

UNIVERZITET U BEOGRADU

BIOLOŠKI FAKULTET

Dragan Ž. Antić

**Filogenija, biogeografija i postembrionalno
razviće predstavnika holarktičke porodice
Anthroleucosomatidae Verhoeff, 1899
(Myriapoda, Diplopoda, Chordeumatida)**

Doktorska disertacija

Beograd, 2017.

UNIVERSITY OF BELGRADE

FACULTY OF BIOLOGY

Dragan Ž. Antić

**Phylogeny, biogeography and
post-embryonic development of
representatives of the Holarctic family
Anthroleucosomatidae Verhoeff, 1899
(Myriapoda, Diplopoda, Chordeumatida)**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2017.

Mentori:

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

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

Članovi komisije:

Dr Vladimir Tomić, vanredni profesor
Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet

Dr Bojan Mitić, docent
Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet

Dr Ivo Karaman, redovni profesor
Departman za biologiju i ekologiju, Univerzitet u Novom Sadu,
Prirodno-matematički fakultet

Datum odbrane: _____

ZAHVALNICA

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

Najveću zahvalnost dugujem čoveku koji me je uveo u svet klase Diplopoda, jedne od najinteresantnijih, najraznovrsnijih i najstarijih grupa terestričnih zglavkara, ujedno i jednom od svojih mentora, dr Slobodanu Makarovu, redovnom profesoru Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta.

Veliku zahvalnost dugujem i svom drugom mentoru, dr Luki Lučiću, vanrednom profesoru Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta na pomoći i podršci tokom izrade ove disertacije.

Zahvaljujem se članovima Komisije, dr Vladimiru Tomiću, vanrednom profesoru Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta, dr Bojanu Mitiću, docentu Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta i dr Ivi Karamanu, redovnom profesoru Departmana za biologiju i ekologiju, Univerziteta u Novom Sadu – Prirodno-matematičkog fakulteta na kritikama, korisnim komentarima i predlozima čime je tekst ove disertacije značajno poboljšan.

Posebnu zahvalnost dugujem kolegama iz inostranstva, pre svega dr Sergeju Golovaču iz Moskve, Rusija koji mi je ustupio veliki deo materijala obrađenog u ovoj disertaciji i koji mi je dao korisne savete i predloge tokom rada na taksonima sa teritorije Kavkaza, kolegama dr Hansu Rajpu iz Jene, Nemačka i Franku Valteru iz Esena, Nemačka koji su me pozvali na ekspediciju u Azerbejdžan gde je prikupljen deo materijala korišćen u izradi disertacije, kao i dr Henriku Enghofu iz Kopenhagena, Danska koji je uvek spreman da da koristan savet.

Ovom prilikom želim srdačno da se zahvalim svojim kolegama i prijateljima koji su mi pomogli tokom terenskih istraživanja pećina na teritoriji istočne Srbije, dr Srećku Ćurčiću, Matiji Petkoviću, Đorđu Markoviću i Darku Draguloviću.

Ovu disertaciju posvećujem sestri Brani, mama Jaci i pokojnom tata Mići.

Autor

“...the family Anthroleucosomatidae will doubtless appear hopelessly heterogeneous to European specialists.”

R.L. Hoffman, 1980



Parantosoma subrotundatum Antić & Makarov, 2016.

Filogenija, biogeografija i postembrionalno razviće predstavnika holarktičke porodice Anthroleucosomatidae Verhoeff, 1899 (Myriapoda, Diplopoda, Chordeumatida)

Rezime

Holarktička porodica Anthroleucosomatidae jedna je od najheterogenijih i najproblematičnijih porodica u okviru klase Diplopoda. U mnogim radovima je označavana kao „noćna mora“ i u mnogim slučajevima je služila kao „korpa za otpatke“ za takson hordeumatida koji nisu mogli biti uvršteni u neke bolje definisane porodice. Stoga je ova disertacija fokusirana na rešavanju kompleksnih sistematskih, filogenetskih, biogeografskih i razvojnih odnosa među predstavnicima porodice Anthroleucosomatidae.

Kako se radi o porodici sa mnogobrojnim premeštanjima taksona unutar i izvan nje, u uvodnom delu teze dat je kompletan, hronološki i taksativan istorijat proučavanja taksonomije i sistematike porodice Anthroleucosomatidae. Navedeni su svi taksoni koji su počev od 1876. pa zaključno sa 2016. godinom svrstavani u navedenu porodicu.

U prvom delu ove doktorske disertacije, na osnovu čitavog niza relevantnih uporedno-morfoloških karaktera, kao i biogeografskih osobnosti, izvršen je rearanžman 35 rodova antroleukozomatida, sa ukupno 84 vrste, u 12 kompleksa rodova — *Alloioopus*, *Anamastigona*, *Anthroleucosoma*, *Bulgarosoma*, *Caucaseuma*, *Dentatosoma*, *Enghoffiella*, *Flagellophorella*, *Herculina*, *Leschius*, *Ratcheuma* i *Vegrandosoma*. Polovina ovih kompleksa uključuje samo po jedan rod, dok su tri monotipska. Za svaki kompleks je dat kratak opis njegovih pripadnika sa opisima najbitnijih uporedno-morfoloških karaktera, a pre svega strukture anteriornih i posteriornih gonopoda, kao i pregonopodalnih nogu kod mužjaka. U okviru nekih kompleksa izvršena je podela na nekoliko grupa vrsta. Ovi kompleksi predstavljaju osnovu za uspostavljanje suprageneričkih kategorija. Rodovi *Bulgardicus*, *Camptogona* i *Ghilarovia* su isključeni iz porodice Anthroleucosomatidae. Za određivanje filogenetskih odnosa između kompleksa rodova i unutar njih uključen je veći broj karaktera mužjaka, pre svega struktura njihovih gonopoda koja ima najveći informacioni značaj u filogenetskim razmatranjima. Dobro razvijeni telopoditi na gonopodama mužjaka smatraju se pleziomorfnim stanjem karaktera kod Diplopoda, pa je na

osnovu njihovog prisustva ili odsustva, kao i strukture utvrđeno da postoji više filetičkih linija antroleukozomatida, čak i u okviru određenih kompleksa rodova. Na osnovu građe posteriornih gonopoda utvrđeno je da kompleksi *Alloiopus* i *Anthroleucosoma* predstavljaju bazalnu granu antroleukozomatida, dok su najizvedeniji *Bulgarosoma* i *Leschius* kompleksi.

U nastavku teze fokus je na biogeografskim obeležjima predstavnika porodice Anthroleucosomatidae. Ova grupa ima široku, disjunktну distribuciju u Holarktičkoj oblasti, sa centrima geneze i diverzifikacije na Balkanskom poluostrvu i širem prostoru Kavkaza. Od ukupno 12 kompleksa rodova, čak 10 je karakteristično za prethodno pomenute teritorije. Za svaki kompleks su ukratko data biogeografska obeležja rodova i vrsta sa distribucionim mapama. Kompleksi *Alloiopus*, *Caucaseuma*, *Dentatosoma*, *Enghoffiella*, *Flagellophorella*, *Herculina*, *Ratcheuma* i *Vegrandosoma* su endemični za teritoriju Kavkaza, dok su kompleksi *Anthroleucosoma* i *Bulgarosoma* endemiti karpato-balkanskog luka i Rodopa na Balkanu. Monotipski kompleks *Leschius* je jedini takson antroleukozomatida poznat iz Nearktičke regije u Severnoj Americi. Najširu distribuciju ima severno mediteranski kompleks *Anamastigona* koji uključuje predstavnike native na Apeninskom i Balkanskom poluostrvu, mnogim ostrvima Grčke, na Kipru i Bliskom istoku, sa jednim predstavnikom antropogeno raširenim i u zapadnim regionima Evrope. Porodica Anthroleucosomatidae se karakteriše relativno visokim brojem kavernikolnih taksona, pri čemu je čak 15 rodova poznato samo iz podzemnih staništa. Utvrđeno je da je broj kavernikolnih taksona daleko veći na Balkanu (23 vrste iz 13 rodova) nego na Kavkazu (11 vrsta iz šest rodova). Svi podzemni predstavnici antroleukozomatida se mogu smatrati troglobiontima.

Pored sistematskih, filogenetskih i biogeografskih odnosa unutar porodice Anthroleucosomatidae, pažnja je posvećena i njihovim razvojnim odnosima. Predstavnici ove porodice se karakterišu telanamorfnim tipom postembrionalnog razvića, koji podrazumeva seriju sukcesivnih presvlačenja i dodavanje tačno određenog boja segmenata. Presvlačenje se zaustavlja na određenom stadijumu koji je uvek isti za pol i vrstu, i ujedno predstavlja adultni stadijum. Anthroleucosomatidae uključuju predstavnike sa 25, 27, 28, 29 i 30 pleurotergita. Broj pleurotergita je karakterističan za rod; izuzetak je rod *Caucaseuma* koji uključuje predstavnike sa 29, ali i jednog predstavnika sa 27 pleurotergita. Utvrđeno je da predstavnici sa 29 i 30 pleurotergita imaju osam presvlačenja i ukupno devet postembrionalnih stadijuma. Deveti stadijum je ujedno i adultni. Isti scenario najverovatnije karakteriše i predstavnike sa 28

pleurotergita. Predstavnici sa 25 i 27 pleurotergita imaju skraćenu teloanamorfozu koja uključuje sedam presvlačenja i osam postembrionalnih stadijuma. Analiza anamorfnog modela postembrionalnog razvića kod predstavnika ispitivane porodice i komparacija sa ostalim hordeumatidama, ukazuje da je evolucija teloanamorfoze kod nekih linija ovog reda diplopoda išla u pravcu kontrakcije.

Ključne reči: Diplopoda, Chordeumatida, Anthroleucosomatidae, Balkansko poluostrvo, Kavkaz, Severna Amerika, revizija, teloanamorfoza

Naučna oblast: Biologija

Uža naučna oblast: Biologija razvića životinja

UDK: 595.61:[592/599+591.9+591.3](497+479+711.8)(043.3)

Phylogeny, biogeography and post-embryonic development of representatives of the Holarctic family Anthroleucosomatidae Verhoeff, 1899 (Myriapoda, Diplopoda, Chordeumatida)

Abstract

The Holarctic family Anthroleucosomatidae is one of the most heterogeneous and problematical of families within the class Diplopoda. It is referred to as a “nightmare” in many publications, and in numerous cases it has served as a “wastebasket” for chordeumatid taxa that could not be relegated to some better defined families. For this reason, the present dissertation is focused on the resolution of complex systematic, phylogenetic, biogeographical and developmental relationships among representatives of the family Anthroleucosomatidae.

Since we are here treating a family with frequent rearranging of taxa within and outside the family, a complete and exhaustive chronological history of study of the taxonomy and systematics of the family Anthroleucosomatidae is given in the introductory part of the thesis. This includes all taxa that have been placed in the family throughout its history, from 1876 to 2016.

In the first part of this doctoral dissertation, a rearrangement of 35 genera of anthroleucosomatids with a total of 84 species into 12 complexes of the genera *Alloiopus*, *Anamastigona*, *Anthroleucosoma*, *Bulgarosoma*, *Caucaseuma*, *Dentatosoma*, *Enghoffiella*, *Flagellophorella*, *Herculina*, *Leschius*, *Ratchema* and *Vegrandosoma* is carried out on the basis of a whole series of relevant comparative-morphological characters and biogeographical characteristics. Half of these complexes include only one genus each, while three are monotypic. For each complex, a brief description of its members is given, together with descriptions of the most important comparative-morphological characters, above all structure of the anterior and posterior gonopods and pre-gonopodal legs in males. A division into several groups of species is carried out within some of the complexes. The given complexes represent the basis for recognition of suprageneric categories. The genera *Bulgardicus*, *Camptogona* and *Ghilarovia* are excluded from the family Anthroleucosomatidae. For determination of phylogenetic relationships between complexes of genera and within them, a large number of characters of males are taken

into account, primarily characters of male gonopod structure having the greatest informational significance in phylogenetic deliberations. The existence of well developed telopodites on the gonopods of males is considered to be the plesiomorphic condition of the character in the Diplopoda, and on the basis of their presence or absence, as well as their structure, it is established that a number of phyletic lines of anthroleucosomatids exist, even within the framework of certain complexes of genera. On the basis of structure of the posterior gonopods, it is established that the *Alloiopus* and *Anthroleucosoma* complexes represent the basal branch of anthroleucosomatids, while the *Bulgarosoma* and *Leschius* complexes are the most advanced.

In the next part of the thesis, the focus is on biogeographical characteristics of representatives of the family Anthroleucosomatidae. This group has a broad disjunct distribution in the Holarctic Region, with centers of genesis and diversification on the Balkan Peninsula and the wider area of the Caucasus region. Of the total of 12 complexes of genera, even as many as 10 are characteristic of the aforementioned territories. For each complex, biogeographical characteristics of the included genera and species are briefly presented, together with distribution maps. The *Alloiopus*, *Caucaseuma*, *Dentatosoma*, *Enghoffiella*, *Flagellophorella*, *Herculina*, *Ratcheuma* and *Vegrandosoma* complexes are endemic to territory of the Caucasus region, while the *Anthroleucosoma* and *Bulgarosoma* complexes are endemites of the Carpatho-Balkan Arc and Rhodope Mountains on the Balkan Peninsula. The monotypic *Leschius* complex is the only complex of anthroleucosomatids known from the Nearctic Region in North America. The complex with the widest distribution is the North-Mediterranean *Anamastigona* complex, which includes representatives native to the Apennine and Balkan Peninsulas, many of the Greek islands, Cyprus and the Middle East, with one representative having been spread by man in western regions of Europe as well. The family Anthroleucosomatidae is characterized by a relatively high number of cavernicolous taxa, and even as many as 15 genera are known only from underground habitats. The number of cavernicolous taxa is far greater on the Balkan Peninsula (23 species from 13 genera) than in the Caucasus region (11 species from six genera). All underground representatives of anthroleucosomatids can be considered troglobionts.

In addition to systematic, phylogenetic and biogeographical relationships among members of the family Anthroleucosomatidae, attention is also paid to characteristics of their development. Representatives of this family are characterized by the teloanamorphic type of post-embryonic development, which involves a series of successive moults and addition of a

precisely determined number of segments. Moulting stops at a definite stadium that is always the same for each sex and species and which represents the adult stadium. The family Anthroleucosomatidae includes representatives with 25, 27, 28, 29 and 30 pleurotergites. The number of pleurotergites is characteristic of each genus, with the exception of the genus *Caucaseuma*, which includes members with 29 pleurotergites and one representative with 27. It is established that representatives with 29 and 30 pleurotergites have eight moults and a total of nine post-embryonic stadia. The ninth stadium is the adult stadium. The same scenario is probably also characteristic of forms with 28 pleurotergites. Representatives with 25 and 27 pleurotergites have shortened teloanamorphosis that includes seven moults and eight post-embryonic stadia. Results of this thesis indicate that the evolution of teloanamorphosis in some lines of chordeumatids has proceeded in the direction of contraction.

Keywords: Diplopoda, Chordeumatida, Anthroleucosomatidae, Balkan Peninsula, Caucasus, North America, revision, teloanamorphosis

Scientific field: Biology

Narrow scientific field: Developmental biology (animals)

UDC: 595.61:[592/599+591.9+591.3](497+479+711.8)(043.3)

SADRŽAJ

1. UVOD	1
1.1. Opšte karakteristike Diplopoda.....	1
1.2. Postembrionalno razviće Diplopoda	6
1.2.1. Tipovi i evolucija anamorfoze	6
1.2.2. Teloanamorfoza kod Chordeumatida.....	7
1.3. Porodica Anthroleucosomatidae	9
1.3.1. Istorijat proučavanja taksonomije i sistematike porodice Anthroleucosomatidae..	10
1.4. Cilj istraživanja	19
2. MATERIJAL I METODE	20
3. REZULTATI I DISKUSIJA	22
3.1. Filogenija i sistematika porodice Anthroleucosomatidae	22
3.1.1. <i>Alloioopus</i> kompleks.....	22
3.1.2. <i>Anamastigona</i> kompleks.....	24
3.1.3. <i>Anthroleucosoma</i> kompleks.....	29
3.1.4. <i>Bulgarosoma</i> kompleks	31
3.1.5. <i>Caucaseuma</i> kompleks	35
3.1.6. <i>Dentatosoma</i> kompleks.....	42
3.1.7. <i>Enghoffiella</i> kompleks	43
3.1.8. <i>Flagellophorella</i> kompleks.....	47
3.1.9. <i>Herculina</i> kompleks.....	51
3.1.10. <i>Leschius</i> kompleks	52
3.1.11. <i>Ratcheuma</i> kompleks	53
3.1.12. <i>Vegrandosoma</i> kompleks.....	54
3.1.13. Filogenetski odnosi predstavnika porodice Anthroleucosomatidae	55
3.2. Biogeografija predstavnika porodice Anthroleucosomatidae	78
3.3. Postembrionalno razviće predstavnika porodice Anthroleucosomatidae	94
4. ZAKLJUČCI	105
5. LITERATURA	111

1. UVOD

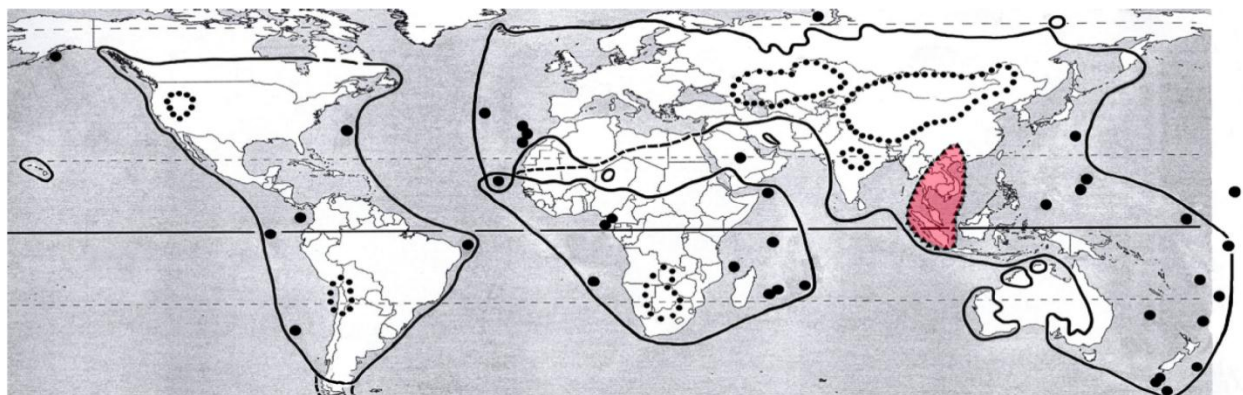
1.1. Opšte karakteristike Diplopoda

Sa više od 12.000 opisanih vrsta (Sierwald & Bond 2007) i procenjenom globalnom faunom od oko 15.000-20.000 (Brewer *et al.* 2013) odnosno 80.000 taksona (Hoffman 1980), Diplopoda su jedna od najraznovrsnijih klasa u životinjskom carstvu (treća po broju vrsta kod terestričnih zglavkara, odmah iza insekata i arahnida). Diplopoda zajedno sa manje raznovrsnim klasama Chilopoda, Pauropoda i Symphyla sačinjavaju podfilum Myriapoda. Recentne diplopode su svrstane u 16 redova, oko 140 porodica i oko 3.000 rodova (Brewer *et al.* 2013; Enghoff *et al.* 2015). Iako su u pitanju organizmi sa slabom disperzionom sposobnošću, tokom svoje duge evolucione istorije kolonizovali su sve današnje kontinente, izuzev Antarktika, i postali megadiverzitetna grupa i jedna od glavnih komponenti terestričnih ekosistema u tropskim i umerenim regionima. Sa ekološkog aspekta, Diplopoda predstavljaju veoma važnu grupu kao detritivori, ali i kao biogeografski indikatori, zbog svoje niske vagilnosti, velike raznovrsnosti i geološke starosti (Hopkin & Read 1992).

Najstariji telesni fosilni nalazi Diplopoda potiču iz srednjeg Silura, iz Škotske, uključujući i fosil najranijeg poznatog kopnenog organizma — vrste *Pneumodesmus newmani* Wilson & Anderson, 2004 — koji ujedno pruža i najraniji direktni dokaz korišćenja atmosferskog kiseonika pri disanju (Shear & Edgecombe 2010); fosilni tragovi diplopoda su poznati iz kasnog Ordovicijuma (Wilson 2006). Za periode evolucione ekspanzije diplopoda smatraju se Devon i naročito Karbon (Hopkin & Read 1992), kada su kopnom, pored vodozemaca, dominirali i džinovski zglavkari. Tu spada izumrla diplopodna grupa artropleurida, sa rodom *Arthropleura* Meyer, 1853, čiji su predstavnici dostizali dužinu do dva metra i predstavljali verovatno najveće terestrične zglavkare ikada (Shear & Edgecombe 2010). Shelley i Golovatch su pretpostavili da je tokom kasnog ili srednjeg Kambrijuma mnogonogi predak, verovatno amfibijski produkt kambrijumske eksplozije ili organizam koji nalikuje današnjim remipedijama, napustio okean i nastanio kopno Avalonije gde je započela evolucija ka diplopodama, pre oko 524 miliona godina (Shelley & Golovatch 2011).

Kao isključivo kopneni organizmi, diplopode pokazuju najveću brojnost u šumskom detritusu, gde pronalaze ne samo dovoljnu količinu hrane i zaštitu, već i dovoljnu količinu vlage

za život, s obzirom da su to uglavnom mezo- i higrofilni organizmi, ali i pored toga, one su nastanile gotovo sva terestrična staništa. Neka od tih staništa se smatraju ekstremnim, kao što su litoralna zona mora, semiakvatična slatkovodna sredina, pustinje, zona tundre i slično, koja diplopode samo marginalno naseljavaju, dok su u nekim ekstremnim staništima, poput pećina ili visokih planina, diplopode zastupljene u daleko većem procentu (Golovatch 2009), pokazujući pri tom izuzetno visok stepen endemizma.



Slika 1. Globalna distribucija predstavnika klase Diplopoda. Puna linija označava poznatu, a isprekidana projektovanu distribuciju. Tačkasta polja u Africi i Severnoj Americi predstavljaju regione sa svega nekoliko nalaza ili uzoraka, dok ista polja u Evroaziji i Južnoj Americi predstavljaju regione bez nalaza diplopoda. Pojedinačne tačke predstavljaju pojedinačne, uglavnom ostrvske lokalitete. Crvenom bojom je obeležen region u jugoistočnoj Aziji gde se autohtono nalaze predstavnici svih 16 recentnih redova. Modifikovano prema Shelley & Golovatch (2011).

Predstavnici ove klase su nativni na svim kontinentima sem Antarktiku i na svim ostrvima i arhipelazima umerenih i tropskih mora, sem Arktiku (slika 1). Rasprostranjeni su od Kodijak ostrva i severnih delova jugoistočne Aljaske, južnog dela Hadsonovog zaliva u Kanadi, blizu ili severno od Arktičkog kruga na Islandu, kontinentalnoj Skandinaviji i Sibiru na severu, do Gvareljo ostrva u Čileu, krajnje južnih delova Afrike i Tasmanije, i novozelandskog ostrva Kambel na jugu (Shelley & Golovatch 2011; Spelda 2015). Najveću raznovrsnost i brojnost diplopode imaju na Evroazijskom kopnu, sa preko 4.000 opisanih vrsta, gde su prepoznata četiri glavna „nukleusa“ autohtone faune ovih organizama: orijentalni, holarktički, staromediteranski i japansko-mandžurijski (Golovatch 1997). Interesantno je pomenuti da na svetu postoji samo jedan mali region u jugoistočnoj Aziji, koji uključuje jugoistok Kine, Indokinu, Malajsko poluostrvo i Sumatru, gde autohtono žive predstavnici svih 16 recentnih redova Diplopoda, i zato ovaj region predstavlja ključnu oblast za razumevanje evolucije ove klase zglavkara (Shelley &

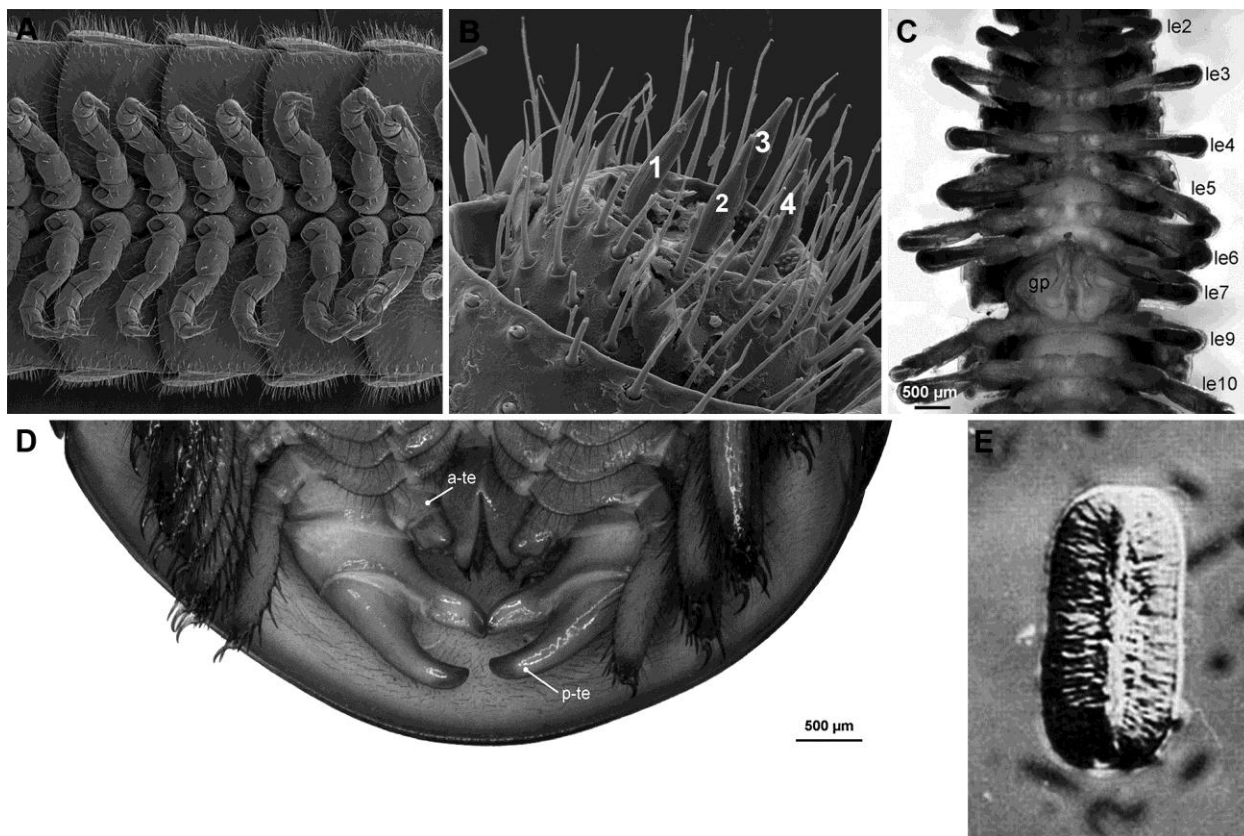
Golovatch 2011). Iako neke procene idu i do 80.000 vrsta (Hoffman 1980), samo mali broj diplopoda ima široku prirodnu distribuciju, dok većina uglavnom ima ograničen areal, uključujući veliki broj endemičnih taksona (Golovatch & Kime 2009).

Diplopoda se od ostalih klasa Myriapoda veoma lako razlikuju po prisustvu diplosegmenata, odnosno udvojenih segmenata, koji se smatraju jednom od apomorfnih karakteristika grupe (slika 2A). Telo ovih organizama se sastoji od glave i trupa, pri čemu su svi trupni segmenti, izuzev prva četiri, diplosegmenti, i nose po dva para nogu za hodanje (Sierwald & Bond 2007). Prvi segment nema noge za hodanje i označava se kao kolum, dok sledeća tri segmenta nose po jedan par nogu. Kod nekih grupa jedan ili poslednjih nekoliko segmenata takođe nema noge za hodanje. Ventrolateralno na segmentima diplopoda se nalaze otvori traheja, kao i otvori odbrambenih žlezda kod velike većine redova, koji su lokalizovani lateralno ili dorzalno. Telo Diplopoda se završava telzonom koji se sastoji od analnog prstena, koji često nosi dorzalnu projekciju, para analnih valvi i subanalne ploče (Hopkin & Read 1992). Broj nogu je veoma varijabilan, ne samo između grupa, već i u okviru pojedinih vrsta, i kreće se od 11 pa sve do 375 pari kod kalifornijske vrste *Illacme plenipes* Cook & Loomis, 1928 (Koch 2015). Takođe, predstavnici klase Diplopoda variraju u veličini tela, uključujući kako patuljaste vrste dužine oko 2 mm (poput *Moojenodesmus pumilus* Schubart, 1944), tako i džinovske taksone, poput afričke vrste *Archispirostreptus gigas* (Peters, 1855), koja dostiže dužinu od oko 30 cm (Hoffman *et al.* 2002).

Diplopoda imaju jedan par antena, koje na poslednjoj antenomeri nose uglavnom po četiri senzorna konusa, koje Enghoff (1990) smatra još jednom apomorfnom odlikom grupe (slika 2B). Međutim, broj konusa može da varira na intra- i interspecijskom nivou (Müller & Sombke 2015). Na glavi se kod većine vrsta nalaze ocele. U bazi antena, kod nekih redova diplopoda, nalazi se par Tamašvarijevih organa, čija funkcija još uvek nije sa sigurnošću utvrđena. Ovi zglavkari imaju samo dva para usnih ekstremiteta, mandibule i gnathohilarijum, koji predstavlja pločastu strukturu sa ventralne strane glave za koju se smatra da nastaje fuzijom prvog para maksila ili oba para (Sierwald & Bond 2007).

Mušjaci diplopoda, izuzev predstavnika reda Polyxenida, imaju specijalizovane telesne ekstremitete koji imaju funkciju u transferu sperme. Gonopode su modifikovani telesni ekstremiteti (uglavnom na sedmom telesnom segmentu) koji direktno učestvuju u transferu sperme u receptakulum vulvi ženke i predstavljaju najznačajniji species-specifičan taksonomski

karakter kod predstavnika infraklase Helminthomorpha (slika 2C). Za razliku od prethodno pomenute grupe, predstavnici infraklase Pentazonia se karakterišu prisustvom transformisanog zadnjeg para ekstremiteta u kleštolike telopode (slika 2D) koje imaju funkciju u prihvatanju ženke i transferu sperme (Hopkin & Read 1992; Koch 2015; Sierwlad & Bond 2007). Telopode su takođe veoma bitan taksonomski karakter, ali na generičkom nivou. Spermatozoidi diplopoda su aflagelatni (slika 2E), što se smatra još jednim od apomorfnih karaktera ove grupe (Enghoff 1984).



Slika 2. A-B. *Illacme tobini* Marek *et al.*, 2016. **A.** Diplosegmenti. **B.** Antenomera VII sa četiri senzorna konusa. **C.** *Polydesmus angustus* Latzel, 1884, prednji deo tela sa gonopodama (gp) i nogama (le). **D.** *Zoosphaerium* sp., anteriorne (a-te) i posteriorne (p-te) telopode. **E.** *Polyxenus lagurus* (Linnaeus, 1758), spermatozoid. **A-B.** prema Marek *et al.* (2016); **C-D.** prema Minelli & Michalik (2015); **E.** prema Baccetti *et al.* (1974).

Prethodno navedene apomorfne karaktere Diplopoda (diplosegmenti, antene sa četiri senzorna konusa i aflagelatni spermatozoidi) Enghoff smatra za glavne karaktere koji idu u prilog monofilije ove grupe zglavkara (Enghoff 1984). Prema Enghoff-u i saradnicima (2015),

klasa Diplopoda danas uključuje potklasu Penicillata, sa jednim redom, i potklasu Chilognata sa dve infraklase i 15 redova:

- Klasa Diplopoda
 - Potklasa Penicillata
 - Red Polyxenida
 - Potklasa Chilognatha
 - Infraklasa Pentazonia
 - Nadred Limacomorpha
 - Red Glomeridesmida
 - Nadred Oniscomorpha
 - Red Sphaerotheriida
 - Red Glomerida
 - Infraklasa Helminthomorpha
 - Colobognatha
 - Red Platydesmida
 - Red Siphonocryptida
 - Red Siphonophorida
 - Red Polyzoniida
 - Eugnatha
 - Nadred Merochaeta
 - Red Polydesmida
 - Nadred Nematophora
 - Red Chordeumatida
 - Red Callipodida
 - Red Stemmiulida
 - Nadred Juliformia
 - Red Julida
 - Red Spirostreptida
 - Red Spirobolida
 - Helminthomorpha *incertae sedis*
 - Red Siphoniulida

1.2. Postembrionalno razviće Diplopoda

Iako se većina adultnih Diplopoda karakteriše veoma velikim brojem nogu za hodanje, tek izglele jedinke imaju daleko manji broj ovih ekstremiteta; u najvećem broju slučajeva ne više od tri para, kao kod insekata. Adultni broj segmenata i nogu za hodanje, mlade jedinke stižu kroz nekoliko sukcesivnih presvlačenja. Ovaj tip postembrionalnog razvića, koji uključuje povećavanje broja segmenata kroz presvlačenje, označava se kao anamorfoza i sreće se kod svih Diplopoda, ali i kod Pauropoda i Symphyla, kao i kod tri reda Chilopoda: Scutigromorpha, Craterostigmomorpha i Lithobiomorpha. Za razliku od anamorfoze, tip postembrionalnog razvića koji ne podrazumeva postembrionalno povećanje broja segmenata koji je definisan tokom embriogeneze, označava se kao epimorfoza, i u okviru subfiluma Myriapoda prisutan je samo kod redova Geophilomorpha i Scolopendromorpha (Enghoff *et al.* 1993; Minelli & Fusco 2013).

1.2.1. Tipovi i evolucija anamorfoze

Postembrionalno razviće Diplopoda uključuje različit broj stadijuma, odvojenih presvlačenjem, a nakon čega se broj segmenata i nogu za hodanje povećava prema šablonima koji se razlikuje između redova, ali su jedinstveni unutar nekih od njih, i donekle species-specifični (Minelli 2015). U poznatoj studiji o anamorfozi kod predstavnika klase Diplopoda, Enghoff i saradnici su prepoznali tri tipa postembrionalnog razvića (Enghoff *et al.* 1993):

- Euanamorfoza – dodavanje novih segmenata pri svakom presvlačenju čak i nakon dostizanja polne zrelosti, pri čemu konačan broj segmenata koji jedinka može da ima nije definisan, već se čitav proces završava smrću jedinke; ovakav tip postembriogeneze se označava i kao prava anamorfoza.
- Hemianamorfoza – uključuje prvo anamorfnu fazu, kada se segmenti dodaju pri svakom presvlačenju, do određenog stadijuma, nakog čega nastupa epimorfoza, kada se jedinka i dalje presvlači do dostizanja polne zrelosti, ali bez dodavanja segmenata.
- Teloanamorfoza – dodavanje segmenata i presvlačenje se zaustavljaju na određenom stadijumu koji je uvek isti za pol i vrstu, a koji ujedno predstavlja adultni stadijum.

Unutar diplopoda, euanamorfoza se javlja kod predstavnika Colobognatha, Julida, Spirostreptida (Cambalidea) i, verovatno, Stremmiulida. Hemianamorfoza karakteriše predstavnike Polyxenida, Pentazonia i neke Callipodida, dok je teloanamorfoza tip postembrionalnog razvića koji se sreće kod Chordeumatida, Polydesmida i, takođe, nekih Callipodida (Enghoff *et al.* 1993; Minelli 2015).

Evolucija postembrionalnog razvića kod Diplopoda je poslužila nekim autorima i za tumačenje filogenije ove grupe organizama, pri čemu je pretpostavljeno da je predačko stanje bila hemianamorfoza, koja se ujedno smatra i najstarijim načinom postembriogeneze kod Euarthropoda, dok su taksoni sa euanamorfnim i teloanamorfnim razvićem divergirali kasnije, odnosno da ova dva tipa anamorfoze predstavljaju izvedena stanja (Enghoff *et al.* 1993; Miyazawa *et al.* 2014). Prema Enghoff-u i saradnicima, nakon razdvajanja predačkih, hemianamorfnih oblika Chilognatha došlo je do divergencije dve filetičke linije od kojih je jedna dovela do Pentazonia, čiji su predstavnici zadržali hemianamorfnu tip postembrionalnog razvića, a druga do Helminthomorpha, linije u okviru koje su se razvili euanamorfoza i teloanamorfoza (Enghoff *et al.* 1993). Miyazawa i saradnici su pokazali da su taksoni sa euanamorfnim razvićem evoluirali od onih sa hemianamorfozom nakon diverzifikacije Helminthomorpha, a da su taksoni sa teloanamorfozom evoluirali kasnije, od taksona sa eu- ili hemianamorfozom (Miyazawa *et al.* 2014). Isti autori smatraju da se tip anamorfoze kod Helminthomorpha mogao promeniti nekoliko puta u toku evolucije grupe i pretpostavili su dva moguća scenarija od kojih prvi podrazumeva da je euanamorfoza evoluirala nezavisno više puta od hemianamorfoze, a drugi da je euanamorfoza evoluirala samo jednom od hemianamorfoze kod zajedničkog pretka Helminthomorpha, a nakon toga su se razvili taksoni sa teloanamorfozom i neke helmintomorfne klade koje su se vratile hemianamorfnom načinu postembriogeneze (Miyazawa *et al.* 2014). Prema Enghoff-u i saradnicima, teloanamorfoza je nezavisno evoluirala kod Chordeumatida i Polydesmida (Enghoff *et al.* 1993).

1.2.2. Teloanamorfoza kod Chordeumatida

Red Chordeumatida je jedan od najraznovrsnijih redova unutar klase Diplopoda sa preko 1.200 opisanih vrsta, svrstanih u oko 50 porodica (Sierwald & Bond 2007; Shear 2011). Telo hordeumatida je dugo od 3,5-42 mm i sastavljeno je od 25, 27, 28, 29, 30 ili 31 pleurotergita, bez

telzona. Svaki pleurotergit nosi uglavnom 3+3 makrohete i karakteriše se odsustvom odbrambenih žlezda (Enghoff *et al.* 2015). Svi predstavnici reda Chordeumatida imaju konstantan broj pleurotergita na stadijumu adulta i fiksiran broj stadijuma, pri čemu svaki stadijum ima određen broj pleurotergita. Tip anamorfoze kod Chordeumatida je teloanamorfoza. Kao i kod većine drugih diplopoda, mlade jedinke izlaze iz jajnih opni sa tri para nogu za hodanje i pet pleurotergita, i označavaju se kao stadijum I. Stadijum II ima pet pari nogu za hodanje i sedam pleurotergia, a stadijum III — deset pleurotergita i isto toliko pari nogu za hodanje. Nakon trećeg stadijuma, broj parova nogu za hodanje je uvek paran (Enghoff *et al.* 1993), sa izuzetkom vrste *Serbosoma lazarevense* (Ceuca, 1974) gde mužjaci na stadijumu VIII poseduju 44 ili 45 pari nogu za hodanje, što predstavlja ili normalnu varijabilnost ili atavizam (Ćurčić & Makarov 1997).

Najveći broj vrsta Chordeumatida se karakteriše prisustvom 29 pleurotergita, bez telzona. Vrste sa ovim brojem pleurotergita dostižu polnu zrelost na stadijumu IX, nakon osam presvlačenja. Tokom ovih osam presvlačenja dodaju se 2, 3, 4, 4, 4, 3, 2 i 2 pleurotergita, što rezultira dostizanjem adultnog stadijuma (stadijum IX) sa 29 pleurotergita i 50 pari nogu (uključujući i gonopode kod mužjaka), pri čemu se polni dimorfizam javlja na stadijumu VII (Ćurčić & Makarov 1997; Enghoff *et al.* 1993). Kod vrsta sa 27 pleurotergita, adultno presvlačenje se dešava na stadijumu VII, pa ovi taksoni imaju ukupno osam stadijuma, pri čemu je VIII stadijum adultni, a polni dimorfizam se javlja na stadijumu VI. Kao i kod vrsta sa 27 pleurotergita, i taksoni sa 25 pleurotergita imaju ukupno osam stadijuma, ali se na stadijumima VI i VII dodaje po jedan pleurotergit manje nego kod vrsta sa 27 pleurotergita (Enghoff *et al.* 1993). Do ove doktorske disertacije, bila je poznata samo jedna vrsta hordeumatida sa 30 pleurotergita, *Metamastigophorophyllon martensi* (Mauriès, 1982) (ex *Persedicus martensi*), kod koje su opisana samo dva postembrionalna stadijuma sa 26, odnosno 28 pleurotergita. Nakon analize materijala sa Kavkaza, opisano je nekoliko novih rodova i vrsta antroleukozomatida sa 30 pleurotergita, kao i neki od njihovih postembrionalnih stadijuma. Ovi taksoni i njihovi postembrionalni stadijumi biće razmatrani kasnije u disertaciji. Na kraju, Mauriès (1987) je opisao poslednja tri preadultna stadijuma kod roda *Peterjohnsia* Mauriès, 1987, gde ženke imaju 31, a mužjaci 29 pleurotergita, pri čemu se kod preposlednja dva preadultna stadijuma dodaje po jedan pleurotergit više nego kod vrsta sa 29 pleurotergita, dok se postembriogeneza kod mužjaka završava jedan stadijum ranije nego kod ženki (Enghoff *et al.* 1993; Mauriès 1987).

Interesantno je pomenuti da porodica Anthroleucosomatidae uključuje predstavnike sa svim poznatim brojevima pleurotergita kod Chordeumatida (25, 27, 28, 29, 30), izuzev 31. Poslednje pomenuti broj pleurotergita predstavlja najveći recentni broj pleurotergita kod hordeumatida, i prema Enghoff-u i saradnicima verovatno je blizak ishodišnom broju, odnosno broj pleurotergita kod ove grupe danas je rezultat njihove redukcije (Enghoff *et al.* 1993).

1.3. Porodica Anthroleucosomatidae

Istorijat porodice Anthroleucosomatidae počeo je davne 1899. godine kada je jedan od najvećih i najkontroverznijih miriapodologa ikada, Namac Karl Wilhelm Verhoeff, opisao novi rod hordeumatida iz pećine u neposrednoj blizini Banje Herkulane, u Rumuniji. Ovaj troglobiontni rod je nazvao *Anthroleucosoma* (od grčke reči *antron*-pećina, *leuco*-belo i *soma*-telo), a tipsku vrstu *A. banaticum* Verhoeff, 1899. Iste godine, Verhoeff je za ovaj rod uspostavio novi tribus — Anthroleucosomini (ispravno Anthroleucosomatini), a deset godina kasnije, tribus je podigao na nivo porodice — Anthroleucosomidae (ispravno Anthroleucosomatidae) (Verhoeff 1899, 1909). Ova porodica danas predstavlja jednu od najheterogenijih i najmanje proučenih porodica, ne samo u okviru reda Chordeumatida (koji ima oko 50 porodica od kojih su mnoge sa malim brojem rodova ili monotipske), već klase Diplopoda generalno. Neki od glavnih razloga zašto se jako mali broj miriapodologa bavio i bavi ovom porodicom su njene nejasne granice, u smislu dijagnostičkih karaktera, male dimenzije tela nekih predstavnika, kao i veoma kompleksne gonopode, što ih čini veoma teškom grupom za proučavanje i interpretaciju.

Do početka izrade ove disertacije, u poslednjem pregledu antroleukozomatida, Ćurčić i saradnici su naveli 22 roda za porodicu (jedan od njih kao sumnjiv) (Ćurčić *et al.* 2008) sa oko 50 vrsta, da bi tokom izrade disertacije, kao rezultati iste, bile opisane dve nove vrste i jedan novi rod sa teritorije Srbije (Antić *et al.* 2014; Makarov *et al.* 2012), kao i 36 novih vrsta i 15 novih rodova sa teritorije Kavkaza (Antić & Makarov 2016). Porodica trenutno broji 37 rodova i oko 90 vrsta sa disjunktnom holarktičkom distribucijom u Severnoj Americi, Evropi i Aziji, i sa centrima diverzifikacije na Balkanskom poluostrvu i Kavkazu, koji su poznati i kao svetski centri geneze i diverzifikacije određenih grupa organizama. Po jedan rod je registrovan na zapadu Severne Amerike, na Korzici, Apeninskom poluostrvu i zapadnoj Evropi, Bliskom istoku, i u oblasti Altajskih planina, 20 rodova je registrovano na Kavkazu, dok je 15 rodova poznato sa

Balkana. Filogenetski odnosi između opisanih taksona su toliko nejasni, da se postavlja pitanje da li pojedini taksoni uopšte pripadaju navedenoj porodici. Većina rodova koji se trenutno nalaze u okviru porodice Anthroleucosomatidae u nastavku disertacije biće raspoređeni u grupe rodova (komplekse) od kojih će neke predstavljati osnovu za uspostavljanje suprageneričkih kategorija (potporodica i porodica), dok će nekoliko rodova biti premešteno u već postojeće porodice.

Kako u pogledu biogeografije i filogenije, porodica Anthroleucosomatidae je posebno zanimljiva sa aspekta postembrionalnog razvića. Predstavnici ove grupe imaju telo dužine od 3,5-30 mm, i mogu imati 25, 27, 28, 29 ili 30 pleurotergita, bez telzona, pri čemu je broj pleurotergita fiksiran unutar vrste, ali ne i unutar roda. Kao i kod ostalih predstavnika reda Chordeumatida, i kod antroleukozomatida postembrionalno razviće se odvija mehanizmom telioanamorfoze. U okviru porodice, postembrionalno razviće je opisano samo kod nekoliko vrsta sa 29 pleurotergita na adultnom stadijumu. Tokom izrade disertacije, po prvi put je pronađeno više od dva postembrionalna stadijuma taksona sa 30 pleurotergita, pa će oni biti u nastavku obrađeni i upoređeni sa dosadašnjim rezultatima.

1.3.1. Istorijat proučavanja taksonomije i sistematike porodice Anthroleucosomatidae

S obzirom da je porodica Anthroleucosomatidae jedna od najproblematičnijih porodica unutar klase Diplopoda, zbog mnogobrojnih premeštanja taksona unutar i izvan porodice, postoji potreba da se prezentuje kompletan, hronološki i taksativan pregled proučavanja taksonomije i sistematike porodice Anthroleucosomatidae.

- 1876. Stuxberg opisuje vrstu *Craspedosoma cylindricum* (sinonim za *Ghilarovia cylindrica*) iz Sibira (Stuxberg 1876); ova vrsta je kasnije svrstana u porodicu Anthroleucosomatidae.

- 1894. Silvestri opisuje vrste *Craspedosoma pulchellum* i *Craspedosoma hispidulum* (sada obe u rodu *Anamastigona*) iz Italije, i svrstava ih u porodicu Chordeumidae (ispravno Chordeumatidae) (Silvestri 1894); ove vrste su kasnije prebačene u porodicu Anthroleucosomatidae.

- 1897. Silvestri u radu „Systema Diplopodum,“ u okviru porodice Craspedosomatidae, između ostalih rodova navodi i „*Anamastigogona* nov.“, ali bez označavanja holotipa ili bilo kakvog formalnog opisa (Silvestri 1897).

- 1898. Silvestri opisuje rod *Anamastigona* i sinonimizuje *Craspedosoma pulchellum* pod *Anamastigona pulchellum* (ispravno *A. pulchella*) (Silvestri 1898a), a zatim u odvojenom radu iste godine opisuje vrstu *Anamastigona meridionale* (ispravno *A. meridionalis*) sa Sicilije i rod *Anamastigona* ubacuje u porodicu Craspedosomidae (ispravno Craspedosomatidae) (Silvestri 1898b).
- 1899. Attems opisuje rod *Prodicus* (sinonim za *Anamastigona*) sa vrstom *P. napolitanus* (sinonim za *Anamastigona hispidula*), pronađen u blizini Napulja, Italija (Attems 1899).
- 1899. Verhoeff opisuje monotipski rod *Anthroleucosoma* sa vrstom *A. banaticum* iz pećine u Rumuniji i za isti uspostavlja tribus Anthroleucosomini (ispravno Anthroleucosomatini) (Verhoeff 1899).
- 1900. Verhoeff uspostavlja potporodicu Anthroleucosominae (ispravno Anthroleucosomatinae) u okviru porodice Craspedosomidae (ispravno Craspedosomatidae), za rodove *Anthroleucosoma* i *Prodicus*, i opisuje vrstu *P. attemsii* (sinonim za *Anamastigona pulchella*) iz Rima. Takođe, u istom radu, na osnovu ženke opisuje monotipski rod *Krüperia* (ispravno *Krueperia*) sa vrstom *K. nivale* (ispravno *K. nivalis*) (Verhoeff 1900); ova vrsta je kasnije ubačena u porodicu Anthroleucosomatidae.
- 1902. Attems opisuje vrstu *Prodicus penicillatus* (sinonim za *Anamastigona penicillata*) sa Krita (Attems 1902).
- 1903. Brölemann opisuje vrstu *Ceratosoma? Duboscqui* (sinonim za *Camptogona duboscqui*) sa Korzike (Brölemann 1903); ova vrsta je kasnije ubačena u porodicu Anthroleucosomatidae.
- 1909. Verhoeff uspostavlja porodicu Anthroleucosomidae (ispravno Anthroleucosomatidae) (Verhoeff 1909).
- 1910. Verhoeff u ključu do porodica Ascospermophora, za Anthroleucosomidae (ispravno Anthroleucosomatidae) navodi rodove *Anthroleucosoma* i *Prodicus* (Verhoeff 1910).
- 1925. Verhoeff opisuje vrstu *Prodicus penteliconus* (sinonim za *Anamastigona pentelicona*) iz Grčke (Verhoeff 1925).
- 1926. Verhoeff opisuje rod *Bulgarosoma* sa vrstom *B. bureschi* iz pećine Ledenik u Bugarskoj, i zajedno sa rodovima *Anthroleucosoma* i *Prodicus* (sinonim za *Anamastigona*) svrstava je u potporodicu Anthroleucosominae (ispravno Anthroleucosomatinae), koju zajedno sa potporodicom Anthogoninae (sa rodovima *Anthogona* Ribaut, 1913 i *Cranogona* Ribaut,

1913) svrstava u porodicu Anthroleucosomidae (ispravno Anthroleucosomatidae) (Verhoeff 1926).

- 1928. Verhoeff na osnovu ženke opisuje rod *Hungarosoma* sa vrstom *H. bokori* iz Mađarske i ističe sličnosti sa nekim predstavnicima porodice Brachychaeteumidae (ispravno Brachychaeteumatidae) (Verhoeff 1928); ovaj rod će kasnije od strane Hoffman-a (1980) biti svrstan u potporodicu Brachychaeteumatinae, unutar porodice Anthroleucosomatidae *sensu lato* (Hoffman 1980).

- 1930. Verhoeff opisuje vrste *Prodicus apenninorum* (sinonim za *Anamastigona hispidula*) i *P. macchiae* (sinonim za *Anamastigona pulchella*) iz Italije (Verhoeff 1930a). U odvojenom radu iste godine, Verhoeff opisuje novu potporodicu Acherosominae (ispravno Acherosomatinae) sa rodom *Acherosoma* (sinonim za *Haasia* Bollman, 1893), i zajedno sa potporodicama Anthogoninae (*Anthogona* i *Cranogona*) i Anthroleucosominae (ispravno Anthroleucosomatinae) (*Anthroleucosoma*, *Bulgarosoma* i *Prodicus*) svrstava je u porodicu Anthroleucosomidae (ispravno Anthroleucosomatidae) (Verhoeff 1930b).

- 1932. Verhoeff na osnovu ženke opisuje monotipski rod *Paeonisoma* sa vrstom *P. faucium*, koja je nađena na planini Jablanica, na granici Makedonije i Albanije, i navodi da ovaj takson verovatno pripada porodici Anthroleucosomidae (ispravno Anthroleucosomatidae) (Verhoeff 1932).

- 1935. Brolemann sinonimizuje vrstu *Ceratosoma? Duboscqui* pod *?Cranogona Duboscqui* (sinonim za *Camptogona duboscqui*) i za isti takson uspostavlja podrod *Camptogona* i ubacuje ga u nekadašnju porodicu Xystrosomidae (Brolemann 1935); ova vrsta je kasnije prebačena u porodicu Anthroleucosomatidae.

- 1940. Verhoeff uspostavlja podrodove *Paraprodicus* za vrstu *Prodicus penicillatus* (sinonim za *Anamastigona penicillata*), *Hellasdicus* za *P. penteliconus* (sinonim za *A. pentelicona*) i *Prodicus sensu stricto* za *P. macchiae* (sinonim za *A. pulchella*), *P. attemsi* (sinonim za *A. pulchella*), *P. appenninorum* (sinonim za *A. hispidula*), *P. hispidulus* (sinonim za *A. hispidula*), *P. hispidulus napolitanus* (sinonim za *A. hispidula*) i novu podvrstu *P. hispidulus ischianus* (sinonim za *A. hispidula*) (Verhoeff 1940a). U odvojenom radu, iste godine, opisuje dve vrste roda *Prodicus* iz Turske, *P. bilselii* i *P. halophilus* (sinonimi za *Anamastigona bilselii*), i svrstava ih u *Prodicus sensu stricto* (Verhoeff 1940b).

- 1941. Verhoeff opisuje vrstu *Prodicus hiemalis* (sinonim za *Anamastigona hispidula*) sa ostrva Iskija u Italiji i svrstava je u *Prodicus sensu stricto* (Verhoeff 1941).
- 1942. Verhoeff opisuje dve podvrste sa ostrva Kapri u Italiji: *Prodicus hispidulus relictus* i *Prodicus hispidulus quercuum* (sinonimi za *Anamastigona hispidula*) (Verhoeff 1942).
- 1951. Attems opisuje monotipski rod *Alloioopus* sa vrstom *A. solitarius*, sa plantaže čaja u pokrajini Mazandaran u Iranu, i originalno ga ubacuje u nekadašnju potporodicu Pseudocleidinae (Attems 1951); ovaj rod je kasnije prebačen u porodicu Anthroleucosomatidae.
- 1952. Verhoeff opisuje podvrstu *Prodicus hispidulus epomeanus* (sinonim za *Anamastigona hispidula*) sa planine Epomeo, na italijanskom ostrvu Iskija (Verhoeff 1952).
- 1960. Strasser opisuje novi podrod *Balkandicus* u okviru roda *Prodicus*, sa vrstom *P. albus* (sinonim za *Anamastigona alba*) iz pećine u Bugarskoj; uspostavlja podrod *Osmandicus* za turske vrste *Prodicus bilselii* i *P. halophilus* (sinonimi za *Anamastigona bilselii*); opisuje rod *Bulgardicus* sa vrstom *B. tranteevi* iz pećine u blizini sela Karlukovo u Bugarskoj, koji svrstava u Anthroleucosominae (ispravno Anthroleucosomatinae); opisuje novu vrstu *Bulgarosoma crucis* (sinonim za *Serbosoma crucis*) iz Ravaničke pećine u istočnoj Srbiji (Strasser 1960).
- 1964. Ceuca opisuje drugu vrstu roda *Anthroleucosoma*, *A. spelaeum*, sakupljenu u pećini u dolini Cernișoara u Rumuniji, i za istu uspostavlja novi podrod *Heteranthroleucosoma* (Ceuca 1964a). U drugom radu iste godine Ceuca opisuje podvrstu *Bulgarosoma crucis lazarevensis* (sinonim za *Serbosoma lazarevense*) pronađenu u Lazarevoj (Zlotskoj) pećini u istočnoj Srbiji (Ceuca 1964b).
- 1966. Strasser opisuje vrstu *Bulgarosoma rhodopinum* (sinonim za *Rhodoposoma rhodopinum*) iz pećine u blizini sela Mostovo, kod Plovdiva, u Bugarskoj (Strasser 1966).
- 1967. Gulička opisuje dva monotipska roda iz pećina u Bugarskoj i ubacuje ih u porodicu Anthroleucosomidae (ispravno Anthroleucosomatidae): *Antrodicus*, sa vrstom *A. falcatus* (sinonim za *Anamastigona falcata*), i *Stygiosoma*, sa vrstom *S. beroni* (Gulička 1967a). Iste godine, u odvojenom radu, opisuje još jedan rod iz pećine u Bugarskoj: *Troglodicus*, sa vrstom *T. tridentifer* (Gulička 1967b).
- 1967. Tabacaru objavljuje monografsku studiju o pećinskim predstavnicima porodice Anthroleucosomidae (ispravno Anthroleucosomatidae) i opisuje rod *Dacosoma*, sa vrstom *D. motasi* iz Rumunije, kao i vrste *Bulgarosoma ocellatum* (sinonim za *Banatosoma ocellatum*) iz Rumunije i *B. meridionale* (sinonim za *Troglodicus meridionale*) iz Bugarske (Tabacaru 1967).

- 1967. Ceuca opisuje drugu vrstu roda *Hungarosoma*, *H. inexpectata* (ispravno *H. inexpectatum*) iz Rumunije, takođe na osnovu ženke, i ubacuje ovaj rod u porodicu Brachychaeteumidae (ispravno Brachychaeteumatidae) (Ceuca 1967).
- 1969. Mauriès opisuje vrstu *Camptogona delamarei* sa Korzike i ubacuje je u porodicu Anthogonidae, iako navodi da je smeštanje roda *Camptogona* unutar antogonida arbitrarno (Mauriès 1969); ova vrsta je kasnije prebačena u porodicu Anthroleucosomatidae.
- 1970. Strasser opisuje rod *Caucaseuma* sa vrstom *C. lohmanderi* iz pećina blizu Sočija, na Kavkazu, i svrstava ovaj rod u porodicu Anthroleucosomidae (ispravno Anthroleucosomatidae) (Strasser 1970a). Iste godine u zasebnom radu opisuje vrstu *Prodicus aspromontis* (sinonim za *Anamastigona aspromontis*) sa planine Aspromonte u Italiji (Strasser 1970b).
- 1972. Gulička opisuje rod *Ghilarovia* sa vrstom *G. kygae*, sa Altajskih planina, u srednjoj Aziji, i navodi da bi rod mogao da bude u zasebnoj porodici Ghilaroviidae (Gulička 1972), ali bez adekvatne dokumentacije; ovaj rod će kasnije biti ubačen u porodicu Anthroleucosomatidae.
- 1973. Strasser opisuje vrstu *Prodicus delcevi* (sinonim za *Anamastigona delcevi*) i ubacuje je u podrod *Antrodicus*, kao i nov varijetet vrste *Prodicus bilselii*, *P. bilselii* var. *rhinoceros* (sinonim za *A. bilselii*); oba taksona su iz Bugarske (Strasser 1973).
- 1974. Ceuca opisuje mužjaka vrste *Hungarosoma inexpectata* (ispravno *H. inexpectatum*) i uspostavlja novu porodicu za rod *Hungarosoma* — Hungarosomidae (ispravno Hungarosomatidae) (Ceuca 1974).
- 1974. Strasser opisuje vrstu *Prodicus hauseri* (sinonim za *Anamastigona hauseri*) iz Grčke (Strasser 1974).
- 1975. Strasser opisuje vrste *Bulgarosoma superficiei* sa planine Vitoša u Bugarskoj i *Prodicus (Antrodicus) lepenicae* (sinonim za *Anamastigona lepenicae*) iz pećine blizu Velingrada u Bugarskoj (Strasser 1975).
- 1980. Hoffman u monografskoj studiji o klasifikaciji diplopoda po prvi put navodi pravilan naziv porodice Anthroleucosomatidae (umesto Anthroleucosomidae) i u njoj prepoznaje devet potporodica: Anthroleucosomatinae (sa devet rodova), Origmatogoninae (sa tri roda), Anthogoninae (sa četiri roda), Vandeleumatinae (sa tri roda), Haasiinae (= Acherosomatinae) (sa jednim rodom), Scutogoninae (sa dva roda), Brachychaeteumatinae (sa tri roda), Macrochaeteumatinae (sa dva roda) i Chamaesomatinae (sa dva roda). U potporodicu

Anthroleucosomatinae uključuje neke od rodova danas klasifikovanih u porodicu Anthroleucosomatidae *sensu stricto*. Rod *Prodicus* Hoffman sinonimizuje pod *Anamastigona* i prepoznaje pet podrodova ovog roda (*Anamastigona*, *Balkandicus*, *Antrodicus*, *Hellasdicus* i *Osmandicus*), dok dotadašnji podrod *Paraprodicus* diže na nivo roda. Takođe, u potporodicu Anthroleucosomatinae uključuje i rod *Egonpretheria* Strasser, 1966 i pored izrazite sličnosti sa rodom *Haasia*. Očigledno zbog previđanja rada Ceuca-e iz 1974, rod *Hungarosoma* ubacuje u potporodicu Brachychaeteumatinae u okviru porodice Anthroleucosomatidae *sensu lato*. Rodove *Krueperia* i *Paeonisola* svrstava u Anthroleucosomatidae, sa nejasnim statusom (Hoffman 1980).

- 1981. Golovatch opisuje monotipski rod *Adshardicus* sa vrstom *A. strasseri* sa teritorije Kavkaza (Golovatch 1981).
- 1982. Mauriès opisuje rod *Persedicus* sa vrstom *P. martensi* (sinonim za *Metamastigophorophyllon martensi*) iz Irana, i zajedno sa Attems-ovom vrstom *Alloioopus solitarius* novoopisani takson ubacuje u porodicu Anthroleucosomidae (ispravno Anthroleucosomatidae) (Mauriès 1982).
- 1984. Mauriès i Karamaouna opisuju vrstu *Anamastigona matsakisi* pronađenu na ostrvu Naksos, u Kikladi, u Grčkoj (Mauriès & Karamaouna 1984).
- 1985. Golovatch opisuje monotipski rod *Ratcheuma* sa vrstom *R. excorne* iz pećine u Gruziji, Kavkaz (Golovatch 1985).
- 1988. Shear daje ponovni opis i ilustracije vrsta *Alloioopus solitarius* i *Ghilarovia kygae*, a takođe i opis vrste *G. novosibirica* (sinonim za *Ghilarovia cylindrica*), i smešta ih u porodicu Anthroleucosomatidae (Shear 1988).
- 1990. Mauriès opisuje monotipski rod *Beticosoma* sa vrstom *B. longipenis*, iz Španije, i ovaj rod ubacuje u porodicu Chamaesomidae (ispravno Chamaesomatidae) (Mauriès 1990); ovaj rod će kasnije biti prebačen u porodicu Anthroleucosomatidae.
- 1997. Mauriès i saradnici opisuju vrstu *Anamastigona albanensis* pronađenu blizu Tirane u Albaniji. Porodicu Anthroleucosomatidae predstavljaju u nešto širem smislu nego Hoffman (1980) potporodicu Anthroleucosomatinae i navode tri grupe rodova u okviru porodice Anthroleucosomatidae *sensu stricto*. Takođe, izražavaju sumnju u to da li rod *Bulgardicus* uopšte pripada ovoj porodici, a takođe sinonimizuju rod *Paraprodicus* kao i sve podrodove koje je

Hoffman (1980) prethodno uvrstio u rod *Anamastigona* (*Antrodicus*, *Balkandicus*, *Hellasdicus* i *Osmandicus*) pod poslednje pomenuti rod (Mauriès *et al.* 1997).

- 1997. Ćurčić i Makarov prepoznaju podvrste *Bulgarosoma crucis crucis* i *B. c. lazarevensis* kao dobre vrste *B. crucis* (sinonim za *Serbosoma crucis*) i *B. lazarevensis* (sinonim za *S. lazarevense*) (Ćurčić & Makarov 1997).

- 1998. Ćurčić i Makarov opisuju tri vrste roda *Bulgarosoma*: *B. beljanicae* (sinonim za *Serbosoma beljanicae*), *B. zagubicae* (sinonim za *S. zagubicae*) i *B. kucajensis* (sinonim za *S. kucajense*), pronađenih u nekoliko pećina istočne Srbije (Ćurčić & Makarov 1998).

- 2000. Ćurčić i Makarov daju pregled nekih vrsta roda *Bulgarosoma* sa Balkanskog poluostrva i uspostavljaju tri nova roda: *Serbosoma* (za ex *Bularosoma beljanicae*, *B. crucis*, *B. kucajensis*, *B. lazarevensis*, *B. zagubicae*), *Banatosoma* (za ex *Bulgarosoma ocellatum*) i *Rhodoposoma* (za ex *Bulgarosoma rhodopinum*) i novu kombinaciju *Troglocidus meridionale* (za ex *Bulgarosoma meridionale*) (Ćurčić & Makarov 2000).

- 2000. Shear uspostavlja natporodicu Anthroleucosomatoidea sa pet porodica: Anthroleucosomatidae, Haplobainosomatidae, Origmatogonidae, Vandeleumatidae i Haasidae, i navodi da ta natporodica sa određenim izuzecima (i očiglednim previdanjima) uključuje ono što je Hoffman (1980) smestio u Anthroleucosomatidae *sensu lato* (Shear 2000).

- 2001. Ćurčić i saradnici opisuju vrstu *Anamastigona mediterranea* sa Krita (Ćurčić *et al.* 2001).

- 2001. Mikhaljova uspostavlja novu kombinaciju *Ghilarovia cylindrica* (ex *Craspedosoma cylindricum*), a Shear-ovu vrstu *G. novosibirica* sinonimizuje pod prvo pomenutu. Prateći Shear-a (1988), rod ostavlja u porodici Anthroleucosomatidae (Mikhaljova 2001).

- 2003. Makarov opisuje novi monotipski rod *Svarogosoma* sa vrstom *S. bozidarcurcici* iz pećine na Suvoj planini, u istočnoj Srbiji. Takođe, autori ističu i značaj receptakuluma vuvli kod ženki kao važnog taksonomskog karaktera antroleukozomatida (Makarov *et al.* 2003).

- 2003. Mauriès publikuje reklasifikaciju natporodice Neoatractosomatoidea i navodi da zagonetni takson *Paeonisma faucium* verovatno predstavlja stariji sinonim roda *Schizmohetera* Mršić, 1987, ubacujući ga u porodicu Neoatractosomatidae (Mauriès 2003).

- 2004. Shear i Leonard opisuju monotipski rod *Leschius* sa vrstom *L. mcallisteri*, koji ujedno predstavlja prvog i jedinog predstavnika porodice Anthroleucosomatidae u Severnoj Americi (Shear & Leonard 2004).
- 2005. Tabacaru i Giurginca opisuju drugu vrstu roda *Bulgardicus*, *B. bucharestensis* iz Rumunije, daju pregled čitave porodice Anthroleucosomatidae sa 17 rodova: *Adshardicus*, *Alloioopus*, *Anamastigona*, *Anthroleucosoma*, *Banatosoma*, *Bulgardicus*, *Bulgarosoma*, *Caucaseuma*, *Dacosoma*, *Leschius*, *Persedicus*, *Ratcheuma*, *Rhodoposoma*, *Serbosoma*, *Stygiosoma*, *Svarogosoma* i *Troglodicus* (Tabacaru & Giurginca 2005).
- 2005. Enghoff i Kime na sajtu Fauna Europaea, na listi evropskih antroleukozomatida, navode pet rodova koji nisu navedeni od strane Tabacaru-a i Giurginca-e (2005): *Beticosoma*, *Camptogona*, *Hungarosoma*, *Krueperia* i *Paeoniosoma*. Rod *Beticosoma* se tada prvi put pojavljuje u okviru porodice Anthroleucosomatidae, dok su rodovi *Camptogona* i *Hungarosoma* bili uvršteni u Anthroleucosomatidae *sensu lato*, u okviru potporodice Anthogoninae i Brachychaeteumatinae, od strane Hoffman-a (1980).
- 2007. Ćurčić i Makarov opisuju monotipski rod *Perunosoma* sa vrstom *P. trojanica* (ispravno *P. trojanicum*) iz pećine na Svrljiškim planinama, u istočnoj Srbiji. Takođe, daju globalni pregled porodice Anthroleucosomatidae navodeći 21 rod: jedan severnoamerički — *Leschius*, šest azijskih — *Adshardicus*, *Alloioopus*, *Caucaseuma*, *Ghilarovia*, *Persedicus* i *Ratcheuma*, kao i 14 evropskih — *Anamastigona*, *Anthroleucosoma*, *Banatosoma*, *Bulgardicus*, *Bulgarosoma*, *Camptogona*, *Dacosoma*, *Krueperia*, *Rhodoposoma*, *Serbosoma*, *Stygiosoma*, *Svarogosoma*, *Troglodicus* i *Perunosoma*. (Ćurčić *et al.* 2007).
- 2007. Makarov i saradnici opisuju vrstu *Anamastigona radmani* iz Hrvatske, i izdvajaju dve grupe vrsta u okviru roda *Anamastigona*, takođe dajući i geografsku distribuciju svih do tada poznatih vrsta ovog roda (Makarov *et al.* 2007).
- 2008. Ćurčić i Makarov opisuju rod *Belbogosoma* sa vrstom *B. bloweri* iz pećine na planini Tupižnica, u istočnoj Srbiji. Takođe, daju globalni pregled porodice i navode 22 roda antroleukozomatida: *Adshardicus*, *Alloioopus*, *Anamastigona*, *Anthroleucosoma*, *Banatosoma*, *Belbogosoma*, *Bulgardicus*, *Bulgarosoma*, *Camptogona*, *Caucaseuma*, *Dacosoma*, *Ghilarovia*, *Krueperia*, *Leschius*, *Persedicus*, *Perunosoma*, *Ratcheuma*, *Rhodoposoma*, *Serbosoma*, *Stygiosoma*, *Svarogosoma* i *Troglodicus*. Ističu šest grupa rodova (*Alloioopus*, *Anamastigona*, *Anthroleucosoma*, *Bulgarosoma*, *Caucaseuma* i *Leschius*) i njihove filogenetske odnose. U radu

daju i ključ za identifikaciju svih vrsta tada uključenih u porodicu. Sporne rodove *Krueperia* i *Bulgardicus* ostavljaju u porodici, ali ih ne svrstavaju ni u jedan od šest grupa rodova. Prihvataju Mauriès-ov (2003) stav da rod *Paeonisola* treba uvrstiti u Neoatractosomatidae; sugerišu da rod *Beticosoma* Mauriès, 1990 treba isključiti iz antroleukozomatida, i ističu da je uključivanje monotipskog roda *Leschius* u Anthroleucosomatidae arbitrarno. Rod *Hungarosoma* navode u porodici Hungarosomatidae, a rod *Egonpretneria* u porodici Anthogonidae. Pored toga, u ključu navode da su vrste *A. aspromontis* i *A. halophila* verovatno mlađi sinonimi vrsta *A. meridionalis* i *A. bilselii* (Ćurčić *et al.* 2008).

- 2011. Golovatch i Makarov opisuju vrste *Anamastigona mauriesi* (sinonim za *Heterocauseuma mauriesi*) iz pećine na Kavkazu i *A. terraesanctae* iz Izraela. Takođe, vrše i formalnu sinonimizaciju *A. aspromontis* pod *A. meridionalis* i *A. halophila* pod *A. bilselii* (Golovatch & Makarov 2011).

- 2012. Makarov i Ćurčić opisuju monotipski rod *Dazbogosome* sa vrstom *D. naissi*, sakupljen u pećini u blizini Niša, istočna Srbija (Makarov *et al.* 2012).

- 2014. Mauriès uspostavlja porodicu Beticosomatidae za monotipski rod *Beticosoma* (Mauriès 2014).

- 2014. Antić i Makarov opisuju drugu vrstu roda *Belbogosome*, *B. sribogi*, iz nekoliko pećina sa Rtnja i Slemena, u istočnoj Srbiji, i navode da Anthroleucosomatidae uključuju 23 roda — 22 roda koja navode Ćurčić i saradnici (2008) i rod *Dazbogosome* (Antić *et al.* 2014).

- 2016. Vagalinski i Golovatch opisuju vrste *Anamastigona cypria* i *A. strasseri* sa Kipra. Daju kompletan pregled i ključ 20 prepoznatih vrsta roda *Anamastigona*. Prihvataju sinonimizaciju *A. halophila* pod *A. bilselii*, ali ne i *A. aspromontis* pod *A. meridionalis* (Vagalinski & Golovatch 2016).

- 2016. Antić i Makarov u monografskoj studiji opisuju 15 novih rodova i 36 novih vrsta antroleukozomatida sa teritorije čitavog Kavkaza, i navode ukupno 20 rodova i 43 vrste za region, smeštajući ih u osam grupa, uključujući nove sinonime i kombinacije: *Heterocauseuma mauriesi* (ex *Anamastigona mauriesi*) i *Metamastigophorophyllon martensi* (ex *Persedicus martensi*); rod *Metamastigophorophyllon* premeštaju iz porodice Mastigophorophyllidae u porodicu Anthroleucosomatidae; daju mape rasprostranjenja i ključ do svih vrsta antroleukozomatida na Kavkazu; takođe, izražavaju sumnju u pripadnost roda *Ghilarovia* porodici Anthroleucosomatidae (Antić & Makarov 2016).

1.4. Cilj istraživanja

Anthroleucosomatidae više od jednog veka predstavljaju „noćnu moru“ kako evropskim tako i svetskim stručnjacima iz oblasti taksonomije Diplopoda. Zbog nepostojanja jasnih dijagnostičkih karaktera, ova porodica je uglavnom služila kao „korpa za otpatke“ u koju su ubacivani novoopisani taksoni koji svoje mesto nisu mogli da nađu u drugim, bolje dijagnostifikovanim porodicama reda Chordeumatida. Tokom svog postojanja porodica je prolazila kroz mnoge promene, uključujući i one ključne, od „Klasifikacije Diplopoda“ u kojoj je Hoffman porodicu Anthroleucosomatidae video u širem smislu i u istu uključio mnoge od današnjih jasno definisanih evropskih porodica, pa do Shear-ove, mnogo prihvatljivije klasifikacije (Hoffman 1980; Shear 2000). Zbog nejasnih dijagnostičkih karaktera porodice i nejasnih filogenetskih odnosa između rodova koji se danas svrstavaju u Anthroleucosomatidae, jedan od glavnih ciljeva ove disertacije je analiza većine, do sada, opisanih vrsta i rodova uključenih u porodicu, kako onih opisanih pre, tako i onih čiji su opisi proistekli kao rezultat izrade ove disertacije. Sve u funkciji utvrđivanja dijagnostičkih karaktera, kao i filogenetskih i biogeografskih odnosa unutar porodice, naročito između njihovih centara geneze i diverzifikacije — Balkanskog poluostrva i Kavkaza. Pored anteriornih i posteriornih gonopoda, kao glavnih taksonomskih karaktera koji su poslužili u interpretaciji filogenije, pažnja je posvećena i muškim sekundarnim odlikama, sa posebnim osvrtom na anteriorne parove nogu 3-7, 10 i 11, i utvrđivanju njihovog sistematskog, taksonomskog i filogenetskog značaja.

Značajni deo ove disertacije odnosi se na kompleksnu reviziju porodice Anthroleucosomatidae korišćenjem čitavog niza relevantnih uporedno-morfoloških karaktera, kao i biogeografskih osobenosti, što je rezultiralo rearanžmanom većine postojećih rodova u grupe rodova, koje predstavljaju osnovu za uspostavljanje suprageneričkih kategorija.

Nekoliko rodova do sada svrstanih u ovu porodicu, isključeni su iz nje i prebačeni u druge, već postojeće porodice.

Pored toga, posebna pažnja je posvećena teloanamornom modelu postembrionalnog razvića antroleukozomatida, analizom načina dodavanja pleurotergita i ocela, kao i upoređivanju ovog modela postembriogeneze između taksona sa različitim brojem pleurotergita, u cilju rasvetljavanja njihovih filogenetskih i ontogenetskih odnosa.

2. MATERIJAL I METODE

Celokupan materijal antroleukozomatida korišćen u ovoj studiji prikupljan je više od 50 godina, kako na Balkanskom poluostrvu, tako i širem prostoru Kavkaza, zaključno sa 2015. godinom. Najveći deo materijala sa Kavkaza je ustupljen na obradu od strane profesora Sergeja Golovača sa Univerziteta u Moskvi. Jedinke antroleukozomatida su prikupljane kako u podzemnim tako i u nadzemnim staništima, i to: ručno, Barberovim klopama sa različitim atraktantima, ili ekstrakcijom iz dubljih slojeva zemljišta pomoću Tulgren Berlezovog aparata. Većina jedinki i njihovi disekovani delovi se čuvaju u obeleženim staklenim ili plastičnim flakonima ispunjenim 70% etanolom, sa ili bez dodatka glicerola, ili u 96% etanolu, u zbirnama Instituta za Zoologiju, Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta (Srbija), Zoološkog muzeja u Moskvi (Rusija), Zenkenberg muzeja u Gerlicu (Nemačka), Prirodjačkog muzeja u Kopenhagenu (Danska), kao i Zoološkog Instituta državnog Univerziteta u Tbilisiju (Gruzija). Materijal korišćen za skening elektronsku mikroskopiju se nalazi na aluminijumskim nosačima u kolekciji Instituta za Zoologiju, Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta.

Analiza jedinki je obavljena pomoću istraživačkih binokularnih lupa Carl Zeiss Jena Technival 2 (uveličanje objektiva 0,5x, 1x, 1,6x, 2,5x i 5x; uveličanje okulara 10x i 25x), Carl Zeiss Stemi 2000-c (uveličanje objektiva 0,65x, 0,8x, 1x, 1,25x, 1,6x, 2x, 2,5x, 3,2x, 4x i 5x; uveličanje okulara 10x i 25x) sa integrisanom AxioCam MRc digitalnom kamerom i Axio Vs40 Carl Zeiss 4.8.2.0. softverskim paketom, kao i Nikon SMZ 745T (uveličanje objektiva 0,67x, 1x, 2x, 3x, 4x, 5x; uveličanje okulara 10x). Disekcija anteriornih i posteriornih gonopoda, kao i anteriornih nogu 3-7, 10 i 11 obavljena je pomoću finih pinceta i entomoloških igala, nakon čega su pomenute strukture postavljene na mikroskopske pločice sa komorama ispunjenim glicerolom, kao privremeni preparati, i analizirane pomoću svetlosnog mikroskopa Carl Zeiss Axioskop 40. Crteži anteriornih i posteriornih gonopoda su napravljeni korišćenjem kompjuterskog monitora i fotografija napravljenih pomoću Canon PowerShot A80 digitalne kamere povezane na Carl Zeiss Axioskop 40 svetlosni mikroskop. Ovaj sistem je poslužio i za fotografisanje karakterističnih struktura parova nogu 3-7, 10 i 11. Fotografije habitusa su napravljene pomoću Nikon DS-Fi2 digitalne kamere sa Nikon DS-L3 kamera kontrolerom povezanih sa Nikon SMZ 1270 binokularnom lupom (uveličanja objektiva od 0,63x do 8x; uveličanje okulara 10x). Za sklapanje fokusa korišćen je program Zerene Stacker 1.0.

Relevantne strukture nekih taksona su analizirane i pomoću JEOL JSM-6460LV skening elektronskog mikroskopa, montiranjem na aluminijumske nosače. Nakon sušenja u JEOL-JEE-4B vakuumskom evaporatoru, analizirane strukture su presvučene zlatom u BAL-TEC SCD 005 rasprskivaču. Takođe, gonopode nekih predstavnika su analizirane pomoću Carl Zeiss LSM 510 konfokalnog laser-skening mikroskopa opremljenog sa Ar Multi-line (457, 478, 488, и 514 nm) i HeNe (543 и 633 nm) laserima (softver Zeiss LSM 510 Basic 3.2.).

Za pravljenje distribucionih mapa korišćen je program QGIS Lyon (2.12.3) sa vektorskim i raster lejerima, uz pomoć Adobe Illustrator CS6 i Adobe Photoshop CS6 programa. Skraćenice na mapama koje pokazuju teritoriju Kavkaza su sledeće: AM – Jermenija, AZ – Azerbejdžan, GE – Gruzija, IR – Iran, RU – Rusija, TR – Turska.

Opisi novih taksona kao i relevantnih telesnih struktura pratili su obrasce predložene za Chordeumatida od strane Spelda-e (Spelda 2001), i za Anthroleucosomatidae od strane Ćurčića i saradnika (Ćurčić *et al.* 2008), uz određene modifikacije.

Enghoff i saradnici su naveli nekoliko metoda za determinisanje postembrionalnih stadijuma kod Diplopoda: čuvanje živih jedinki, brojanje parova nogu ili „segmenata,“ brojanje ocela i redova ocela, upoređivanje odbrambenih žlezda, kao i analiza diskontinuiteta dimenzija. U ovoj studiji utvrđivan je broj pleurotergita, ocela i redova ocela. Broj parova nogu za hodanje nije direktno određivan, već indirektno preko formule koja je data od strane Enghoff-a i saradnika (Enghoff *et al.* 1993). Za broj parova nogu na sledećem stadijumu je korišćena formula:

$$(broj\ parova\ nogu\ na\ sledećem\ stadijumu) = (trenutni\ broj\ pleurotergita) \times 2 - 4$$

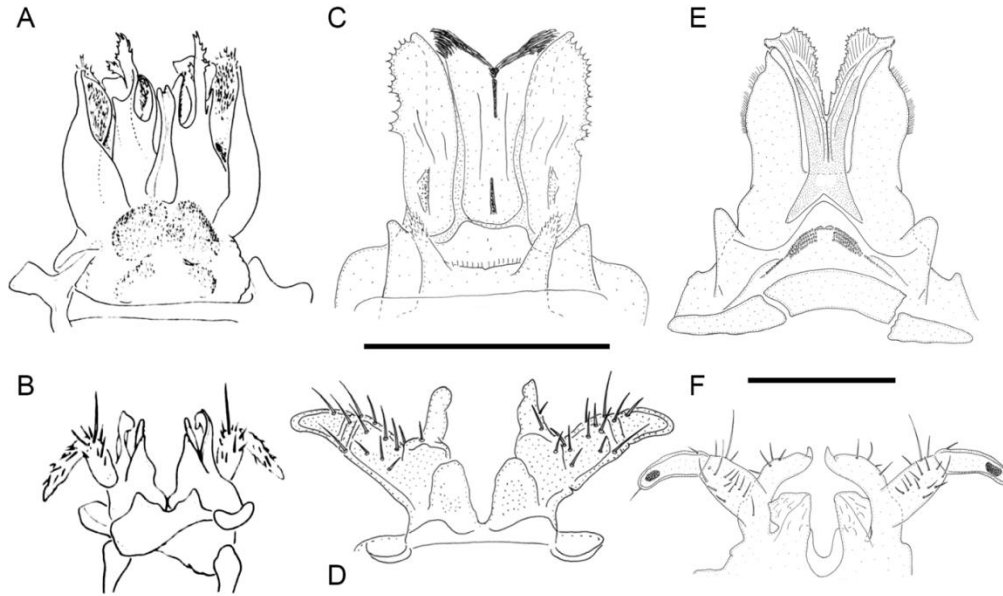
3. REZULTATI I DISKUSIJA

3.1. Filogenija i sistematika porodice Anthroleucosomatidae

Kao što je navedeno u uvodnom delu, izvršena je revizija većine postojećih rodova, do sada svrstavanih u antroleukozomatide, u grupe rodova koje će predstavljati osnovu za uspostavljanje suprageneričkih kategorija. Neki rodovi su isključeni iz antroleukozomatida. Na osnovu niza relevantnih uporedno-morfoloških karaktera, naročito građe anteriornih i posteriornih gonopoda, kao i biogeografskih osobenosti, prepoznato je ukupno 12 grupa rodova (kompleksa) antroleukozomatida, od kojih je čak polovina predstavljena samo sa po jednim rodom, a tri su monotipske. U nastavku su u kratkim crtama ponaosob date osnovne karakteristike svakog od kompleksa, poređanih po abecednom redu. Diskusija o filogenetskim odnosima unutar i između navedenih kompleksa rodova, kao i značaju određenih polnih karakteristika mužjaka za taksonomiju i sistematiku grupe, data je nakog opisa poslednjeg kompleksa.

3.1.1. *Alloiopus* kompleks

Alloiopus kompleks uključuje dva roda: monotipski rod *Alloiopus* Attems, 1951 i rod *Golovatchosoma* Antić & Makarov, 2016 sa dve vrste. Oba roda se karakterišu sa po 30 telesnih segmenata kod adultnih jedinki (uključujući telzon), prisustvom ocela, medijalnog, sinkoksalnog i bočnih koksalnih delova na anteriornim gonopodama, kao i dobro razvijenih, dvosegmentalnih telopodita prekrivenih mnoštvom seta na posteriornim gonopodama (slika 3). Poslednje pomenuti karakter ih odvaja od ostalih kavkaskih i balkanskih rodova porodice Anthroleucosomatidae. Dvosegmentalni telopoditi se sreću i kod sibirskog roda *Ghilarovia* Gulička, 1972 *incertae sedis*, ali postoje značajne razlike u građi kako anteriornih, tako i posteriornih gonopoda, kao i habitusa, između ovog roda i *Alloiopus* kompleksa.



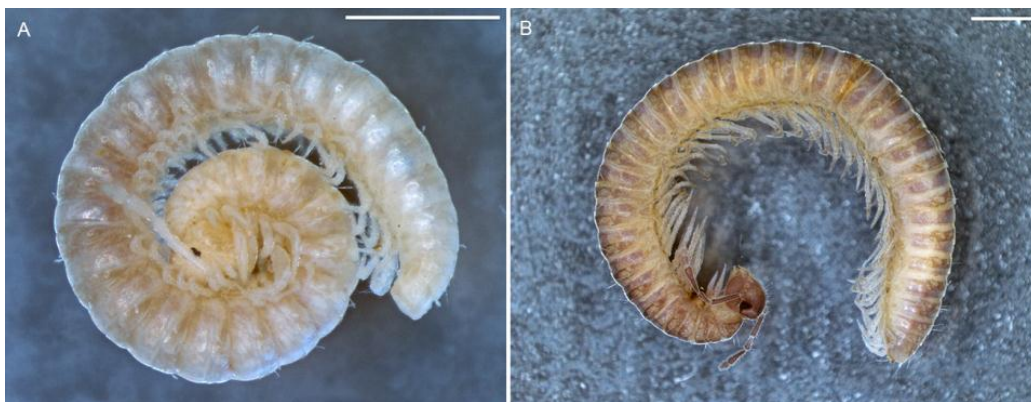
Slika 3. Anteriorne i posteriorne gonopode *Alloiopus* kompleksa. **A. i B.** *Alloiopus solitarius*, prema Shear (1988). **A.** Anteriorne gonopode, prednji izgled. **B.** Posteriorne gonopode, zadnji izgled. **C. i D.** *Golovatchosoma bacillichaetum*, holotip, Jermenija. **C.** Anteriorne gonopode, prednji izgled. **D.** Posteriorne gonopode, zadnji izgled. **E. i F.** *Golovatchosoma trichochaetum*, holotip, Jermenija. **E.** Anteriorne gonopode, prednji izgled. **F.** Posteriorne gonopode, zadnji izgled. Skale 0,3 mm. **C-F** prema Antić & Makarov (2016).

Monotipski rod *Alloiopus*, sa vrstom *Alloiopus solitarius* Attems, 1951 (slike 3A, B i 4) se odlikuje dužinom tela od oko 10 mm i razlikuje od ostalih antroleukozomatida po prisustvu veoma karakterističnog koksalnog nastavka, na sedmom paru nogu kod mužjaka, koji nosi brojne kratke i zadebljale sete, kao i prisustvom uvećanih i izduženih koksi središnjih nogu za hodanje. Kokse 10. i 11. para nogu kod mužjaka nose koksalni rog.

Rod *Golovatchosoma* uključuje dve vrste. Vrsta *G. bacillichaetum* Antić & Makarov, 2016 (slika 5A) je manja vrsta, dužine tela od 7-8,5 mm sa karakterističnim kratkim, baciliformnim makrohetama na većini pleurotergita. Veća vrsta *G. trichochaetum* Antić & Makarov, 2016 (slika 5B) ima dužinu tela od 12-14 mm, sa srednje dugim, trihoidnim makrohetama na pleurotergitima. Obe vrste se karakterišu prisustvom posteriornog koksalnog roga na 11. paru nogu kod mužjaka.



Slika 4. *Alloioopus solitarius*. Habitus ženke iz nacionalnog parka Hirkan, Azerbejdžan. Skala 1 mm. Prema Antić & Makarov (2016).



Slika 5. Habitus. **A.** *Golovatchosoma bacillichæatum*, paratip mužjak, Tsav, Jermenija. **B.** *Golovatchosoma trichochoætum*, paratip ženka, Tsav, Jermenija. Skala 1 mm. Prema Antić & Makarov (2016).

3.1.2. *Anamastigona* kompleks

Anamastigona kompleks uključuje samo rod *Anamastigona* Silvestri, 1898 sa 19 vrsta, koje se karakterišu sa po 30 telesnih segmenata kod adultnih jedinki (uključujući telzon), dužine tela od 6,5-15 mm. Velika većina vrsta se karakteriše pigmentisanim telom i prisustvom ocela. Samo nekoliko vrsta ima delimično ili potpuno redukovanu pigmentaciju, dok se dva predstavnika karakterišu odsustvom ocela. Parovi nogu 3-7 kod mužjaka su uvećani. Postfemuri

sedmog para nogu kod mužjaka nekoliko vrsta nose zašiljene nastavke. Kokse 11. para nogu kod mužjaka svih vrsta imaju koksalni rog ili ispupčenje; nekoliko vrsta su i sa dodatnim anteriornim, zaobljenim koksalnim nastavkom; samo jedna vrsta je sa prstolikim nastavkom na koksama 10. i 11. para nogu. Vagalinski i Golovatch (2016) navode prisustvo koksalnog nastavka na 10. paru nogu kod mužjaka vrsta *A. strasseri* Vagalinski & Golovatch, 2016, ali se ovde, očito, radi o pogrešnoj interpretaciji jer je u pitanju, nesumnjivo, izbačena koksalna vezikula. Anteriorne gonopode se karakterišu medijalnim delom i prisustvom bočnih koksalnih nastavaka (slika 7); samo po jedna vrsta ima ostatke telopodita (slika 7A) ili par anteriornih pseudoflagela (slika 7E). Posteriorne gonopode se karakterišu prisustvom jednog koksalnog nastavka, sa ili bez seta, paramedijalnim parom koksalnih vezikula, kao i prisustvom ili odsustvom telopodita (slika 8). Kod nekih vrsta, posteriorne gonopode imaju samo pigmentisanu masu kao ostatke telopodita (slika 8A, F).

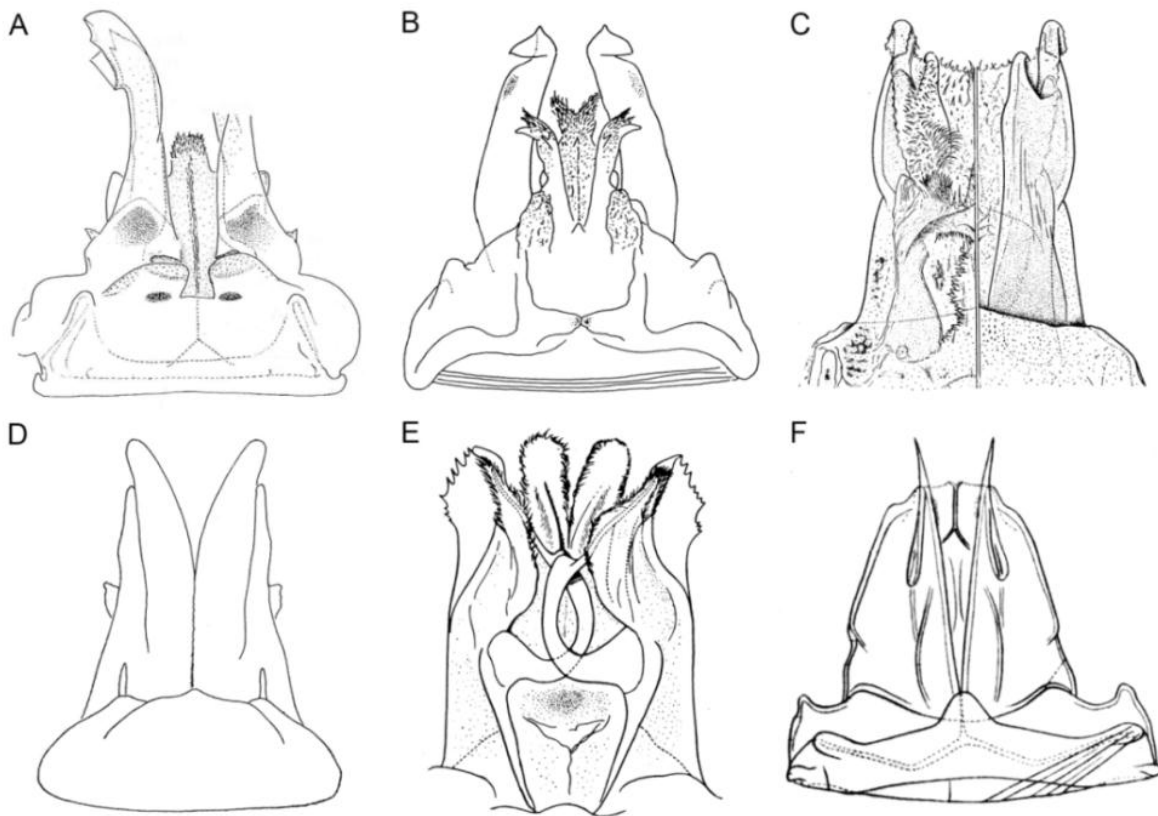


Slika 6. *Anamastigona pulchella*, habitus mužjaka, Glazgov, Škotska. Bez skale. Foto: Mike Davidson. Preuzeto sa <http://www.bmig.org.uk/species/anamastigona-pulchella>.

Ovo je najkomplikovaniji i najproblematičniji kompleks koji se trenutno nalazi u okviru porodice Anthroleucosomatidae. Na osnovu građe anteriornih i posteriornih gonopoda, nekih struktura na 7, 10 i 11. paru noga kod mužjaka, kao i na osnovu biogeografije, može da se podeli na pet grupa vrsta. Jedna vrsta iz ovog kompleksa (koja bi predstavljala zasebnu grupu) ne pripada ovom kompleksu, već na osnovu prisustva flageloidnog para anteriornih struktura na anteriornim gonopodama pripada kompleksu *Flagellophorella* (videti ispod).

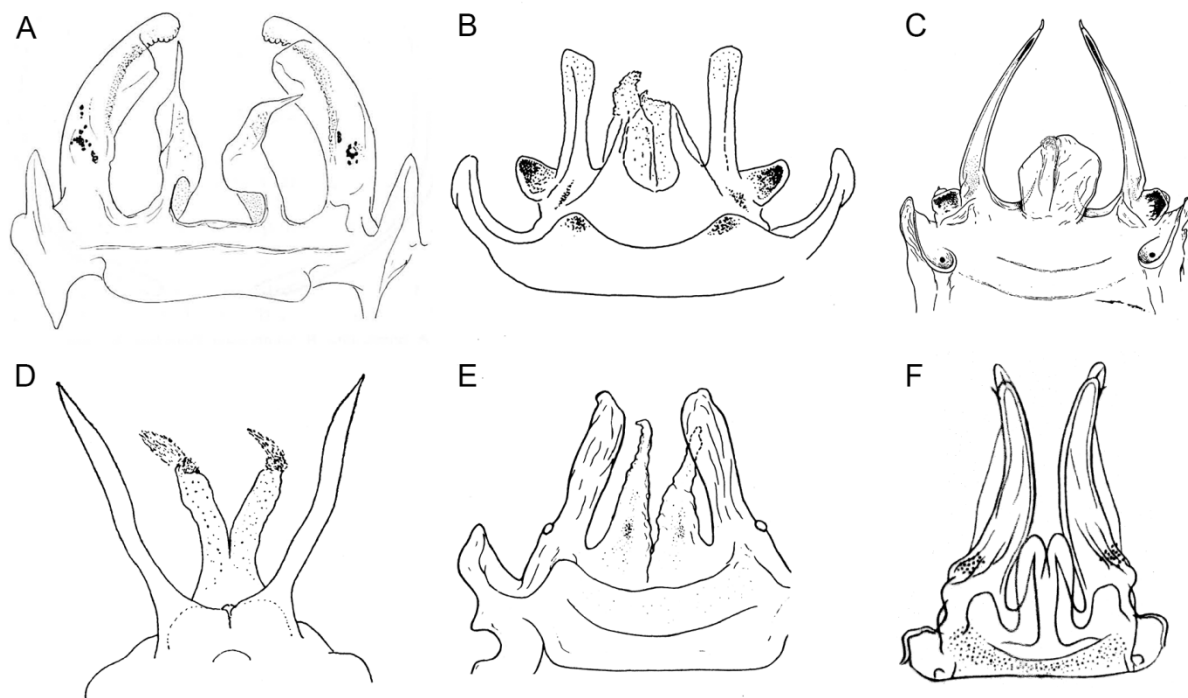
Prva grupa uključuje četiri vrste poznate samo iz pećina Bugarske, koje su ranije pripadale podrodu *Antrodictus* Gulička, 1967: *Anamastigona alba* (Strasser, 1960); *A. delcevi* (Strasser, 1973) (slike 7D i 8D); *A. falcata* (Gulička, 1967) i *A. lepenicae* (Strasser, 1975). Sve četiri vrste se karakterišu i razlikuju od drugih vrsta roda *Anamastigona* po prisustvu dugačkih i

tankih kokslnih nastavaka na posteriornim gonopodama, bez tragova telopodita ili pigmentacije (slika 8D). Anteriorne gonopode (slika 7D) se karakterišu parom visokih, bočnih kokslnih nastavaka, kao i medijalnim delom koji je samo kod vrste *A. alba* u vidu centralnog, neparnog nastavka, što je verovatno posledica sekundarnog srastanja. Takođe, vrste *A. alba*, *A. delcevi* i *A. lepenicae* se karakterišu prisustvom šiljatog nastavka na postfemuru sedmog para nogu mužjaka. Kokse 11. para nogu kod mužjaka su sa nastavkom ili ispupčenjem. Građa sedmog i 11. para nogu kod mužjaka vrste *A. falcata* nije poznata, ali je vrlo verovatno da je ista kao i kod pomenutih vrsta. Na osnovu prethodno navedenog, ove četiri vrste bi trebalo vratiti u ex rod *Antrodicus*.



Slika 7. Anteriorne gonopode roda *Anamastigona*. **A.** *A. albanensis*, prednji izgled, prema Mauriès *et al.* (1997) **B.** *A. aspromontis*, zadnji izgled, prema Strasser (1970) **C.** *A. bilselii*, zadnji i prednji izgled, prema Ceuca (1975). **D.** *A. delcevi*, prednji izgled, prema Strasser (1973). **E.** *A. matsakisi*, prednji izgled, prema Mauriès & Karamaouna (1984). **F.** *A. pentelicona*, prednji izgled, prema Verhoeff (1925). Bez skale.

Druga grupa uključuje samo jednu vrstu — *A. albanensis* Mauriès, Golovatch & Stoev, 1997 (slike 7A i 8A), iz Albanije. Značajno se razlikuje od ostalih pripadnika roda *Anamastigona* u građi anteriornih gonopoda (slika 7A). Poslednje pomenute strukture karakteriše prisustvo snažno redukovanog medijalnog dela, kao i prisustvo dva para dugačkih i kaudalno savijenih kokslnih nastavaka. Pored toga, ovo je jedina vrsta antroleukozomatida koja se karakteriše ostacima telopodita na anteriornim gonopodama (telopoditne pigmentne mrlje postoje kod nekih kavkaskih formi, videti ispod). Kokse 11. para nogu kod mužjaka su sa nastavkom. Na osnovu specifične građe gonopoda, za ovu vrstu bi trebalo uspostaviti zaseban rod.



Slika 8. Posteriorne gonopode nekih predstavnika roda *Anamastigona*. **A.** *A. albanensis*, prema Mauriès *et al.* (1997) **B.** *A. aspromontis*, prema Strasser (1970) **C.** *A. bilselii*, prema Ceuca (1975). **D.** *A. delcevi*, prema Strasser (1973). **E.** *A. matsakisi*, prema Mauriès & Karamaouna (1984). **F.** *A. pentelicona*, prema Verhoeff (1925). Bez skale.

Treća grupa uključuje tri vrste: *A. bilselii* (Verhoeff, 1940) (slike 7C i 8C), *A. pulchella* (Silvestri, 1898) i *A. radmani* Makarov *et al.*, 2007. Sve tri vrste se karakterišu anteriornim gonopodama (slika 7C) sa parom lateralnih kokslnih nastavaka povezanih masivnom, skoro četvorouganom lamelom. Kokslni nastavci su apikalno kleštoliki, sa kraćom anteriornom granom. Posteriorne gonopode su sa paramedijalnim kokslnim vezikulama, parom dugih,

jednostavnih lateralnih nastavaka i ostacima telopodita (slika 8C). Kokse 11. para nogu kod mužjaka imaju koksalni rog. Vrsta *A. pulchella* je jedina vrsta u okviru roda koja pokazuje široku, disjunkttnu distribuciju; najverovatnije rezultat antropogene introdukcije. Ove tri vrste su jako slične, pa nije isključeno da *A. bilselii* i *A. radmani* predstavljaju samo mlađe sinonime široko rasprostranjene vrste *A. pulchella*.

Četvrta grupa uključuje tri italijanske vrste: *A. aspromontis* (Strasser, 1970) (slike 7B i 8B), *A. hispidula* (Silvestri, 1894) i *A. meridionalis* Silvestri, 1898. Sve tri vrste se karakterišu anteriornim gonopodama (slika 7B), čiji su lateralni koksalni nastavci apikalno suženi i manje ili više savijeni lateralno, dok je medijalni deo jedinstven ili bifurkovan, sa ili bez seta. Posteriorne gonopode (slika 8B) su sa parom paramedijalnih koksalnih vezikula; lateralni nastavci su prosti, sa ili bez seta; ostaci telopodita su prisutni. Takođe, sve tri vrste se, pored posteriornog koksalnog roga, karakterišu i prisustvom dodatnog, anteriornog zaobljenog nastavka na koksama 11. para nogu kod mužjaka. Na osnovu građe gonopoda, kao i biogeografije, nije isključeno da se radi o jednoj varijabilnoj vrsti — *A. hispidula*.

Peta grupa je najkompleksnija i uključuje sedam vrsta vezanih za jug Grčke, Kipar i Izrael: *A. cypria* Vagalinski & Golovatch, 2016; *A. hauseri* (Strasser, 1974); *A. mediterranea* Ćurčić, Makarov & Lymberakis, 2001; *A. penicillata* (Attems, 1902); *A. pentelicona* (Verhoeff, 1925) (slike 7F i 8F); *A. strasseri* i *A. terraesanctae* Golovatch & Makarov, 2011. Vrste iz ove grupe se karakterišu posteriornim gonopodama sa mnogo robusnijim koksalnim nastavcima u odnosu na ostale vrste roda *Anamastigona*; sa ili bez seta, apikalno sa zubićima. Kokse 11. para nogu kod mužjaka poseduju koksalni rog, nastavak ili ispupčenje. Ova grupa može da se podeli na dve podgrupe. Prva podgrupa uključuje vrste *A. mediterranea*, *A. penicillata*, i *A. pentelicona* za koje je karakteristično da su koksalni nastavci posteriornih gonopoda usmereni mezalno; ostaci telopodita su ili veoma mali ili u vidu pigmentnih granula. Ova podgrupa provizorno uključuje i vrstu *A. hauseri*. Druga podgrupa uključuje tri vrste vezane za Kipar i Izrael: *A. cypria*, *A. strasseri* i *A. terraesanctae*, koje se karakterišu ostacima telopodita daleko razvijenijih nego kod prethodne podgrupe.

Vrsta *A. matsakisi* Mauriès & Karamaouna, 1984 (slike 7E i 8E) iz Grčke, se od ostalih vrsta roda *Anamastigona* razlikuje po prisustvu para anteriornih pseudoflagela na anteriornim gonopodama (slika 7E). Ovo je jedina vrsta roda koja poseduje prstoliki nastavak na koksama i 10. i 11. para nogu kod mužjaka. Ujedno, ovo je i jedna od najmanjih vrsta roda *Anamastigona*.

Zbog prisustva jedinstvenih struktura kakve su pseudoflagele na anteriornim gonopodama, za ovu vrstu bi trebalo uspostaviti novi rod koji je blizak kavkaskom kompleksu *Flagellophorella* (videti ispod). Ova vrsta najverovatnije i pripada ovom kompleksu.

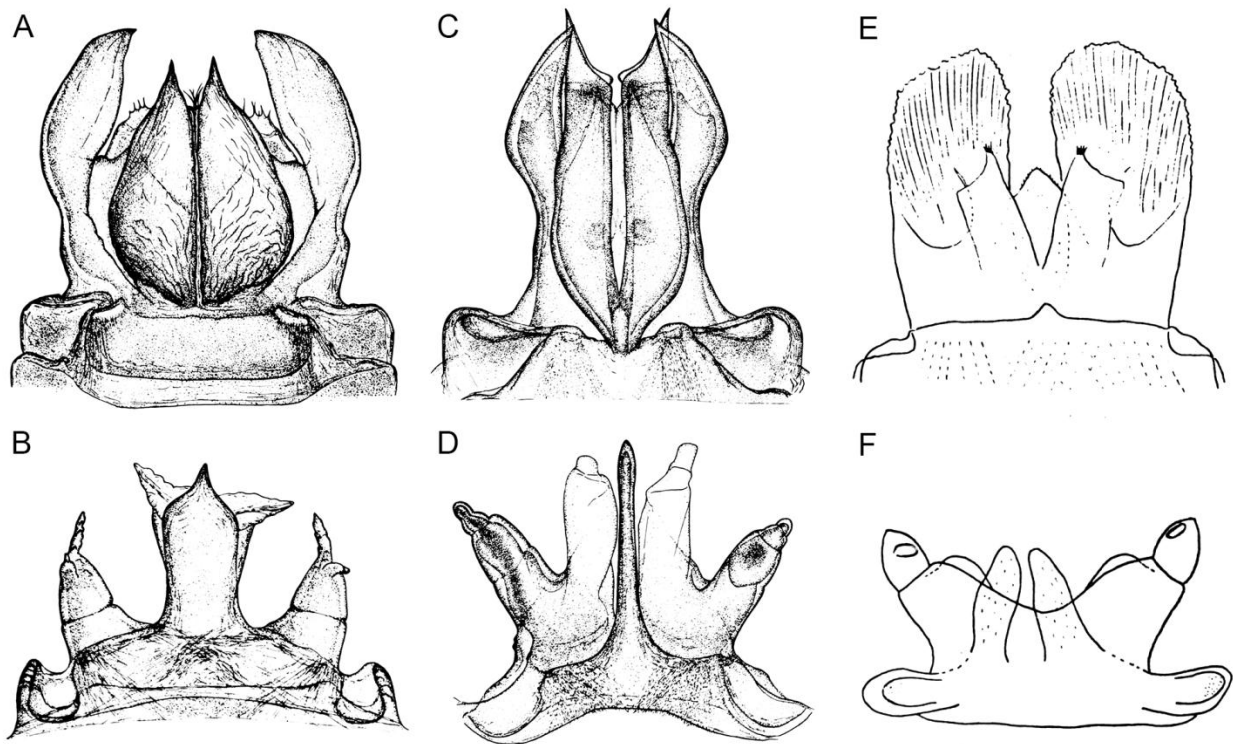
3.1.3. *Anthroleucosoma* kompleks

Anthroleucosoma kompleks uključuje rod *Anthroleucosoma* Verhoeff, 1899 sa vrstama *A. banaticum* Verhoeff, 1899 (slika 10A, B) i *A. spelaeum* Ceuca, 1964, kao i monotipske rodove *Dacosoma* Tabacaru, 1967 sa vrstom *D. motasi* Tabacaru, 1967 (slika 10C, D), i *Stygiosoma* Gulička, 1967, sa vrstom *S. beroni* Gulička, 1967 (slike 9 i 10E, F). Sve četiri vrste se karakterišu depigmentisanim telom sa 30 telesnih segmenata kod adultnih jedinki (uključujući telzon), dužine od 9-14 mm, kao i odsustvom ocela. Ovi taksoni su poznati samo iz pećina i predstavljaju troglobiontne forme.



Slika 9. *Stygiosoma beroni*, glava i anteriorna polovina tela. Skala 0,5 mm. Preuzeto sa http://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=259589.

Rodovi *Anthroleucosoma* i *Dacosoma* su veoma slični i karakterišu se anteriornim gonopodama sa medijalnim, listolikim koksalnim nastavcima, kao i parom bočnih koksalnih nastavaka. Posteriorne gonopode su veoma karakteristične i poseduju medijalni sternalni nastavak koji ne postoji kod drugih rodova porodice Anthroleucosomatidae. Oba roda se karakterišu prisustvom koksalnog nastavka na 11. paru nogu kod mužjaka. Sa druge strane, rod *Stygiosoma* se karakteriše veoma prostim anteriornim gonopodama sa dobro razvijenim štitolikim koksalnim nastavcima, dok su posteriorne gonopode bez medijalnog sternalnog nastavka. Nepotpuni opis roda *Stygiosoma* i vrste *S. beroni* onemogućava precizno pozicioniranje ovog roda unutar antroleukozomatida. Na osnovu nekih homologija u građi anteriornih i posteriornih gonopoda, rod *Stygiosoma* se može provizorno svrstati u *Anthroleucosoma* kompleks. Sva tri roda se karakterišu prisustvom dobro razvijenih telopodita na posteriornim gonopodama.



Slika 10. Izgled anteriornih i posteriornih gonopoda *Anthroleucosoma* kompleksa. **A. i B.** *Anthroleucosoma banaticum*, prema Tabacaru (1967). **A.** Anteriorne gonopode, prednji izgled. **B.** Posteriorne gonopode, zadnji izgled. **C. i D.** *Dacosoma motasi*, prema Tabacaru (1967). **C.** Anteriorne gonopode, prednji izgled. **D.** Posteriorne gonopode, zadnji izgled. **E. i F.** *Stygiosoma beroni*, prema Gulička (1967). **E.** Anteriorne gonopode, prednji izgled? **F.** Posteriorne gonopode, zadnji izgled? Bez skale.

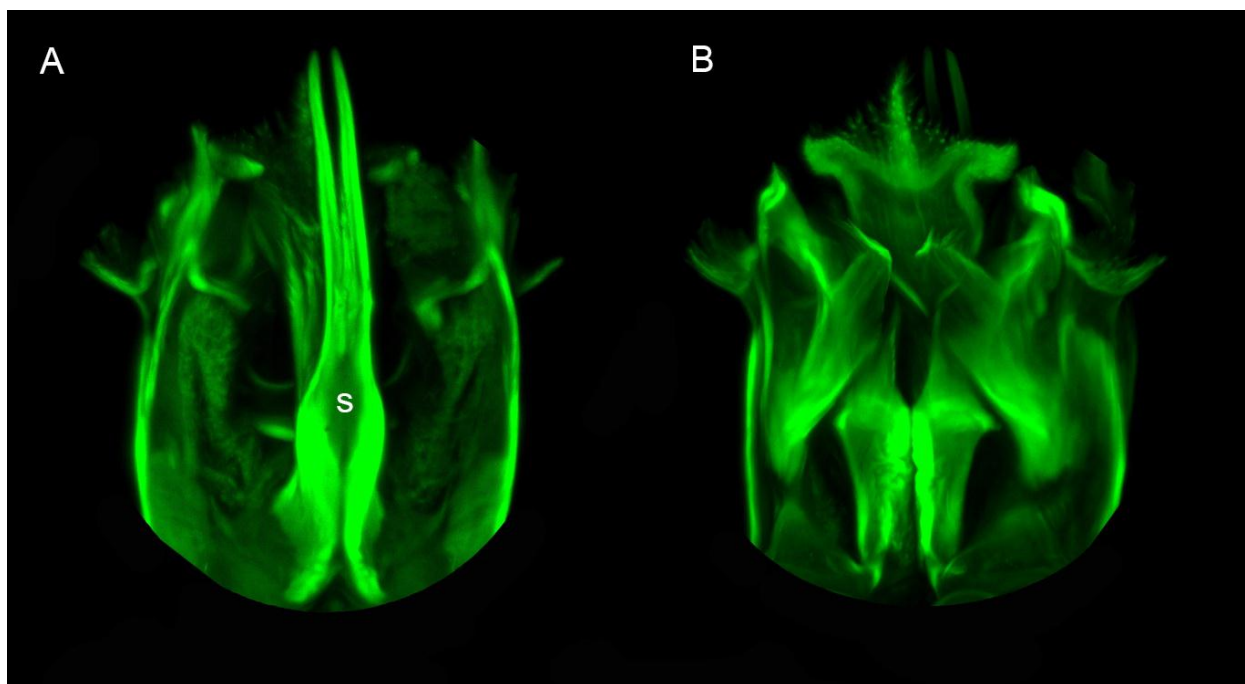
3.1.4. *Bulgarosoma* kompleks

Bulgarosoma kompleks uključuje predstavnike koje karakteriše 30 telesnih segmenata kod adultnih jedinki (uključujući telzon). Najveći broj vrsta su troglobiontne forme, sa ili bez prisutnih očela, kao i delimično ili potpuno depigmentisanim telom (slika 11). Dužina tela im se kreće od 8-20 mm. Treba napomenuti da su uzorci iz klopki, usled delovanja sirćeta, uvek duži od jedinki koje su uhvaćene rukom, te dužine tela navedene u nekim radovima nisu potpuno pouzdane.



Slika 11. Habitusi nekih predstavnika *Bulgarosoma* kompleksa. **A.** *Belbogosoma sribogi*, paratip ženka iz Sesalačke pećine. **B.** *Perunosoma trojanicum*, topotip mužjak iz Prekonoške pećine. **C.** *Serbosoma lazarevense*, topotip ženka iz Lazareve pećine. Bez skale.

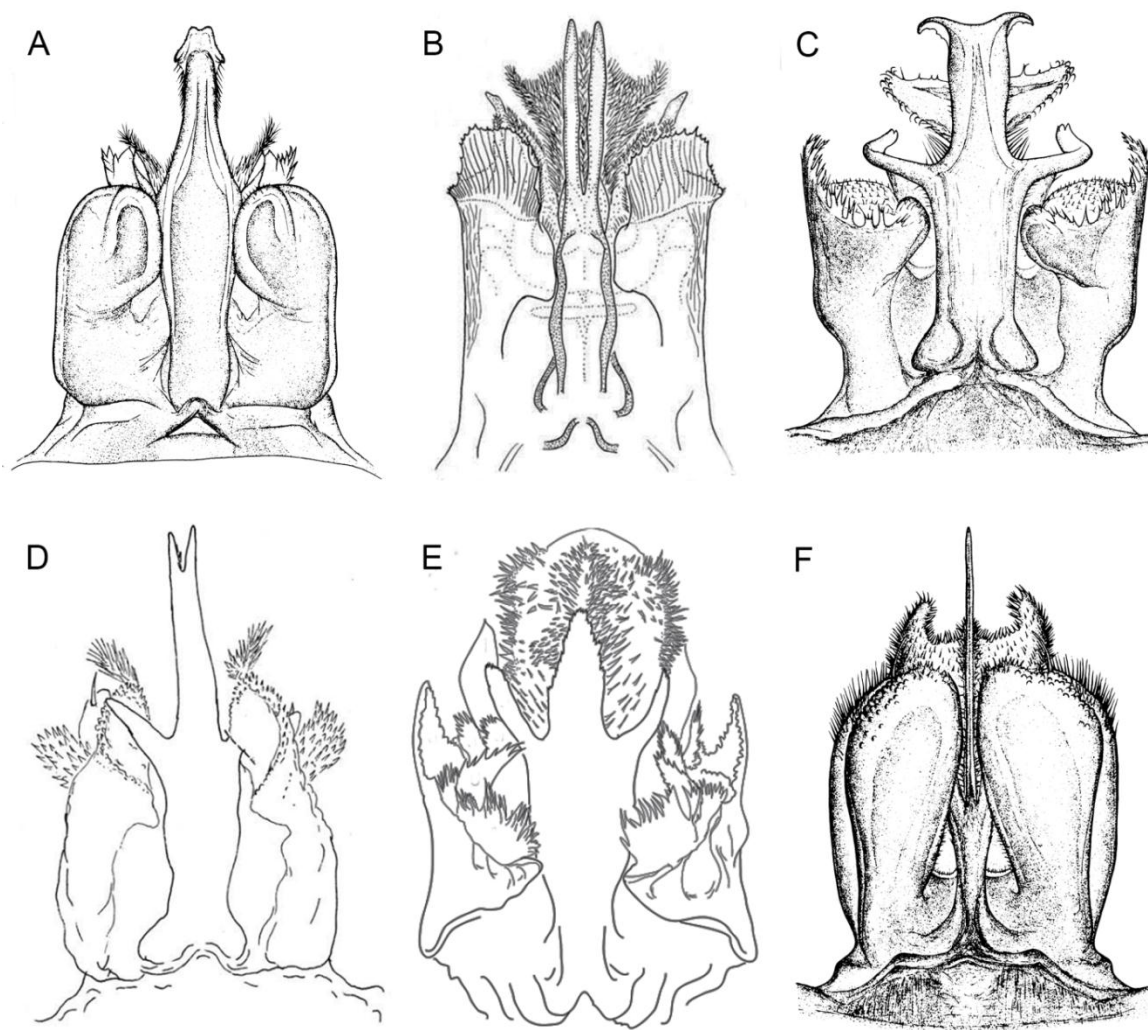
Svi predstavnici ovog kompleksa se karakterišu veoma jedinstvenim anteriornim gonopodama (slike 12 i 13) koje poseduju razvijen, posteriorni medijalni sinkokosit, anteriorno sa neparnim centralnim nastavkom. Ovakva struktura ne postoji, ne samo kod drugih antroleukozomatida, već ni kod drugih predstavnika reda Chordeumatida, i stoga predstavlja autapomorfni karakter. Posteriorne gonopode se karakterišu bočnim angiokoksitima i medijalnim kolpokoksitima, bez telopodita (slika 14). Kod mužjaka, parovi nogu 3-7 su uvećani; 11. par nogu poseduje koksalni rog. Oblik sinkoksita anteriornih gonopoda je najvažniji taksonomski karakter u okviru ovog kompleksa rodova, a značajnu ulogu u distinkciji vrsta ima i struktura angiokoksita posteriornih gonopoda.



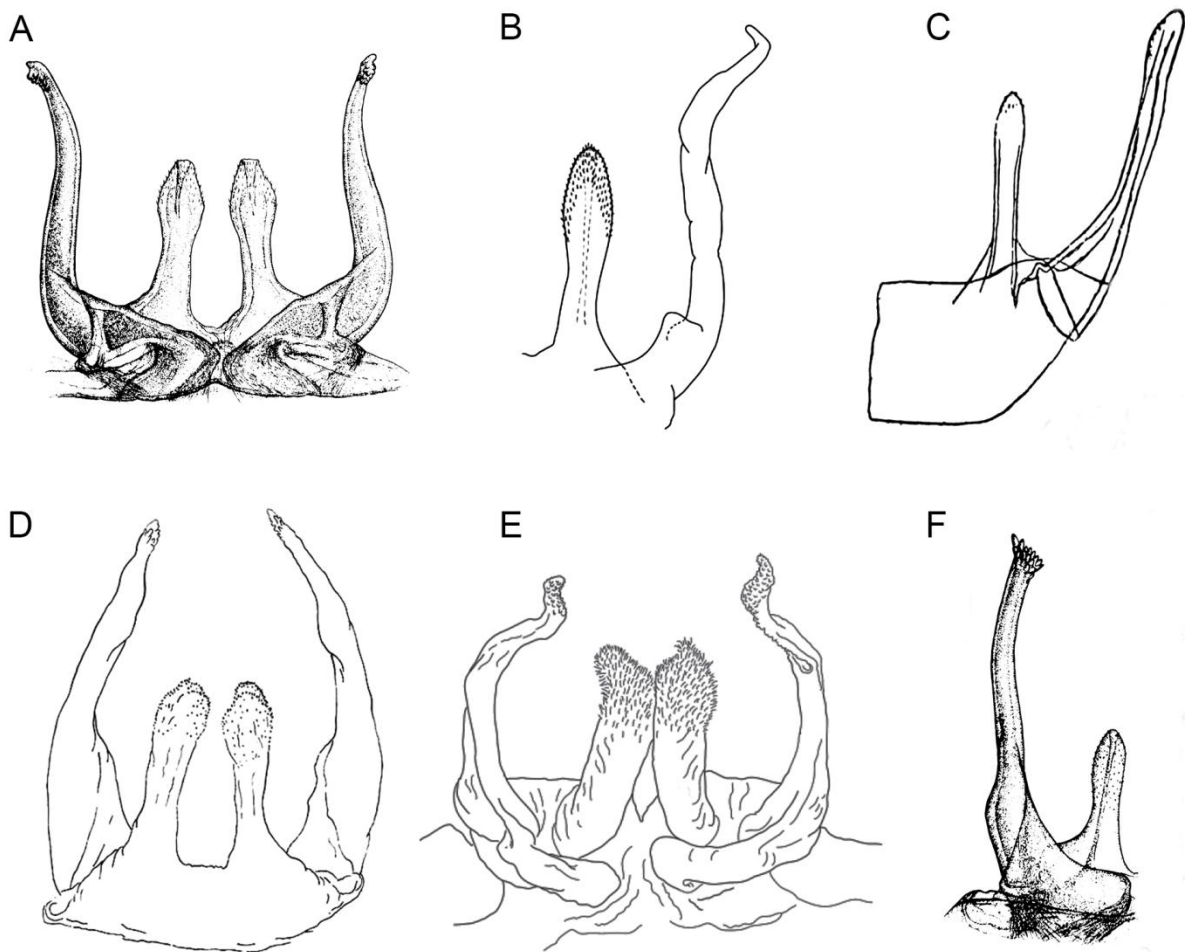
Slika 12. *Belbogosoma bloweri*, holotip mužjak iz Gornje Lenovačke pećine, anteriorne gonopode. **A.** Zadnji izgled. **B.** Prednji izgled. s = sinkokosit. Bez skale.

Bulgarosoma kompleks uključuje devet rodova sa 16 vrsta. Pet rodova su monotipski: *Banatosoma* Ćurčić & Makarov, 2000, sa vrstom *B. ocellatum* (Tabacaru, 1967) (slike 13A i 14A), *Dazbogosoma* Makarov & Ćurčić, 2012, sa vrstom *D. naissi* Makarov & Ćurčić, 2012 (slike 13D i 14D), *Perunosoma* Ćurčić & Makarov, 2007, sa vrstom *P. trojanicum* Ćurčić & Makarov, 2007 (slike 11B, 13E i 14E), *Rhodoposoma* Ćurčić & Makarov, 2000, sa vrstom *R. rhodopinum* (Strasser, 1966), i *Svarogosoma* Makarov, 2003, sa vrstom *S. bozidarcurcici*

Makarov, 2003. Preostala četiri roda sadrže dve ili više vrsta: *Belbogosoma* Ćurčić & Makarov, 2008, sa dve vrste — *B. bloweri* Ćurčić & Makarov, 2008 (slika 12) i *B. sribogi* Antić & Makarov, 2014 (slike 11A, 13B i 14B); *Bulgarosoma* Verhoeff, 1926, sa dve vrste — *B. bureschi* Verhoeff, 1926 (slike 13C i 14C) i *B. superficiei* Strasser, 1975; *Serbosoma* Ćurčić & Makarov 2000, sa pet vrsta — *S. beljanicae* (Ćurčić & Makarov, 1998), *S. crucis* (Strasser, 1960), *S. kucajense* (Ćurčić & Makarov, 1998), *S. lazarevense* (Ceuca, 1964) (slika 11C) i *S. zagubicae* (Ćurčić & Makarov, 1998), i *Troglodicus* Gulička, 1967, sa dve vrste — *T. meridionale* (Tabacaru, 1967) (slike 13F i 14F) i *T. tridentifer* Gulička, 1967.



Slika 13. Anteriorne gonopode sa sinkoksitom nekih predstavnika *Bulgarosoma* kompleksa, zadnji izgled. **A.** *Banatosoma ocellatum*, prema Tabacaru (1967). **B.** *Belbogosoma sribogi*, prema Antić *et al.* (2014). **C.** *Bulgarosoma bureschi*, prema Tabacaru (1967). **D.** *Dazbogosoma naissi*, prema Makarov *et al.* (2012). **E.** *Perunosoma trojanicum*, prema Ćurčić *et al.* (2007). **F.** *Troglodicus meridionale*, prema Tabacaru (1967). Bez skale.



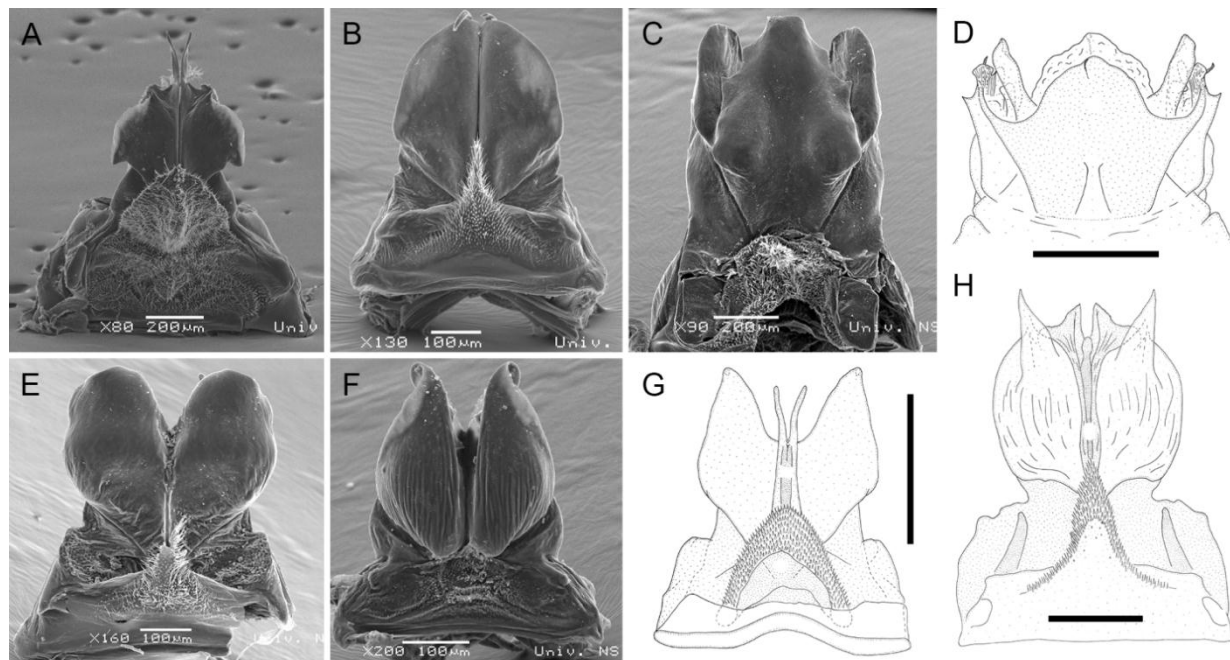
Slika 14. Zadnje gonopode nekih predstavnika *Bulgarosoma* kompleksa. **A.** *Banatosoma ocellatum*, prema Tabacaru (1967). **B.** *Belbogosoma stribogi*, prema Antić *et al.* (2014). **C.** *Bulgarosoma bureschi*, prema Verhoeff (1926). **D.** *Dazbogosoma naissi*, prema Makarov *et al.* (2012). **E.** *Perunosoma trojanicum*, prema Ćurčić *et al.* (2007). **F.** *Troglodius meridionale*, prema Tabacaru (1967). Bez skale.

Prisustvo jedinstvenog sinkoksita sa neparnim centralnim nastavkom na anteriornim gonopodama kod vrsta iz *Bulgarosoma* kompleksa, kao autapomorfnog karaktera, svakako ima suprageneričku vrednost, te na osnovu ovako građenih gonopoda, kao i geografske distribucije, ovaj kompleks rodova zaslužuje status porodice.

3.1.5. *Caucaseuma* kompleks

Caucaseuma kompleks uključuje predstavnike sa 28, 30 ili 31 telesnim segmentom kod adultnih jedinki (uključujući telzon). Sve vrste poseduju ocele, uključujući i one koje su poznate samo iz pećinskih staništa. Telo im je kolorisano, ili delimično do skoro potpuno depigmentisano (slika 17), dužine od 8-30,5 mm.

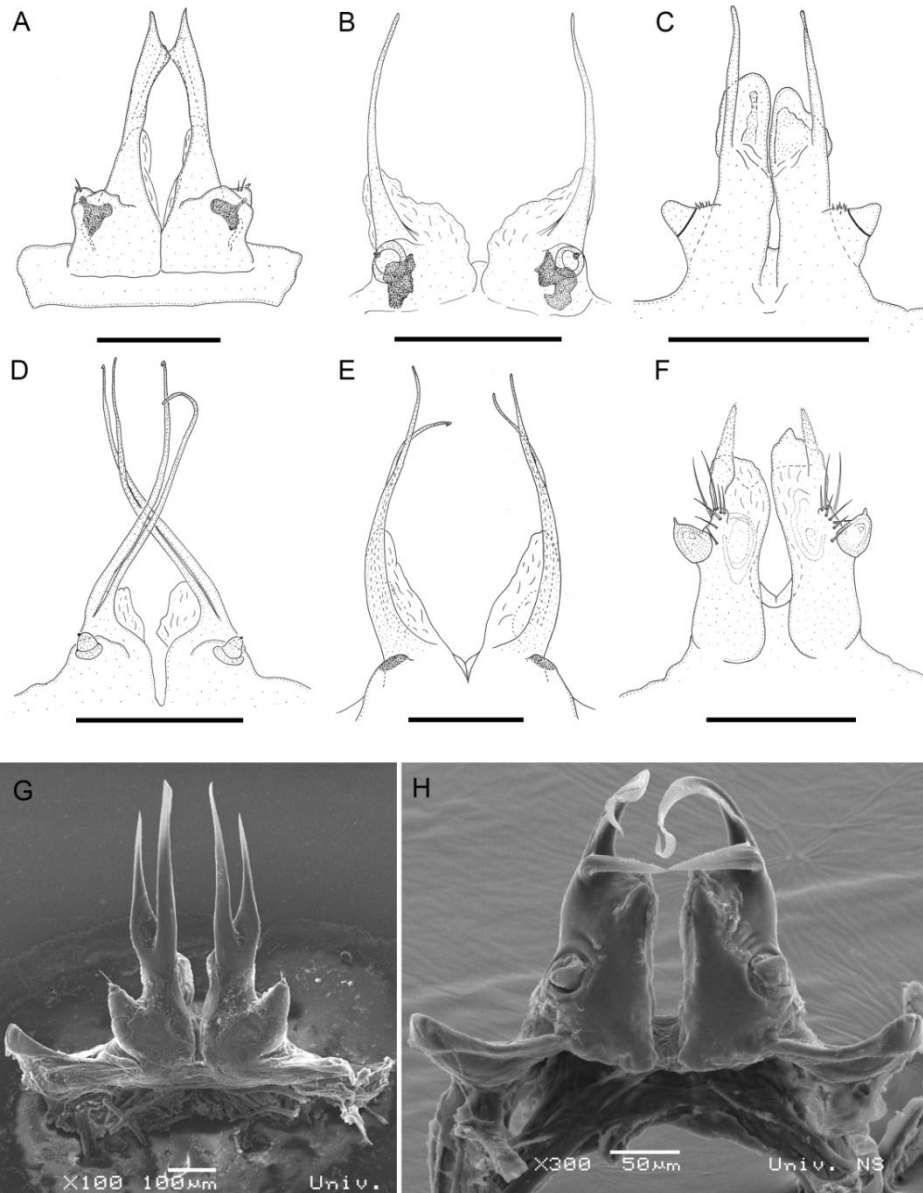
Anteriorne gonopode poseduju dva štitolika koksalna nastavka (sa izuzetkom rodova *Alpinella* Antić & Makarov, 2016 i *Heterocaucaseuma* Antić & Makarov, 2016, kod kojih je verovatno sekundarno došlo do srastanja štitolikih nastavaka u jedinstveni sinkoksalni deo) (slika 15).



Slika 15. Anteriorne gonopode rodova *Caucaseuma* kompleksa, prednji izgled. **A.** *Adshardicus strasseri*, mužjak, Gruzija. **B.** *Caucaseuma glabroscutum*, paratip mužjak, Rusija. **C.** *Heterocaucaseuma feminaepectorum*, paratip mužjak, Rusija. **D.** *Alpinella waltheri*, holotip mužjak, Gruzija. **E.** *Paranotosoma cordatum*, paratip mužjak, Gruzija. **F.** *Caucasominorus billi*, mužjak, Jermenija. **G.** *Brachychaetosoma turbanovi*, holotip mužjak, Abhazija. **H.** *Georgiosoma bicornutum*, paratip mužjak, Gruzija. Skala za crteže 0,3 mm. Prema Antić & Makarov (2016).

Posteriorne gonopode se karakterišu prisustvom jednog ili dva koksalna nastavka i malim posterolateralno postavljenim telopoditom (izuzetak je rod *Caucasominorus* Antić & Makarov,

2016 kod koga su koksalni nastavci posteriornih gonopoda podjeljeni na jedan, dva ili nekoliko lanceolatnih režnjeva) (slika 16).



Slika 16. Posteriorne gonopode rodova *Caucaseuma* kompleksa, zadnji izgled. **A.** *Paranotosoma cordatum*. **B.** *Alpinella waltheri*. **C.** *Brachychaetosoma turbanovi*. **D.** *Caucaseuma minellii*. **E.** *Heterocaucaseuma feminaepectorem*. **F.** *Geogriosoma bicornutum*. **G.** *Adshardicus strasseri*. **H.** *Caucasominorus billi*. Skale za crteže 0,2 mm za **A.**; 0,3 mm za **B-H**. Prema Antić & Makarov (2016).

Caucaseuma kompleks uključuje osam rodova sa ukupno 19 vrsta, pri čemu su rodovi *Adshardicus* Golovatch, 1981, *Alpinella*, *Brachychaetosoma* Antić & Makarov, 2016 i

Georgiosoma Antić & Makarov, 2016 monotipski. Preostala četiri roda su sa dve ili više vrsta: *Caucaseuma* Strasser, 1970 (sedam vrsta), *Caucasominorus* (dve vrste), *Heterocaucaseuma* (tri vrste) i *Paranotosoma* Antić & Makarov, 2016 (tri vrste).

Adshardicus je monotipski rod sa vrstom *A. strasseri* Golovatch, 1981 (slike 15A, 16G i 17A). Karakteriše se pigmentisanim telom sa 31 telesnim segmentom kod adultnih jedinki (uključujući telzon), dužine oko 20 mm. Od ostalih rodova *Caucaseuma* kompleksa se razlikuje po strukturi anteriornih gonopoda, koje se karakterišu snažno razvijenom, anteriornom sternalnom vrećicom ili parom posteriornih, medijalnih, longitudinalnih lamela. Razlikuje se od najbližih srodnika i po određenim telesnim karakteristikama, kao što je prisustvo medijalne, frontalne tuberkule između antenalnih čašica na glavi mužjaka, prisustvo depresije između polja sa ocelama na glavi mužjaka, kao i prisustvo veoma karakterističnih, nazubljenih nastavaka na koksama, prefemurima i femurima sedmog para nogu mužjaka. Deseti par nogu kod mužjaka je sa istim nazubljenim nastavcima na koksama i prefemurima, a 11. par nogu poseduje snažno razvijen koksalni rog.

Alpinella je monotipski rod sa vrstom *A. waltheri* Antić & Makarov, 2016 (slike 15D i 16B). Karakteriše se pigmentisanim telom sa 30 telesnih segmenata kod adulta (uključujući telzon), dužine 14 mm. Razlikuje se od ostalih rodova *Caucaseuma* kompleksa (sem roda *Heterocaucaseuma*) po prisustvu štitolikog sinkoksalnog dela na anteriornim gonopodama, koji je verovatno rezultat sekundarnog srastanja štitolikih koksalnih nastavaka koji karakterišu ostale rodove ovog kompleksa. Od roda *Heterocaucaseuma* se razlikuje po prisustvu kompleksnijih lateralnih delova anteriornih gonopoda, kao i po odsustvu anteriorne sternalne vrećice na anteriornim gonopodama i prisustvu jednog flagelifornog koksalnog nastavka na posteriornim gonopodama. Dva poslednje pomenuta karaktera rod *Alpinella* odvajaju od svih ostalih rodova *Caucaseuma* kompleksa. Mužjaci su bez nastavaka na parovima nogu 7, 10 i 11.

Brachychaetosoma je monotipski rod sa vrstom *B. turbanovi* Antić & Makarov, 2016 (slike 15G, 16C i 17C). Karakteriše se depigmentisanim telom sa 30 telesnih segmenata kod adultnih jedinki (uključujući telzon), dužine od 14,5-15,5 mm. Broj ocela je redukovana na šest. Od ostalih predstavnika *Caucaseuma* kompleksa se razlikuje po prisustvu veoma kratkih makroheta (po kojima je rod i dobio ime), po prisustvu veoma karakterističnog, anteriornog, neparnog, račvastog nastavka na anteriornim gonopodama, po prisustvu veoma karakterističnih nastavaka na sedmom paru nogu kod mužjaka — koksalni, koji je širok i loptast u bazi, a zatim

tanak i šiljat distalno, dok se prefemur karakteriše sa dva roga jedan nasuprot drugom, proksimalni i distalni. Deseti par nogu kod mužjaka se karakteriše sa dva koksalna nastavka, mezalni sa bradavicama i lateralni skoro trouglast. Jedanaesti par nogu kod mužjaka je bez nastavaka. Ova vrsta je poznata samo iz jedne pećine u Abhaziji.

Caucaseuma je rod najbrojniji vrstama u *Caucaseuma* kompleksu. Uključuje sedam vrsta: *C. elephantum* Antić & Makarov, 2016 (slika 18A); *C. fanagoriyskaya* Antić & Makarov, 2016 (slika 18B); *C. glabroscutum* Antić & Makarov, 2016 (slike 15B, 17E i 18C); *C. kelasuri* Antić & Makarov, 2016 (slika 18F); *C. lohmanderi* Strasser, 1970 (slike 17F i 18E); *C. minellii* Antić & Makarov, 2016 (slike 16D i 18G) i *C. variabile* Antić & Makarov, 2016 (slika 18D). Sve vrste karakteriše telo sa 30 telesnih segmenata kod adultnih jedinki (uključujući telzon), sem vrste *C. variabile* koja ima 28 telesnih segmenata (uključujući telzon). Nadzemne vrste imaju pigmentisano telo, dok pećinske forme karakteriše redukovana pigmentacija. Dužina tela im se kreće od 8-20 mm. Sve forme poseduju ocele. Po građi anteriornih gonopoda rod *Caucaseuma* je veoma sličan rodu *Paranotosoma*. Međutim, ova dva roda se jasno razlikuju po građi posteriornih gonopoda koje se karakterišu prisustvom dva flageliformna koksalna nastavka kod roda *Caucaseuma*. Gotovo identično građene posteriorne gonopode, sa dva flageliformna koksalna nastavka, karakterišu i rod *Heterocaucaseuma*, ali je građa anteriornih gonopoda ova dva roda različita. Rod *Caucaseuma* poseduju dva snažno razvijena, štitolika, koksalna nastavka, dok se rod *Heterocaucaseuma* karakteriše verovatno sekundarnim srastanjem ovih štitova u jedinstveni sinkoksalni deo. Sedmi par nogu kod mužjaka može i ne mora da poseduje određene strukture na koksama, čije prisustvo i građa imaju značaj za distinkciju vrsta u ovom rodu. Deseti i 11. par nogu kod mužjaka je bez koksalnih nastavaka. Za razliku od posteriornih gonopoda, koje imaju gotovo identičnu građu kod svih sedam vrsta, koksalni štitovi anteriornih gonopoda se značajno razlikuju između vrsta (slika 18), i gotovo da ne postoji intraspecijska varijabilnost u građi anteriornih gonopoda (sem kod vrste *C. variabile* sa disjunktним arealom, kod koje postoji interpopulaciona varijabilnost, i koja je verovatno u fazi alopatričke ili parapatričke specijacije).

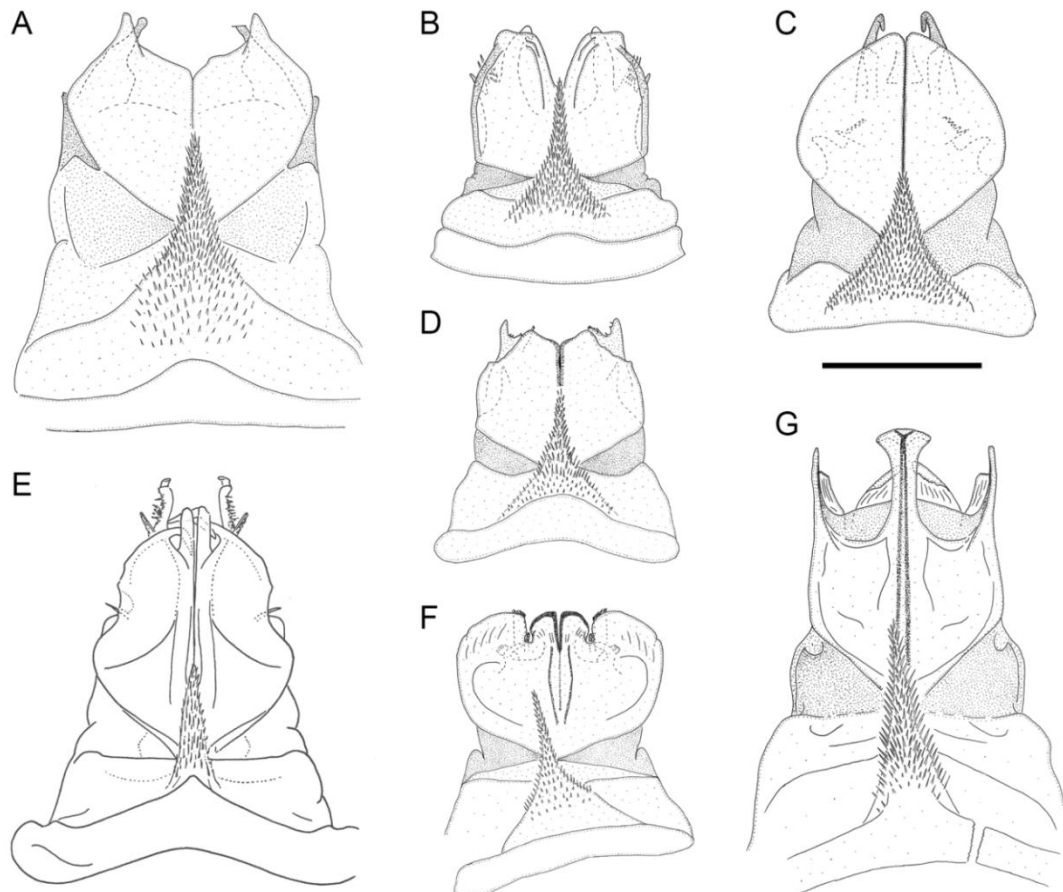
Caucasominorus je rod sa dve vrste: *C. billi* Antić & Makarov, 2016 (slike 15F i 16H) i *C. polylobatus* Antić & Makarov, 2016 (slika 17B). Obe vrste karakteriše pigmentisano telo sa 31 telesnim segmentom kod adultnih jedinki (uključujući telzon), dužine od 8-12 mm. Poseduju ocele. Od ostalih predstavnika *Caucaseuma* kompleksa se razlikuju po građi posteriornih gonopoda koje se karakterišu prisustvom koksalnih nastavaka sa jednim, dva (*C. billi*) ili više (*C.*

polylobatus) lanceolatnih režnjeva. Sedmi i 11. par nogu kod mužjaka je sa koksalnim rogom. Kokse 10. para nogu kod mužjaka su sa ispupčenjem (*C. billi*) ili kratkim nastavkom (*C. polylobatus*).



Slika 17. Habitusi nekih predstavnika *Caucaseuma* kompleksa. **A.** *Adshardicus strasseri*, mužjak, Gruzija. **B.** *Caucasominorus polylobatus*, mužjak, Jermenija. **C.** *Brachychaetosoma turbanovi*, paratip ženka, Abhazija. **D.** *Paranotosoma subrotundatum*, ženka, Rusija. **E.** *Caucaseuma glabroscutum*, paratip mužjak, Rusija. **F.** *Caucaseuma lohmanderi*, mužjak, Rusija. **G.** *Heterocaucaseuma longicorne*, paratip mužjak, Abhazija. **H.** *Georgiosoma bicornutum*, holotip mužjak, Gruzija. Skala 1 mm. Prema Antić & Makarov (2016).

Georgiosoma je monotipski rod sa vrstom *G. bicornutum* Antić & Makarov, 2016 (slike 15H, 16F i 17H). Karakteriše se depigmentisanim telom sa 30 telesnih segmenata kod adultnih jedinki (uključujući telzon), dužine 20 mm. Broj ocela je redukovan na šest. Od ostalih predstavnika *Caucaseuma* kompleksa se razlikuje u građi anteriornih gonopoda koje se karakterišu prisustvom snažno razvijenih, okruglastih koksalnih štitova sa dva dobro razvijena oštra, skoro trouglasta roga gledano spređa (slika 15H). Kokse sedmog para nogu kod mužjaka su sa dobro razvijenim, mezalno savijenim rogom; anteriorno su sa trouglastim ispupčenjem. Kokse 10. para nogu kod mužjaka nose dobro razvijen koksalni rog. Kokse 11. para nogu kod mužjaka su sa kratkim posteriornim nastavkom. Ova vrsta je poznata samo iz jedne pećine u Gruziji.



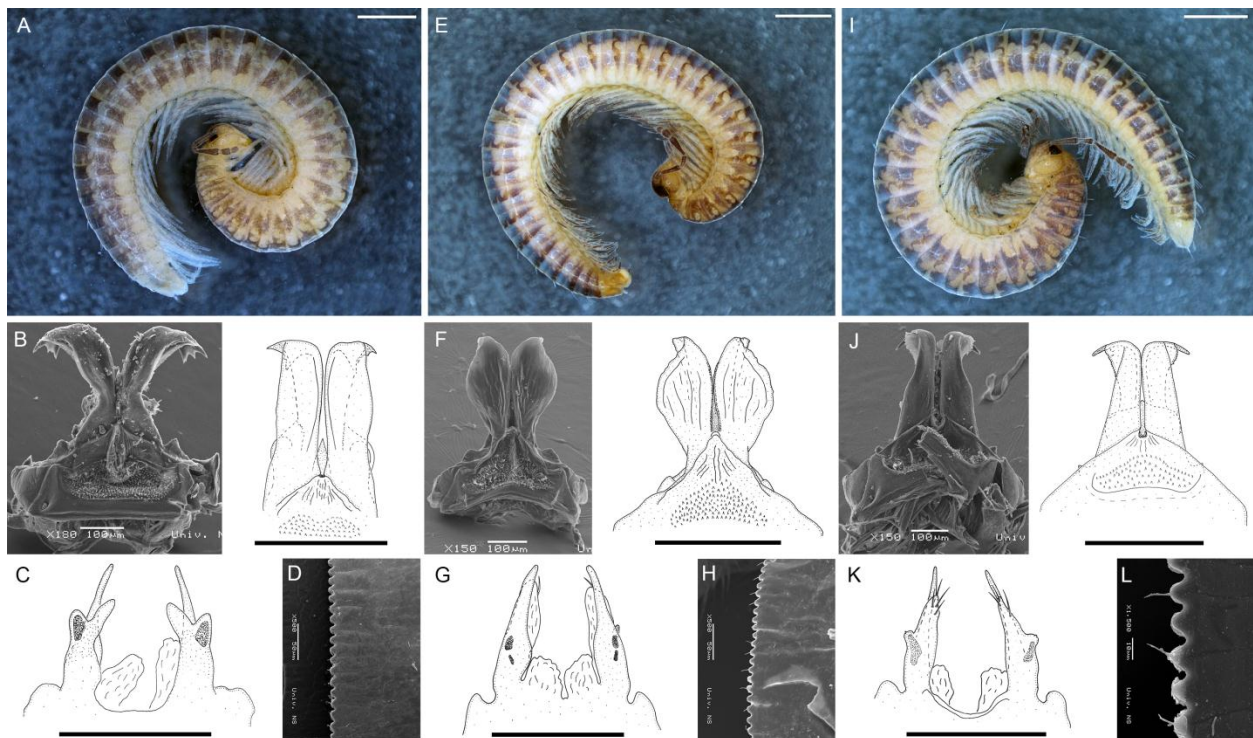
Slika 18. Anteriorne gonopode predstavnika roda *Caucaseuma*, prednji izgled. **A.** *Caucaseuma elephantum*. **B.** *C. fanagoriyskaya*. **C.** *C. glabroscutum*. **D.** *C. variabile*. **E.** *C. lohmanderi*. **F.** *C. kelasuri*. **G.** *C. minellii*. Prema Antić & Makarov (2016), osim **E.** prema Strasser (1970). Skala 0,3 mm za sve, sem za **E.**

Heterocauseuma je rod sa tri vrste: *H. feminaepectorum* Antić & Makarov, 2016 (slike 15C i 16E); *H. longicorne* Antić & Makarov, 2016 (slika 17G) i *H. mauriesi* (Golovatch & Makarov, 2011) (ex *Anamastigona mauriesi* Golovatch & Makarov, 2011). Sve tri vrste se karakterišu delimično depigmentisanim ili uniformno braon obojenim telom sa 30 telesnih segmenata kod adultnih jedinki (uključujući telzon). Ovaj rod čine neki od najkrupnijih predstavnika reda Chordeumatida. U porodici Anthroleucosomatidae su to najkrupnije vrste, čije telo može biti dugo od 19-30,5 mm. Poseduju ocele. Posteriorne gonopode su gotovo identične posteriornim gonopodama roda *Causeuma* i karakterišu se prisustvom dva flageliformna koksalna nastavka (slika 16E), po kojima se ova dva roda razlikuju od ostalih unutar *Causeuma* kompleksa. Za razliku od roda *Causeuma* i ostalih rodova *Causeuma* kompleksa (izuzev roda *Alpinella*), *Heterocauseuma* ne poseduje dva koksalna štita na anteriornim gonopodama, već su oni verovatno sekundarno srasli u jedinstveni sinkoksalni deo (slika 15C). Slično građene anteriorne gonopode karakterišu i rod *Alpinella*. Međutim rod *Heterocauseuma* se razlikuje od roda *Alpinella* po prisustvu manje kompleksnih lateralnih delova anteriornih gonopoda, kao i po posedovanju dva flageliformna koksalna nastavka na posteriornim gonopodama, umesto jednog. Sedmi par nogu kod mužjaka nosi posteriorne koksalne nastavke. Kokse 10. para nogu kod mužjaka nose rog ili nastavak. Jedanaesti par nogu kod mužjaka je bez kokslnih nastavaka. Sve tri vrste su poznate samo iz pećina.

Paranotosoma je rod sa tri vrste: *P. attemsi* Antić & Makarov, 2016; *P. cordatum* Antić & Makarov, 2016 (slike 15E i 16A) i *P. subrotundatum* Antić & Makarov, 2016 (slika 17D). Karakteriše ih pigmentisano telo sa 30 telesnih segmenata kod adultnih jedinki (uključujući telzon), dužine od 12-18,5 mm. Lateralni nastavci na metazonitima su im veoma dobro razvijeni, naročito kod vrste *P. subrotundatum*. Poseduju ocele. Strukturom prednjih gonopoda ovaj rod je veoma sličan rodu *Causeuma*, ali se od njega razlikuje građom posteriornih gonopoda. Koksalni nastavci posteriornih gonopoda roda *Paranotosoma* su kraći i robusniji (slika 16A) od flageliformnih nastavaka prisutnih kod roda *Causeuma*. Sedmi par nogu mužjaka nosi koksalne nastavke, ili bar njihove rudimente. Kokse desetog i 11. para nogu kod mužjaka su bez nastavaka.

3.1.6. *Dentatosoma* kompleks

Dentatosoma kompleks uključuje samo rod *Dentatosoma* Antić & Makarov, 2016, sa tri vrste: *D. denticulatum* Antić & Makarov, 2016 (slika 19A-D); *D. magnum* Antić & Makarov, 2016 (slika 19E-H) i *D. zeraboseli* Antić & Makarov, 2016 (slika 19I-L). Sve tri vrste se karakterišu pigmentisanim telom sa 30 telesnih segmenata kod adultnih jedinki (uključujući telzon), dužine od 10-16,5 mm. Lateralni nastavci na metazonitima su u potpunosti odsutni; dok je zadnja ivica metazonita sa nazubljenim limbusom (slika 19D, H, L). Poseduju ocele. Anteriorne gonopode su im veoma uprošćene. Posteriorne gonopode se karakterišu prostim koksalnim nastavkom i telopoditima. Parovi nogu 3-7 kod mužjaka samo su neznatno uvećani, bez ikakvih dodatnih osobenosti, sem tarzusa sedmog para koji je sabljolik. Kokse 11. para nogu kod mužjaka su sa posteriornim koksalnim rogom.



Slika 19. A-D. *Dentatosoma denticulatum*. A. Habitus, paratip mužjak, Gruzija. B. Anteriorne gonopode, prednji izgled. C. Posteriorne gonopode, zadnji izgled. D. Limbus pleurotergita 16. E-H. *D. magnum*. E. Habitus, mužjak, Abhazija. F. Anteriorne gonopode, prednji izgled. G. Posteriorne gonopode, zadnji izgled. H. Limbus pleurotergita 16. I-L. *D. zeraboseli*. I. Habitus, paratip mužjak, Gruzija. J. Anteriorne gonopode, prednji izgled. K. Posteriorne gonopode, zadnji izgled. L. Limbus pleurotergita 15. Skale 1 mm za A., E., i I.; 0,3 mm za crteže. Prema Antić & Makarov (2016).

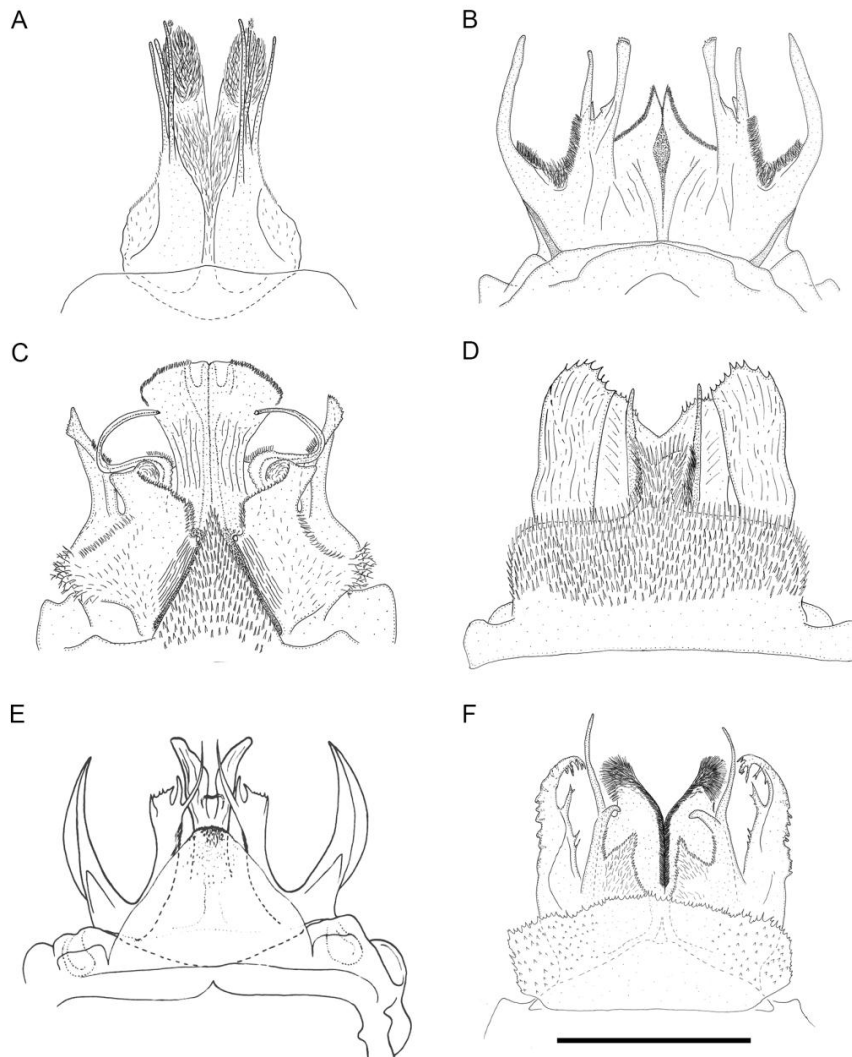
3.1.7. *Enghoffiella* kompleks

Enghoffiella kompleks uključuje monotipski rod *Enghoffiella* Antić & Makarov, 2016 (slike 20A, 21A i 22A) i rod *Metamastigophorophyllon* Ceuca, 1976, sa pet vrsta (slike 20B-F, 21B-F, 22B-F i 23).



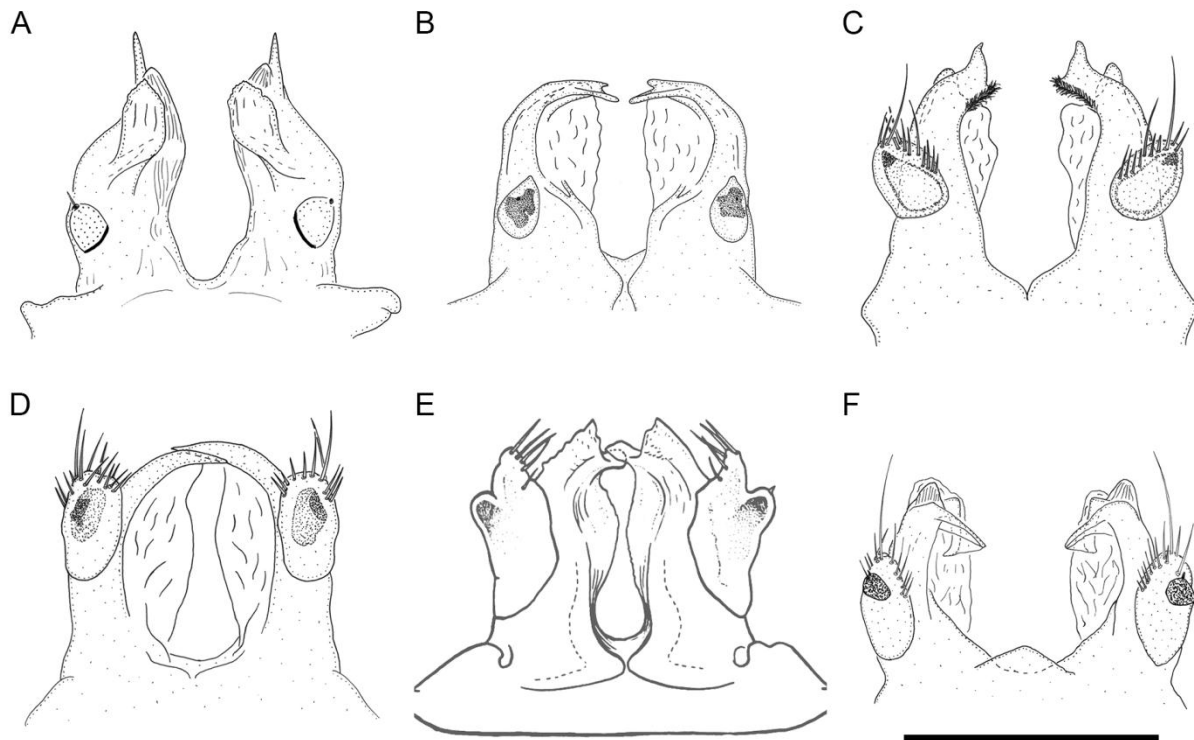
Slika 20. Habitusi predstavnika *Enghoffiella* kompleksa. **A.** *Enghoffiella insolita*, paratip ženka, Rusija **B.** *Metamastigophorophyllon giljarovi*, mužjak, Abhazija. **C.** *M. hamatum*, paratip mužjak, Gruzija. **D.** *M. lamellohirsutum*, paratip mužjak, Gruzija. **E.** *M. martensi*, mužjak, Azerbejdžan. **F.** *M. torsivum*, mužjak, Azerbejdžan. Skala 1 mm. Prema Antić & Makarov (2016).

Sve vrste ovog kompleksa se karakterišu pigmentisanim telom sa 31 telesnim segmentom kod adultnih jedinki (uključujući telzon), dužine od 10-19 mm. Bočni nastavci nisu razvijeni, prisutna su samo slabo uočljiva bočna zadebljanja. Poseduju ocele. Anteriorne gonopode su veoma kompleksne (slika 21), i sastoje se od medijalnog dela i 2-4 para bočnih koksalnih nastavaka. Posteriorne gonopode su zdepaste (slika 23), sa posterolateralno postavljenim telopoditima. Sedmi par nogu kod mužjaka je sa modifikacijama. Kokse 10. para nogu kod mužjaka imaju koksalna ispupčenja ili nastavke.



Slika 21. Anteriorne gonopode predstavnika *Enghoffiella* kompleksa, prednji izgled. **A.** *Enghoffiella insolita*, holotip, Rusija **B.** *Metamastigophorophyllon giljarovi*, Rusija. **C.** *M. hamatum*, holotip, Abhazija. **D.** *M. lamellohirsutum*, holotip, Gruzija. **E.** *M. martensi*, holotip, Iran. **F.** *M. torsivum*, holotip, Gruzija. Skala 1 mm. Prema Antić & Makarov (2016). Skala 0,3 mm. **A-D, F** prema Antić & Makarov (2016), **E** prema Mauriès (1982).

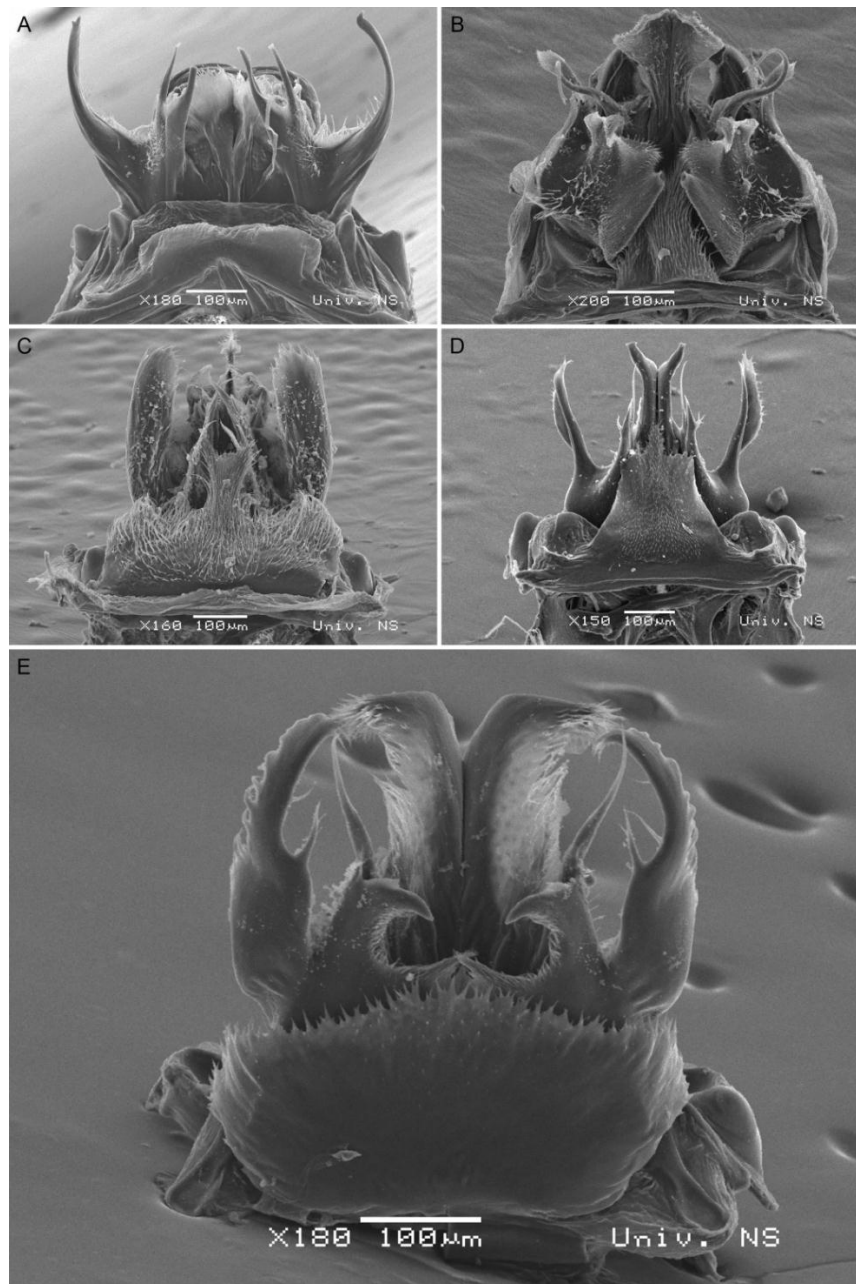
Monotipski rod *Enghoffiella* sa vrstom *E. insolita* Antić & Makarov, 2016 se razlikuje od ostalih rodova porodice Anthroleucosomatidae po prisustvu četiri para tankih i dugih koksalnih nastavaka na anteriornim gonopodama u kombinaciji sa medijalnim, setoznim delom (slika 21A). Posteriorne gonopode se karakterišu posteriorno orijentisanim koksalnim nastavkom koji se sastoji od prednjeg i zadnjeg dela međusobno povezanih lamelom; koksalne vezikule su pozicionirane mezalno (slika 22A). Kokse sedmog para nogu kod mužjaka su sa posteriornim, širokim ispupčenjem. Deseti par nogu kod mužjaka je sa zaobljenim koksalnim ispupčenjem.



Slika 22. Posteriorne gonopode predstavnika *Enghoffiella* grupe, zadnji izgled. **A.** *Enghoffiella insolita*, holotip, Rusija **B.** *Metamastigophorophyllon giljarovi*, Rusija. **C.** *M. hamatum*, holotip, Abhazija. **D.** *M. lamellohirsutum*, holotip, Gruzija. **E.** *M. martensi*, holotip, Iran. **F.** *M. torsivum*, holotip, Gruzija. Skala 0,3 mm. **A-D, F** prema Antić & Makarov (2016), **E** prema Mauriès (1982).

Rod *Metamastigophorophyllon* uključuje pet vrsta: *M. giljarovi* (Lang, 1959), *M. hamatum* Antić & Makarov, 2016, *M. lamellohirsutum* Antić & Makarov, 2016, *M. martensi* (Mauriès, 1982) i *M. torsivum* Antić & Makarov, 2016. Ove vrste se takođe karakterišu veoma kompleksnim anteriornim gonopodama (slika 23) koje se sastoje iz medijalnog dela i po dve

bočne grane, od kojih je unutrašnja podeljena na prednji i zadnji deo. Posteriorne gonopode su sa posteromezalno savijenim koksalmim nastavcima, koksalne vezikule su locirane anteriorno (slika 22B-F). Sedmi par nogu kod mužjaka je sa modifikacijama na koksama kod svih vrsta, kao i modifikacijama prefemura i femura kod nekih. Kokse 10. para nogu kod mužjaka su sa posteriornim rogom.



Slika 23. Anteriorne gonopode vrsta roda *Metamastigophorophyllon*, prednji izgled. **A.** *M. giljarovi*. **C.** *M. hamatum*. **D.** *M. lamellohirsutum*. **E.** *M. martensi*. **F.** *M. torsivum*. Prema Antić & Makarov (2016).

3.1.8. *Flagellophorella* kompleks

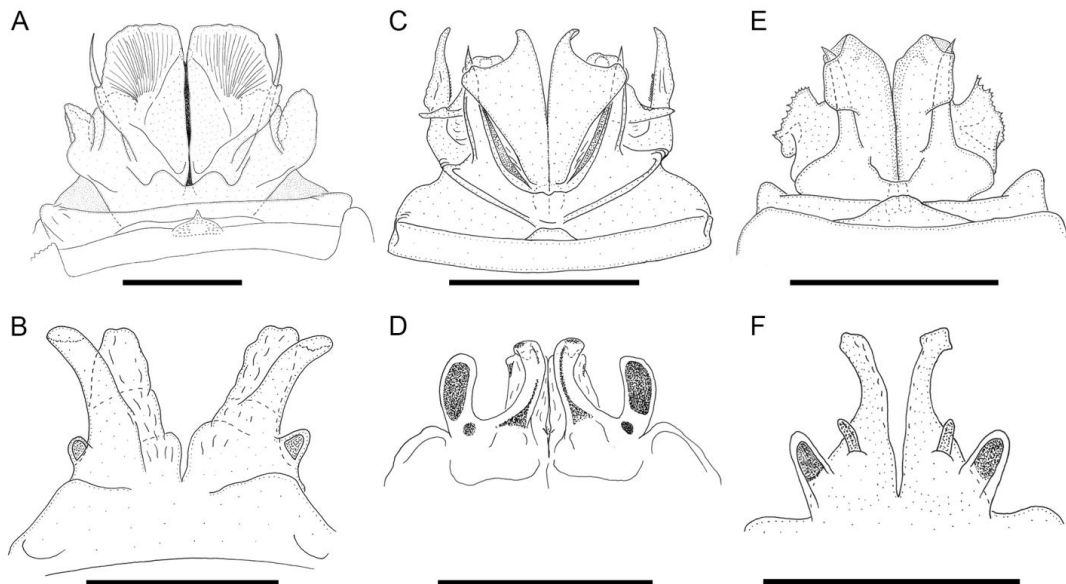
Flagellophorella kompleks uključuje četiri roda, od kojih su rodovi *Cryptacanthophorella* Antić & Makarov, 2016 (slike 24C i 26) i *Flagellophorella* Antić & Makarov, 2016 (slike 24D i 27) monotipski, dok rodovi *Acanthophorella* Antić & Makarov, 2016 (slike 24A, B i 25) i *Pseudoflagellophorella* Antić & Makarov, 2016 (slike 24E, F i 28) sadrže po tri vrste.



Slika 24. Habitusi nekih predstavnika *Flagellophorella* kompleksa. **A.** *Acanthophorella barjadzei*, paratip ženka, Gruzija. **B.** *A. irystoni*, paratip mužjak, Rusija. **C.** *Cryptacanthophorella manubriata*, mužjak, Gruzija. **D.** *Flagellophorella hoffmani*, holotip mužjak, Rusija. **E.** *Pseudoflagellophorella papilioformis*, mužjak, Gruzija. **F.** *P. eskovi*, mužjak, Jermenija. Skale 1 mm. Prema Antić & Makarov (2016).

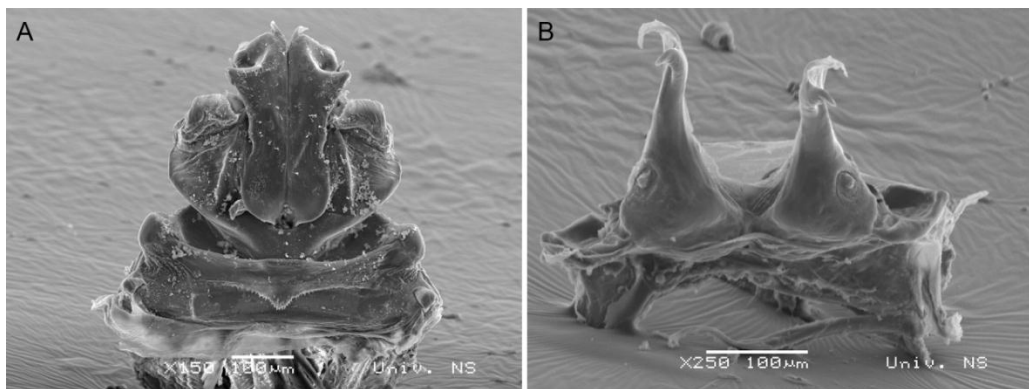
Vrste ovog kompleksa imaju pigmentisano ili delimično do potpuno depigmentisano telo sa 29 ili 31 telesnim segmentom kod adultnih jedinki (uključujući telzon), dužine 8-18 mm. Poseduju ocele; kod vrste *Acanthophorella barjadzei* Antić & Makarov, 2016 (slike 24A i 25A, B) broj ocela je redukovan na 5-7. Anteriorne gonopode ovih vrsta se karakterišu prisustvom anteriornog para flagela, pseudoflagela, trnolikih nastavaka ili skrivenih nastavaka. Posteriorne gonopode imaju telopodite. Sedmi par nogu kod mužjaka je sa lamelarnim, dobro razvijenim koksalmim nastavkom. Kokse 10. para nogu kod mužjaka poseduju rog ili ispupčenje.

Rod *Acanthophorella* uključuje tri vrste — *A. barjadzei* (jedina vrsta *Flagellophorella* kompleksa koja se karakteriše potpuno depigmentisanim telom i redukovanim brojem ocela i poznata je samo iz pećine); *A. chegemi* Antić & Makarov, 2016 (slika 25 C, D) i *A. irystoni* Antić & Makarov, 2016 (slike 24B i 25 E, F). Predstavnici ovog roda se karakterišu prisustvom 31 telesnog segmenta kod adultnih jedinki (uključujući telzon). Od ostalih antroleukozomatida se razlikuju po prisustvu para dobro razvijenih, trnolikih anteriornih nastavaka na prednjim gonopodama. Ovi nastavci su delimično prekriveni medijalnim delom. Sedmi par nogu kod mužjaka je sa lamelarnim koksalmim nastavkom. Kokse 10. para nogu kod mužjaka poseduju rog ili ispupčenje.



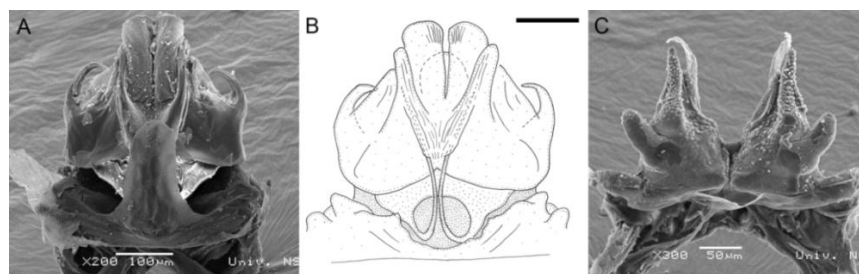
Slika 25. Izgled prednjih i zadnjih gonopoda roda *Acanthophorella*. **A-B.** *A. barjadzei*, holotip, Gruzija. **A.** Anteriorne gonopode, prednji izgled. **B.** Posteriorne gonopode, zadnji izgled. **C-D.** *A. chegemi*, holotip, Rusija. **C.** Anteriorne gonopode, prednji izgled. **D.** Posteriorne gonopode, zadnji izgled. **E-F.** *A. irystoni*, holotip, Rusija. **E.** Anteriorne gonopode, prednji izgled. **F.** Posteriorne gonopode, zadnji izgled. Skale 0,3 mm. Prema Antić & Makarov (2016).

Monotipski rod *Cryptacanthophorella* sa vrstom *C. manubriata* Antić & Makarov, 2016 (slike 24C i 26) se karakteriše prisustvom 31 telesnog segmenta kod adultnih jedinki (uključujući telzon). Od ostalih antroleukozomatida se razlikuje po prisustvu para skrivenih anteriornih nastavaka na prednjim gonopodama koji se nalaze sa obe strane medijalnog dela, pri čemu im je vidljiva samo gornja trećina. Sedmi par nogu kod mužjaka je sa karakterističnim lamelarnim koksalnim nastavkom. Kokse 10. para nogu kod mužjaka su sa koksalnim rogom.



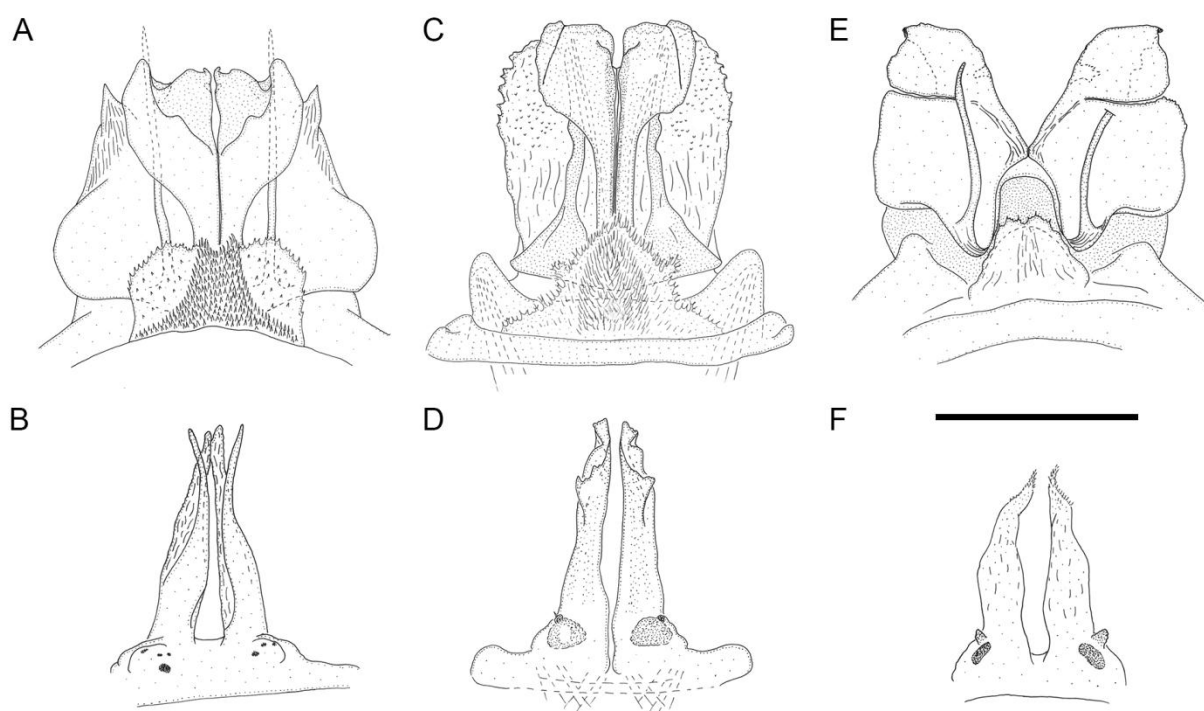
Slika 26. *Cryptacanthophorella manubriata*, mužjak, Gruzija. **A.** Anteriorne gonopode, prednji izgled. **B.** Posteriorne gonopode, zadnji izgled. Prema Antić & Makarov (2016).

Monotipski rod *Flagellophorella* sa vrstom *F. hoffmani* Antić & Makarov, 2016 (slike 24D i 27) se karakteriše prisustvom 29 telesnih segmenata kod adultnih jedinki (uključujući telzon). Ovo je jedini rod anthroleukozomatida koji poseduje par pravih flageluma. Flagelumi su smešteni na anteriornoj strani prednjih gonopoda i zaštićeni su snažno razvijenim sternalnim štitom. Sedmi par nogu kod mužjaka je sa karakterističnim koksalnim nastavkom. Kokse 10. para nogu kod mužjaka nose kratak nastavak.



Slika 27. *Flagellophorella hoffmani*, mužjak, Rusija. **A-B.** Anteriorne gonopode, prednji izgled. **A.** Paratip. **B.** Holotip (bez sternalnog štita). **C.** Posteriorne gonopode, zadnji izgled, paratip. Skala 0,1 mm za **B.** Prema Antić & Makarov (2016).

Rod *Pseudoflagellophorella* uključuje tri vrste: *P. eskovi* Antić & Makarov, 2016, (slike 24F i 28A, B) *P. mirabilis* Antić & Makarov, 2016 (slika 28C, D) i *P. papilioformis* Antić & Makarov, 2016 (slike 24E i 28E, F). Sve tri forme se karakterišu prisustvom 31 telesnog segmenta kod adultnih jedinki (uključujući telzon). Anteriorne gonopode poseduju par anteriornih, dugačkih i tankih nastavaka, nalik na pseudoflagelume koji su delimično pokriveni medijalnim delom. Posteriorne gonopode su uprošćene. Sedmi par nogu kod mužjaka poseduje lamelarne koksalne nastavke. Kokse 10. para nogu kod mužjaka su sa koksalnim nastavkom ili rogom.

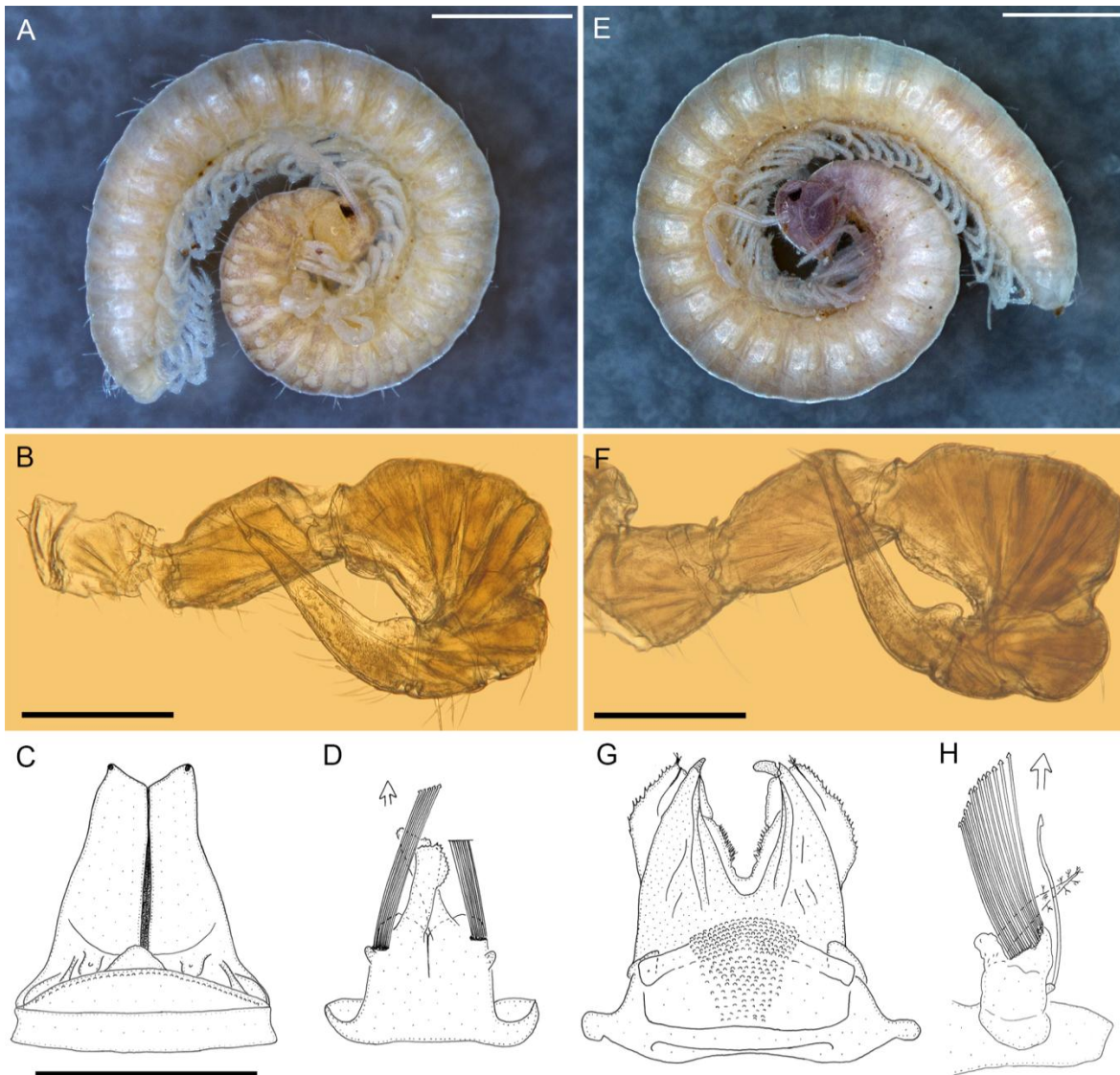


Slika 28. Izgled anteriornih i posteriornih gonopoda roda *Pseudoflagellophorella*. **A-B.** *P. eskovi*. **A.** Anteriorne gonopode, prednji izgled, holotip, Azerbejdžan **B.** Posteriorne gonopode, zadnji izgled, mužjak, Jermenija. **C-D.** *P. mirabilis*, holotip, Abhazija. **C.** Anteriorne gonopode, prednji izgled. **D.** Posteriorne gonopode, zadnji izgled. **E-F.** *P. papilioformis*, holotip, Azerbejdžan. **E.** Anteriorne gonopode, prednji izgled. **F.** Posteriorne gonopode, zadnji izgled. Skala 0,3 mm. Prema Antić & Makarov (2016).

Flagellophorella kompleks najverovatno uključuje i vrstu *Anamastigona matsakisi* iz Grčke, koja se takođe karakteriše prisustvom para anteriornih struktura nalik pseudoflagelumima na anteriornim gonopodama.

3.1.9. *Herculina* kompleks

Herculina kompleks uključuje samo rod *Herculina* Antić & Makarov, 2016 sa dve vrste: *H. oligosagittae* Antić & Makarov, 2016 (slika 29A-D) i *H. polysagittae* Antić & Makarov, 2016 (slika 29E-H). Obe vrste se karakterišu neznatno pigmentisanim telom sa 31 telesnim segmentom kod adultnih jedinki (uključujući telzon), dužine od 8-9,5 mm. Poseduju ocele.

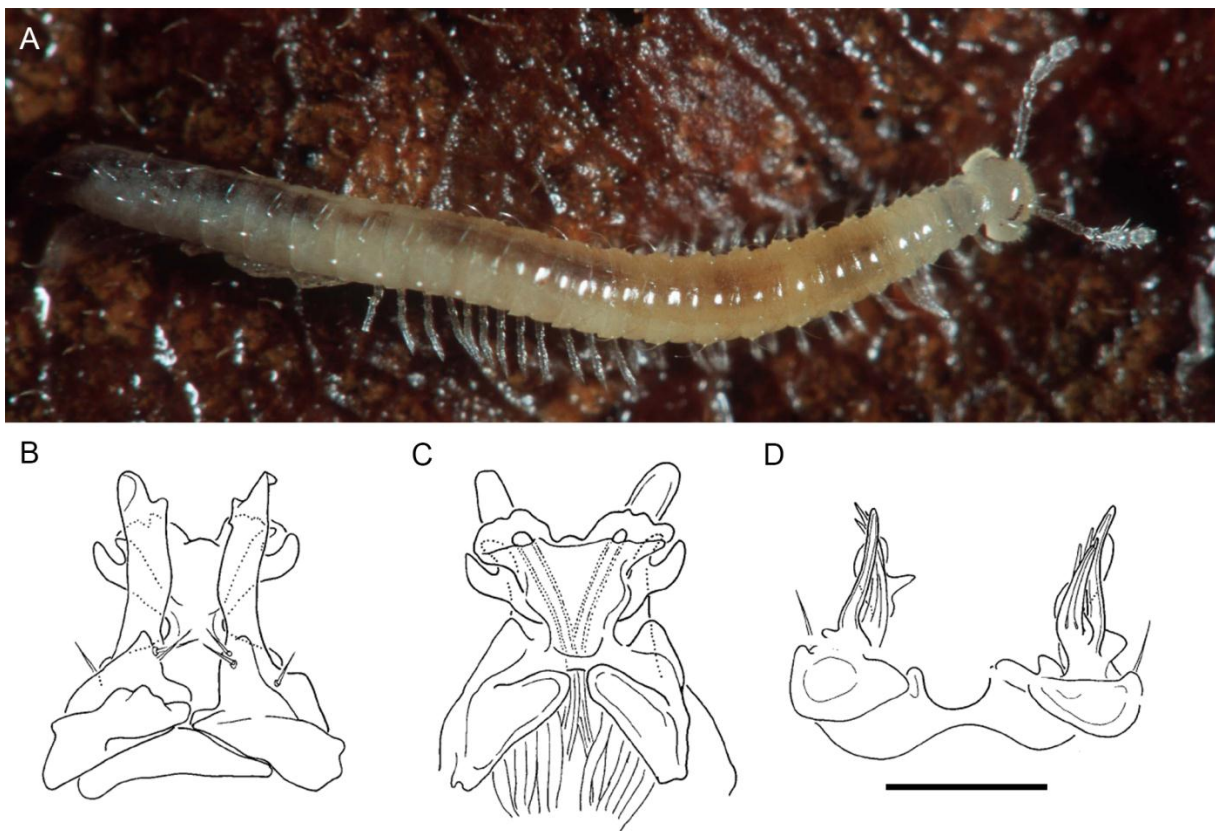


Slika 29. A-D. *Herculina oligosagittae*. A. Habitus, paratip mužjak, Gruzija. B. Noga 6. C. Anteriorne gonopode, prednji izgled. D. Posteriorne gonopode, zadnji izgled. E-H. *Herculina polysagittae*. E. Habitus, paratip ženka, Gruzija. B. Noga 6. C. Anteriorne gonopode, prednji izgled. D. Posteriorne gonopode, prednji izgled. Skale 0,2 mm za B. i F.; 0,3 za C., D., G. i H. Prema Antić & Makarov (2016).

Od ostalih kompleksa antroleukozomatida se razlikuju po prisustvu veoma karakterističnih filamenata, nalik na strele, na koksitima posteriornih gonopoda koje imaju male telopodite (slika 29D, H). Takođe, ovaj kompleks je jedinstven i po prisustvu veoma robusnog i bizarnog šestog para nogu kod mužjaka (slika 29B, F). Peti par nogu kod mužjaka je sličan kao i šesti par, samo se odlikuje manjim podomerama. Sedmi par nogu kod mužjaka je sa posteriornim koksalnim rogom. Kokse 10-15. para nogu kod mužjaka poseduju ispupčenja.

3.1.10. *Leschius* kompleks

Leschius kompleks uključuje samo monotipski rod *Leschius* Shear & Leonard, 2004, sa vrstom *L. mcallisteri* Shear & Leonard, 2004 (slika 30). Telo je depigmentisano i ima 26 telesnih segmenata kod aultnih jedinki (uključujući telzon), dužine 3,6-4,2 mm.

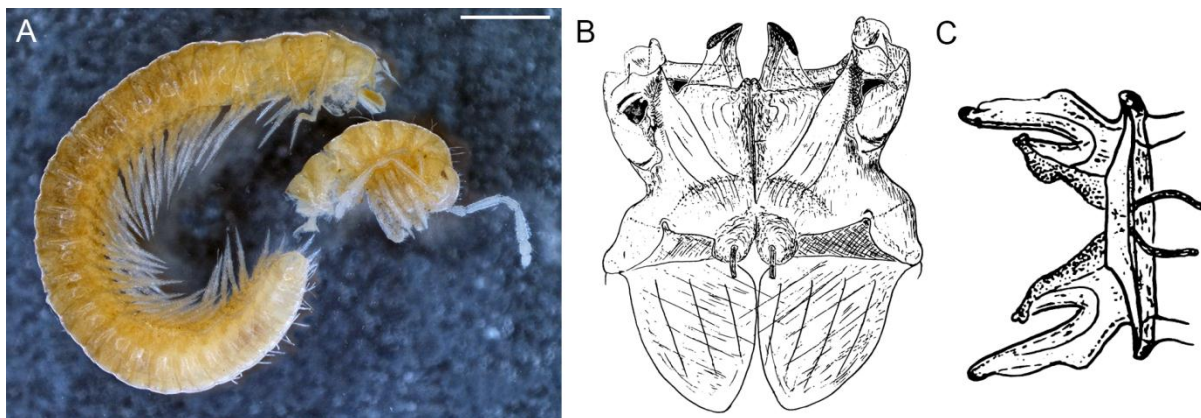


Slika 30. *Leschius mcallisteri*. **A.** Habitus žive jedinke. **B.** Anteriorne gonopode, prednji izgled. **C.** Anteriorne gonopode, zadnji izgled. **D.** Posteriorne gonopode, prednji izgled. Fotografija preuzeta sa <http://s74.photobucket.com/user/rmshelley/media/Leschius.jpg.html>. Crteži **B-D.** prema Shear & Leonard (2004). Skala 0,1 mm.

Broj ocela je redukovan na 5-6. Ovaj rod poseduje veoma karakteristične anteriorne gonopode sa snažno razvijenim posteriornim sternalnim nastavkom (slika 30B, C). Koksiti posteriornih gonopoda su veoma složeni. Posteriorne gonopode su bez tragova telopodita (slika 30D). Parovi nogu 3-7 kod mužjaka su neznatno uvećani, bez ikakvih modifikacija podomera. Kokse 10. i 11. para nogu kod mužjaka su bez koksalnih nastavaka.

3.1.11. *Ratcheuma* kompleks

Ratcheuma kompleks uključuje samo monotipski rod *Ratcheuma* Golovatch, 1985, sa vrstom *R. excorne* Golovatch, 1985 (slika 31). Ova vrsta se karakteriše delimično depigmentisanim telom sa 31 telesnim segmentom kod adultnih jedinki (uključujući telzon), dužine oko 11 mm. Poseduje ocele. Od ostalih antroleukozomatida se razlikuju po prisustvu veoma širokih i kratkih anteriornih gonopoda koje se karakterišu prisustvom dva para parabazalnih posteriornih lamela. Ovo je jedini rod kavkaskih antroleukozomatida kod koga su posteriorne gonopode u potpunosti lišene telopodita. Odsustvo telopodita karakteriše neke balkanske forme antroleukozomatida, kao i rod *Leschius*. Sedmi par nogu kod mužjaka je sa širokim koksalnim lamelama posteriorno, prekrivenim brojnim setama. Kokse 10. para nogu kod mužjaka su sa kratkim koksalnim nastavkom. Kokse 11. para nogu kod mužjaka su bez koksalnih nastavaka.



Slika 31. *Ratcheuma excorne*. **A.** Habitus, topotip mužjak, Gruzija, prema Antić & Makarov (2016). **B.** Anteriorne gonopode, zadnji izgled. **C.** Posteriorne gonopode, prednji izgled. Crteži prema Golovatch (1985). Skala 1 mm za **A.**, bez skale **B.** i **C.**

3.1.12. *Vegrandosoma* kompleks

Vegrandosoma kompleks uključuje samo monotipski rod *Vegrandosoma* Antić & Makarov, 2016 (slika 32) sa vrstom *V. tabacarui* Antić & Makarov, 2016. Vrsta se karakteriše slabo pigmentisanim telom sa 28 telesnih segmenata kod adultnih jedinki (uključujući telzon), dužine 4,5-6 mm. Broj ocela je redukovan na 3-5. Anteriorne gonopode (slika 32B, C) poseduju veoma karakterističan i snažno razvijen par sternalnih nastavaka na anteriornoj strani, koji su u gornjoj trećini u potpunosti fuzionisani. Ovi nastavci su autapomorfni karakter ovog roda. Posteriorne gonopode (slika 32D, E) imaju dva koksalna nastavka, od kojih je anteriorni duži i u obliku je strele. Telopoditi su prisutni u vidu udubljenja. Sedmi par nogu kod mužjaka je sa posteriornim koksalnim rogom. Kokse 10. i 11. para nogu kod mužjaka su bez koksalnih nastavaka.



Slika 32. *Vegrandosoma tabacarui*. **A.** Habitus, paratip mužjak, Rusija. **B.** Anteriorne gonopode, prednji izgled. **C.** Anteriorne gonopode, zadnji izgled. **D.** Posteriorne gonopode, prednji izgled. **E.** Posteriorne gonopode, bočni izgled. Prema Antić & Makarov (2016). Skala za **A.** 1 mm.

3.1.13. Filogenetski odnosi predstavnika porodice Anthroleucosomatidae

Filogenetski odnosi unutar porodice Anthroleucosomatidae su do danas ostali nerazjašnjeni. Glavni razlog za to je velika heterogenost porodice, kao i često premeštanje i promena statusa mnogih taksona unutar nje. U Hoffman-ovoj klasifikaciji diplopoda iz 1980, kako je i sam Hoffman naveo, ova porodica izgleda „beznadežno heterogena“ sa velikim brojem potporodica koje su danas prepoznate kao zasebne porodice. Mnogo prihvatljiviju, ali i dalje konfuznu klasifikaciju dao je Shear (2000), kada je uspostavio natporodicu Anthroleucosomatoidea koja sadrži većinu porodica koje je Hoffman smatrao potporodicama unutar antroleukozomatida. Shear (2000) je u porodicu Anthroleucosomatidae svrstao rodove koje je Hoffman smeštao u potporodicu Anthroleucosomatinae. Veliki problem, takođe, predstavlja i nemogućnost davanja precizne dijagnoze porodice što je čini jednom od najproblematičnijih unutar Chordeumatida. Tabacaru i Giurginca (2005), i Ćurčić i saradnici (2007, 2008) pokušali su da reše taj problem izdvajanjem određenih karaktera koji se javljaju kod svih antroleukozomatida, ali se pokazalo da izneti karakteri karakterišu i neke druge taksone koji ne pripadaju ovoj porodici. Nakon opisa velikog broja taksona sa šireg prostora Kavkaza, od strane Antića i Makarova (2016), slika o odnosima među taksonima trenutno svrstanim u Anthroleucosomatidae postala je nešto jasnija, ali je i dalje ostao problem definisanja jasnih dijagnostičkih karaktera porodice. Kao što je prethodno predstavljeno, porodica je podeljena na 12 kompleksa rodova, pri čemu je za određivanje filogenetskih odnosa između rodova i grupa rodova uključen veći broj karaktera mužjaka. Na prvom mestu je to struktura anteriornih i posteriornih gonopoda. Utvrđeno je da posteriorne gonopode imaju veliki filogenetski značaj zbog svoje izražene konzervativnosti. Kao što je i sam Shear (1988) primetio, struktura anteriornih gonopoda, između taksona antroleukozomatida, ne mora da odgovara sličnosti u građi posteriornih gonopoda koja očigledno postoji između pojedinih rodova ili grupa rodova.

Među miriapodološkim autoritetima postoji konsenzus da je jedan od fundamentalnih karaktera u interpretaciji sistematske pozicije taksona, a posebno u filogenetskim razmatranjima u okviru reda Chordeumatida prisustvo ili odsustvo telopodita (Enghoff 1984, Hoffman 1980, Mauries *et al.* 1997, Shear 1988, Verhoeff 1926-1932). Od 12 prepoznatih kompleksa rodova prisustvo telopodita je registrovano kod osam — *Alloioopus*, *Anthroleucosoma*, *Caucaseuma*, *Dentatosoma*, *Enghoffiella*, *Herculina*, *Flagellophorella* i *Vegrandosoma*, dok su kompleksi

Bulgrosoma, *Ratcheuma* i *Leschius* bez tragova telopodita. Za razliku od prethodne dve grupe, čiji se predstavnici odlikuju prisustvom ili odsustvom telopodita na posteriornim gonopodama, u okviru kompleksa *Anamastigona* javljaju se oba stanja karaktera. U diplopodološkom svetu preovladava mišljenje da prisustvo telopodita na gonopodama predstavlja pleziomorfno stanje, odnosno primitivan karakter. Što su gonopode sličnije nogama za hodanje, odnosno što su manje modifikovane, takvo stanje karaktera je bliže ishodnom, predačkom stanju. U tom smislu, moglo bi se reći da predstavnici *Alloiopus* kompleksa — monotipski rod *Alloiopus* i rod *Golovatchosoma* — imaju najprimitivnije posteriorne gonopode među antroleukozomatidama. Posteriorne gonopode ovih taksona karakterišu snažno razvijeni, setozni, dvosegmentalni telopoditi. *Alloiopus* kompleks je ranije uključivao, pored roda *Alloiopus*, i rodove *Persedicus* (sada *Metamastigophorophyllon*) i *Ghilarovia*. Međutim, u monografskoj studiji o antroleukozomatidama Kavkaza, Antić i Makarov (2016) su rod *Persedicus* (sada *Metamastigophorophyllon*) prebacili u novi kompleks zajedno sa rodom *Enghoffiella*, ističući sličnost anteriornih i posteriornih gonopoda ova dva roda, čija ih struktura jasno odvaja od ostalih grupa antroleukozomatida. Za razliku od rodova *Alloiopus* i *Golovatchosoma*, rod *Ghilarovia*, iako ima slično građene telopodite posteriornih gonopoda, poseduje daleko složenije anteriorne (veoma široke sa brojnim strukturama) i posteriorne gonopode, što ga jasno izdvaja iz ove grupe rodova. Antić i Makarov (2016) su bliži mišljenju Hoffman-a (1980) da je taksonomska pozicija roda *Ghilarovia* još uvek nejasna (*incertae sedis*), nego mišljenju Shear-a (1988) da on pripada antroleukozomatidama, te je i u ovoj studiji navedeni rod isključen iz porodice. Prisustvo dobro razvijenih, dvosegmentalnih, setoznih telopodita na posteriornim gonopodama je karakter koji se ne javlja kod ostalih grupa antroleukozomatida, stoga smatramo da bi za *Alloiopus* kompleks trebalo uspostaviti novu potporodicu. Dva roda koja bi sačinjavala ovu potporodicu se međusobno razlikuju u građi anteriornih i posteriornih gonopoda, koje su nešto složenije kod roda *Alloiopus*. Takođe, ovaj rod se karakteriše i prisustvom uvećanih, modifikovanih koksi na središnjim nogama mužjaka koje Shear (1988) smatra ostacima serije koksalnih žlezda na postgonopodalnim nogama, a koje danas postoje kod predstavnika redova Callipodida i Platydesmida. Ovaj karakter je jedinstven u okviru reda Chordeumatida i ako je Shear-ova pretpostavka tačna, predstavlja još jedan pleziomorfni karakter ovog roda, koji se izgubio kod sličnog roda *Golovatchosoma* i ostalih rodova hordeumatida. Stoga bi rod *Alloiopus*

bio rod sa najprimitivnijim karakterima među antroleukozomatidama i predstavlja bazalni takson u okviru antroleukozomatida *sensu lato*.

Za razliku od *Alloioopus* kompleksa sa robusnim telopoditima posteriornih gonopoda, telopoditi ostalih antroleukozomatida, ukoliko su prisutni, daleko su manje razvijeni. Ipak, treba izdvojiti još jedan kompleks — *Anthroleucosoma*, čiji se predstavnici odlikuju nešto razvijenijim telopoditima, koji po masivnosti predstavljaju značajan deo struktura posteriornih gonopoda. U okviru ovog kompleksa mogu se izdvojiti dve filetičke linije. Jedna uključuje tipski rod *Anthroleucosoma* i bliski, monotipski rod *Dacosoma*. Oba roda se karakterišu jedinstvenim posteriornim gonopodama sa dobro razvijenim, lateralno postavljenim, segmentisanim telopoditima, prisustvom kokslnih vezikula (koje kod roda *Anthroleucosoma* izgledaju delimično sklerotizovane i proksimalno srasle), odsustvom kokslnih nastavaka, kao i prisustvom dobro razvijenog, medijalnog, sternalnog nastavka. Odsustvo kokslnog i prisustvo sternalnog nastavka na posteriornim gonopodama, među antroleukozomatidama, karakteriše samo ova dva roda jasno ih izdvajajući od ostalih taksona unutar porodice. Na osnovu ovakvog stanja karaktera, za njih bi morala biti uspostavljena zasebna potporodica. Za razliku od prethodna dva roda, monotipski rod *Stygiosoma* se karakteriše odsustvom sternalnog nastavka, kao i veoma uprošćenim gonopodama, pri čemu su posteriorne gonopode verovatno lišene ili poseduju samo naznake kokslnih nastavaka. Međutim, ovaj rod pokazuje neke sličnosti u građi kako anteriornih, tako i posteriornih gonopoda sa prethodna dva, očigledno, sestrinska roda, više nego sa ostalim antroleukozomatidama, te bi on predstavljao drugu filetičku liniju ovog kompleksa.

Na osnovu prethodno iznešenog, smatramo da su kompleksi *Alloioopus* i *Anthroleucosoma* kompleksi sa najprimitivnije građenim posteriornim gonopodama i sa filogenetskog aspekta bi predstavljali bazalne taksone unutar porodice Anthroleucosomatidae.

Kao što je istaknuto ranije, najproblematičniji kompleks unutar porodice Anthroleucosomatidae, u smislu odnosa među taksonima, je kompleks *Anamastigona* sa jednim, istoimenim, rodom. Makarov i saradnici (2007) su rod *Anamastigona* podelili na dve grupe, na osnovu prisutnosti telopodita na posteriornim gonopodama. Međutim, smatramo da bi mnogo realističnija bila podela ovog kompleksa sa 19 vrsta na pet grupa. Ovo je jedini kompleks antroleukozomatida gde možemo pratiti evoluciju telopoditne gonopodijalne grane; od predstavnika sa prisutnim telopoditom, preko taksona gde su uočljivi telopoditni rudimenti u

obliku pigmentnih ostataka, do taksona sa potpunom redukcijom istog. Navedeni snažni filogenetski signal ukazuje da u okviru ovog kompleksa postoje dve filetičke linije koje uključuju taksona sa jasno uočljivim telopoditima ili telopoditnim mrljama sa jedne strane, i taksoni u potpunosti lišeni telopodita na posteriornim gonopodama, sa druge. Samo četiri vrste iz ovog kompleksa, ranije prepoznate kao zaseban podrod *Antrodicus*, se karakterišu potpunim gubitkom telopodita na posteriornim gonopodama. U filogenetskom smislu, ovo bi bila grupa sa najizvedenijim stanjem karaktera unutar kompleksa *Anamastigona*. Inače, posteriorne gonopode su gotovo identične kod ova četiri taksona. Pored toga, bar tri, a verovatno i četvrta vrsta, se karakterišu prisustvom šiljatog nastavka na postfemuru sedmog para nogu kod mužjaka. Navedeni karakteri ukazuju da je opravdanije zadžati raniji status podroda ili podići na nivo roda *Antrodicus* grupu vrsta. U okviru *Anamastigona* kompleksa, dva problematična taksona su vrste *A. albanensis* i *A. matsakisi*. Obe vrste poseduju određene karakteristike na gonopodama koje ih značajno odvajaju od tipične „anamastigona“ građe. Vrsta *A. albanensis* je jedina u okviru antroleukozomatida koja ima ostatke telopodita na anteriornim gonopodama (neke kavkaskе forme iz rodova *Caucaseuma* ili *Paranotosoma* se karakterišu prisustvom telopoditnih pigmentnih mrlja na anteriornim gonopodama, sa zadnje strane), a poseduje i dva para koksalnih nastavaka i značajno redukovan medijalni deo na istim. Na osnovu iznetog, smatramo da bi za ovaj takson trebalo uspostaviti novi rod u okviru *Anamastigona* kompleksa. Sa druge strane, vrsta *A. matsakisi* je do skoro bila jedina vrsta antroleukozomatida sa parom struktura nalik na pseudoflagelume sa prednje strane anteriornih gonopoda. Poznato je da u taksonomiji diplopoda flageloidne strukture na gonopodama imaju veliki supragenerički informacioni značaj. Prisustvo istih struktura kod *A. matsakisi* Ćurčić i saradnici (2008) smatraju rezultatom homoplazije. Nedavno su Antić i Makarov (2016) sa teritorije Kavkaza opisali četiri roda, sa osam vrsta, koji se karakterišu prisustvom para flageloidnih struktura na prednjoj strani anteriornih gonopoda. Na osnovu takvih struktura svrstali su ih u *Flagellophorella* kompleks unutar antroleukozomatida. Nesumnjivo je da su ove strukture između *A. matsakisi* i *Flagellophorella* kompleksa i analoge i homologe, odnosno da su istog porekla i funkcije, stoga smatramo da bi za *A. matsakisi* trebalo uspostaviti zaseban rod i da se taj takson iz *Anamastigona* kompleksa premesti u *Flagellophorella* kompleks. Ostale vrste roda *Anamastigona* mogu se podeliti u tri grupe, koje se međusobno razlikuju u obliku bočnih koksalnih nastavaka i medijalnog dela anteriornih gonopoda, kao i obliku koksalnog nastavka posteriornih gonopoda. Kod preostale tri grupe vrsta, posteriorne

gonopode su sa malim telopoditima ili sa telopoditnim pigmentnim mrljama. Pri tome, ove tri grupe vrsta, uključujući i tipsku vrstu roda *Anamastigona*, pokazuju veoma sličan opšti plan građe gonopoda, pa bi oni zapravo predstavljali navedeni rod. I za *Anamastigona* kompleks bi kao i za prethodna dva trebalo uspostaviti zasebnu potporodicu, koja bi pored roda *Anamastigona* uključila još dva roda (nekadašnji rod *Antroedicus*, i zaseban rod za *A. albanensis*). Podela *Anamastigona* kompleksa na više grupa, na osnovu strukture gonopoda, je i biogeografski potkrepljena (videti sledeće potpoglavlje). Treba istaći da su Ćurčić i saradnici (2008) pored roda *Anamastigona* u istoimeni kompleks uključili i rod *Camptogona*. Međutim, na osnovu građe gonopoda, posebno prostih posteriornih, jasno je da ovaj rod ne pripada antroleukozomatidama, već najverovatnije zasebnoj potporodici unutar porodice Anthogonidae.

Jasno uočljivi i relativno krupni telopoditi karakterišu posterioarne gonopode *Enghoffiella* kompleksa. Ovaj kompleks uključuje dva roda, *Enghoffiella* i *Metamastigophorophyllon* (ex *Persedicus*), koji se razlikuju od ostalih pripadnika porodice Anthroleucosomatidae po prisustvu složenih i „razgranatih“ anteriornih gonopoda i kratkih, zdepastih posteriornih gonopoda relativno krupnih telopodita sa većim brojem dugih seta i naznakama segmentacije kod nekih vrsta. Izuzetak je vrsta *M. giljarovi* čije su posterioarne gonopode manje primitivne od ostalih predstavnika. Navedenu vrstu karakterišu slabo razvijeni telopoditi bez seta, čija je površina u nivou površine koksita (kod ostalih pripadnika su u vidu „ispupčenja“) i pod svetlosnim mikroskopom su uočljive samo telopoditne pigmentne mrlje (sama površina koju zauzima telopodit uočava se jedino pod skening elektronskim mikroskopom). Ova dva roda *Enghoffiella* kompleksa se jasno razlikuju jedan od drugog kako u građi gonopoda, tako i u građi sedmog para nogu mužjaka koji se odlikuje odsustvom dodatnih nastavaka kod roda *Enghoffiella*. Jedna veoma uočljiva karakteristika roda *Metamastigophorophyllon* je prisustvo snažno razvijene, anteriorne, sternalne lamele na anteriornim gonopodama. Ova lamela je u velikoj meri redukovana jedino kod vrste *M. giljarovi*, ali je i dalje snažnije razvijena nego kod roda *Enghoffiella*. Takođe, *M. giljarovi* se odlikuje veoma setoznim medijalnim delom i nešto prostije građenim bočnim nastavcima anteriornih gonopoda, kao i odsustvom nastavaka na femurima sedmog para nogu mužjaka. Navedeni karakteri ukazuju da ovaj takson verovatno predstavlja prelaznu formu između rodova *Enghoffiella* i *Metamastigophorophyllon*. Rodovi *Persedicus* (sada *Metamastigophorophyllon*), *Alloioopus* i *Ghilarovia*, kao što je pomenuto, su ranije svrstavani u zajednički *Alloioopus* kompleks od strane Mauriès-a i saradnika (1997) i Ćurčića i

saradnika (2008). Međutim, nakon opisa velikog broja antroleukozomatida sa Kavkaza, uključujući i nove vrste roda *Metamastigiphorophyllon* (ex *Persedicus*), jasno je da ovaj takson, na osnovu manje primitivne građe posteriornih gonopoda, ne pripada *Alloioopus* kompleksu, već je zajedno sa rodом *Enghoffiella* svrstan u novi *Enghoffiella* kompleks. Zbog nepostojanja jasnih homologija ovog kompleksa sa ostalim kompleksima antroleukozomatida, kao i na osnovu niza specifičnih odlika građe gonopoda, ovaj kompleks bi mogao biti podignut na nivo zasebne porodice.

Zajedno sa *Anamastigona* kompleksom, *Caucaseuma* kompleks je najbrojniji vrstama. Trenutno uključuje 19 vrsta svrstanih u osam rodova. Sve taksone ovog kompleksa karakteriše prisustvo telopodita na posteriornim gonopodama, kod nekih taksona sa naznakama segmentacije, dok je kod malog broja on veoma slabo razvijen. Vrste ovog kompleksa se karakterišu snažno razvijenim, masivnim, anteriornim koksalnim nastavcima u obliku štitova na anteriornim gonopodama (slike 15 i 18), koji su priljubljeni jedan uz drugi. Kod nekih vrsta ovi nastavci su delimično srasli, dok je kod rodova *Heterocaucaseuma* i *Alpinella*, kao što je istaknuto ranije, najverovatnije došlo do sekundarnog srastanja nastavaka u jedinstveni sinkoksalni štit. Takođe, trebalo bi istaći i da se neki predstavnici dva veoma slična roda — *Caucaseuma* i *Paranotosoma* karakterišu i prisustvom telopoditnih pigmentnih mrlja na anteriornim gonopodama, što ukazuje na to da se možda radi o oblicima sa primitivnijim stanjem karaktera unutar *Caucaseuma* kompleksa i u filogenetskom smislu najbazalnijim. Iako se ovde radi o oblicima sa sličnom građom anteriornih i posteriornih gonopoda, moguće je napraviti podelu rodova na odgovarajuće podgrupe unutar kompleksa. Prva grupa bi uključila rodove *Adshardicus*, *Caucaseuma* i *Paranotosoma*. Ova tri roda se karakterišu štitolikim koksalnim nastavcima na anteriornim gonopodama, kao i prisustvom para koksalnih nastavaka na posteriornim gonopodama, pri čemu su rodovi *Caucaseuma* i *Paranotosoma* veoma slični po građi anteriornih gonopoda. Druga grupa uključuje rodove *Alpinella* i *Heterocaucaseuma* sa sraslim koksalnim štitovima u jedinstveni sinkoksalni štit. Oba roda se karakterišu i prisustvom flageloidnih koksalnih nastavaka na posteriornim gonopodama, jedan kod roda *Alpinella*, dva kod roda *Heterocaucaseuma*. Gotovo identične posteriorne gonopode sa dva flageloidna koksalna nastavka roda *Heterocaucaseuma*, se sreću i kod roda *Caucaseuma*, ali s obzirom na to da im se anteriorne gonopode, koje kod velike većine antroleukozomatida imaju funkciju u transferu sperme u vulve ženki, značajno razlikuju, ova dva roda treba svrstati u zasebne

podgrupe. Treća grupa bi uključila dva veoma slična, kavernikolna, monotipska roda — *Brachychaetosoma* i *Georgiosoma*. Oba roda se karakterišu prisustvom štitolikih koksalnih nastavaka na anteriornim gonopodama, kao i prisustvom posteriornih gonopoda sa stubolikim koksitima, koji su nešto izduženiji u odnosu na ostale vrste *Caucaseuma* kompleksa, i sa jednim veoma kratkim koksalnim nastavkom. Poslednji rod — *Caucasominorus* — bi na osnovu građe posteriornih gonopoda, kao i na osnovu biogeografije, predstavljao četvrtu podgrupu. Anteriorne gonopode ovog roda su sa štitolikim koksalnim nastavcima, karakterističnim za veliku većinu taksona *Caucaseuma* kompleksa, i pokazuju određen stepen uprošćavanja posteriornih delova istih, što ih približava rodovima *Brachychaetosoma* i *Georgiosoma*. Takođe, slično sa dva prethodno pomenuta roda, koksiti posteriornih gonopoda su nešto zdepastiji i više stuboliki, u odnosu na ostale predstavnike kompleksa, ali se za razliku od posteriornih gonopoda *Brachychaetosoma* i *Georgiosoma*, karakterišu prisustvom posteriorno zakrivljenih koksalnih nastavaka koji su podeljeni na dva ili više lanceolatnih režnjeva. Ovaj apomorfni karakter ih izdvaja od ostalih rodova *Caucaseuma* kompleksa i čini najizvedenijim taksonom unutar njega.

Na osnovu prethodno iznetih specifičnosti za *Caucaseuma* kompleks bi trebalo uspostaviti novu potporodicu, pri čemu bi navedene četiri podgrupe predstavljale nove tribuse. Sa druge strane, vrsta *H. mauriesi* je ranije svrstavana u mediteranski rod *Anamastigona*. U monografskoj studiji o antroleukozomatidama Kavkaza, Antić i Makarov (2016) su za tu i dve nove vrste uspostavili novi rod — *Heterocaucaseuma*, koji je uvršten u *Caucaseuma* kompleks. Zbog nekih sličnosti u građi anteriornih i posteriornih gonopoda nesumnjivo je da su ova dva kompleksa filogenetski bliska. Stoga ne bi bilo pogrešno ni da se za oba kompleksa — *Anamastigona* i *Caucaseuma*, uspostavi jedinstvena potporodica sa nekoliko tribusa.

Jedan od interesantnijih kompleksa unutar porodice Anthroleucosomatidae je i *Flagellophorella* kompleks koji uključuje četiri roda sa osam vrsta, kao što je ranije navedeno. Glavna karakteristika ovog kompleksa, po kojoj se predstavnici istog razlikuju od predstavnika drugih kompleksa, je prisustvo para manje ili više flageloidnih struktura sa prednje strane anteriornih gonopoda. Pored toga, posteriorne gonopode svih taksona se karakterišu prisustvom telopodita koji je kod rodova *Cryptacanthophorella* i *Pseudoflagellophorella* slabije razvijen nego kod rodova *Acanthophorella* i *Flagellophorella*, na osnovu čega se može reći da su poslednja dva roda sa primitivnijim stanjem karaktera unutar kompleksa. Dalje, koksiti posteriornih gonopoda kod *Cryptacanthophorella* i *Pseudoflagellophorella* su uprošćeniji. Od

prethodno pomenuta četiri roda, samo se rod *Flagellophorella* karakteriše prisustvom para pravih flageluma sa prednje strane anteriornih gonopoda. Ovi flagelumi su u bazalnoj polovini slobodni, dok im se distalni delovi nalaze uvučeni u paralongitudinalna ispupčenja na anteriornim gonopodama. Bazalni, slobodni delovi su zaštićeni snažno razvijenom, anteriornom sternalnom lamelom, što navodi na zaključak da ovako zaštićene strukture imaju veoma bitnu funkciju prilikom transfera sperme u vulve ženke. Ostala tri roda ovog kompleksa nemaju prave flagelume već flageloidne strukture nalik na pseudoflagelume ili manje-više trnolike strukture, koje su manjim ili većim delom zaštićene odgovarajućim strukturama anteriornih gonopoda. Takva građa ukazuje da su navedene strukture homologe i analoge sa flagelumima vrste *F. hoffmani*. Pored prisustva flageluma ili flageloidnih struktura, sva četiri roda ovog kompleksa se odlikuju i prisustvom karakterističnih lameloidnih nastavaka na koksama sedmog para nogu mužjaka. Ove strukture su manje ili više snažno razvijene kod svih taksona ovog kompleksa. Kao što je već pomenuto, još jedna antroleukozomatida poseduje par flageloidnih struktura — *Anamastigona matsakisi*, koje se kod ove vrste karakterišu tankim distalnim delom koji je uvučen u interne ručice anteriornih gonopoda. Ovako građene gonopode u velikoj meri podećaju na gonopode vrste *F. hoffmani*, ali se ne karakterišu prisustvom zaštitnog sternalnog štita kao prethodno pomenuta vrsta, već su proksimalni slobodni delovi ovih pseudoflageluma znatno deblji od distalnih, zaštićenih, što ih verovatno čini manje osetljivim na oštećenja. Nesumnjivo je da su ove strukture homologe i analoge sličnim strukturama predstavnika *Flagellophorella* kompleksa. Zbog velike sličnosti u građi kako anteriornih, tako i posteriornih gonopoda, vrstu *A. matsakisi* trebalo bi isključiti iz *Anamastigona* kompleksa i uključiti u *Flagellophorella* kompleks, pri čemu bi za istu trebalo uspostaviti novi rod, jer se flageloidne strukture razlikuju od ostala četiri roda. Pored toga, Mauriès i Karamaouna (1984) pri opisu ove vrste ne pominju nikakve dodatne strukture na koksama sedmog para nogu mužjaka, koje postoje kod četiri roda *Flagellophorella* kompleksa. S obzirom da flageloidne strukture na anteriornim gonopodama u okviru porodice Anthroleucosomatidae, postoje samo kod poslednje pomenutog kompleksa, isti zaslužuje zasebnu potporodicu. Prisustvo flageluma i flagelumu sličnih struktura na gonopodama, koje su nastale kao delovi koksita, javljaju se nepravilno kod više nesrodnih porodica Chordeumatida. Prema tome, ove strukture najverovatnije predstavljaju apomorfni karakter *Flegellophorella* kompleksa unutar porodice Anthroleucosomatidae, kao i unutar drugih porodica hordeumatida kod čijih se pojedinih predstavnika javljaju, posledica su homoplazija i

nastale su verovatno više puta nezavisno u toku evolucije grupe. Neke homologije u građi gonopoda mogu da se povuku između ovog i drugih kompleksa unutar antroleukozomatida, ali prisustvo jedinstvenih flageloidnih struktura zasigurno pokazuje da se radi o jednoj posebnoj filetičkoj liniji.

U odnosu na ostale predstavnike porodice Anthroleucosomatidae, predstavnici *Dentatosoma* i *Herculina* kompleksa se karakterišu veoma uprošćenim anteriornim gonopodama. *Dentatosoma* kompleks uključuje samo jedan rod sa tri vrste čije se posteriorne gonopode karakterišu prisustvom telopodita koji poseduje i membranozni deo sa ili bez seta. Ovo je jedini kompleks među antroleukozomatidama čiji se predstavnici karakterišu potpunom redukcijom lateralnih nastavaka na telesnim segmentima, kao i prisustvom nazubljenih ivica metazonita. Gubitak lateralnih nastavaka nema previše snažan filogenetski značaj jer se javljao više puta u okviru hordeumatida ali i polidezmidida nezavisno. Pored toga, od interesa je istaći da su kod navedenog kompleksa parovi nogu 3-7 kod mužjaka samo neznatno uvećani u odnosu na postgonopodalne noge. Kada je u pitanju građa posteriornih gonopoda, između ovog kompleksa i drugih antroleukozomatida, moglo bi se reći da je jedina sličnost primećena sa vrstom *Anamastigona pentelicona* (slike 8F i 19C, G, K). Na osnovu kombinacije svih navedenih karaktera, *Dentatosoma* kompleks zavređuje da bude izdvojen kao zasebna potporodica koja bi se našla u istoj kladi sa kompleksima *Anamastigona* i *Caucaseuma*.

Kao i prethodni, i *Herculina* kompleks uključuje jedan rod, sa dve vrste. Po nizu karaktera, ovo je veoma interesantan kompleks. Jedan od karaktera sa velikim informacionim značajem je prisustvo jedinstvenih posteriornih gonopoda, koje poseduju veoma male telopodite i koksite sa velikim brojem filamenata, čiji su završeci u obliku strele. Prisustvo ovakvih struktura može se smatrati apomorfnim karakterom unutar antroleukozomatida. Takođe, ovaj kompleks se karakteriše snažno razvijenim petim i šestim parom nogu kod mužjaka, pri čemu je šesti par razvijeniji i veoma robustan, što se ne sreće kod drugih predstavnika ove porodice. Ovaj kompleks takođe zasluđuje da bude podignut na nivo potporodice.

Poslednji kompleks među antroleukozomatidama koji se karakteriše prisustvom elemenata telopodita na posteriornim gonopodama je monotipski kompleks *Vegrandosoma*. Jedina vrsta ovog kompleksa se karakteriše najmanjim dimenzijama tela među antroleukozomatidama sa ostacima telopodita, redukovanim brojem segmenata kod odraslih jedinki, kojih je 28 (pored ovog taksona, jedini predstavnik antroleukozomatida sa istim brojem

segmenata je vrsta *Caucaseuma variabile*) kao i prisustvom para snažno razvijenih sternalnih nastavaka sa prednje strane anteriornih gonopoda, koji su u distalnom delu međusobno srasli. Sternalni nastavci zasigurno predstavljaju apomorfni karakter, ne samo u okviru antroleukozomatida, već generalno u okviru Chordeumatida. Telopoditi na posteriornim gonopodama su u potpunosti redukovani, ali na bočnim stranama koksita se jasno uočavaju rupe koje predstavljaju ostatke telopodita. Smatramo da se u ovom slučaju radi o jednoj izdvojenoj filetičkoj liniji među antroleukozomatidama, pri čemu ostavljamo mogućnost da dodatne uporedno morfološke i molekularne analize pokažu da ovaj kompleks možda i ne pripada ovoj porodici. Na osnovu svega iznetog, *Vegrandosoma* kompleks nesumnjivo zaslužuje da bude podignut najmanje na nivo potporodice, ali bi mnogo realnije bilo uspostavljanje nove porodice.

Pored četiri vrste roda *Anamastigona*, koje su ranije svrstavane u podrod *Antrodicus*, potpunim odsustvom telopodita ili njihovih tragova na posteriornim gonopodama, među antroleukozomatidama, karakterišu se još samo predstavnici tri kompleksa — *Bulgarosoma* (izuzetak rod *Rhodoposoma*?), *Leschius* i *Ratcheuma*, po mnogo čemu različiti kompleksi kako međusobno tako i u odnosu na ostale predstavnike porodice.

Monotipski kompleks *Ratcheuma*, sa vrstom *R. excorne*, je jedini takson unutar antroleukozomatida sa terotirije Kavkaza koji se karakteriše odsustvom telopodita na posteriornim gonopodama, što predstavlja apomorfnu odliku i čini ovaj takson najizvedenijim među kavkaskim formama. Rod *Ratcheuma* je od strane Ćurčića i saradnika (2008) svrstan u *Caucaseuma* kompleks zajedno sa rodovima *Caucaseuma* i *Adshardicus*, ali su nakog analize velikog uzorka antroleukozomatida sa Kavkaza, na osnovu građe anteriornih i posteriornih gonopoda, Antić i Makarov (2016) za ovaj rod uspostavili novi, *Ratcheuma* kompleks. Na osnovu građe anteriornih gonopoda, koje su veoma široke i kratke u odnosu na sve druge taksone porodice, kao i na osnovu odsustva telopodita na posteriornim gonopodama u odnosu na sve kavkaskе taksone, za ovaj takson treba uspostaviti monotipsku potporodicu, koja je na osnovu generalne građe anteriornih gonopoda bliža *Caucaseuma* kompleksu, nego balkanskim taksonima bez telopodite na posteriornim gonopodama.

Jedini nearktički predstavnik porodice Anthroleucosomatidae, monotipski kompleks *Leschius*, sa vrstom *L. mcallisteri*, je takson koji se po mnogim karakterima i biogeografiji razlikuje od ostatka ove porodice. Ovo je najmanji predstavnik antroleukozomatida, dužine do oko 4 mm, sa redukovanim brojem telesnih segmenata (26), koji je ujedno i najmanji unutar

porodice. Pregonopodalne noge mužjaka ove vrste su samo neznatno uvećane u odnosu na ostale, bez ikakvih modifikacija podomera. Pored toga, anteriorne gonopode se karakterišu prisustvom masivnog, složenog i neparnog sternalnog nastavka smeštenog posteriorno. On se ne javlja kod ostalih predstavnika analizirane porodice. Posteriorne gonopode su bez telopodita i sa veoma složenim koksitima koji nose po četiri koksalna nastavka. Shear i Leonard (2004) navode da posteriorne gonopode ovog taksona, zbog svoje složene strukture, imaju funkciju u transferu sperme, što bi, ukoliko je pretpostavka tačna, bila još jedna razlika u odnosu na ostale antroleukozomatide. Ovaj takson se karakteriše sa nekoliko apomorfnih karaktera, unutar antroleukozomatida, koji ga izdvajaju od ostalih kompleksa: neparni sternalni nastavak anteriornih gonopoda, odsustvo telopodita na veoma složenim posteriornim gonopodama, kao i redukovan broj pleurotergita. Na osnovu iznetih karaktera, ovo bi mogao da bude najizvedeniji takson unutar porodice Anthroleucosomatidae. Međutim, zbog nepostojanja gotovo nikakvih homologija sa ostalim pripadnicima porodice, smatramo da bi za njega realnije bilo uspostaviti novu, monotipsku porodicu.

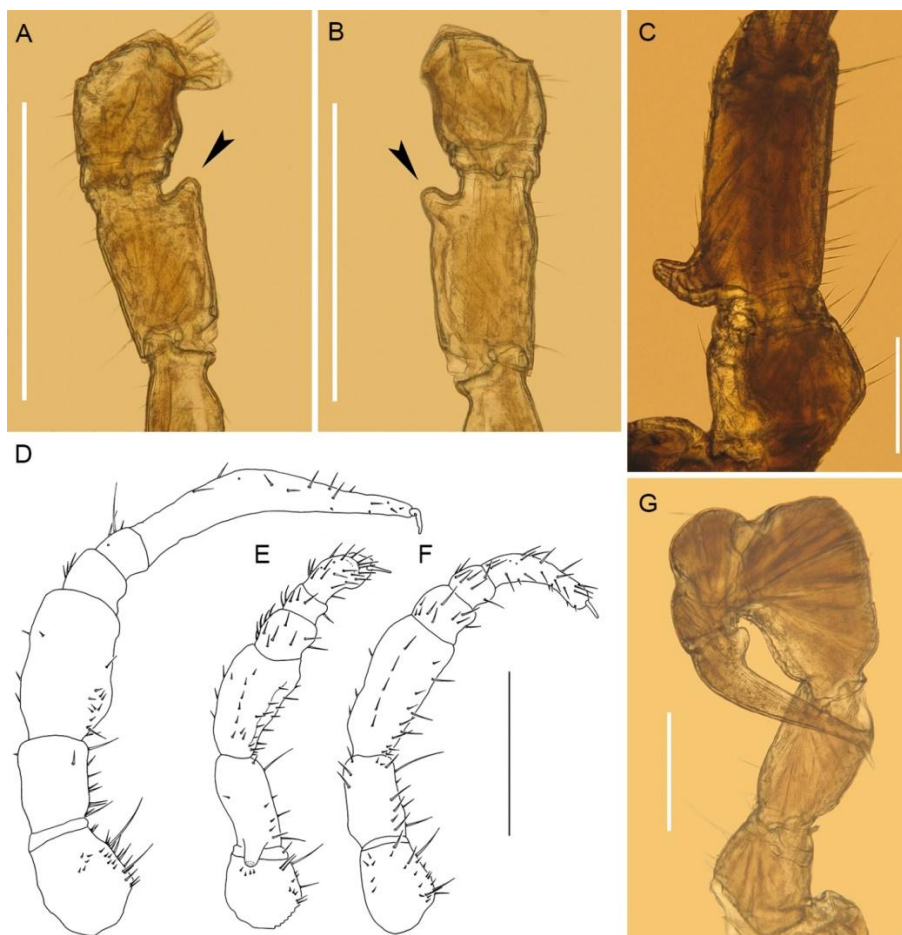
Bulgarosoma kompleks broji 16 vrsta koje su uglavnom vezane za podzemna staništa Karpato-balkanida. Među antroleukozomatidama izdvaja se jednim upadljivim apomorfnim karakterom na anteriornim gonopodama — posteriorno postavljenim, medijalnim izduženim sinkoksitom sa neparnim setoznim nastavkom. Takva struktura ne postoji kod ostalih predstavnika antroleukozomatida i Chordeumatida generalno. Pored snažnog apomorfnog karaktera na anteriornim gonopodama, ovaj kompleks ima i jedinstvene posteriorne gonopode koje su bez tragova telopodita (apomorfnih karakter) [jedini izuzetak je monotipski rod *Rhodoposoma*, za koji Strasser (1966) navodi prisustvo telopoditnih pigmentnih mrlja], i koje se sastoje od dva koksalna nastavka, od kojih unutrašnji zasigurno predstavljaju sklerotizovane koksalne vezikule. Slično građene posteriorne gonopode postoje i kod četiri vrste *Anamastigona* kompleksa (slike 8D i 14), ali se ovde verovatno radi o paralelizmu. U prethodnim godinama, u nekoliko radova vezanih za porodicu Anthroleucosomatidae se pominjalo da prisustvo sinkoksita kod *Bulgarosoma* kompleksa ima suprageneričku vrednost, ali za rodove ovog kompleksa nikada nije formalno uspostavljena nova potporodica ili porodica. Na osnovu biogeografske izolovanosti, većinom u pećinskim staništima Karpato-balkanskog luka, kao i na osnovu prisustva snažnog apomorfnog karaktera na anteriornim gonopodama i veoma izvedenih posteriornih gonopoda, ova grupa rodova zaslužuje status nove porodice.

Na kraju, rod *Bulgardicus* Strasser, 1960, sa dve vrste iz Bugarske i Rumunije, je u radu Ćurčića i saradnika (2008) gde su razmatrani filogenetski odnosi među pojedinim predstavnicima porodice Anthroleucosomatidae naveden kao enigmatičan, i nije svrstan niti u jedan od tada uspostavljenih kompleksa rodova. I u ovoj studiji je on tretiran u istom statusu. Ovaj rod pokazuje mnoge sličnosti u građi anteriornih i posteriornih gonopoda sa rodnom *Hungarosoma*, jedinim predstavnikom porodice Hungarosomatidae, pa smatramo da bi ga trebalo prebaciti iz antroleukozomatida u navedenu porodicu.

Za razliku od građe anteriornih i posteriornih gonopoda koje imaju najveći informacioni značaj u filogenetskom i taksonomskom smislu, ne samo između vrsta i rodova antroleukozomatida, već i između viših taksonomskih kategorija (u ovom slučaju između većeg broja grupa rodova), neke druge polne karakteristike mužjaka imaju informacioni značaj uglavnom u taksonomskom smislu, i to uglavnom unutar roda. Ovo se pre svega odnosi na strukturu pregonopodalnih parova nogu 3-7, kao i parova nogu 10 i 11. Velika većina antroleukozomatida se karakteriše uvećanim parovima nogu 3-7 kod mužjaka, u odnosu na postgonopodalne noge, sa različitim modifikacijama određenih podomera. Izuzeci su tipska vrsta *Anthroleucosoma banaticum*, kao i rod *Leschius* kod koga su parovi nogu 3-7 samo neznatno uvećani u odnosu na ostatak nogu, i bez ikakvih modifikacija podomera. Slično prethodnom, rod *Dentatosoma* se takođe karakteriše neznatno uvećanim parovima nogu 3-7, s tom razlikom što sedmi par nogu ima snažno razvijen, sabljoliki tarzus, koji je karakterističan za sedmi par nogu mužjaka svih ostalih antroleukozomatida.

Treći i četvrti par nogu kod velike većine antroleukozomatida se karakteriše prisustvom bazalnih, prefemoralnih, eksteriornih ispupčenja (slika 33A, B), koja postoje i među predstavnicima nekih drugih porodica, kao i skraćenim i zadebljalim ostalim podomerama koje retko imaju dodatne modifikacije. Peti par nogu mužjaka kod mnogih antroleukozomatida se karakteriše prisustvom manje ili više izraženog oralnog ispupčenja ili nastavka (slika 33C, E), na bazalnom delu prefemura. Kod većine vrsta, peti i šesti par nogu, iako nešto uvećan, u velikoj meri liči na postgonopodalne noge za hodanje. Kod nekih, kao na primer vrste *Bulgarosoma* kompleksa ili vrsta *Anthroleucosoma spelaeum*, podomere ovih nogu su modifikovane, naročito tarzusi koji su značajno skraćeni i zadebljali, sa uglavnom zaobljenim vršnim delom (slika 33E, F). Među antroleukozomatidama, po građi petog i šestog para nogu mužjaka, posebno se ističe rod *Herculina*. Kao što je ranije istaknuto, obe vrste ovog roda se karakterišu jedinstvenim

bizarnim petim i šestim parom nogu, koji se odlikuju snažno razvijenim femurima, kao i prisustvom bazalnog unutrašnjeg ispupčenja na tarsusima (slika 33G).

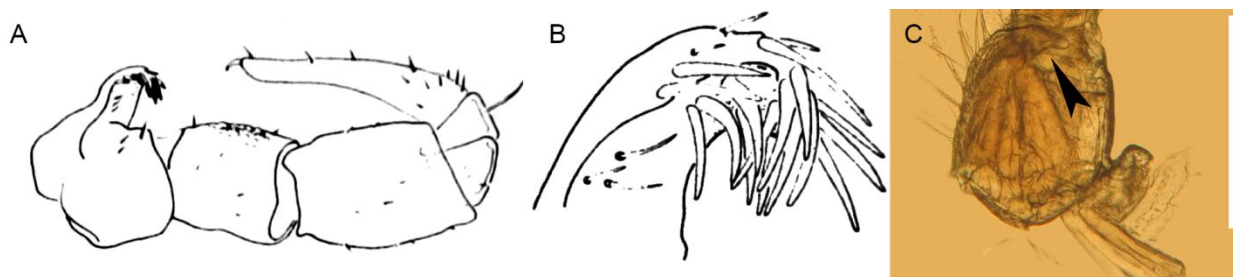


Slika 33. **A. i B.** *Caucaseuma kelasuri*, holotip iz Abhazije. **A.** Noga 3. **B.** Noga 4. **C.** *Heterocauseuma longicorne*, paratip mužjak iz Abhazije, noga 5. **D-F.** *Belbogosoma sribogi*, holotip iz Srbije. **D.** Noga 7. **E.** Noga 5. **F.** Noga 6. **G.** *Herculina polysagittae*, holotip iz Gruzije, noga 6. Skale 0,4 mm za **A.** i **B.**, 0,2 mm za **C.** i **G.**, 0,5 mm za **D-F.** **A-C.**, i **G.** prema Antić i Makarov (2016), **D-F.** prema Antić *et al.* (2014).

Za razliku od petog i šestog para nogu koji imaju taksonomski i sistematski značaj samo kod malog broja taksona među antroleukozomatidama, daleko informativniji je sedmi par nogu koji se kod mnogih taksona, pored sabljolikog tarzusa, razvijenog u manjoj ili većoj meri, karakterističnog za gotovo sve vrste (slika 33D), karakteriše određenim nastavcima, naročito na koksama, ali i drugim podomerama. Ovi nastavci i strukture slične nastavcima na podomerama sedmog para nogu mužjaka se u toku evolucije anthroleukozomatida pojavljuju nasumično kod predstavnika različitih grupa. Interensantno je istaći da nastavci na koksama postoje samo kod

određenih predstavnika antroleukozomatida sa Kavkaza, dok su iste strukture odsutne kod svih do sada opisanih formi sa Balkanskog ili Apeninskog poluostrva. Kod formi sa Kavkaza, strukture u vidu manje ili više izraženih koksalnih nastavaka na sedmom paru nogu ili nastavcima sličnih struktura javljaju se nasumično u gotovo svim kompleksima poznatim sa ove teritorije, izuzev kompleksa *Dentatosoma*. Ove strukture su različito razvijene kod različitih taksona i u najvećem broju slučajeva su specifične za vrstu, i stoga predstavljaju veoma bitan taksonomski karakter. Na nivou roda, ove strukture na koksama postoje kod šest kavkaskih rodova koji imaju više od jednog predstavnika.

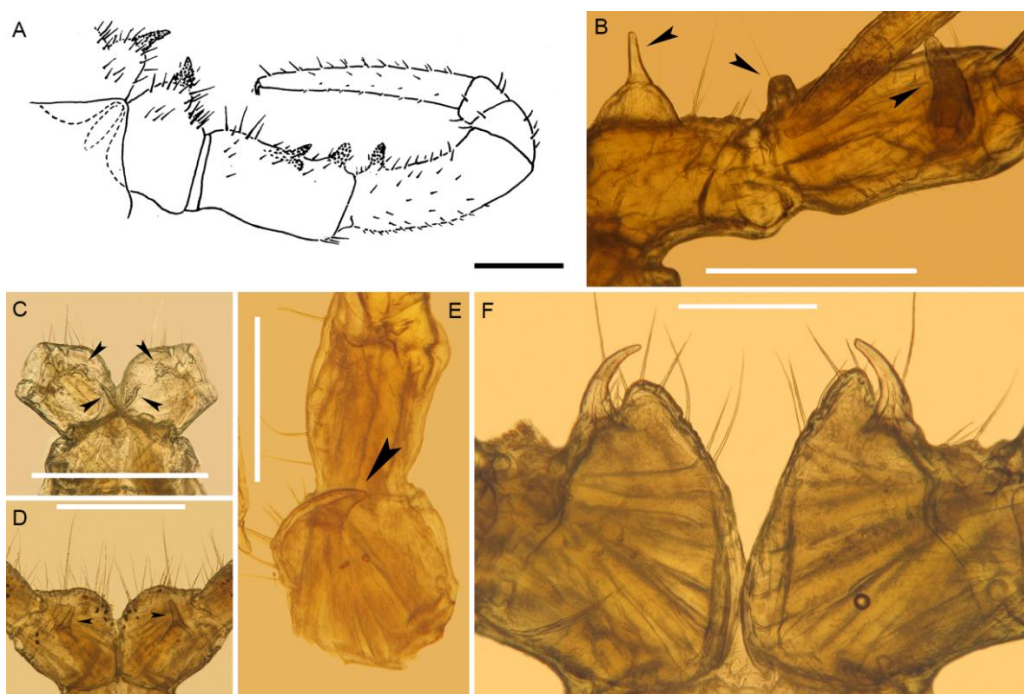
U okviru *Alloiopus* kompleksa, koksalni nastavak postoji kod monotipskog roda *Alloiopus* i kod jedne od dve vrste roda *Golovatchosoma* — *G. bacillichaetum*. Kod oba taksona, koksalni nastavak na sedmom paru je u obliku roga (slika 34), s tim što je kod *A. solitarius* ovaj rog prekriven karakterističnim kratkim i zadebljalim setama. On kao takav ne postoji kod drugih antroleukozomatida. Treća i poslednja vrsta ovog kompleksa, druga u rodu *Golovatchosoma* — *G. bacillichaetum* se karakteriše potpunim odsustvom ovakve strukture na koksama sedmog para nogu.



Slika 34. **A. i B.** *Alloiopus solitarius*, mužjak iz Irana. **A.** Noga 7. **B.** Koksalni rog noge 7. **C.** *Golovatchosoma bacillichaetum*, holotip iz Jermenije, koxa noge 7 sa koksalnim rogom. **A. i B.** prema Shear (1988), **C.** Prema Antić & Makarov (2016). Skala za **C.** 0,2 mm.

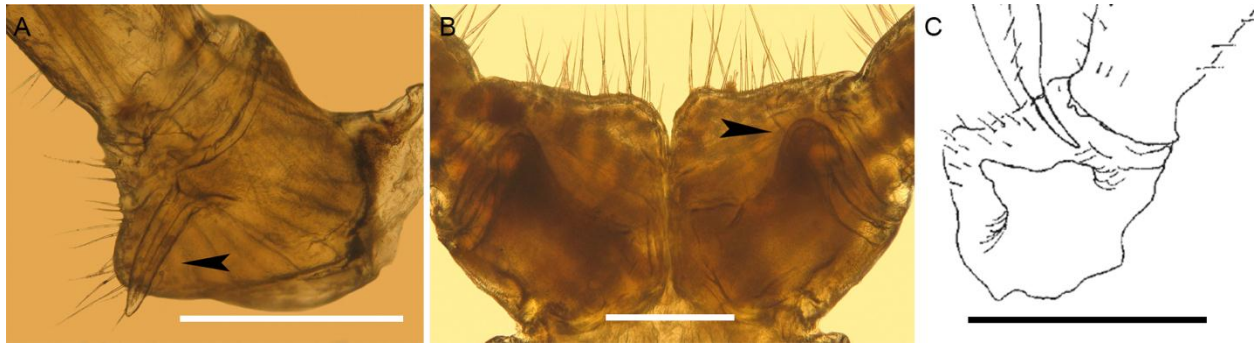
Kod taksonima najbrojnijeg kavkaskog kompleksa *Caucaseuma*, koksalni nastavci na sedmom paru nogu mužjaka se javljaju kod svih rodova, sem monotipskog roda *Alpinella*. Ove strukture su različitog oblika kod različitih vrsta *Caucaseuma* kompleksa. Monotipski rod *Adshardicus* se karakteriše kratkim, trouglastim, nazubljenim nastavkom koji se nalazi na malom unutrašnjem ispupčenju koxi sedmog para nogu mužjaka (slika 35A). Takođe, monotipski rod *Brachychaetosoma* poseduje veoma neobičan trnoliki nastavak koji se nalazi na vrhu okruglastog ispupčenja (slika 35B). U okviru roda *Caucaseuma*, sa sedam vrsta, koksalni nastavci na

koksama sedmog para nogu postoje samo kod dve vrste — *C. elephantum* koja poseduje trnoliki nastavak smešten na središnjem delu kokse sa posteriorne strane (slika 35D), i *C. fanagoriyskaya* sa malim, trouglastim, nazubljenim nastavkom (slika 35C). Oba predstavnika *Caucasominorus* roda odlikuje koksalni nastavak u obliku roga, sličan onom koji postoji kod vrste *G. bacillichætum* i još nekih taksona (slika 35E). Koksalni nastavak u vidu tankog roga karakteriše monotipski rod *Georgiosoma*, koji pored njega poseduje i dodatno trouglasto ispupčenje na koksama sedmog para nogu (slika 35F).



Slika 35. **A.** *Adshardicus strasseri*, noga 7. **B.** *Brachychaetosoma turbanovi*, holotip iz Abhazije, noga 7. **C.** *Caucaseuma fanagoriyskaya*, paratip mužjak iz Rusije, kokse noge 7. **D.** *C. elephantum*, holotip iz Rusije, kokse noge 7. **E.** *Caucasominorus polylobatus*, paratip mužjak iz Jermenije, koksa noge 7. **F.** *Georgiosoma bicornutum*, paratip mužjak iz Gruzije, kokse noge 7. **A.** prema Golovatch (1981), **B-F.** prema Antić & Makarov (2016). Skale 0,4 mm za **A-D.**, 0,2 mm za **E.** i **F.**

Sva tri predstavnika *Heterocaucaseuma* kompleksa se karakterišu prisustvom koksalnih nastavaka na sedmom paru nogu, koji je specifičan za vrstu. Kod vrste *H. longicorne* on je u vidu zaobljenog ispupčenja, kod *H. mauriesi* gotovo trouglastog širokog nastavka, a kod *H. feminaepectorem* u formi tanke, lanseolatne strukture (slika 36).



Slika 36. Kokse noge 7 roda *Heterocauseuma*. **A.** *H. feminaepectorum*, paratip mužjak iz Rusije. **B.** *H. longicorne*, paratip mužjak iz Abhazije. **C.** *H. mauriesi*, holotip iz Abhazije. Skale 0,4 mm za **A.**, 0,2 mm za **B.**, 0,5 mm za **C.** **A.** i **B.** prema Antić & Makarov (2016), **C.** modifikovano prema Golovatch & Makarov (2011).

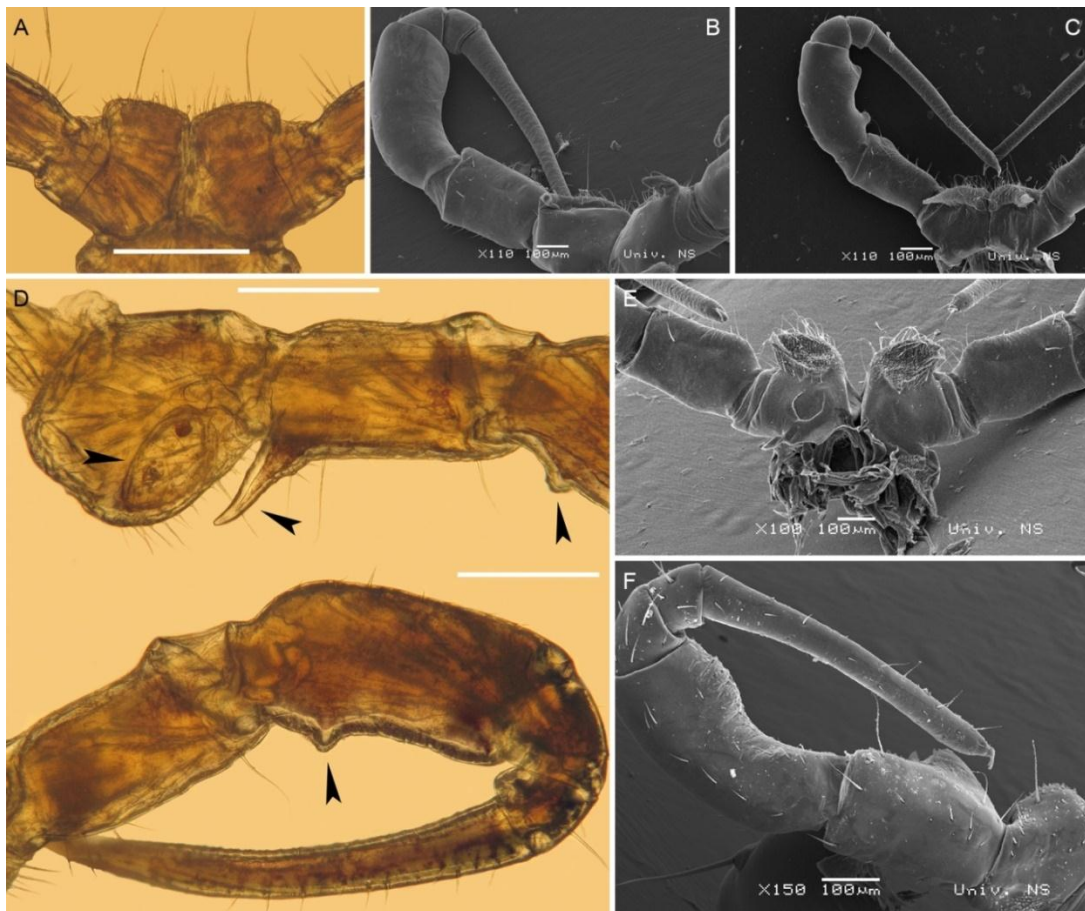
Interesantna građa koksi sedmog para nogu mužjaka je registrovana kod roda *Paranotosoma*, koji uključuje tri vrste. Vrsta *P. subrotundatum* se karakteriše prisustvom po dva kratka koksalna nastavka na sedmom paru nogu mužjaka (slika 37A). Jedan od njih je lociran mezalno, na distalnom delu kokse, kao kod roda *Adshardicus*, dok drugi zauzima središnji deo kokse i u vidu je male, trouglaste, nazubljene strukture slično kao kod *C. fanagoriyskaya*. Kod *P. cordatum*, kokse sedmog para nogu nose samo rudimente ovih nastavaka (slika 37B), da bi kod *P. attemsi* postojao samo rudiment nastavka smeštenog na središnjem delu kokse (slika 37C).



Slika 37. Kokse noge 7 roda *Paranotosoma*. **A.** *P. subrotundatum*, paratip mužjak iz Rusije. **B.** *P. cordatum*, paratip mužjak iz Gruzije. **C.** *P. attemsi*, holotip iz Gruzije. Skale 0,2 mm. Prema Antić & Makarov (2016).

Pored sličnosti u građi anteriornih i posteriornih gonopoda, postojanje sličnih kokslnih nastavaka između roda *Adshardicus* i nekih predstavnika rodova *Causeuma* i *Paranotosoma*, je potencijalno još jedan dokaz da se radi o srodnim taksonima, koji predstavljaju zasebnu podgrupu u okviru *Causeuma* kompleksa.

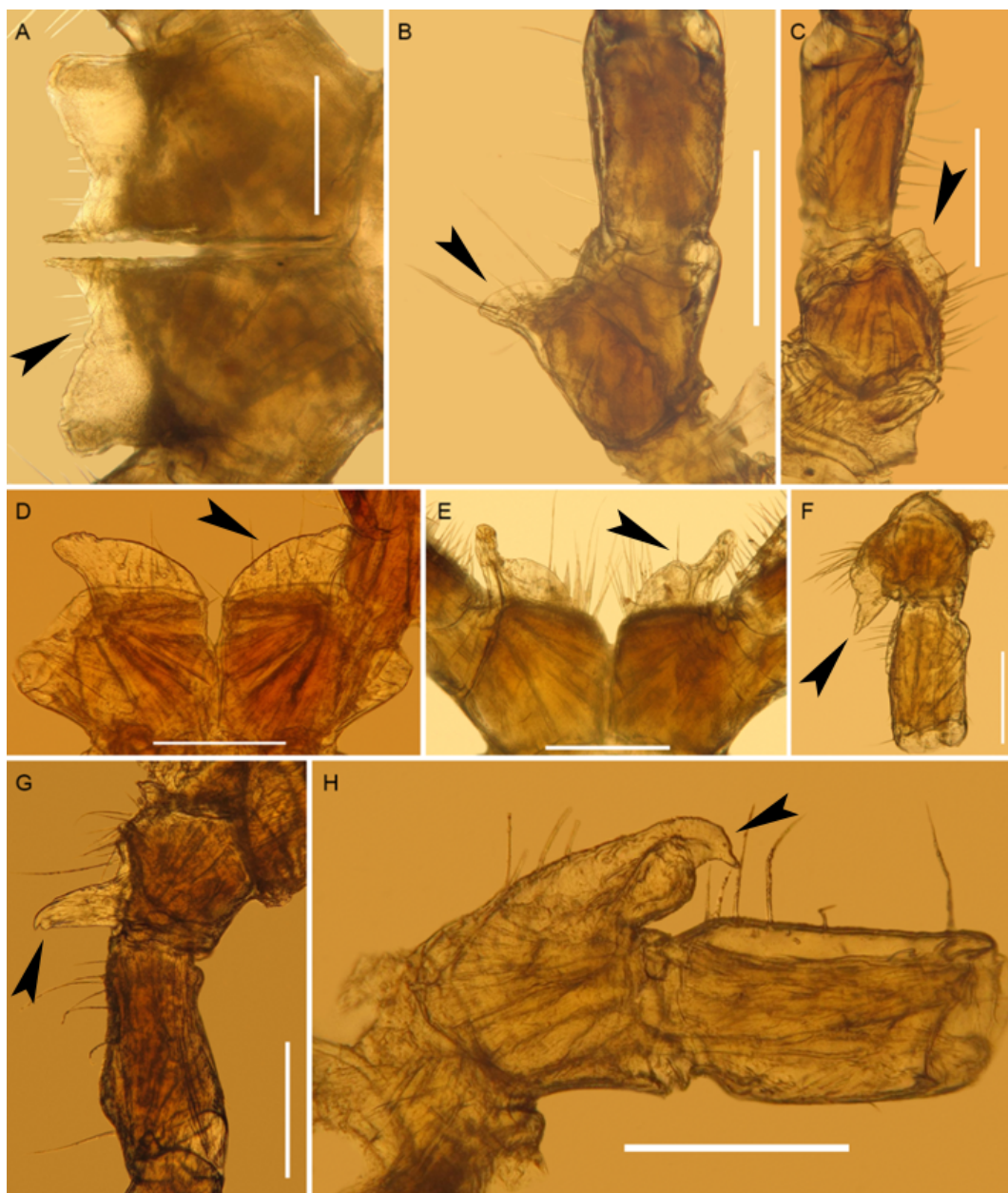
Koksalni nastavci sedmog para nogu se nepravilno javljaju i u okviru roda *Metamastigophorophyllon*. Vrste *M. giljarovi* i *M. hamatum* imaju gotovo identične koksalne nastavke koji su „udruženi“ sa setoznim ispupčenjem na koksama i usmereni lateralno (slika 38B, C). Vrsta *M. martensi* poseduje samo snažno razvijeno koksalno ispupčenje, koje je prekriveno brojnim setama (slika 38E). Setozno koksalno ispupčenje, ali u manjoj meri razvijeno nego ista struktura kod prethodno pomenutih predstavnika roda *Metamastigophorophyllon*, karakteriše i rod *Enghoffiella* u okviru istoimenog kompleksa (slika 38A).



Slika 38. **A.** *Enghoffiella insolita*, holotip iz Rusije, kokse nogu 7. **B.** *Metamastigophorophyllon giljarovi*, mužjak iz Abhazije, noga 7. **C.** *M. hamatum*, paratip mužjak iz Gruzije, noga 7. **D.** *M. lamellohirsutum*, holotip iz Gruzije, noga 7. **E.** *M. martensi*, mužjak iz Azerbejdžana, noge 7. **F.** *M. torsivum*, mužjak iz Gruzije, noga 7. Skala 0,2 mm za **A.** i **D.** Prema Antić & Makarov (2016).

Veoma interesantne koksalne nastavke sedmog para nogu poseduju predstavnici *Flagellophorella* kompleksa. Sva četiri roda, koja su za sada svrstana u ovaj kompleks, poseduju manje ili više snažno razvijene lamelarne nastavke. Ovi nastavci su kod rodova *Acanthophorella*

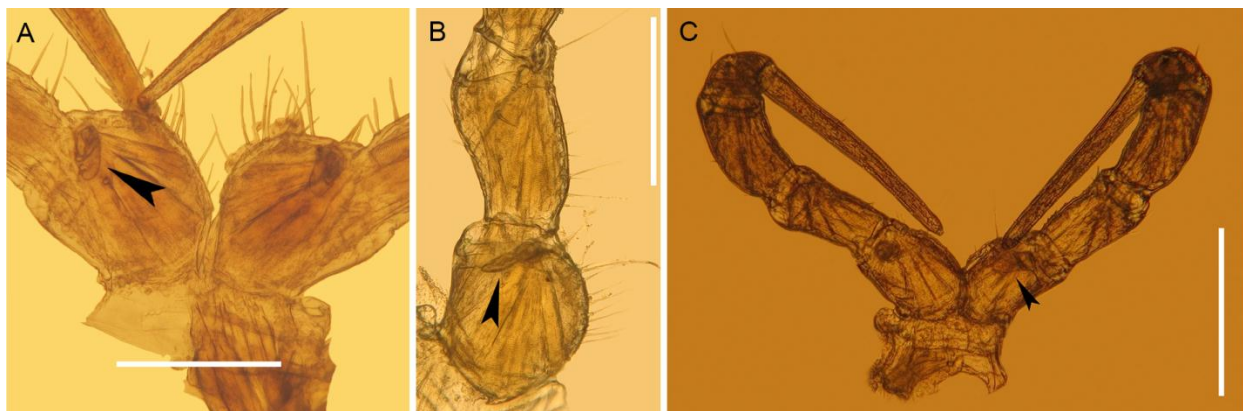
i *Pseudoflagellophorella* mnogo širi i kraći u odnosu na monotipske rodove *Cryptacanthophorella* i *Flagellophorella*, i zauzimaju skoro čitav distalni deo koksi, dok su oni kod dva poslednje pomenuta roda znatno uži i izduženiji. Ovi nastavci *Flagellophorella* kompleksa su species-specifični (slika 39).



Slika 39. Kokse noge 7 predstavnika *Flagellophorella* kompleksa. **A.** *Acanthophorella barjadzei*, holotip iz Gruzije. **B.** *A. chegemi*, paratip mužjak iz Gruzije. **C.** *A. irystoni*, holotip iz Rusije. **D.** *Pseudoflagellophorella eskovi*, holotip iz Azerbejdžana. **E.** *P. mirabilis*, holotip iz Abhazije. **F.** *P. papilioformis*, mužjak iz Azerbejdžana. **G.** *Cryptacanthophorella manubriata*, holotip iz Gruzije. **H.** *Flagellophorella hoffmani*, paratip mužjak iz Rusije. Skala 0,2 mm. Prema Antić & Makarov (2016).

Ukoliko bi se vrsta *Anamastigona matsakisi* prebacila u ovaj kompleks, onda bi to bila jedina vrsta koja se karakteriše odsustvom ovih struktura, jer se u radu koji uključuje njen opis ne navodi da sedmi par nogu ima neke osobenosti, sem uvećanih podomera. Lamelarna struktura sa setama, ali znatno slabije razvijena u odnosu na predstavnike ovog kompleksa, postoji na koksama monotipskog roda *Ratcheuma* iz istoimenog kompleksa.

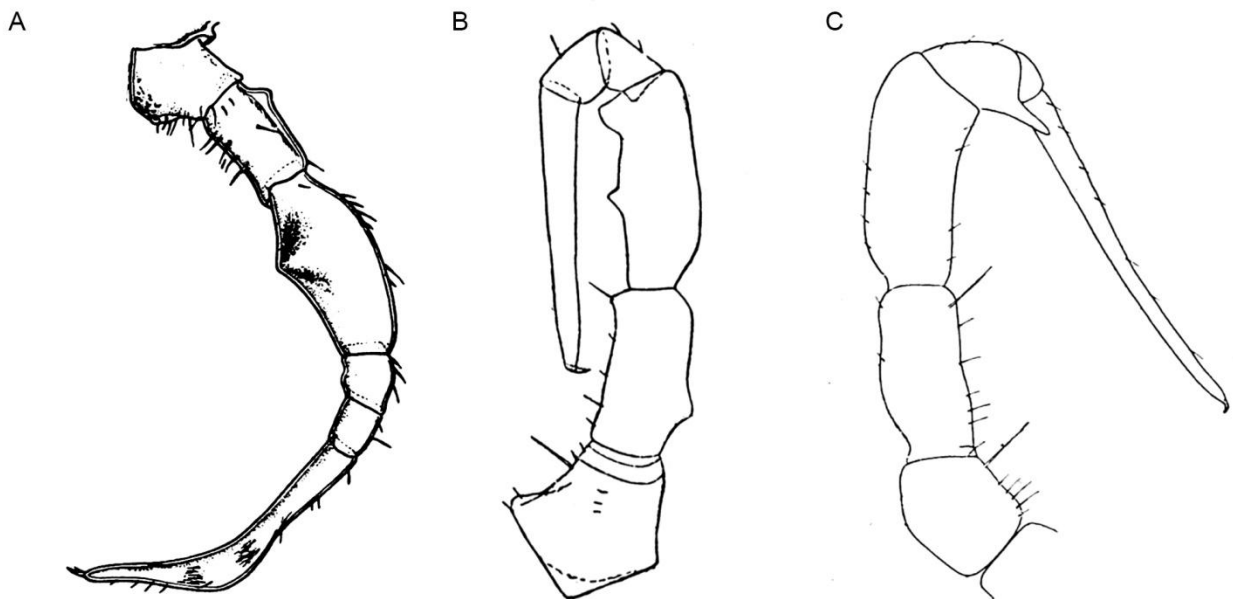
Na kraju, oba predstavnika *Herculina* roda, kao i jedini predstavnik roda *Vegrandosoma*, istoimenih kompleksa, karakterišu se koksalnim nastavcima sedmog para nogu koji su u vidu roga (slika 40), kao i kod predstavnika *Caucasominorus* roda i vrste *Golovatchosoma bacillichaetum*.



Slika 40. **A.** *Herculina polysagittae*, holotip iz Gruzije, kokse noge 7. **B.** *H. oligosagittae*, holotip iz Gruzije, deo noge 7. **C.** *Vegrandosoma tabacarui*, paratip mužjak iz Rusije. Skala 0,2 mm. Prema Antić & Makarov (2016).

Pored nastavaka na koksama sedmog para nogu mužjaka, koji se javlja kod mnogih taksona sa Kavkaza, samo kod malog boja vrsta se sedmi par nogu karakteriše i nastavcima na prefemuru i/ili femuru, ali i postfemuru. Među balkanskim formama, strukture slične nastavcima postoje kod najmanje tri taksona. Vrsta *Anthroleucosoma spelaeum* se karakteriše prisustvom eksteriorne bazalne ekstenzije na prefemuru i interiorne ekstenzije na femuru (slika 41A). Kod vrste *Bulgarosoma bureschi* se javljaju slične strukture, uz dodatak još jednog nastavka na distalnom, unutrašnjem delu femura (slika 41B). Na kraju, vrsta *Troglodiscus meridionale* se karakteriše kratkim nastavkom sa unutrašnje strane femura. U okviru porodice Anthroleucosomatidae jedino se tri predstavnika roda *Anamastigona*, nekada svrstavanih u podrod *Antrodicus*, karakterišu prisustvom distalnog, šiljatog nastavka na postfemuru sedmog

para nogu (slika 41C). Za četvrtu vrstu iz ove grupe struktura sedmog para nogu u originalnom opisu nije data, ali je najverovatnije iste strukture. Ovo je još jedan od dokaza da za te četiri vrste treba ponovo uspostaviti rod *Antrodicus*. Modifikovani prefemuri i/ili femuri se javljaju i kod malog broja vrsta antroleukozomatida sa Kavkaza, kao i koksalni nastavci, takođe nepravilno. Nastavci na obe podomere, i prefemuru i femuru, karakterišu dva taksona — *Adshardicus strasseri*, koji poseduje kratke, nazubljene, trouglaste nastavke (slika 35A) i *Metamastigophorophyllon lamellohirsutum* sa veoma karakterističnim, dugim i oštrim bazalnim nastavkom na prefemuru i kratkim nastavkom na femuru (slika 38D). Karakteristične nastavke na prefemuru poseduje monotiski rod *Brachychaetosoma*. Ovaj takson poseduje dva roga, distalni i proksimalni, koji su međusobno suprotno orijentisani i između kojih uleže distalni deo tarzusa sedmog para nogu (slika 35D). Pored ovog roda, modifikacijama na prefemuru se karakterišu i *Caucasuema lohmanderi*, koja poseduje veoma neobičan prefemur koji se karakteriše snažno razvijenim, mezalnim, nazubljenim ispupčenjem u bazalnoj polovini, kao i *Metamastigophorophyllon torsivum* koji poseduje masivno, trouglasto ispupčenje na istoj podomeri (slika 38F). Jedini predstavnik kavkaskih antroleukosomatida sa modifikacijama na femuru, ali ne i prefemuru, je *Metamastigophorophyllon hamatum* sa dva kratka nastavka (slika 38C).

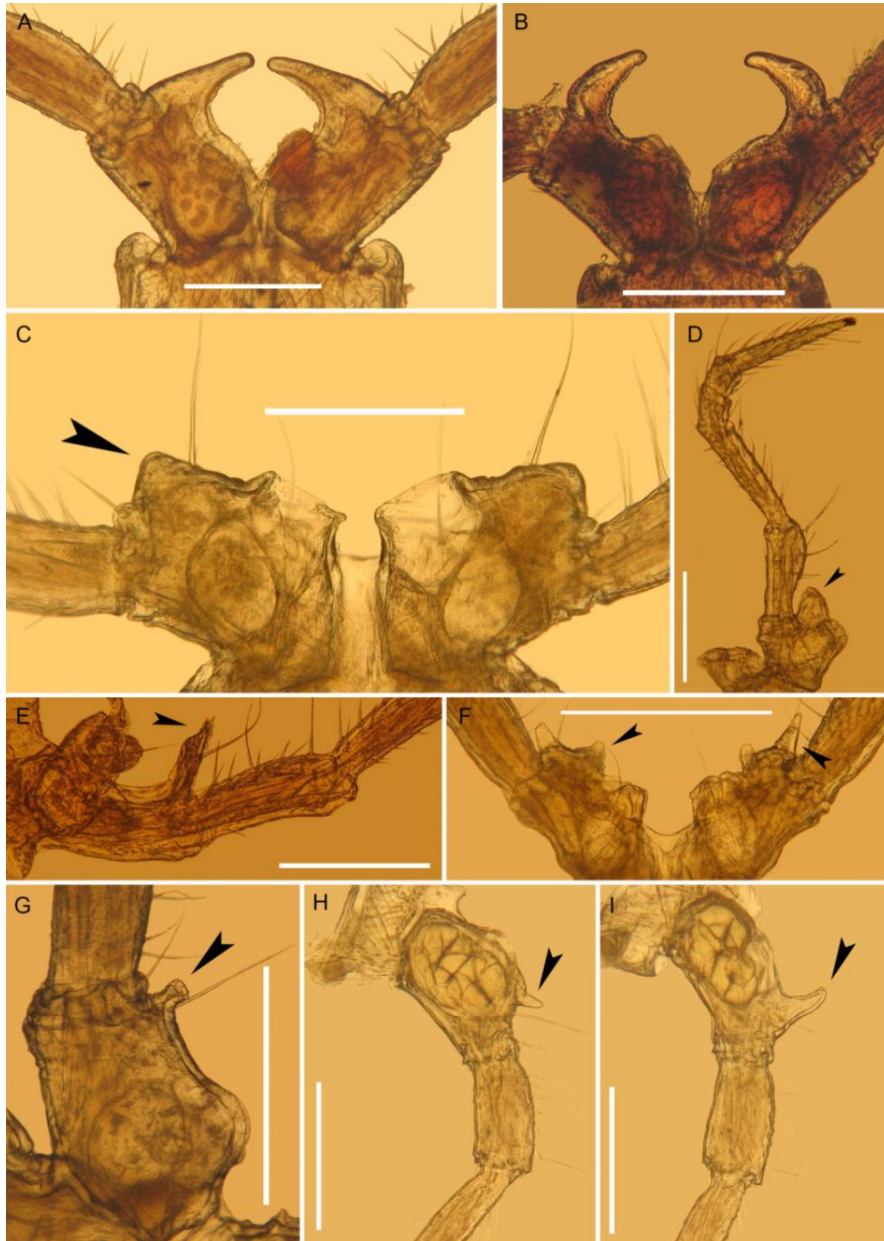


Slika 41. Noga 7. **A.** *Anthroleucosoma spelaum*, prema Ceuca (1964). **B.** *Bulgarosoma bureschi*, prema Verhoeff (1926). **C.** *Anamastigona alba*, prema Strasser (1960).

Na osnovu prethodno iznetog, jasno je da nastavci sedmog para nogu mužjaka, naročito koksalni, imaju veoma velik informacijski značaj u taksonomskom smislu, jer se pokazalo da su takve strukture kod najvećeg broja predstavnika species-specifične, i gotovo da imaju istu važnost kao i gonopode prilikom identifikacije vrsta anthroleukozomatida. Kod manjeg broja taksona, iz različitih kompleksa, koksalne strukture imaju istu ili sličnu građu, u obliku roga, te ista ne može poslužiti za distinkciju vrsta. Imajući u vidu da se ove strukture nepravilno javljaju unutar različitih kompleksa, ali i rodova, moguće je da se radi o apomorfnim karakteristikama koji su nastali više puta nezavisno u toku evolucije.

Kao što je ranije navedeno u ovoj tezi, od interesa je pomenuti 10. i 11. par nogu mužjaka. Oba para nogu kod antroleukozomatida izgledaju manje-više kao ostatak nogu za hodaње, s tim što za razliku od svih ostalih nogu poseduju koksalne šupljine sa koksalnim vezikulama (slika 42). Prisustvo koksalnih žlezda na 10. i 11. paru nogu ne karakteriše samo mužjake antroleukozomatida, već i ogroman broj drugih, nesrodnih porodica unutar reda Chordeumatida. Prisustvo žlezdi na koksama postgonopodalnih nogu danas karakterišu dve grupe koje su primitivnije u odnosu na hordeumatide — Callipodida i Platydesmida, te se prisustvo ovih žlezda na 10. i 11. paru kod većine porodica hordeumatida može smatrati simpleziomorfnom odlikom, a njihov gubitak na jednom od ova dva para, ili sklerotizacija istih na 10. paru se mogu smatrati izvedenijim karakterom. Pored prisustva koksalnih žlezda, ova dva para nogu se mogu karakterisati i prisustvom koksalnih nastavaka. Ovi nastavci kod antroleukozomatida, u okviru roda (sa jednim izuzetkom), mogu postojati na koksama oba para, na samo jednom paru, ili mogu u potpunosti da odsustvuju. Zbog toga su značajan karakter za dijagnostifikovanje rodova i grupa rodova. Interesantno je da, kao što je slučaj sa prisustvom/odsustvom koksalnog nastavka na sedmom paru nogu, u određenom stepenu postoji pravilnost između balkanskih i kavkaskih formi, u tom smislu da gotovo svi balkanski i italijanski taksoni imaju koksalni nastavak samo na 11. paru nogu. Nekoliko predstavnika *Anamastigona* kompleksa se karakteriše prisustvom dva nastavka na koksama 11. para nogu. Izuzetak je vrsta *Anamastigona matsakisi* koja se, kao i mali broj kavkaskih formi, karakteriše prisustvom koksalnih nastavaka na oba para nogu. Ovo je potencijalno još jedan od dokaza da za ovaj takson treba uspostaviti novi rod koji bi bio peti član kompleksa *Flagellophorella*. Građa ova dva para nogu kod vrste *Stygiosoma beroni* nije poznat. Za razliku od apeninsko-balkanskih taksona, kavkaski taksoni su mnogo „raznovrsniji“ u pogledu građe koksi 10. i 11. para nogu, pri

čemu se samo dva roda karakterišu koksalmim nastavcima u obliku rogova na 11. paru nogu — *Golovatchosoma* i *Dentatosoma* (slika 42A, B), dok najveći broj rodova ima koksalne nastavke ili koksalna ispupčenja na 10. paru nogu.



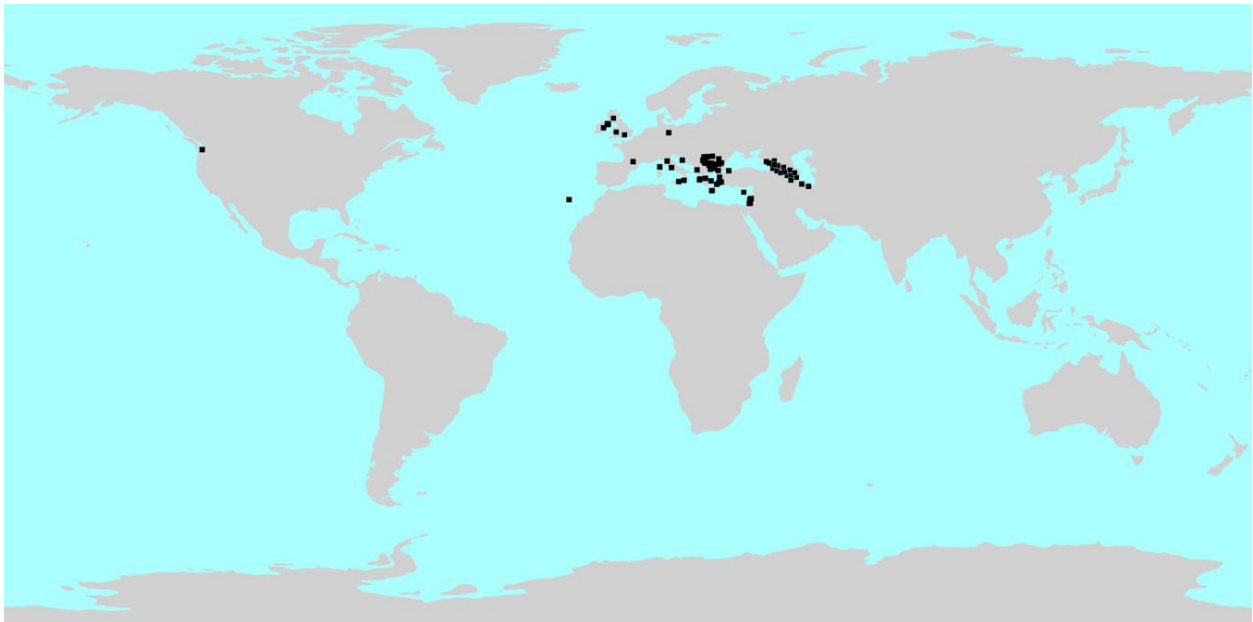
Slika 42. Izgled koksi 10. i 11. para nogu nekih antroleukozomatida. **A.** *Golovatchosoma trichochaetum*, holotip iz Jermenije, kokse 11. **B.** *Dentatosoma magnum*, kokse 11. **C.** *Acanthophorella barjadzei*, holotip iz Gruzije, kokse 10. **D.** *Flagellophorella hoffmani*, paratip iz Rusije, noga 10. **E.** *Pseudoflagellophorella eskovi*, holotip iz Azerbejdžana, deo noge 10. **F.** *Brachychaetosoma turbanovi*, holotip iz Abhazije, kokse 10. **G.** *Heterocauseuma feminaepectorum*, paratip iz Rusije, koksa 10. **H.** i **I.** *Caucasominorus polylobatus*, paratip iz Jermenije. **H.** Deo noge 10. **I.** Deo noge 11. Skale 0,4 mm za **F.** i **G.**, 0,2 mm za ostale. Prema Antić & Makarov (2016).

Svi predstavnici *Enghoffiella* i *Flagellophorella* kompleksa se karakterišu nastavcima ili ispupčenjima na 10. paru nogu (slika 42C-E), pri čemu su isti dobro razvijeni kod rodova *Metamastigophorophyllon* i *Pseudoflagellophorella*, dok su kod ostalih rodova ova dva kompleksa slabije izraženi, kraći ili u formi ispupčenja. Takođe, rod *Ratcheuma* iz istoimenog kompleksa se karakteriše slabo izraženim strukturama u vidu koksalnih ispupčenja. U okviru *Caucaseuma* kompleksa nastavcima samo na 10. paru se karakteriše rod *Brachychaetosoma* koji poseduje karakteristično koksalno ispupčenje sa dva nastavka (slika 42F), i rod *Heterocaucaseuma*, gde *H. feminaepectorum* ima mali koksalni nastavak prekriven bradavicama, dok preostale dve vrste imaju nastavke u obliku roga (slika 42G); veoma mala, slabo uočljiva ispupčenja postoje i na koksama 11. para kod *H. longicorne*. Pored ova dva roda sa nastavcima na koksama 10. para, među predstavnicima *Caucaseuma* kompleksa postoje i rodovi sa koksalnim nastavcima na oba para, kao i rodovi koji su u potpunosti lišeni ovih struktura. Monotipski rod *Adshardicus* ima rogoliki koksalni nastavak na 11. paru, a kratak, nazubljen nastavak na 10, pored toga na oba para nogu poseduje i kratke, nazubljene nastavke na distalnim delovima prefemura. Kao prethodni rod i rod *Caucasominorus* ima rogolike nastavke na 11, a kratak nastavak ili ispupčenje na 10. paru (slika 42H, I), dok se monotipski rod *Georgiosoma* karakteriše dobro razvijenim, rogolikim nastavkom na 10, a kratkim na 11. paru. Monotipski rod *Alloioopus* poseduje dobro razvijene rogolike nastavke, dok rod *Herculina* ima veoma kratke nastavke na koksama oba para. Na kraju rodovi *Alpinella*, *Caucaseuma*, *Paranotosoma* i *Vegrandosoma* sa Kavkaza, kao i monotipski rod *Leschius* su jedini rodovi bez nastavaka na koksama 10. i 11. para nogu. Za razliku od koksalnih nastavaka sedmog para nogu, koji mogu da prisustvuju ili odsustvuju u okviru istog roda, prisustvo nastavaka na koksama 10. i/ili 11. para, kao i njihovo potpuno odsustvo, je karakteristično za rod, pri čemu njihova struktura može biti od velikog informacionog značaja u sistematskom smislu.

Na osnovu mnogobrojnih preklapanja karaktera, ne samo između taksona unutar porodice Anthroleucosomatidae, već i između porodica unutar reda Chordeumatida, postavlja se pitanje da li se susrećemo sa velikim brojem paralelizama unutar reda ili još uvek nismo uspeli da pronađemo prave karaktere za jasno grupisanje taksona, pri čemu postoji velika verovatnoća da će u budućnosti neki telesni karakteri, a ne samo struktura gonopoda koja je očigledno veoma podložna homoplazijama, pružiti mnogo dokaza o filogeniji unutar grupe.

3.2. Biogeografija predstavnika porodice Anthroleucosomatidae

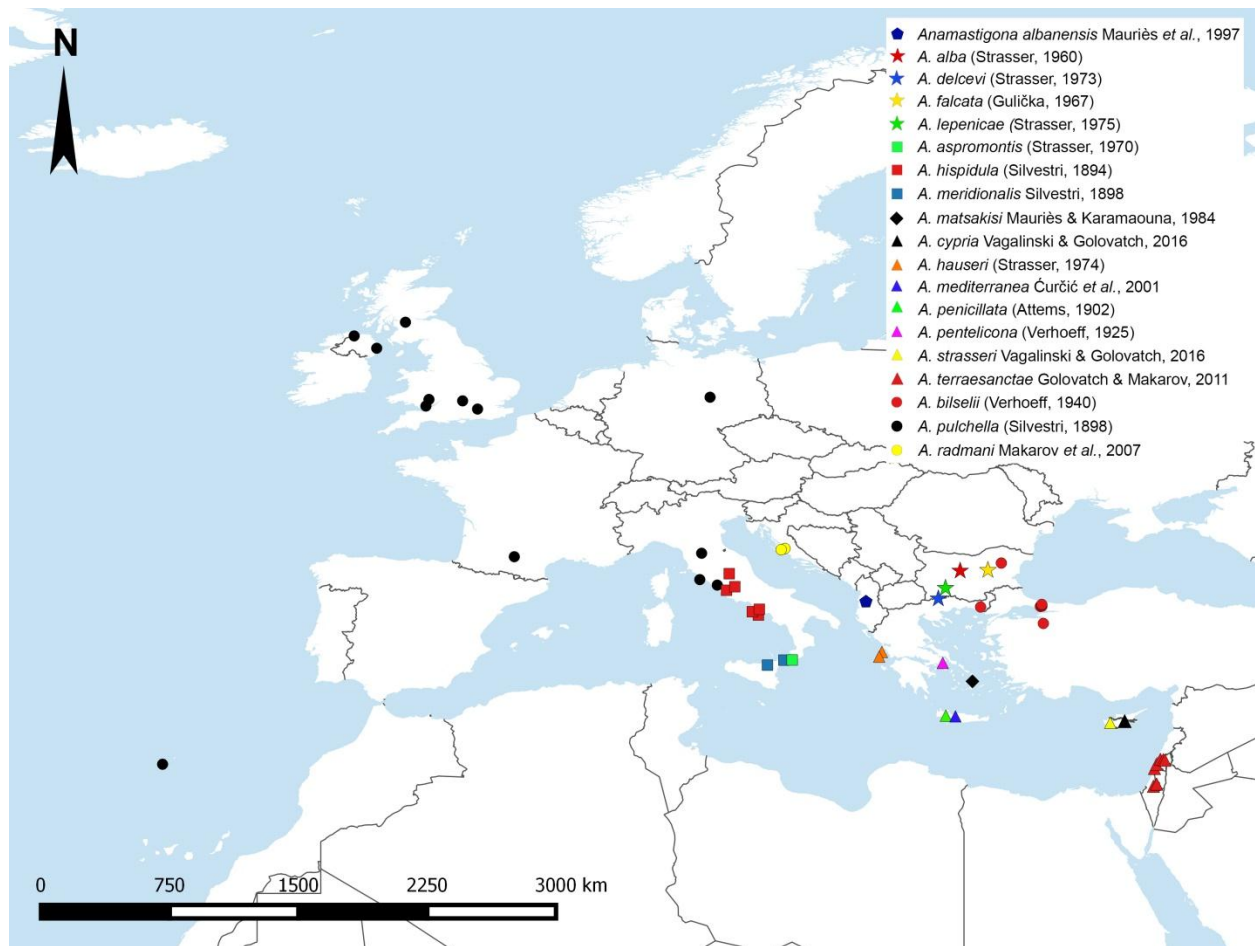
Na osnovu prethodno iznetog, uz isključivanje nekih taksona, porodica Anthroleucosomatidae uključuje 35 rodova i 84 vrste, i pokazuje široku, disjunktну distribuciju u Holarktičkoj biogeografskoj oblasti (slika 43), sa najvećim brojem predstavnika u Palearktičkoj regiji, i to isključivo u oblasti zapadnog Palearktika. Samo je jedan predstavnik poznat iz Nearktičke regije, na zapadnoj obali Severne Amerike. Rod *Ghilarovia*, koji je ovde isključen iz antroleukozomatida, je bio jedini takson, uključen u ovu porodicu, koji naseljava istočni Palearktik. Ukoliko bi u budućoj reviziji monotipski rod *Leschius* bio isključen iz porodice Anthroleucosomatidae, što je izvesno, moglo bi se reći da su predstavnici antroleukozomatida vezani isključivo za oblast zapadnog Palearktika, sa centrima diverzifikacije na Balkanskom poluostrvu i Kavkazu.



Slika 43. Globalna distribucija predstavnika porodice Anthroleucosomatidae.

Od ukupno 12 prepoznatih kompleksa rodova u okviru porodice Anthroleucosomatidae, čak osam je vezano isključivo za teritoriju Kavkaza *sensu lato*, dva kompleksa su vezana isključivo za Balkansko poluostrvo, *Leschius* kompleks sa istoimenim monotipskim rodом naseljava zapadnu obalu Severne Amerike, dok kompleks *Anamastigona* sa istoimenim rodом ima najširu distribuciju.

Kompleks *Anamastigona*, kao što je navedeno ranije, uključuje 19 vrsta, pri čemu su sve trenutno smeštene u rod *Anamastigona*. Ovaj, poglavito severno mediteranski rod pokazuje najširu distribuciju u okviru antroleukozomatida, uključujući predstavnike koji su nativni na Apeninskom i Balkanskom poluostrvu, mnogim ostrvima Grčke, na Kipru i Bliskom istoku i sa jednim predstavnikom antropogeno raširenim i u zapadnim regionima Evrope (slika 44). Najveći broj predstavnika ove grupe ima manje ili više ograničenu distribuciju.



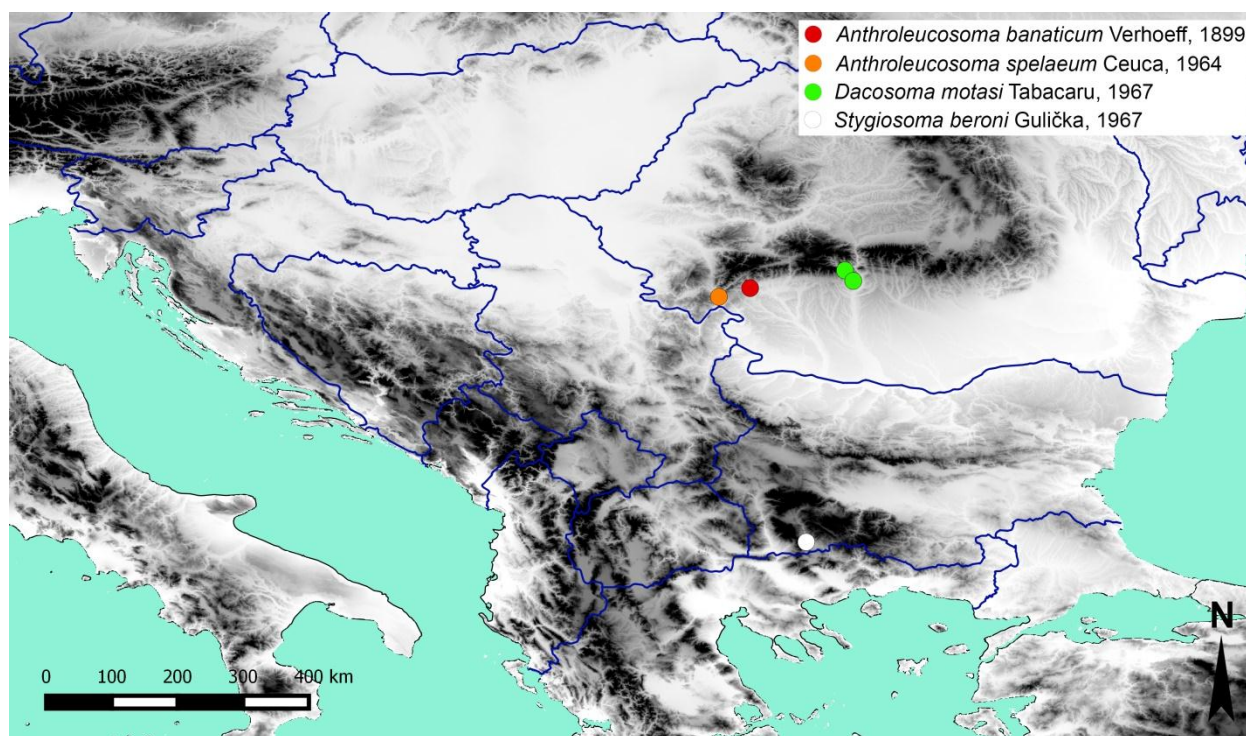
Slika 44. Distribucija predstavnika kompleksa *Anamastigona*.

Anamastigona kompleks je podeljen na pet grupa vrsta. Prva grupa uključuje četiri vrste koje su ranije bile prepoznate u okviru podroda *Antrodicus*. Sve četiri vrste ove grupe su endemiti poznati iz svega nekoliko pećina na Staroj planini i Rodopima u Bugarskoj (slika 44). Druga grupa uključuje takođe samo jednu, po mnogo čemu karakterističnu vrstu *A. albanensis*, koja je poznata samo sa tipskog lokaliteta u blizini sela Petrelë, Tirana u Albaniji (slika 44).

Treća gupa uključuje tri veoma slične vrste sa veoma disjunktним arealom. Iz ove grupe, samo je vrsta *A. radmani* sa uskom distribucijom na severu Dalmacije, Hrvatska (slika 44), dok preostale dve vrste pokazuju širu distribuciju. Vrsta *A. bilselii* je poznata sa nekoliko lokaliteta: u severoistočnom delu Bugarske, trakijskom delu Grčke i severozapadnom delu Turske (slika 44). Takođe, ova vrsta najverovatnije naseljava još neka ostrva u Egejskom moru neposredno uz teritoriju Turske. Poslednja vrsta iz ove grupe, *A. pulchella*, je ujedno i vrsta sa najširokom distribucijom u okviru porodice Anthroleucosomatidae. Ova vrsta ima disjunktни areal u zapadnoj Evropi: ostrvo Madeira, južna Francuska, centralna i južna Italija, centralni deo Nemačke, Severna Irska, jugoistok Engleske, zapadnocentralni deo Škotske i južni deo Velsa (Gregory *et al.* 2015) (slika 44). Imajući u vidu da su svi ostali predstavnici roda *Anamastigona* vezani isključivo za mediteranski region, jasno je da je ova vrsta nativna u centralnoj i južnoj Italiji, dok je u ostalim delovima Evrope raširena antropohorno. Realno je očekivati da će u budućnosti ova vrsta biti pronađena i u mnogim drugim zemljama Evrope. Tri prethodne pomenute vrste su veoma slične u pogledu građe gonopodalnog aparata, sa veoma malim razlikama, te nije isključeno, kao što je pomenuto u prethodnom potpoglavlju, da se ovde u stvari radi o jednoj široko rasprostranjenoj vrsti sa disjunktним arealom. Četvrta grupa uključuje tri vrste poznate sa nekoliko lokaliteta u centralnoj i južnoj Italiji i sa Sicilije (slika 44). Kao i kod prethodne grupe, sve tri vrste imaju veoma slično građene gonopode, pa nije isključeno da se radi o jednoj varijabilnoj vrsti. Poslednja, peta gupa uključuje najveći broj vrsta i ujedno je i najkompleksnija grupa koja na osnovu građe gonopoda i biogeografije može da se podeli na dve podgrupe. Prva uključuje četiri vrste — *A. mediterranea*, *A. penicillata*, *A. pentelicon* i provizorno *A. hauseri*, koje naseljavaju Grčku, dok druga podgrupa uključuje tri vrste — *A. cypria*, *A. strasseri* i *A. terraesanctae* koje naseljavaju Kipar i Izrael (slika 44). Od ukupnog broja vrsta u okviru kompleksa *Anamastigona*, osam je vezano za Balkansko poluostrvo, pri čemu se vrsta *A. bilselii* može naći i u azijskom delu Turske, četiri vrste su vezane za Apeninsko poluostrvo i Siciliju, pri čemu je *A. pulchella* introdukovana i u druge delove Evrope, dok ostalih sedam vrsta naseljava Grčku, Kipar i Izrael. U prethodnom poglavlju je izneta pretpostavka da vrsta *A. matsakisi* koja je poznata samo sa tipskog lokaliteta, ostrvo Naksos, u sklopu Kiklada, Grčka (slika 44) verovatno pripada kavkaskom kompleksu *Flagellophorella*.

Kompleks *Anthroleucosoma*, sa tri roda i četiri vrste, je kompleks koji je vezan isključivo za mali region na Balkanskom poluostrvu. Rodovi *Anthroleucosoma* i *Dacosoma* su poznati

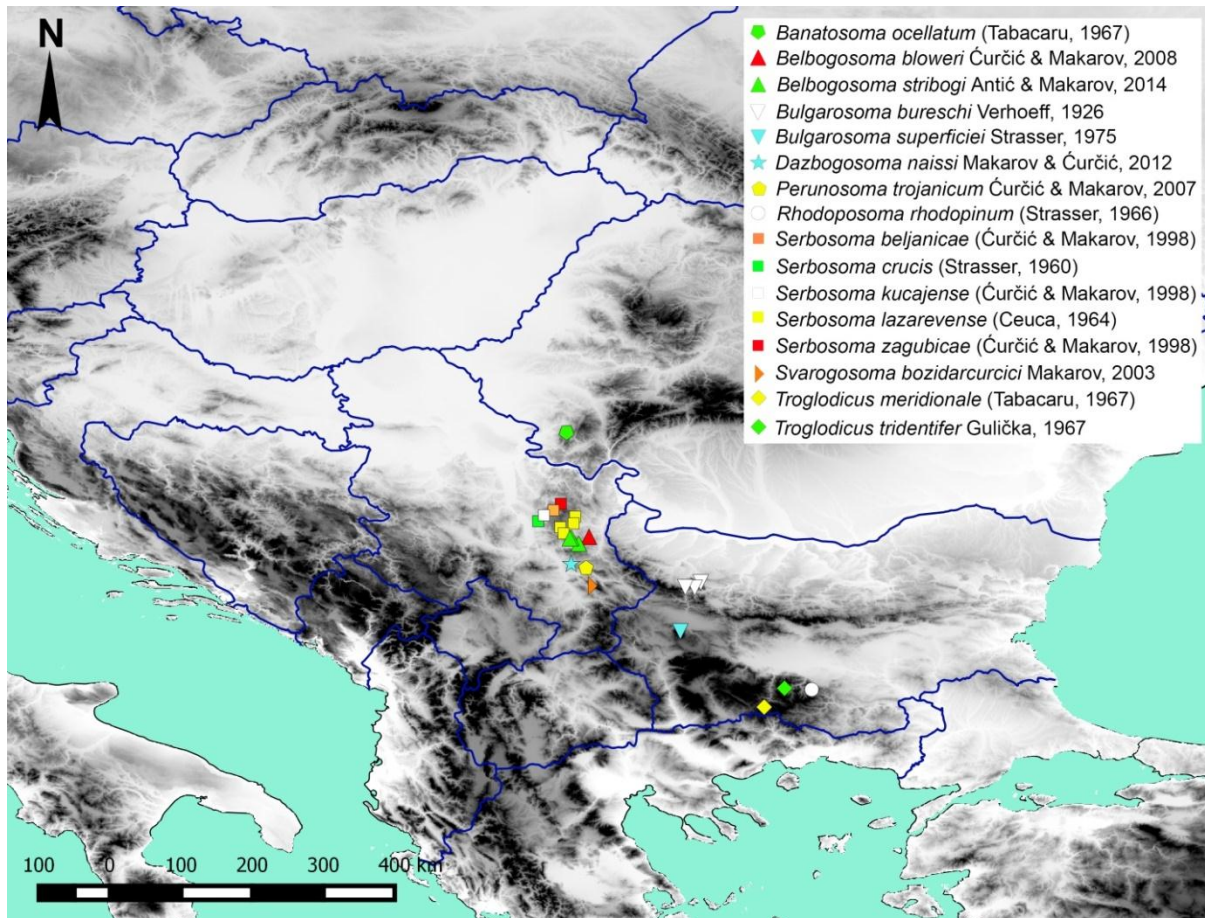
samo iz nekoliko pećina na južnim Karpatima u Rumuniji, dok je monotipski rod *Stygiosoma* poznat samo sa tipskog pećinskog lokaliteta u jugoistoistočnom delu Bugarske, na obroncima Rodopa (slika 45). Imajući u vidu veliku geografsku udaljenost između rodova *Anthroleucosoma* i *Dacosoma* sa jedne, i roda *Stygiosoma* sa druge strane, za pretpostaviti je da postoji mnogo drugih taksona iz ove grupe, koji još uvek čekaju da budu otkriveni. Takođe, kao što je već pomenuto, rod *Stygiosoma* se značajno razlikuje po građi gonopoda od očigledno sestrinskih, južno-karpatских rodova *Anthroleucosoma* i *Dacosoma*, i samo je provizorno uključen u *Anthroleucosoma* kompleks; verovatno da se radi o taksonu koji bi trebalo izdvojiti u zaseban kompleks.



Slika 45. Distribucija predstavnika kompleksa *Anthroleucosoma*.

Još jedan kompleks čiji su predstavnici prisutni jedino na Balkanskom poluostrvu je *Bulgarosoma* kompleks. Ovo je najraznovrsniji balkanski kompleks koji uključuje devet rodova sa 16 vrsta, pri čemu svaka ima limitiranu distribuciju, uglavnom u jednom ili nekoliko podzemnih staništa Karpato-balkanida u Rumuniji, Srbiji i Bugarskoj i Rodopskog sistema u Bugarskoj; sa jednim epigejskim predstavnikom distribuiranim u okviru navedenih masiva (slika 46).

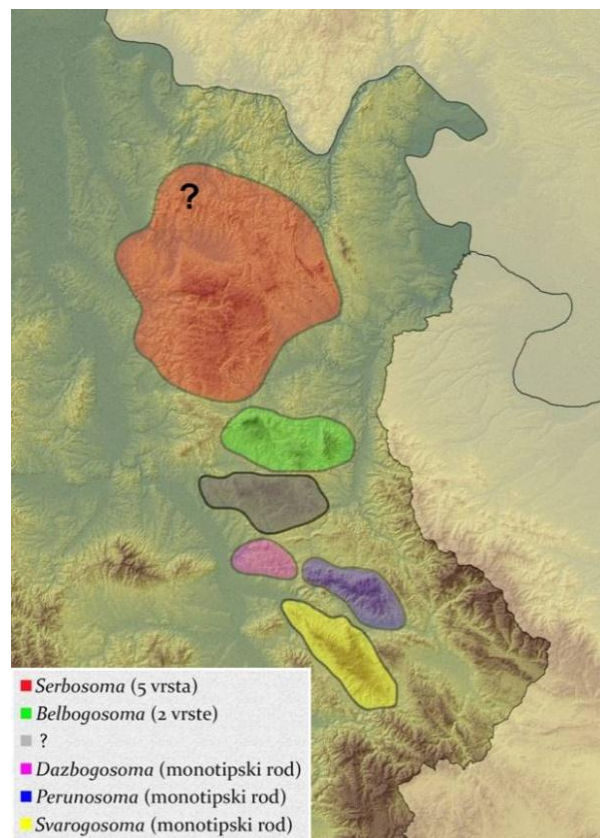
Biogeografski, vrste ovog kompleksa se mogu podeliti u dve grupe. Prva grupa bi uključivala rodove *Banatosoma*, *Belbogossoma*, *Bulgarosoma*, *Serbosoma*, *Dazbogossoma*, *Perunosoma* i *Svarogosoma*, koji predstavljaju karpato-balkanske elemente, dok bi druga grupa uključivala rodove *Rhodoposoma* i *Troglodocus*, koji predstavljaju rodopske elemente.



Slika 46. Distribucija predstavnika kompleksa *Bulgarosoma*.

Severna granica areala *Bulgarosoma* kompleksa su Banatske planine u Rumuniji, zapadna granica je definisana dolinom Velike i Južne Morave u Srbiji, i verovatno rekama Vlasina i Struma u Srbiji, Bugarskoj i Grčkoj, južna granica bi mogla da se povuče na južnim obodima Pirina i jugoistočnih Rodopa, dok bi istočna granica mogla da bude reka Marica u Bugarskoj i Grčkoj, kao i određeni delovi Stare planine u Bugarskoj. Interesantno je pomenuti da su rodovi *Bulgarosoma* kompleksa vezani isključivo za odgovarajuće planinske sisteme, i smenjuju se idući od severa ka jugoistoku. Najsevernije se nalazi monotipski rod *Banatosoma*

koji naseljava podzemna staništa Banatskih planina u Rumuniji (slika 46). Čak pet rodova ovog kompleksa naseljava teritoriju istočne Srbije (slike 46 i 47), i svi predstavnici su troglobiontne forme, generalno stenoenedemiti. Rod *Serbosoma* uključuje pet vrsta koje su karakteristične za podzemna staništa Beljanice (*S. beljanicae* i *S. zagubicae*) i Kučajskih planina (*S. crucis*, *S. kucajense* i *S. lazarevense*) (slike 46 i 47). Najseverniji nalaz antroleukozomatida u Srbiji je pećina Ceremošnja na Homoljskim planinama, koju naseljava najverovatnije nova vrsta roda *Serbosoma* (slika 47, crvena boja, upitnik). Rod *Belbogosoma*, sa dve vrste, poznat je samo iz nekoliko pećina i jama na Rtnju (*B. sribogi*) i Tupižnici (*B. bloweri*) (slike 46 i 47), dok su monotipski rodovi *Dazbogosoma* (slike 46 i 47), *Perunosoma* (slike 46 i 47) i *Svarogosoma* (slike 46 i 47) poznati iz jednog ili nekoliko podzemnih objekata Kalafata, Svrlijskih planina i Suve planine. Iz jedne pećine na planini Ozren, između planinskih sistema koje naseljavaju rodovi *Belbogosoma* i *Dazbogosoma*, u više navrata su pronađene ženke i juvenilne jedinke antroleukozomatide za koju se pretpostavlja da predstavlja novi takson koji bi pored Ozrena, mogao da naseljava i podzemna staništa planine Devica (slika 47).



Slika 47. Distribucija predstavnika kompleksa *Bulgarosoma* u Srbiji.

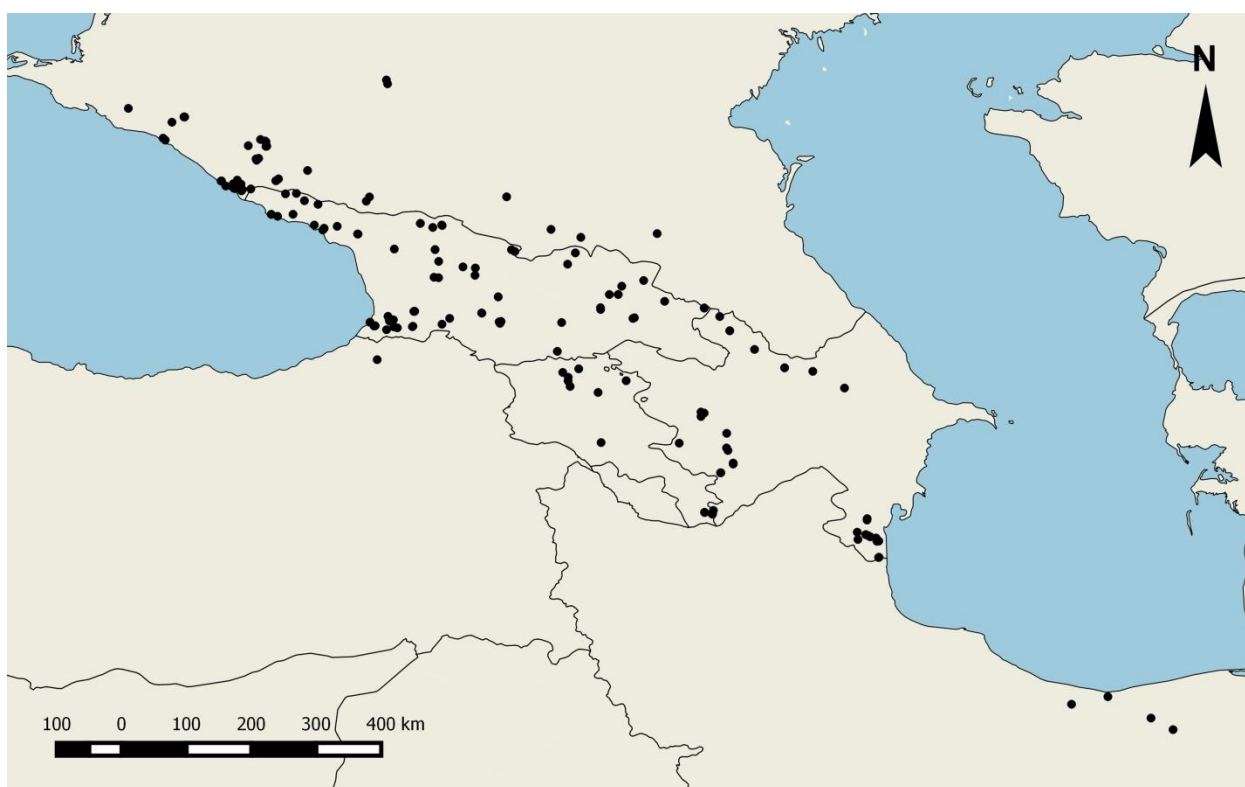
Vrsta *Bulgarosoma bureschi* je poznata iz nekoliko pećina na Vračanskoj planini, koja predstavlja obronke Stare planine, u severozapadnom delu Bugarske (slika 46). Druga vrsta ovog roda, *B. superficialis* je poznata samo sa tipskog lokaliteta na planini Vitoša (slika 46) koja komunicira sa Rilom Rodopskog sistema. Imajući u vidu da je opis ove vrste dat bez opisa i crteža anteriornih gonopoda, kao i da su u to vreme svi predstavnici ovog kompleksa svrstavani u rod — *Bulgarosoma* sa jedne strane, i izolovanosti ovog lokaliteta u odnosu na Staru planinu, i veće konekcije sa Rodopskim sistemom sa druge strane, najverovatnije je da se radi o zasebnom rodu. Preostala dva roda *Bulgarosoma* kompleksa — monotipski rod *Rhodoposoma* i rod *Troglodiscus* sa dve vrste, naseljavaju pećine Rodopskog sistema u Bugarskoj. Na osnovu distribucije i blizine lokaliteta, kao i na osnovu građe prednjih gonopoda, moguće je da je rod *Rhodoposoma* stariji sinonim roda *Troglodiscus*, dok bi vrste *T. tridentifer* i *T. meridionale* mogle da pripadaju istom taksonu.

Predstavnici *Bulgarosoma* kompleksa predstavljaju endemo-reliktne forme Balkanskog poluostrva, sa centrima rasprostranjenja na Karpato-balkanidima i Rodopima, čije su predačke forme naseljavale protobalkansko kopno i čija se diferencijacija odvijala tokom aplijske orogeneze. Na osnovu snažnog apomorfnog karaktera prednjih gonopoda — medijalno postavljen, dobro razvijen sinkoksit sa neparnim centralnim delom, kao i na osnovu biogeografske distribucije, nesumnjivo je da ovaj kompleks zaslužuje da bude podignut na nivo porodice.

Još jedan rod uvršten u antroleukozomatide, sa Balkanskog poluostrva, je enigmatičan monotipski rod *Krueperia* sa vrstom *K. nivalis*. Ova rod i vrsta su opisani na osnovu samo jednog primerka ženke sa planine Eta u Grčkoj. Usled nepostojanja uzoraka mužjaka, ne može se reći da li navedeni takson pripada porodici Anthroleucosomatidae ili nekoj drugoj porodici, i stoga isti nije uključen ni u jedan od 12 navedenih kompleksa.

Pored Balkanskog poluostrva, drugi centar geneze i diverzifikacije porodice Anthroleucosomatidae je teritorija Kavkaza, jednog od svetskih biodiverzitetских centara. Kavkaz je dugi niz godina bio poznat kao jedan od značajnih regiona diverzifikacije antroleukozomatida, ali je do skoro čitava grupa na toj teritoriji bila veoma malo taksonomski analizirana. Antić i Makarov (2016) su u monografiji o antroleukozomatidama Kavkaza opisali 15 novih rodova i 36 novih vrsta, i naveli ukupno 20 rodova i 43 vrste antroleukozomatida za ovaj region, čime je teritorija Kavkaza postala region sa najvećim brojem predstavnika porodice

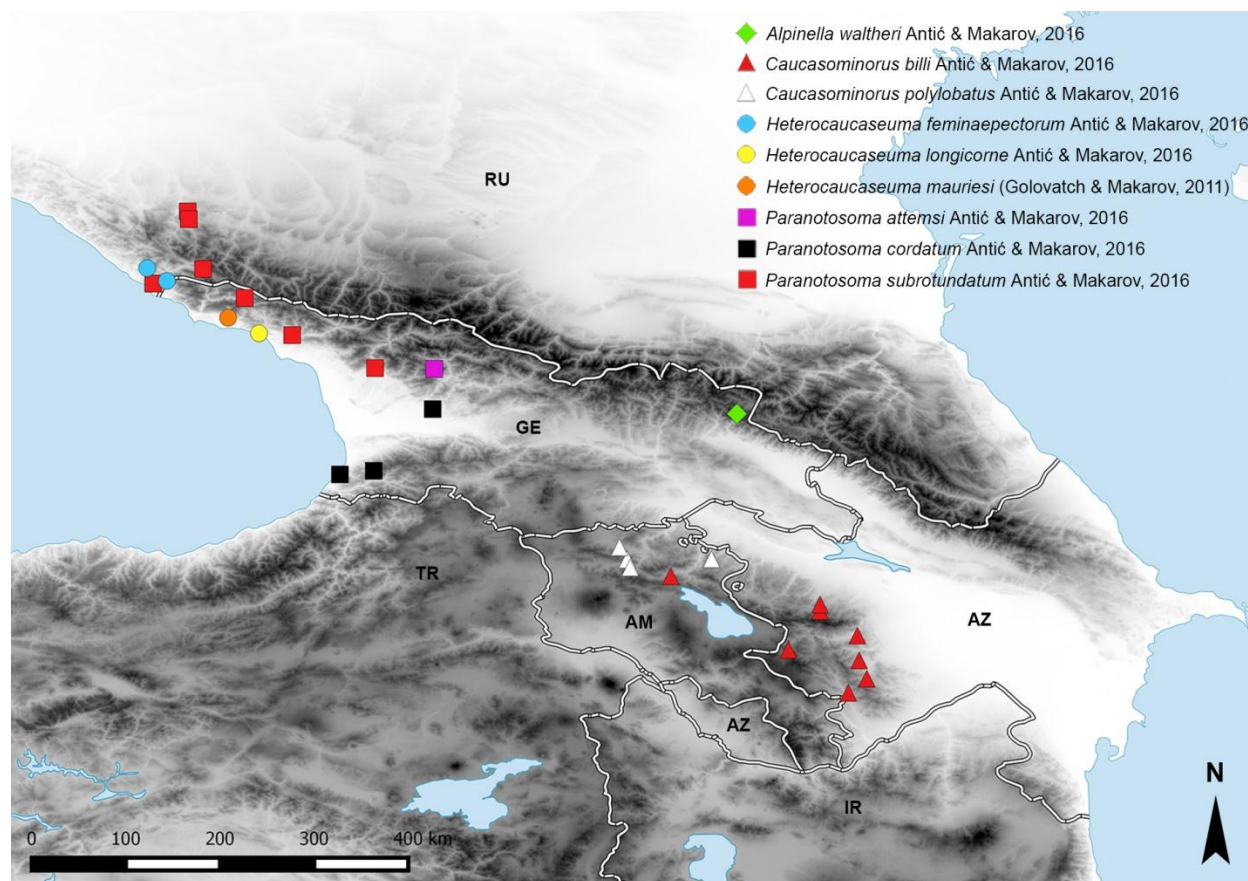
Anthroleucosomatidae (slika 48). Takođe, Kavkaz je i region sa najvećim brojem kompleksa rodova. Od ukupno 12 prepoznatih kompleksa u porodici, čak osam je karakteristično za Kavkaz. Ujedno, porodica Anthroleucosomatidae predstavlja jednu od najraznovrsnijih porodica diplopoda na Kavkazu. Ona uključuje predstavnike prisutne od nivoa mora pa sve do visokoplaninskih livada na oko 3.000 metara nadmorske visine, pri čemu najveći broj vrsta naseljava šumske ekosisteme, dok je značajan broj taksona poznat samo iz podzemnih staništa. Veliki broj rodova karakteriše veoma uska distribucija, dok su neki vezani isključivo za jedan lokalitet ili jednu pećinu, odnosno spadaju u kategoriju stenoendemita.



Slika 48. Distribucija predstavnika porodice Anthroleucosomatidae na Kavkazu.

Od ukupno osam kavkaskih kompleksa, predstavnici tri kompleksa se karakterišu širom distribucijom na Kavkazu — kompleksi *Caucaseuma*, *Flagellophorella* i *Enghoffiella*. *Caucaseuma* je najbogatiji kompleks kavkaskih antroleukozomatida, sa osam rodova i 19 vrsta distribuiranih širom Velikog i Malog Kavkaza, sem na krajnjem istoku Velikog Kavkaza i jugoistoku kavkaskog ekoregiona, sa najvećim brojem vrsta u zapadnom delu Velikog Kavkaza

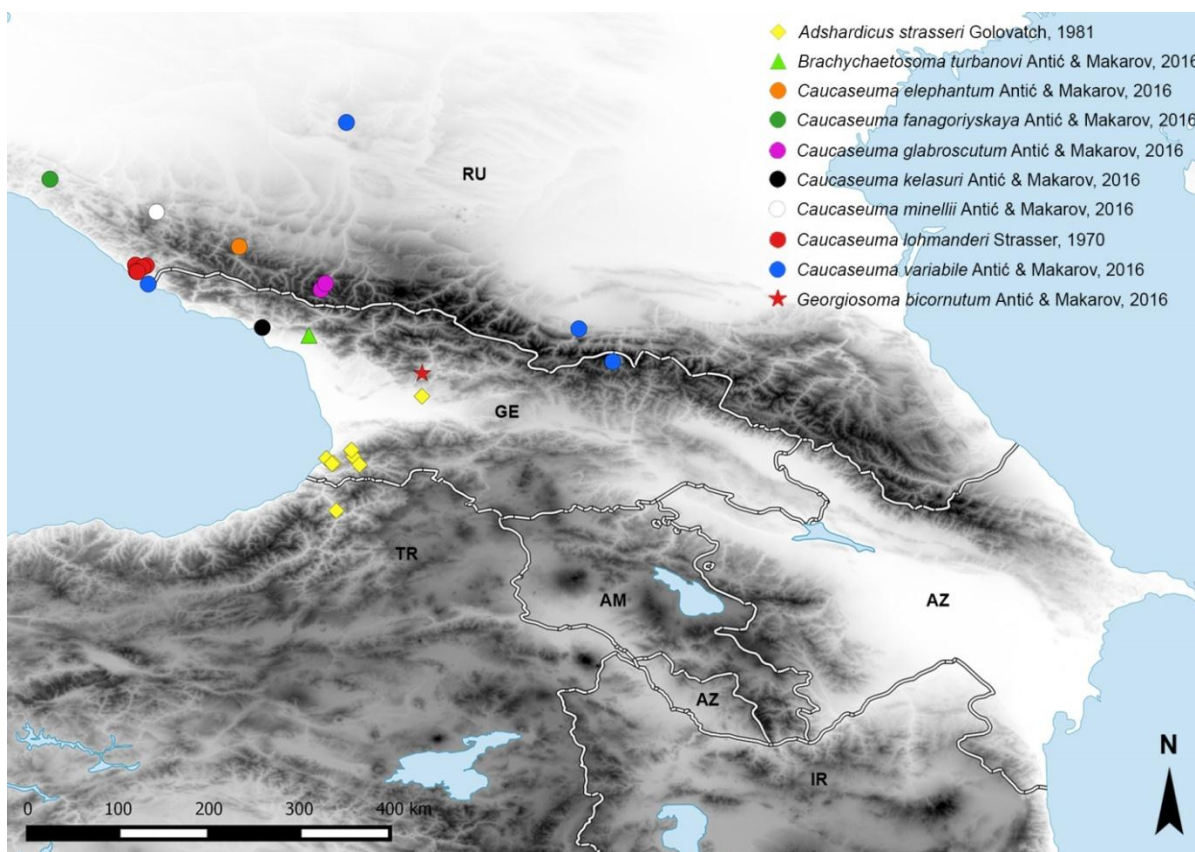
(slike 49 i 50). Tri monotipska roda — *Alpinella*, *Brachychaetosoma* i *Georgiosoma* poznati su samo sa po jednog lokaliteta.



Slika 49. Distribucija nekih predstavnika kompleksa *Caucaseuma*.

Rod *Alpinella* je poznat, za sada, samo sa jedne visokoplaninske livade na oko 3.000 metara nadmorske visine u istočnoj Gruziji (slika 49), dok su rodovi *Brachychaetosoma* i *Georgiosoma* poznati samo iz po jedne pećine u Abhaziji i Gruziji (slika 50). Ograničenom distribucijom se karakterišu i predstavnici rodova *Caucaseuma* i *Heterocaucaseuma*. Rod *Caucaseuma* uključuje sedam vrsta, pri čemu se gotovo sve vrste karakterišu veoma malim arealom, ograničenim na jedno ili nekoliko podzemnih ili nadzemnih staništa zapadnog dela Velikog Kavkaza (slika 50), pri čemu su vrste *C. elephantum*, *C. fanagoriyskaya*, *C. minellii* i *C. lohmanderi* poznate samo iz pećina (stenoendemiti). Jedina vrsta roda *Caucaseuma* sa širom, ali disjunktom distribucijom, je vrsta *C. variabile*, poznata sa tri međusobno prilično udaljena lokaliteta. Ovo je jedina vrsta roda *Caucaseuma* kod koje postoji varijabilnost u građi određenih struktura anteriornih gonopoda, te se jasno razlikuju tri populacije, od kojih jedna živi blizu

Sočija u zapadnom delu Velikog Kavkaza, druga u centralnom delu Velikog Kavkaza, a treća u blizini Stavropolja, u Prekavkaskom regionu, i ujedno predstavlja najseverniji nalaz antroleukozomatida na Kavkazu (slika 50). Moguće je da se ovde radi o taksonu koji je u fazi alopatričke ili parapatričke specijacije.

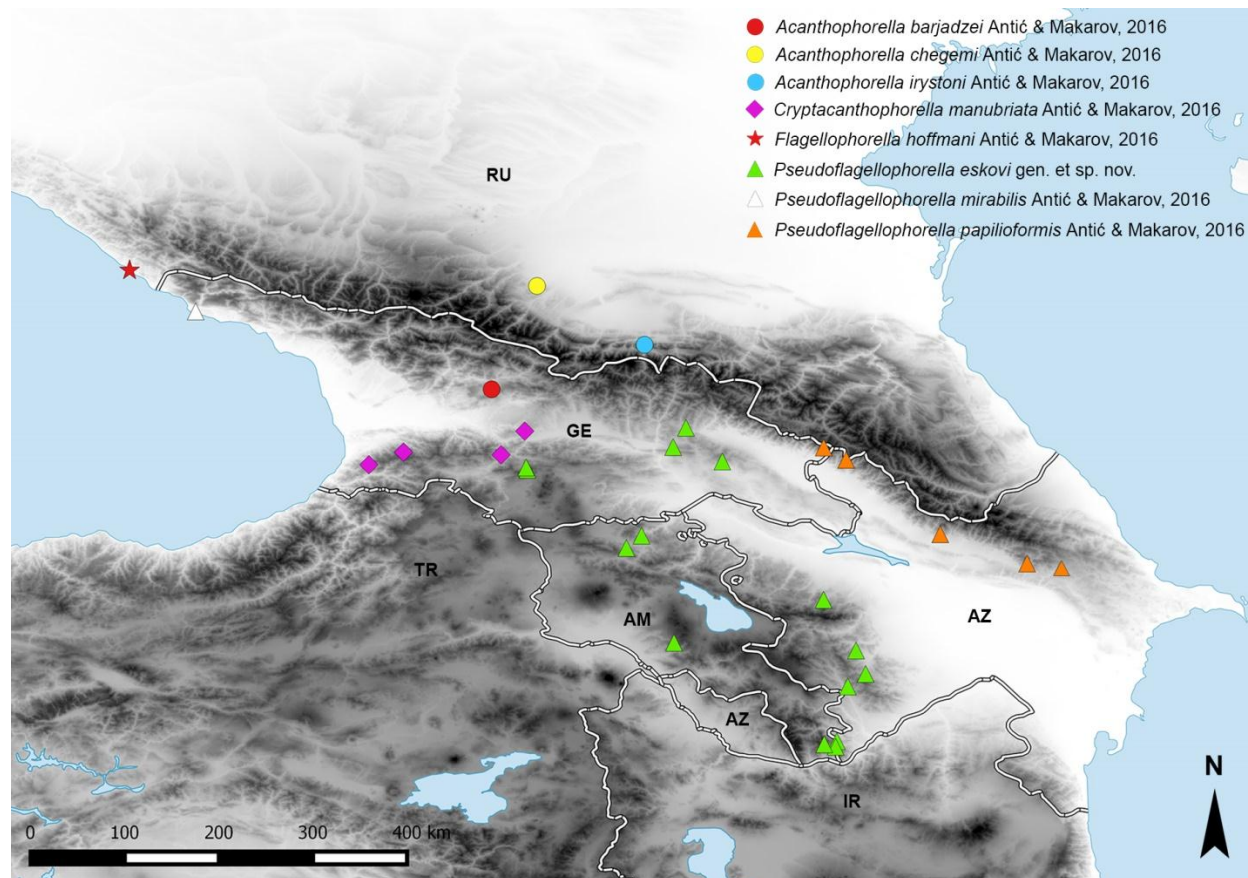


Slika 50. Distribucija nekih predstavnika kompleksa *Caucaseuma*.

Tri predstavnika podzemnog roda *Heterocaucaseuma* su poznati iz jednog ili nekoliko pećinskih staništa u malom region zapadnog dela Velikog Kavkaza neposredno uz istočnu obalu Crnog mora (slika 49). Ovaj rod uključuje još jednu, neopisanu novu vrstu, pronađenu u najdubljem podzemnom staništu na svetu — Krubera Voronja pećini u Abhaziji (neobjavljeni podatak). Pojedine jedinke novootrktivene vrste su pronađene i na dubini od 1.980 metara, što ovu vrstu čini najdublje pronađenom diplopodom na svetu, kao i jednim od najdublje pronađenih terestričnih zglavkara. Monotipski rod *Adshardicus* je poznat sa nekoliko lokaliteta na granici Malog Kavkaza i Pontijskih planina u Turskoj i Gruziji, kao i sa jednog lokaliteta na granici Malog i Velikog Kavkaza (slika 50). Jedini rod iz *Caucaseuma* kompleksa koji ima predstavnike

na Velikom i na Malom Kavkazu (izuzev jednog lokaliteta *Adshardicus strasseri* na granici) je rod *Paranotosoma*, sa tri vrste, od kojih najširu distribuciju ima *P. subrotundatum*, vrsta prisutna u zapadnom delu Velikog Kavkaza. Vrsta *P. cordatum* ima sličnu distribuciju kao i *A. strasseri*, ali za sada nije poznata iz Turske, dok je *P. attemsi* poznata samo sa jednog lokaliteta u Gruziji (slika 49). Na kraju, rod *Caucasominorus* je jedini rod ovog kompleksa koji naseljava isključivo teritoriju Malog Kavkaza u Jermeniji i Azerbejdžanu (slika 49). Od 11 vrsta antroleukozomatida, poznatih samo iz pećina na Kavkazu, čak devet vrsta je iz *Caucaseuma* kompleksa.

Kao što je već navedeno, i kompleks *Flagellophorella* karakteriše široka distribucija na Kavkazu. Ovaj kompleks uključuje četiri roda i osam vrsta zastupjenih u čitavom kavkaskom ekoregionu, sem krajnjeg jugoistoka (slika 51).



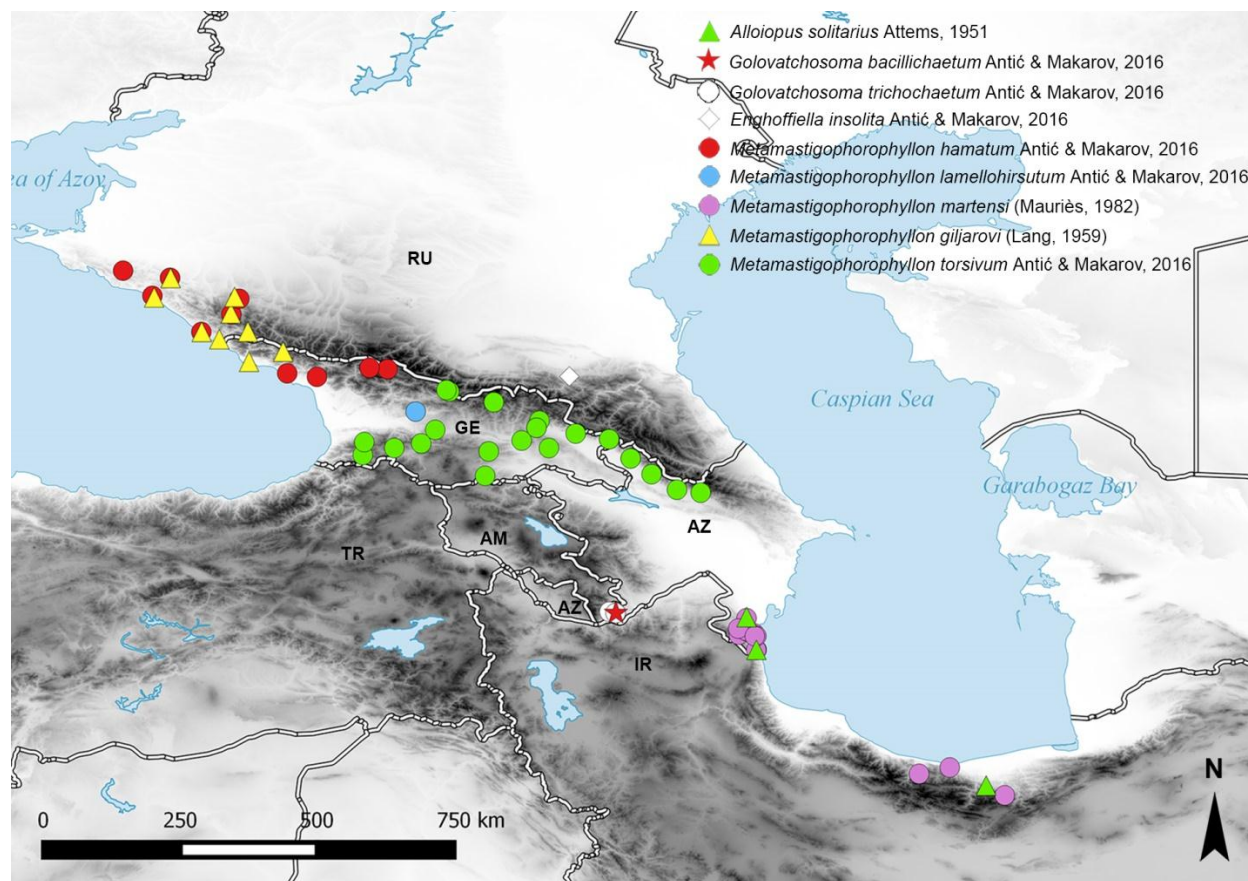
Slika 51. Distribucija predstavnika kompleksa *Flagellophorella*.

Rod *Acanthophorella* uključuje tri vrste poznate samo sa po jednog lokaliteta na centralnom delu Velikog Kavkaza (slika 51). Vrsta *A. barjadzei* je jedini pećinski predstavnik

Flagellophorella kompleksa i poznata je iz samo jedne pećine u regionu Rača u Gruziji (slika 51), dok su vrste *A. chegemi* i *A. irystoni* poznate samo iz Čegemskog regiona u Kabardino-Balkariji (slika 51), odnosno Severnoj Osetiji (slika 51), na severu Kavkaza. Uskom distribucijom se karakterišu i monotipski rodovi *Cryptacanthophorella* i *Flagellophorella*. Rod *Cryptacanthophorella* je poznat sa nekoliko lokaliteta na severozapadu Malog Kavkaza (slika 51), dok je rod *Flagellophorella* poznat samo sa jednog lokaliteta u blizini Sočija, na zapadnom delu Velikog Kavkaza (slika 51). *Pseudoflagellophorella* je rod u okviru kompleksa *Flagellophorella* sa najširoom distribucijom i uključuje tri vrsta poznate sa zapada i istoka Velikog Kavkaza, i velike teritorije Malog Kavkaza (slika 51), pri čemu je vrsta *P. mirabilis* poznata samo sa jednog lokaliteta u Abhaziji (slika 51), dok su vrste *P. eskovi* i *P. papilioformis* sa širom distribucijom na velikoj teritoriji Malog Kavkaza i centralnoistočnog dela Velikog Kavkaza (slika 51) i istočnog dela Velikog Kavkaza (slika 51). Od interesa je pomenuti da bi ovom kompleksu mogla da se priključi i vrsta *Anamastigona matsakisi* sa ostrva Naksos u Grčkoj (slika 44). Ukoliko su flageloidne strukture prednjih gonopoda ove vrste zaista homologe i analoge sličnim strukturama *Flagellophorella* kompleksa, onda bi ovaj kompleks bio jedini u okviru antroleukozomatida sa predstavnicima prisutnim u oba centra diverzifikacije ove grupe i pružile bi dokaz o nekadašnjoj vezi ovih regiona tokom Miocena.

Kompleks koji ima najširu distribuciju na Kavkazu je *Enghoffiella* kompleks. Ovaj kompleks uključuje dva roda: monotipski rod *Enghoffiella* koji je poznat samo sa jednog lokaliteta u Čečeniji, u Rusiji (slika 52), i rod *Metamastigophorophyllon* koji je ujedno i rod sa najširoom distribucijom na Kavkazu, sa arealom od Krasnodarske pokrajine na severozapadu, pa sve do Elburz planine u severnom Iranu na jugoistoku. Ovaj rod uključuje pet, uglavnom alopatričkih vrsta, koje se smenjuju idući od jugoistoka ka severozapadu. Na jugoistoku Kavkaza (na Elburz planini u Iranu i Tališkom regionu Azerbejdžana, a zasigurno i između, duž južne obale Kaspijskog mora) prisutna je vrsta *M. martensi*, koja predstavlja najjugoistočniji nalaz antroleukozomatida na Kavkazu, kao i najistočniji nalaz antroleukozomatida na svetu (slika 52). Ova vrsta živi u simpatriji sa vrstom *Alloioopus solitarius*. Zatim sledi *M. torsivum*, vrsta poznata sa velikog broja lokaliteta u centralnom delu Velikog Kavkaza i severozapadnom delu Malog Kavkaza u Gruziji, kao i istočnog dela Velikog Kavkaza u Azerbejdžanu (slika 52). Vrsta *M. lamellohirsutum* je poznata samo sa jednog lokaliteta u blizini Tkibulija, u zapadnocentralnoj Gruziji, na granici Velikog i Malog Kavkaza (slika 52). Na kraju, zapadni deo Velikog Kavkaza

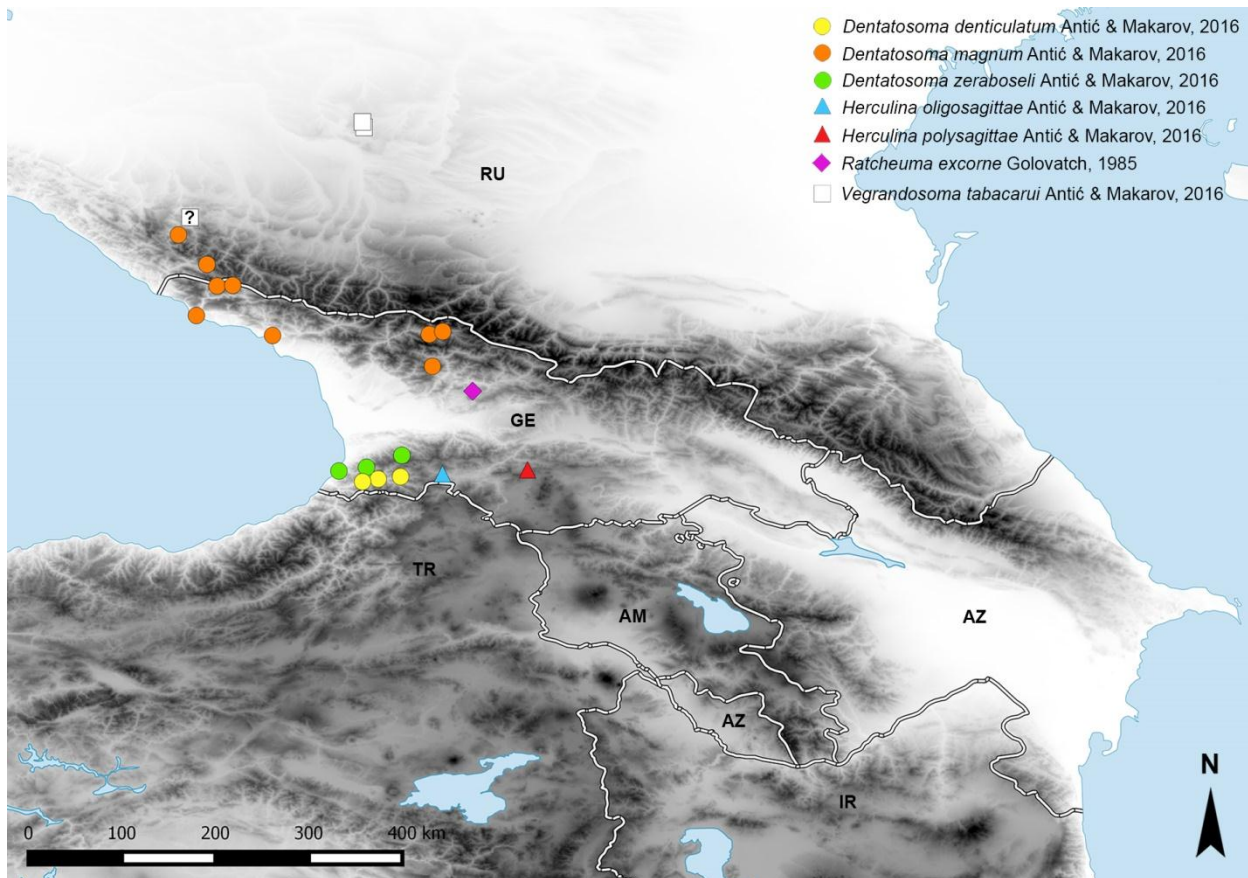
naseljavaju dve vrste roda *Metamastigophorophyllon* — *M. hamatum* (slika 52) i *M. giljarovi* (slika 52), pri čemu *M. hamatum* ima širu distribuciju i predstavlja najzapadniji nalaz antroleukozomatida na Kavkazu. Ove dve vrste žive delimično u simpatriji, pa čak i sintopiji.



Slika 52. Distribucija predstavnika kompleksa *Enghoffiella* i *Alloiopus*.

Za razliku od prethodna tri kompleksa sa širom distribucijom, preostalih pet kavkaskih kompleksa se karakteriše daleko manjim arealom. *Alloiopus* kompleks sa dva roda i tri vrste vezan je za svega nekoliko lokaliteta na jugoistoku Kavkaza. Monotipski rod *Alloiopus* je poznat iz Tališkog regiona na krajnjem jugoistoku Azerbejdžana, kao i iz Mazandaran pokrajine u centralnom delu Elburza, na severu Irana (slika 52). Između ova dva regiona je gotovo 500 km razdaljine, ali je jasno da vrsta naseljava čitav pojas uz južnu obalu Kaspijskog mora. Razlog za širok prekid u poznatoj distribuciji ove vrste je činjenica da je ta teritorija vrlo slabo istraživana. Rod *Golovatchosoma*, sa dve vrste, je poznat samo sa jedne manje teritorije u Šikahohskom rezervatu prirode, na krajnjem jugu Jermenije (slika 52).

Kompleks *Dentatosoma* sa istoimenim rodom uključuje tri vrste, od kojih je *D. magnum* sa širom distribucijom i prisutna u istočnom, i malim delom u centralnom delu Velikog Kavkaza u Rusiji, Abhaziji i Gruziji (slika 53), dok su vrste *D. denticulatum* i *D. zebaboseli* prisutne u uskom pojasu severozapadnog dela Malog Kavkaza i krajnjeg istoka Pontijskih planina u Gruziji (slika 53).

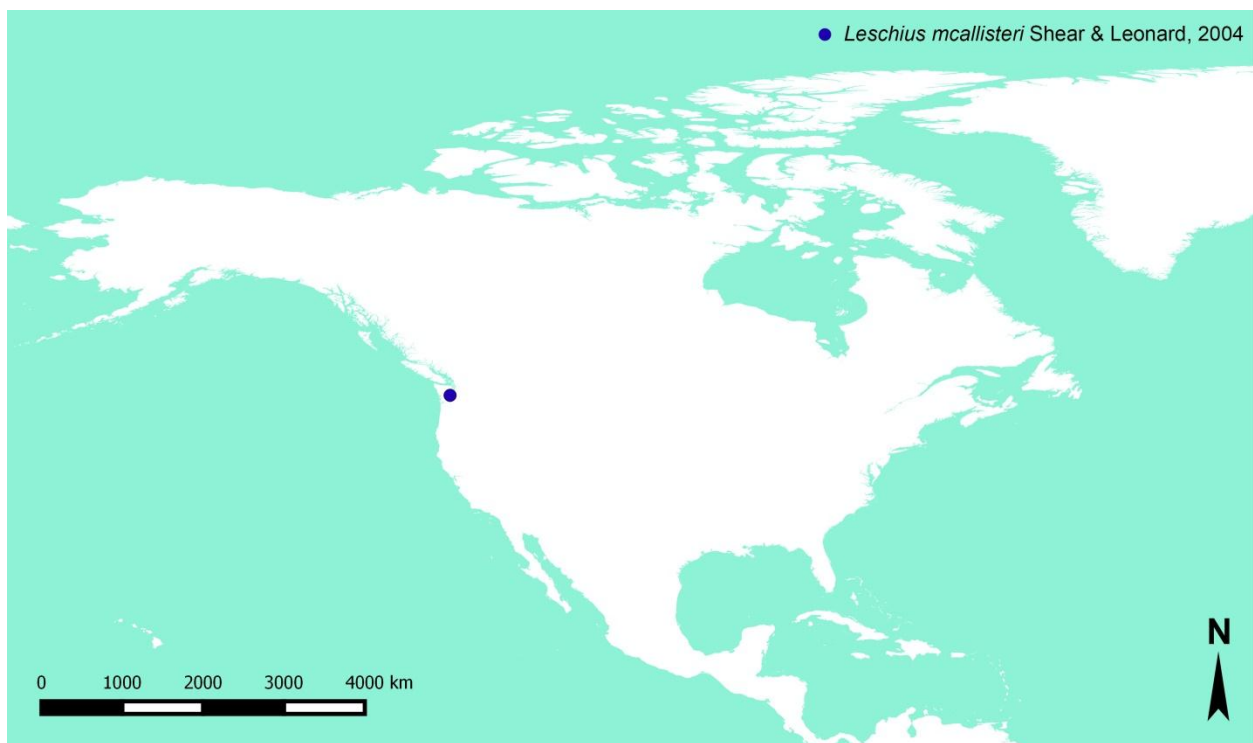


Slika 53. Distribucija predstavnika kompleksa *Dentatosoma*, *Herculina*, *Ratcheuma* i *Vegrandosoma*.

Preostala četiri predstavnika iz tri kompleksa su poznata samo sa po jednog ili dva lokaliteta. Kompleks *Herculina* sa istoimenim rodom uključuje dve vrste sa severozapadnog dela Malog Kavkaza (slika 53). Monotipski rod *Ratcheuma*, istoimenog kompleksa, poznat je iz jedne pećine u regionu Rača u Gruziji (slika 53), dok je monotipski rod *Vegrandosoma*, sa vrstom *V. tabacarui*, istoimenog kompleksa, poznat sa dva šumska lokaliteta u blizini Stavropolja (slika 53). Vrsta *V. tabacarui*, zajedno sa vrstom *Caucaseuma variabile*, predstavljaju najsevernije nalaze antroleukozomatida na Kavkazu. Jedna ženka roda *Vegrandosoma* je pronađena i na

teritoriji Adigeje, na severozapadu Velikog Kavkaza, oko 160 kilometara od tipskog lokaliteta roda, ali u odsustvu mužjaka nije sigurno da li se radi o vrsti *V. tabacarui* (slika 53, beli kvadrat sa upitnikom).

Jedini predstavnik, trenutno svrstan u antroleukozomatidae, koji se nalazi van Palearktika je monotipski rod *Leschius*, u okviru istoimenog kompleksa, sa vrstom *L. mcallisteri*. Ova vrsta je pronađena u šumskoj stelji u blizini Olimpije, glavnog grada države Vašington, SAD, i predstavlja jedinog predstavnika porodice Anthroleucosomatidae u Nearktičkoj oblasti (slika 54). Ovaj takson se značajno razlikuje od ostalih predstavnika antroleukozomatida po mnogim karakteristikama, koji su navedeni u prethodnom potpoglavlju, a pored toga geografski je značajno disjunktan u odnosu na sve ostale antroleukozomatide, te je nesumnjivo da za ovaj takson treba da se uspostaviti nova, monotipska porodica.



Slika 54. Distribucija vrste *Leschius mcallisteri*.

Izuzev vrste *L. mcallisteri* i nekoliko vrsta roda *Anamastigona*, predstavnici porodice Anthroleucosomatidae su predominantni na Balkanskom poluostrvu (uključujući i neka ostrva Grčke) i širem prostoru Kavkaza, kao centrima diverzifikacije i geneze pomenute porodice. U odnosu na ukupan broj rodova i vrsta ove porodice, može se reći da je broj kavernikolnih taksona

relativno visok. Od ukupno 35 rodova (uključujući i grčki rod *Krueperia*), trenutno svrstanih u antroleukozomatide, čak 19 rodova se karakteriše pećinskim predstavnicima, pri čemu je 15 rodova poznato samo iz pećina. Oko 40 procenata vrsta antroleukozomatida su isključivo pećinske forme. Neki od tih taksona se karakterišu prisustvom ocela i delimičnom pigmentacijom tela, ali kako nikada do sada nisu pronađene epigejske populacije istih, može se reći da se najverovatnije radi o mlađim troglobiontnim formama. Ovo se naročito odnosi na teritoriju Kavkaza, gde su sve pećinske forme sa ocelama, pri čemu telo može biti depigmentisano ili uniformno pigmentisano. Na Kavkazu je poznato ukupno 11 pećinskih taksona antroleukozomatida iz tri kompleksa i šest rodova, pri čemu su četiri roda (*Brachychaetosoma*, *Georgiosoma*, *Heterocaucaseuma* i *Ratcheuma*) poznata samo iz pećina. Kompleks najbrojniji pećinskim taksonima je *Caucaseuma* kompleks sa devet pećinskih formi iz pet rodova, dok su preostale dve pećinske forme iz roda *Acanthophorella* u okviru *Flagellophorella* kompleksa, kao i iz monotipskog kompleksa *Ratcheuma*. Taksoni koji pokazuju najviši stepen troglomorfizma su *Acanthophorella barjadzei* i *Georgiosoma bicornutum*, oba taksona poznata iz po jedne pećine u region Rača u Gruziji.

U pogledu pećinskih taksona, Balkansko poluostrvo je mnogo interesantnije i sa većim brojem kavernikolnih taksona. Kao što je pomenuto ranije, postoje dva striktno balkanska kompleksa rodova u okviru porodice antroleukozomatide. Ova dva kompleksa — *Antroleucosoma* i *Bulgarosoma* zajedno broje 12 rodova i 20 vrsta, pri čemu su svi taksoni, sem vrste *Bulgarosoma superficiei*, poznati isključivo iz podzemnih staništa. Ovim kompleksima mogu da se dodaju i četiri vrste šire rasprostranjenog kompleksa *Anamastigona* — *A. alba*, *A. delcevi*, *A. falcata*, i *A. lepenicae*, poznate iz pećina u Bugarskoj. To znači da teritoriju Balkanskog poluostrva naseljavaju 23 pećinske vrste antroleukozomatida iz čak 13 od 14 poznatih rodova antroleukozomatida na Balkanu (uključujući i rod *Krueperia*), pri čemu je 11 rodova striktno pećinsko. Za razliku od kavkaskih pećinskih predstavnika koji svi poseduju ocele, u okviru balkanskih antroleukozomatida čak 70 procenata vrsta poznatih isključivo iz pećina se karakteriše potpunim gubitkom ocela. Interesantno je pomenuti da troglobiontni oblici antroleukozomatida do sada nisu bili pronađeni sa zapadne strane Moravsko-varždarske doline, odnosno u Dinarskom regionu, gde su predominantni troglobiontni oblici porodice Anthogonidae. Međutim, nedavno je u nekoliko pećina u Gorskom kotaru u Hrvatskoj pronađen novi, još uvek neopisani rod antroleukozomatida, koji bi prema preliminarnom ispitivanju

mogao da se svrsta u *Anamastigona* kompleks. Pronalazak novog pećinskog roda porodice Anthroleucosomatidae, po prvi put na teritoriji Dinarskog krša, ide u prilog činjenici da je podzemna fauna, čak i nakon više od jednog veka biospeleoloških istraživanja na ovoj teritoriji, još uvek nedovoljno proučena.

Za očekivati je da će u budućnosti biti otkriveni brojni novi rodovi i vrste antroleukozomatida na Balkanskom poluostrvu i Kavkazu, kako u pećinama tako i van njih. Takođe, veliki broj novih taksona antroleukozomatida treba očekivati i na teritoriji Turske, koja predstavlja današnju vezu između ova dva regiona, naročito duž južne obale Crnog mora i duž Pontijskih planina, ali isto tako i na jugu zemlje, u oblasti Antalije i planinskog kompleksa Taurus.

3.3. Postembrionalno razviće predstavnika porodice Anthroleucosomatidae

Svi predstavnici reda Chordeumatida koji su do sada analizirani, uključujući i predstavnike porodice Anthroleucosomatidae, kao što je pomenuto u uvodnom delu, karakterišu se konstantnim brojem pleurotergita (fuzionisani tergiti i pleuriti) na adultnom stadijumu, kao i fiksiranim brojem anamorfnih stadijuma. Svaki postembrionalni stadijum karakteriše određen broj pleurotergita, tako da je proces teloanamorfoze kod ove grupe, od nekoliko metoda, najlakše pratiti metodom brojanja pleurotergita uz brojanje ocela i redova ocela, dok se broj parova nogu za hodanje može odrediti preko formule date u poglavlju Materijal i metode.

Poznato je da najveći broj Chordeumatida ima 30 telesnih segmenata, odnosno 29 pleurotergita i telzon, i devet postembrionalnih stadijuma, pri čemu je deveti stadijum ujedno i adultni. Ovakva situacija je i u okviru porodice Anthroleucosomatidae, u kojoj se čak 22 roda karakterišu predstavnicima sa 29 pleurotergita. Devet rodova se karakteriše predstavnicima sa 30 pleurotergita, dva roda obuhvataju vrste sa 27 pleurotergita, dok se po jedan rod karakteriše prisustom 28, odnosno 25 pleurotergita na adultnom stadijumu. Broj pleurotergita je generalno generički fiksiran; jedini izuzetak su predstavnici roda *Caucaseuma* gde je kod jedne vrste anamorfoza skraćena i adulti stadijum se dostiže na stadijumu od 27 pleurotergita, za razliku od adultnih jedinki ostalih vrsta ovog roda koji imaju 29 pleurotergita. U tabelama 1 i 2 nalaze se svi podaci vezani za postembrionalne stadijume antroleukozomatida, kako literaturni, tako i podaci koji su rezultat ove disertacije. Podaci su dostupni za 21 takson iz grupe sa 29

pleurotergita (tabela 1), kao i za 13 taksona iz grupe sa 30 pleurotergita (tabela 2). Juvenilni stadijumi predstavnika antroleukozomatida sa 28, 27 i 25 pleurotergita nisu pronađeni.

Na osnovu podataka iz tabele 1 se vidi da predstavnici sa 29 pleurotergita na adultnom stadijumu, imaju devet postembrionalnih stadijuma, pri čemu je IX ujedno i adultni stadijum. Broj pleurotergita na adultnom stadijumu je isti kod mužjaka i ženki kod svih ispitanih taksona, pri čemu mužjaci imaju 48 pari nogu za hodanje i dva para gonopoda, dok ženke imaju 50 pari nogu za hodanje. Prvi postembrionalni stadijum ima pet pleurotergita i tri para nogu za hodanje, i nakon osam presvlačenja dostiže adultni stadijum, pri čemu se nakon svakog presvlačenja dodaje 2, 3, 4, 4, 4, 3, 2, i 2 pleurotergita (videti tabelu 1). Broj parova nogu za hodanje je isti sve do VII postembrionalnog stadijuma, kada se javlja polni dimorfizam i kada ženke imaju jedan par nogu više od mužjaka (40 vs. 39), dok na VIII stadijumu, kod najvećeg broja vrsta, ženke imaju dva para nogu više (46 vs. 44). Izuzetak od ovog pravila je *Serbosoma lazarevense*, kod koje su Ćurčić i Makarov (1997b) pronašli da mužjaci na stadijumu VIII mogu imati 44 ili 45 pari nogu za hodanje. Iz tabele 1 se vidi i da se kod predstavnika sa ocelama, broj ocela i redova ocela u manjoj ili većoj meri povećava idući od nižih ka višim postembrionalnim stadijumima.

Do izrade ove disertacije bila je poznata samo jedna vrsta hordeumatida sa 30 pleurotergita (odnosno sa 31 telesnim segmentom) kod koje je pronađen bar neki od postembrionalnih stadijuma — ex *Persedicus martensi* (sada *Metamastigophorophyllon martensi*), za koju je Mauriès (1982) naveo dva postembrionalna stadijuma sa 26 i 28 pleurotergita, koji bi odgovarali stadijumima VII i VIII kod vrsta sa 29 pleurotergita. U toku izrade ove studije, kod istog taksona pronađena je po prvi put i jednika sa 15 pleurotergita, što bi odgovaralo IV stadijumu (tabela 2). Iz iste tabele se vidi da su, pored jedinki sa 26 i 28 pleurotergita, po prvi put pronađene i jedinke sa 19 i 23 pleurotergita, što bi odgovaralo V i VI postembrionalnom stadijumu vrsta sa 29 pleurotergita. Takođe, kod vrsta sa prisutnim ocelama, slično kao i kod taksona sa 29 pleurotergita, broj ocela kao i redova ocela se povećava idući od nižih ka višim postembrionalnim stadijumima. Iako još uvek nisu pronađeni svi postembrionalni stadijumi taksona sa 30 pleurotergita, na osnovu podataka iz ove teze može se pretpostaviti da je broj postembrionalnih stadijuma isti (devet) za taksone sa 29, odnosno 30 pleurotergita. Ukoliko se prihvati pretpostavka da taksoni sa 30 pleurotergita imaju devet postembrionalnih stadijuma, može se reći da su jedinke sa 15, 19, 23, 26, 28 i 30 pleurotergita na IV, V, VI, VII, VIII i IX postembrionalnom stadijumu. Taksoni sa 29 pleurotergita na istim stadijumima imaju po jedan

pleurotergit manje, što znači da se postembriogeneza kod predstavnika sa 29 i 30 pleurotergita odigrava identično od IV do IX stadijuma, kada se u oba slučaja dodaje 4, 4, 3, 2, i 2 pleurotergita. Nažalost, jedinke I, II i III stadijuma taksona sa 30 pleurotergita nikada do sada nisu pronađene, pa nije sigurno nakon kog od prva tri presvlačenja se dodaje jedan pleurotergit više, ali je evidentno da se promena u anamorfnom obrascu javlja tokom rane anamorfoze.

Kao što je istaknuto, pored taksona sa 29 i 30 pleurotergita, porodica Anthroleucosomatidae uključuje i nekoliko taksona sa 25, 27 i 28 pleurotergita. Jedini predstavnik porodice sa 25 pleurotergita je severnoamerička vrsta *Leschius mcallisteri*; kavkaske vrste *Caucaseuma variabile* i *Vegrandosoma tabacarui* se karakterišu sa 27 pleurotergita, dok je jedini predstavnik sa 28 pleurotergita takođe kavkaska forma — *Flagellophorella hoffmani*. Juvenilne jedinke ova četiri predstavnika nisu pronađene, ali su neki ili svi postembrionalni stadijumi predstavnika hordeumatida sa istim brojem pleurotergita poznati samo iz različitih porodica, pa se može pretpostaviti da se verovatno radi o istim obrascima anamorfoze. Tabacaru (1965) i Blower (1985) su pokazali da se postembriogeneza kod vrsta *Haasea hungarica* (Verhoeff, 1928) i *Melogona scutellaris* (Ribaut, 1913), koje imaju 27 pleurotergita, odvija identično kao i kod taksona sa 29 pleurotergita, ali se ista zaustavlja jedan stadijum pre, na VIII stadijumu, kada se dostiže adultno stanje, dok se kod vrsta sa 29 pleurotergita javlja devet stadijuma. Kao i kod formi sa 29 pleurotergita, i kod analiziranih taksona sa 27 pleurotergita stadijum I ima pet pleurotergita i nakon sedam presvlačenja dostiže adultni stadijum, pri čemu se dodaje 2, 3, 4, 4, 4, 3, i 2 pleurotergita, a polni dimorfizam javlja se na VI stadijumu — dakle stadijum pre nego kod taksona sa 29 pleurotergita. Nažalost, u uzorku korišćenom za ovu tezu nisu pronađeni juvenilni stadijumi dve vrste antroleukozomatida sa 27 pleurotergita, pa na osnovu toga može samo da se pretpostavi da se postembriogeneza kod ovih taksona odigrava po istoj šemi kao i kod prethodno dve pomenute vrste.

Iako imaju dva pleurotergita manje od prethodno pomenute grupe, odnosno 25, vrste *Opisthocheiron canayerensis* Mauriès & Geoffroy, 1983 i *Chamaesoma brolemanni* Ribaut & Verhoeff, 1913 takođe se karakterišu sa osam postembrionalnih stadijuma, pri čemu je VIII ujedno i adultni (Geoffroy 1984; David 1989). Geoffroy (1984) i David (1989) su pokazali da se kod ove dve vrste nakon petog i šestog presvlačenja dodaje po jedan pleurotergit manje nego kod taksona sa 27 ili 29 pleurotergita, pa bi broj pleurotergita koji se dodaje tokom sedam

presvlačenja bio 2, 3, 4, 4, 3, 2, i 2. Na osnovu iznetog, uz nedostatak juvenilnih jedinki vrste *L. mcallisteri*, može se pretpostaviti da je šema postembriogeneze ista.

Kako se taksoni sa 27 i 29 pleurotergita razlikuju u jednom postembrionalnom stadijumu manje kod taksona sa 27 pleurotergita, pri čemu je broj pleurotergita koji se dodaju tokom postembriogeneze isti kod obe grupe taksona, logično bi bilo da se i vrste sa 28 i 30 pleurotergita razlikuju na isti način, tj. da dolazi do skraćivanja teloanamorfoze kod predstavnika sa 28 pleurotergita, a da je broj pleurotergita koji se dodaje identičan. Ovakvu pretpostavku su izneli i Enghoff i saradnici (1993). Međutim, na osnovu rezultata ove teze i rezultata dobijenih od strane Mauriès-a (1988), izgleda da nije tako. Naime, Mauriès (1988) je naveo neke od postembrionalnih stadijuma za nekoliko vrsta sa 28 pleurotergita (odnosno 29 telesnih segmenata) iz roda *Tianella* Attems, 1904. Tom prilikom je naveo jedinke sa 28, 26, 24, 22, i 14 pleurotergita (odnosno 29, 27, 25, 23 i 15 telesnih segmenata), pri čemu je pretpostavio da stadijum između stadijuma sa 14 i 22 pleurotergita (odnosno 15 i 23 telesna segmenata) ima 18 pleurotergita (odnosno 19 telesnih segmenata). Na osnovu rezultata dobijenih u ovoj disertaciji, kod taksona sa 30 pleurotergita (odnosno sa 31 telesnim segmentom) javljaju se postembrionalni stadijumi sa 28, 26, 23, 19 i 15 pleurotergita, što znači da postoji određeno nepoklapanje u broju pleurotergita na određenim postembrionalnim stadijumima između taksona sa 30 i 28 pleurotergita. Sa druge strane, broj pleurotergita na određenim postembrionalnim stadijumima se poklapa između taksona sa 28 pleurotergita i taksona sa 27 i 29 pleurotergita. Za sve tri grupe su karakteristični stadijumi sa 14 i 22 pleurotergita. Ukoliko su istraživanja Mauriès-a (1988) tačna, da kod taksona sa 28 pleurotergita postoje stadijumi sa 22 i 24 pleurotergita, to znači da se između ova dva stadijuma dodaje jedan pleurotergit manje (odnosno ukupno dva) nego što je to slučaj kod taksona sa 27, 29, odnosno 30 pleurotergita. To bi moglo da znači da predstavnike sa 28 pleurotergita takođe karakteriše teloanamorfoza sa IX stadijuma, kao i vrste sa 29 i 30 pleurotergita, a ne sa VIII stadijuma kao kod vrsta sa 27 pleurotergita, kako bi moglo da se pretpostavi. U ovom slučaju postembriogeneza se ne skraćuje, već tokom teloanamorfoze dolazi do dodavanja po jednog pleurotergita manje, verovatno nakon šestog presvlačenja i u toku rane postembriogeneze.

Postembrionalni stadijumi su poznati kod jako malog broja hordeumatida, dok je kompletna anamorfoza opisana kod svega nekoliko taksona; stoga je definitivno utvrđivanje evolucionih pravaca anamorfni obrazaca kod ove grupe diplopora otežano. Enghoff i saradnici

(1993) su pretpostavili da je najveći broj pleurotergita koji se sreće kod hordeumatida — 31, ujedno i originalni, odnosno ishodni broj pleurotergita ove grupe, i kao takav predstavlja pleziomorfni karakter. Pretpostavka je bazirana na činjenici da mnoge primitivne hordeumatide imaju navedeni broj pleurotergita. Ukoliko bi se prihvatila takva pretpostavka, moglo bi se reći da antroleukozomatide imaju izvedenije stanje, pri čemu bi *L. mcallisteri* bila vrsta sa najizvedenijim stanjem u okviru antroleukozomatida (ovo se ujedno poklapa i sa potpunim odsustvom telopodita na posteriornim gonopodama kao izvedenog stanja karaktera kod ove forme), a zajedno sa još nekoliko taksona i u okviru čitavog reda Chordeumatida. U tom slučaju, evolucija teloanamorfoze kod hordeumatida je praćena smanjivanjem broja pleurotergita, dok bi pojavljivanje gonopoda kod mužjaka nekih vrsta na jednom stadijumu ranije verovatno bio rezultat heterohronije. U ovom kontekstu je interesantno pomenuti rod *Caucaseuma* sa sedam vrsta, od kojih šest ima 29 pleurotergita na adultnom stadijumu, dok vrsta *C. variable* poseduje 27 pleurotergita. Upoređivanjem boja ocela na adultnim stadijumima ovih vrsta (ne računajući neke pećinske forme kod kojih je redukcija broja ocela rezultat adaptacije na pećinske uslove), uočava se da je kod vrsta sa 29 pleurotergita broj ocela manje ili više ujednačen na adultnom stadijumu i ujedno veći u odnosu na broj ocela kod *C. variable*. Sa druge strane, broj ocela kod adulta *C. variable*, za koji se pretpostavlja da je VIII stadijum, se poklapa sa brojem ocela kod preadultnog stadijuma VIII kod vrsta sa 29 pleurotergita i devet postembrionalnih stadijuma. *C. variable* ujedno predstavlja i najmanju vrstu iz roda *Caucaseuma*. Ovo bi mogao da bude dokaz da se postembriogeneza kod antroleukozomatida sa 27 pleurotergita završava jedan stadijum ranije i svakako predstavlja heterohroničnu promenu potkrepljujući pretpostavku da je evolucija u okviru hordeumatida išla u pravcu kontrakcije, tj. smanjivanja broja pleurotergita. Takođe, drugi predstavnik antroleukozomatida sa 27 pleurotergita — *Vegrandosoma tabacarii*, karakteriše se veoma malim dimenzijama tela i redukovanim brojem ocela kod adultnih jedinki, koje zbog relativno velike glave na prvi pogled u mnogome podsećaju na juvenilne jedinke drugih hordeumatida. Moglo bi se reći da mala veličina tela, redukovan broj ocela i relativno velika glava predstavljaju pedomorfne odlike ova dva taksona, odnosno heterohronične promene koje su dovele do skraćenja perioda rasta (jedan anamorfni stadijum manje) ranijim dostizanjem polne zrelosti, tj. promene koje su dovele do progeneze koja u najvećem broju slučajeva podrazumeva smanjivanje veličine tela i redukciju određenih morfoloških celina (u ovom slučaju redukciju broja ocela), što se označava kao hipomorfoza (Ivanović & Kalezić 2009). Takođe, kao

što je već pomenuto, u okviru vrste *C. variabile* postoje tri poprilično izolovane populacije, sa određenim razlikama u građi anteriornih gonopoda, za koje smatramo da se nalaze u fazi specijacije, a poznato je da je kod mnogih grupa upravo pedomorfoza vodila ka specijaciji (Ivanović & Kalezić 2009). Ukoliko je tačna pretpostavka da je *C. variabile* u fazi aktivne specijacije, onda je to siguran dokaz da je evolucija tekla u pravcu skraćivanja broja postembrionalnih stadijuma, tj. da je vodila ka kontrakciji, ako ne kod svih, onda bar kod nekih linija hordeumatida.

Dalje proučavanje teloanamorfoze kod hordeumatida biće od izuzetog značaja sa evolucionog i filogenetskog aspekta; u tom smislu će naročito biti interesantno proučavanje postembrionalnog razvića predstavnika sa 28 i 30 pleurotergita na adultnom stadijumu. Svakako su neophodna dalja intenzivna i ekstenzivna terenska istraživanja u cilju pronalaženja kako potencijalno novih taksona, tako i juvenilnih jedinki, posebno na ranim anamorfnim stadijumima; pronalaženje adekvatnih uslova za laboratorijsko gajenje različitih taksona antroleukozomatida takođe bi bilo od velike koristi.

Tabela 1. Anamorfoza kod predstavnika sa 29 pleurotergita.

Vrsta	Karakter	Stadijumi										
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX		
<i>Anamastigona alba</i> (Strasser, 1966)	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	/	/	/	25	27	29
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	/	/	39-40	44-46	48-50	
	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	/	/	/	27	29	
<i>Anamastigona delcevi</i> (Strasser, 1973)	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	/	/	/	44-46	48-50	
	Broj pleurotergita	5	7	10	14	18	22	25	27	29		
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
<i>Anamastigona matsakisi</i> (Karamaoua, 1987)	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj parova nogu	3	5	10	16	24	32	39-40	44-46	48-50		
	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	/	/	/	25	27	29
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
<i>Anamastigona meridionalis</i> (Strasser, 1970b)	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	/	/	/	39-40	44-46	48-50
	Broj pleurotergita	5	7	10	14	18	22	25	27	29		
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj parova nogu	3	5	10	16	24	32	39-40	44-46	48-50		
<i>Anamastigona pulchella</i> (Silvestri, 1903)	Broj pleurotergita	5	/	/	/	/	/	/	/	/	/	29
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj parova nogu	3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	/	/	/	22	25	29
<i>Belbogosoma sribogi</i> (Antić et al., 2014)	Broj ocela	/	/	/	/	/	1-2	4-5	4-6	6-12		
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	1	2	2	2-3		
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	32	39-40	44-46	48-50		
	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/

Tabela 1. Nastavak.

Vrsta	Karakter	Stadijumi								
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
<i>Bulgarosoma bureschi</i> (Strasser, 1966)	Broj pleurotergita	/	/	/	/	18	22	25	27	29
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj parova nogu	/	/	/	/	24	32	39-40	44-46	48-50
<i>Caucaseuma fanagoriyskaya</i> (ova studija)	Broj pleurotergita	/	/	/	14	18	/	25	27	29
	Broj ocela	/	/	/	4	6-7	/	12	15	20-24
	Broj redova ocela	/	/	/	3	3-4	/	4	5	6
	Broj parova nogu	/	/	/	16	24	/	39-40	44-46	48-50
<i>Caucaseuma glabroscutum</i> (ova studija)	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	/	25	27	29
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	12-13	16-17	20-23
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	4-5	5	5-6
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	/	39-40	44-46	48-50
<i>Caucaseuma lohmanderi</i> (Strasser, 1970a)	Broj pleurotergita	/	/	/	/	18	22	25	27	29
	Broj ocela	/	/	/	/	3	9	12	18	22-25
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj parova nogu	/	/	/	/	24	32	39-40	44-46	48-50
<i>Caucaseuma minellii</i> (ova studija)	Broj pleurotergita	/	/	10	14	/	/	25	27	29
	Broj ocela	/	/	2	4	/	/	12-15	18-20	22-24
	Broj redova ocela	/	/	1	3	/	/	5	5-6	6
	Broj parova nogu	/	/	10	16	/	/	39-40	44-46	48-50
<i>Dentatosoma denticulatum</i> (ova studija)	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	22	25	27	29
	Broj ocela	/	/	/	/	/	11	14-16	18-20	22-27
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	5	5	5-6	6
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	32	39-40	44-46	48-50
<i>Dentatosoma magnum</i> (ova studija)	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	/	25	27	29
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	15-18	18-22	20-29
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	6	6-7	6-8
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	/	39-40	44-46	48-50

Tabela 1. Nastavak.

Vrsta	Karakter	Stadijumi								
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
<i>Dentatosoma zeraboseli</i> (ova studija)	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	22	25	27	29
	Broj ocela	/	/	/	/	/	11	14-16	16-20	21-25
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	5	5	4-6	5-6
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	32	39-40	44-46	48-50
<i>Georgiosoma bicornutum</i> (ova studija)	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	/	/	27	29
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	6
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	3
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	/	/	44	48
<i>Heterocauseuma feminaepectorum</i> (ova studija)	Broj pleurotergita	/	/	/	14	18	22	25	27	29
	Broj ocela	/	/	/	1	3-4	4-6	6-9	10-13	10-18
	Broj redova ocela	/	/	/	1	2-3	3-4	3-4	3-5	3-4
	Broj parova nogu	/	/	/	16	24	32	39-40	44-46	48-50
<i>Heterocauseuma longicome</i> (ova studija)	Broj pleurotergita	/	/	10	14	18	/	/	27	29
	Broj ocela	/	/	3	4	7	/	/	17-20	19-25
	Broj redova ocela	/	/	2	3	4	/	/	5-6	5-6
	Broj parova nogu	/	/	10	16	24	/	/	44-46	48-50
<i>Paranotosoma subrotundatum</i> (ova studija)	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	/	/	27	29
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	/	20	24-26
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	/	6	6
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	/	/	44-46	48-50
<i>Rhodoposoma rhodopinum</i> (Strasser, 1966)	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	/	/	27	29
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	/	/	44-46	48-50
<i>Serbosoma lazarevense</i> (Čurčić & Makarov, 1997b)	Broj pleurotergita	/	7	10	14	18	22	25	27	29
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj parova nogu	/	5	10	16	24	32	39-40	44-46	48-50

Tabela 2. Anamorfoza kod predstavnika sa 30 pleurotergita.

Vrsta	Karakteristi	Stadijumi								
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
<i>Acanthophorella barjadzei</i> (ova studija)	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	23	/	28	30
	Broj ocela	/	/	/	/	/	3	/	4	5-7
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	1	/	2	2-4
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	34	/	46-48	50-52
	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	/	26	28	30
<i>Acanthophorella chegemi</i> (ova studija)	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	7-10	12-14	13-16
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	3-4	4	4-5
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	/	41-42	46-48	50-52
	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	/	26	/	30
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	9-10	/	13-17
<i>Acanthophorella inystoni</i> (ova studija)	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	4	/	4-5
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	/	41-42	/	50-52
	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	/	26	/	30
	Broj pleurotergita	/	/	/	/	19	23	26	/	30
	Broj ocela	/	/	/	/	/	7	9-11	/	16-20
<i>Caucasominorus billi</i> (ova studija)	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	4	4-5	/	5-6
	Broj parova nogu	/	/	/	/	26	34	41-42	/	50-52
	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	/	26	/	30
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	10	/	16-20
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	4	/	5
<i>Caucasominorus polylobatus</i> (ova studija)	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	/	41-42	/	50-52
	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	/	26	/	30
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	10	/	16-20
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	4	/	5
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	/	41-42	/	50-52
<i>Enghoffiella insolita</i> (ova studija)	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	/	/	28	30
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	/	12-16	15-20
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	/	4-5	4-5
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	/	/	46-48	50-52
	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	/	/	28	30
<i>Herculina oligosagittae</i> (ova studija)	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	/	9-10	8-13
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	/	4	4
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	/	/	46-48	50-52
	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	/	/	28	30
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	/	9-10	8-13

Tabela 2. Nastavak.

Vrsta	Karakteristi	Stadijumi								
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
<i>Metamastigophorophyllon giljarovi</i> (ova studija)	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	23	26	28	30
	Broj ocela	/	/	/	/	/	11	15-16	16-18	21-27
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	4	5-6	5-6	5-7
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	34	41-42	46-48	50-52
<i>Metamastigophorophyllon hamatum</i> (ova studija)	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	/	26	28	30
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	12-13	13-18	19-23
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	4-5	4-5	5-6
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	/	41-42	46-48	50-52
<i>Metamastigophorophyllon martensi</i> (Mauriès, 1982.; ova studija)	Broj pleurotergita	/	/	/	15	/	/	26	28	30
	Broj ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	20-30
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	/	41-42	46-48	50-52
<i>Metamastigophorophyllon torsivum</i> (ova studija)	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	23	26	28	30
	Broj ocela	/	/	/	/	/	9-11	12-14	14-16	18-23
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	4	4-5	4-5	4-6
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	34	41-42	46-48	50-52
<i>Pseudoflagellophorella eskovi</i> (ova studija)	Broj pleurotergita	/	/	/	/	19	23	26	28	30
	Broj ocela	/	/	/	/	4	6-7	8-10	14-16	16-20
	Broj redova ocela	/	/	/	/	3	3-4	4	5	5-6
	Broj parova nogu	/	/	/	/	26	34	41-42	46-48	50-52
<i>Pseudoflagellophorella papilioformis</i> (ova studija)	Broj pleurotergita	/	/	/	/	/	23	26	/	30
	Broj ocela	/	/	/	/	/	6-7	8-10	/	14-20
	Broj redova ocela	/	/	/	/	/	3-4	4	/	5-6
	Broj parova nogu	/	/	/	/	/	34	41-42	/	50-52

4. ZAKLJUČCI

Rezultati ove doktorske disertacije predstavljaju osnovu za rešavanje kompleksnih sistematskih, filogenetskih, biogeografskih i razvojnih odnosa unutar porodice Anthroleucosomatidae i izvor smernica u budućim istraživanjima ove grupe, ali i čitavog reda Chordeumatida.

Analizom uporedno-morfoloških i ontogenetskih karaktera, kao i biogeografskih osobenosti, 35 do sada opisanih rodova i 84 vrste porodice Anthroleucosomatidae svrstano je u 12 kompleksa rodova. Polovina ovih kompleksa je predstavljeno samo sa po jednim rodom. Tri su monotipska, predstavljena sa po jedno vrstom. Rodovi *Bulgardicus*, *Camptogona* i *Ghilarovia* su isključeni iz porodice Anthroleucosomatidae.

Formirani kompleksi rodova unutar porodice Anthroleucosomatidae predstavljaju osnovu za uspostavljanje suprageneričkih kategorija (potporodica ili tribusa) u reviziji porodice koja sledi kao rezultat ove doktorske teze.

Rezultati ove doktorske teze pokazuju da građa anteriornih i posteriornih gonopoda mužjaka antroleukozomatida ima najveći informacioni značaj u filogenetskim razmatranjima i ključni je taksonomski karakter. Pored toga, veliki taksonomski značaj na generičkom nivou, ima i građa pregonopodalnih parova nogu 3-7 kod mužjaka, kao i postgonopodalnih parova 10 i 11. Velika većina mužjaka antroleukozomatida se karakteriše uvećanim pregonopodalnim nogama 3-7, u odnosu na postgonopodalne noge, sa različitim modifikacijama njihovih određenih podomera. Najveći stepen modifikacije pokazuje 7. par nogu, koji je kod nekih grupa od iste taksonomske važnosti kao i anteriorne i posteriorne gonopode.

Alloiopus kompleks uključuje monotipski rod *Alloiopus* i rod *Golovatchosoma*, sa dve vrste. Vrste naseljavaju jugoistočni deo Kavkaza. Ovaj kompleks karakterišu snažno razvijeni, dvosegmentalni i setozni telopoditi posteriornih gonopoda. Ovako građene posteriorne gonopode su najprimitivnije među antroleukozomatidama i izdvajaju ovaj kompleks od ostalih predstavnika porodice, pa filogenetski predstavljaju najbazalniji kompleks u okviru porodice Anthroleucosomatidae.

Anamastigona kompleks uključuje istoimeni rod sa 19 vrsta. Ovaj severno mediteranski kompleks je najkomplikovaniji i najproblematičniji u okviru porodice Anthroleucosomatidae. Na osnovu građe anteriornih i posteriornih gonopoda, struktura na 7, 10 i 11. paru nogu mužjaka,

kao i biogeografskih osobenosti, trenutno svrtani taksoni mogu da se podele na pet grupa u okviru kojih postoje dve filetičke linije. Jedna uključuje predstavnike sa telopoditima na posteriornim gonopodama, a druga taksone sa izvedenim posteriornim gonopodama bez tragova telopodita. Vrsta *Anamastigona matsakisi* ne pripada ovom rodu i kompleksu, već *Flagellophorella* kompleksu. Filogenetski *Anamastigona* kompleks je najbliži *Caucaseuma* kompleksu.

Anthroleucosoma kompleks uključuje slepe i depigmentisane pećinske rodove *Anthroleucosoma*, sa dve vrste, i *Dacosoma*, sa jednom vrstom. Ovi rodovi se razlikuju od svih ostalih rodova antroleukozomatida po prisustvu medijalnog, sternalnog nastavka na posteriornim gonopodama i predstavljaju južno karpatske faunističke elemente i zasebnu filetičku liniju. Iako ne poseduje ovaj nastavak, zbog nekih sličnosti u građi anteriornih i delom posteriornih gonopoda, monotipski, takođe pećinski rod — *Stygiosoma* bi predstavljao drugu liniju u okviru ovog kompleksa. Ovaj rod predstavlja rodopski faunistički element. Kompleks zavređuje status potporodice sa dva tribusa od kojih bi jedan uključio sestrinske rodove *Anthroleucosoma* i *Dacosoma*, a drugi monotipski rod *Stygiosoma*. Na osnovu primitivne građe posteriornih gonopoda, *Anthroleucosoma* i *Alloipus* kompleksi predstavljaju bazalnu granu antroleukozomatida.

Bulgarosoma kompleks uključuje devet rodova sa 16 vrsta. Rodovi *Banatosoma*, *Belbogosoma*, *Bulgarosoma*, *Serbosoma*, *Dazbogosoma*, *Perunosoma* i *Svarogosoma* predstavljaju karpato-balkanske elemente, dok su rodovi *Rhodoposoma* i *Troglodicus* rodopski elementi. Sve vrste, sem vrste *Bulgarosoma superficiei*, su poznate samo iz pećina. Svi predstavnici ovog kompleksa se karakterišu veoma jedinstvenim anteriornim gonopodama sa snažnim autapomorfničkim karakterom — razvijenim posteriornim medijalnim sinkoksitom sa neparnim centralnim nastavkom anteriorno. Takođe, da se radi o izvedenoj grupi dokaz su i izvedene posteriozne gonopode, koje su lišene telopodita. Rezultati ove teze ukazuju da bi najrealnije bilo ovu grupu izdvojiti iz antroleukozomatida i uspostaviti novu porodicu.

Caucaseuma kompleks je jedan od najraznovrsnijih kompleksa antroleukozomatida i uključuje osam rodova sa 19 vrsta široko rasprostranjenih na Velikom (sem zapadnog dela) i Malom Kavkazu. Rodovi *Adshardicus*, *Alpinella*, *Brachychaetosoma* i *Georgiosoma* su monotipski, dok preostala četiri roda sadrže dve ili više vrsta: *Caucaseuma* (sedam), *Caucasominorus* (dve), *Heterocaucaseuma* (tri) i *Paranotosoma* (tri). Na osnovu građe

anteriornih i posteriornih gonopoda, *Caucaseuma* kompleks može da se podeli na četiri podgrupe rodova, pri čemu sam kompleks zasluži da se podigne na nivo potporodice sa četiri tribusa. Na osnovu građe gonopoda, ovaj kompleks je najbliži *Anamastigona* kompleksu.

Dentatosoma kompleks uključuje samo istoimeni rod sa tri vrste koje se od ostalih antroleukozomatida razlikuju po potpunom odsustvu lateralnih nastavaka na metazonitima, prisustvu nazubljenog limbusa metazonita, kao i veoma uprošćenim anteriornim gonopodama. Na osnovu nekih homologija u građi posteriornih gonopoda, ovaj kompleks može da se uvrsti u kladu sa kompleksima *Anamastigona* i *Caucaseuma*.

Enghoffiella kompleks uključuje monotipski rod *Enghoffiella* i rod *Metamastigophorophyllon* sa pet vrsta. Predstavnici ovog kompleksa imaju najširu distribuciju na Kavkazu (prisutni na čitavom kavkaskom ekoregionu). Razlikuju se od ostalih pripadnika porodice Anthroleucosomatidae po prisustvu veoma složenih i „razgranatih“ anteriornih i kratkih, zdepastih posteriornih gonopoda. Rezultati dobijeni u ovoj tezi ukazuju da ovaj kompleks zasluži status nove porodice.

Flagellophorella kompleks uključuje četiri roda od kojih su rodovi *Cryptacanthophorella* i *Flagellophorella* monotipski, dok su rodovi *Acanthophorella* i *Pseudoflagellophorella* sa po tri vrste. Ovaj kompleks ima široku distribuciju u kavkaskom ekoregionu, sem krajnjeg jugoistoka. Predstavnici ovog kompleksa imaju par manje ili više flageloidnih struktura sa prednje strane anteriornih gonopoda, koje smatramo jasnim apomorfnim karakteristikama u okviru antroleukozomatida. Ova grupa uključuje i vrstu *Anamastigona matsakisi*. Na osnovu uporedno-morfoloških obeležja ovaj kompleks zasluži nivo potporodice i zasigurno predstavlja zasebnu filetičku liniju.

Herculina kompleks uključuje istoimeni rod sa dve vrste sa uskom distribucijom na severozapadnom delu Malog Kavkaza. Razlikuju se od svih ostalih antroleukozomatida po prisustvu veoma karakterističnih filamenata nalik na strele, na koksitima posteriornih gonopoda, kao i po prisustvu veoma robusnog i bizarnog šestog para nogu kod mužjaka. Ovi apomorfnih karakteri jasno izdvajaju ovaj kompleks od ostalih u okviru antroleukozomatida.

Monotipski, severnoamerički kompleks *Leschius* se karakteriše sa nekoliko apomorfnih karakterata u okviru grupe: neparnog sternalnog nastavka posteriorno na anteriornim gonopodama, odsustvo telopodita na veoma složenim posteriornim gonopodama, i redukovani broj

pleurotergita. Na osnovu morfoloških obeležja ovo bi bio najizvedeniji takson unutar antroleukozomatida, ali je realnije da on bude izdvojen u novu, monotipsku porodicu.

Monotipski kompleks *Ratcheuma* uključuje kavernikolnog predstavnika poznatog samo iz jedne pećine u regionu Rača u Gruziji. Ovo je jedan od tri kompleksa antroleukozomatida bez telopodita na posteriornim gonopodama (to su još kompleksi *Bulgarosoma* i *Leschius*). Ovi kompleksi se značajno razlikuju u građi anteriornih gonopoda i biogeografski su veoma udaljeni. Odsustvo telopodita na posteriornim gonopodama čini ovaj takson najizvedenijim unutar kavkaskih formi antroleukozomatida.

Monotipski kompleks *Vegrandosoma* ima limitiranu distribuciju u blizini Stavropolja, u prekavkaskom regionu, a najverovatnije je poznat i sa jednog lokaliteta u zapadnom delu Velikog Kavkaza. Vrsta se karakteriše prisustvom para snažno razvijenih sternalnih nastavaka sa prednje strane anteriornih gonopoda, koji su u distalnom delu međusobno srasli. Ovakvi nastavci predstavljaju apomorfni karakter, ne samo u okviru antroleukozomatida, već generalno u okviru Chordeumatida, i definitivno imaju supragenerički značaj.

Predstavnici porodice Anthroleucosomatidae imaju široku, disjunktну distribuciju u Holarktičkoj oblasti. Samo jedan predstavnik je poznat iz Nearktičke regije, iz Severne Amerike, dok su ostali vezani za oblast zapadnog Palearktika. Ogromna većina vrsta iz porodice Anthroleucosomatidae je poznata sa teritorije Balkanskog poluostrva i šireg prostora Kavkaza. Ove dve regije predstavljaju centre geneze i diverzifikacije antroleukozomatida. Od 12 kompleksa rodova unutar porodice, čak osam je karakteristično samo za Kavkaz (*Alloiopus*, *Caucaseuma*, *Dentatosoma*, *Enghoffiella*, *Flagellophorella*, *Herculina*, *Ratcheuma* i *Vegrandosoma*). Dva kompleksa su prisutna isključivo na Balkanu (*Anthroleucosoma* i *Bulgarosoma*). Jedan naseljava zapadnu obalu Severne Amerike (*Leschius*). Dok kompleks *Anamastigona* sa istoimenim rodом ima najširu distribuciju sa najvećim broj taksona na Balkanu.

Broj kavernikolnih formi antroleukozomatida u odnosu na ukupan broj taksona u porodici je relativno visok. Od 35 trenutno poznatih rodova, 19 se karakteriše pećinskim predstavnicima, pri čemu je čak 15 rodova poznato isključivo iz pećina. Troglobionti čine čak 40 procenata do sada poznatih vrsta antroleukozomatida. Balkansko poluostrvo daleko je bogatije pećinskim formama (23 vrste iz 13 rodova) od Kavkaza (11 vrsta iz šest rodova), što i ne čudi jer je Balkan jedan od glavnih biodiverzitetskih centara u pogledu podzemne faune. Sve balkanske

forme iz pećina, sa ili bez ocela, mogu se smatrati troglobiontima. Sve kavkaske forme iz pećina poseduju ocele, pa se mogu smatrati mlađim troglobiontima. S obzirom na stepen istraženosti možemo smatrati da je sadašnji broj poznatih pećinskih i epigejskih formi antroleukozomatida daleko od konačnog. U budućnosti je za očekivati nove taksone ove grupe, ne samo sa teritorija Balkana i Kavkaza, već i sa teritorije Turske, današnje veze između ova dva centra diverzifikacije.

Porodica Anthroleucosomatidae uključuje predstavnike sa 25, 27, 28, 29 i 30 pleurotergita, odnosno sa svim poznatim brojevima pleurotergita kod Chordeumatida, izuzev 31. Pri tome je broj pleurotergita karakterističan za rod, izuzetak je rod *Caucaseuma* gde je kod jedne vrste postembriogeneza skraćena i adultni stadijum ima 27 pleurotergita za razliku od adultnih jedinki ostalih vrsta ovog roda sa 29 pleurotergita.

Način postembrionalnog razvića kod antroleukozomatida se odvija procesom teloanamorfoze, koji podrazumeva seriju sukcesivnih presvlačenja i dodavanje tačno određenog broja segmenata pri čemu se presvlačenja zaustavljaju na određenom stadijumu koji je uvek isti za pol i vrstu, koji ujedno predstavlja adultni stadijum.

Kod predstavnika sa 29 pleurotergita postoji osam presvlačenja i ukupno devet postembrionalnih stadijuma, pri čemu je deveti ujedno i adultni stadijum nakon kog nema više presvlačenja. Polni dimorfizam se javlja na sedmom stadijumu kada ženke imaju jedan par nogu za hodanje više od mužjaka (40 vs. 39). Tokom svakog presvlačenja se dodaje tačno određen broj pleurotergita — 2, 3, 4, 4, 4, 3, 2, i 2 pleurotergita.

Za predstavnike sa 30 pleurotergita se pretpostavlja da se teloanamorfoza odigrava kroz osam presvlačenja i da uključuje devet postembrionalnih stadijuma. Proces teloanamorfoze kod predstavnika sa 29 i 30 pleurotergita odigrava su identično od IV do IX stadijuma i uključuje dodavanje 4, 4, 3, 2, i 2 pleurotergita. Nije poznato u toku kog od prva tri presvlačenja se dodaje jedan pleurotergut više kod formi sa 30 pleurotergita.

Jedine dve antroleukozomatide sa 27 pleurotergita — *Caucaseuma variabile* i *Vegrandosoma tabacarui* — najverovatnije imaju skraćenu teloanamorfozu, koja uključuje sedam presvlačenja i osam postembrionalnih stadijuma. Dokaz ovome je primer vrste *C. variabile*, koja na adultnom stadijumu ima dva pleurotergita manje od ostalih šest vrsta roda *Caucaseuma*. Smatramo da je ova vrsta u fazi aktivne specijacije, pa da je evolucija anamorfoze išla u pravcu kontakcije, bar kod nekih linija hordeumatida.

Postembriogeneza kod vrste *Leschius mcallisteri* se najverovatnije odvija kroz sedam presvlačenja i uključuje osam postembrionalnih stadijuma, uz dodavanje po jednog pleurotergita manje tokom petog i šestog presvlačenja. Juvenilne jedinice ove vrste nisu pronađene.

Vrlo je verovatno da se kod formi sa 28 pleurotergita teloanamorfoza odvija kroz osam presvlačenja i uključuje devet postembrionalnih stadijuma, kao kod jedinki sa 29 i 30 pleurotergita, pri čemu se u toku razvića dodaje po jedan pleurotergit manje, najverovatnije u toku rane postembriogeneze i nakon šestog presvlačenja.

5. LITERATURA

- Antić, D.Ž. & Makarov, S.E. (2016) The Caucasus as a major hotspot of biodiversity: Evidence from the millipede family Anthroleucosomatidae (Diplopoda, Chordeumatida), *Zootaxa*, 4211 (1), 001–205.
- Antić, D.Ž., Tomić, V.T., Ćurčić, B.P.M., Ćurčić, S.B., Stamenković, S.P., Lučić, L.R. & Makarov, S.E. (2014) Genus *Belbogosoma* Ćurčić & Makarov, 2008, with descriptions of new troglobitic species from east Serbia, Balkan Peninsula (Diplopoda: Chordeumatida: Anthroleucosomatidae). *Archives of Biological Science*, 66 (2), 907–918.
- Attems, K. (1899) Neues über paläarktische Myriopoden. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*, 12, 286–336.
- Attems, K. (1902) Myriopoden von Kreta nebst Beiträgen zur allgemeinen Kenntnis einiger Gattungen. *Sitzungsberichte, Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung I*, 111, 527–614.
- Attems, K. (1951) Ergebnisse der Österreichischen Iran-Expedition 1949/50. Myriopoden vom Iran, gesammelt von der Expedition Heinz Löffler und Genossen. *Sitzungsberichte, Österreichische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung I*, 160 (5), 387–426.
- Baccettei, B., Dallai, R., Bernini, F. & Mazzini, M. (1974) The spermatozoon of Arthropoda. XXIV. Sperm metamorphosis in the diplopod *Polyxenus*. *Journal of Morphology*, 143, 187–246.
- Blower J.G. (1985) *Millipedes. Keys and notes for the identification of the species*. Synopses of the British Fauna 35, 1–242.
- Brewer, M.S., Sierwald, P. & Bond, J.E. (2013) Millipede taxonomy after 250 years: classification and taxonomic practices in a mega-diverse yet understudied arthropod group. *PLoS ONE*, 7(5), e37240. doi:10.1371/journal.pone.0037240
- Brölemann H.W. (1903) Descriptions des Diplopedes. In: Léger, L. & Dubosc, O.: Recherches sur les Myriapodes de Corse et leurs parasites. *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1, 324–332.
- Brolemann H.W. (1935) Myriapodes Diplopedes (Chilognathes I). *Faune de France*, 29, 1–369.

- Ceuca, T. (1964a) Citeva diplopede noi in fauna R.P.R. *Studia Universitatis Babes-Bolyai, Seria Biologia*, 9 (2), 89–99.
- Ceuca, T. (1964b) Zur Kenntnis der Höhlendiplopeden Jugoslawiens. *Fragmenta Balcanica Musei Macedonici Scientiarum Naturalium*, 5 (8), 37–46.
- Ceuca, T. (1967) Quelques autres Diplopedes nouveaux de la faune de la Roumanie. *Studia Universitatis Babes-Bolyai, Seria Biologia*, 12 (1), 107–117.
- Ceuca, T. (1974) Noi contributii la cunoasterea diplopedelor din fauna României - New contributions to the knowledge of Diplopoda of the Roumanian Fauna. *Studia Universitatis Babes-Bolyai, Seria Biologia*, 19, 91–97.
- Ćurčić, B.P.M. & Makarov, S.E. (1997a) The taxonomic identity of *Bulgarosoma crucis crucis* Strasser and *B. crucis lazarevensis* Ceuca (Diplopoda: Anthroleucosomatidae) from Serbia, Yugoslavia. *Archives of Biological Sciences*, Belgrade, 49 (3–4), 129–138.
- Ćurčić, B.P.M. & Makarov, S.E. (1997b) Postembryonic development of *Bulgarosoma lazarevensis* – a cave-dwelling millipede from Yugoslavia (Diplopoda, Chordeumatida, Anthroleucosomatidae). *Entomologica Scandinavica*, Supplement, 51, 163–165.
- Ćurčić, B.P.M. & Makarov, S.E. (1998) Three new endemic species of the millipede genus *Bulgarosoma* Verhoeff (Diplopoda: Chordeumatida: Anthroleucosomatidae) from east Serbia. *Archives of Biological Sciences*, Belgrade, 50 (1), 51–61.
- Ćurčić, B.P.M. & Makarov, S.E. (2000) A revision of some species of *Bulgarosoma* Verhoeff (Anthroleucosomatidae, Myriapoda) from the Balkan Peninsula. *Archives of Biological Sciences*, Belgrade, 52 (3), 173–178.
- Ćurčić, B.P.M., Makarov, S.E. & Lymberakis, P.S. (2001) Diplopoda of Crete. *Archives of Biological Sciences*, Belgrade, 53 (3–4), 99–108.
- Ćurčić, B.P.M., Makarov, S.E., Tomić, V.T. & Mitić, B.M. (2007) Global review of some Anthroleucosomatidae (Diplopoda: Chordeumatida) with a description of a new millipede genus from the Balkan Peninsula. *Canadian Entomologist*, 139, 478–588.
- Ćurčić, B.P.M., Makarov, S.E., Tomić, V.T., Mitić, B.M., Ćurčić, S.B., Dudić, B.D., Lučić, L.R. & Jasnić, N. (2008) On a new genus of endemic millipedes (Diplopoda: Chordeumatida: Anthroleucosomatidae) from the Balkan Peninsula. *Zootaxa*, 1743, 1–16.

- David J-F. (1989) Le cycle biologique de *Chamaesoma brolemanni* Ribaut & Verhoeff, 1913 (Diplopoda, Craspedosomatida) en forêt d'Orléans (France). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 3, 639–647.
- Enghoff, H. (1984) Phylogeny of millipedes: a cladistic analysis. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 22, 8–26.
- Enghoff, H. (1990) The ground-plan of chilognathan millipedes (external morphology). In: Minelli, A. (Ed.), *Proceedings of the 7th International Congress of Myriapodology*. Brill, Leiden, pp. 1–21.
- Enghoff, H., Dohle, W. & Blower, J.G. (1993) Anamorphosis in millipedes (Diplopoda) - the present state of knowledge with some developmental and phylogenetic considerations. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 109, 103–234.
- Enghoff, H., Golovatch, S.I., Short, M., Stoev, P. & Wesener, T. (2015) Diplopoda – taxonomic overview. In: Minelli, A. (Ed.), *Treatise on zoology – anatomy, taxonomy, biology. The Myriapoda. Volume 2*. Brill: Leiden, pp. 363–453.
- Geoffroy, J.-J. (1984) Particularités du développement post-embryonnaire du diplopode craspedosomide cavernicole *Opisthocheiron canayerensis*. *Mémoires de Biospéologie*, 11, 211–220.
- Golovatch, S.I. (1997) On the main patterns of millipede diversity in Eurasia (Diplopoda). *Senckenbergiana biologica*, 77 (1), 101–106.
- Golovatch, S.I. (1981) Some new forms of millipedes (Diplopoda) from the Caucasus. *Annales Zoologici*, 36 (5), 105–116.
- Golovatch, S.I. (1985) Two new genera of cave-dwelling millipedes (Diplopoda) with remarks on the milliped fauna of West Caucasian caves. *International Journal of Speleology*, 14, 39–50.
- Golovatch, S.I. (2009) Millipedes (Diplopoda) in extreme environments. In: Golovatch, S.I., O.L. Makarova, A.B. Babenko & L. Penev (Eds), *Species and Communities in Extreme Environments. Festschrift towards the 75th Anniversary and a Laudatio in Honour of Academician Yuri Ivanovich Chernov*. Pensoft & KMK Scientific Press, Sofia–Moscow: 87–112.
- Golovatch S.I. & Kime R.D. (2009) Millipede (Diplopoda) distributions: A review. *Soil organisms*, 81 (3), 565–597.

- Golovatch, S.I. & Makarov, S.E. (2011) Two new, easternmost species of the millipede genus *Anamastigona* Silvestri, 1898 from Israel and the Caucasus (Diplopoda, Chordeumatida, Anthroleucosomatidae). *Arthropoda Selecta*, 20 (1), 11–20.
- Gulička, J. (1967a) Neue Höhlen-Diplopoden aus Bulgarien. *Annotationes zoologicae et botanicae*, 42, 1–5.
- Gulička, J. (1967b) Neue und interessante Diplopoden aus Bulgarien. *Annotationes zoologicae et botanicae*, 39, 1–5.
- Gulička, J. (1972) [Some new species of Diplopoda in the USSR. Part II]. *Zoologičeskij žurnal*, 51 (1), 36–45.
- Gregory, S.J., Davidson, M.B., Owen, C. & Anderson, R. (2015) *Anamastigona pulchella* (Silvestri) – First British records for England, Scotland and Wales (Chordeumatida: Anthroleucosomatidae). *Bulletin of the British Myriapod Group*, 28, 31–37.
- Hoffman, R.L. (1980) *Classification of the Diplopoda*. Muséum d'Histoire Naturelle, Genève. 273 pp.
- Hoffman, R.L., Golovatch, S.I., Adis, J. & de Morais, J.W. (2002) Diplopoda. In: J. Adis (Ed.), *Amazonian Arachnida and Myriapoda*. Pensoft: Sofia, Moscow, pp. 505–533.
- Hopkin, S.P. & Read, H.J. (1992) *The biology of millipedes*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo, 233 pp.
- Ivanović, A. & Kalezić, M.L. (2009) *Evoluciona morfologija: teorijske postavke i geometrijska morfometrija*. Biološki fakultet, Beograd.
- Karamaouna, M. (1987) *Ecology of millipedes in mediterranean coniferous ecosystems of southern Greece*. PhD Thesis, University of Athens. [na grčkom].
- Koch, M. (2015) Diplopoda – general morphology. In: Minelli, A. (Ed.), *Treatise on zoology – anatomy, taxonomy, biology. The Myriapoda. Volume 2*. Brill: Leiden, pp. 7–67.
- Makarov, S.E., Mitić, B.M. & Ćurčić, S.B. (2003) *Svarogosoma bozidarcurcici* n. g., n. sp., (Diplopoda, Anthroleucosomatidae) from the Balkan Peninsula, with notes on its phylogeny. *Periodicum Biologorum*, 105 (4), 465–472.
- Makarov S.E., Rađa T., Rađa B., Tomić V.T., Mitić B.M. & Ćurčić B.P.M. (2007) *Anamastigona radmani* sp. n. (Diplopoda, Anthroleucosomatidae) from Croatia. *Biologia* (Bratislava), 62 (5), 581–587.

- Makarov, S.E., Ćurčić, B.P.M., Milinčić, M., Pecelj, M.M., Antić, D.Ž. & Mitić, B.M. (2012) A new genus and species of the family Anthroleucosomatidae from Serbia (Myriapoda, Diplopoda, Chordeumatida). *Archives of Biological Science*, 64 (2), 793–798.
- Marek, P.E., Krejca, J.K. & Shear, W.A. (2016) A new species of *Illacme* Cook & Loomis, 1928 from Sequoia National Park, California, with a world catalog of the Siphonorhinidae (Diplopoda, Siphonophorida). *Zookeys*, 626: 1–43.
- Mauriès, J.-P. (1969) Contribution à la faune épigée et cavernicole de Corse: Diplopes récoltés par P. Beron. *Annales de speleology*, 24 (3), 505–527.
- Mauriès, J.-P. (1982) Diplopoda de l'Iran: *Persedicus* n. gen. (Craspedosomida: Anthroleucosomatidae). *Senckenbergiana biologica*, 62, 385–390.
- Mauriès, J.-P. (1987) Craspedosomid millipedes discovered in Australia: *Reginaterreuma*, *Neocambrisoma* and *Peterjohnsia*, new genera (Myriapoda: Diplopoda: Craspedosomida). *Memoirs of the Queensland Museum*, 25, 107–133.
- Mauriès, J.-P. (1988) Myriapodes du Nepal II. Diplopes Craspedosomides nouveaux de l'Himalaya et de la région indo-malaise (Craspedosomidea et Chordeumidea). *Revue suisse de zoologie*, 95 (1), 3–49.
- Mauriès, J.-P. (1990) Révision des Origmatogonini. Taxons nouveaux de France et d'Espagne (Diplopoda, Craspedosomida, Chamaesomatidae). *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de Toulouse*, 126, 47–60.
- Mauriès, J.-P. (2003) *Schizmohetera olympica* sp. n. from Greece, with a reclassification of the superfamily Neoatractosomatoidea (Diplopoda: Chordeumatida). *Arthropoda Selecta*, 12 (1), 9–16.
- Mauriès, J.-P. (2014) Four new species of cavernicolous millipedes from Andalusia, Spain (Diplopoda: Polydesmida: Polydesmidae; Chordeumatida: Chamaesomatidae, Opisthocheiridae). *Arthropoda Selecta*, 23 (1), 33–50.
- Mauriès, J.-P. & Karamaouna, M. (1984) Myriapodes-Diplopes nouveaux et peu connus des îles Naxos, Paros et Antiparos (Cyclades, Grèce). *Biologia gallo-hellenica*, 11, 51–59.
- Mauriès, J.-P., Golovatch, S.I. & Stoev, P.E. (1997) The millipedes of Albania: recent data, new taxa; systematical, nomenclatural and faunistical review (Myriapoda, Diplopoda). *Zoosystema*, 19 (2–3), 255–292.

- Mikhailjova, E.V. (2001) On some poorly-known millipedes from Siberia (Diplopoda). - *Arthropoda Selecta*, 10 (3), 201–207.
- Minelli, A. (2015) Diplopoda – development. In: Minelli, A. (Ed.), *Treatise on zoology – anatomy, taxonomy, biology. The Myriapoda. Volume 2*. Brill: Leiden, pp. 267–302.
- Minelli, A. & Fusco, G. (2013) Arthropod post-embryonic development. In: Minelli, A., Boxshall, G. & Fusco, G. (Eds.), *Arthropod biology and evolution. Molecules, development, morphology*. Springer-Verlag: Berlin, Heidelberg, pp. 91–122.
- Minelli, A. & Michalik, P. (2015) Diplopoda – reproduction. In: Minelli, A. (Ed.), *Treatise on zoology – anatomy, taxonomy, biology. The Myriapoda. Volume 2*. Brill: Leiden, pp. 237–265.
- Miyazawa, H., Ueda, C., Yahata, K. & Su, Z.-H. (2014) Molecular phylogeny of Myriapoda provides insights into evolutionary patterns of the mode in post-embryonic development. *Scientific Reports*, 4, 4127.
- Müller, C.H.G. & Sombke, A. (2015) Diplopoda – sense organs. In: Minelli A. (Ed.), *Treatise on zoology – anatomy, taxonomy, biology. The Myriapoda. Volume 2*. Brill: Leiden, pp. 181–235.
- Shear, W.A. (1988) Systematic position of the milliped species *Alloioopus solitarius* Attems and the genus *Ghilarovia* Gulička (Chordeumatida, Anthroleucosomatidae). *Myriapodologica*, 2 (8), 49–58.
- Shear, W.A. (2000) On the milliped family Heterochordeumatidae, with comments on the higher classification of the order Chordeumatida (Diplopoda). *Invertebrate Taxonomy* 14 (3), 363–376.
- Shear, W.A. (2011) Class Diplopoda de Blainville in Gervais, 1844. In Z.-Q. ZHANG (ed.) *Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa* 3148, 169–164.
- Shear, W.A. & Leonard, W.P. (2004) The milliped family Anthroleucosomatidae new to North America: *Leschius mcallisteri*, n. gen., n. sp. (Diplopoda: Chordeumatida: Anthroleucosomatoidea). *Zootaxa*, 609, 1–7.
- Shear, W.A. & Edgecombe, G. (2010) The geological record and phylogeny of the Myriapoda. *Arthropod Structure & Development*, 39, 174–190.

- Shelley, R.M. & Golovatch, S.I. (2011) Atlas of myriapod biogeography. I. Indigenous ordinal and supra-ordinal distributions in the diplopoda: perspectives on taxon origins and ages, and a hypothesis on the origin and early evolution of the class. *Insecta Mundi*, 1–134.
- Sierwald, P. & Bond, J.E. (2007) Current status of the myriapod class Diplopoda (millipedes): taxonomic diversity and phylogeny. *Annual Review of Entomology*, 52, 401–420.
- Silvestri, F. (1894) Contribuzione alla conoscenza dei Chilopodi, Symphili, Pauropodi e Diplopodi dell'Umbria e del Lazio. *Bollettino della Società Romana per gli Studi Zoologici*, 3 (5–6), 191–201.
- Silvestri, F. (1897) Systema Diplopodum. *Annali del Museo civico di storia naturale di Genova, serie 2*, 18, 644–651.
- Silvestri, F. (1898a) Contributo alla conoscenza dei Diplopodi della fauna mediterranea. *Annali del Museo civico di storia naturale di Genova, serie 2*, 18, 654–669.
- Silvestri, F. (1898b) Contributo alla conoscenza dei Chilopodi e Diplopodi della Sicilia. *Bollettino della Società entomologica Italiana*, 29 (4), 233–261.
- Silvestri, F. (1903) Classis Diplopoda. Vol. 1a. Anatome: Pars I, Segmenta, Tegumentum, Musculi. In: Berlese A. (Ed.) *Acari, Myriapoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta*, 346, 1–272.
- Spelda, J. (2001) Review of the millipede genus *Pterygophorosoma* Verhoeff, 1897 (Diplopoda, Chordeumatida, Craspedosomatidae). *Andrias*, 15, 29–48.
- Spelda, J. (2015) The southernmost millipedes found on Guarello Island, southern Chile (Diplopoda, Polydesmida, Dalodesmidae). *Spixiana*, 38 (2), 186.
- Strasser, K. (1960) Diplopoden aus Alpen-, Apenninen- und Balkanländern. *Fragmenta entomologica*, 3 (6), 95–140.
- Strasser, K. (1966) Über Diplopoden Bulgariens. *Annales zoologici*, 23 (12), 325–385.
- Strasser, K. (1970a) Über einige Diplopoden aus dem westlichen Kaukasus. *Revue suisse de zoologie*, 77 (1), 199–205.
- Strasser, K. (1970b) Diplopodi della Sicilia e della Calabria. *Memorie del Museo civico di storia naturale di Verona*, 17, 151–200.
- Strasser, K. (1973) Über Diplopoden Bulgariens, III. *Annales zoologici*, 30 (15), 411–470.
- Strasser, K. (1974) Über Diplopoda-Chilognatha Griechenlands. *Revue suisse de zoologie*, 81 (1), 219–300.

- Strasser, K. (1975) Weiterer Beitrag zur Kenntnis der bulgarischen Diplopoden. *Acta Zoologica Bulgarica*, 3, 70–77.
- Stuxberg, A. (1876) Myriopoder fran Sibirien och Waigatsch ön samlade under Nordenskiöldska expeditionen 1875. *Öfversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens förhandlingar*, 1876 (2), 11–38.
- Tabacaru, I. (1965) *Orobainosoma hungaricum orientale* n. ssp. (Diplopoda, Ascospemphora) si dezvoltarea sa postembrionara. *Lucrarile si Institutul Speologie "E. Racovitza"*, 4, 229–243.
- Tabacaru, I. (1967) Beiträge zur Kenntnis der cavernicolen Antroleucosomiden (Diplopoda, Ascospemphora). *International Journal of Speleology*, 3, 1–31.
- Tabacaru, I. & Giurginca, A. (2005) *Bulgardicus bucarestensis* n. sp. with a note on the family Anthroleucosomatidae (Diplopoda, Craspedosomatida). *Travaux de l'Institut de Speologie "Emile Racovitza"*, 43–44, 91–108.
- Vagalinski, B. & Golovatch, S.I. (2016) Two new species of *Anamastigona* from Cyprus and an updated key to species of the genus (Diplopoda: Chordeumatida: Anthroleucosomatidae). *European Journal of Taxonomy*, 227, 1–19.
- Verhoeff, K.W. (1899) Beiträge zur Kenntniss paläarktischer Myriopoden. VIII. Aufsatz: Zur vergleichenden Morphologie, Phylogenie, Gruppen- und Art-Systematik der Chordeumiden. *Archiv für Naturgeschichte*, 65, 95–154.
- Verhoeff, K.W. (1900) Beiträge zur Kenntniss paläarktischer Myriopoden. XIII. Aufsatz: Zur vergleichenden Morphologie, Phylogenie, Gruppen- und Art-Systematik der Ascospemphora. *Archiv für Naturgeschichte*, 66 (1), 347–402.
- Verhoeff, K.W. (1909) Neues System der Diplopoda-Ascospemphora. *Zoologischer Anzeiger*, 34 (18–19), 566–572.
- Verhoeff, K.W. (1910) Über Diplopoden. 11.-15. (31.-35.) *Nova Acta. Abhandlungen der Kasiserl. Leop.-Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher*, 92, 19–305.
- Verhoeff, K.W. (1925) Neue Diplopoden-Beiträge. 95. Diplopoden-Aufsatz. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*, 50, 61–122.
- Verhoeff, K.W. (1926) Über einige von Dr. I. Buresch in Bulgarien gesammelte Diplopoden. 1. Aufsatz. *Arbeiten der Bulgarischen Naturforschenden Gesellschaft*, S330, 67–78.

- Verhoeff, K.W. (1928) Zur Kenntnis der Diplopodenfauna Ungarns. 109. Diplopoden-Aufsatz (Chilopoden). *Allattani Közlemények*, 25 (3–4), 124–199.
- Verhoeff, K.W. (1930a) Zur Kenntnis italienischer Diplopoden. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*, 60 (3–4), 281–326.
- Verhoeff, K.W. (1930b) Arthropoden aus südostalpinen Höhlen gesammelt von Karl Strasser. 3. Aufsatz: *Acherosoma* und seine verwandtschaftlichen Beziehungen. *Mitteilungen über Höhlen- und Karstforschung*, 1930 (1), 1–12.
- Verhoeff, K.W. (1932) Diplopoden-Beiträge (124. Diplopoden-Aufsatz). *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*, 62 (5–6), 469–524.
- Verhoeff, K.W. (1940a) Über einige Diplopoden, Chilo- und Isopoden der Insel Ischia. *Zoologischer Anzeiger*, 131, 271–287.
- Verhoeff, K.W. (1940b) Über Diplopoden aus der Türkei. *Istanbul Üniversitesi Fen Fakültesi Mecmuası*, 5 (1–2), 1–49.
- Verhoeff, K.W. (1941) Diplopoden der Insel Ischia, systematisch, morphologisch, phänologisch, ökologisch, geographisch. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 38 (1), 147–196.
- Verhoeff, K.W. (1942) Diplopoden der Insel Kapri. *Zoologischer Anzeiger*, 139 (11–12), 213–233.
- Verhoeff, K.W. (1952) Weitere Beiträge zur Kenntnis der Isopoden- und Diplopodenfauna von Ischia und Capri. *Bonner zoologische Beiträge*, 3, 125–150.
- Verhoeff, K.W. (1926-1932). *Diplopoda*. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 5, Abt. 2. 2084 pp.
- Wilson, H.M. (2006) Juliformian millipedes from the Lower Devonian of Euramerica: implications for the timing of millipede cladogenesis in the Paleozoic. *Journal of Paleontology*, 80, 638–649.

BIOGRAFIJA AUTORA

Dragan (Živorad) Antić, diplomirani biolog, rođen je 25. marta 1985. godine u Beogradu. Osnovnu i srednju školu završio je u Rumi. Biološki fakultet u Beogradu upisao je 2004. godine, a diplomirao je 2011. sa prosečnom ocenom 8,56. Diplomski rad pod nazivom „Identifikacija isparljivih odbrambenih jedinjenja kod vrste *Himantarium gabrielis* (Linnaeus, 1767) (Myriapoda, Chilopoda, Himantariidae)“ odbranio je sa ocenom 10 na Katedri za dinamiku razvića životinja. Iste godine je upisao doktorske studije na Univerzitetu u Beogradu – Biološkom fakultetu (modul Biologija razvića životinja).

Od 2011–2012. godine radio je kao istraživač pripravnik, od 2012–2015. godine kao istraživač saradnik, a od 2015. godine radi kao asistent na Katedri za dinamiku razvića životinja Instituta za zoologiju Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta.

Član je Srpskog biološkog društva, Entomološkog društva Srbije, Internacionalnog centra za miriapodologiju, Internacionalnog društva za podzemnu biologiju, kao i Britanskog miriapodološkog i izopodološkog društva. Bio je jedan od koordinatora i/ili stručni saradnik u Biološkom-istraživačkom društvu „Josif Pančić“ iz Beograda, društvu istraživača „Vladimir Mandić-Manda“ iz Valjeva i Istraživačkoj stanici Petnica.

Do sada je objavio četiri naučna rada u vrhunskim međunarodnim časopisima (M21), dvanaest naučnih radova u istaknutim međunarodnim časopisima (M22), dvadeset i jedan naučni rad u međunarodnim časopisima (M23), tri naučna rada u časopisu nacionalnog značaja (M53), devet saopštenja sa međunarodnih skupova štampanih u izvodu (M34), osam saopštenja sa skupova nacionalnog značaja štampanih u izvodu (M64), kao i jedno predavanje po pozivu sa međunarodnog skupa štampano u izvodu (M32). Oblast istraživanja obuhvata taksonomiju, sistematiku, filogeniju i biogeografiju klase Diplopoda, kao i biospeleologiju. Govori engleski jezik.

Изјава о ауторству

Име и презиме аутора Драган Антић

Број индекса Б3005/2011

Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

Филогенија, биогеографија и постембрионално развиће представника холарктичке породице Anthroleucosomatidae Verhoeff, 1899 (Myriapoda, Diplopoda, Chordeumatida)

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

Потпис аутора

У Београду, 01.03.2017. године

Антић

Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора Драган Антић

Број индекса Б3005/2011

Студијски програм Биологија развића животиња

Наслов рада Филогенија, биогеографија и постембрионално развиће
представника холарктичке породице Anthroleucosomatidae Verhoeff, 1899
(Myriapoda, Diplopoda, Chordeumatida)

Ментор Др Слободан Макаров, редовни професор Универзитета у
Београду – Биолошког факултета, др Лука Лучић, ванредни професор
Универзитета у Београду – Биолошког факултета

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

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

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

Потпис аутора

У Београду, 01.03.2017. године

А. Антић

Изјава о коришћењу

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

Филогенија, биогеографија и постембрионално развиће представника холарктичке породице Anthroleucosomatidae Verhoeff, 1899 (Myriapoda, Diplopoda, Chordeumatida)

која је моје ауторско дело.

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

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

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

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

Потпис аутора

У Београду, 01.03.2017. године



1. **Ауторство.** Дозвољаваће 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.** Дозвољаваће умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела.

3. **Ауторство – некомерцијално – без прерада.** Дозвољаваће 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.** Дозвољаваће умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада.

5. **Ауторство – без прерада.** Дозвољаваће 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.** Дозвољаваће 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.