalnom stadijumu je mlečno bela. Jedini pigmentisani delovi su tridentalni labrum i apikalne kandžice na ekstremitetima. Vremenom jedinka menja boju od svetlo žute preko intenzivno žute ka braonkastoj (pri samom kraju stadijuma pred prevlačenje).

Interesantno odbrambeno ponašanje zabeleženo je kod mlađih uzrasnih kategorija, odnosno slobodnoživećih *adolescens I i II* stadijuma. Prilikom prvog znaka uznemiravanja ovakvih jedinki, životinje svoje telo spiralno uvijaju i pokušavaju da formiraju loptastu strukturu. Telo se uvija u istoj ravni, pa je najčešći položaj u kome su pronalazene bio bočni kontakt sa zemljištem. Jedinke su zadržavale ovaj položaj oko tri minuta, nakon čega se

ponovo pokreću i najčešće pokušavaju da pobjegnu vertikalno u dublje slojeve stelje. Identično ponašanje primećeno je i kod larvalnih stadijuma jedinki iz roda *Lithobius* na istom terenu. Ovakvo ponašanje je naročito bilo učestalo tokom prolećnog i jesenjeg uzorkovanja.

3.4. BRIGA O POTOMSTVU I REPRODUKTIVNE ODLIKE *C. PARISI*

Tokom terenskih istraživanja pronađeno je ukupno 90 adultnih ženki *C. parisi* sa jajima ili mladima. Brojnost jedinki unutar legla varirala je od 4 do 41 jedinke. Na lokalitetu Babin zub prikupljeno je 81 leglo veličine od 4-24 jedinki, na lokalitetu Jabučko ravnište tri legla (opseg od 13-14 mladih), dok je na lokalitetu Duboka pronađeno samo jedno, istovremeno i najbrojnije leglo, sa ukupno 41 jedinkom. Na lokalitetu Carine, u Crnoj Gori, pronađeno je pet legala sa veličinama od 17-30 jedinki. Bez izuzetaka, sve ženke su sa potomstvom bile u kontaktu ventralnom stranom tela (sternitima), dok je dorzalna strana bila orijentisana ka spolja (slika 10).



Slika 10. Briga o potomstvu kod *C. parisi*. Jasno uočljiva orijentacija tela ženke sternitima ka mladima: (A) ženka nad fetusima I, (B) ženka obavijena oko adolescensa I.

Adultne ženke sa leglima su pronalažene isključivo ispod kamenja. Za polaganje jaja najčešće koriste male šupljine u zemljištu ili na kamenu, na mestima kontakta ova dva sistema. Oko legla se obavija u obliku latiničnog slova „C“, i najčešće jednom od bočnih strana tela se okreće ka podlozi.

Prilikom uznemiravanja majka relativno lako napušta leglo i beži. Napuštanje potomstva pri prvom znaku opasnosti se intenzivira kako proces razvića mladih jedinki u leglu napreduje. Drugim rečima, kada su mladunci u embrionalnim stadijumima, potrebno je duže i intenzivnije uznemiravanje da bi ih majka napustila nego kada su npr. u adolescens I stadijumu. Fenomen mladunačkog kanibalizma kod vrste *C. parisi* nije registrovan.

Pored analize brige o potomstvu, a u cilju boljeg razumevanja reproduktivne biologije vrste, neophodno je navesti i druga zapažanja do kojih se došlo tokom istraživanja, a koja se tiču ove problematike. Kao najznačajniji podatak treba istaći da je kod dve adultne ženke sa lokaliteta Izbice zabeležen momenat indirektnog transfera sperme (slika 6. A). Prepoznati spermatofori su pasuljastog oblika, dužine oko 0,5 mm i širine oko 0,3 mm, sa strukturom izgleda poklopca na udubljenoj strani prema kojoj je orijentisana masa spermatozoida (slika 6. B). Prilikom čina prenosa sperme, upravo ova udubljena strana naleže na genitalni otvor ženke, a sam spermator se uzdužno postavlja između njenih terminalnih nogu. Suprotna strana spermatofora je zaobljena i sa znatno zadebljalom kutikulom.

Sa sigurnošću se može tvrditi da se spermator formira i sazreva znatno ranije u odnosu na momenat prenosa, pošto su disekcijom jedinke adultnog mužjaka prikupljenog pri kraju sezone sa lokaliteta Izbice, pronađena dva potpuno zrela spermatofora. Kontakt mužjaka i ženke, na istom lokalitetu, primećen je sredinom aprila. Broj prikupljenih slobodnoživećih juvenilnih jedinki tokom tog perioda uzorkovanja, na istom lokalitetu, je bio mali. Transfer sperme zabeležen je u periodu, kada su se dnevna variranja temperature stabilizovala na maksimalnih 10-15°C (u toku dana) i minimalnih 4-8°C (tokom noći). Na istom lokalitetu u drugoj polovini jula, pronađeno je leglo u završnoj fazi napuštanja od strane juvenilnih jedinki. Tokom ovog perioda, na terenu je primećeno značajno povećanje broja jedinki na prvom slobodnoživećem stadijumu. Na osnovu svih informacija period koji ženka provede sa leglom procenjen je na oko 70 dana.

4. DISKUSIJA

4.1. USKLAĐIVANJE RAZVOJNIH OBRAZACA KOD CHILOPODA

Bliski filogenetski odnosi između skolopendromorfni i geofilomorfni hilopoda potvrđeni su molekularnim, morfološkim i ontogenetskim podacima (Edgecombe, 2011). Uprkos njihovoj srodnosti, postojanje zajedničkog razvojnog tipa kod predstavnika ovih redova (epimorfoza) nije rezultovalo uspostavljanjem zajedničkog razvojnog modela, izuzev određenog stepena terminološkog paralelizma pri upotrebi naziva pojedinih stadijuma (fetus i adolescens I). Usklađivanje terminologije u opisivanju razvojnih obrazaca različitih epimorfa bio bi jedan od načina prikazivanja njihovih filogenetskih veza. Važnije od postizanja jedinstvene terminologije u prikazivanju ontogenije epimorfni redova, imao bi identičan proces na još nižem nivou, unutar samog reda Scolopendromorpha. Neophodnost ovog zadatka se može jasno ilustrovati prostim poređenjem prethodnih razvojnih studija na skolopendromorfama. Isti stadijumi su opisani pod različitim imenima kod različitih vrsta, što neminovno dovodi do konfuzije. Na primer, drugi embrionalni stadijum prema Heymonsu (Heymons, 1901) odgovara trećem embrionalnom stadijumu Lorensa (Lawrence, 1947), što je opet u korelaciji sa postembrionik II stadijumom predloženim od strane Dugona i saradnika (Dugon et al., 2012). Potreba za usklađivanjem razvojnih obrazaca kod ovih stonoga naročito se odnosi na embrionalne i rane postembrionalne (embrioidne) faze.

Najdetaljniji noviji opis perioda razvića koji se odvija u leglu, rezultat je serije publikacija na embrionalnim i postembrionalnim stadijumima kod geofilomorfne vrste *Strigamia maritima* (Chipman et al., 2004; Vedel & Arthur, 2009; Brena & Akam, 2012; Ortega-Hernández & Brena, 2012; Brena, 2014). Iz ovih studija proisteklo je uspostavljanje trofaznog modela ranog razvića kod Geophilomorpha, sa ukupno osam embrionalnih, pet embrioidnih i jednim adolescens stadijumom tokom razvića u leglu, što je najbolje sumirano od strane Brene (2014). Kod skolopendromorfni hilopoda, broj faza i stadijuma tokom ovog razvojnog perioda nikada nije definisan. Na osnovu laboratorijskih studija na vrstama *Scolopendra cingulata* i *S. dalmatica*, Heymons (Heymons, 1901) je prepoznao dve

glavne faze (embrionalnu i adolescens) sa jednim prelaznim stadijumom (fetus). Lorens (Lawrence, 1947) je kod vrste *Cormocephalus multispinus* identifikovao ukupno šest stadijuma: prvi, drugi i treći embrionalni i isti adolescens stadijum. Takođe, kod vrste *C. westwoodi anceps* je prepoznat identičan obrazac sačinjen od ove dve faze, sa po tri stadijuma unutar svake (Brunhuber, 1970). Dugon i saradnici su prilikom opisivanja razvića otrovnog aparata kod vrste *Scolopendra subspinipes mutilans* L. Koch, 1878, prepoznali ukupno četiri postembrionalna stadijuma (postembrionik I i II, fetus i adolescens), što bi se i moglo posmatrati pretečom trofaznog modela, doduše ne i tako prikazanog (Dugon et al., 2012). U slučaju naše studije na primeru razvića *Cryptops parisi* prepoznat je trofazni model identičan kao kod Brene (Brena, 2014), ali uz razlikovanje jednog embrioidnog stadijuma više (fetus II).

Mnoge sličnosti razvoja embriona kod različitih epimorfi ukazuju na slične šeme embriogeneze kod ovih organizama. Ovi obrasci bi mogli imati filogenetski značaj i to ne samo kod hilopoda već i šire, među ostalim grupama zglavkara (Scholtz & Wolff, 2013). Detaljan opis embrionalnog razvića geofilomorfne vrste *S. maritima* ukazuje na postojanje osam stadijuma unutar ove razvojne faze (Brena & Akam, 2012). Isti broj stadijuma registrovan je i kod skolopendromorfe *Ethmostigmus rubripes*, ali sudeći po opisu stadijuma i priloženim fotografijama unutar rada (Whittington et al., 1991) čini se da je tek pet stadijuma vremenski vezano za period pre izleganja iz jajne opne. Šesti stadijum koji je u toj publikaciji prikazan kao embrionalni, odgovarao bi procesu oslobađanja od horiona, odnosno prvom embrioidnom stadijumu. Ključni argumenti za ovakvu tvrdnju jesu uvučeni kanal između dve polovine embriona i jasno vidljiva membrana ventralis, što sve skupa ukazuje na posthorionsko stanje jedinke.

U kontekstu usklađivanja embrionalne faze kod Epimorpha, neophodno je naglasiti sve sličnosti i razlike čitavog razvojnog perioda, ali i pojedinačnih subjedinica unutar njega. Počev od nekih osnovnih odlika samog jajeta, preko embrionalnih procesa prostorno vezanih za masu ograđenu horionom od spoljašnje sredine, pa do broja stadijuma i karakteristika embriona u njima, kao i samih odlika procesa izleganja, čini se da ne postoje neka značajnija odstupanja koja bi to definisala kao drugačiji obazac embriogeneze. Razlike koje su opisane kod različitih epimorfni vrsta, mogu biti posledica ograničenja

opreme upotrebljene u analizi embriona ili neadekvatnog tumačenja procesa embriogeneze na datim primerima. Kako su opisi embriona većine epimorfni vrsta dosta stari (Metschnikoff, 1875; Sograff, 1882; 1883; Heymons, 1898; 1901; Ivanov, 1940; Dawydoff, 1956), lako je prihvatiti tvrdnju Brene o potrebi opreznog tumačenja starijih rezultata usled tehničkih ograničenja opreme tog vremena (Brena, 2015). Kao interesantan primer jednog neadekvatnog opisa može se navesti „prekobrojni segment“ u glavenom regionu kod vrsta *Otostigmus multident* Haase, 1887 (citirana kao *O. armatus* Attems, 1953) i *Cryptops tahitanus* Chamberlin, 1920 (Dawydoff, 1956). Jasno je da se radi o strukturi poznatoj kao embrionalni zub, koja ima funkciju u probijanju horiona i koja se kasnijim presvlačenjima odbacuje (slika 6. L, N; 7. J).

Izuzev drugačije podele najranijeg perioda razvića, deskripcija embrionalne faze *C. parisi* uglavnom je zasnovana na čuvenom radu Hejmonsa iz 1901. godine. Opis embriona vrste *Scolopendra cingulata* predstavlja jedan od najkompletnije urađenih kod stonoga uopšte, ali uz savremeno osporavanje pojedinih tvrdnji koje sadrži. Svakako, jedan od najkontroverznijih delova opisa podrazumeva Hejmonsov prikaz dodavanja segmenata obrnutim redom, od posteriornog ka anteriornom kraju, što je u suprotnosti sa opisima kod nekoliko drugih vrsta Chilopoda. Još jedan kontroverzni obrazac dodavanja segmenata opisan je na primeru vrste *Etmostigmus rubripes*, a podrazumeva sredinu jajeta kao mesto inicijacije segmentacije, odnosno situacija gde se srednji trupni segmenti diferenciraju prvi, a glaveni poslednji (Whittington et al., 1991). Progresija procesa segmentacije od anteriornog ka posteriornom kraju embriona predstavlja najčešći embrionalni segmentacioni model. Do sada je ovakav obrazac potvrđen kod većeg broja vrsta, i to: *Rhysida immarginata* (Porat, 1876) (vidi Ivanov, 1940); *Scolopocryptops rubiginosus* L. Koch, 1878 i *Scolopendra subspinipes* Leach, 1815 (Sakuma & Machida, 2002; 2004); kao i *Strigamia maritima* (Kettle et al., 2003; Chipman et al., 2004). Rezultati dobijeni na našem model organizmu, takođe sugerišu inicijaciju segmentacije sa anteriornog kraja embriona (slika 6. F).

Na osnovu zabeleženih karakteristika, embrion *C. parisi* se uklapa u opis tipičnog za epimorfne stonoge. Tokom čitavog procesa embriogeneze, dužine ovoidnog jajeta kreću se u intervalu između ekstrema od 0,92 mm i 1,3 mm, što ih svrstava u prosečne vrednosti

kod Chilopoda (Brena, 2015). Jaje je tipično centrolecitno, sa izraženom intralecitnom deobom po čemu je slično istim kod svih ostalih Myriapoda (Anderson, 1973). Praćenje čitavog toka embriogeneze i identifikacija svih embrionalnih stadijuma je, u tehničkom smislu, značajno olakšano providnošću horiona i mogućnošću promatranja bez predhodne dehorionizacije (uklanjanja horiona). Dodavanje segmenata tokom embrionalnog razvića kod *C. parisi* poklapa se sa tvrdnjama da razviće hilopoda pripada intermedijarnom tipu, između kratkog i dugog zametka, jer germinativna formacija najpre obrazuje anteriorni deo, od koga će kasnije nastati glava i nekoliko prvih trupnih segmenata, a zatim se u seriji dodaju preostale segmentacione kaskade, identično kao i kod velikog broja vrsta ovih stonoga (Dohle, 1964; Hertz, 1985; Hughes & Kaufman, 2002b; 2002c; Chipman et al., 2004; Brena & Akam, 2012). Embriogeneza našeg model organizma pokazuje izuzetno veliku podudarnost (broj registovanih stadijuma i smena procesa) sa embrionalnim razvićem opisanim kod geofilomorfne vrste *S. maritima* (videti Brena & Akam, 2012), što ide u prilog našoj tezi o univerzalnosti embrionalnih procesa kod epimorfa.

Embrioidna ili rana postembrionalna faza, drugačije se može definisati i kao produžetak embrionalnog razvića. Ovaj deo razvića podrazumeva niz kontinuiranih i diskontinuiranih promena u morfologiji jedinki, u kome postepenim sazrevanjem jedinke gube embrionalni, a dobijaju adultni izgled. Čitav proces započinje ekvatorijalnom podelom horiona (izleganjem), a završava se poslednjim presvlačenjem u leglu (što rezultuje pojavom adolescens I stadijuma). Na primeru *C. parisi*, ukupno smo zabeležili šest embrioidnih stadijuma: tri proembrioidna, jedan prefetus i dva fetus stadijuma. Podela i terminologija koja je odabrana predstavlja pokušaj približavanja razvojnim obrascima opisanim na epimorfnim redovima od strane različitih autora (Heymons, 1901; Lawrence, 1947; Lewis, 1961; Brunhuber, 1970; Vedel & Arthur, 2009; Ortega-Hernández & Brena, 2012; Brena, 2014).

Razdvajanje stadijuma u post-horionskom razviću kod *C. parisi*, kao i u slučaju embrionalne faze, pokazuje veliku homologiju sa istim razvojnim periodom kod vrste *S. maritima*. Razlika je u prisustvu jednog embrioidnog stadijuma više (fetus II), u odnosu na samo jedan fetus u najdetaljnijem opisu ranog razvića kod stonoga uopšte (Brena, 2014). U poređenju sa istim razvojnim periodom kod deskripcija dostupnih na predstavnicima reda

Scolopendromorpha, postoji određeni stepen sličnosti, ali uz dosta neizostavnog terminološkog nepreklapanja. Najveća sličnost između opisa stadijuma može se prepoznati u analizi vrste *Scolopendra subspinipes mutilans* (Dugon et al., 2012). Ključna nepreklapanja između ove dve deskripcije, zasnovana su na broju i nazivima prvih post-horionskih stadijuma. Tako, dva postembrionik stadijuma identifikovana od strane Dugona i saradnika, predstavljena su sa ukupno tri proembrioid stadijumima. Odluka da se iskoristi termin proembrioid za prve embrioidne stadijume doneta je najmanje iz dva razloga. Jedan od razloga je usklađivanje razvojnih šema epimorfa, jer kao što je već rečeno, ovaj termin je upotrebljen u opisivanju homologih stadijuma kod Geophilomorpha. Drugi razlog je vezan za etiologiju termina. Već je navedeno da je embrioidna faza predstavlja intermedijarnu fazu, ili kako je već naglašeno „produženu embrionalnu fazu“. Dati stadijumi su sa mnogim embrionalnim osobinama, poput prisustva embrionalnog zuba, zaostalim rudimentima embrionalnih membrana ventralis i dorzalis, nejasnom segmentacijom svih delova tela, itd. Štaviše, prvi stadijum koji ima juvenilni izgled (sa čistim postembrionalnim odlikama) je fetus stadijum (tabela 2).

Termin prefetus je osmišljen i uveden po prvi put za opisivanje jednog prelaznog stadijuma ranog razvića kod Chilopoda, a odgovara periodu koji se odlikuje nekim embrionalnim ali i progresivnijim karakteristikama. Najprepoznatljivija odlika prefetusa je spiralni oblik tela. Progresivne karakteristike koje ih približavaju fetus stadijumu su nestanak embrionalnog zuba i embrionalnih membrana (ventralis i dorsalis), napredovanje segmentacije kod svih delova tela, prisustvo nešto izduženijih trupnih ekstremiteta, prvi put vidljiv genitalni segment, itd. Morfološki, stadijum prefetusa i pored različitog oblika, pokazuje visok stepen sličnosti sa peripatoid stadijumom kod predstavnika reda Geophilomorpha.

Zastupljenost neujednačenog tumačenja ranog razvića epimorfa u pojedinim savremenijim publikacijama, dovodi u pitanje opravdanost težnje ka formiranju univerzalnog obrasca razvića epimorfni stonoga (Whittington et al., 1991; Dugon et al., 2012). Razlike u razviću prikazane u ovim studijama, bilo da se radi o različitom broju faza i stadijuma, ili u dinamici procesa u njima, dovode do generisanja prećutne sumnje u postojanje zajedničkog razvojnog obrasca, kao i neophodnost dodatnih dokaza za njegovim

potvrđivanjem. Međutim, činjenica je da je u svim navedenim slučajevima osnovni cilj istraživanja bio opisivanje određenog razvojnog procesa poput neurogeneze i segmentacije (Whittington et al., 1991), ili razvića otrovnog aparata (Dugon et al., 2012), a ne sveobuhvatni prikaz procesa embriogeneze i rane postembriogeneze. Iz opisa ranog razvića vrste *C. parisi* izloženog u ovoj tezi, jasno se može zaključiti da svaki proces ne trpi neminovno vidljivu transformaciju prelaskom iz jednog u drugi stadijum (videti tabelu 2). Stadijumi se obično smenjuju promenom neke značajne odlike ili procesa (npr. promene oblika tela ili presvlačenjem), a tokom prelaska iz jednog u drugi ne moraju sve morfoanatomske odlike jedinke da trpe ili da imaju jednaku dinamiku promena, bilo da se radi o segmentaciji, neurogenezi, nastanku forcipularnog aparata ili neke druge telesne strukture. Shodno tome, problematika bi se mogla posmatrati i obrnutim redosledom, ne potrebom da se traže dokaze o sličnosti, već suprotno, o različitosti razvojnih šema. Drugim rečima, da bi se tvrdilo da postoji varijabilnost unutar razvojnih obrazaca ili faza (broja stadijuma ili odvijanja procesa u njima) neophodan je veći broj detaljno opisanih procesa razvića različitih vrsta Epimorpha koje bi to i potvrdile.

I konačno, neophodno je naglasiti da rezultati kasnog postembrionalnog razvića *C. parisi* pokazuju veliki stepen terminološkog i funkcionalnog preklapanja sa većinom opisa istog perioda razvića kod drugih epimorfni vrsta (Verhoeff, 1902-25; Weil, 1958; Lewis, 1961; 1966; Minelli, 1985). Ključne razlike koje su primećene tiču se broja stadijuma, što u procesu harmonizacije razvojnih obrazaca ne mora predstavljati problem. Naime, različit broj adolescens i adultnih stadijuma je opisan i između vrsta unutar samog reda Geophilomorpha (Minelli, 1985). Kod retkih publikacija koje se tiču ove problematike na vrstama Scolopendromorpha, upotrebom sličnih karaktera opisan je identičan broj stadijuma, i to po tri adolescensa i jedan adultni (Verhoeff, 1902-25; Lewis, 1966). U našem opisu prepoznato je ukupno tri adolescensa, ali broj adultnih stadijuma je znatno veći (ukupno četiri). Međutim, kako je Luis prilikom opisa ove razvojne faze i sam naglasio, broj analiziranih jedinki je bio prilično ograničen (oko 50), što je verovatno uslovalo neprepoznavanje svih matus stadijuma (Lewis, 1966). Slična je situacija i sa vrstom *Cryptops hortensis*, uz nešto veći broj jedinki (Verhoeff, 1902-25), ali nedovoljno u

poređenju sa obimom uzorka koji smo mi upotreбили u ovoj studiji. Iz tog razloga, bilo bi značajno ponoviti ove analize, sa većim obimom uzorka kod tih taksona.

4.2. DISTINKCIJA RAZVOJNIH STADIJUMA KOD *C. PARISI*

U predhodnom potpoglavlju ove studije, koja se tiče usklađivanja razvojnih obrazaca kod epimorfa, detaljno su analizirane i upoređene rane razvojne faze sa literaturno dostupnim podacima kod Scolopendromorpha i Geophilomorpha. Time su određena zapažanja koja se tiču distinkcije razvojnih stadijuma već unapred izneta. Tokom praćenja životnog ciklusa vrste *C. parisi*, ukupno su izdvojena 22 razvojna stadijuma, grupisana u tri faze (embrionalna, embrioidna i kasna postembrionalna), računajući tu i prelazni stadijum izleganja (pucanja horiona). Razvojne faze dalje mogu biti podeljene na podfaze. Tako smo prilikom opisivanja embrionalnog razvića, čitav ovaj kontinuiran proces, na osnovu najuočljivijih razvojnih pojava datog vremenskog subintervala podelili na tri podfaze, i to embrionik I do III. Slična podela je moguća i kod preostale dve faze. Embrioidnu fazu možemo podeliti na *proembrioidnu* (obuhvata stadijume proembrioid I do III) i *fetusnu* podfazu (obuhvata prefetus i dva fetus stadijuma), dok period kasne postembriogeneze pokazuje *adolescens* (stadijumi adolescens I do III) i *adultnu* podfazu (maturus junior, dva maturus i jedan maturus senior stadijum).

Embrionalna faza razvića kod Epimorpha i zglavkara uopšte, predstavlja period sa najkrupnijim promenama koje definišu čitav dalji tok razvića (Scholtz & Wolff, 2013). Ukoliko bi se tražilo filogenetski značajno čvorište odakle je došlo do razdvajanja anamorfnih i epimorfnih hilopoda, ono bi sigurno bilo vezano za ovaj razvojni period. U vezi sa osnovnom idejom utvrđivanja mogućnosti usklađivanja razvojnih obrazaca epimorfi, iskorišćeni su identični kriterijumi za razdvajanje embrionalnih stadijuma kod vrste *Strigamia maritima*, svakako najboljeg dostupnog opisa embriogeneze kod stonoga uopšte (Brena & Akam, 2012). U ovom opisu su svi predhodni literaturni opisi sumirani i kritički analizirani. Utvrđeno je ogromno preklapanje kako u pogledu stadijuma tako i u odvijanju embriogeneze kod *S. maritima* i *C. parisi*. Zbog toga je i terminologija upotrebljena u imenovanju ovih stadijuma gotovo identična.

Embrioidna faza je izdvojena na osnovu krupnih morfoloških promena tokom kojih jedinka formira konačni izgled. Ova faza je izuzetno značajna, jer se tokom nje po prvi put u razviću vrste formiraju mnoge telesne strukture (segmentisani trup i ekstremiteti, usni aparat, stigme, genitalni segment, labrum, itd). Upravo su dinamika pojavljivanja i stepen diferencijacije morfoloških struktura, ključni karakteri za razdvajanje stadijuma. Prikaz analiziranih karaktera prikazan je u tabeli 2. I u ovom slučaju, najdetaljnija deskripcija među epimorfnim stonogama je na vrsti *S. maritima*, ali kao rezultat nekoliko savremenih istraživanja (Chipman et al., 2004; Chipman & Akam, 2008; Vedel & Arthur, 2009; Ortega-Hernández & Brena, 2012), da bi konačno Brena (2014) izložio izuzetno detaljan opis. Poređenje karakteristika homologih stadijuma kod ove dve vrste pokazuje veliku sličnost, ali u manjoj meri nego u embrionalnom razviću. Takođe, terminologija je u značajnoj meri istovetna, uz izuzetak naziva prefetus, koji je upotrebljen za opisivanje stadijuma homologog peripatoidu kod geofilomorfi. Razlog za postojanje različitih termina leži u činjenici da prefetus *C. parisi* ne pokazuje sličnost u obliku tela sa baršurastim crvima iz roda *Peripatus* Guilding, 1826 (filum Onychophora), po kome je peripatoid dobio naziv. U pogledu broja, kod *C. parisi* je detektovan jedan fetus stadijum više.

Mnoge taksonomski značajne odlike vrste, preporučene od strane Brolemana (Brolemann, 1920; 1930), po prvi put u razviću *C. parisi* mogu biti prepoznate upravo na fetus I stadijumu. Neke od karakteristika, poput oblika glavene kapsule i forcipularnog koksosternita, su potpuno upotrebljive u determinaciji, na ovom stadijumu. Međutim, neki karakteri (npr. tridentalni labrum) nisu upotrebljivi usled nepotpunog razvića. Treću grupu taksonomskih karaktera fetus I stadijuma čine morfološke osobine koje nisu upotrebljive u identifikaciji vrste zbog nivoa razvića. Tu spadaju prelabralne sete na klipeusu, testerasti zubići na terminalnim nogama i koksopleure sa poljem koksalnih pora na poslednjem trupnom segmentu. Ovi karakteri se jasno uočavaju tek od narednih stadijuma. Mnoge taksonomske odlike koje su delimično ili potpuno neupotrebljive na fetus I stadijumu, potpuno su prepoznatljivije na sledećem (fetus II) stadijumu. To se odnosi na karaktere poput tridentalnog labruma, posteriorne uzdužne suture na glavenoj kapsuli i prelabralne sete na klipeusu. Sve taksonomski bitne odlike su potpuno razvijene na adolescens I stadijumu.

Ukoliko se sagledaju svi ovi faktori, prvi stadijum u razviću na kome je moguće izvesti relevantnu determinaciju vrste kod *C. parisi* je fetus II stadijum.

Kod većine geophilomorfi, polni dimorfizam se često eksplicira razlikama u broju pari nogu. Broj parova trupnih ekstremiteta uvek je neparan kod oba pola, a često je kod ženki veći nego kod mužjaka (Lewis, 1981). Najranija razlika u broju pari nogu kao sekundarne polne karakteristike registrovana je kod *S. maritima*, još tokom embrionalnog razvića (Brena et al., 2013). U ovom slučaju, razlike su primećene na kasnim embrionalnim stadijumima (stadijum dorzoventralnog savijanja), što je potvrđeno upotrebom molekularnih metoda u utvrđivanju pola. Kod vrsta reda Scolopendromorpha ne postoji polni dimorfizam u broju ekstremiteta, ali u nekim slučajevima, mužjaci na terminalnim nogama mogu imati pojedine polne specijalizovane strukture (Attems, 1930; Lewis, 1968). Kod vrsta roda *Cryptops*, polni dimorfizam je uočljiv jedino na osnovu odlika postpedalnog segmenta (Pichler, 1987). Određene genitalne odlike ovog segmenta se po prvi put javljaju tokom oba fetus stadijuma, ali za razlikovanje ključne odlike (sekundarni genitalni sternit i spinet kod mužjaka; lamina adanalis i lamina subanalis kod ženki) po prvi put su vidljive kod adolescens faze. Ukoliko se prati razvojni obrazac postpedalnog segmenta, može se reći da su karakteristike neophodne za utvrđivanje pola jasno vidljive i upotrebljive po prvi put na adolescens I stadijumu.

Broj kasnih postembrionalnih stadijuma kod epimorfnihi hilopoda pokazuje značajna variranja. Tako je na jedinkama uzgajanim u laboratoriji (kod vrsta *Geophilus flavus* i *Stenotaenia linearis*) prepoznato pet adolescens i tri adultna stadijuma (Weil, 1958). Luis je na materijalu prikupljenom iz prirode (vrste *S. maritima*), identifikovao tri adolescens i dva adultna stadijuma (Lewis, 1961). Takođe su i kod vrste *Dicellogophilus carniolensis* opisana tri adolescensa (Verhoeff, 1902-25). Koristeći činjenicu sugerisanu od strane Manton (1965), da se sa svakim presvlačenjem povećava broj kutikularnih prstenova koji oblažu medijalni atrijum stigmi, Minelli (Minelli, 1985) je pratio ovaj karakter kod niza geofilomorfnihi vrsti i utvrdio broj postembrioidnih stadijuma. Ustanovio je prisustvo tri adolescens stadijuma kod vrsta *Schendyla nemorensis* (C. L. Koch, 1837), *D. carniolensis* i *Henia bicarinata* (Meinert, 1870), četiri kod *Strigamia crassipes* (C. L. Koch, 1835) i *Geophilus carpophagus* Leach, 1815, a šest kod *Stigmatogaster gracilis* (Meinert, 1870).

Broj adultnih stadijuma kod ovih vrsta iznosi dva (*S. gracilis*, *S. nemorensis*), tri (*S. crassipes*) i četiri (*D. carniolensis*, *H. bicarinata* i *G. carpophagus*). Kod skolopendromorfni vrsta *Cryptops hortensis* i *Scolopendra morsitans*, kao što je već naglašeno, prepoznata su tri adolescensa i jedan adultni stadijum (Verhoeff, 1902-25; Lewis, 1966).

Za većinu karaktera koji su upotrebljeni u razlikovanju kasnih postembrionalnih stadijuma *C. parisi*, postoji literaturna zasnovanost. Kao najznačajniji karakter izdvojio se broj pora unutar koksopleuralnog polja, dok su i mnogi drugi pokazivali značajnu informacionu vrednost, poput širine glave, dužine glave, broja klipealnih seta, broja seta unutar koksopleuralnog polja sa porama, itd. Upravo je broj pora na koksopleuri u osnovi terminalnih nogu predstavljen kao najpouzdaniji karakter za razdvajanje postembrionalnih stadijuma kod vrsta *D. carniolensis* i *C. hortensis* (Verhoeff, 1902-25), dok je Luis (1961) kod *S. maritima* utvrdio veću vrednost ovog karaktera za ženke. Pored ovog karaktera Vierhof je kod *C. hortensis* upotrebio još i dužinu tela, broj lamela na mandibulama, sete na anteriornom delu forcipularnog koksosternuma i broj testerastih zubića na terminalnim nogama. Od varijabli koje su upotrebljene u ovoj studiji, upotrebna vrednost je prijavljena još za širinu glave (kod *S. maritima* i *Scolopendra morsitans*; videti Lewis, 1961; 1966), broj seta unutar koksopleuralnog polja pora i broj klipealnih seta (kod *D. carniolensis*; Verhoeff, 1902-25). Interesantno je naglasiti da je karakter koji smo odbacili iz analize (broj prstenova seta na antenomerama) prepoznat kao veoma upotredljiv za razlikovanje adolescens stadijuma kod vrste *Hydroschendyla submarina* (Grube, 1872), ali da nije imao nikakav značaj kod *S. maritima* (Demange, 1943; Lewis, 1961).

Posebno je interesantno zapažanje do koga se došlo pregledanjem stadijuma kasne postembriogeneze, a koje se tiče oblika dorzalne glavene kapsule i sutura na njoj. Iako se širina glave kod hilopoda smatra dosta stabilnim karakterom pogodnim za okvirno razdvajanje stadijuma (Lewis, 1961; 1966; Mitić, 2012), na primeru *C. parisi* uočene su zanemarljiva varijabilnost istog karaktera tokom trajanja samog stadijuma (oko desetog dela mm, ukoliko se posmatra dorzalno), a kao posledica promene konveksnosti strukture. Naime, odmah nakon presvlačenja glavene kapsula jedinke je gotovo potpuno zaravnjena i sa slabo uočljivim suturama (naročito posteriornim). Razlog slabijeg uočavanja sutura na

još uvek mekoj hitinskoj kutikuli je mala širina procepa sutura uslovljena zaravnjenošću dorzalne strane glave. Očvršćavanjem kutikule dolazi do ispupčenja središnjeg dela kapsule, kada se povećava i širina sutura. Pred sam kraj stadijuma, kada je kutikula i najčvršća, dolazi do ponovnog zaravnjivanja kapsule, ali bez smanjenja širine sutura. Prostor između posteriornih sutura predstavlja mesto vezivanja glavenog platoa sa posteriorne strane. Prilikom ekdizisa, ova površina se odvaja od tela, a glavena kapsula se otvara kao poklopac povezan za ostatak egzuvije anteriornom stranom, kroz koji se jedinka „izvlači“ ostavljajući egzuviju iza sebe. Na osnovu ovih opservacija može se zaključiti da suture igraju aktivnu ulogu u smanjivanju pritiska po širini glavene kapsule nastalog prilikom promene obima ispupčenja. Svojim prisustvom suture omogućuju povećanje površine glavenog platoa prilikom njegovog širenja, a tokom razvojnih procesa unutar postembrionalnog stadijuma. Ovim bi se mogla objasniti njihova funkcija kao strukture, za koju do sada ne postoji literaturno objašnjenje.

Kod *C. parisi*, iznenađujući rezultat pojavio se prilikom utvrđivanja prvog adultnog stadijuma. Za potrebe detekcije stadijuma koji prvi dostiže polnu zrelost, uporedili smo grupe dobijene diskriminantnom analizom zasnovanom na broju pora unutar koksopleuralnog polja kod jedinki sa lokaliteta Izbice, sa variranjem ove diskriminante kod reproduktivnih ženki sa lokaliteta Babin zub. Oko polovine ženki pokazivalo je vrednosti iz četvrte grupe, odnosno maturus junior stadijuma, što nam je potvrdilo da je ovo prvi adultni i istovremeno reproduktivno najaktivniji stadijum. Preostale ženke su se proporcionalno raspoređivale u preostala tri adultna stadijuma. Izuzetak su činile tri jedinke koje su vrednostima ukupnog broja pora bile bliže adolescens III stadijumu. Pronalaskom podatka da je i kod *S. maritima* pronađeno leglo sa tri jajeta koje čuva adolescens III (Lewis, 1961), postalo je jasno da to ne predstavlja toliko neuobičajenu pojavu i da verovatno jedan mali broj jedinki postiže polnu zrelost na ranijem stadijumu nego što se očekuje. Do dostizanja polne zrelosti *C. parisi* neophodno je oko dve godine, što se značajno poklapa sa podacima za vrstu *Cormocephalus anceps anceps* (kod koje je takođe sticanje polne zrelosti procenjeno na jednu i po do dve godine) (Brunhuber, 1970). Procena dužine života najstarijih jedinki koje se mogu sresti u populaciji ove vrste i *C. parisi* je identično i iznosi šest godina.

4.3. EVOLUCIONE IMPLIKACIJE BRIGE O POTOMSTVU U OKVIRU PHYLACTOMETRIA

Većina savremenih studija internih filogenetskih odnosa Chilopoda, zasnovanih na morfološkim, molekularnim ili kombinovanim dokazima (npr. Dohle, 1985; Edgecombe et al., 1999; Edgecombe & Giribet, 2002; 2004; 2007), potvrđuju osnovnu podelu klase na Notostigmophora (red Scutigeromorpha) i Pleurostigmophora (svi preostali redovi), kao i bliske odnose između Scolopendromorpha i Geophilomorpha (Epimorpha). Kao jedan od najčešće upotrebljivanih ponašajnih karaktera izdvaja se produžena briga o potomstvu, sa značajnom primenom u sistematici. Ovaj fenomen ima informacionu vrednost ne samo kao karakter koji je prisutan ili odsutan, već i kroz odgovarajući položaj ženke.

Tokom produžene brige o potomstvu, orijentacija ventralnom stranom tela kod ženki *C. parisi* prema leglu predstavlja potvrdu naših pretpostavki. Iako do sada nisu postojali podaci o ovom obliku reproduktivnog ponašanja kod posmatranog taksona, najmanje dva razloga su formirala takvu pretpostavku. Prvi razlog obuhvata prethodne opise položaja kod vrsta *C. hortensis*, *C. hyalinus* i *C. schubarti* Bücherl, 1953, gde su bez izuzetaka ženke sternitima bile okrenute ka leglu (Johnson, 1952; Machado & Chagas-Junior, 2002; Mitić et al., 2012a). Usled nepostojanja drugačije zabeleženog položaja na nivou roda *Cryptops*, sasvim je bilo očekivano da će otkriće reproduktivnih ženki sa leglima i kod vrste *C. parisi* pokazati identičan položaj. Još jedna potvrda prisustva odlike na nivou roda je otkriće ženke *C. anomalans* sa leglom. Drugi razlog tiče se filogenetskog položaja taksona i u sebi obuhvata i sam prethodni. U svim dosadašnjim opisima ovog fenomena kod Scolopendromorpha, pokazano je identično stanje ovog ponašajnog karaktera (Mitić, 2012). Priloženi opis kod *C. parisi* doprinosi hipotezi po kojoj ova odlika predstavlja zajedničko obeležje svih Scolopendromorpha.

Okretanje ženki sternitima prema mladima nije odlika rezervisana isključivo za skolopendromorfne stonoge. Unutar Phylactometria, identične odlike pokazuju još i Craterostigmomorpha (Manton, 1965), dok je kod geofilomorfni hilopoda ovaj položaj zabeležen u nekoliko slučajeva kod vrste *Dicellogophilus carniolensis* (Bonato & Minelli, 2002). Ova geofilomorfa je iz porodice Mecistocephalidae, koje se filogenetski nalaze u

osnovi reda i čine jedinu grupu unutar klade Placodesmata. Suprotnu orijentaciju ženki prema mladima pokazuju sve Adesmata (klada koja obuhvata sve ostale geofilomorfe), kao i jedan takson Placodesmata (*Mecistocephalus togensis*) (Edgecombe et al., 2010). Otkriće ovakvog ponašanja kod *M. togensis* ukazuje da ključ njegovog razumevanja kod Epimorpha u kladi Placodesmata. Evolucioni trend položaja tela ženki u odnosu na leglo, od položaja gde su sterniti okrenuti ka mladima do položaja gde su tergiti okrenuti ka potomstvu, objašnjava se pojavom sternalnih žlezdi kod najvećeg broja geofilomorfnih linija (izuzev porodica Mecistocephalidae i Neogeophilidae) (Minelli & Bonato, 2002; Minelli, 2011c; Mitić, 2012).

Osnovna podela Geophilomorpha na dve sestrinske klade Placodesmata i Adesmata (Verhoeff, 1902-25), više puta je potvrđena kombinovanom analizom morfoloških i molekularnih podataka, kao i kladističkim analizama (Edgecombe et al., 1999; Foddai & Minelli, 2000; Edgecombe & Giribet, 2002; 2004; Bonato et al., 2014). Sa ovakvom podelom se značajno preklapa i pojava sternalnih žlezda. Nepostojanjem ovih struktura odlikuje se većina mecistocefalida izuzev mužjaka roda *Tygarrup* Chamberlin, 1914 (Turcato et al., 1995), kao i mala tropska familija Neogeophilidae, kod kojih dolazi do sekundarnog gubitka ventralnih žlezdi, dok je prisustvo sternalnih pora zabeleženo kod svih ostalih porodica Adesmata. Primećena korelacija između okretanja tela sternitima od legla i prisustva sternalnih pora, uz dodatak da je dokazano repelentno dejstvo odbrambenog sekreta (Vujisić et al., 2013), ukazuje na funkcionalnu povezanost ove dve osobine. Ovakav položaj obezbeđuje usmeravanje „oružja“ ka potencijalnom predatoru i istovremeno ne izlaže mladunce sekretu sternalnih žlezda, dok kod vrsta kod kojih ove strukture ne postoje ženka mehanički brani svoje mlade (Bonato & Minelli, 2002).

Na osnovu svih iznetih činjenica sledi logičan zaključak da je orijentacija majke sternitima prema leglu, kakav je slučaj kod *C. parisi*, predstavlja pleziomorfnu, dok se kontakt tergitema može smatrati apomorfnom odlikom Phylactometria. Pojava različitih strategija kod Mecistocephalida još uvek se ne može sasvim precizno definisati. Dva su potencijalna scenarija: 1) položaj *D. carniolensis* predstavlja predačko stanje, čime bi pojava orijentacije tergitema unutra kod *M. togensis* predstavljala konvergentnu odliku vrste i klade Adesmata; 2) okrenutost sternitima unutra kod *D. carniolensis* predstavlja primer

reverzne evolucije, odnosno povratak na pleziomorfnu odliku klade Phylactometria; u tom slučaju bi položaj sternitima ka spolja mogao biti posmatran kao zajednička odlika svih Geophilomorpha. Oba scenarija deluju podjednako realna, te su za razjašnjenje ovog pitanja neophodni novi nalazi legala, kako kod preostalih vrsta mecistocefalida, tako i pronalaženje dodatnih slučajeva kod *M. togensis* koji bi potvrdili uobičajenost takvog obrasca. Još dva pitanja se nameću kao značajna u ovoj problematici: razjašnjenje sekundarnog gubitka sternalnih pora kod familije Neogeophilidae i objašnjenje funkcije istih struktura kod mužjaka roda *Tygarrup*.

Konačno, u svetlu razumevanja filogenetskog značaja produžene brige o potomstvu kod Chilopoda, neizostavno je pomenuti i alternativnu Amalpighiata hipotezu (Fernandez et al., 2014), koja je u osnovi suprotstavljena taksonu Phylactometria. Ključna odlika ove hipoteze je postavljanje reda Lithobiomorpha kao sestrinske grupe taksonu Epimorpha, uz istovremeno udaljavanje roda *Craterostigmus*. Takson Amalpighiata (Lithobiomorpha+Epimorpha) morfološki opravdava odsustvo ogromnog broja Malpigijevih tubula kod tri konstitutivna reda, a koje su prisutne kod redova Craterostigmomorpha i Scutigeromorpha. Takođe, hipoteza je podržana i određenim molekularnih i fosilnim podacima. Ukoliko bi se ovakvo tumačenje prihvatilo kao ispravno, to bi istovremeno podrazumevalo da nekoliko morfoloških i ponašajnih odlika koje se tradicionalno koriste u tumačenju filogenije hilopoda, a među kojima je i briga o potomstvu, su rezultat homoplazije, odnosno konvergentne evolucije. Istovremeno, hipoteza nije suprotstavljena taksonu Pleurostigmophora već samo drugačije uređuje odnose u njemu. U takvoj konstelaciji, briga o potomstvu bi se mogla posmatrati kao osnovno pleziomorfno obeležje Pleurostigmophora, koje je kod Lithobiomorpha sekundarno modifikovano (gubitkom, reverzijom osobine ili na neki drugi način), ili je pak posledica konvergenције kod Craterostigmomorpha i Epimorpha.

Ostale reproduktivne odlike hilopoda ne pokazuju ovakav filogenetski značaj, međutim neke od njih mogu biti interesantne sa aspekta razumevanja drugih bioloških odlika grupe. Veličina legla npr. ukazuje na karakteristike realizovanog fekunditeta kod neke vrste, što se može tumačiti kao mera uspešnosti vrste na datom staništu. Broj mladunaca po leglu kod vrsta za koje postoje literaturni podaci prikazan je u tabeli 4.

Druge odlike koje se tiču reproduktivne biologije stonoga, mogu imati taksonomski značaj. Jedna od najinteresantnijih odlika tiče se morfoloških karakteristika spermatofora, reproduktivne strukture koja služi za indirektan prenos sperme. Izgled spermatofora kod vrste *C. parisi* pokazuje određeni stepen sličnosti (ali i razlika) u odnosu na iste strukture kod drugih skolopendromorfnih vrsta (Klingel, 1960; Demange & Richard, 1969). Jedini literaturno dostupni opisi ovih struktura kod kriptopida pokazani su na primerima *C. anomalans* i *C. hortensis* (Demange, 1945; Demange & Richard, 1969). Ukoliko se uporede spermatofori ovih vrsta, vidi se čitav niz razlika koje mogu imati i taksonomski značaj. Naročito bi mogle biti značajne razlike koje su primećene između *C. hortensis* i *C. parisi* kao dve bliske vrste. Spermatofor kod *C. parisi* je manje zaobljen i znatno izduženiji nego kod vrste *C. hortensis*, čiji spermatofor dobija više elipsoidni izgled, sa jednom zaravnjenom stranom. Udubljena strana spermatofora i građa poklopca na njoj bi mogli biti od posebnog značaja, kao delovi koji dolaze u kontakt sa genitalnim otvorom ženke i potencijalno funkcionišu po sistemu ključ-brava. Kod *C. hortensis* ova struktura je gotovo elipsoidnog oblika, manje udubljena, znatno šira i sa širokim ispupčenjem u centru. Ovoj deo spermatofora kod *C. parisi* je znatno izduženiji i udubljeniji, tako da se dobija oblik čamca, a centralno ispupčenje je nešto više i zauzima znatno manju površinu. Iako se iz priloženog vidi da postoje određene indikacije, da bi se argumentovano govorilo o species specifičnom izgledu spermatofora kod Scolopendromorpha, neophodni su dodatni opisi kod znatno većeg broja vrsta i njihova međusobna poređenja. Položaj spermatofora kod *C. parisi* u odnosu na genitalni aparat ženke identičan je kao i kod drugih, predhodno opisanih vrsta skolopendromorfa (Klingel, 1957; 1960; Brunhuber, 1969).

Tabela 4. Broj mladunaca po leglu i položaj ženki u odnosu na mlade (S – sternitima okrenuta prema mladima; T – tergitima okrenuta prema mladima) zabeleženih kod Phylactometria

Takson	Broj mladih	Položaj	Referenca
CRATEROSTIGMOMORPHA			
<i>Craterostigmus tasmanianus</i> Pocock, 1902	— 44-77	S —	Manton, 1965 Mesibov, 1995
SCOLOPENDROMORPHA			
<i>Cryptops anomalans</i> Newport, 1844	20-31	S	Mitić et al., 2016
<i>Cryptops hortensis</i> (Donovan, 1810)	7-19	S	Mitić et al., 2012
<i>Cryptops hyalinus</i> Say, 1821	7	S	Johnson, 1952
	9	—	Cornwell, 1934
<i>Cryptops parisi</i> Brolemann, 1920	4-41	S	Mitić et al., 2016; ova studija
<i>Cryptops schubarti</i> Bücherl, 1953	18-48	S	Machado & Chagas-Junior, 2002
<i>Dinocryptops miersi</i> (Newport, 1845)	25	S	Machado & Chagas-Junior, 2002
<i>Scolopocryptops ferrugineus</i> (Linnaeus, 1767)	15-30	—	Bücherl, 1971
<i>Scolopocryptops sexpinosus</i> (Say, 1821)	46-65	—	Auerbach, 1951
<i>Ethmostigmus trigonopodus</i> (Leach, 1817)	26	S	Iorio & Ythier, 2007
<i>Otostigmus limbatus</i> Meinert, 1886	30	S	Machado & Chagas-Junior, 2002
<i>Otostigmus scabricauda</i> (Humbert & Saussure, 1870)	15-30	—	Bücherl, 1971
	16-27	S	Siriwud et al., 2014
	16-58	S	Machado, 2000
<i>Otostigmus tibialis</i> Brölemann, 1902	15-30	—	Bücherl, 1971
<i>Cormocephalus multispinus</i> (Krapelin, 1903)	>40	S	Lawrence, 1947
<i>Cormocephalus westwodi anceps</i> Porat, 1871	oko 30	S	Brunhuber, 1970
<i>Scolopendra angulata</i> Newport, 1844	—	S	Urich, 1894
<i>Scolopendra cingulata</i> Latreille, 1829	15-23	S	Heymons, 1901
	—	S	Manton, 1965; Demange, 1981
<i>Scolopendra dalmatica</i> C. L. Koch, 1847	—	S	Heymons, 1901
<i>Scolopendra morsitans</i> Linnaeus, 1758	—	S	Jangi, 1957; Manton, 1965
	28-86	S	Lewis, 1970
GEOPHILOMORPHA			
<i>Dicelophorus carniolensis</i> (C. L. Koch, 1847)	—	S	Bonato & Minelli, 2002; Bonato et al., 2010a
<i>Mecistocephalus togensis</i> (Cook, 1896)	20	T	Edgecombe et al., 2010
<i>Orphnaeus brasiliensis</i> (Humbert & Saussure, 1870)	—	T	Jones et al., 1976
<i>Hydroschendyla submarina</i> (Grube, 1872)	14-15	—	Lewis, 1981
<i>Schendyla carniolensis</i> Verhoeff, 1902	5-16	T	Mitić et al., 2016
<i>Henia illyrica</i> (Meinert, 1870)	19-23	T	Mitić et al., 2016
<i>Henia vesuviana</i> (Newport, 1845)	17	T	Weil, 1958
<i>Clinopodes flavidus</i> C. L. Koch, 1847	18-35	T	Mitić et al., 2010

Tabela 4 (nastavak). Broj mladunaca po leglu i položaj ženki u odnosu na mlade (S – sternitima okrenuta prema mladima; T – tergitima okrenuta prema mladima) zabeleženih kod *Phylactometria*.

<i>Geophilus carpophagus</i> Leach, 1815	10-14	T	Vaitilingham, 1960
<i>Geophilus flavus</i> (De Geer, 1778)	12-73	T	Weil, 1958
<i>Geophilus truncorum</i> Bergsøe & Meinert, 1866	6-20	T	Vaitilingham, 1960
<i>Geophilus vittatus</i> (Rafinesque, 1820)	17-73	T	Johnson, 1952
<i>Pleurogeophilus herzegowinensis</i> (Verhoeff, 1901)	6-23	T	Mitić et al., 2016
<i>Pachymerium ferrugineum</i> (C. L. Koch, 1835)	20-55	—	Palmén & Rentala, 1954
<i>Stenotaenia linearis</i> (C. L. Koch, 1835)	13-51	T	Weil, 1958
	2-19	T	Mitić et al., 2016
<i>Strigamia crassipes</i> (C. L. Koch, 1835)	15	T	Weil, 1958
<i>Strigamia herzegowinensis</i> (Verhoeff, 1935)	6	T	Mitić et al., 2016
<i>Strigamia maritima</i> Leach, 1817	3-44	T	Lewis, 1961
	12-51	T	Prunescu & Căpușe, 1971
	5-30	T	Kettle et al., 2003

5. ZAKLJUČCI

Ova studija integriše obeležja epimorfnog razvića i produžene brige o potomstvu kod evropske kriptopide *C. parisi*. Zaključci koji su proistekli tokom analize, predstavljeni su u hronološkom redosledu pojavljivanja.

1. Ženke *C. parisi* polažu od 4-41 belo elipsoidno jaje, prosečne dužine 1,06 mm ($\pm 0,0039$) i širine 0,8 mm ($\pm 0,0033$). Odmah po izleganju, majka se obavlja ventralnom stranom tela oko legla. Briga o jajima i mladima traje sve dok jedinke ne budu sposobne da same brinu o sebi.

2. Čitava ontogeneza se može podeliti u tri faze: embrionalnu, embrioidnu i kasnu postembrionalnu. Unutar ovih faza, identifikovano je ukupno 22 razvojna stadijuma, i to osam embrionalnih, jedan intermedijarni, šest embrioidnih i sedam adultnih stadijuma.

3. Embrionalna faza obuhvata period razvića unutar jajne opne. Izdvojeno je osam stadijuma, tokom kojih se od relativno nediferenciranog jajeta formira embrion sa karakterističnim izgledom epimorfne hilopode. Nakon probijanja horiona, dolazi do njegovog uzdužnog pucanja čime jedinka po prvi put dolazi u kontakt sa spoljašnjom sredinom. Ovim se embrionalna faza završava, a njeno trajanje se procenjuje na oko 30 dana. Ako uporedimo embrionalne faze *C. parisi* i *S. maritima*, možemo uočiti značajno preklapanje stadijuma i razvojnih procesa.

4. Embrioidna faza je u potpunosti vezana za leglo. Jedinke još uvek poseduju čitav niz embrionalnih karakteristika, koje se vremenom transformišu u juvenilne. U ovom periodu najizraženiji su procesi segmentacije i diferencijacije pojedinih delova tela, koji rezultuju potpunim razvićem gotovo svih telesnih struktura, izuzev postpedalnog segmenta i setacionog procesa. Unutar embrioidne faze je registrovano šest stadijuma (proembrioid I, II i III, prefetus, fetus I i II), čije se trajanje procenjuje na oko 30 dana.

5. Proembrioidni stadijumi započinju oslobađanjem od horiona. Tokom ove podfaze, jedinke zadržavaju niz embrionalnih odlika, poput postojanja embrionalnog zuba, nesegmentisanog tela, rudimentarnih ekstremiteta, nerazvijenog poslednjeg trupnog i postpedalnog segmenta, kao i tridentalnog labruma. Kod proembrioida I i II, telo je u obliku potkovice, dok kod trećeg proembrioidnog stadijuma poprima spiralni oblik.

6. Termin „prefetus“ je po prvi put upotrebljen za opisivanje embrioidnog stadijuma koji je homolog peripatoidu kod *Geophilomorpha*. Prefetus je prelazni stadijum, tokom koga jedinke stiču adultnu formu. Telo je spiralnog oblika i segmentisano, ali bez jasnih ivica na segmentima. Po prvi put su uočljivi nepotpuno diferencirani tridentalni labrum, poslednji trupni i postpedalni segment. Noge za hodaње i terminalni ekstremiteti su izduženi i segmentisani. Antene dobijaju konačan oblik i usmerene su ventralno. Traheje i stigme još uvek nisu razvijene.

7. Embrioidni stadijum fetus II je prvi stadijum u celokupnom razviću na kome je moguće pouzdano odrediti vrstu. Na ovom stadijumu je većina struktura potpuno razvijena i sa adultnim izgledom. Stadijum fetus I je prvi kod koga je primećeno grčenje jedinki, dok se kod fetusa II intenzitet ovih pokreta povećava. Jedinke su cilindrične, a oblik tela se menja od srpastog kod fetusa I do potpuno ispravljenog, sa započinjanjem dorzoventralnog spljoštavanja kod fetusa II. Kod stadijuma fetus I, pojedinačni segmenti su još uvek bez jasnih ivica, odsustvuju apikalne kandžice na ekstremitetima, dok su antene usmerene ventralno; po prvi put u razviću započinje diferencijacija tridentalnog labruma, stigmi i poslednjeg trupnog i postpedalnog segmenta. Kod fetusa II, ove strukture završavaju diferenciranje, antene su usmerene anteriorno, i po prvi put se javljaju sete. Pred kraj stadijuma dolazi do promene obojenosti glave i ekstremiteta, od bele ka bleđo žutoj boji.

8. Embrionalna i embrioidna faza pokazuju veliku sličnost sa istim periodom razvića opisanim kod *S. maritima*, što ukazuje na značajno preklapanje razvojnih obrazaca kod *Epimorpha*.

9. Kasna postembrionalna faza obuhvata slobodnoživeće stadijume. Ukupno ih je izdvojeno sedam i to tri adolescensa (I, II i III), maturus junior, dva maturusa i maturus senior. Procenjeno je da najstarije jedinke u populaciji imaju između pet i šest godina. Pod pojmom adolescens obuhvaćeni su juvenilni stadijumi, dok preostala četiri čine adulti.

10. Karakteri koji su pokazali najveću informacionu vrednost za razdvajanje stadijuma kasne postembriogeneze su broj pora unutar koksopleuralnog polja, širina glave, dužina glave, dužine anteriornih i posteriornih sutura, broj seta unutar i anteriorno od koksopleuralnog polja sa porama, broj prelabralnih klipealnih seta i broj seta na anteriornoj ivici koksopleure.

11. Najpogodnija morfološka karakteristika za razdvajanje kasnih postembrionalnih stadijuma je broj pora unutar koksopleuralnog polja. Srednje vrednosti broja pora po koksopleuri koje definišu razvojne grupe su: za adolescens I (10 ♂ i 11 ♀); adolescens II (25 ♂ i 26 ♀); adolescens III (43 ♂ i 41,5 ♀); matus junior (56,5 ♂ i 56 ♀); matus I (72,5 ♂ i 73,5 ♀); matus II (88,5 ♂ i 86,5 ♀); matus senior (116,5 ♂ i 100 ♀).

12. Adolescens I predstavlja prvi razvojni stadijum koji ima punu pokretljivost, a ujedno to je i stadijum koji napušta leglo. Može se podeliti na kratak period unutar legla i znatno duži, slobodnoživeći deo. Završava se prvim postembrionalnim presvlačenjem. Sve morfološke odlike tipične za vrstu su već uspostavljene u ovoj fazi, a procesi segmentacije i setacije, kao i dorzo-ventralnog spljoštavanja završeni. Po prvi put u razviću *C. parisi*, na tibiji i prvom tarsusu terminalnih nogu su prepoznatljivi testerasti zubići. Glava, trup i terminalni segmenti su izrazito žuto obojeni. Takođe su obojene i antene, koje sada imaju lateralni položaj. Na jedinkama ovog stadijuma je po prvi put moguće utvrditi pol.

13. Kao i u slučaju embrionalne i embrioidne faze, i ovde je uočena velika sličnost razvojnih procesa i stadijuma kasne postembriogeneze kod *C. parisi* i drugih geofilomorfih vrsta. U skladu sa tim, predloženi termini su primenljivi kod svih dostupnih opisa razvića skolopendromorfih vrsta.

14. Matus junior predstavlja prvi adultni stadijum i istovremeno reproduktivno najaktivniji, bar kada su ženke u pitanju (najveći broj ženki u leglima je bio u ovoj fazi životnog ciklusa). Nije pronađena veza između broja položenih jaja i starosti ženke.

15. Tri ženke iz adolescens III stadijuma su pronađene kako brinu o potomstvu, što je zabeleženo još i kod vrste *S. maritima*. Procenjuje se da vrsta *C. parisi* polnu zrelost dostiže sa približno dve godine života.

16. Produžena briga o potomstvu kod *C. parisi* rezervisana je isključivo za ženke. One se oko jaja i mladih obavijaju ventralnom stranom tela i čuvaju ih dok adolescens I ne napusti leglo. Majka svoje potomstvo brani isključivo mehanički (svojim telom), kao i sve do sada registrovane vrste Scolopendromorpha, što se smatra pleziomorfim obeležjem klade Phylactometria.

6. LITERATURA

- Abouheif, E., Favé, M. -J., Ibarrarán-Viniegra, A. S., Lesoway, M. P., Rafiqi, A. M. & Rajakumar, R. (2014). Eco-evo-devo: the time has come. In *Ecological Genomics: Ecology and the Evolution of Genes and Genomes. Advances in Experimental Medicine and Biology, Vol. 781*, eds. C. R. Landry & N. Aubin-Horth, pp. 107-125. Springer Nederland.
- Aguinaldo, A. M., Turbeville, J. M., Linford, L. S., Rivera, M. C., Garey, J. R., Raff, R. A. & Lake, J. A. (1997). Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature*, 387, 489-493.
- Akam, M. (2000). Arthropods: Developmental diversity within a (super) phylum. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97, 4438-4441.
- Albert, A. M. (1983). Life cycle of Lithobiidae – with a discussion of the r- and K-selection theory. *Oecologia*, 56, 272-279.
- Anderson, D. T. (1973). *Embryology and Phylogeny in Annelids and Arthropods*. Oxford, New York, Toronto, Sydney, Braunschweig: Pergamon Press.
- Andersson, G. (1976). Post-embryonic development of *Lithobius forficatus* (L.), (Chilopoda: Lithobiidae). *Entomologica Scandinavica*, 7, 161-168.
- Andersson, G. (1978). Post-embryonic development of *Lithobius erythrocephalus* C. L. Koch (Chilopoda: Lithobiidae). *Entomologica Scandinavica*, 9, 241-246.
- Andersson, G. (1980). Post-embryonic development of *Lithobius melanops* Newport (Chilopoda: Lithobiidae). *Entomologica Scandinavica*, 11, 225-230.
- Andersson, G. (1981a). Post-embryonic development and geographical variation in Sweden of *Lithobius crassipes* L. Koch (Chilopoda: Lithobiidae). *Entomologica Scandinavica*, 12, 437-445.
- Andersson, G. (1981b). Taxonomical studies on the post-embryonic development in Swedish Lithobiomorpha (Chilopoda). *Entomologica Scandinavica, (Supplement)* 16, 105-124.

- Andersson, G. (1982). Post-embryonic development of *Lithobius microps* Meinert (Chilopoda: Lithobidae). *Entomologica Scandinavica*, 13, 89-95.
- Andersson, G. (1983). Post-embryonic development of *Lithobius curtipes* C. L. Koch (Chilopoda: Lithobidae). *Entomologica Scandinavica*, 14, 387-394.
- Andersson, G. (1984a). Post-embryonic development of *Lithobius tenebrosus fennoscandicus* Lohmander (Chilopoda: Lithobidae). *Entomologica Scandinavica*, 15, 1-7.
- Andersson, G. (1984b). Post-embryonic development of *Lamycetes fulvicornis* Meinert (Chilopoda: Henicopidae). *Entomologica Scandinavica*, 15, 9-14.
- Arthur, W. (2002). The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. *Nature*, 415, 757-764.
- Arthur, W. & Chipman, A. D. (2005). The centipede *Strigamia maritima*: what it can tell us about the development and evolution of segmentation. *BioEssays*, 27, 653-660.
- Attems, C. G. (1930). *Myriapoda. 2. Scolopendromorpha. Das Tierreich*, 54. Berlin-Leipzig: Walter de Gruyter & Co.
- Auerbach, S. I. (1951). The centipedes of the Chicago area with special reference to their ecology. *Ecological Monographs*, 21, 97-124.
- Ázara, L. N. & Ferreira, R. L. (2013). The first troglobitic *Cryptops* (*Trigonocryptops*) (Chilopoda: Scolopendromorpha) from South America and the description of a non-troglobitic species from Brazil. *Zootaxa*, 3709, 432-444.
- Ázara, L. N. & Ferreira, R. L. (2014). *Cryptops* (*Cryptops*) *spelaeoraptor* n. sp. a remarkable troglobitic species (Chilopoda: Scolopendromorpha) from Brazil. *Zootaxa*, 3826, 291-300.
- Bagnall, R. S. (1935). Notes on British chilopods (centipedes). – I. *Annals and Magazine of Natural History, Series 10*, 15, 473-479.
- Balan, D., Sureshan, P. M. & Khanna, V. (2012). A new species of centipede of the genus *Cryptops* Leach (Scolopendromorpha: Cryptopidae) from southern Western Ghats with a key to the species of *Cryptops* in India. *Journal of Threatened Taxa*, 4, 2510–2514.

- Barber, A. D. (1985). Distribution patterns in British Chilopoda. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 55, 16-24.
- Barber, A. D. (2009). Centipedes. Keys and notes for the identification of the species. In *Synopses of the British Fauna (New Series)*, No. 58, eds. J. H. Crothers & P. J. Hayward, pp. 1-228. Shrewsbury: Field Studies Council, The Linnean Society of London.
- Barber, A. D. & Keay, A. N. (1988). *Provisional atlas of the Centipedes of the British Isles*. Huntingdon: Biological Records Centre, Natural Environmental Research Council, Institute of Terrestrial Ecology, Monk Wood Experimental Station.
- Bonato, L., Chagas Junior, A., Edgecombe, G. D., Lewis, J. G. E., Minelli, A., Pereira, L. A., Shelley, R. M., Stoev, P. & Zapparoli, M. (2016). ChiloBase 2.0 – A World Catalogue of Centipedes (Chilopoda). Preuzeto 09. februara 2016., sa <http://chilobase.biologia.unipd.it>
- Bonato, L., Dányi, L. & Minelli, A. (2010a). Morphology and phylogeny of *Dicellogophilus*, a centipede genus with a highly disjunct distribution (Chilopoda: Mecistocephalidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 158, 501-532.
- Bonato, L., Drago, L. & Murienne, J. (2014). Phylogeny of Geophilomorpha (Chilopoda) inferred from new morphological and molecular evidence. *Cladistics*, 30, 485-507.
- Bonato, L., Edgecombe, G. D., Lewis, J. G. E., Minelli, A., Pereira, L. A., Shelley, R. M. & Zapparoli, M. (2010b). A common terminology for the external anatomy of centipedes (Chilopoda). *ZooKeys*, 69, 17-51.
- Bonato, L., Edgecombe, G. D. & Zapparoli, M. (2011). Chilopoda — taxonomic overview. In *Treatise on Zoology — Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda, Volume 1*, ed. A. Minelli, pp. 363-443. Leiden: Brill.
- Bonato, L. & Minelli, A. (2002). Parental care in *Dicellogophilus carniolensis* (C. L. Koch, 1847): new behavioural evidence with implications for the higher phylogeny of centipedes (Chilopoda). *Zoologischer Anzeiger*, 241, 193-198.
- Brena, C. (2014). The embryoid development of *Strigamia maritima* and its bearing on post-embryonic segmentation of geophilomorph centipedes. *Frontiers in Zoology*, 11, 58.

- Brena, C. (2015). Myriapoda. In *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 3: Ecdysozoa I: Non-Tetraconata*, ed. A. Wanninger, pp. 141-189. Wien: Springer.
- Brena, C. & Akam, M. (2012). The embryonic development of the centipede *Strigamia maritima*. *Developmental Biology*, 363, 290-307.
- Brena, C., Green, J. & Akam, M. (2013). Early embryonic determination of the sexual dimorphism in segment number in geophilomorph centipedes. *EvoDevo*, 4, 22.
- Brolemann, H. W. (1920). Un nouveau *Cryptops* de France (Myriap.). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 48, 9-13.
- Brolemann, H. W. (1925). *Cryptops parisi* Brol. et *Cryptops hortensis* Leach. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 53, 192-196.
- Brolemann, H. W. (1928). Notes sur quelques *Cryptops* (Myriapodes Chilopodes). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 57, 249-260.
- Brolemann, H. W. (1930). *Éléments d'une Faune des Myriapodes de France. Chilopodes. Faune de France, Vol. 25*, Toulouse: Imprimerie Toulousaine; Paris: P. Lechevalter.
- Brunhuber, B. S. (1969). The mode of sperm transfer in scolopendromorph centipede: *Cormocephalus anceps anceps* Porat. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 48, 409-420.
- Brunhuber, B. S. (1970). Egg laying, maternal care and development of young in the scolopendromorph centipede, *Cormocephalus anceps anceps* Porat. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 49, 225-234.
- Brusca, R. C., Moore, W. & Shuster, S. M. (2016). Phylum Arthropoda. The Myriapoda: Centipedes, Millipedes, and Their Kin. In *Invertebrates. 3rd edition*, pp. 895-910. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.
- Bücherl, W. (1971). Venomous chilopods or centipeds. In *Venomous animals and their venoms*, eds. W. Bücherl & E. E. Buckley, pp. 169-196. New York, London: Academic Press.
- Chao, J. -L. (2008). *Scolopendromorpha (Chilopoda) of Taiwan: collection, description, illustration, taxonomy, distribution*. Saarbrücken: VDM Verlag Dr. Müller.

- 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.
- Chipman, A. D., Arthur, W. & Akam, M. (2004). Early development and segment formation in the centipede, *Strigamia maritima* (Geophilomorpha). *Evolution & Development*, 6, 78-89.
- Cornwell, W. S. (1934). Notes on egg-laying and nesting habitus of certain species of North Carolina myriapods and various phases of their life histories. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, 42, 289-291.
- Dányi, L. (2008). Review and contribution to the Chilopoda fauna of Maramureş, Romania. *Studia Universitatis „Vasile Goldiş“, Seria Ştiinţele Vieţii*, 18 (suppl.), 185-196.
- Dawydoff, C. (1956). Quelques observations sur l'embryogenese des Myriopodes Scolopendromorphes et Geophilomorphes indochinois. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Sér. D*, 242, 2265-2267.
- Demange, J. –M. (1943). Sur le développement post-embryonnaire et la chaetotaxie d'*Hydroschendyla submarina* (Grube) (Myriapodes). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris*, 15, 418-423.
- Demange, J. –M. (1945). Le spermatophore de quelques Scolopendromorphes (Myriapodes, Chilopodes). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris*, 17, 483-487.
- Demange, J. –M. (1956). Contribution à l'étude de la biologie, en captivité, de *Lithobius piceus gracilitarsis* Brol. (Myriapode – Chilopode). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, Supplément 2*, 28, 388-393.
- Demange, J. –M. (1981). *Les mille-pattes: Myriapodes*. Paris: Société nouvelle des éditions Boubée.
- Demange, J. –M. & Richard, J. (1969). Morphologie de l'appareil génital mâle des Scolopendromorphes et son importance en systématique. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris*, 40, 968-983.

- Dohle, W. (1964). Die Embryonalentwicklung von *Glomeris marginata* (Villers) in Vergleich zur Entwicklung anderer Diplopoden. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 81, 241-310.
- Dohle, W. (1970). Über Eiablage und Entwicklung von *Scutigera coleoptrata* (Chilopoda). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris*, 41, 53-57.
- Dohle, W. (1980). Sind die Myriapoden eine monophyletische Gruppe? Eine Diskussion der Verwandtschaftsbeziehungen der Antennaten. *Abhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*, 23, 45-104.
- Dohle, W. (1985). Phylogenetic pathways in the Chilopoda. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 55, 55-66.
- Dohle, W. (1997). Myriapod-insect relationships as opposed to an insect-crustacean sister group relationship. In *Arthropod Relationships*, eds. R. A. Fortey & R. H. Thomas, *The Systematics Association Special Volume Series*, 55, pp. 306-315. Springer Nederland.
- Donovan, E. (1810). *The Natural History of British Insects*. London, vol. 14, 23-24.
- Dugon, M. M., Hayden, L., Black, A. & Arthur, W. (2012). Development of the venom ducts in the centipede *Scolopendra*: an example of recapitulation. *Evolution & Development*, 14, 515-521.
- Dunn, C. W., Hejnal, A., Matus, D. Q., Pang, K., Browne, W. E., Smith, S. A., Seaver, E., Rouse, G. W., Obst, M., Edgecombe, G. D., Sørensen, M. V., Haddock, S. H. D., Schmidt-Rhaesa, A., Okusu, A., Kristensen, R. M., Wheeler, W. C., Martindale, M. Q. & Giribet, G. (2008). Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. *Nature*, 452, 745-749.
- Eason, E. H. (1964). *Centipedes of the British Isles*. London, New York: Frederick Warne & Co. Ltd.
- Edgecombe, G. D. (2005). A troglomorphic species of the centipede *Cryptops* (*Trigonocryptops*) (Chilopoda: Scolopendromorpha) from Western Australia. *Records of the Western Australian Museum*, 22, 315-323.

- Edgecombe, G. D. (2006). A troglobitic cryptopid centipede (Chilopoda: Scolopendromorpha) from western Queensland. *Records of the Western Australian Museum*, 23, 193-198.
- Edgecombe, G. D. (2011). Chilopoda — phylogeny. In *Treatise on Zoology — Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda, Volume 1*, ed. A. Minelli, pp. 339-354. Leiden: Brill.
- Edgecombe, G. D. & Bonato, L. (2011). Chilopoda — taxonomic overview. Order Scolopendromorpha. In *Treatise on Zoology — Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda, Volume 1*, ed. A. Minelli, pp. 392-407. Leiden: Brill.
- Edgecombe, G. D., Bonato, L. & Giribet, G. (2010). Brooding in *Mecistocephalus togensis* (Geophilomorpha: Placodesmata) and the evolution of parental care in centipedes (Chilopoda). *International Journal of Myriapodology*, 3, 139-144.
- Edgecombe, G. D. & Giribet, G. (2002). Myriapod phylogeny and the relationships of Chilopoda. In *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento, Vol. III*, eds. J. Liorente Bousquets & J. J. Morrone, pp. 143-168. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Edgecombe, G. D. & Giribet, G. (2004). Adding mitochondrial sequence data (16S rRNA and cytochrome *c* oxidase subunit I) to the phylogeny of centipedes (Myriapoda, Chilopoda): an analysis of morphology and four molecular loci. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 42, 89-134.
- Edgecombe, G. D. & Giribet, G. (2007). Evolucionary biology of centipedes (Myriapoda: Chilopoda). *Annual Review of Entomology*, 42, 89-134.
- Edgecombe, G. D., Giribet, G. & Wheeler, W. C. (1999). Phylogeny of Chilopoda: combining 18S and 28S rRNA sequences and morphology. In *Evolución y Filogenia de Arthropoda, Sección III: Artropodiana, Vol. 26*, eds. A. Melic, J. J. de Haro, M. Mendez, & I. Ribera, pp. 293-331. Zaragoza: Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa.

- Edgecombe, G. D. & Koch, M. (2008). Phylogeny of scolopendromorph centipedes (Chilopoda): morphological analysis featuring characters from peristomatic area. *Cladistics*, 24, 872-901.
- Edgecombe, G. D., Vahtera, V., Stock, S. R., Kallonen, A., Xiao, X., Rack, A. & Giribet, G. (2012). A scolopocryptopid centipede (Chilopoda: Scolopendromorpha) from Mexican amber: synchrotron microtomography and phylogenetic placement using a combined morphological and molecular data set. *The Zoological Journal of the Linnean Society*, 166, 768-786.
- Enghoff, H., Golovatch, S., Short, M., Stoev, P. & Wesener, T. (2015). Diplopoda — taxonomic overview. In *Treatise on Zoology — Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda, Volume 2*, ed. A. Minelli, pp. 363-453. Leiden: Brill.
- Enghoff, H., Pedersen, J., Thomsen, P. F. & Iversen, L. (2011). Millipedes, centipedes and harvestmen from Rødbyhavn and environs – with five species new for the Danish fauna (Diplopoda, Chilopoda, Opiliones). *Entomologiske Meddelelser*, 79, 3-12.
- Fabre, M. (1857). Researches on the development of the Myriapoda. *The Annals and Magazine of Natural History, Series 2*, 19, 162-165.
- Fernandez, R., Laumer, C. E., Vahtera, V., Libro, S., Kaluziak, S., Sharma, P. P., Pérez-Porro, A. R., Edgecombe, G. D. & Giribet, G. (2014). Evaluating topological conflict in centipede phylogeny using transcriptomic data sets. *Molecular Biology and Evolution*, 13, 1500-1513.
- Fioroni, P. (1970). Am Dotteraufschluß beteiligte Organe und Zelltypen bei höheren Krebsen; der Versuch einer einheitlichen Terminologie. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 87, 481-522.
- Foddai, D. & Minelli, A. (2000). Phylogeny of geophilomorph centipedes: old wisdom and new insights from morphology. *Fragmenta Faunistica*, 43, 61-71.
- Foddai, D. & Minelli, A. (2013). Fauna Europaea: Scolopendromorpha. In: *Fauna Europaea: Chilopoda.*, ed. H. Enghoff. (2013). Fauna Europaea version 2.6.2. Preuzeto 04. januara 2016., sa: <http://www.faunaeur.org>

- Foddai, D., Minelli, A. & Zapparoli, M. (1995). Chilopoda, Diplopoda, Pauropoda, Symphyla. In *Checklist delle specie della fauna italiana, Vol. 32*, eds. A. Minelli, S. Ruffo & S. La Posta, pp. 1-35. Bologna: Calderini.
- Geoffroy, J.-J. & Iorio, E. (2009). The French centipede fauna (Chilopoda) updated checklist and distribution in mainland France, Corsica and Monaco. *Soil Organisms*, 81, 671-694.
- Gilbert, S. F. (1997). Arthropods: crustaceans, spiders, and myriapods. In *Embryology: Constructing the Organism*, eds. S. F. Gilbert & A. M. Raunio, pp. 239-257. Sunderland: Sinauer Associates.
- Gilbert, S. F. (2001). Ecological developmental biology: developmental biology meets the real world. *Developmental Biology*, 233, 1-12.
- Gilbert, S. F. (2003). The morphogenesis of evolutionary developmental biology. *International Journal of Developmental Biology*, 47, 467-477.
- Gilbert, S. F., Bosch, T. C. G. & Ledón-Retting, C. (2015). Eco-Evo-Devo: developmental symbiosis and developmental plasticity as evolutionary agents. *Nature Reviews Genetics*, 16, 611-622.
- Gilbert, S. F. & Epel, D. (2008). *Ecological Developmental Biology: Integrating Epigenetics, Medicine and Evolution*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc.
- Gould, S. J. (1977). *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Haase, E. (1880). *Schlesiens Chilopoden. I. Chilopoda anamorpha*. Dissertation, Breslau.
- Haase, E., (1881). *Schlesiens Chilopoden. II. Chilopoda epimorpha*. *Zeitschrift für Entomologie/Verein für Schlesische Insektenkunde zu Breslau N.F.*, 8, 66-92.
- Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen, allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Descendenz-Theorie*. Berlin: Georg Reimer.
- Hannibal, R. L., Price, A. L. & Patel, N. H. (2012). The functional relationship between ectodermal and mesodermal segmentation in the crustacean, *Parhyale hawaiensis*. *Developmental Biology*, 361, 427-438.

- Hertzel, G. (1983). Cuticuläre Hüllen in der Embryogenese von *Lithobius forficatus* (L.) (Myriapoda, Chilopoda). *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 110, 395-401.
- Hertzel, G. (1984). Die Segmentation des Keimstreifes von *Lithobius forficatus* (L.) (Myriapoda, Chilopoda). *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 112, 369-386.
- Hertzel, G. (1985). Embryonalentwicklung von *Lithobius forficatus* (L.) im Vergleich zur Entwicklung anderer Chilopoden. *Dissertation Pädagogische Hochschule Erfurt/Mühlhausen*.
- Heymons, R. (1898). Bemerkungen zu dem Aufsatz Verhoeff's „Noch einige Worte über Segmentanhänge bei Insecten und Myriopoden. *Zoologische Anzeiger*, 21, 173-180.
- Heymons, R. (1901). Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. *Zoologica*, 33, 1-244.
- Horneland, E. O. & Meidell, B. A. (2009). Postembryonic development of *Strigamia maritime* (Leach, 1817) (Chilopoda: Geophilomorpha: Linotaeniidae) with emphasis on how to separate the different stadia. *Soil Organisms*, 81, 373-386.
- Hughes, C. L. & Kaufman, T. C. (2002a). Hox genes and the evolution of the arthropod body plan. *Evolution & Development*, 4, 459-499.
- Hughes, C. L. & Kaufman, T. C. (2002b). Exploring the myriapod body plan: expression patterns of the ten Hox genes in a centipede. *Development*, 129, 1225-1238.
- Hughes, C. L. & Kaufman, T. C. (2002c). Exploring myriapod segmentation: the expression patterns of *even-skipped*, *engrailed*, and *wingless* in centipede. *Developmental Biology*, 247, 47-61.
- Iorio, E. (2003). Notes sur la reproduction et l'éthologie de quelques scolopendres (Chilopoda, Scolopendromorpha, Scolopendridae). *Bulletin de Phyllie*, 14, 3-8.
- Iorio, E. (2006). La faune des Chilopodes du Massif Armoricain. Biologie, liste préliminaire et détermination des espèces (Chilopoda). *Mémoires de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 7, 1-72.
- Iorio, E. (2007). A new contribution to the knowledge of centipedes of eastern France (Chilopoda). *Schubartiana*, 2, 1-12.

- Iorio, E. (2009). Description d'une nouvelle sous-espèce de *Cryptops umbricus* Verhoeff, 1931 (Chilopoda, Scolopendromorpha, Cryptopidae). *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 144, 471-481.
- Iorio, E. & Geoffroy, J.-J. (2003). Etude des Scolopendromorphes français du genre *Cryptops* Leach, 1814 – Première partie: *Cryptops parisi* Brolemann, 1920 et *C. parisi* var. *cristata* Ribaut, 1925 (Chilopoda, Scolopendromorpha, Cryptopidae). *Bulletin de Phyllie*, 18, 28-37.
- Iorio, E. & Geoffroy, J.-J. (2007a). Etude comparative de quatre espèces du genre *Cryptops* Leach, 1815 (Chilopoda, Scolopendromorpha, Cryptopidae) en France. *Le Bulletin d'Arthropoda*, 31, 29-35.
- Iorio, E. & Geoffroy, J.-J. (2007b). Diagnose et répartition de trois espèces de *Cryptops* en France (Chilopoda, Scolopendromorpha, Cryptopidae). *Le Bulletin d'Arthropoda*, 32, 26-38.
- Iorio, E. & Geoffroy, J.-J. (2007c). Les Scolopendromorphes de France (Chilopoda, Scolopendromorpha): identification et distribution géographique des espèces. *Riviera Scientifique*, 91, 73-90.
- Iorio, E. & Ythier, E. (2007). Quelques observations concernant la reproduction d'*Ethmostigmus trigonopodus* (Leach, 1817) (Chilopoda, Scolopendromorpha, Scolopendridae, Otostigminae). *Le Bulletin d'Arthropoda*, 33, 3-12.
- Ivanov, P. P. (1940). Embryonic development of *Scolopendra* with reference to the embryology and morphology of Tracheata. *Izvestiya Akademii Nauk SSSR, Section of Biological Sciences*, 6, 831-861.
- Jangi, B. S. (1957). The reproductive system in the female of the centipede *Scolopendra morsitans* Linn. (Scolopendridae). *Journal of the Natural History, Series 12*, 10, 232-240.
- Janssen, R. (2012). Segment polarity gene expression in a myriapod reveals conserved and diverged aspects of early head patterning in arthropods. *Development Genes and Evolution*, 222, 299-309.
- Jeekel, C. A. W. (1977). Voorlopige atlas van de verspreiding der Nederlandse duizendpoten (Chilopoda). *Verslagen en Technische Gegevens Instituut voor*

- Taxonomische Zoölogie (Zoölogisch Museum) Universiteit van Amsterdam*, 13, 1-55.
- Jeekel, C. A. W. (1999). Who is the authority for *Cryptops hortensis*? *Bulletin of the British Myriapod Group*, 15, 3-4.
- Johannsen, O. A. & Butt, F. H. (1941). *Embryology of Insects and Myriapods*. New York: McGraw-Hill Book Co., Inc.
- Johnson, B. M. (1952). *The centipedes and millipedes of Michigan*. Dissertation, Michigan, USA: University of Michigan.
- Johnstone, J. & Arthur, W. (2002). Observations on the eggs and early postembryonic stages of *Strigamia maritima*. *Bulletin of the British Myriapod and Isopod Group* 18, 33-40.
- Joly, R. (1966). Contribution à l'étude du cycle de mue et de son déterminisme chez les Myriapodes Chilopodes. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique C*, 3, 379-479.
- Jones, T. H., Conner, W. E., Meinwald, J., Eisner, H. E. & Eisner, T. (1976). Benzoyl cyanide and mandelonitrile in the cyanogenetic secretion of a centipede. *Journal of Chemical Ecology*, 2, 421-429.
- Kadner, D. & Stollewerk, A. (2004). Neurogenesis in the chilopod *Lithobius forficatus* suggests more similarities to chelicerates than to insects. *Development Genes and Evolution*, 214, 367-379.
- Kettle, C., Johnstone, J., Jowett, T., Arthur, H. & Arthur, W. (2003). The pattern of segment formation, as revealed by *engrailed* expression, in a centipede with a variable number of segments. *Evolution & Development*, 5, 198-207.
- Kevan, D. K. McE. (1983). A preliminary survey of known and potentially Canadian and Alaskan centipedes (Chilopoda). *Canadian Journal of Zoology*, 61, 2938-2955.
- Klingel, H. (1956). Indirekte Spermatophorenübertragung bei Chilopoden (Hundertfüßer), beobachtet bei der „Spinnenassel“ *Scutigera coleoptrata* Latzel. *Die Naturwissenschaften*, 43, 311.
- Klingel, H. (1957). Indirekte Spermatophorenübertragung beim Skolopender (*Scolopendra cingulata* Latreille: Chilopoden, Hundertfüßer). *Die Naturwissenschaften*, 44, 338.

- Klingel, H. (1959a). Die Paarung des *Lithobius forficatus* L. *Verhandlungen der Deutschen Tierpsychologie*, 17, 11-30.
- Klingel, H. (1959b). Indirekte Spermatophorenübertragung bei Geophiliden (Hundertfüßler, Chilopoda). *Die Naturwissenschaften*, 46, 632-633.
- Klingel, H. (1960). Vergleichende Verhaltensbiologie der Chilopoden *Scutigera coleoptrata* L. („Spinnenassel“) und *Scolopendra cingulata* Latreille (Skolopender). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 17, 11-30.
- Klingel, H. (1962). Das Paarungsverhalten des malaischen Höhlentausendfußes *Thereuopoda decipies cavernicola* Verhoeff (Scutigeromorpha, Chilopoda). *Zoologischer Anzeiger*, 169, 458-460.
- Knoll, H. J. (1974). Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte von *Scutigera coleoptrata* L. (Chilopoda). *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 92, 47-132.
- Koch, M., Edgecombe, G. D. & Shelley, R. M. (2010). Anatomy of *Ectonocryptoides* (Scolopocryptopidae: Ectonocryptopinae) and the phylogeny of blind Scolopendromorpha (Chilopoda). *International Journal of Myriapodology*, 3, 51-81.
- Koch, M., Pärschke, S. & Edgecombe, G. D. (2009). Phylogenetic implications of gizzard morphology in scolopendromorph centipedes (Chilopoda). *Zoologica Scripta*, 38, 269-288.
- Kohlrausch, E. (1881). Gattungen und Arten der Scolopendriden. *Archiv für Naturgeschichte*, 47, 50-132.
- Koren, A. (1986). Die Chilopoden-Fauna von Kärnten und Osttirol 1. Geophilomorpha, Scolopendromorpha. *Carinthia II, Sonderheft*, 43, 1-87.
- Kos, I. (1992a). A review of the taxonomic, geographical distribution and ecology of the centipedes of Yugoslavia. *Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck, Supplementum*, 10, 353-360.
- Kos, I. (1992b). Centipedes (Chilopoda) of some forest communities in Slovenia. In *Acta Myriapodologica*, eds. J. –J. Geoffroy, J. –P. Mauries & M. Nguyen Duy-

- Jacquemin, pp: 635-646. Paris: Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Kos, I. (1997). Post-embryonic development of *Lithobius validus* Meinert (Chilopoda: Lithobiidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 43, 313-322.
- Kosyanenko, E. V. (2005). Millipedes and centipedes of Chernohora massif (Ukraine, Carpathians). *Nature Reserves in Ukraine*, 11, 59-63.
- Kraus, O. (1997). Phylogenetic relationships between higher taxa of tracheate arthropods. In *Arthropod Relationships*, eds. R. A. Fortey & R. H. Thomas, *The Systematics Association Special Volume Series*, 55, pp. 295-303. Dordrecht: Springer.
- Krause, G. (1939). Die Eitypen der Insekten. *Biologisches Zentralblatt*, 59, 495-536.
- Lawrence, R. F. (1947). Some observations on the post-embryonic development of the Natal Forest Centipede, *Cormocephalus multispinus* (Kraep.). *Annals of the Natal Museum*, 11, 139-156.
- Lawrence, R. F. (1984). *The Centipedes and Millipedes of Southern Africa: A Guide*. Rotterdam, Cape Town: Taylor & Francis.
- Leach W.E. (1814). Genus LXXXII: *Cryptops*. In: „*The Edinburgh Encyclopedia. Volume VII*”, ed. D. Brewster. pp. 408. Edinburgh: William Blackwood.
- Leach W.E. (1815). A tabular view of the external characters of four classes of animals, which Linné arranged under Insecta; with the distribution of the genera composing three of these classes into orders, &c. and descriptions of several new genera and species. *Transactions of the Linnean Society of London*, 11, 306-400.
- Leśniewska, M. (2004). Distribution of *Cryptops parisi* Brolemann, 1920 (Chilopoda, Scolopendromorpha) in Poland. *Fragmenta Faunistica*, 47, 89-95.
- Lewis, J. G. E. (1961). The life history and ecology of the littoral centipede *Strigamia (Scolioptanes) maritima* (Leach). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 137, 221-248.
- Lewis, J. G. E. (1962). The ecology, distribution and taxonomy of the centipedes found on the shore in the Plymouth area. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 42, 655-664.

- Lewis, J. G. E. (1966). The taxonomy and biology of the centipede *Scolopendra amazonica* in the Sudan. *Journal of Zoology*, 149, 188-203.
- Lewis, J. G. E. (1968). Individual variation in a population of the centipede *Scolopendra amazonica* from Nigeria and its implications for methods of taxonomic discrimination in the Scolopendridae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 47, 315-326.
- Lewis, J. G. E. (1970). The biology of *Scolopendra amazonica* in Nigerian Guinea Savannah. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Supplément 2*, 41, 85-90.
- Lewis, J. G. E. (1981). *The biology of centipedes*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lewis, J. G. E. (2003). The problems involved in the characterisation of scolopendromorph species (Chilopoda: Scolopendromorpha). *African Invertebrates*, 44, 61-69.
- Lewis, J. G. E. (2005). A reassessment of *Cryptops loveridgei* Lawrence and *C. kivuensis* Lawrence, with observations on the subgenera *Trigonocryptops* Verhoeff and *Paratrigonocryptops* Demange (Chilopoda, Scolopendromorpha). *African Invertebrates*, 46, 115-126.
- Lewis, J. G. E. (2007). On *Cryptops doriae* Pocock, from the wet tropical biome of the Eden project, Cornwall (Chilopoda, Scolopendromorpha, Cryptopidae). *Bulletin of the British Myriapod and Isopod Group*, 22, 12-16.
- Lewis, J. G. E. (2009). A review of some characters used in the taxonomy of *Cryptops* (subgenus *Cryptops*) (Chilopoda: Scolopendromorpha: Cryptopidae). *Soil Organisms*, 81, 505-518.
- Lewis, J. G. E. (2010). On the function of the ultimate legs of *Cryptops* and *Theatops* (Chilopoda, Scolopendromorpha). *International Journal of Myriapodology*, 3, 145-151.
- Lewis, J. G. E. (2011a). A review of the species in the genus *Cryptops* Leach, 1815 from the Old World related to *Cryptops* (*Cryptops*) *hortensis* (Donovan, 1810) (Chilopoda, Scolopendromorpha). *International Journal of Myriapodology*, 4, 11-50.

- Lewis, J. G. E. (2011b). Rediscription and validity of *Cryptops nanus* Attems, 1938 from Hawaii (Chilopoda: Scolopendromorpha). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien B*, 112, 133-136.
- Lewis, J. G. E. (2013). A review of the species in the genus *Cryptops* Leach, 1815 from the Old World and the Australasian region related to *Cryptops* (*Cryptops*) *doriae* Pocock, 1891 (Chilopoda: Scolopendromorpha: Cryptopidae). *Zootaxa*, 3683, 1-34.
- Lewis, J. G. E. (2014). On the status of *Cryptops savignyi* Leach, 1817, and *Cryptops anomalans* Newport, 1844, (Chilopoda: Scolopendromorpha: Cryptopidae). *Bulletin of the British Myriapod and Isopod Group*, 27, 30-35.
- Lignau, N. (1911). Über die Entwicklung des *Polydesmus abchasius* Attems. *Zoologische Anzeiger*, 37, 144-153.
- Liu, P. Z. & Kaufman, T. C. (2005). Short and long germ segmentation: unanswered questions in the evolution of developmental mode. *Evolution & Development*, 7, 629-646.
- Lock, K. (2000). Checklist of the Belgian centipedes (Myriapoda Chilopoda). *Bulletin de la Société Royale Belge d'Entomologie*, 136, 87-90.
- Lock, K., De Bakker, D. & De Vos, B. (2001). Centipedes communities in the forests of Flanders. *Pedobiologia*, 45, 27-35.
- Machado, G. (2000). Maternal care in the neotropical centipede *Otostigmus scabriceuda* (Chilopoda: Scolopendromorpha). *Entomological News*, 111, 250-254.
- Machado, G. & Chagas-Junior, A. (2002). Three new cases of possible maternalism in neotropical centipedes (Chilopoda: Scolopendromorpha). *Entomological News*, 113, 37-40.
- Manton, S. M. (1965). The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part 8. Functional requirements and body design in Chilopoda, together with a comparative account of their skelet-muscular systems and an appendix on a comparison between burrowing forces of annelids and chilopods and its bearing upon the evolution of the arthropodan hemocoel. *Journal of the Linnean Society*, 45, 251-484.

- Matic, Z. (1972). *Fauna Republicii Socialiste România. Clasa Chilopoda, Subclasa Epimorpha. Volumul VI, fascicula 2*. București: Acadmia Republicii Socialiste România.
- Matic, Z. (1977). Contributo alla conoscenza degli Scolopendromorphi di Turchia (Chilopoda, Scolopendromorpha). *Fragmenta Entomologica*, 131, 21-30.
- Mesibov, R. (1995). Distribution and ecology of the centipede *Craterostigma tasmanianus* Pocock, 1902 (Chilopoda: Craterostigmomorpha: Craterostigmidae) in Tasmania. *Tasmanian Naturalist*, 117, 2-7.
- Metschnikoff, E. (1871). Zur Embryologie der Myriapoden. *Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Pétersbourg*, 18, 739-741.
- Metschnikoff, E. (1872). Vorläufige Mittheilung über die Embryologie der Polydesmiden. *Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Pétersbourg*, 18, 742-744.
- Metschnikoff, E. (1874). Embryologie der doppeltfüssigen Myriapoden (Chilognatha). *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, 24, 253-283.
- Metschnikoff, E. (1875). Embryologische über *Geophilus*. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, 25, 313-322.
- Minelli, A. (1985). Post-embryonic development and the phylogeny of geophilomorph centipedes (Chilopoda). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 55, 143-148.
- Minelli, A. (2011a). Class Chilopoda, Class Symphyla and Class Pauropoda. In *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*, ed. Z. -Q. Zhang. *Zootaxa*, 3148, 157-158.
- Minelli, A. (2011b). Chilopoda — general morphology. In *Treatise on Zoology — Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda, Volume 1*, ed. A. Minelli, pp. 43-66. Leiden: Brill.
- Minelli, A. (2011c). Chilopoda — reproduction. In *Treatise on Zoology — Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda, Volume 1*, ed. A. Minelli, pp. 279-294. Leiden: Brill.
- Minelli, A., Brena, C., Deflorian, G., Maruzzo, D. & Fusco, G. (2006). From embryo to adult — beyond the conventional periodization of arthropod development. *Development Genes and Evolution*, 216, 373-383.

- Minelli, A. & Fusco, G. (2013). Arthropod post-embryonic development. In *Arthropod Biology and Evolution*, eds. A. Minelli, G. Boxshall, & G. Fusco, pp. 91-122. Berlin: Springer.
- Minelli, A. & Iovane, E. (1987). Habitat preferences and taxocoenoses of Italian centipedes (Chilopoda). *Bolletino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia*, 37, 7-43.
- Minelli, A. & Sombke, A. (2011). *Chilopoda – development*. In *Treatise on Zoology — Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda, Volume 1*, ed. A. Minelli, pp. 295-308. Leiden: Brill.
- Minelli, A. & Zapparoli, M. (1994). Aspetti faunistici e zoogeografici del popolamento de Chilopodi dell'Appennino umbro marchigiano. *Biogeographia, Lavori della Società Italiana di Biogeografia, Nuova Serie, Siena*, 17, 151-163.
- Mitić, B. M. (2001). On some centipedes (Chilopoda, Myriapoda) in Serbia. *Archives of Biological Sciences*, 53, 21-22.
- Mitić, B. M. (2002). On the diversity of centipedes (Chilopoda, Myriapoda) in Serbia. *Archives of Biological Sciences*, 54, 13-14.
- Mitić, B. M. (2012). *Epimorfoza i intraspecijska varijabilnost nekih morfoloških svojstava tokom razvika predstavnika roda Clinopodes C. L. Koch (Chilopoda: Geophilomorpha)*. Doktorska disertacija. Beograd: Biološki fakultet.
- Mitić, B. M., Antić, D. Ž., Ilić, B. S., Makarov, S. E., Lučić, L. R. & Ćurčić, B. P. M. (2012a). Parental care in *Cryptops hortensis* (Donovan) (Chilopoda: Scolopendromorpha) from Serbia, the Balkan peninsula. *Archives of Biological Sciences*, 64, 1117-1121.
- Mitić, B. M., Ilić, B. S. & Makarov, S. E. (2012b). First record of *Cryptops parisi* Broleman, 1920 (Chilopoda: Scolopendromorpha: Cryptopidae) in Serbia. *Kragujevac Journal of Science*, 34, 97-100.
- 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., 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.
- Mitić, B. M. & Tomić, V. T. (2002). On the fauna of centipedes (Chilopoda, Myriapoda) inhabiting Serbia and Montenegro. *Archives of Biological Sciences*, 54, 133-140.
- Mitić, B. M. & Tomić, V. T. (2008). Postlarval development of *Eupolybothrus transsylvanicus* (Latzel) (Chilopoda: Lithobiomorpha) from Serbia. In *Advances in Arachnology and Developmental Biology, Papers dedicated to Prof. Dr. Božidar P. M. Ćurčić*, eds. S. E. Makarov & R. N. Dimitrijević, pp. 187-199. Belgrade-Vienna-Sofia: Institute of Zoology, Faculty of Biology, University of Belgrade; Committee for karst and speleology, Serbian Academy of Sciences and Arts; UNESCO MAB Committee Serbia; Faculty of Life Sciences, University of Vienna; Institute of Zoology, Bulgarian Academy of Sciences.
- Murakami, Y. (1956). The developmental stadia of *Thereuonema hilgendorfi* Verhoeff (Chilopoda, Scutigeridae). *Zoological Magazine*, 65, 37-41.
- Murakami, Y. (1958). The food habit of *Thereuonema hilgendorfi* Verhoeff (Chilopoda, Scutigeridae). *Zoological Magazine*, 67, 138-141.
- Murakami, Y. (1959a). Postembryonic development of the common Myriapoda of Japan I. The anamorphic development of the leg-bearing segments of Scutigeridae and a new aspect on the problem of its tergite. *Zoological Magazine*, 68, 193-199.
- Murakami, Y. (1959b). Postembryonic development of the common Myriapoda of Japan II. *Thereuopoda ferox* Verhoeff (Chilopoda, Scutigeridae). *Zoological Magazine*, 68, 324-329.
- Økland, S. (1984). Changes in heart ultrastructure during development of *Strigamia maritima* Leach (Myriapoda, Chilopoda, Geophilidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 13, 233-245.
- Országh, I. (2001). Centipedes (Chilopoda) of the Slovak Republic. *Myriapodologica Czecho-Slovaca*, 1, 49-57.
- Ortega-Hernández, J. & Brena, C. (2012). Ancestral patterning of tergite formation in a centipede suggests derived mode of trunk segmentation in trilobites. *PloS One*, 7, e52623.

- Palmén, E. (1953). Survey of the Chilopoda of Newfoundland. *Archivum Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae Vanamo*, 8, 131-149.
- Palmén, E. (1988). Myriapoda of Eastern Scandinavia. In: *Soil Biology of Northern Europe*, ed. D. A. Krivolutzkij, pp. 16-40. Moscow: Nauka.
- Palmén, E. & Rantala, M. (1954). On the life-history and ecology of *Pachymerium ferrugineum* (C. L. Koch) (Chilopoda, Geophilidae). *Annales Zoologici Societatis Zoologico Botanicae Fennicae „Vanamo“*, 16, 1-44.
- Peel, A. D., Chipman, A. D. & Akam, M. (2005). Arthropod segmentation: beyond the *Drosophila* paradigm. *Nature reviews Genetics*, 6, 905-916.
- Peter, H. –U. (1984). Über den Einfluß von Luftverunreinigungen auf Ökosysteme. IV. Isopoda, Diplopoda, Chilopoda und Auchenorrhyncha aus Bodenfallenfängen in der Umgebung eines Düngemittelwerkes. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Friedrich-Schiller-Universität Jena, Gesellschaftswissenschaftliche Reihe und Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe*, 33, 291-307.
- Pflugfelder, O. (1932). Über den Mechanismus der Segmentbildung bei der Embryonalentwicklung und Anamorphose von *Platyrrhacus amauros* Attems. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, 140, 650-723.
- Pichler, H. (1987). Neue Nachweise von *Cryptops*-Arten in Nordtirol und anderen Bundesländern Österreichs (Chilopoda, Scolopendromorpha, Cryptopidae). *Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck*, 74, 125-139.
- Prunescu, C. & Căpuşe, I. (1971). Nouvelles données sur le début du développement post-embryonnaire chez les myriopodes de l'ordre Geophilomorpha. *Travaux du Muséum d'Histoire Naturelle „Grigore Antipa“*, 11, 111-119.
- Radl, R. C. (1992). Brood care in *Scolopendra cingulata* Latreille (Chilopoda: Scolopendromorpha). *Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck. Supplement 10*, 123-127.
- Regier, J. C., Shultz, J. W., Ganley, A. R. D., Hussey, A., Shi, D., Ball, B., Zwick, A., Stajich, J. E., Cummings, M. P., Martin, J. W. & Cunningham, C. W. (2008). Resolving arthropod phylogeny: exploring phylogenetic signal within 41 kb of protein-coding nuclear gene sequence. *Systematic Biology*, 57, 920-938.

- Regier, J. C., Shultz, J. W., Zwick, A., Hussey, A., Ball, B., Wetzter, R., Martin, J. W. & Cunningham, C. W. (2010). Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature*, *463*, 1079-1083.
- Reip, H. S. & Voigtländer, K. (2009). Diplopoda and Chilopoda of Thuringia, Germany. *Soil Organisms*, *81*, 635-645.
- Rundle, A. J. (1986). Centipede records obtained on the Conchological Society Expedition to Ireland, September/October 1984. *Bulletin of the British Myriapod Group*, *3*, 3-10.
- Sakuma, M. & Machida, R. (2002). Germ band formation of a centipede *Scolopocryptops rubiginosus* L. Koch (Chilopoda: Scolopendromorpha). *Proceedings of Arthropodan Embryological Society of Japan*, *37*, 19-23.
- Sakuma, M. & Machida, R. (2003). “Cumulus posterior”-like structure in a centipede *Scolopocryptops rubiginosus* L. Koch (Chilopoda: Scolopendromorpha). *Proceedings of Arthropodan Embryological Society of Japan*, *38*, 37-39.
- Sakuma, M. & Machida, R. (2004). Germ band formation of a centipede *Scolopendra subspinipes* L. Koch (Chilopoda: Scolopendromorpha). *Proceedings of Arthropodan Embryological Society of Japan*, *39*, 41-43.
- Sakuma, M. & Machida, R. (2005). Clupeolabrum formation of a centipede *Scolopocryptops rubiginosus* L. Koch (Chilopoda: Scolopendromorpha). *Proceedings of Arthropodan Embryological Society of Japan*, *40*, 1-4.
- Santos, E. M., Berger, C. S., Refki, P. N. & Khila, A. (2015). Integrating evo-devo with ecology for a better understanding of phenotypic evolution. *Briefings in Functional Genomics*, *14*, 384-395.
- Schaller, F. (1971). Indirect sperm transfer by soil arthropods. *Annual Review of Entomology*, *16*, 407-446.
- Scheffel, H. (1969). Untersuchungen über die hormonale regulation von häutung und anamorphose von *Lithobius forficatus* L. (Myriapoda, Chilopoda). *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere*, *74*, 436-505.

- Scheller, U. (2011). Pauropoda. In *Treatise on Zoology — Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda, Volume 1*, ed. A. Minelli, pp. 467-508. Leiden: Brill.
- Schileyko, A. A. (2007). The scolopendromorph centipedes (Chilopoda) of Vietnam, with contributions to the faunas of Cambodia and Laos. Part 3. *Arthropoda Selecta*, 16, 71-95.
- Scholtz, G. (1997). Clavage, germ band formation and head segmentation: the ground pattern of the Euarthropoda. In: *Arthropod Relationships*, eds. R. A. Fortey & R. H. Thomas, pp. 317-332. London: Chapman & Hall.
- Scholtz, G. (2005). Homology and ontogeny: Pattern and process in comparative developmental biology. *Theory in Biosciences*, 124, 121-143.
- Scholtz, G. & Wolff, C. (2002). Clavage pattern, gastrulation, and germ disc formation of the amphipod crustacean *Orchestia cavimana*. *Contributions to Zoology*, 71, 9-28.
- Scholtz, G. & Wolff, C. (2013). Arthropod Embryology: Cleavage and Germ Band Development. In *Arthropod Biology and Evolution*, eds. A. Minelli, G. Boxshall, & G. Fusco, pp. 63-89. Berlin: Springer.
- Shear, W. A. & Bonamo, P. M. (1988). Devonobiomorpha, a new order of centipedes (Chilopoda) from the middle Devonian of Gilboa, New York State, USA, and the phylogeny of centipede orders. *American Museum Novitates*, 2927, 1-30.
- Shear, W. A. & Edgecombe, G. D. (2010). The geological record and phylogeny of the Myriapoda. *Arthropod Structure & Development*, 39, 174-190.
- Shelley, R. M. (2002). A synopsis of the North American centipedes of the order Scolopendromorpha (Chilopoda). *Virginia Museum of Natural History, Memoir*, 5, 1-108.
- Siriwut, W., Edgecombe, G. D., Sutcharit, C. & Panha, S. (2014). Brooding behaviour of the centipede *Otostigmus spinosus* Porat, 1876 (Chilopoda: Scolopendromorpha: Scolopendridae) and its morphological variability in Thailand. *Raffles bulletin of Zoology*, 62, 339-351.
- Smiseth, P. T., Kölliker, M. & Royle, N. J. (2012). What is parental care? In *The evolution of parental care*, eds. N. J. Royle, P. T. Smiseth & M. Kölliker, pp. 1-17. Oxford: Oxford University Press.

- Sograff, N. (1882). Zur Embryologie der Chilopoden. *Zoologische Anzeiger*, 5, 582-585.
- Sograff, N. (1883). Materialien zur Kenntnis der Embryonalentwicklung von *Geophilus ferrugineus* L. K. und *Geophilus proximus* L. K. *Izvêstija Imperatorskago Obshchestva Lyubitelei Estestvoznaniya. Antropologii i Etnografii pri Imperatorskom Moskovskom Universitete*, 2, 1-77.
- Song, Z-H., Zhu, M-S. & Liang, A-P. (2010). The genus *Cryptops* Leach (Scolopendromorpha, Cryptopidae, Cryptopinae) in China, with descriptions of a new species and a new recorded species. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 35, 376–380.
- Spelda, J. (1999). *Verbreitungsmuster und Taxonomie der Chilopoda und Diplopoda Südwestdeutschlands. Diskriminanzanalytische Verfahren zur Trennung von Arten und Unterarten am Beispiel der Gattung Rhymogona Cook, 1896 (Diplopoda: Chordeumatida: Craspedosomatidae)*. Dissertation, Ulm: Universität Ulm.
- Stoev, P. (1997). A check-list of the centipedes of the Balkan peninsula with some taxonomic notes and a complete bibliography (Chilopoda). *Entomologica Scandinavica, Supplement*, 51, 87-105.
- Stoev, P. (2001). On the centipedes (Chilopoda) of the Republic of Macedonia. *Historia Naturalis Bulgarica*, 13, 93-107.
- Stoev, P. (2002). *A catalogue and key to the centipedes (Chilopoda) of Bulgaria*. Sofia-Moscow: Pensoft.
- Stoev, P., Zapparoli, M., Golovatch, S., Enghoff, H., Akkari, N. & Barber, A. (2010). Myriapods (Myriapoda). Chapter 7.2. In *Alien terrestrial arthropods of Europe*, eds. A. Roques, M. Kenis, D. Lees, C. Lopez-Vaamonde, W. Rabitsch, J. –Y. Rasplus & D. Roy. *BioRisk*, 4, 97-130.
- Stojanović, D. Z., Lučić, L. R., Danilović Luković, J. B., Mirčić, D. Lj., Živić, N. V., Makarov, S. E. & Mitić, B. M. (2015). Life under the mother's hug: harmonization of the developmental schedules of epimorphs based on early development of the scolopendromorph centipede *Cryptops parisi* Brolemann, 1920 (Chilopoda: Scolopendromorpha: Cryptopidae). *Russian Journal of Developmental Biology*, 46, 342-355.

- Sundara Rajulu, G. (1970). A study on the nature and formation of the spermatophore in a centipede *Ethmostigmus spinosus* (Scolopendromorpha: Myriapoda). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, Supplément 2, 41*, 116-121.
- Szucsich, N. V. & Scheller, U. (2011). Symphyla. In *Treatise on Zoology — Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda, Volume 1*, ed. A. Minelli, pp. 445-466. Leiden: Brill.
- Tajovský, K. (2001). Centipedes (Chilopoda) of the Czech Republic. *Myriapodologica Czecho-Slovaca, 1*, 39-48.
- Tiegs, O. W. (1940). The embryology and affinities of the Symphyla, based on a study of *Hanseniella agilis*. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 82, 1-225.
- Tiegs, O. W. (1947). The development and affinities of the Pauropoda, based on a study of *Pauropus sylvaticus*. Part I. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 88, 165-267.
- Tuf, I. H. & Laška, V. (2005). Present knowledge on centipedes in the Czech Republic: a zoogeographic analysis and bibliography 1820-2003. *Peckiana, 4*, 143-161.
- Tuf, I. H. & Tufová, J. (2008). Proposal of ecological classification of centipede, millipede and terrestrial isopod faunas for evaluation of habitat quality in Czech Republic. *Časopis Slezského Muzea Opava (A)*, 57, 37-44.
- Turcato, A., Fusco, G. & Minelli, A. (1995). The sternal pore areas of geophilomorph centipedes (Chilopoda: Geophilomorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society, 115*, 185-209.
- Turk, F. A. (1944). Myriapoda (Chilopoda and Diplopoda) from Cornwall, with notes and description of forms new to the British fauna. *Annals and Magazine of Natural History, Series 11, 11*, 532-551.
- Urich, F. W. (1894). Centipedes and their young. *Nature*, 49, 531.
- Vahtera, V., Edgecombe, G. D. & Giribet, G. (2012a). Evolution of blindness in scolopendromorph centipedes (Chilopoda: Scolopendromorpha): insight from an expanded sampling of molecular data. *Cladistics*, 28, 4-20.

- Vahtera, V., Edgecombe, G. D. & Giribet, G. (2012b). Spiracle structure in scolopendromorph centipedes (Chilopoda: Scolopendromorpha) and its contribution to phylogenetics. *Zoomorphology*, 131, 225-248.
- Vahtera, V., Edgecombe, G. D. & Giribet, G. (2013). Phylogenetics of scolopendromorph centipedes: can danser taxon sampling improve an artificial classification? *Invertebrate Systematics*, 27, 578-602.
- Vaitilingham, S. (1960). *The ecology of the centipedes of some Hampshire woodlands*. Dissertation, Southampton, UK: University of Southampton.
- Van Valen, L. (1973). A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, 1, 1-30.
- Vedel, V. & Arthur, W. (2009). Character changes during the early post-embryonic development of the centipede *Strigamia maritima* (Leach, 1817) (Chilopoda: Geophilomorpha). *International Journal of Myriapodology*, 1, 53-61.
- Verhoeff, K. W. (1902-1925). Chilopoda. In *Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs*, 5, Abteilung 2, Buch 1, ed. H. G. Bronn, pp. 1-725. Leipzig: C. F. Winter'sche Verlagshandlung.
- Verhoeff, K. W. (1931). Über europäische *Cryptops*-Arten. *Zoologischer Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*, 62, 263-288.
- Vigna Taglianti, A., Audisio, P. A., Biondi, M., Bologna, M. A., Carpaneto, G. M., De Biase, A., Fattorini, S., Piattella, E., Sindaco, R., Venchi, A. & Zapparoli, M. (1999). A proposal for a chorotype classification of the Near East fauna, in the framework of the Western Palearctic region. *Biogeographia, Lavori della Società Italiana di Biogeografia, Nuova Serie, Siena*, 20, 31-59.
- Voigtländer, K. (2000). Vergleichende Untersuchungen zur Postembryonalentwicklung von *Lithobius*-Arten (Chilopoda, Lithobiidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, 12, 535-540.
- Voigtländer, K. (2003). Species distribution and assemblages of centipedes (Chilopoda) in open xeric sites of Saxony-Anhalt (Germany). *African Invertebrates*, 44, 283-291.
- Voigtländer, K. (2005). Habitat preferences of selected Central European centipedes. *Peckiana*, 4, 163-179.

- Voigtländer, K. (2007). The life cycle of *Lithobius mutabilis* L. Koch, 1862 (Myriapoda: Chilopoda). *Bonner Zoologische Beiträge*, 55, 9-25.
- 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.
- Weil, E. (1958). Zur Biologie der einheimischen Geophiliden. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 42, 173-209.
- Wesener, T., Voigtländer, K., Decker, P., Oeyen, J. P. & Spelda, J. (2016). Barcoding of Central European *Cryptops* centipedes reveals large interspecific distances with ghost lineages and new species records from Germany and Austria (Chilopoda, Scolopendromorpha). *ZooKeys*, 564, 21-46.
- Weygoldt, P. (1960). Mehrphasige Gastrulation bei Arthropoden. *Zoologische Anzeiger*, 164, 381-395.
- Weygoldt, P. (1963). Grundorganisation und Primitiventwicklung bei Articulaten. *Zoologische Anzeiger*, 171, 363-376.
- Whittington, P. M., Meier, T. & King, P. (1991). Segmentation, neurogenesis and formation of early axonal pathways in the centipede, *Ethmostigmus rubripes* (Brandt). *Roux's Archives of Developmental Biology*, 199, 349-363.
- Wytwer, J. (1997). Chilopoda. In: *Checklist of animals of Poland*, J. Razowski, Wydawnictwa Instytutu Systematyki i Ewolucji Zwierza, PAN, Kraków, 4, 265-267.
- Zalesskaja, N. T. & Shileyko, A. A. (1992). The distribution of Scolopendromorpha in the USSR (Chilopoda). *Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck, Supplementum*, 10, 367-372.
- Zapparoli, M. (1992). Centipedes in Urban Environments: Records from the City of Rome (Italy). *Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck, Supplementum*, 10, 231-236.

- Zapparoli, M. (1999). The present knowledge of the centipede fauna of Anatolia (Chilopoda). *Biogeographia, Lavori della Società Italiana di Biogeografia, Nuova Serie, Siena*, 20, 105-177.
- Zapparoli, M. (2002). A catalogue of the centipedes from Greece (Chilopoda). *Fragmenta Entomologica, Roma*, 34, 1-146.
- Zapparoli, M. (2005). Structure and diversity of the centipede taxocenoses (Chilopoda). In *Invertebrati di una foresta della Pianura Padana, Bosco della Fontana. II Contributo.*, eds. P. Cerretti, F. Mason, G. Nardi, M. Tisato & M. Zapparoli, pp. 15-27. Centro Nazionale per lo Studio della Biodiversità Forestale Bosco della Fontana; Corpo Forestale dello Stato; Ministero dell'Ambiente e Tutela del Territorio, Servizio Conservazione Natura. Cierre Editore.
- Zapparoli, M. (2006). A catalogue of the centipedes (Chilopoda) of Central Apennines (Italy). *Bolletino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona, Botanica Zoologia*, 30, 165-273.
- Zhang, Z. -Q. (2011). Phylum Arthropoda von Siebold, 1848. In *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*, ed. Z. -Q. Zhang, *Zootaxa*, 3148, 99-103.

BIOGRAFIJA

Dalibor (Zvonko) Stojanović je rođen 27. juna 1981. godine u Leskovcu, gde je završio osnovnu i srednju školu. Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet je upisao 2000. godine, a diplomirao 2009., sa prosečnom ocenom 9,04. Doktorske studije je upisao 2009. godine na Univerzitetu u Beogradu – Biološkom fakultetu, modul Biologija razvića životinja.

Od 2009-2010. godine radio je kao saradnik u nastavi, a od 2010. do danas radi kao asistent na Državnom Univerzitetu u Novom Pazaru, na Departmanu za Biomedicinska istraživanja, studijski smer Biologija. Samostalno ili u koautorstvu objavio je deset naučnih radova u međunarodnim časopisima i 14 saopštenja na domaćim i inostranim kongresima. Osnovna oblast naučno-istraživačkog rada obuhvata reproduktivno ponašanje, ontogeniju i filogeniju Chilopoda. Govori engleski jezik. Oženjen je i ima jedno dete.

BIBLIOGRAFIJA

B1. RADOVI U ČASOPISIMA MEĐUNARODNOG ZNAČAJA

Radovi u vrhunskim međunarodnim časopisima (M21)

Mirčić, D., Stojanović, K., Živić, I., Todorović, D., **Stojanović D.**, Dolićanin. Z. & Perić-Mataruga, V. (2016). The troutfarm effect on *Dinocras megacephala* (Plecoptera: Perlidae) larvae: antioxidative defense. *Environmental Toxicology and Chemistry*, DOI: 10.1002/etc.3327.

Antović, I., **Stojanović, D.**, Svrkota, N., Žižić, R., Antić, D. & Antović, N. M. (2014). Radionuclides and trace elements in centipede species *Scolopendra cingulata* from Serbia. *Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry*, 302 (2), 791-795.

Radovi u međunarodnim časopisima (M23)

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 (1), 81-86.

Stojanović, D. Z., Lučić, L. R., Danilović Luković, J. B., Mirčić, D. Lj., Živić, N. V., Makarov, S. E. & Mitić, B. M. (2015). Life under the mother's hug: harmonization of the developmental schedules of epimorphs based on early development of the scolopendromorph centipede *Cryptops parisi* Brolemann, 1920 (Chilopoda: Scolopendromorpha: Cryptopidae). *Russian Journal of Developmental Biology*, 46 (6), 342-355.

Antić, D. Ž., Ćurčić, B. P. M., Tomić, V. T., Ćurčić, S. B., **Stojanović, D. Z.**, Dudić, B. D. & Makarov, S. E. (2013). One hundred millipede species in Serbia (Arthropoda: Myriapoda: Diplopoda). *Archives of Biological Sciences*, 65 (4), 1559–1578.

Antić, D. Ž., Ćurčić, B. P. M., Mitić, B. M., Tomić, V. T., Lučić, L. R., Dudić, B. D., **Stojanović, D. Z.** & Makarov, S. E. (2013). A new cave diplopod of the genus *Brachydesmus* Heller, 1858 from Southwest Serbia (Diplopoda: Polydesmida: Polydesmidae). *Archives of Biological Sciences*, 65 (2), 745–750.

- Sekulić, T. L., Antić, D. Ž., Tomić, V. T., Ćurčić, S. B., **Stojanović, D. Z.**, Mitić, B. M., Makarov, S. E. & Ćurčić, B. P. M. (2013). The review of the genus *Serboiulus* Strasser, 1962 (Diplopoda: Julida: Julidae), with description of a new species from Serbia. *Archives of Biological Sciences*, 65 (2), 739–744.
- Ćurčić, B. P. M., Dimitrijević, R. N. & **Stojanović, D. Z.** (2012). A new epigean pseudoscorpion from East Serbia: *Chthonius* (*Ephippiochthonius*) *timacensis* (Chthoniidae, Pseudoscorpiones). *Archives of Biological Sciences*, 64 (3), 1093-1098.
- Ćurčić, B. P. M., **Stojanović, D. Z.**, Ilić, B. S. & Ćurčić, N. B. (2012). *Roncus ivansticae* (Neobibisiidae, Pseudoscorpiones): a new epigean species from Eastern Serbia. *Archives of Biological Sciences*, 64 (1): 371-377.
- Mitić, B., Makarov, S., Ilić, B., **Stojanović, D.** & Ćurčić, B. (2011). Cases of Trunk Segmental Anomalies in the Geophilomorph Centipedes *Clinopodes flavidus* C.L. Koch and *Chilopodes trebevicensis* (Verhoeff) (Chilopoda: Geophilomorpha). *Archives of Biological Sciences*, 63 (3): 841-845.

B3. KONGRESNA SAOPŠTENJA NA SKUPOVIMA MEĐUNARODNOG ZNAČAJA

Saopštenja sa međunarodnog skupa štampano u celini (M33)

- Antović, I., Svrkota, N., **Stojanović, D.**, Hadžibrahimović, M., Žižić, R. & Laštovička-Medin, G. (2015). Soil and vegetation from Novi Pazar (Srbija) and Rožaje (Montenegro): Radioactivity impact assessment. In: *3rd International Conference on Radiation and Applications in Various Fields of Research (RAD)*, 8-12 June 2015, Budva: Montenegro. pp. 243-247.
- Antović, I., **Stojanović, D.**, Svrkota, N., Žižić, R., Antić, D. & Antović, N. M. (2014). A radioecological research on chilopod species *Scolopendra cingulata* (Latreille, 1829) from Serbia. In: *The 3rd International Conference on Application of Radiotracers and Energetic Beams in Sciences (ARCEBS-14)*, 12-18 January 2014, Kolkata: India. pp. 201-202.

Saopštenja sa međunarodnog skupa štampano u izvodu (M34)

- 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.
- 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.
- Bjelanović, K., Živić, I., **Stojanović, D.**, Todorović, D., Mirčić, D., Mrkonja, A. & Perić Mataruga, V. (2014). Trout farm effect on antioxidative defense in *Dinocras megacephala* (Plecoptera: Perlidae) larvae. In: *1st Central European Symposium for Aquatic Macroinvertebrate Research (CESAMIR)*, 10-13 April 2014, Szarvas: Hungary. pp. 33-34.
- Novaković, B., Bjelanović, K. & **Stojanović, D.** (2014). Water quality assessment of Serbian watercourses based on aquatic macroinvertebrates in 2012. In: *1st Central European Symposium for Aquatic Macroinvertebrate Research (CESAMIR)*, 10-13 April 2014, Szarvas: Hungary. pp. 66-67.
- Žunić, M., Bjelanović, K., Đuknić, J., Novaković, B., **Stojanović, D.** & Živić, I. (2014). Diversity of stoneflies larvae (Plecoptera) in Serbian streams and brooks. In: *1st Central European Symposium for Aquatic Macroinvertebrate Research (CESAMIR)*, 10-13 April 2014, Szarvas: Hungary. pp. 81-82.
- Mirčić, D., Hadžibrahimović, M., **Stojanović, D.**, Veljković, B., Dolovac, A. & Eminović, E. (2013). Psychology and biology students' perception on relationships amongst evolutionary biology, religion and "scientific" creationism. In: *IV Međunarodna naučno-stručna konferencija "Unapređenje kvaliteta života djece i mladih"*, 22-23 June 2013, Split: Hrvatska, pp. 885.

B4. KONGRESNA SAOPŠTENJA NA SKUPOVIMA DOMAĆEG ZNAČAJA

Saopštenja sa skupa od nacionalnog značaja štampano u celini (M63)

Antović, I., **Stojanović, D.**, Svrkota, N., Žižić, R. & Hadžibrahimović, M. (2013). Početna radioekološka istraživanja u Novom Pazaru – područje Novopazarska banja. In: *XXVII Simpozijum Društva za Zaštitu od Zračenja*, 02-04 oktobar 2013, Vrnjačka Banja: Srbija. Zbornik Radova, pp. 72-75.

Saopštenja sa skupa od nacionalnog značaja štampano u izvodu (M64)

Stojanović, D. Z. & Mitić, B. M. (2015). Slučaj binarne šistomelije terminalne noge kod vrste *Cryptops parisi* Brolemann, 1920 (Chilopoda: Scolopendromorpha). *X Simpozijum entomologa Srbije 2015.*, 23-27 septembar 2015, Kladovo: Srbija. Plenarni referati i rezimei, pp. 40.

Antić, D. Ž., **Stojanović, D. Z.**, Radovanović, D. D. & Mitić, B. M. (2013). Prilog poznavanju faune hilopoda (Myriapoda, Chilopoda) Srbije: klisura Grze, Paraćin. *IX Simpozijum entomologa Srbije 2013.*, 18-22 septembar 2013, Tara: Srbija. Plenarni referati i rezimei, pp. 24.

Mitić, B. M., **Stojanović, D. Z.**, Ilić, B. S., Lučić, L. R. & Vujisić, Lj. V. (2013). Filogenetski aspekti brige o potomstvu kod vrste *Cryptops parisi* Brolemann, 1920 (Chilopoda: Scolopendromorpha). *IX Simpozijum entomologa Srbije 2013.*, 18-22 septembar 2013, Tara: Srbija. Plenarni referati i rezimei, pp. 65.

Granica, N., Hamidović, Dženana., **Stojanović, D. Z.**, Mirčić, D. & Eminović, I. (2012). Research of late Cretaceous fossil findings in the vicinity of Novi Pazar. *The Internacional Undergraduate Research Symposium*, 07-13 May 2012., Beograd: Serbia. pp. 9.

Stojanović, D., Antić, D., Danilović, J., Mitić, B. & Makarov, S. (2011). Diverzitet faune hilopoda (Myriapoda, Chilopoda) park-šume Košutnjak u Beogradu. *VIII Simpozijum entomologa Srbije 2011. sa međunarodnim učešćem*, 21-25 septembar 2011, Donji Milanovac: Srbija. Plenarni referati i rezimei. pp. 20.

Прилог 1.

Изјава о ауторству

Потписани-а Далибор З. Стојановић

број индекса Б 3331/2009

Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

Епиморфно развиће и брига о потомству код врсте *Cryptops parisi* Brolemann, 1920 (Chilopoda: Scolopendromorpha: Cryptopidae)

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

Потпис докторанда

У Београду, 18.04.2016. године

Далибор З. Стојановић

Прилог 2.

**Изјава о истоветности штампане и електронске
верзије докторског рада**

Име и презиме аутора Далибор Стојановић

Број индекса Б 3331/2009

Студијски програм Биологија развића животиња

Наслов рада Епиморфно развиће и брига о потомству код врсте *Cryptops parisi* Brolemann, 1920 (Chilopoda: Scolopendromorpha: Cryptopidae)

Ментори Лука Лучић ванредни професор Биолошког факултета, Бојан Митић
доцент Биолошког факултета

Потписани/а Далибор, Звонка Стојановић

Изјављујем да је штампана верзија мог докторског рада истоветна електронској верзији коју сам предао/ла за објављивање на порталу **Дигиталног репозиторијума Универзитета у Београду**.

Дозвољавам да се објаве моји лични подаци везани за добијање академског звања 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 докторанда

У Београду, 18.04.2016. године

Д. Стојановић

Прилог 3.

Изјава о коришћењу

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

Епиморфно развиће и брига о потомству код врсте *Cryptops parisi* Brolemann, 1920 (Chilopoda: Scolopendromorpha: Cryptopidae)

која је моје ауторско дело.

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

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

1. Ауторство
2. Ауторство - некомерцијално
- ☒ 3. Ауторство – некомерцијално – без прераде
4. Ауторство – некомерцијално – делити под истим условима
5. Ауторство – без прераде
6. Ауторство – делити под истим условима

(Молимо да заокружите само једну од шест понуђених лиценци, кратак опис лиценци дат је на полеђини листа).

Потпис докторанда

У Београду, 18.04.2016. године

Смојановић

1. Ауторство - Дозвољавање 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. Дозвољавање 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 прераде. Дозвољавање 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. Дозвољавање 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 прераде. Дозвољавање 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. Дозвољавање 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.