

UNIVERZITET U BEOGRADU
BIOLOŠKI FAKULTET

Matija Lj. D. Petković

**Ontogenija i filogenetski odnosi vrsta roda
Niphargus Schiödte, 1947 (Crustacea:
Amphipoda: Niphargidae) sa područja Srbije**

Doktorska disertacija

Beograd, 2023

UNIVERSITY OF BELGRADE
FACULTY OF BIOLOGY

Matija Lj. D. Petković

**Ontogeny and phylogenetic relationships of
the species of the genus *Niphargus* Schiödte,
1947 (Crustacea: Amphipoda: Niphargus)
from the territory of Srbija**

Doctoral Dissertation

Beograd, 2023

Mentori:

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

dr Dragana Miličić, vanredni profesor
Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet

Članovi komisije:

dr Boris Dudić, docent,
Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet

dr Vesna Đikanović, viši naučni saradnik Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ –
Institut od nacionalnog značaja za Republiku Srbiju Univerziteta u Beogradu

dr Bojan Ilić, docent i viši naučni saradnik Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta

Datum odbrane doktorske disertacije:

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” MIIHTP 451-03-68/2022-14/ 200178

Zahvaljujem se svojim mentorima, dr Vladimir Tomiću, vanrednom profesoru i Dragani Miličić, vanrednom profesoru Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta kao i svim članovima katedre koji su me prihvatili, pomogli i vodili tokom ovih godina.

Posebno se zahvaljujem Prof. Dr. Fišer Cene koji mi je omogućio prve korake u upoznavanju sa za mene najintragantnijim živim bićima kojima sam spreman da posvetim svoj život izučavajući ih. Zahvalio bih se i akademiku Gordanu S. Karamanu koji mi je nesebično davao savete i ohrabrivao na saradnju i dalji rad.

Zahvaljujem se članovima Komisije, dr Borisu Dudiću, docentu Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta, dr Vesni Đikanović, višem naučnom saradniku Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ - Institut od nacionalnog značaja za Republiku Srbiju Univerziteta u Beogradu i dr Bojanu Iliću, docentu i višem naučnom saradniku Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta na kritikama, korisnim komentarima i predlozima čime je sadržaj ove disertacije značajno poboljšan.

Želeo bih da se zahvalim svojim kolegama Marković Đorđu, Nikićević Aleksiru, Antić Draganu i Ćurčić Srećku sa kojima sam proveo nebrojene dane na terenu sakupljajući zajednički materijal i produbljujući svoje znanje. Njihove sugestije su mi mnogo značile.

Neizmernu zahvalnost dugujem svojim roditeljima, Ljiljanani i Dušanu Petkoviću, koji su me podržali u svakom momentu mojih studija i iste mi omogućili. Bez njih izrada ove disertacije ne bi bila moguća. Njima posvećujem ovu disertaciju.

Ontogenija i filogenetski odnosi vrsta roda *Niphargus* Schiödte, 1947 (Crustacea: Amphipoda: Niphargidae) sa područja Srbije

Sažetak

Pored brojnih pokušaja i informacija dobijenih analizom morfoloških karakteristika i metodama molekularne taksonomije jedan od najbrojnijih rodova slatkovodnih rakova na svetu, rod *Niphargus*, i dalje ima problematičnu i nerazrešenu taksonomiju. Predložene grupe dobijene na osnovu morfoloških analiza koje se danas koriste u sistematici nisu u skladu sa rezultatima molekularno filogenetskih istraživanja. Nove vrste se često otkrivaju, mahom ih odlikuje stenoendemičnost, a detektovan je i veći broj kriptičkih vrsta. Svega par vrsta nije vezano isključivo za subterestičnu slatkovodnu sredinu. Odsustvo cirkadijalnog ritma, male godišnje temperaturne oscilacije sredine koju naseljavaju i nepravilni priliv hranljivih materija je uslovio drugačije životne strategije, uključujući i razviće, u odnosu na epigejske srodnike. Sve pripadnike roda karakteriše adaptacija na hipogejsku sredinu u vidu odsustva organa vida, izduženih ekstremiteta, većeg broja taktilnih dlačica, itd. Posebnu poteškoću u određivanju taksonomije ove grupe predstavlja to što se kod nekih vrsta određene morfološke strukture, koje se mogu koristiti ili se koriste kao taksonomski karakteri, menjaju tokom ontogenije, čineći tako da juvenilni primerci jedne vrste liče na odrasle jedinke druge vrste.

U cilju rasvetljavanja filogenetskih odnosa i taksonomskog statusa u okviru roda *Niphargus*, korišćen je integrativno taksonomski pristup i kombinacija molekularnih markera. Vršeno je i praćenje alometrijskih promena u toku ontogenije ključnih morfoloških karaktera različitih preadultnih uzrasnih kategorija.

Detektovani su glavni morfološki karakteri vrsta koje su do sada registrovane na teritoriji Srbije (151 morfometrijskih i 186 merističkih). Analiza karaktera je izvršena na sakupljenim uzorcima, kao na osnovu literaturnih podataka koji su do sada objavljeni za vrste koje naseljavaju područje Srbije. Od 22 navedene vrste koje žive u Srbiji, vrsta *Niphargus euserbicus* je odabrana kao organizam za dalju ontogenetsku studiju. Vrsta pripada morfološkoj grupi *Niphargus remyi-ravanicanus*, čija ontogenija do sada nije izučavana. Odabrani su određeni morfološki karakteri koji su se pratili tokom ontogenije. Utvrđeno je koji su od stabilnih karaktera na nivou vrste podložni alometrijskom rastu. Vremensko javljanje trnova i bodlji na gnatopodama, pereopodama, epimeralnim pločama i telzonu u postembrionalnom razviću je predstavljeno sekvencom koja se može koristiti za upoređivanje među vrstama. Dobijeni podaci idu u prilog hipotezi da heterohronija igra značajnu, ako ne i ključnu ulogu, u evoluciji ovog roda.

Prilikom uzorkovanja i analiza u toku ove studije, detektovana je i nova vrsta za nauku, *Niphargus mirocensis* u speleološkom objektu Rakin ponor, planina Miroč, zapadna Srbija. Novootkrivena vrsta je ujedno i prva vrsta roda *Niphargus* na području Srbije koja je dokumentovana metodama molekularne genetike. Dobijeni molekularno-filogenetski rezultati sugerišu da vrsta pripada kladi jezerske ekomorfe rasprostranjene u Italiji i centralnoj oblasti Dinarida. Vrsta ima markantnu morfologiju sa velikim i robusnim telom, dužim ekstremitetima, glomaznim i predatorskim gnatopodama, što je tipično za jezerski ekomorfe. Novo otkriće predstavlja geografsko proširenje opsega pomenute klade, čije su vrste uglavnom poznate kao stenoendemične.

Ključne reči: ontogenija, filogenija, *Niphargus*, Srbija

Naučna oblast: Biologija

Uža naučna oblast: Biologija razvića životinja

UDK:

Ontogeny and phylogenetic relationships of the species of the genus *Niphargus* Schiödte, 1947 (Crustacea: Amphipoda: Niphargidae) inhabiting an area of Serbia

Abstract

Even after countless experiments and information obtained by morphology and molecular biology, one of the most numerous genera of freshwater crustaceans in the world, *Niphargus*, still has a problematic and unresolved taxonomy. The proposed morphological groups, which are used today, are inconsistent with the molecular phylogeny. New species are frequently discovered and are mostly characterized by stenoendemicity, and a larger number of cryptic species have been detected. Only a few species are not related exclusively to the subterranean freshwater environment. The absence of circadian rhythm, smaller environmental annual temperature oscillations, and irregular inflows of nutrients have conditioned different life strategies, including their development, with regard to their epigeic relatives. The members of order are characterized by adaptation to the underground environment in the form of the absence of organs of sight, elongated extremities, a larger number of tactile hairs, etc. In some species, certain morphological structures, which can be used or are used as taxonomic characters, are changing during ontogeny, which makes juvenile specimens of these species resemble adult individuals of some other species.

In order to resolve the phylogenetic relationships and taxonomical status of genus *Niphargus*, the combination of molecular methods and morphological analysis was used. Allometric changes during the ontogeny of key morphological characters were also observed in specimens of pre-adult age categories.

Key morphological characters of the genus were detected (151 morphometric and 186 meristic). Character analysis was performed on collected samples and from literature data, for species inhabiting the territory of Serbia. During sampling a species new to science was described, *Niphargus mirocensis*. Of the 22 listed species, *Niphargus euserbicus* was chosen to be a study animal for ontogenetic analysis. The species belongs to the artificial morphological group *Niphargus remyi-ravanicanus*, whose ontogenetic development has not been studied so far. Characters to follow during ontogenetic development were selected. They have been tested to be stable at the species level, susceptible to allometric growth and being polymorphic. The temporal occurrence of thorns and spines in postembryonic development is presented by a sequence that can be used for comparison between species. The obtained data further support the hypothesis that heterochrony plays a significant, if not a key role in the evolution of the genus.

The newly discovered species *Niphargus mirocensis*, is the first species on the territory of Serbia that is molecularly discriminated. The obtained phylogenetic results suggest that it belongs to the clade of the lake ecomorph, also distributed in Italy and the central Dinaric region. The species has a recognizable morphology with a large and robust body, the longer body extremities, bulky and predatory gnathopods, that is typical for a lake ecomorph. The new discovery represents a geographical expansion of the range of the mentioned clade, whose species are mostly known as stenoendemic.

Key words: ontogeny, phylogeny, *Niphargus*, Serbia

Scientific field: Biology

Scientific subfield: Biology of animal development

UDK:

SADRŽAJ

1. U V O D	1
1.1 Diverzitet morfoloških odlika u okviru roda <i>Niphargus</i>	4
1.2 Ekološke odlike.....	5
1.3 Značaj geografskog područja Srbije za filogeniju roda <i>Niphargus</i>	7
1.4 Osobnosti ontogenije Amphipoda.....	9
1.5 Ciljevi istraživanja.....	12
2. MATERIJAL I METODE.....	13
2.1 Opis staništa i metodologija uzorkovanja.....	13
2.2 Morfološke analize.....	16
2.3 Ontogenetske analize.....	18
2.4 Molekularno-filogenetske analize.....	21
3. REZULTATI.....	24
3.1 Morfološka varijabilnost vrsta roda <i>Niphargus</i> na teritoriji Srbije.....	24
3.2 Novi nalaz <i>Niphargus</i> sp. sa lokaliteta Rakin ponor u istočnoj Srbiji.....	31
3.3 Filogenetski položaj <i>Niphargus mirocensis</i> sp. n. zasnovan na analizi molekularnih markera.....	39
3.4 Ontogenetska analiza alometrijskih promena glavnih taksonomski karakterna vrste <i>Niphargus euserbicus</i>	41
4. DISKUSIJA.....	46
4.1 Taksonomski diverzitet roda <i>Niphargus</i> na teritoriji Republike Srbije.....	47
4.2 <i>Niphargus mirocensis</i> sp. n.....	49
4.3 Biogeografska opažanja.....	51
4.4 Ontogenetske promene vrste <i>Niphargus euserbicus</i>	52
5. ZAKLJUČAK.....	54
6. LITERATURA.....	56
7. PRILOZI.....	69

1. UVOD

Red Amphipoda (Latreille, 1816) gde spada i familija Niphargidae Bousfield 1977, pripada klasi rakova Malacostraca, nadredu Peracarida (Martin & Davis, 2001; Hendrycks et al., 2019) (<http://www.marinespecies.org/amphipoda/index.php>). Prvi pisani tragovi o amfipodama datiraju između 335. i 332. godine pre nove ere od strane Aristotela, koji jednu vrstu amfipoda pominje kao “mali rod” Malacostraca. U današnje vreme se smatra da se verovatno radilo o marinskoj vrsti *Gammarus locusta* (Linnaeus, 1758) (Stebbing, 1888; Hurley, 1996). Red karakteriše izuzetni diverzitet sa čak 10,238 vrsta raspoređenih u šest podredova. Rakove iz grupe Amfipoda odlikuju neke jedinstvene karakteristike. Njihovo telo je po pravilu bočno spljošteno i konveksno, a njihovi torakalni ekstremiteti (pereopode) nisu postavljeni u istoj ravni, već su suprotstavljeni jedni drugima (prednje pereopode usmerene su ka napred, naspram pereopoda 6 i 7 okrenutih u kaudalnom pravcu), od čega potiče naziv Amphipoda. Ova osobina omogućava bolje prianjanje za podlogu, s obzirom da vode bentosni i epibentosni način života. Na abdomenu se nalaze nešto kraći ekstremiteti – pleopode, koji služe za plivanje. Druga markantna karakteristika ovih rakova je prisustvo refleksne urozome na zadnjem kraju tela, koja se sastoji od 3 para dvogranih abdominalnih ekstremiteta – uropoda (mogućnost eksplozivne lokomocije) (Glazier, 2009). Ova kombinacija karakteristika omogućava specifične oblike ponašanja amfipoda, pa se shodno stepenu razvijenosti ovih delova tela pripadnici različitih grupa neformalno dele na “plivače” (eng. 'swimmers') i “prianjače” (eng. 'clingers') (Steele, 1988; Bousfield & Shih, 1994). Pretpostavlja se da je predačka forma pripadala 'prianjačima,' koji su mogli da izvedu brze defanzivne pokrete naglim ispravljanjem refleksne urozome (Steele, 1988; Lowry & Myers, 2013). Za razliku od drugih Decapoda, amfipode nemaju karapaks, a telo im se odlikuje međusobno spojenim, fleksibilnim člancima po celoj dužini. Njihove složene oči, ukoliko postoje, nisu smeštene na očnim drškama, već su sedentarne.

Uprkos velikom broju istraživača i naučnika koji su se bavili ili se i danas bave problematikom klasifikacije, i brojnim predloženim filogenijama i klasifikacionim šemama, Amphipoda u velikoj meri još uvek predstavljaju nerazrešenu grupu u okviru Malacostraca. Klasifikacija Amphipoda je još uvek u stanju fluksa, a problemi klasifikacije pojedinih grupa problematičnog taksonomskog statusa još uvek nisu razrešeni (Martin & Davis, 2001). Filogenije predložene od strane različitih istraživačkih grupa po pravilu nisu podudarne i kompatibilne, a često je teško sa sigurnošću odrediti i karaktere na kojima zasnivaju svoju klasifikaciju. Čak i grupe koje su naizgled karakteristične i dobro utemeljene, veoma je teško morfološki definisati kada se uzmu u obzir svi rodovi. Tome je svakako doprinelo i prenošenje podataka iz nedovoljno validnih literaturnih izvora u prošlosti, a u nekim slučajevima i korišćenje različitih pseudofilogenetskih metoda za utvrđivanje statusa određenih taksona. Sve to je, kao rezultat, imalo dobijanje neproverljivih, a u nekim slučajevima i naučno neprihvatljivih sistema klasifikacije. Takođe, još uvek ne postoje terminološki jasno definisana stanja karaktera za sve postojeće grupe u okviru amfipoda. U praksi se zbog toga često koristi popis taksona (naročito viših sistematskih kategorija) po abecednom redu, svuda gde ne postoji mogućnost naučno utemeljene klasifikacije, prirodnog grupisanja taksona, ili utvrđivanja filetičkih odnosa među njima (Bowman & Abele, 1982; Barnard & Karaman, 1991; De Broier & Jazdzewski, 1993; Bellan-Santini & Ledoyer, 1986; Martin & Davis, 2001). Naročito opterećenje nedoslednostima u pogledu klasifikacije je postojalo u okviru grupe (podreda) Gammaridea, pa je ova grupa često bila “skladište” za bilo koji takson na nivou familije koji nije mogao da se svrsta ni u jednu od ostalih grupa. Ova situacija je donekle popravljena radom Majersa i Lovrija (Lowry & Myers, 2013), koji su kladističkom analizom različitih morfoloških karaktera i stanja karaktera izdvojili par novih podreda proisteklih iz grupe Gammaridea, između kojih i podred Senticaudata, u okviru koga je smeštena i familija Niphargidae:

Filum Arthropoda von Siebold, 1848
Podfilum Crustacea Brünnich, 1772
Superklasa Multicrustacea Regier et al, 2010
Klasa Malacostraca Latreille, 1802
Poklasa Eumalacostraca Grobben, 1892
Nadred Peracarida Calman, 1904
Red Amphipoda Latreille, 1816
Podred Senticaudata Lowry & Myers, 2013
Infrared Gammarida Latreille, 1802
Superfamilija Crangonyctoidea Bousfield, 1973
Familija Niphargidae Bousfield, 1977

Senticaudata predstavljaju veliku kladu u okviru Amphipoda. Uključuju skoro isključivo slatkovodne vrste, ali i brojne marinske bentosne taksoni. Klada je definisana prisustvom apikalnih robusnih seta na granama uropoda 1 i 2 (lat. *sentis* – trn). Razviće robusnih seta na vrhovima uropoda 1 i 2 smatra se sinapomorfijom koja je bila jedna od glavnih inovacija u evoluciji Amphipoda, i koja je dovela do povećanog diverziteta ove grupe (Lowry & Myers, 2013). Smatra se da ova osobina potiče od predačkih grupa amfipoda 'prianjača', gde je bila korisna u održavanju kontakta sa površinom kod epibentosnih formi. Izgled zadnjih kaudalnih trnova predstavlja važan karakter za razlikovanje pojedinih familija. Senticaudata obuhvata skoro 100 familija i više od 5000 vrsta, koje univerzalno pokazuju ovo stanje karaktera. U trenutnoj klasifikaciji Senticaudata ima status podreda, sa familijom Niphargidae u svom sastavu (Lowry & Myers, 2013).

Familiju Niphargidae čini 10 rodova. Skoro sve rodove čini jedna ili nekoliko vrsta: *Carinurella* (Sket, 1971) (1 vrsta), *Chaetoniphargus* (Karaman & Sket, 2019) (1 vrsta), *Exniphargus* (Karaman, 2016) (1 vrsta), *Foroniphargus* (Karaman, 1985) (1 vrsta), *Haploginglymus* (Mateus & Mateus, 1958) (6 vrsta), *Microniphargus* (Schellenberg, 1934) (1 vrsta), *Niphargus* (Schiödte, 1849) (411 vrsta), *Niphargellus* (Schellenberg, 1938) (3 vrste), *Niphargobates* (Sket, 1981) (1 vrsta), *Niphargobatoides* (Karaman, 2016) (1 vrsta). Niphargidae predstavljaju pretežno hipogejsku grupu rakova, sa samo par epigejskih vrsta; pokazuju visok stepen endemizma, posebno u kraškim predelima (Väinölä et al., 2008).

Tipski rod familije Niphargidae – *Niphargus* se dugo smatrao članom familije Gammaridae. Međutim Stanko Karaman, poznati jugoslovenski i svetski istraživač Amphipoda, je prvi prepoznao razlike po kojima bi trebalo da se ovaj, kao i grupa srodnih rodova, svrsta u posebnu porodicu – Niphargidae (Karaman, 1962). Porodica je tek kasnije zvanično uspostavljena i priznata kao zaseban takson od strane kanadskog zoologa Edwarda Lloyda Bousfielda, koji ju je svrstao u superfamiliju hipogejskih amfipoda Crangonyctoidea (Bousfield, 1977). Rad prodiće Karaman, imao je neprocenjiv doprinos poznavanju roda *Niphargus*. Bilo samostalno ili u koautorstvu, zaslužni su za opisivanje preko stotinu za nauku novih vrsta amfipoda. Akademik Gordan Karaman nastavlja svoj rad do današnjeg dana. Osim ovih istraživača, znatan doprinos izučavanju amfipoda, naročito od početka XX veka do danas, su dali i A. Schellenberg, kao i istraživači Boris Sket, Cene Fišer i drugi.

Smatra se da opis kavernikolne vrste *Gammarus puteanus* Koch, 1836 u stvari predstavlja prvi nedvosmisleni opis vrste roda *Niphargus*, pod sadašnjim nazivom *Niphargus puteanus* (Koch, 1836). Slično se dogodilo i više od deceniju kasnije, redeskripcijom vrste *Gammarus stygius* Schiödte 1847 u *Niphargus stygius*. Trenutno rod broji 411 vrsta (<http://www.marinespecies.org/amphipoda/aphia.php?p=taxlist>), što ga čini najbrojnijim rodom u okviru familije Niphargidae i najvećim rodom slatkovodnih amfipoda na svetu (Väinölä et al., 2008). Svega nekoliko pripadnika roda ne naseljava podzemne vode, dok je kod par vrsta otkriveno da su naknadno rekolonizovale površinske vode (Copilaş-Ciocianu et al., 2018).

Rod *Niphargus* je po svojoj distribuciji palearktički sa zapadno-evroazijskim arealom. Rasprostranjen je širom Evrope, uglavnom južno od granice ledene ploče pleistocena (Karaman & Ruffo, 1986; Zagamajster et al., 2014). Nekoliko vrsta je poznato iz Jermenije, Gruzije, Iraka, Irana, Izraela, Libana, Rusije, Sirije i Turske (Esmaili-Rineh et al., 2015; Fišer et al., 2009a; Karaman, 1986) (Slika 1). Većina vrsta je stenoendemična (Bregović et al., 2019; Trontelj et al., 2009), uključujući nekoliko vrsta koje se javljaju u površinskim vodama. Novija istraživanja ukazuju na to da se neke od vrsta sa širim arealom zapravo sastoje od više kriptičkih vrsta koje nisu nužno bliske molekularno-filogenetski (Fišer & Zagamajster, 2009; Delić et al., 2017a; Eme et al., 2018; Rendoš et al., 2021).



Slika 1. Mapa rasprostranjenja pripadnika roda *Niphargus*. Tačke predstavljaju literaturne podatke iz različitih izvora. Osenčeni region je pretpostavljeni areal rasprostranjenja roda. Preuzeto i modifikovano sa <https://www.gbif.org/occurrence/map?q=niphargus>.

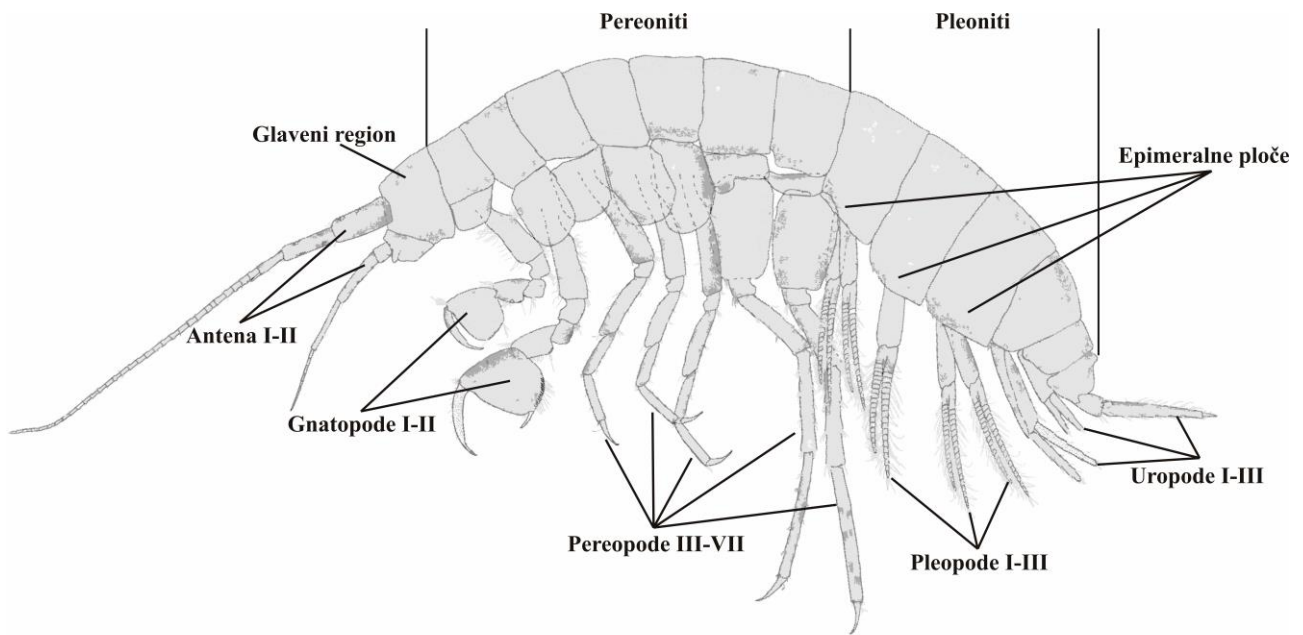
Pređačke forme amfipoda su verovatno prvi put naselile slatke vode u trijasi, pre oko 250 miliona godina (Lowry & Myers, 2013). Smatraju se reliktnom grupom još od postojanja Pangeje, koji su nakon razdvajanja ovog superkontinenta (Martin-Rojas et al., 2009) preživeli u podzemnim vodama Laurazije sve do danas. To se naročito odnosi na grupu Crangonyctoidea (gde spadaju i Niphargidae) koja je tada doživela procvat, a i danas predstavlja dominantnu faunu amfipoda u većini podzemnih staništa širom sveta. Do sada je pronađeno oko 30 fosilnih nalaza amfipoda, među kojima i nekoliko niphargusa koji datiraju iz vremena Eocen-Oligocen i sačuvani su u čilubaru (Jazdzewski et al., 2010). Neki od nalaza jesu ili liče na recentne vrste (Coleman & Ruffo, 2002), što bi moglo da sugeriše da je ova grupa možda kolonizovala slatkovodna staništa pre oko 30 miliona godina. Ovi nalazi dovode u pitanje stvarnu evolucionu starost roda *Niphargus*, s obzirom da se veruje da se najveća ekološka i morfološka diverzifikacija grupe desila mnogo pre, u periodu postojanja Paratetisa, najverovatnije u njegovom centralnom delu koji je obuhvatao teritorije današnjeg Balkanskog poluostrva, sa delovima Panonije i karpatsko-Dunavske oblasti (Ruffo, 1953; Bousfield, 1983). Novije filogenetske analize pokazuju da recentne evropske Niphargidae predstavljaju sestrinski takson sa madagaskarskim porodicama Austroniphargidae Iannilli, Krapp & Ruffo, 2011 i Sandroidae Lovri & Miers, 2012 (Lowry & Myers, 2013).

1.1 Diverzitet morfoloških odlika u okviru roda *Niphargus*

Telo nifargusa je subcilindrično i bočno komprimovano. Može da varira u veličini i robusnosti. U odnosu na srodni rod *Gammarus*, nifargusi su nešto vitkiji i izduženiji, kod nekih vrsta sa vermiformnim izgledom tela. Adulti vrsta koje naseljavaju intersticijalni prostor mogu biti mali i do 2 mm, kao što je slučaj sa *N. transitivus* (Sket, 1971), dok kontrast predstavljaju vrste jezerske ekomorfe kao što je *N. balcanicus* (Absolon, 1927) čiji su adulti veličine oko 30 mm. Odnos određenih delova tela (antena, gnatopoda, uropoda) takođe može znatno varirati među vrstama. Glaveni region varira u dužini i razvijenosti rostruma.

Karakteristika roda je i odsustvo oka, odnosno čula vida, kao i odsustvo integumentalne pigmentacije, što predstavlja neke od najvažnijih adaptacija na hipogejsku sredinu. Pereoniti (Slika 2) mogu imati sporadične dlake i trnove po sebi, a kod svega par vrsta poseduju grbe sa izrazito jakim trnovima. Pleoniti I-III se ventralno nadovezuju na epimeralne ploče koje predstavljaju jedan od najvarijabilnijih karaktera na nivou roda. Pored oblika, variraju u broju seta i trnova. Zadnja 3 segmenta pleonita su urozome i na sebi nose uropode I-III. Treba napomenuti da jasna razlika između seta i trnova nije jasno definisana i uočljiva, kao ni anatomski ispitana, ali za potrebe izučavanja se pomenute strukture prema robusnosti opisuju kao sete, peraste (plumozne) sete, trnovite sete ili trnovi. Telzon, njegov oblik i prisustvo trnova ili seta kao i njihov tip predstavlja stabilan taksonomski karakter. Nejednaka dužina antena I i II (antena I je duža od antene II), kao i nejednaka dužina uropoda I-III, su važni karakteri pomoću kojih se nifargusi razlikuju od gamarusa. Bazalni (pedunkularni) članak antene II je uvećan i bulbozan. Raznolikost usnog aparata (mandibula, maksila I-II i maksilopoda) je zabeležena između vrsta i populacija. Uloga maksila i maksilopoda je u manipulisanju hranom i kod nekih za struganje biofilma, a mandibula u raskidanju, rezanju i žvakanju hrane. Određene vrste pokazuju veliku specijalizaciju usnog aparata, toliko veliku da je, npr. kod *Niphargus caspary* (Pratz, 1866), prethodno *Niphargopsis caspary* (Pratz, 1866), u prošlosti dovela do pogrešnog uzdizanja na nivo roda (Karaman, 1982b).

Uloga ekstremiteta Amphipoda je raznolika i višenamenska. Naročito se izdvajaju prednji torakalni ekstremiteti gnatopode I-II, čija veličina i oblik znatno variraju među vrstama. Gnatopode su subhelične i mogu biti slične ili različite (polno dimorfne) kod mužjaka i ženki. Gnatopode I mogu biti slabije razvijene od gnatopoda II, ili slične po veličini. Mogu biti predatorske (raptorijalne), služiti za kompeticiju među mužjacima prilikom ostvarivanja prekopulatorne faze, a učestvuju i u amplexusu (Hume et al., 2005). Pereopode III-VII uglavnom služe za hodanje; na sebi nose ovoidne škrge i osteogite u slučaju ženskog pola. Pereopode VI i VII su nešto duže od ostalih torakalnih ekstremiteta. Pleoniti I-III su bez dorzalne karine. Prva tri para pleopoda (I-III) su dosta međusobno slična, sa ulogom u plivanju i verovatno u pospešivanju strujanja vode. Njihov taksonomski značaj nije jasno definisan. Distalni članci, urozomiti I-III, su slobodni. Uropoda I je bez bazofacijalnih robusnih seta. Uropoda III je dvograna ili jednograna, sa plumoznim setama ili bez njih. Jedino se poslednji par uropoda smatra homolognim sa onima kod drugih Peracarida (Glazier, 2009). Telzon je umereno do duboko urezan; apikalni, lateralni, dorzalni i mezialni trnovi mogu biti prisutni ili odsutni.



Slika 2. Građa tela *Niphargus*-a (preuzeto iz Petković et al., 2015).

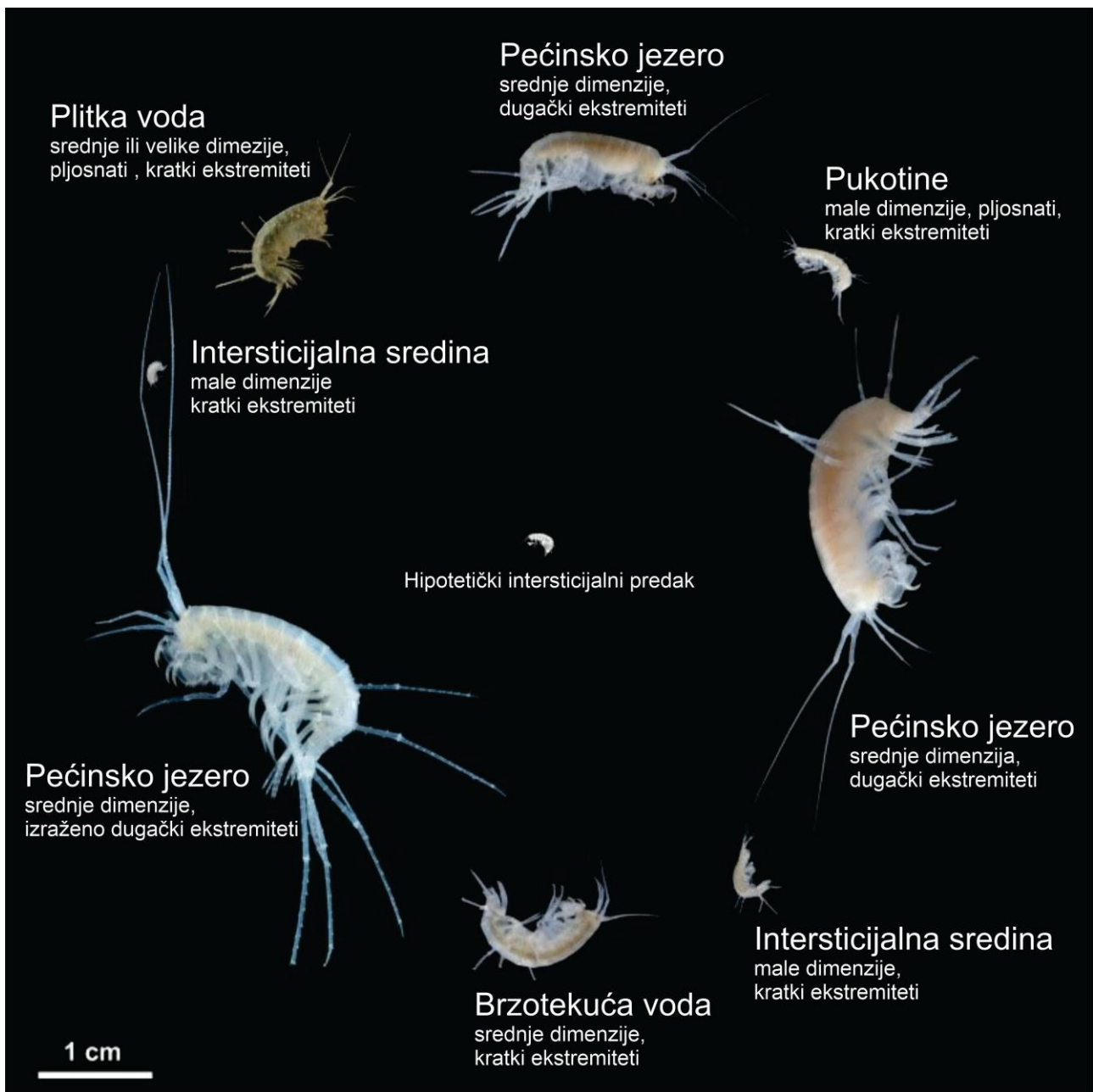
Zabeležene su velike morfološke razlike među pripadnicima roda (Karaman & Ruffo, 1986; Sket, 1999a), koje se pripisuju brojnim visoko varijabilnim morfološkim celinama. Zbog toga se u taksonomiji često ove odlike koriste u kombinacijama, što je još poznato i kao „mozaičan način“ (Sket & Notenboom, 1993). Međutim, ovakvi „mozaični“ karakteri se ponekad javljaju u kombinacijama koje mogu da zbune istraživače. Razlike između vrsta mogu biti male, u jednom od više praćenih karaktera, dok razlike između populacija mogu biti veće usled prisustva varijabilnosti u građi istog dela tela. Dodatni problem predstavlja uverenje da su karakteri koji su rezultat adaptacija na troglobiontski način života (atrofne ili protrofne karaktersitike) (Christiansen, 2005), nastali konvergentnom evolucijom kao odgovor na pritisak hipogejske sredine (Langecker, 2000; Aden, 2005; Christiansen, 2005).

1.2 Ekološke odlike

Ove vrste su prilagođene ekstremnim staništima (uglavnom teško dostupne subterestrične sredine), koja po pravilu dele sa mikroorganizmima i relativno malim brojem višćelijskih organizama. Zbog specijalizovanih bioloških adaptacija, mnoge vrste su endemične. Do sada je sa područja Srbije zabeleženo dvadesetak vrsta od čega je čak 14 endemičnih, koje su pored tipskog, najčešće poznate još sa par drugih lokaliteta. Prvi pisani podatak o niphargusima Srbije se odnosi na novi lokalitet vrste *N. ilidzensis* (Schäferna, 1932) koji je zabeležen od strane Stanka Karamana 1932. godine na planini Avali, u blizini Beograda. Opis nove vrste *N. remyi* od strane S. Karamana 1934. godine iz izvora Čedovo u blizini grada Sjenice, Jugozapadna Srbija, predstavlja prvu naučnu publikaciju o ovoj vrsti za Srbiju. Usled generalne nepristupačnosti habitata, mnoge vrste kao što su *N. adbiptus* (G. Karaman, 1973b) i *N. remyi* (Karaman, 1934) od momenta inicijalnog uzorkovanja i deskripcije kao novih vrsta više nikad nisu ponovo sakupljene.

Ograničen pristup ljudi pećinama i drugim staništima koje naseljavaju Niphargidae imao je značajan uticaj na stepen saznanja o diverzitetu ove grupe, ali se tokom poslednjih decenija usled intenzivnijeg terenskog istraživanja i napretka biospeleoloških metoda i instrumenata, otkriva bogata raznolikost vrsta koje ih naseljavaju. Osim u pećinama (tzv. kavernikolne vrste), neke vrste žive i u intersticijalnim prostorima ispunjenim vodom, posebno u hipogejskim zonama ispod rečnih korita. Zbog heterogenosti njihovih životnih ciklusa, kao i specifičnih staništa ili delova staništa

koje naseljavaju, koristi se različita terminologija kojom se označavaju pojedini ekotipovi (Slika 3 prema Borko et al., 2021), ali i dalje postoji konfuzija kada je korišćenje određenih termina u pitanju. Prema ekološkim odlikama, kavernikolni organizmi se mogu podeliti u nekoliko kategorija (Ginet, 1960; Culver & Pipan, 2009). Ukoliko provode čitav životni ciklus ispod površine zemlje smatraju se obligatnim troglobiontima (troglobiti), dok se oni koji se mogu javljati i u pećinskim i u površinskim biotopima smatraju fakultativnim troglofilima. Troglokseni sporadično naseljavaju pećine, a postoje i tzv. 'akcidentalne' vrste, koje slučajno pronalaze put do pećina. Termin troglobiont se u nekim slučajevima primenjuje i kod kopnenih i kod akvatičnih vrsta, a u nekim se samo primenjuje na kopnene vrste. Termin stigobiont se koristi kao zajednički za sve vrste koje naseljavaju podzemna vodena staništa. Među brojnim vrstama roda *Niphargus* postoji i nekoliko epigejskih vrsta, koje žive u površinskim vodama. Epigejske vrste koje naseljavaju područje centralne i jugoistočne Evrope su *N. hrabei* S. Karaman, 1932; *N. valachicus* Dobreanu & Manolache, 1933 i *N. bulgaricus* Andreev, 2001 (Andreev, 2001; Copilaș-Ciocianu et al., 2014; Marković et al., 2018).

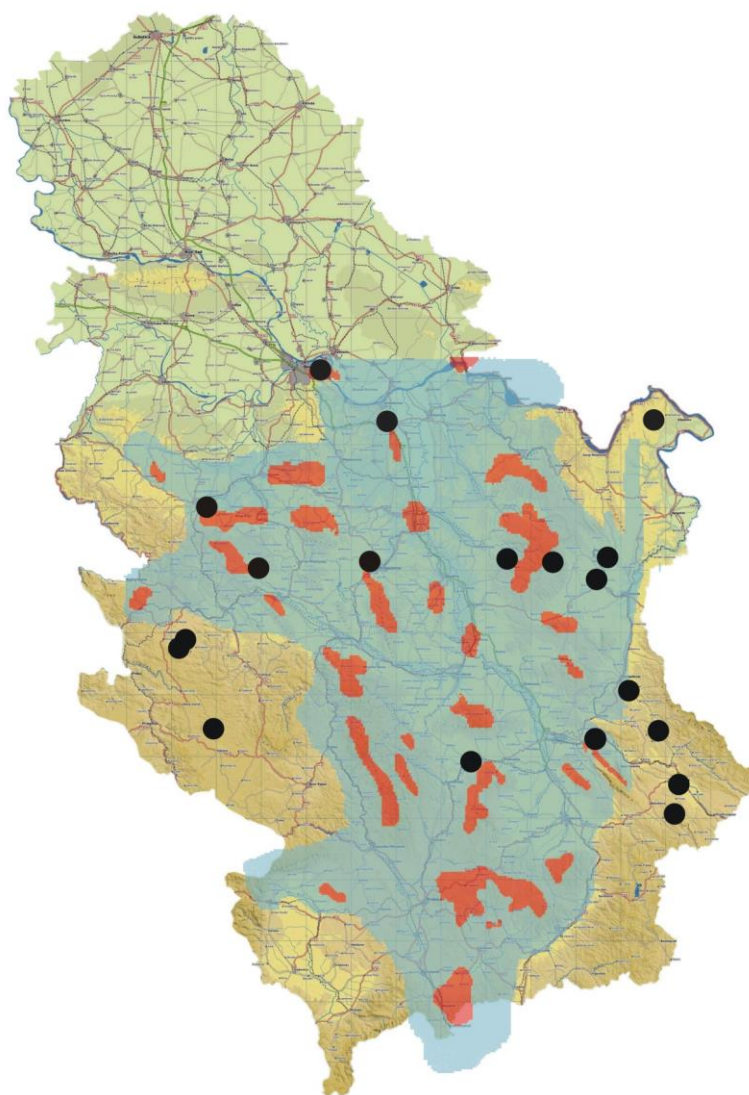


Slika 3. Morfološka i ekološka raznolikost vrsta roda *Niphargus* (preuzeto i modifikovano iz Borko et al., 2021).

1.3 Značaj geografskog područja Srbije za filogeniju roda *Niphargus*

Formiranje Paratetisa i Sredozemnog mora od velikog okeana Tetisa je vezano za tektonske pokrete koji su se odigrali tokom kenozoika (Rögl, 1999). Južnu granicu Paratetisa predstavljali su venci planina Alpa, Karpata, Dinarida, Taurusa i Elbrusa (Laskarev, 1924). Ovi planinski masivi su imali ulogu u njegovoj izolaciji za vreme Oligocena i Miocena (Rögl, 1999), što je dovelo do promene u distribuciji, i do razmene organizama koji su ga naseljavali. Dalja fragmentacija Paratetisa u kasnom miocenu dovodi do formiranja više vodenih masa, koje su povremeno bile povezane i gubile vezu u periodima transgresije i regresije, od kojih je Panonsko more ili basen bilo najveće (Schulz, 2005).

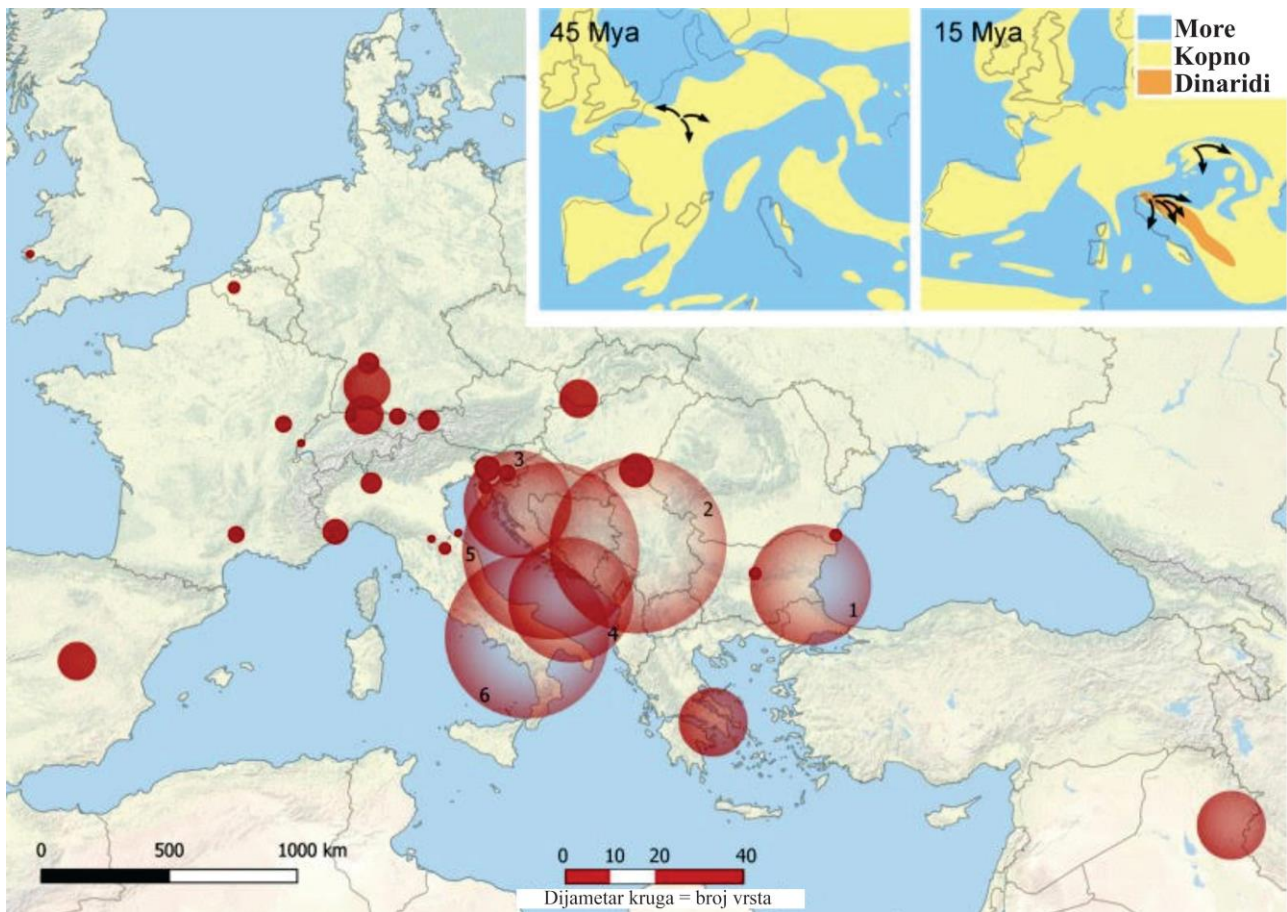
Zajednički predak *Niphargida* koje naseljavaju Balkansko poluostrvo datira iz perioda kasni Oligocen – rani Miocen što odgovara tektonskom izdizanju Dinarskog karsta koje je započelo pre oko 30 miliona godina. Prvo „razdvajanje“ filogenetskih linija je datirano na period pre 10-20 miliona godina, što je bilo pre privremenog nestanka Mediteranskog mora i krize saliniteta (pre 5,3-5 miliona godina) (Delić et al., 2020). Formiranje takozvanog „Srpskog jezera“ pre oko 16,5-15,5 miliona godina (Slika 4) a sa njim bogate, danas visoko stenoendemične faune, rezultat je paleogeografskih uslova kao što su geografski položaj, nadmorska visina, mineralizacija vode i sl. (Jovanović, 2012). Tadašnju klimu je odlikovala stabilna temperatura sa sezonskim padavinama i periodima suše koji su trajali i po šest meseci (Böhme, 2003). Ovo „jezero“ je trajalo oko pola miliona godina što ga čini dugopostojećim i odličnim za potencijalnu evoluciju i specijaciju tadašnje faune koja ga je naseljavala. Prema jednoj od hipoteza, tokom postpleistocenskog zagrevanja klime došlo je do fragmentacije areala predaka današnjih vrsta amfipoda na teritoriji Srbije, smanjujući protok gena kroz nizijske populacije zbog konzervativizma niša predačkih vrsta, i/ili invazije konkurentskih vrsta duž dolina Drave i Dunava (Fišer et al., 2010).



Slika 4. Pretpostavljene granice rasprostranjenja “Srpskog jezera”. Plavom bojom je obeležena vodena masa; crvenom bojom su obeležena miocenska ostrva. Granica jezera je preuzeta od Krstić et al. 2003. Crni krugovi predstavljaju lokacije stenoendemičnih vrsta roda *Niphargus*.

Područje Zapadnog Balkana predstavlja žarište specijacije i mesto susticanja više filogenetskih linija (Slika 5 prema Borko et al., 2021). Mnoge od ovih linija su nastale kroz evolucioni proces relativno brze adaptivne radijacije i diverzifikacije, tokom čega su zauzele različite ekološke niše (Schluter, 2000). Prema dosadašnjim podacima, zemlja najbogatija ovim vrstama je Hrvatska sa čak 59, zatim Slovenija sa 50, Rumunija 39, Bosna i Hercegovina 23, Crna Gora 21, Makedonija 20, Grčka 19, Bugarska 11 i Albanija sa samo 1 vrstom. Brojeći sve validne vrste, impresivnih 189 tipskih lokaliteta je sa područja Balkana. Za pojedina područja se očekuje veći broj vrsta, a uzrok nedostatka informacija je najčešće rezultat teškoća u prikupljanju materijala.

Na Slici 5 krugovi predstavljaju geografske pozicije podklada, dok njihova veličina ukazuje na broj vrsta. Klade su numerisane po sledećem redosledu: 1. Ponska, 2. Panonska, 3. Severno Dinarska, 4. Južno Dinarska, 5. Zapadno Balkanska i 6. Apeninska. Ilustracije u gornjem desnom uglu predstavljaju rekonstrukciju na osnovu filogenije pređašnjih područja i direktne kolonizacije pre 45 miliona godina, odnosno 15 miliona godina. Geografsko područje nastanka klada bogatih vrstama koje se stvaraju adaptivnom radijacijom odgovara regionu uzdizanja karsta u jugoistočnoj Evropi pre 15 miliona godina.



Slika 5. Geografski opseg adaptivne radijacije vrsta roda *Niphargus* (preuzeto iz: Borko et al., 2021).

1.4 Osobnosti ontogenije Amphipoda

Oplođenje kod amphipoda se vrši tokom „ljubavnog zagrljaja“– amplexusa prilikom čega mužjak gnatopodama pridržava ženku, a zatim pleopodama polaže spermu u ženku. Ženke amphipoda nisu u mogućnosti da čuvaju spermatozoide mužjaka. Stoga ženka nakon presvlačenja, a pre stvrdnjavanja kutikule, prebacuje neoplođena jaja u ventralnu ležajnu komoru (*marsupium*), po kojoj je nadred Peracarida karakterističan, u kojoj se vrši oplodnja. Ležajna komora se sastoji od nekoliko modifikovanih, spljoštenih, međusobno povezanih grana ekstremiteta (oostegita, epipodita) torakalnih segmenata, koji zajedno sa ventralnom stranom tela ženke formiraju ventralnu šupljinu. Ženke koje žive u hipogejskoj sredini odlikuju se manjim brojem položenih jaja u marsupiumu (zavisno od vrste i temperature vode), ali ih karakteriše znatno duži životni vek u odnosu na epigejske. Kod epigejskih vrsta embrionalno razviće traje do 2 nedelje, dok je dodatnih 6-7 nedelja porebno za dostizanje reproduktivne zrelosti (Browne et al., 2005). Postoje literaturni podaci koji ukazuju da ampfiode poseduju značajnu sposobnost regeneracije i mogu nadoknaditi amputirani ekstremitet za relativno kratko vreme (Wilhelm et al., 2003).

Red Amphipoda odlikuje epimorfno (direktno) razviće bez pojave pravih larvenih stadijuma. Većina morfoloških karakteristika tipičnih za adulte javlja se tokom embriogeneze, unutar embrionalnog omotača oplođenih jaja (što predstavlja razvojni ekvivalent fazi slobodne larve kod anamornfnih rakova). Jaja se nalaze u ventralnoj ležajnoj komori (embrionizovane larve, eng. „egg-nauplii“, Jirikowski et al., 2013). Postoje različita mišljenja o poreklu određenih modela razvića i o tome da li je prisustvo slobodnoživećih larvi bila karakteristika predaka Malacostraca (Akhter et al., 2015) ili su larveni stadijumi sekundarno postali slobodnoživeći od „egg-nauplii“

forme, koja se javlja u životnom ciklusu mnogih recentnih grupa, među kojima i Peracarida (Jirikovski et al., 2013). Kod amfipoda juvenilni se izležu u samoj komori (marsupijumu) u kojoj ostaju izvesno vreme. Tek izlegle jedinke po pravilu liče na adulte, ali su manjih dimenzija i još uvek nisu polno zrele. One prolaze kroz različite faze metamorfoze, koje su Martin et al. (2014) opisali kao „duboku promenu u morfologiji obično praćenu promenama u ponašanju i funkciji tokom životnog ciklusa organizma“. Činjenica da se „egg-nauplii“ koji se javljaju u ontogeniji mnogih današnjih grupa izležu u specijalizovanim strukturama različitog izgleda i porekla (ili su pričvršćeni za udove ženke), kao i činjenica da se u taksonima koji nisu blisko povezani javljaju slične modifikacije u razviću, ukazuje da su životni ciklusi sa direktnim razvićem verovatno evoluirali nezavisno nekoliko puta kod različitih grupa rakova (Olesen, 2018).

Juvenilni dostižu polnu zrelost nakon „pubertetskog“ presvlačenja (Hartnoll, 1978, 1982). Pre toga, tokom smene različitih faza razvića (serije metamorfoza), izgled pojedinih morfoloških struktura se drastično menja. Prve deobe tokom brazdanja (meridionalna, ekvatorijalna i latitudinalna) su neravnomerne i za rezultat imaju formiranje četiri dorzalne mikromere i četiri ventralne makromere. Dalje deobe određuju položaj ćelija u odnosu na osovinu tela embriona, odnosno njihove sudbine prema budućim doprinosima levoj, odnosno desnoj strani tela, kao i prednjeg naspram zadnjeg kraja (Gerberding et al., 2002; Volff & Scholtz, 2002). Ćelije nastale deobom makromera i mikromera takođe se razlikuju i po obliku, kao i brzini proliferacije i migracije pri obrazovanju embrionalnih slojeva u gastrulaciji (Alwes et al., 2011).

Prilikom procesa segmentacije tokom embrionalnog razvića najpre dolazi do formiranja malih ovalnih telesnih nabora koji kasnije prelaze u pojedinačne segmentalno raspoređene podomere (Martin et al., 2014). Grupisanje embrionalnih ćelija i organizovanje primordijalne zone iz koje će se razviti svi delovi tela (segmentni začetak pleona) je vidljivo prilično rano u toku embrionalnog razvića i vrši se teloblastično, po tipu posteriorne segmentacije (Wolff, 2014). Embrion se izdužuje i usled nejednakog rasta savija dorzalno (konveksno); započinje tagmatizacija, pri čemu se podomere diferenciraju u cefalothoraks, pereon i pleon. Ove promene uključuju pojavu embrionalnih struktura koje jasno pokazuju morfološku individualnost (npr. somiti, začeci ekstremiteta itd.). Začeci ekstremiteta se javljaju najpre u vidu malih pupoljaka, a zatim se izdužuju i zadobijaju svoju tipičnu formu. Određeni ekstremiteti, koji predstavljaju važne taksonomske karaktere kod nekih vrsta, u toku kasnijih faza embrionalnog razvića se mogu javiti u izrazito modifikovanoj formi, pa se dešava da juvenilni jedne vrste morfološki više odgovaraju adultima drugih vrsta nego sopstvenoj. Neke polno dimorfne karakteristike, kao što su oostegiti ženki i specijalizovani drugi par gnatopoda mužjaka, javljaju se naknadno, u post-marsupijalnoj fazi razvića tokom nekoliko sukcesivnih presvlačenja, pri čemu dolazi do pojave reproduktivnih organa i sekundarnih seksualnih karaktera (Huxley & Teissier, 1936; Garcia-Schroeder & Araujo, 2009). Kao i kod većine rakova, prirast u veličini tela generalno procentualno blago opada (ili je isti) prilikom svakog narednog presvlačenja, a za amfipode je karakteristično da to opadanje nije konzistentno (Hartnoll, 1982). Pubertetsko presvlačenje i formiranje pomenutih struktura i organa omogućava vremensku determinaciju razvića, odnosno definiše momenat kada juvenilne jedinke postaju polno zrele. U međuvremenu, u embrionu se dešavaju različite promene, koje uključuju postepeno dodavanje somita i drugih delova embriona između dva presvlačenja, kao i reorganizaciju (remodeliranje) pojedinih delova tela (npr. migriranje antena iz para- ili postoralnog, u preoralni položaj). Ujedno, dolazi i do usporavanja, ubrzavanja, ili odlaganja razvića nekih morfoloških struktura u odnosu na druge. Ove promene i relativne vremenske odrednice dešavanja pojedinih događaja tokom razvića se pri svakom sledećem presvlačenju često detektuju u vidu morfološki vidljivih „razvojnih skokova“.

Varijabilnost u veličini određenih morfoloških celina po pravilu je povezana sa promenama u obliku do kojih dolazi usled disproporcionalnog (alometrijskog) rasta pojedinih delova tela, a u pogledu alometrijskih odnosa mogu se javiti i celine sa neočekivanim modulima razvića. Generalno, oblik neke morfološke celine definiše se kao odnos dve karakteristike ili kao relativna

veličina pojedinih delova u odnosu na neku apsolutnu veličinu (Klingenberg, 1998). Alometrijske promene su veoma važne za tumačenje adaptacija, jer dolaze do izražaja kod razvića onih delova tela koji su od posebne važnosti za održavanje nekih važnih životnih funkcija, kao što je npr. ishrana ili lokomocija. Kod akvatičnih vrsta na primer, sa uvećanjem tela dolazi do povećanja složenosti struktura za disanje i lokomociju, kao i do adekvatne promene oblika tela u cilju smanjenja otpora u okruženju visoke gustine, kakva je vodena sredina.

Promene tokom ontogenije igraju značajnu ulogu u evolucionoj biologiji određene grupe (Gould, 1977). Promene u parametrima nekih ontogenetskih procesa (npr. promene ontogenetskih putanja ili promene u vremenu i brzini ontogenetskih procesa), mogu dovesti do razlika u odvijanju ontogeneze određenih morfoloških karaktera potomaka u odnosu na pretke. Te promene se u evolucionoj biologiji definišu kao heterohronije, a mogu se ispoljiti i kod filogenetski bliskih taksona. Pored promene veličine, heterohronične promene mogu dovesti i do promene oblika određenih morfoloških celina. Pri evolucionim promenama ontogenetskih putanja može doći do povećanja stope rasta (ubrzavanja promena) ili do smanjenja stope rasta (usporavanja promena), što može dovesti do razlika u veličini morfološke celine potomačkog, u odnosu na predački fenotip. Heterohronične promene koje dovode do skraćivanja vremenskog perioda rasta morfoloških celina mogu dovesti do toga da potomački fenotip ima izgled juvenilnog predačkog fenotipa. Postoji i obrnuta mogućnost, da evolucionne promene dovode do produženja vremena rasta određenih morfoloških celina (Ivanović & Kalezić, 2009). Promene u momentu dešavanja razvića (heterohronija) igraju važnu ulogu u objašnjavanju evolucionne biologije još od Hekela (koji je prvi uveo ovaj termin 1875. godine), a ovaj princip je kasnije razradio Gavin de Beer početkom 20. veka (de Beer, 1930).

Osim u evolucionom smislu, heterohronija se može posmatrati i u kontekstu vremenskih promena u ontogenetskom razviću jedinke, koje u krajnjoj meri dovode do morfoloških promena (na pojedinačnim karakterima, grupi karaktera, ili na nivou čitavog organizma). Pokazano je da male vremenske razlike u postembrionalnom razviću mogu usloviti velike razlike između organizama (Gould, 1977; Smith, 2001, 2002, 2003). Promene koje se odnose na modifikaciju forme ili oblika, poznate su kao alometrijska heterohronija (Wray & Rudolf, 1991; Đorović & Kalezić, 1996; Klingenberg, 1998). Jedna od oblasti gde poznavanje alometrije pokazuje svoj puni značaj i smisao je u determinisanju jedinki lokalnih populacija, gde postoje razlike u izgledu jedinki uzorkovanih sa različitih mesta, ili sa istog mesta tokom različitih sezona istraživanja. Drugim rečima, korišćenje alometrijskih odnosa (zajedno sa sprovođenjem preciznih morfoloških i molekularno-genetičkih studija) omogućava mnogo preciznije definisanje taksonomskog statusa nekog entiteta, ili bliskih vrsta u praktičnim istraživanjima.

Današnje shvatanje heterohronije je najčešće u smislu mehanizma koji pravi spregu između ontogenije i filogenije (Gould, 1977; Alberch et al., 1979). U novije vreme pojam heterohronije se sve više vezuje za relativno vreme pojave nekih ključnih događaja i procesa (sekvenci) u razviću, pa se koristi i termin sekvencijalna heterohronija. Do sada su većina metodoloških i empirijskih istraživanja sekvencijalne heterohronije bila fokusirana uglavnom na rano postembrionalno razviće različitih grupa kičmenjaka (Smith, 2003). Među beskičmenjacima, slična analiza postembrionalnog razvića karaktera za koje postoji verovatnoća da su pretrpeli evolucionu promenu kao rezultat heterohronije, izvršena je na devet vrsta pretežno hipogejskih amfipoda roda *Niphargus* (Fišer et al., 2008a). Obrasci rasta kod različitih vrsta ovog roda su se u velikoj meri razlikovali za pojedinačne polno dimorfne i troglomorfne osobine, nagoveštavajući njihovo moguće nezavisno poreklo.

Sve navedeno pokazuje zbog čega rod *Niphargus* predstavlja jedan od 'problematičnih' taksona čiji se filogenetski odnosi ne mogu razrešiti isključivo na osnovu morfoloških i ekoloških karakteristika. Tome doprinosi i činjenica da među ovom grupom postoji izražena pojava morfološkog polimorfizma, blizanačkih vrsta i kompleksa kriptičkih vrsta, kao i prisustvo konvergentne evolucije (Lefébure et al., 2007; Bickford et al., 2007; Trontelj et al., 2009; Fišer &

Zagmajster, 2009; Meleg et al., 2013; Delić et al., 2016, 2017b; Rendoš et al., 2021). Uvođenje molekularnih tehnika u taksonomska istraživanja ovog najvećeg roda slatkovodnih amfipoda, donelo je novu perspektivu u izučavanju skrivenog podzemnog biodiverziteta ove grupe. Upotreba molekularnih filogenetskih metoda u različitim studijama dala je važan doprinos razumevanju taksonomije i biogeografije ovog roda. Molekularne studije su potvrdile prisustvo mnogih kriptičkih vrsta čak i van svih očekivanja, s obzirom da postoje podaci da bi broj kriptičkih vrsta (barem na evropskom kontinentu) mogao biti dva do tri puta veći od sadašnjeg broja opisanih vrsta (Eme et al., 2017). Korišćenje različitih molekularnih markera takođe je doprinelo i poznavanju filogenetskih veza porodice Niphargidae i roda *Niphargus* sa drugim grupama u okviru Crustacea (Moškorič, 2016).

Dosadašnja molekularna istraživanja uglavnom ne podržavaju ranije predložene klasifikacije. Pored toga, upotreba različitih skupova molekularnih markera i različitih taksona od strane pojedinih autora dovodi do značajnih neslaganja u topologijama postojećih filogenetskih stabala roda *Niphargus*, a hijerarhijski odnosi između pojedinih linija za sada ostaju nerešeni (Fischer et al., 2008b; Esmaeili-Rineh et al., 2015).

1.5 Ciljevi istraživanja

Predmet ove doktorske disertacije je proučavanje ontogenije i filogenetskog položaja pripadnika roda *Niphargus* koji naseljavaju područje Srbije, sa akcentom na prisustvo stenoendemičnih vrsta. U okviru morfoloških istraživanja, praćena je varijabilnost oblika i veličine morfoloških struktura za koje se smatra da imaju najveći taksonomski značaj u okviru roda, pošto su morfološke razlike u ovim karakterima od suštinske važnosti pri determinaciji vrsta i viših taksonomskih kategorija. Poznavanje ovih promena i redosled formiranja struktura koje su ujedno i sistematski karakteri, može značajno doprineti taksonomskim istraživanjima i smanjiti mogućnost greške pri determinaciji.

Takođe su praćene alometrijske promene u toku ontogenije ključnih morfoloških karaktera kod pripadnika različitih uzrasnih kategorija. Rakovi reda Amphipoda se od relativno skoro koriste kao model organizmi u biologiji razvića, a do sada nije sprovedena detaljnija ontogenetska studija preadultnih morfoloških promena na dovoljnom broju vrsta roda *Niphargus*. Zbog nedostatka pouzdanih podataka, sukcesivni stadijumi preadultnog razvića (posebno kod vrsta kod kojih su sekundarni polni karakteri ujedno i glavni taksonomski karakteri) su neretko dobijali status vrste, što je dovodilo do konfuzije i problema u njihovoj taksonomiji (Sexton & Reid, 1951). Dodatni problem u taksonomiji roda *Niphargus* (a veoma često i kod drugih Crustacea), a time i veća potreba da se sprovedu ovakva istraživanja, je što alometrijski rast kod jedinki iste vrsta može varirati, čak i tokom iste godine, najčešće usled ekoloških faktora koji različito utiču na odvijanje ontogeneze. Kao posledica toga, jedinke slične veličine se mogu odlikovati priličnom intraspecijskom različitošću u proporcijama određenih delova tela. U praksi, procena taksonomskog statusa ovih formi je bila često kvalitativna i neretko je dolazilo do neadekvatnih tumačenja i pogrešnih taksonomskih zaključaka (Fišer et al., 2008b; 2010). Usled toga postoji potreba za upoređivanjem karaktera na nivou vrste, tj. koji su karakteri pretrpeli neznatne promene, a gde su one bile markantne. U disertaciji su analizirani ključni taksonomski karakteri za 22 vrste roda *Niphargus*. Testirana je hipoteza da li su i koji karakteri prošli evolucione promene kao rezultat heterohronije. Preadultno razviće u ovom radu je praćeno na vrsti sa jezerske ekomorfe, s obzirom da niphargusi uzorkovani na hipogejskim staništima (stigobionti) do sada nisu uspešno razmnožavani u laboratorijskim uslovima.

Rod *Niphargus* je jedna od grupa čija taksonomija do sada nije mogla biti razrešena isključivo na osnovu morfoloških karakteristika. To ukazuje na potrebu korišćenja i drugih

filogenetskih metoda i tehnika u cilju dobijanja prihvatljive klasifikacije, pa se u tom smislu u istraživanjima sve više koriste molekularni alati, odnosno skup univerzalnih i/ili specifičnih molekularnih markera. Do sada nijedna vrsta sa područja Srbije nije bila opisana metodama molekularne biologije niti su istraženi njihovi filogenetski odnosi. S obzirom da se Srbija nalazi na prostoru neposrednog susreta područja predašnjeg Paratetisa, Panonskog mora i planinskih lanaca Dinarida i Rodopa, pretpostavlja se da ovo područje zasigurno krije nove vrste i potencijalno nove filogenetske linije koje mogu pomoći u daljem poznavanju roda *Niphargus*.

Osnovni naučni ciljevi istraživanja ove doktorske disertacije su:

- Utvrđivanje varijabilnosti u veličini i obliku određenih morfoloških karaktera kod vrsta roda *Niphargus* uzorkovanih sa različitih staništa u Srbiji.
- Analiza alometrijskih promena određenih karaktera u toku ontogenije koji imaju i taksonomsku vrednost.
- Izrada filogenetskog stabla i analiza molekularno-filogenetskih odnosa za određene (stenoendemične) vrste koje naseljavaju područje Srbije.
- Dalje istraživanje diverziteta u okviru roda na području Srbije.

2. MATERIJAL I METODE

U svrhu izrade ove doktorske disertacije sakupljeni su i sumirani svi do sada publikovani, novi, kao i do sada nezvanični podaci o vrstama roda *Niphargus* koje naseljavaju područje Srbije. Tipiski lokaliteti poznati iz literaturnih podataka su posećivani u svrhu potvrđivanja prisustva poznatih vrsta, kao i radi uzorkovanja novog materijala u cilju prikupljanja novih informacija i daljeg istraživanja. Uzorkovanje je prošireno i na sve obližnje lokacije, za koje se smatra da mogu predstavljati odgovarajuće stanište, radi eventualnog proširenja areala, pogotovo stenoendemičnih vrsta. Lokaliteti su georeferencirani kad god je to bilo moguće, pošto je u starijoj literaturi i izvorima opis njihovog geografskog položaja bio uglavnom deskriptivan, što je dodatno otežavalo pronalaženje tačnih lokacija.

Spisak svih poznatih lokaliteta na kojima su zabeležene vrste roda *Niphargus* na području Srbije se nalazi u Prilogu A ove teze.

2.1 Opis staništa i metodologija uzorkovanja

Hipogejski život postoji u okviru različitih tipova kraških, poroznih i pukotinatstih vodenih staništa. Ova staništa se razlikuju po veličini šupljina (od sitnih pora između zrnaca peska, do prostranih pećina), stepenu međusobne povezanosti i jačini hidrološke veze sa površinskom vodom. Osim što su često veoma ograničene veličine, u ovim staništima nedostaje, ili potpuno odsustvuje svetlost, a izvori hrane su minimalni (Culver & White, 2005). Iako slatkovodna podzemna fauna može imati veliku taksonomsku raznolikost, u njoj najčešće dominiraju rakovi. Značajna karakteristika podzemnih voda je i da se odlikuje visokim endemizmom unutar grupa (Sket, 1999b). Organizmi koji naseljavaju podzemna staništa smatraju se modelima za proučavanje adaptacija, zbog njihove sposobnosti da uspešno preživljavaju u tako specifičnim uslovima podzemne sredine.

Za pristup lokacijama uzorkovanja, unutar speleoloških objekata, korišćena je *single-rope technique* (CRT) i ronilački aparati za disanje otvorenog (OC) i/ili pasivnog poluzatvorenog kruga (pSCR) sa odgovarajućim mešavinama za disanje (vazduh, nitrox, trimix) u zavisnosti od tipa

objekta. Tehnički najzahtevniji "suvi" speleološki objekat je bio lokalitet Rakin ponor koji je ujedno i najdublja jama na području Srbije. Denivelacija od ulaza do terminalnog sifona, gde su sakupljane jedinke, je -285 metara. Sa preko 6 km dužine svih kanala, objekat Buronov ponor je jedan od najkompleksnijih "suvih" objekata u kojima je vršeno uzorkovanje. Najzahtevniji "vodeni" objekat gde je vršeno uzorkovanje je Vrelo Krupaje sa -123 metara dubine gde su korišćene mešavine za disanje Trimix (T)18/45, T21/35, Nitrox (N)50 i čist kiseonik. Najduže vreme trajanja zarona prilikom uzorkovanja je iznosilo 156 min. (Slika 6).

Visoka stopa stenoendemičnosti i još uvek nedodeljeni status ugroženosti prema IUCN listi (<https://www.iucnredlist.org/>) za mnoge vrste su zahtevali oprez, kako ne bi došlo do sakupljanja većeg broja jedinki i ugrožavanja populacija, pa je pri svakom izlasku uzorkovan minimalni broj primeraka. To, međutim, predstavlja potencijalni istraživački problem pri proučavanju podzemne faune, naročito ako postoji potreba za većim brojem jedinki iste populacije, kako bi se dobila potpunija slika morfoloških promena ili alometrijskog rasta prilikom ontogenije.



Slika 6. Uzorkovanje u vrelo reke Krupaje, Homoljske planine (maksimalna dubina -123 m) (Foto: Petković Matija).

Uzorkovanje materijala vršeno je ručnim prikupljanjem jedinki (Slika 7 i 8) i korišćenjem ručne bentosne mreže. Većina obrađenih uzoraka je deponovana u privatnoj kolekciji Petković Matije u Valjevu (Srbija) i akademika Gordana S. Karamana u Podgorici (Crna Gora). Materijal sakupljen tokom izrade ove disertacije je sačuvan u 60% etanolu za potrebe morfoloških izučavanja i u 96% etanolu za potrebe filogenetskih izučavanja. Uzorci su obrađeni na Institutu za Zoologiju, Biološkog fakulteta Univerziteta u Beogradu (Srbija) i na Biotehnoškom fakultetu, Odeljak za biologiju Univerziteta u Ljubljani (Slovenija). Uzorkovanje strogo zaštićenih i zaštićenih vrsta rakova vršeno je na osnovu dozvola Ministarstva zaštite životne sredine Republike Srbije broj 353-01-568/2019-04 i 353-01-5212021/04.



Slika 7. Uzrokovanje u suvom delu vrela Grze, istočna Srbija (Foto: Nikićević Aleksandar)



Slika 8. Ručno uzorkovanje materijala (M. Petković). Iz: Miličić et al., 2018. (Foto: Nikićević Aleksandar).

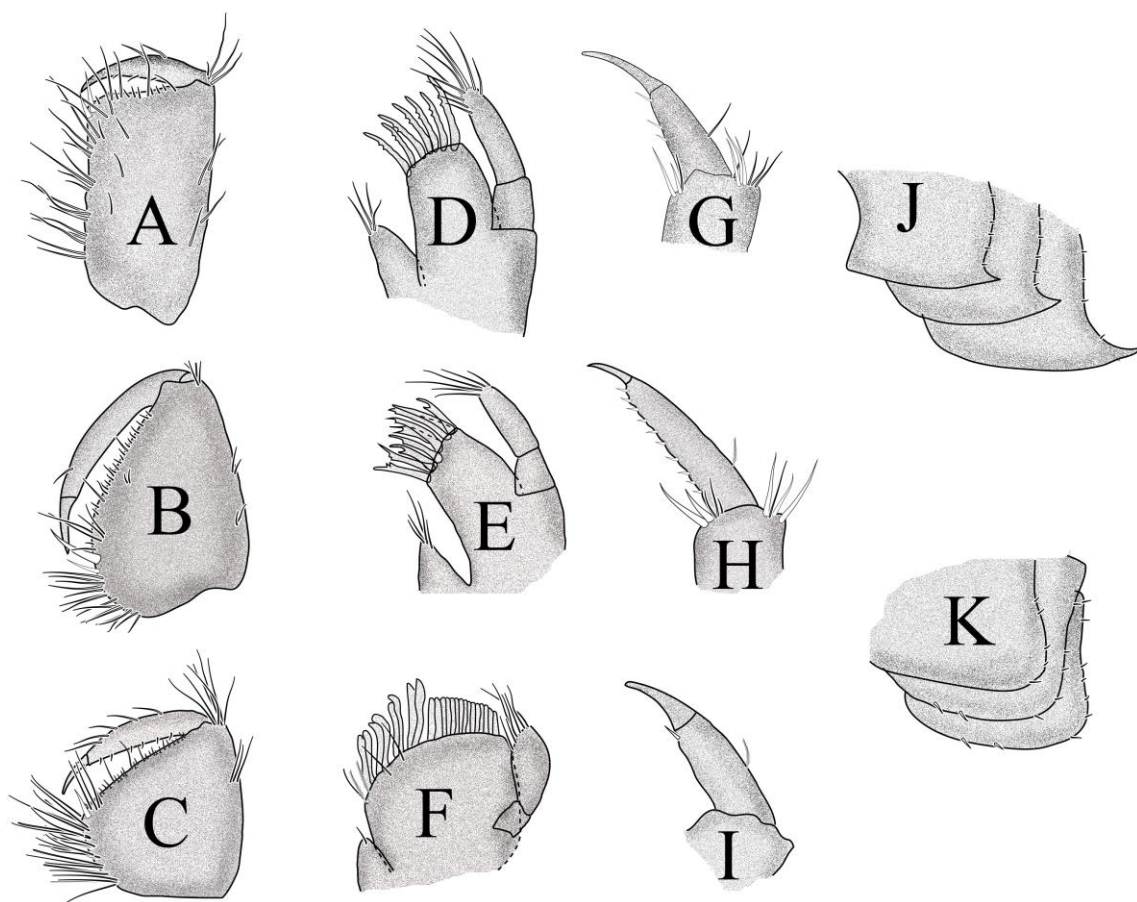
2.2 Morfološke analize

Ispitivana je morfološka raznolikost 22 vrste roda *Niphargus* koje naseljavaju područje Srbije. Praćeno je 187 deskriptivnih/brojivih karaktera i 150 mernih karaktera kod adultnih jedinki.

Za potrebe morfoloških izučavanja jedinke su čišćene od mekih tkiva kuvanjem u 10% rastvoru KOH, a zatim je izvršeno kratko ispiranje razblaženom hlorovodoničnom kiselinom (HCl) radi neutralizacije uzorka i dodatnog čišćenja. Tako očišćen uzorak je bojen pomoću boje *chlorazol black* (Sigma-Aldrich, St. Louis, USA) u glicerinu. Disekcija jedinki je vršena u glicerinu. Pripremljeni material je fiksiran glicerin-želatinom za dalja posmatranja pod mikroskopom. Digitalne fotografije su snimljene Olympus DP10 kamerom montiranom na Olympus SZX9 stereomikroskop. Merenje i brojanje odabranih morfoloških karaktera je vršeno pomoću softvera Olympus DP-soft. Finije strukture su posmatrane pomoću Zeiss mikroskopa sa uveličanjem 100–400x.

Dužina tela odraslih primeraka merena je od vrha glave do kraja telzona, praćenjem dužine srednje linije tela jedinki. Izbor morfoloških karaktera i detalja važnih za determinaciju vrsta i određivanje setalnih formula sledi terminologiju koju su predložili Fišer et al. (2009b). Analizirani su sledeći morfološki karakteri (date su skraćenice koje su korišćene u tekstu i slikama): aI, aII—antene I i II; ul—gornja usna; mdR, mdL—desna i leva mandibula; md-plp—mandibularni palp; mxI, mxII—maksila I–II; lb—labium; mxpe—maksilopoda; gpI, gpII—gnatopoda I i II; pp III–VII—pereopode III–VII; plp—pleopode; ep—epimeralna ploča; upI– III—uropoda I–III, T—telzon.

Karakteristike korišćene u ovom radu su zasnovane na uzorkovanim primercima i informacijama iz literature, uključujući crteže nekih veoma karakterističnih i stabilnih karaktera, koji su prikazani na Slici 9.



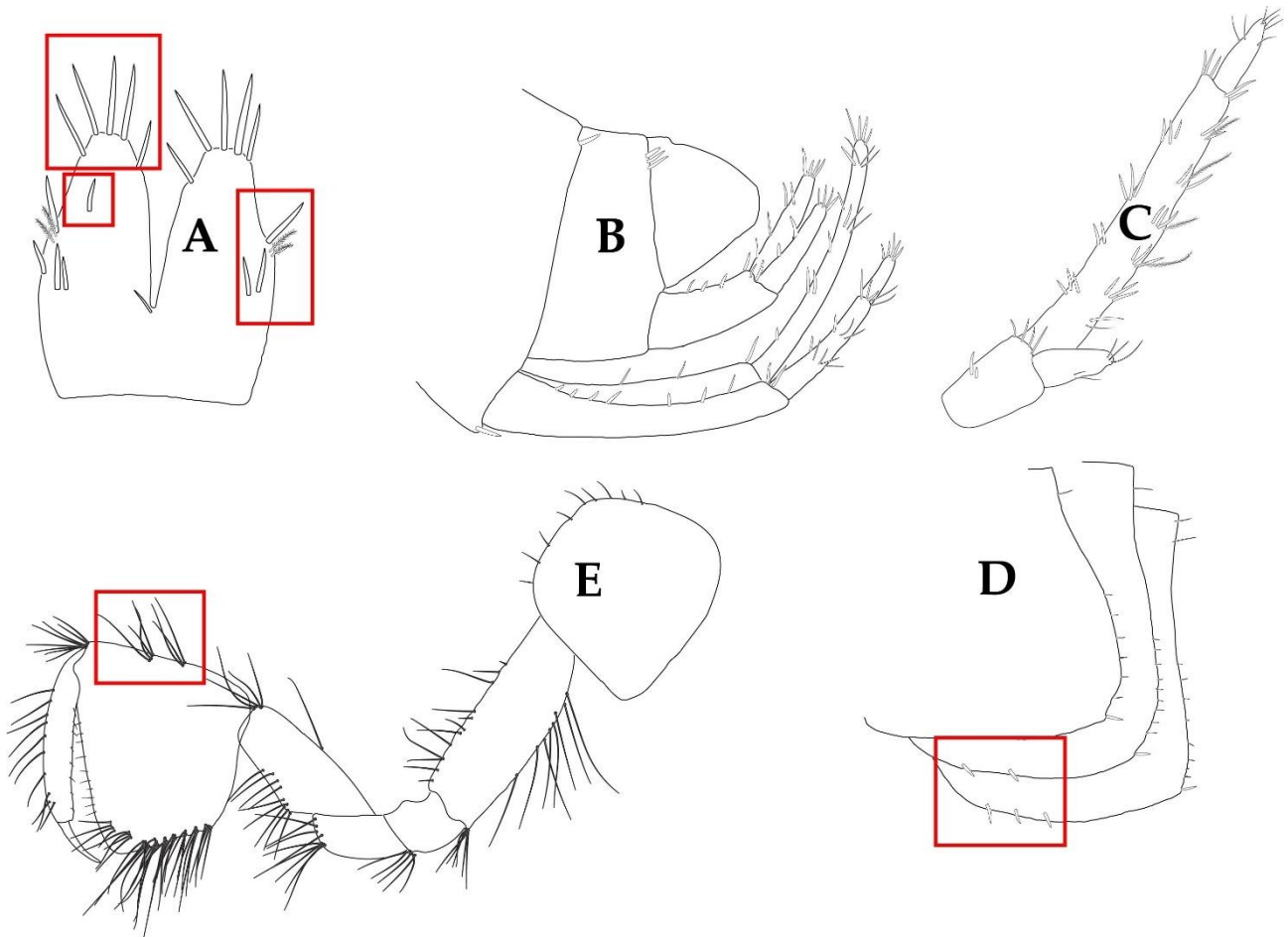
Slika 9. Neki od ključnih i stabilnih karaktera vrsta roda *Niphargus* koji naseljavaju područje Srbije. Karakteri nisu u međusobnoj srazmeri. Gnathopode – A: *N. jugoslavicus* [prema G. Karaman, 1982a], B: *N. bajuvaricus* [prema G. Karaman, 1989], C: *N. luka* [prema G. Karaman, 2013a]. Maksile I – D: *N. euserbicus* [prema G. Karaman, 2012b], E: *N. remyi* [prema G. Karaman, 2012a], F: *N. caspary* [prema G. Karaman, 1982b]. Daktilus pereopoda – G: *N. illidzensis* [prema S. Karaman, 1950a], H: *N. valachicus* [prema S. Karaman, 1950c], I: *N. bogdani* [prema G. Karaman, 2009]. Epimeralne ploče – J: *N. valachicus* [prema S. Karaman, 1950c], K: *N. euserbicus* [prema G. Karaman, 2012b]. (Preuzeto iz: Petković et al., 2020).

Primenjeno je opisivanje vrsta pomoću poliklavnog ključa, tj. mozaičnog skupa (kombinacije) markantnih karaktera za svaku vrstu. Naime, morfološki opis vrsta je prikazan na način da istakne glavne taksonomske karakteristike. Ova metodologija omogućava lakšu kompjuterizovanu obradu podataka i konstrukciju ključa sa višestrukim, fleksibilnim (poliklavim) pristupom, korišćenjem softvera baze podataka *DEscription Language for Taxonomy database software* (DELTA) (Dallwitz et al., 2000). Podaci u DELTA formatu se dalje mogu koristiti za izradu konvencionalnih ili interaktivnih taksonomskih ključeva, kladističkih ili fenetskih klasifikacija, za pravljenje ključeva posebne namene (npr. kada se koriste ograničeni skupovi taksona ili karakteri), ili kao sistem za lakše pronalaženje informacija. Prednost ove metode je u tome što omogućava istraživaču da se osloni na karaktere koje je lako odrediti, umesto da se bavi karakterima koji su slabo izraženi ili možda nisu prisutni kod svih analiziranih vrsta. Cilj konstrukcije i primene ovog ključa je da učini determinaciju pogodnijom za specijaliste, ali i dostupnijom široj naučnoj javnosti.

2.3 Ontogenetske analize

Za potrebe ontogenetskih analiza iz prirode je sakupljeno i ispitano 56 jedinki vrste *N. euserbicus* G. Karaman, 2012 različitih veličina. Ova vrsta je opisana 2012. godine od strane G. Karamana (Karaman, 2012b), na osnovu uzorka pronađenog na području Valjevskog karsta u Srbiji od strane dr Ive Karamana (Univerzitet u Novom Sadu). Odabrana je populacija iz pećina Plandište = Ponara (44°11'38.9"N 19°59'45.8"E), koja je pokazala stalno pristustvo i manje variranje u brojnosti jedinki tokom godine.

Praćene su promene ključnih karaktera u toku preadultnog razvića. Kriterijum za svaki od izabranih karaktera je da poseduje ontogenetsku promenu detektovanu kod više vrsta. Odabrani su karakteri koji se, pored toga što su taksonomski važni, pojavljuju kod adulata većeg broja vrsta, odnosno različitih morfoloških grupa prema Straškraba (1972). Promene u praćenim karakteristikama su generalizovane i opisane (na primer transformacija oblika određenih delova tela). Uzeta je u obzir i mogućnost da se više promena dogodi na istom delu tela, bilo da su one vremenski bliske ili udaljene. Promene koje nisu mogle da se mere usled nedostatka datog karaktera su smatrane neprimenljivim.



Slika 10. Neke od posmatranih morfoloških promena karaktera tokom ontogenije (prikazane morfološke strukture nisu u razmeri). **A.** Razviće mezialnih, lateralnih, apikalnih i dorzalnih trnova telzona; **B.** Razviće drugog trna na urosomitu I-II; **C.** Početak izduživanja egzopodita uropode III; **D.** Razviće drugog trna na epimeralnoj ploči I-II; **E.** Razviće prve dodatne anteriorne grupe seta na karpusu gnatopode I-II.

Tabela 1. Praćene morfološke promene tokom ontogenije.

Oznaka	Stupanj razvića
A	Razviće drugog trna na urosomitu I
B	Razviće drugog trna na urosomitu II
C	Razviće drugog trna na epimeralnoj ploči II
D	Razviće drugog trna na epimeralnoj ploči III
E	Razviće prve dodatne anteriorne grupe seta na karpusu gnatopode I
F	Razviće prve dodatne anteriorne grupe seta na karpusu gnatopode II
G	Razviće prvog mezialnog trna telzona
H	Razviće prvog lateralnog trna telzona
I	Razviće prvog dorzalnog trna telzona
J	Razviće apikalanih trnova telzona
K	Promena u rastu (dužini) antena I
L	Transformacija 1* oblika propodusa gnatopoda I
M	Transformacija 2* oblika propodusa gnatopoda I
N	Transformacija 1* oblika propodusa gnatopoda II
O	Transformacija 2* oblika propodusa gnatopoda II
P	Skraćenje daktilusa pereopode IV (odnos dužina članaka VII/VI)
Q	Promena u rastu (dužini) pereopode VII
R	Početak izduživanja endopodita uropode I
S	Promena u rastu (dužini) ekzopodita uropode I)
T	Početak izduživanja ekzopodita uropode III

* Transformacija slična na oba para gnatopoda

Posmatrane morfološke promene (Tabela 1, Slika 10) 20 karaktera tokom ontogenije vrste *N. euserbicus* su podeljene na 3 tipa (prema Fišer et al., 2008a). Prvi tip ontogenetskih promena predstavlja pojavu određene grupe seta ili trnova na određenim delovima tela. U slučaju da se od grupacije trnova prvi trnoliki nastavak javlja rano tokom razvića, posmatrano je vreme nastanka drugog trna po redosledu pojavljivanja. Kao drugi tip je označena promena oblika i/ili veličine koja je merena indeksom alometrijskog rasta odnosa veličine ekstremiteta i dužine tela. Dobijene nelinerane krive su projektovane koristeći dve linije regresije, sastavljene empirijskim putem tako da je preostala varijansa bilinernog modela minimalizovana u odnosu na jednolinearan model. Prva linija regresije predstavlja rast tri jedinke najmanje po veličini, da bi druga linija predstavljala rast ostalih, većih jedinki. Tačka preseka dve prave najpogodnijeg bilinarnog modela, što je prezentovano „kritičnom tačkom“, predstavlja veličinu/starost jedinke tokom koje se promena dešava. Morfološke promene trećeg tipa su fokusirane na oblik propodusa gnatopoda I-II. Oblik propodusa je definisan dužinom propodusa (meri se između „spojeva“ sa karpusom i daktilusom), dužinom „dlana“ (meri se između „spoja“ sa daktilusom i baze velike bodlje “dlana”) i dijagonalom (meri se između „spojeva“ karpusa i baze velike bodlje “dlana”). Razlika u obliku propodusa tokom različitih postembrionalnih stupnjeva je kvantifikovana kao promena u odnosu ove tri duži. Promene u obliku propodusa se uglavnom dešavaju redosledom: dužina propodusa veća nego dužina “dlana” → dužina “dlana” veća nego dužina propodusa → veći rast dužine propodusa i “dlana” u odnosu na dijagonalu. Prema podacima iz literature, treba napomenuti da je promena samo u jednoj ili dve dužine moguća, kao i da promena oblika propodusa može odsustvovati, u kom slučaju se ovaj karakter smatra neprimenljivim za datu vrstu (Fišer et al., 2008a).

Obzirom da je rast nifargusa vezan za konkretne periode presvlačenja kutikule, najpogodniji način određivanja ontogenetskih promena bi bio analiza međustanja između dva presvlačenja, pod

pretpostavkom da su stupnjevi između presvlačenja homologa među vrstama. Pošto je za utvrđivanje egzaktnih međustanja potreban veliki broj jedinki, to nije izvodljivo u praksi (Chapelle, 1995; Kokkotis & McLaughlin, 2002). Nemogućnost uzgajanja i posmatranja jedinki u zatočeništvu i druge potencijalne poteškoće su uslovlili korišćenje relativne veličine jedinki kao parametra za utvrđivanje ontogenetskog stupnja. Usled toga je za približno utvrđivanje „tačnog“ uzrasnog statusa korišćen interval 0 do 1 (juvenilna jedinka je označavana sa 0, adultna jedinka sa 1). Najveća jedinka je uzeta kao najstarija u uzorku (vremenska skala = 1), a period u kome se odvija određena faza u razviću (npr. prva polovina i druga polovina razvića) definisano kao uzrasno-starosna struktura.

Prave su izrađene pomoću Microsoft Excel (Microsoft, Washington, Amerika), povučene primenom linearne regresije, kojom se parametri prave (koeficijent pravca i odsečak na y-osi) određuju metodom najmanjih kvadrata. To znači da se za optimalnu pravu uzima ona kod koje je zbir kvadrata odstupanja svih merenja najmanji. Taj zbir predstavlja grešku koja je u vezi s kvalitetom povučene prave (Hartnoll, 1978). Što vernije prava predstavlja trend rasta merenja, to će greška biti manja. Međutim, pošto se čak i vizuelno može zaključiti da se sva merenja mogu ugrubo svrstati u dve grupe od kojih svaka ima svoj trend rasta, jasno je da ima smisla razdvojiti merenja i posebno povući prave za svaku od njih. Drugim rečima, možemo da kažemo da postoji neka granična vrednost dužine x , pre koje sva merenja odgovaraju prvoj grupi i prate trend rasta prve prave, nakon čega su sva merenja iz druge grupe i prate drugu pravu. Razvrstavanje merenja po grupama (koje su na graficima iskazana drugačijom bojom) je urađeno na sledeći način: prvo se prva dva merenja (sa najmanjim x) stave u prvu grupu, a ostatak merenja u drugu grupu, te se primeni linearna regresija na obe grupe i izračuna zbir kvadrata svih odstupanja, tj. greška u vezi s kvalitetom povučene prave. U sledećem koraku se uzmu prva tri merenja u novu prvu grupu, i ostatak se svrsta u novu drugu grupu, te se ponovo sračuna greška. Ukoliko je ona u ovom koraku manja, to znači da je novo razvrstavanje u grupi verodostojnije. Dalje se algoritam nastavlja tako što se prva četiri merenja stave u prvu grupu, te se opet sračuna greška, i tako dalje, dok se ne pronađu grupe koje imaju najmanju grešku (Fišer et al., 2008a). Na slikama su te optimalne grupe iskazane drugačijom bojom merenja, gde se isto mogu videti i njihove optimalne prave.

Upoređivanje dobijenih sekvenci razvića vrste *N. euserbicus* je izvršeno sa već poznatim sekvencama vrste *Niphargus costozzae* (Schellenberg, 1935) – populacija iz pećine Grotta della Guerra, Berici, Italija; *Niphargus hebereri* (Schellenberg, 1933) – populacija iz neposredne blizine grada Rovinja, Hrvatska; *Niphargus krameri* (Schellenberg, 1935) – populacija iz neposredne blizine grada Pazin, Hrvatska; *Niphargus longicaudatus* (Costa, 1851) – populacija sa ostrva Cres, Hrvatska; *Niphargus longicaudatus* (Costa, 1851) – populacija u blizini grada Napulj, Italija; *Niphargus longiflagellum* (Karaman, 1950d) – populacija iz Potpeške jame, Dobropolj, Slovenija; *Niphargus salonitanus* (Karaman, 1950) – populacija iz sela Kaštel stari, Split, Hrvatska; *Niphargus spinulifemur* (Karaman, 1953) – populacija iz neposredne blizine graničnog prelaza Sočerga, Slovenija, i *Niphargus spoeckeri* (Schellenberg, 1933) – populacija iz jame Pivka, Postojna, Slovenija, koje su dobijene u istraživanju Fišer et al. (2008a).

Upoređivanje ontogenetskih stadijuma je izvršeno da bi se dobio uvid u kojoj meri su ontogenetske promene nezavisne jedna od druge, u kom momentu su promene najveće, kao i koje su sve promene eventualno neprimenljive na nivou istraživane vrste ili morfološke grupe. Za ove potrebe je korišćen pristup Nunn and Smith (1998) i Bininda-Emonds et al. (2002, 2003a, 2003b).

2.4 Molekularno-filogenetske analize

Skup podataka koji uključuje amfipode je sastavljen prema podacima Fišer et al. (2015a), koristeći 28S rRNA (28S), histonskog H3 (H3) i citohrom oksidaze I (COI) gena. Uzorak je sastavljen od 43 vrste nifargusa, među kojima i stenoendemične vrste sa tipskih lokaliteta u Srbiji i jedne spoljne vrste, *Synurella ambulans* (Müller, 1846) (Tabela 2). *S. ambulans* je slatkovodna vrsta amfipoda sa epigejskih načinom života, i pripada ekofunkcionnoj grupi zoobentosa. Naseljava temporalna staništa, ili staništa sa malom brzinom protoka, koja su često pod uticajem priliva podzemnih voda (Sidorov & Palatov, 2012).

Tabela 2. Lista dostupnih sekvenci vrsta korišćenih u molekularno-filogenetskoj analizi (iz Fišer et al. 2015a).

Vrsta	Vaučer	Lokacija	28SrRna	H3	COI
<i>Niphargus aitolosi</i>	NA081	Lisimachia, Klisorevmata, Agrinio, GRČ	EU693310	KP133142	Np
<i>Niphargus aquilex</i>	NA029	Marden, Marden, Wes Sussex, UK	EF617264	KP300936	Np
<i>Niphargus balcanicus</i>	NA070, NB421	Vjetrenica, Zavala, Popovopolje, BIH	EF617280	JQ815507	KR905796
<i>Niphargus brachytelson</i>	NA071	Lukova jama pri Zdihovem, Suhor, Kocevje, SLO	EU693293	JQ815489	KR905797
<i>Niphargus carniolicus</i>	NA017	Jama pod gradom Luknja, Precna, Novomesto, SLO	EF617252	JQ815501	KR905776
<i>Niphargus longicaudatus</i>	NA007	Stream near the road M.Faito-V.	EF617241	JQ815469	Np
<i>Niphargus longicaudatus</i> (Cres)	NA006	Retec (source), Lubenice, Island of Cres, HRV	EF617240	KJ566705	KR905772
<i>Niphargus decui</i>	NA154	Izvor Limanu, Mangalia, Dobrogea, ROU	KF719272	KR905894	KR905822
<i>Niphargus dohati</i>	NA013	Rakov Škocjan, Zelše, Cerknica, SLO	EF617247	JQ815499	KR905774
<i>Niphargus dobrogicus</i>	NA140	Bunar u Limanu, Mangalia, Dobrogea, ROU	KR905871	KR905891	KR905816
<i>Niphargus elegans</i>	NA061	San Pancrazio, San Pancrazio, Verona, ITA	EF617297	JQ815485	KR905791
<i>Niphargus factor</i>	NA078	Vjetrenica, Zavala, Popovopolje, BIH	EU693298	JQ815508	KR905798
<i>Niphargus frasassianus</i>	Np	Grotte di Frasaasi, Fabriano, Perugia, ITA	GU973411	Np	GU973034

<i>Niphargus gallicus</i>	Np	ul. Bisericii 39, Dulcești, Mangalia, ROU	KF290089	Np	KF290282
<i>Niphargus grandii</i>	NA080	Torre, Ruda, Monfalcone, ITA	EU693300	KJ566715	KR905799
<i>Niphargus hercegovinensis</i>	NA151	Žira, Turkovisi, Ravno, BIH	JQ815549	JQ815517	KR905820
<i>Niphargus hrabei</i>	NA083	Potok blizu puta, zapadno od mesta Lupoglav, Zagreb, HRV	EU693302	KJ566716	KF290261
<i>Niphargus hvarensis</i>	NA038	Trsteno, Dubrovnik, Dubrovnik, HRV	EF617273	JQ815479	KR905782
<i>Niphargus ictus</i>	Np	Grotte di Frasaasi, Fabriano, Perugia, ITA	GU973415	Np	GU973012
<i>Niphargus illidzensis</i>	NA084	Vrelo Bosne, Ilidža, Sarajevo, BIH	EU693304	JQ815491	KR905802
<i>Niphargus kochianus</i>	NA090	Saint Albans, Hertfordshire, Hertfordshire, GBR	EU693308	JQ815492	Np
<i>Niphargus krameri</i>	NA040	Fojba, Šestani, Pazin, HRV	EF617275	JQ815503	Np
<i>Niphargus kusceri</i>	NB422	Obodska pećina, Rijeka Crnojevića, Virpazar, MTN	KR905883	KR905929	KR905767
<i>Niphargus longidactylus</i>	NA021	Sneberje (freatske vode Save), Ljubljana, Ljubljana, SLO	EF617256	JQ815473	Np
<i>Niphargus longiflagellum</i>	NA093	Podpeška jama, Videm, Grosuplje, SLO	EU693311	JQ815520	KR905805
<i>Niphargus sp.</i>	NB909	Rakin ponor, Miroč, Đerdap, SRB	KR827047	KR827048	Np
<i>Niphargus montanarius</i>	Np	Grotte di Frasaasi, Fabriano, Perugia, ITA	GU973421	Np	GU973003
<i>Niphargus orcinus</i>	NA099	Križna jama, Blocice, Lož, SLO	EU693315	JQ815510	KR905808
<i>Niphargus pachytelson</i>	NA100	Podpeška jama, Videm, Grosuplje, SLO	EU693316	JQ815511	KR905809
<i>Niphargus pasquinii</i>	NA010	Sorgenti San Vittorino, Castel Sant'Angelo, ITA	EF617244	JQ815471	KR905773
<i>Niphargus</i>	NA066	Gasthof Zur Walba,	EF617302	KJ566709	KR905795

<i>puteanus</i>		Pentling, Pentling, GER			
<i>Niphargus rejici</i>	NA048	Podpeško jezero, Jezero, Ig, SLO	EF617283	JQ815481	KR905785
<i>Niphargus rhenorodanensis</i>	NA104	Grotte Cormoran, Torcieu, Lyon, FRA	EU693319	KJ566719	KR905811
<i>Niphargus salonitanus</i>	NA053	Izvor Gospa od Stomorije, Kaštel Stari, Split, HRV	KR905868	JQ815483	KR905788
<i>Niphargus schellenbergi</i>	NA032	Bunar 800 mod mesta Heyd, Heyd, Durbuy, BEL	EF617267	JQ815478	GU973430
<i>Niphargus arbiter</i> (Krk)	NA050	Izvor u luci Vrbnik, Vrbnik, Krk, HRV	EF617286	KR905885	KR905786
<i>Niphargus sphagnicolus</i>	NA035	Mostec, Rožnik, Ljubljana, SLO	EF617270	Np	KR858495
<i>Niphargus stenopus</i>	NA049	Jama pod gradom Luknja, Precna, Novo mesto, SLO	EF617284	JQ815506	Np
<i>Niphargus tatrensis</i>	NA028	Lodowe zrodlo (Icy spring), POL	EF617263	Np	Np
<i>Niphargus timavi</i>	NA114	Labodnica, Trebiciano, Trieste, ITA	EU693327	JQ815495	KR858497
<i>Niphargus wolffi</i>	NA015	Križna jama, Blocice, Lož, SLO	EF617250	JQ815500	KR905775
<i>Pontoniphargus racovitzai</i>	Np	Pestera de la Movile, Mangalia, Dobrogea, ROU	KF290023	Np	Np
<i>Stygius stygius</i> cf.	NA152	Valeni, Ploiesti, Prahova, ROU	KJ566693	KJ566720	KR905821
<i>Synurella ambulans</i>	NA002	Valeni, Ploiesti, Prahova, ROU	EF617236	Np	KR905770

Podaci su dostupni na GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>)

Osim korišćenja dostupnih sekvenci, molekularno-genetičkoj analizi je pridodat i materijal jedinke *Niphargus* sp. uzorkovane 2015. godine na lokalitetu Rakin ponor na planini Miroč u Srbiji (leg. M. Petković). Kako su se ove jedinke razlikovale po veličini tela i drugim morfološkim odlikama od do sada poznatih vrsta roda *Niphargus*, one su bile uključene u molekularnu analizu kako bi se procenio njihov filogenetski položaj u okviru roda *Niphargus*, kao i radi utvrđivanja njihovog taksonomskog statusa. Genomska DNK analiziranog materijala je prikupljena iz jedne pereopode, DNK izolacionim protokolom koristeći *Gene Elute Mammalian Genomic DNA Miniprep* set (Sigma-Aldrich, St. Louis, USA). Lančana reakcija polimeraze (*Polymerase chain reaction* – PCR) je korišćena da se umnože jedarni 28S, H3 i mitohondrijski COI geni. Umnožavanje je vršeno za 28S lev2 (Verovnik et al., 2005) i 28S des2 (Zakšek et al., 2007), za 28S (Colgan et al., 1998; Folmer et al., 1994) i prajmere za H3 i COI. PCR je vršena prema protokolu

Zakšek et al. (2007) za 28S: 35 ciklusa na 94°C 45 sekundi, 46°C 1 min, 72°C 1 min, nakon čega sledi konačna ekstenzija na 72°C 3 min za H3 i 40 ciklusa na 95°C 1 min, 45°C 1 min, 72°C 2 min i 30 sekundi, nakon čega sledi konačna ekstenzija na 72°C 7 min za COI.

Uspešno umnožen proizvod je prečišćen korišćenjem *Exonuclease IIFastAP Thermosensitive Alkaline Phosphatase (Thermo Fisher Scientific INC., SAD)* i sekvenciran u oba pravca istim prajmerima kompanije *Macrogen Europe* (Amsterdam, Holandija).

Spajanje i uređivanje hromatograma je vršeno u *Geneious 8.0.4. (Biomatters Ltd, Novi Zeland)*, dok su sekvence poravnate korišćenjem softvera *MAFFT's v 7.017 (E-INS algoritam)* (Kato & Stiley, 2013). Poravnanja su spojena u softveru *Geneious s 8.0.4. (Biomatters Ltd, Novi Zeland)*.

Filogenetski odnosi su ispitivani korišćenjem softvera *MrBayes v3.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003)*. Najadekvatniji, partijski specifični evolucijski model supstitucije je izabran koristeći *Partition Finder 1.1.1 (Lanfear et al., 2012)* (Tabela 3). Analiza je vršena za 3 miliona generacija, uzorkovanjem svakih 200 generacija i praveći dva nezavisna *Markov chain Monte Carlo (MCMC)* algoritma, svakim sa po četiri hladna lanca. Prvih 25% filogenetskog stabla je odbačeno kao „sprženo“ nakon dostizanja stacionarne faze, dok je ostatak stabala iskorišćen za konstrukciju konzensusnog stabla pravilom većine.

Tabela 3. Najbolje uklopljeni modeli zamene izabrani softverom *Partition Finder* prema najnižem AIC (*Akaike Information Criterion*).

Pozicija	Substitucionni model	Lokacija
28S rRNA	GTR+I+G	1–1036
H3, 1 st codon position	GTR+G	1037–1367\3
H3, 2 nd codon position	JC+I	1038–1367\3
H3, 3 rd codon position	GTR+I	1039–1367\3
COI 1 st codon position	GTR+I+G	1368–2023\3
COI, 2 nd codon position	GTR+I+G	1369–2023\3
COI, 3 rd codon position	GTR+I+G	1370–2023\3

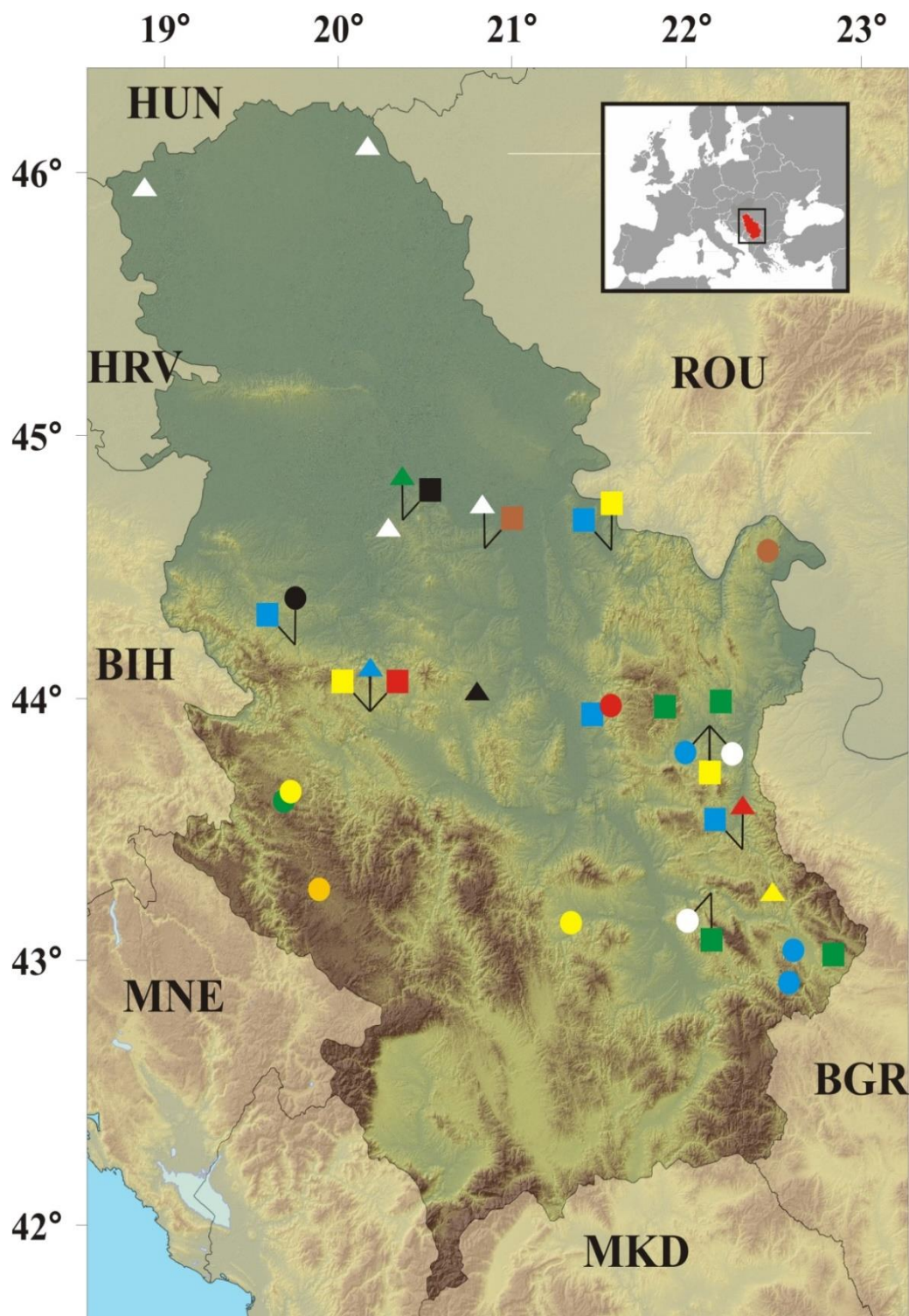
Nakon izrade filogenetskog stabla pristupilo se analizi molekularno-filogenetskih odnosa i njihovog značaja za dalja istraživanja diverziteta ovog roda na području Srbije.

3. REZULTATI

3.1. Morfološka varijabilnost vrsta roda *Niphargus* na teritoriji Srbije

Pregledom originalnih opisa vrsta iz svih dostupnih izvora, uključujući i opise na osnovu ponovljenih terenskih istraživanja i revizije postojećih podataka o diverzitetu roda *Niphargus*, na teritoriji Republike Srbije je potvrđeno prisustvo 22 vrste ovog roda, zabeleženih na većem broju lokaliteta (Slika 11, Prilog A). Sakupljeni materijal ukazuje na veliku morfološku i ekološku raznolikost vrsta koje naseljavaju područje Srbije. Zabeleženi karakteri, 187 deskriptivnih/brojivih i 150 mernih kod adulata su sumirani i vrste su opisane pomoću poliklavnog ključa, tj. mozaičnog skupa markantnih karaktera za svaku vrstu pojedinačno. Ovakav ključ koji sadrži sve do sada poznate vrste koje pripadaju fauni ovog dela Balkanskog poluostrva je prezentovan u daljem tekstu

ovog poglavlja i sumiran u Prilogu B ovog rada. Popis vrsta po abecednom redu, njihova izvorna distribucija i trenutno poznato rasprostranjenje sa toponimima, dati su zajedno sa najvažnijim taksonomskim napomenama. U ovaj ključ je po prvi put uvršten i spisak taksonomskih karaktera vrste koja je pronađena i opisana na teritoriji Srbije kao nova za nauku, i predstavlja sastavni deo rezultata ove disertacije.



Slika 11. Lokaliteti vrsta roda *Niphargus* na području Srbije: *N. adbiptus* i *N. ravanicanus* – crveni krug, *N. bajuvaricus* – plavi trougao, *N. bogdani* – zeleni krug, *N. bozanae* – žuti krug, *N. caspary* – žuti kvadrat, *N. deelemanae* – plavi krug, *N. euserbicus* – crni krug, *N. illidzensis* – crni kvadrat, *N. ivokaramani* – beli krug, *N. jugoslavicus* – crveni trougao, *N. luka* – crveni kvadrat, *N. minor* – zeleni kvadrat, *N. mirocensis* – braon krug, *N. kragujevensis* – crni trougao, *N. pecarensis* – žuti trougao, *N. remyi* – narandasti krug, *N. remus* – zeleni kvadrat, *N. serbicus* – plavi kvadrat, *N. smederevanus* – braon kvadrat, *N. valachicus* – beli trougao (Petković et al., 2020). HUN – Mađarska, ROU – Rumunija, BGR – Bugarska, MKD – Makedonija, MNE – Crna Gora, BIH – Bosna i Hercegovina, HRV – Hrvatska.

Niphargus adbiptus (Karaman, 1973)

Tipski lokalitet: Ravanička pećina, selo Ravanica u blizini grada Čuprija.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti do 9 mm. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 trnova, svaki sa 1–6 malih distomedijalnih zuba. Propodus gnatopode I sa jakim trnom u uglu, 6 posteriornih grupa seta i 1 anteriornom setom na daktilu. Pereopode III, VI i VII bez trnova na daktilu. Pleopode sa većim brojem (6–8) retinakula. Telzon sa 3–4 apikalna trna, 0–1 lateralna trna, 0–3 dorzalna trna i 0–1 mezijalna trna.

Distribucija na području Srbije: Poznata samo na tipskoj lokaciji.

Napomena: Endemična za Srbiju.

Niphargus bajuvaricus (Schellenberg, 1932)

Tipski lokalitet: Bunari u selu Moosach, blizina grada Minhena, Nemačka.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti do 11 mm. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 trnova, svaki sa 1–5 malih distomedijalnih zuba. Propodus gnatopoda jajast, duži nego širi. Propodus gnatopode I sa 2 velika trna u uglu, 1 trnom sa zubcima, 8 posteriornih grupa seta i 1 anteriornom setom na daktilu. Pereopode sa 1 trnom na daktilus. Pleopode sa 3–4 retinakula. Telzon sa 2 apikalna trna, bez lateralnih, dorzalnih, kao ni mezijalnih trnova.

Distribucija na području Srbije: Reni bunari, selo Prijedor, blizina grada Čačka (Karaman, 1989).

Distribucija: Austrija, Nemačka, Rumunija, Srbija i Slovačka.

Niphargus bogdani (Karaman, 2009)

Tipski lokalitet: Grlića pećina = Vrelska pećina, selo Murtenica, blizina grada Zlatibor, Srbija.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti do 13 mm. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 trnova, svaki sa malim distomedijalnim zubima. Propodus gnatopoda I sa velikim trnom u uglu, 3 trna sa zubima, 6 posteriornih grupa seta i 9–10 anteriornih seta na daktilu. Pereopode sa jednim trnom na daktilu. Pleopode sa 2 retinakule. Telzon sa 4–5 apikalnih trnova, 1–2 lateralna trna, bez dorzalnih i mezijalnih trnova.

Distribucija na području Srbije: Poznata samo na tipskoj lokaciji.

Napomena: Endemična za Srbiju.

Niphargus bozanae (Karaman, 2009)

Tipski lokalitet: Jama Jamina, selo Rakovica, blizina mesta Zlatibor, Srbija.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti dužine do 8 mm. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 trnova, svaki sa 1–3 malih distomedijalnih zuba. Propodus gnatopoda I sa 2 velika trna sa zubima, 7 posteriornih grupa seta i 6 anteriornih seta na daktilu. Pereopode sa 1 trnom na daktilu. Pleopode sa 2 retinakule. Telzon sa 3 apikalna trna, 0–1 lateralna trna, 2–3 dorzalna trna i 1 mezijalnim trnom.

Distribucija na području Srbije: Jama Jamina, selo Rakovica, blizina mesta Zlatibor (Karaman, 2009); Dolina reke Pusta, selo Bogujevac, blizina grada Kuršumlija (Karaman, 2012a); Pećina Rakovička lepotica, selo Rakovica, blizina mesta Zlatibor.

Napomena: Endemična za Srbiju.

Niphargus caspary (Pratz, 1866)

Tipski lokalitet: Minhen, Nemačka.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti do 6 mm. Spoljašnji režanj maksile I širok, nosi dva tipa (do 28 kratkih i 8–9 dugih) češljastih trnova. Propodus gnatopoda I sa velikim trnom u uglu, 2 trna sa zubima i 4 posterioarne grupe seta. Pereopode III–VII bez trnova na daktilu. Telzon apikalno sa 3–4 trna i 1 plumoznom setom, bez lateralnih, dorzalnih, ili mezijalnih trnova.

Distribucija na području Srbije: Reni bunari, selo Prijedor, blizina grada Čačak (Karaman, 1989); Podzemne vode reke Timok, selo Šarbanovac, blizina grada Zaječar (Karaman, 1982b); Reka Pek na putu Golubac–Požarevac (Karaman, 1982b).

Distribucija: Austrija, Bugarska, Francuska, Nemačka, Rumunija, Srbija i Švajcarska.

Niphargus deelemanae (Karaman, 1973)

Tipski lokalitet: Velika pećina, selo Držina, blizina grada Pirot, Srbija.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti do 9 m. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 trnova, svaki sa 1–3 malih distomedijalnih zuba. Propodus gnatopoda I sa velikim trnom u uglu i 1 trnom sa zubcima, 4–5 posteriornih grupa seta i 1 anteriornom setom na daktilu. Pereopode bez trnova na daktilu. Pleopode sa 3–4 retinakule. Telzon sa 3–4 apikalna trna, jednim lateralnim trnom, bez dorzalnih i mezijalnih trnova.

Distribucija na području Srbije: Velika pećina, selo Držina, blizina grada Pirot (Karaman, 1973a); Podzemne vode reke Timok, selo Šarbanovac, blizina grada Zaječara (Karaman, 2013b); Bezimena pećina, planina Asurovo kale, Zvonačka Banja (Karaman, 1999).

Napomena: Endemična za Srbiju.

Niphargus euserbicus (Karaman, 2012)

Tipski lokalitet: Jovanjska Pećina, selo Jovanja, blizina grada Valjevo, Srbija.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti do 15 mm. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 trnova, svaki sa 1–3 malih distomedijalnih zuba. Propodus gnatopoda I sa velikim trnom u uglu, 4 trna sa zubima, 7 posteriornih grupa seta i 12 anteriornih seta na daktilu. Pereopode sa 1 trnom na daktilu. Pleopode sa 2 retinakule. Telzon sa 5 apikalnih trnova, 1–2 lateralna trna, 2 dorzalna trna i 0–2 mezijalna trna.

Distribucija na području Srbije: Jovanjska Pećina, selo Jovanja, blizina grada Valjevo (Karaman 2012b); Jama Filipov ponor, blizina grada Valjeva; Ponor Ponara = Plandište, selo Robaje, blizina grada Valjevo.

Napomena: Endemična za Srbiju.

Niphargus hrabei (Karaman, 1932)

Tipski lokalitet: Nana-Parkan, između grada Komorn i Budimpešta, Mađarska.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti do 10 mm. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 trnova, svaki sa više malih distomedijalnih zuba. Propodus gnatopoda I sa velikim trnom u uglu, 4 trna sa zubima, 7 posteriornih grupa seta. Pereopoda III sa jednim i pereopoda VII sa 4 trna na daktilu. Epimeralna ploča sa jako razvijenim distoposteriornim uglom. Pleopode sa 2 retinakule. Telzon sa 3 apikalna trna, jednim lateralnim trnom, bez dorzalnih trnova i sa jednim mezijalnim trnom.

Distribucija na području Srbije: Reka Dunav (Straškraba, 1972).

Distribucija: Austrija, Bugarska, Hrvatska, Nemačka, Mađarska, Rumunija, Srbija i Slovačka.

Niphargus illidzensis (Schäferna, 1922)

Tipski lokalitet: Izvor reke Bosne, blizina grada Sarajeva, Bosna i Hercegovina.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti 15–25 mm. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 trnova, svaki sa malim distomedijalnim zubima. Pereopode III–VII sa većim brojem trnova (4–9) na daktilu. Epimeralna ploča III sa jako razvijenim distoposteriornim uglom. Telzon sa 3–4 apikalna trna, 4–5 lateralnih trnova, 2 dorzalna trna i 2–3 mezijalna trna.

Distribucija na području Srbije: planina Avala, blizina grada Beograda (Karaman, 1950a; Karaman, 1973c).

Distribucija: Bosna i Hercegovina i Srbija.

Niphargus ivokaramani (Karaman, 1994)

Tipski lokalitet: Bunar u selu Prekonog, blizina grada Svrljiga, Srbija.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti do 5 mm. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 trnova, svaki sa 1–7 malih distomedijalnih zuba. Propodus gnatopoda I sa velikim trnom u uglu, 2 trna sa zubima, 4 posteriorne grupe seta i jednom anteriornom setom na daktilu. Pereopode bez dodatnih trnova na daktilu. Pleopode sa 2, retko 3 retinakule. Telzon sa 3 apikalna trna, 1–2 lateralna trna, 0–1 dorzalnim trnom i bez mezijalnih trnova.

Distribucija na području Srbije: Bunar u selu Prekonog, blizina grada Svrljig (Karaman, 1994); Selo Izvore, blizina grada Svrljig (Karaman 1999); nekoliko lokaliteta u blizinu grada Bor; pećine Sovac i Fufa (Karaman, 1999).

Napomena: Endemična za Srbiju.

Niphargus jugoslavicus (Karaman, 1982)

Tipski lokalitet: Podzemne vode reke Trgoviški Timok, selo Trgovište, blizina grada Knjaževac, Srbija.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti do 5 mm. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 trnova, svaki sa 1–4 malih distomedijalnih zuba. Propodus gnatopoda duplo duži nego širi sa paralelnim lateralnim marginama, 2 velika trna u uglu, 4 posteriorne grupe seta i 2 anteriorne sete na daktilu. Pereopode III i IV bez trnova, ostale sa jednim trnom na daktilu. Pleopode sa 2 retinakule. Telzon sa 3 apikalna trna, 0–1 lateralnim trnom i bez dorzalnih ili mezijalnih trnova.

Distribucija na području Srbije: Poznata samo na tipskoj lokaciji.

Napomena: Endemična za Srbiju.

Niphargus kragujevensis (Karaman, 1950)

Tipski lokalitet: Podzemne vode, bunari i izvori u okolini grada Kragujevac, Srbija.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti do 7 mm. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 trnova, svaki sa 1–5 malih distomedijalnih zuba. Propodus gnatopoda I sa velikim trnom u uglu, 3 trna sa zubima, 4 posteriorne grupe seta i jednom anteriornom setom na daktilu. Pereopode bez dodatnih trnova na daktilu. Pleopode sa 3–6 retinakula. Telzon sa 3–4 apikalna trna, 1–2 lateralna trna i bez dorzalnih ili mezijalnih trnova.

Distribucija na području Srbije: Poznata samo na tipskoj lokaciji.

Napomena: Endemična za Srbiju.

Niphargus luka (Karaman, 2012)

Tipski lokalitet: Reni bunari, selo Prijedor, blizina grada Čačak, Srbija.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti do 7 mm. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 trnova, svaki sa 1–3 malih distomedijalnih zuba. Propodus gnatopoda I sa velikim trnom u uglu, 2 trna sa zubima, 5 posteriornih grupa seta i 5 anteriornih seta na daktilu. Pereopode III, IV i VII sa jednim trnom na daktilu. Pleopode sa 2 retinakule. Telzon sa 4–6 apikalna trna i bez lateralnih, dorzalnih ili mezijalnih trnova.

Distribucija na području Srbije: Poznata samo na tipskoj lokaciji.

Napomena: Endemična za Srbiju.

Niphargus minor (Sket, 1956)

Tipski lokalitet: Bunar u selu Grabje, blizina grada Ljubljana, Slovenija.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti do 5 mm. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 trnova, svaki sa jednim i jedan trn sa više malih distomedijalnih zuba. Propodus gnatopoda I sa velikim trnom u uglu, 2 trna sa zubima, 4 posteriornih grupa seta i jednom anteriornom setom na daktilu. Pereopode III i IV bez trnova na daktilu, ostale sa po jednim trnom. Pleopode sa 2–4 retinakule. Telzon sa 4–5, retko 3 apikalna trna, 1–2 lateralna trna, retko sa jednim dorzalnim trnom i bez mezijalnih trnova.

Distribucija na području Srbije: Beograd, Kalemegdan, Rimski bunar (Karaman, 1999).

Distribucija: Bosna i Hercegovina, Hrvatska, Italija, Srbija i Slovenija.

Niphargus pecarensis (Karaman & Karaman, 1959)

Tipski lokalitet: Pećina Dupka, blizina grada Belogradschik, Bugarska.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti do 9 mm. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 trnova, svaki sa 1–4 mala distomedijalna zuba. Propodus gnatopoda I sa velikim trnom u uglu, 2 trna sa zubima, 4 posteriorne grupe seta i jednom anteriornom setom na daktilu. Pereopode III i IV bez trnova, pereopode V–VII sa jednim trnom na daktilu. Pleopode sa 3–4 retinakule. Telzon sa 1–3 apikalna trna, 1–2 tanja lateralna trna i bez dorzalnih ili mezijalnih trnova.

Distribucija na području Srbije: Selo Gabrovnica blizina grada sela Kalna, blizina grada Knjaževac (Karaman, 1999).

Distribucija: Bugarska i Srbija.

Niphargus ravanicanus S. Karaman, 1943

Tipski lokalitet: Ravanička Pećina, selo Ravanica, blizina grada Čuprija, Srbija.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti do 12 mm. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 trnova, svaki sa 1–4 mala distomedijalna zuba. Propodus gnatopoda I sa jednim velikim trnom u uglu, 3–4 trna sa zubima, 5 posteriornih grupa seta i 2–3 anteriorne sete na daktilu. Pereopode sa jednim trnom na daktilu. Pleopode sa 2 retinakule. Telzon sa 3 apikalna trna, 2 lateralna trna, bez dorzalnih trnova i sa 1 mezijalnim trnom.

Distribucija na području Srbije: Ravanička Pećina, selo Ravanica, blizina grada Čuprija (Karaman, 1973b); Gornje jezero, izvor reke Grza, selo Davidovac, blizina grada Paraćin.

Napomena: Endemična za Srbiju.

Niphargus remus (Karaman, 1992)

Tipski lokalitet: Česma iznad sela Prekonog, blizina grada Svrlijig, Srbija.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti do 10 mm. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 trnova, svaki sa 1 malim distomedijalnim zubom osim prvog, koji je sa više zuba. Propodus gnatopoda I sa velikim trnom u uglu, 2 trna sa zubima, 3 posteriorne grupe seta i jednom anteriornom setom na daktilu. Pereopode III i IV bez trnova, ostale sa jednim trnom na daktilu. Pleopode sa 4–7, retko 8 retinakula. Telzon sa 4–5 apikalnih trnova, 1–3 lateralna trna, bez dorzalnih ili mezijalnih trnova.

Distribucija na području Srbije: Česma iznad sela Prekonog, blizina grada Svrlijig (Karaman, 1992); Lazareva Pećina, blizina grada Zlot (Karaman, 1999); Manji izvor reke Visočice (Karaman, 1999); Čika Jovina pećina, blizina grada sela Prerast, planina Homolje (Karaman, 1999).

Napomena: Endemična za Srbiju.

Niphargus remyi (Karaman, 1934)

Tipski lokalitet: Izvor u selu Čedovo, blizina grada Sjenica, Srbija.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti do 14 mm. Spoljašnji režanj maksile I sa većim brojem (8–9) trnova. Propodus gnatopoda I sa velikim trnom u uglu, 3 trna sa zubima, 6–8 posteriornih grupa seta i 10 anteriornih seta na daktilu. Pereopode sa jednim trnom na daktilu. Pleopode sa 2 retinakule. Telzon sa 5 apikalnih trnova, 2–3 lateralna trna, bez dorzalnih ili mezijalnih trnova.

Distribucija na području Srbije: Poznata samo na tipskoj lokaciji.

Napomena: Endemična za Srbiju.

Niphargus serbicus (Karaman, 1960)

Tipski lokalitet: Bunari u blizini grada Čuprija, Srbija.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti do 6 mm. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 trnova, svaki sa 1–3 malih distomedijalnih zuba. Propodus gnatopoda I sa velikim trnom u uglu, 1–4 trna sa

zubima, 4 posteriorne grupe seta i jednom anteriornom setom na daktilu. Pereopode sa jednim trnom na daktilu. Pleopode sa 2–3 retinakule. Telzon apikalno sa 1–2 trna i 3 plumozne sete, bez lateralnih, dorzalnih, ili mezijalnih trnova.

Distribucija na području Srbije: Bunari u blizini grada Čuprija (Karaman, 1960); Valjevo (Karaman, 1983); selo Donja Gorevica, blizina grada Čačak (Karaman, 1983); Reka Pek na putu Golubac – Požarevac (Karaman, 1983); podzemne vode reke Trgoviški Timok, selo Trgovište, blizina grada Knjaževac (Karaman, 1983).

Distribucija: Austrija, Bosna i Hercegovina, Hrvatska, Crna Gora, Rumunija, Srbija i Slovačka.

Niphargus smederevanus (Karaman, 1950)

Tipski lokalitet: Izvor u gradu Smederevo, Srbija.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti do 11 mm. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 trnova, svaki sa 1–3 malih distomedijalnih zuba. Propodus gnatopoda I sa velikim trnom u uglu, 3 trna sa zubima, 6 posteriornih grupa seta i 6–7 anteriornih seta na daktilu. Pereopode III i IV sa 2 trna, ostatak sa jednim trnom na daktilu. Telzon sa 3 apikalna trna, jednim lateralnim trnom, 2–4 dorzalna trna i 0–1 mezijalna trna.

Distribucija na području Srbije: Poznata samo na tipskoj lokaciji.

Napomena: Endemična za Srbiju.

Niphargus valachicus (Dobrea et Manolache, 1933)

Tipski lokalitet: Bukurešt, Rumunija.

Ključni taksonomski karakteri: Adulti do 15 mm. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 trnova, svaki sa 1–3 mala distomedijalna zuba. Propodus gnatopoda I sa velikim trnom u uglu, 2–3 trna sa zubima, 7–8 posteriornih grupa seta i 8–10 anteriornih seta na daktilu. Pereopode III–VII sa većim brojem trnova (6–10) na daktilu. Pleopode sa 2–3 retinakule. Telzon sa 3 apikalna trna, jednim lateralnim trnom, jednim dorzalnim trnom i bez mezijalnih trnova.

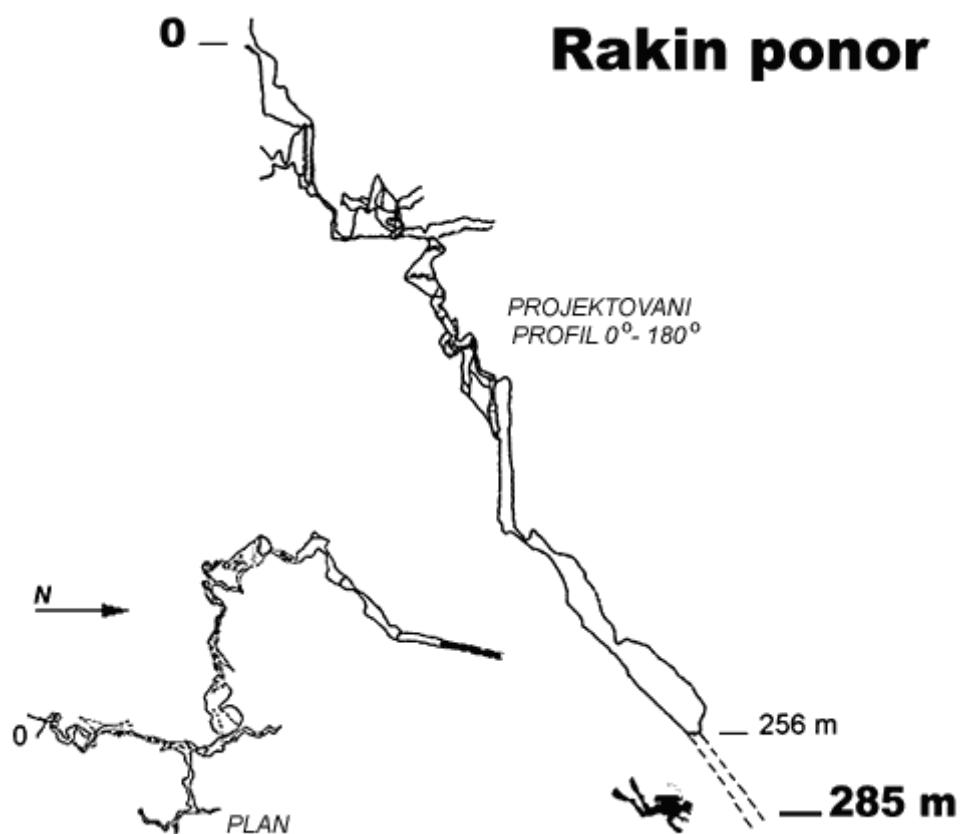
Distribucija na području Srbije: Reka Dunav, Godominsko polje, blizina grada Smederevo (Karaman, 1950c); Reni bunari u blizini sela Makiš, Beograd (Karaman, 1950a); Reka Zlatica, selo Vrbica, blizina grada Kikinda (Marković et al., 2018); Reka Plazović, selo Bački breg, blizina grada Sombor (Marković et al., 2018).

Distribucija: Bugarska, Hrvatska, Češka, Mađarska, Iran, Rumunija, Srbija, Slovačka, Slovenija i Turska.

Tabela taksonomskih važnih karaktera za 22 vrste koje naseljavaju područje Srbije se nalazi u Prilogu B ovog rada.

3.2. Novi nalaz *Niphargus* sp. sa lokaliteta Rakin ponor u istočnoj Srbiji

U toku istraživanja na teritoriji istočne Srbije, u blizini sela Kopana Glavica na planini Miroč u speleološkom objektu Rakin ponor (Slika 12) (44°30'45.11"N 22°16'45.32"E), terminalni sifon na dubini -285 m, uzorkovane su jedinice roda *Niphargus* (Slika 13) koje se izdvajaju po morfološkim karakteristikama od svih poznatih vrsta koje su do sada naučno opisane i publikovane.



Slika 12. Nacrt speleološkog objekta Rakin ponor (-285m), planina Miroč, Istočna Srbija (preuzeto sa http://www.asak.org.rs/caves/rakin/rakin_y.html).

Morfološki slične jedinke su za sada konstatovane i u Buronovom ponoru, selu Golubinje, blizina grada Donji Milanovac, pećini Sokolovica, selo Brza Palanka, blizina grada Donji Milanovac. Ove lokacije pripadaju istom masivu, planini Miroč, i u neposrednoj su blizini jedna drugoj (Petković et al., 2015).



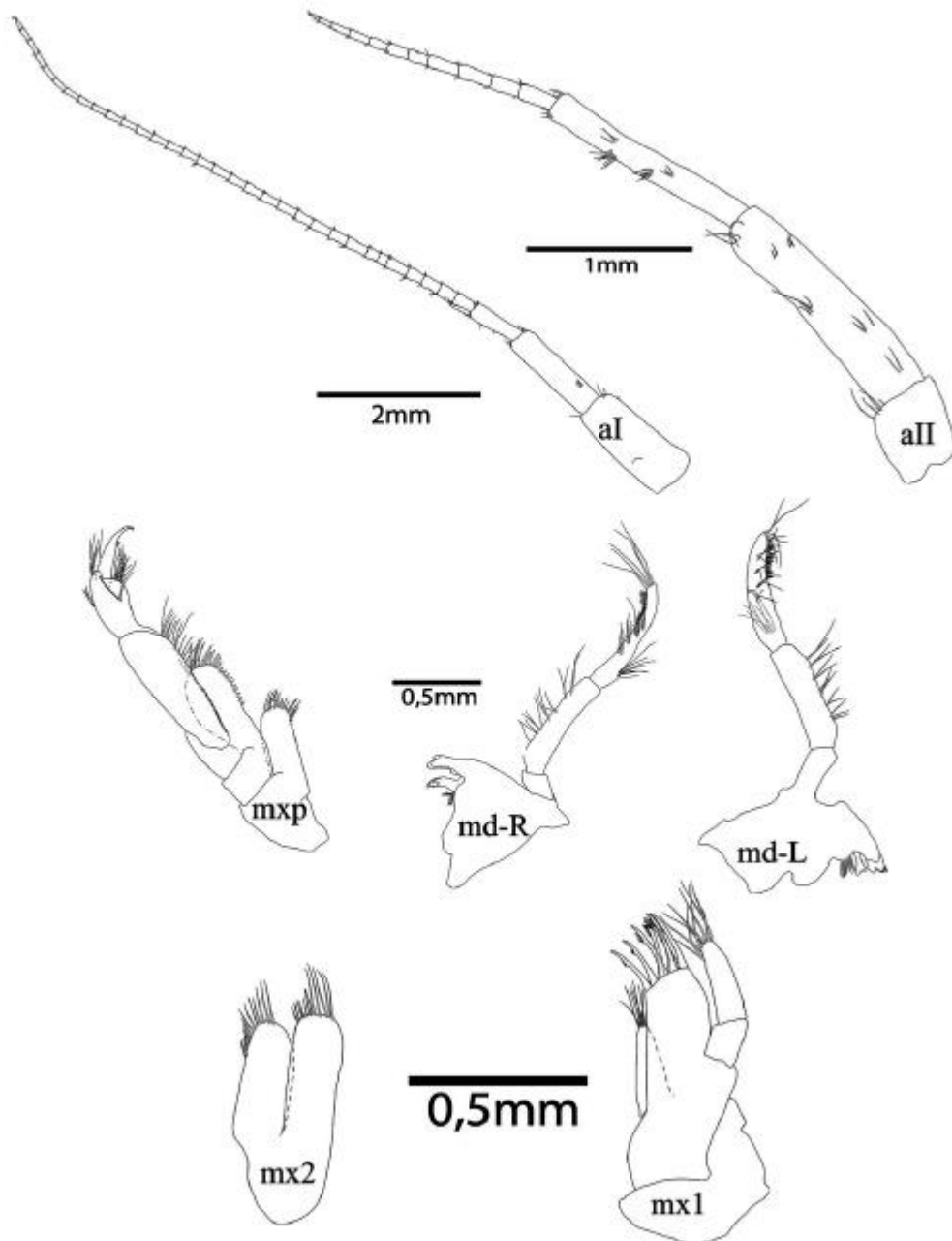
Slika 13. Slika jedinke uzorkovane u speleološkom objektu Rakin Ponor. Materijal pripremio i fotografisao Matija Petković.

Materijal. Holotip: ženka dužine 17,95 mm. Paratip ženka dužina 19,72 mm.

Urosomit i posteriorno-dorzalno-lateralno sa 4 reda jakih trnovitih seta i sa 1 tankom setom sa svake strane; urosomit II posteriorno-dorzalno-lateralno sa 4 jake trnovite sete sa svake strane; urosomit III bez seta i trnova. Na bazi uropode I postoji jedna jaka trnovita seta.

Odnos dužine telzona sa njegovom širinom je 1:1, procep telzona iznosi 0,67 dužine telzona; strane telzona konveksne i uske apikalno. Režnjevi telzona sa po 4–5 apikalnih trnovitih seta (levi i desni režanj simetrični) koje su 0,33 dužine telzona; mezijalna i lateralna strana bez seta; dorzalna strana sa po jednom trnovitom setom po režnju. Par perjastih seta se nalazi na sredini, medijalno.

Antene I iznose 0,57 dužine tela. Flagelum sa po 32 članka; svaki sa po jednom estetom (*aesthetasc*). Odnos dužine prva tri članka je 1:0,88:0,47. Proksimalan članak dorzalno-distalno blago izdužen. Akcesorni flagelum biartikularan; distalni članak oko 1/3 dužine proksimalnog članka. Odnos dužina antene I i antene II je 1:0,40. Flagelum antene II sa 12 članaka; svaki članak sa setom i izduženom senzilom nepoznate funkcije. Odnos dužine članka 4 i 5 je 1:0,94; dužina flageluma iznosi 0,56 dužine članka 4 i 5 zajedno (Slika 14).



Slika 14. Antene I-II (aI-II), maksilopeda (mxp), leva i desna mandibula (md-R i md-L), maksila 1 (mx1), maksila 2 (mx2) ženke 17,95 mm (holotip) *Niphargus mirocensis* iz speleološkog objekta Rakin ponor (preuzeto i modificirano iz Petković et al., 2015).

Usni aparat. Labrum širi nego duži sa finim dlačicama distalno; unutrašnji režanj labiuma duži nego polovina spoljašnjeg reznja.

Leva mandibula: sekutić (*incisor*) sa 5 zuba, *lancinia mobilis* sa 4 zuba; između *lancinia mobilis* i molara red debljih nazubljenih seta, dugačka seta na bazi molara.

Leva mandibula: sekutići sa 4 zuba, *lancinia mobilis* sa 2 zuba; između *lancinia mobilis* i molara red debljih nazubljenih seta. Odnos članaka 2. i 3. mandibularnog palpusa (distalno) je 1:1. Proksimalan članak palpusa je bez seta; drugi članak sa do 14 seta; distalni članak sa grupom od po 7 A seta; 4 grupe B seta; 37 D seta i 6 E seta.

Unutrašnji režanj maksile I sa 7 apikalnih u subapikalnih seta. Spoljašnji režanj maksile I sa 7 jakih trnovitih seta, svaki od njih sa lateralnim zubićima (od 2 do 7). Palpus sačinjen od 2 članka: prvi članak bez seta i trnova; drugi članak uzak, kratak, ne doseže vrh trnova spoljašnjeg reznja i nosi 10

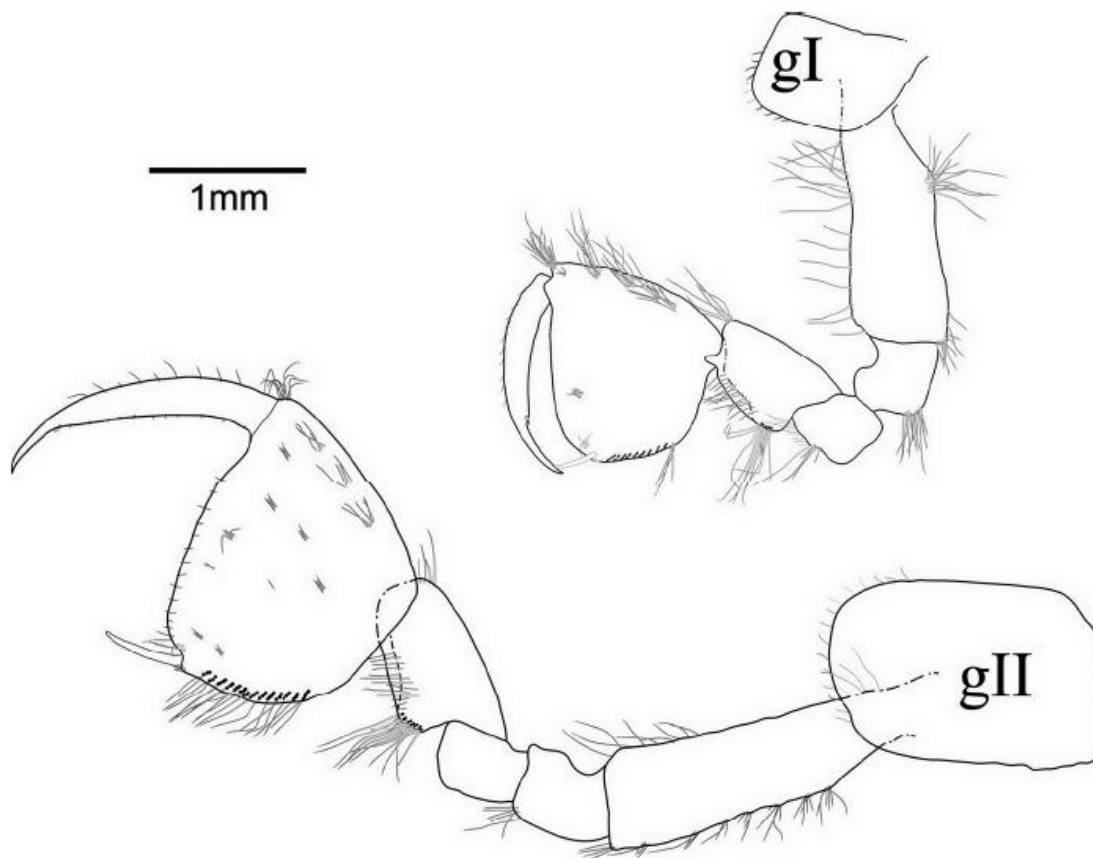
apikalnih seta. Unutrašnji režanj maksile II malo manji nego spoljašnji režanj; unutrašnji i spoljašnji režanj sa setama apikalno i subapikalno.

Unutrašnji režanj maksilopeda kratak, sa 5 pljosnatih debljih seta apikalno i 11 nazubljenih seta. Spoljašnji režanj maksile doseže skoro polovinu palpusa članka 2, sa 12 pljosnatih debljih seta mezijalno 10 i 11 nazubljenih seta apikalno i subapikalno. Palpus članka 2 sa redom seta duž unutrašnje strane; distalni članak sa dorzalnom setom i grupom dugih seta duž baze nokta.

Koksalne ploče, škrge i oostegiti. Koksalna ploča I je oblika paralelograma, antero-ventralni ugao zaobljen; anteriorna i ventralna strana kokse I je sa 12 seta. Koksalne ploče II-III u odnosu veličina 1:0,62 i 1:0,67; anteriorne i ventralne strane koksalne ploče sa 15 i 10 seta. Koksalne ploče IV i V u odnosu veličine 1:0,51; posteriorno konveksne; duž anteriorne-ventralne strane sa 8 seta. Anteriorni režanj koksalnih ploča V-VI dobro razvijen, veći nego posteriorni; posteriorna strana sa jednom jakom setom. Koksalna ploča VII polujajastog oblika sa jednom jakom setom posteriorno. Škrge II-VI jajaste, dosežu polovine članka *basis*, oostegiti jajasti sa dugom setom.

Gnatopode I. *Ischium* sa jednom grupom od 13 posteriorno-distalnih seta. Karpus 0,54 dužine bazisa i 0,83 dužine propodusa. Anteriorna strana karpusa samo sa distalnom grupom seta; karpus posteriorno sa transverzalnim redom seta proksimalno, redom laterarnih seta; posteriorno-proksimalan bulbus veliki (1/3 dužine karpusa), proksimalno pozicioniran. Propodus je trapezoidan, dlan konveksan i blago nagnut. Duž posteriorne strane 10 redova seta. Duž anteriorne strane 31 seta u 4 grupe, antero-distalna grupa sa 13 seta. Proksimalno od trnovite sete kod dlana jedna velika facijalna seta; nekoliko grupa kratkih seta na unutrašnjoj strani. Koren dlana sa jakom trnovitom setom, jednom debljom trnovitom setom na unutrašnjoj strani i 4 nazubljene trnovite sete na spoljašnjoj strani. Nokat 0,3 dužine daktilusa; duž anteriorne strane 10 seta; duž unutrašnje strane red kratkih seta (Slika 15).

Gnatopode II. Odnos širine i dužine bazisa 1:0,30. *Ischium* sa grupom od 6 postero-distalnih seta. Karpus 0,88 dužine bazisa i 0,74 dužine propodusa. Anteriorna strana karpusa samo sa distalnom grupom seta; karpus posteriorno sa transverzalnim redom seta proksimalno, i redom lateralnih seta; posteriorno-proksimalan bulbus veliki (1/3 dužine karpusa), proksimalno pozicioniran. Propodus veliki (približno 0,25 dužine tela). Veći od propodusa gnatopoda I (II : I odnos je 1:0,69). Propodus je trapezoidan, dlan konveksan i blago nagnut. Duž posteriorne strane 14 redova seta. Duž anteriorne strane 13 seta u 3 grupe, antero-distalna grupa sa 9 seta. Grupa od 3 facijalne sete proksimalno od trnovite sete dlana; pojedinačne sete su prisutne na površini. Koren dlana sa jakom trnovitom setom, jednom debljom trnovitom setom na unutrašnjoj strani i 3 nazubljene trnovite sete na spoljašnjoj strani. Nokat 0,29 dužine daktilusa; duž anteriorne strane 9 seta; duž unutrašnje strane red kratkih seta (Slika 15).



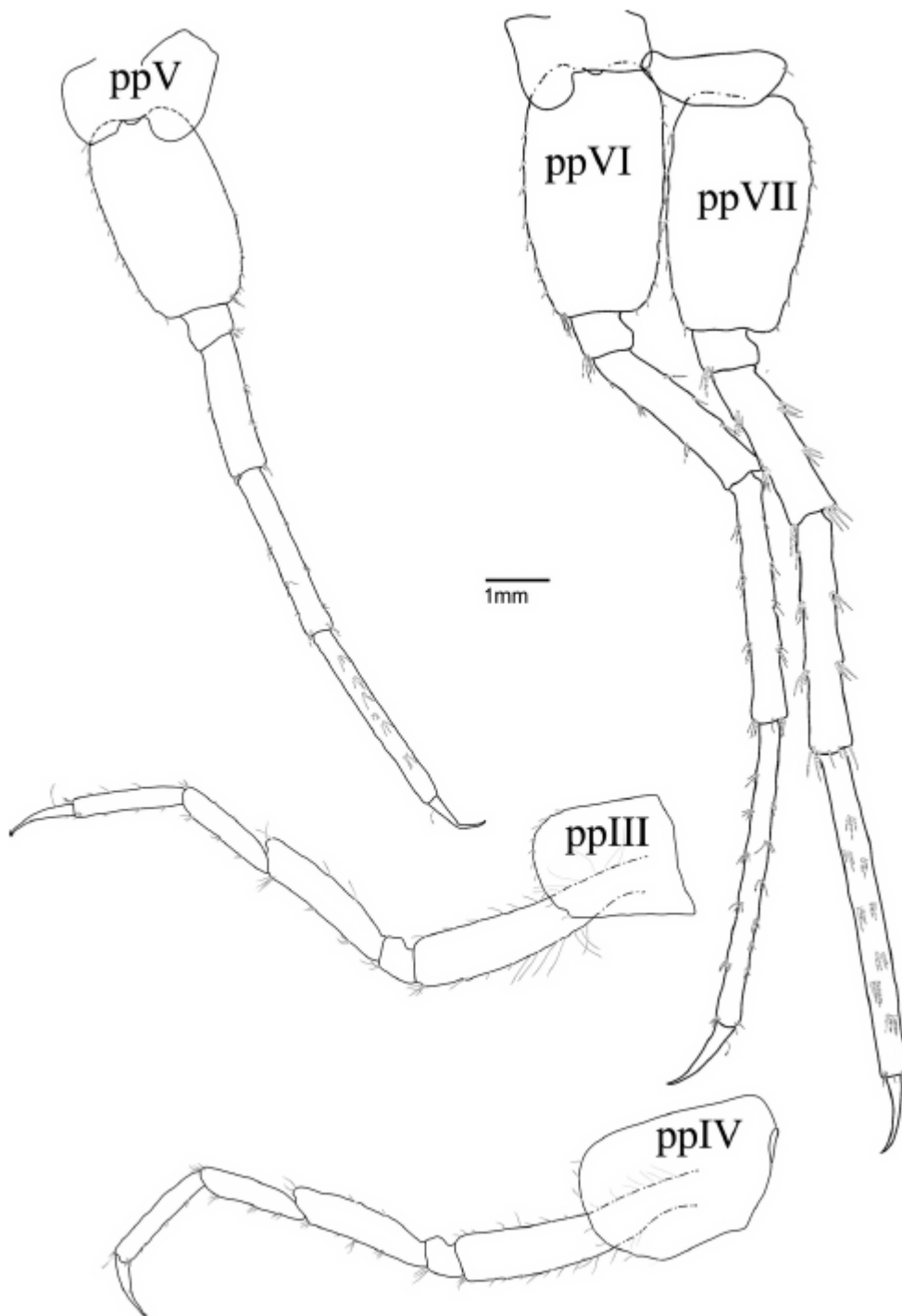
Slika 15. Gnatopode I (gI) i gnatopode II (gII), ženke 17.95 mm (holotip) *Niphargus mirocensis* iz speleološkog objekta Rakin ponor (preuzeto i modificovano iz Petković et al., 2015).

Pereopode III-IV. Dužina pereopoda III:IV je 1:1,06. Daktilus IV je 0,46 dužine propodusa IV; dužina nokta je 0,47 ukupne dužine daktilusa. Daktilus III-IV sa dorzalnom perjastom setom; na bazi nokta mala seta i jedna trnovita (spiniformna) seta.

Pereopode V-VII. Dužina pereopoda V:VI:VII iznosi 1:1,34:1,28. Dužina pereopode VII iznosi 0,60 dužine tela.

Odnos dužine baza pereopoda V-VII : 1:0,60, 1:0,59 i 1:0,62; posteriorna strana konveksna, bez distalnog režnja; posteriorno sa 13, 11 i 11 seta; anteriorno sa 9, 10 i 7 grupa trnića.

Daktilus V-VI sa perjastom dorzalnom setom; na bazi nokta jedna tanka seta i jedna trnovita seta; daktilus VII bez perjaste sete; na bazi nokta jedna tanka seta i jedna trnovita seta (Slika 16).



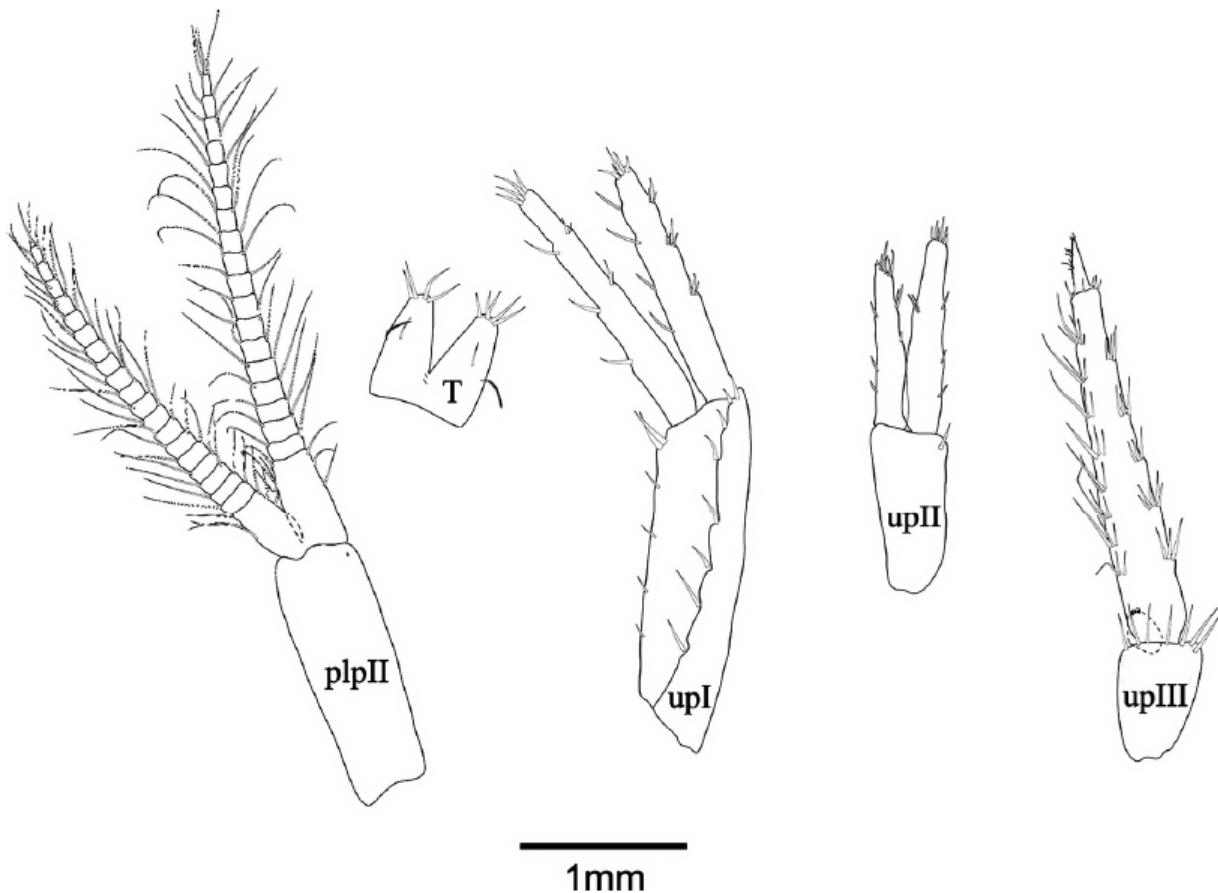
Slika 16. Pereopode III-VII (ppIII-VII), ženke 17,95 mm (holotip) *Niphargus mirocensis* iz speleološkog objekta Rakin ponor (preuzeto i modificovano iz Petković et al., 2015).

Pleopode i uropode. Pleopode I-III sa po 2 kukaste retinakule. Baza pleopoda II-III sa dve sete distalno. Pleopode II sa 20 i 21 članaka.

Protopodit uropode I sa 8 disto-lateralnih trnovitih seta i 6 dorzo-medijalnih trnovitih seta. Odnos dužine egzopodita i endopodita je 1:1,15; grane (rami) prave. Endopodit sa 4 pojedinačne trnovite sete, jedna grupa sa dve jake sete i 4 trnovite sete.

Odnos egzopodita i endopodita uropode II je 1:1,22.

Uropoda III je oko 0,18 dužine tela. Protopodit sa 5 lateralnih seta i 7 trnovitih seta. Endopodit 0,41 dužine protopodita, apikalno sa 3 trnovite sete; lateralno bez seta. Egzopodit uropode III štapolikog izgleda, distalni članak 0,11 dužine poksimalnog članka. Proksimalni članak sa 8 grupa perjastih seta, tankih-flekisbilnih i trnovitih seta duž unutrašnje strane i 5 grupa tankih-flekisbilnih i trnovitih seta duž spoljašnje strane. Distalni članak sa 2 sete duž spoljašnje strane; apikalno sa 4 sete (Slika 17).



Slika 17. Pleopode II (plpII), telzon (T), uropode I-III (upI-III) ženke 17,95 mm (holotip) *Niphargus mirocensis* iz speleološkog objekta Rakin ponor (preuzeto i modifikovano iz Petković et al., 2015).

Dijagnostičke karakteristike. Velika i robusna vrsta, segmenti pleona ornamentisani, sa setama; telzon sa apikalnim trnovima i jednim dorzalnim trnom na svakom režnju. Spoljašnji režanj maksila I sa testerastim zubima. Propodus gnatopoda veliki, oblika kopita, pereopode III-VII sa prostim daktilusom koji na sebi ima 1 dorzalnu perjastu setu, mali trn i setu na bazi nokta. Pereoniti I-VII bez seta. Pleoniti I-II sa po 2 sete duž dorzalno-posteriorne strane. Epimeralna ploča II blago nagnuta, posteriorna i ventralna strana prava i konveksna; ventralno-posteriorno-distalni ugao izražen ali ne izvučen; duž ventralne strane sa 3 trnovite sete; duž posteriorne strane sa 2 jake sete i 5 tankih seta. Epimeralna ploča III blago nagnuta, posteriorna i ventralna strana prava i blago konveksna; posteriorna i ventralna strana prava i konveksna; ventralno-posteriorno-dostalni ugao izražen ali ne izvučen; duž ventralne strane sa 4 trnovite sete; duž posteriorne strane sa 2 jake sete i 5 tankih seta.

Na osnovu pomenutih karaktera izvršeno je opisivanje nove vrste za nauku *Niphargus mirocensis* sp. n. (Petković et al., 2015).

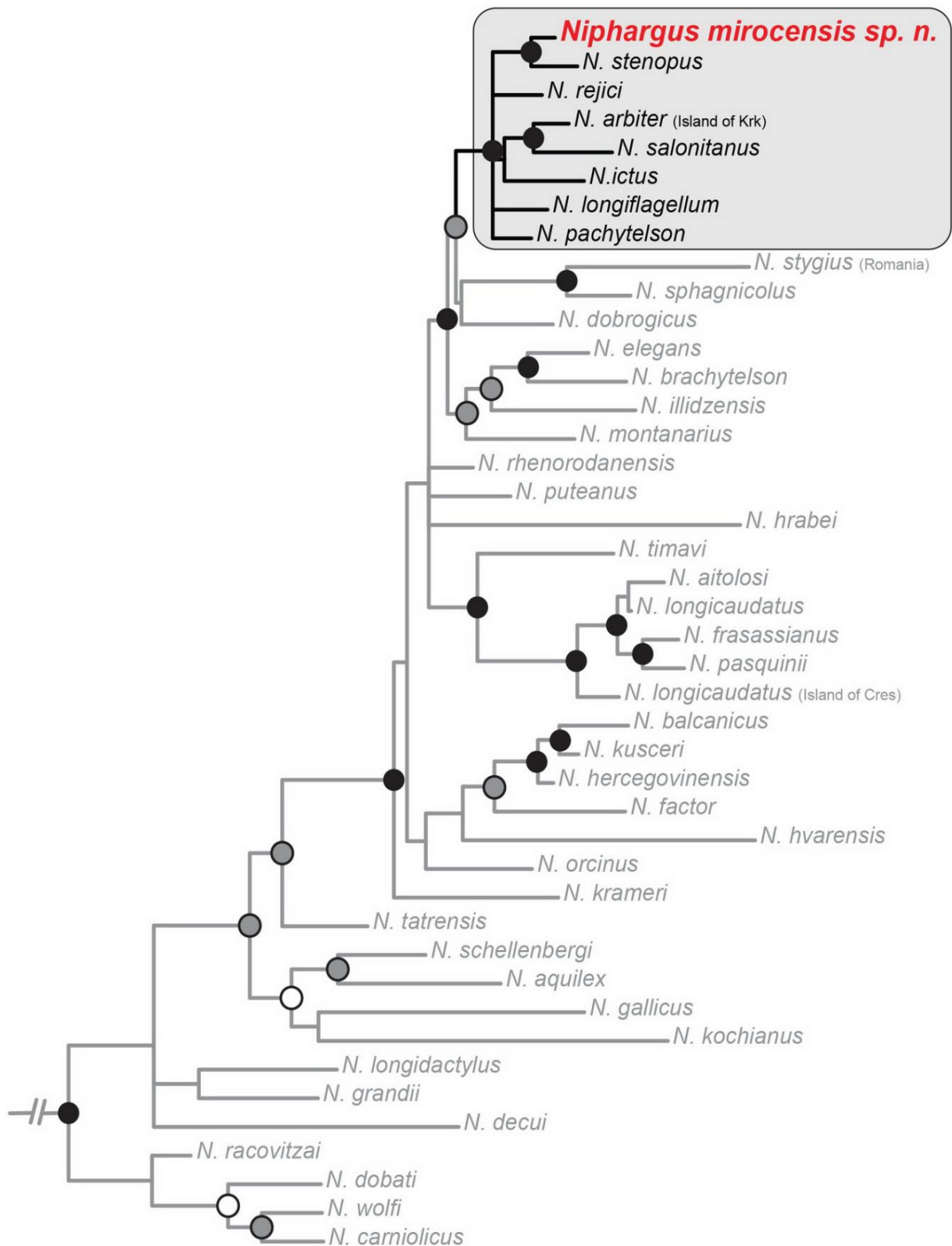
Etimologija: Vrsta nosi ime po planinskom masivu Miroč u istočnoj Srbiji, gde je prvi put pronađena. Vrsta je endemična za Srbiju.

3.3 Filogenetski položaj *Niphargus mirocensis* sp. n. zasnovan na analizi molekularnih markera

Primena metoda tradicionalne taksonomije pokazala je da morfološke osobine nisu uvek prikladne za zaključivanje o filogenetskim odnosima, pa se sve više primenjuje noviji i pouzdaniji pristup, odnosno molekularno razgraničenje i diferencijacija taksona na osnovu njihovih specifičnih genetskih sekvenci (Esmaeili-Rineh et al., 2015; Stoch et al., 2020; Rendoš et al., 2021).

Filogenetski odnosi izvedeni na osnovu Bajesove analize pokazuju da je nova vrsta *N. mirocensis* otkrivena u podzemnim vodama lokaliteta Rakin ponor na planini Miroč u istočnoj Srbiji ugnežđena u kladi pećinsko-jezerske ekomorfe rasprostranjenih u Italiji i Centralnom Dinarskom regionu (Slika 18). U toj zajedničkoj kladi zajedno sa *N. mirocensis* su i *N. rejici*, *N. stenopus*, *N. arbiter*, *N. longiflagellum*, *N. salonitanus*, *N. ictus* i *N. pachytelson*.

Vrsta *N. stenopus*, endemit Slovenije (Sket, 1996c), se na osnovu ove filogenetske analize pokazala kao sestrinska sa *N. mirocensis* sp. nov. (Petković et al., 2015). Obe vrste su ugnežđene unutar klade sa vrstama ekomorfe 'jezerskog giganta' *N. rejici*-kompleks, registrovanog u Sloveniji i na nekim jadranskim ostrvima (Sket & Karaman, 1990) i *N. pachytelson*, poznatog iz Slovenije (Sket, 1960), ali i sa vrstama ekomorfe 'pećinskog jezera' (*N. arbiter*, *N. salonitanus*, *N. ictus* i *N. longiflagellum*). Vrsta *N. arbiter*, sa distribucijom u Hrvatskoj, Italiji i Sloveniji (Karaman, 1984b) na filogenetskom stablu je grupisana zajedno sa *N. salonitanus* (karakteristična za oblast Dinarida). Obe vrste predstavljaju ekomorfe pećinskih jezera endemske za Dinarske planine. Radi se verovatno o monofiletskom kompleksu vrsta koji potiče od ranije adaptiranog pretka (sličnog *N. ictus*) rasprostranjenog duž šireg područja Dinarida i u Italiji (Švara, 2016). *N. ictus* je vrsta koja pretežno živi u jezerima sa mirnim vodama dubine preko 20 cm i pripada tzv. 'plivajućoj' kladi, s obzirom da poseduje izvanredne plivačke sposobnosti što joj omogućava da se uspešno kreće kroz podzemna pećinska staništa dubokih voda (Flot et al., 2010).



Slika 18. Filogenetski odnosi dobijeni Bajezian analizom. Boja čvorišta ukazuje domašaj posteriornih verovatnoća (Crni krug = 1, sivi krug = 0.95–0.99, beli krug = 0.90–0.94). Klada sa *N. irocensis* je uokvirena sivom bojom (Petković et al., 2015).

3.4 Ontogenetska analiza alometrijskih promena glavnih taksonomskih karaktera vrste *Niphargus euserbicus*

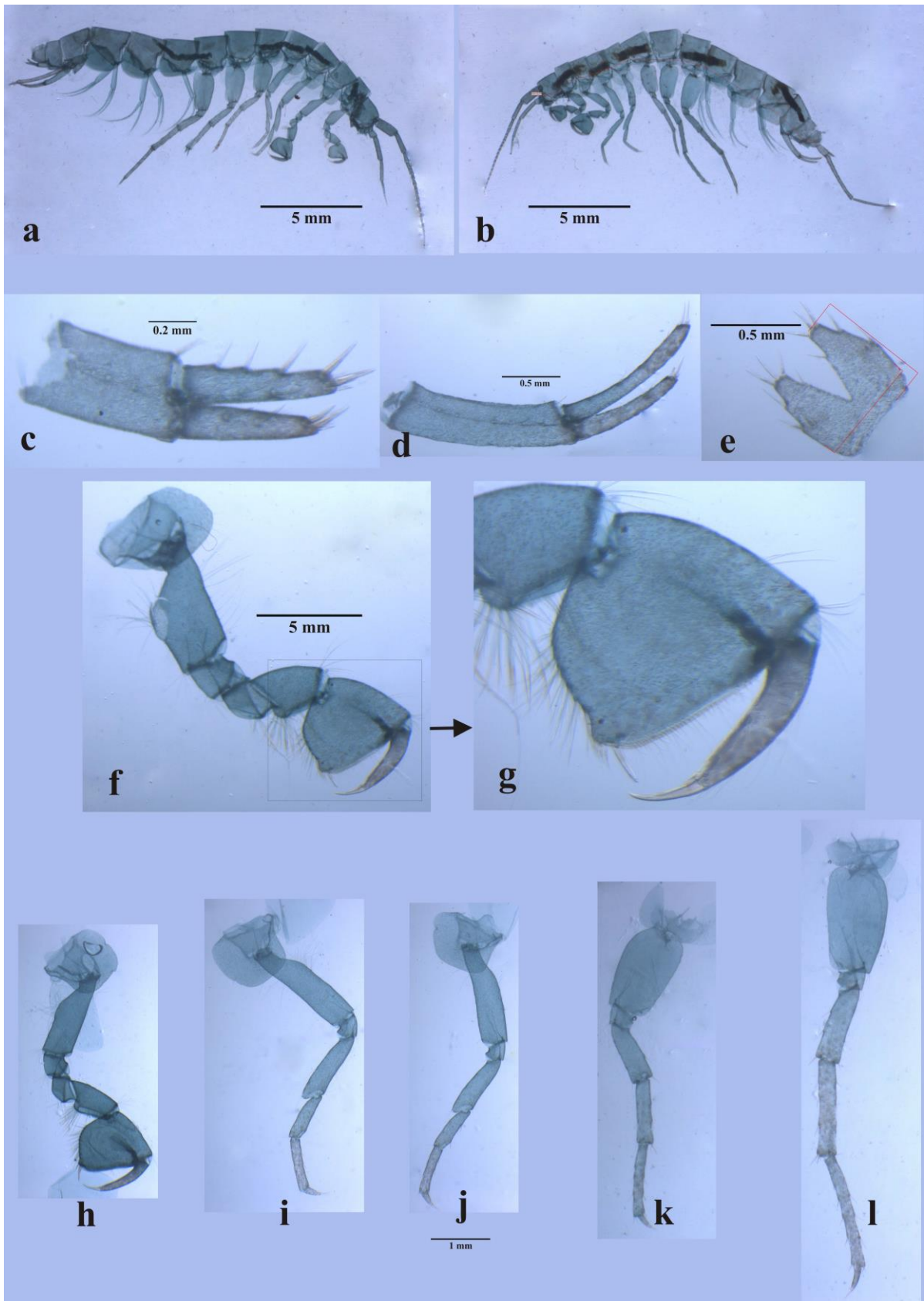
Morfologija adulata. Adulti *N. euserbicus* su relativno krupne jedinke, dužine tela do 15 mm. Dužina glave zauzima više od 10% dužine tela, bez razvijenog rostruma. Pereoniti I-VII su bez seta. Pleopode I-II su sa 2-4 sete duž dorzo-posteriorne margine. Epimeralne ploče su sa tupim uglovima i blago konveksnim posteriornim stranama koje nose po nekoliko seta. Posteriorna margina epimeralnih ploča III je manje konveksna nego epimeralnih ploča II-III. Ventro-posteriorni ugao epimeralnih ploča I-III je izražen ali ne i izvučen, i sa jednom jakom setom ili trnom. Epimeralna ploča II je sa ventralne strane sa 2 jaka trna, a epimeralna ploča III je sa 3 jaka trna. Uropoda I je posteriorno-dorzalno sa jednim trnom, uropoda II je sa 2 trna i jednom jakom setom, uropoda III je bez trnova. Na bazi uropode I se nalazi jak trn. Odnos dužine i širine telzona je 1:1, dubina rascepa je 0.67% dužine telzona, marginalne strane su konveksne i uže pri vrhu. Svaki režanj telzona je sa 2 srednje i jednom apikalnom perastom setom, 3-5 apikalna jaka trna, 1-2 mezijalna trna, 1-3 lateralna trna, i sa 1-4 dorzalne grupe koje ukupno imaju 2-5 trnova. Antena I dostiže 60% dužine tela, sa flagelumom do 24 članka. Odnos dužine članaka 1-3 je 1:0,97:0,2. Proksimalni delovi članaka su dorzo-lateralno blago prošireni. Odnos dužine aI i aII je 1:0,48. Flagelum antene II je sa 11 članaka.

Usni aparat je dobro razvijen. Labrum je znatno širi nego duži sa blago konkavnim distalnim marginama. Mandibula je sa jednom grupom od 6-9 A seta, do ukupno 38 B seta koje su u grupama, 6-9 E seta, i 10-15 seta na drugom članku palpa. Leva i desna strana mandibule su asimetrične, leva mandibula je sa 4 zuba na incizivima, 2 zuba na *lancinia mobilis*; desna mandibula je sa 6 zuba na incizivima, 2 zuba na *lancinia mobilis*. Dva članka na maksilopedi 1, su sa do 11 seta na palpusu maksilopede 1, 7 trnova na unutrašnjem režnju palpa koji na sebi nose 1-2-1-2-2-1-2, 1-1-1-1-1-1-4, 4-1-2-1-1-2-1 manjih zubaca. Maksilopeda je sa režnjem, 3 dleta na unutrašnjem režnju i 6-7 apikalnih seta. Do 14 dleta je na spoljašnjem režnju maksilopede i 4-5 apikalnih seta.

Škrge su ovalnog do jajastog oblika, relativno velike. Kokse su relativno kratke. Koksa 1 je malo šira nego duža, sa oblim ventro-posteriornim uglom i dužim marginalnim setama. Koksa 3 i 4 malo šira nego duža sa redom ventro-marginalnih seta. Koksa 5 je znatno manja, a koksa 6 sa značajno manje dlaka.

Gnatopoda I i gnatopoda II je sa segmentom 6 skoro velikim kao i koksa istog ekstremiteta. Propodus gnatopode I je oblika trapezoida, širokog koliko i dugačkog, sa 7 do 8 gupa posteriornih seta, 3 anteriorne grupe koje zajedno broje do 28 seta, 15-18 anterodistalnih seta, 5-6 seta pod potpornim trnom i do 16 mezijalnih seta. Ugao palme je sa 4 testerasta i jednim zdepastim trnom. Daktilus je sa 6 do 9 grupa koji ukupno broje do 13 seta. Propodus gnatopode II je oblika trapezoida, nešto širi nego duži. Posедуje 10 grupa posteriornih seta, 2 anteriorne grupe koje zajedno broje do 12 seta, 13 anterodistalnih seta, 4 sete pod potpornim trnom i do 17 mezijalnih seta. Ugao palme je sa 4 testerasta i jednim zdepastim trnom. Daktilus je sa 8 grupa seta, koji ukupno broje do 10 seta. Pleopoda je sa dužom unutrašnjom granom, sa 12-19 članaka. Broj retinakula na pleopodi je 2 ili 4, sa po 4 dodatna članka na svakom retinakulu (Slika 19).

Uropode I-II su izdužene. Osnova uropode I je sa dorzalno-spoljašnjim redom jakih trnova i dorzalno-unutrašnjim redom seta osim apikalnih trnova. Egzopodit uropode II znatno duži nego endopodit, a obe grane su sa kratkim lateralnim setama i apikalnim trnovima. Uropoda III je 24% dužine tela, sa lateralnim i apikalnim grupama trnova.



Slika 19. *N. euserbicus* iz speleološkog objekta Pećina/Plandište; a, b-cela jedinka, c-uI, d-uII, e-T, f-gpI, g-propodus gpI, h-gpII, i-ppIII, j-ppIV, k-ppV, l-ppVI. Fotografisao Petković Matija.

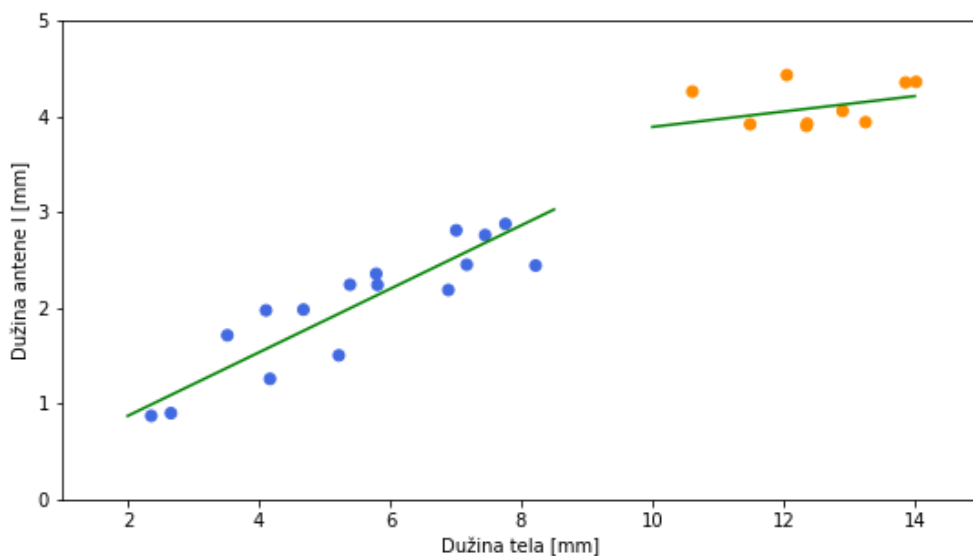
Na Slici 18 dat je pregled glavnih morfoloških karaktera adultnih mužjaka vrste *N. euserbicus* praćenih u toku ontogenetske analize, sa lokaliteta pećina Plandište/Ponara, selo Robaje, blizina Valjeva. Mere jedinki koje su korišćene u analizi prikazane su u Prilogu C ovog rada.

Ontogenetske promene. Redosled u kome se promene javljaju u strukturi ili funkciji tokom razvića naziva se sekvenca razvića određene vrste. Analizom sekvenci u toku postembrionalnog razvića, utvrđeno je koji se karakteri mogu pratiti, na nivou vrste *N. euserbicus*, kroz ontogenetske promene. U Tabeli 4 je prikazan redosled pojavljivanja ontogenetskih promena koje su se pokazale pogodnim (primenljivim) za praćenje kod vrste *N. euserbicus*.

Tabela 4. Redosled promena u toku ontogenije vrste *N. euserbicus*. Velika slova u poslednjoj koloni odgovaraju opisima događaja tokom postembrionalnog razvića koji su praćeni i prikazani u Tabeli 1.

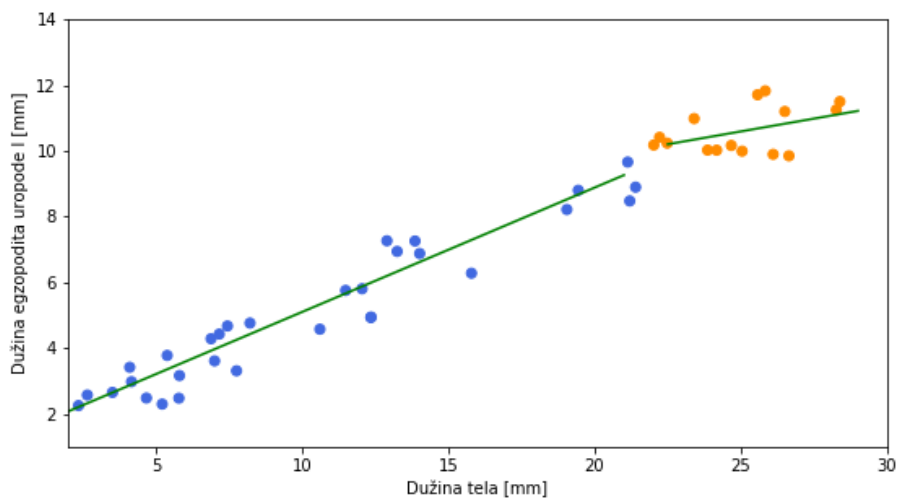
Redosled ontogenetskih promena		
1.	Skraćenje daktilusa pereopode IV (odnos dužina članaka VII/VI)	P
2.	Razviće prvog lateralnog trna telzona	H
3.	Razviće drugog trna na urosomitu II	B
4.	Razviće drugog trna na epimeralnoj ploči III	D
5.	Razviće prve dodatne anteriorne grupe seta na karpusu gnatopode I	E
6.	Razviće drugog trna na epimeralnoj ploči II	C
7.	Promena u rastu (dužini) pereopode VII	Q
8.	Promena u rastu (dužini) antena I	K
9.	Transformacija 2* oblika propodusa gnatopoda II	O
10.	Početak izduživanja egzopodita uropode III	T
11.	Početak izduživanja endopodita uropode I	R
12.	Razviće prvog dorzalnog trna telzona	I
13.	Promena u rastu (dužini) egzopodita uropode I	S

Promena veličine daktilusa pereopode IV, tačnije odnosa dužine članaka VII (daktilus) i VI (propodus) je konstatovana kao već prisutna u najranijim posmatranim stupnjevima razvića i jedina je takva promena od svih praćenih kod vrste *N. euserbicus*. Formiranje drugog trna na epimeralnoj ploči III, a zatim na epimeralnoj ploči II su naredne zabeležene promene koje se dešavaju vremenski blisko. Između njih dolazi do razvića prve dodatne anteriorne grupe seta na karpusu gnatopode I. Epimeralna ploča I je bez trnova, što ovu promenu čini neprimenljivom kod ove vrste. Odsustvo drugog trna na urosomitu I, dodatne anteriorne grupe seta na karpusu gnatopode II, mezialnog trna telzona, četvrtog apikalnog trna telzona, transformacija oblika propodusa gnatopoda I-II i oblika propodusa gnatopode I su se takođe pokazale kao neprimenljive promene kod *N. euserbicus*. Kod najmanje analizirane jedinke, dužine 2,36 mm je konstatovano prisustvo antena I (Slika 20), dužine 0,86 mm. Kraj bržeg rasta antena I je konstatovan kod jedinke dužine 9,22 mm. Sporiji deo rasta, dostizanje "platoa" rasta antene I je konstatovano kod jedinki dužina 10,61-14,31 mm.



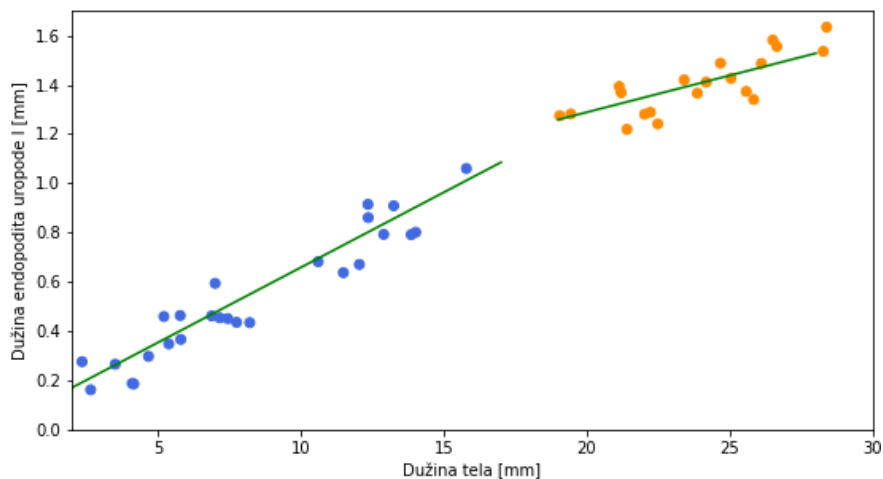
Slika 20. Prikaz alometrijskog rasta dužine antene I vrste *N. euserbicus* prema bilinearnom modelu regresije.

Najmanja jedinka, dužine 2,36 mm, poseduje egzopodit uropode I (Slika 21) dužine 2,29 mm. Kraj bržeg rasta egzopodita uropode I je konstatovan kod jedinke dužine 21,4 mm. Sporiji deo rasta, dostizanje "platoa" rasta egzopodita uropode I je konstatovano kod jedinki dužina 22,02-28,38 mm. Jedinka dužine 28,38 mm je ujedno i najveća analizirana jedinka u uzorku.



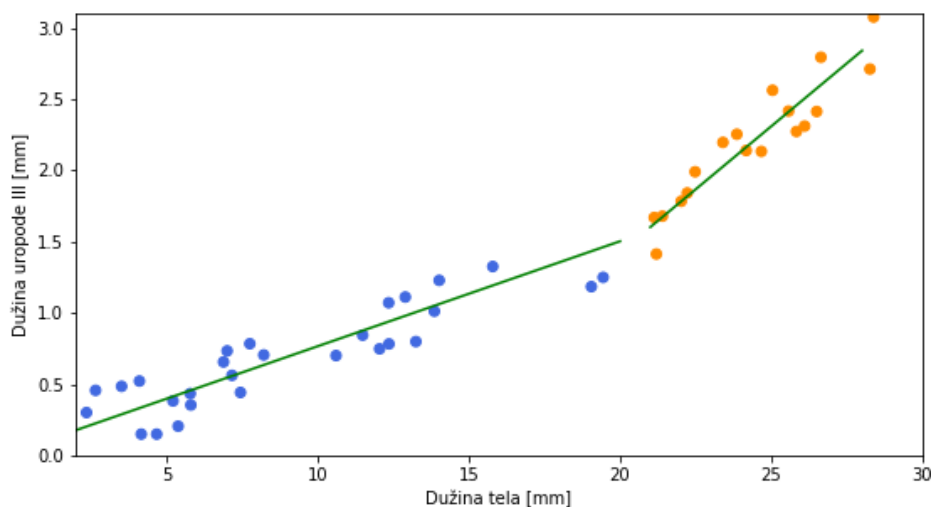
Slika 21. Prikaz alometrijskog rasta egzopodita uropode I vrste *N. euserbicus* prema bilinearnom modelu regresije.

Endopodit uropode I (Slika 22), dužine 0,29 mm, zabeležen je takođe kod najmanje uzorkovane jedinke. Kraj bržeg rasta endopodita uropode I je konstatovan kod jedinke dužine 15,79 mm. Sporiji deo rasta, dostizanje "platoa" rasta egzopodita uropode I je konstatovano kod jedinki dužina 19,05-28,38 mm.



Slika 22. Prikaz alometrijskog rasta endopodita uropode I vrste *N. euserbicus* prema bilinearnom modelu regresije.

Uropoda III (Slika 23), kao jedan od ključnih taksonomskih karakterata konstatovana je kod svih analiziranih jedinki, to jest svih uzrasnih kategorija. Brži rast se završava kod jedinke veličine 19,44 mm. Sporiji deo rasta i dostizanje "platoa" rasta uropode III je konstatovano kod jedinki dužina 21,13-28,38 mm.



Slika 23. Prikaz alometrijskog rasta dužine uropode III vrste *N. euserbicus* prema bilinearnom modelu regresije.

Rezultati analize alometrijskih promena u toku ontogenije vrste *N. euserbicus* pokazali su da su promene u rastu (dužini) pereopode VII i antene I ontogenske promene koje se dešavaju jedna za drugom. Zatim sledi transformacija oblika propodusa gnatopoda II, početak izduživanja egzopodita uropode III i endopodita uropode I. Na telzonu se poslednji razvija dorzalni trn, dok se poslednja zabeležena promena dešava u rastu egzopodita uropode I.

4. DISKUSIJA

Podzemni prostori nastanjeni različitom faunom javljaju se u značajnoj raznovrsnosti i složenosti i sve više privlače pažnju kao mesta na kojima se mogu istraživati ključne biološke teme, kao što su evolucija i ekologija organizama koji žive u ovim slabo dostupnim staništima. Tokom duge geološke istorije, ovi biotopi su se stalno menjali usled različitih fizičko-hemijskih procesa koji se odvijaju ispod površine zemlje. Veličina i priroda ovih staništa može varirati u širokom rasponu, od permanentnih voda do periodično poplavljenih staništa (Culver & White, 2005).

Stigofauna (fauna podzemnih vodenih staništa) odlikuje se sastavom u kome preovladavaju beskičmenjaci. Među beskičmenjačkim grupama uočava se prevlast rakova (Culver & Pipan, 2009). Najčešće Crustacea po diverzitetu i brojnosti u slatkovodnim hipogejskim sredinama pripadaju grupama Cladocera, Copepoda (uglavnom Cyclopoida i Harpacticoida), Amphipoda, Ostracoda, Isopoda i Decapoda (Botosaneanu, 1986). Rakovi podzemnih staništa pokazuju karakterističnu troglomorfiju u spoljašnjem izgledu, koja se generalno ogleda u kutikuli bez pigmenta, prisustvu izduženih ekstremiteta koji imaju i senzornu ulogu, kao i rudimentacijom ili potpunim odsustvom morfoloških struktura koje obezbeđuju vid, tj. percepciju svetlosti. Konvergentni morfološki karakteri, kao što su troglomorfije mogu se očekivati kod različitih subterestričnih vrsta, pa i kod roda *Niphargus*, kao adaptacije na značajna ekološka ograničenja u hipogejskom sredini. Smatra se da se javljaju usled toga što u sličnim ekstremnim uslovima (odsustvo svetlosti, skromne zalihe hrane, ograničena veličina staništa, npr. uske pukotine) preovladavaju pritisci životne sredine koji na sličan način ograničavaju evoluciju njihove morfologije (Langecker, 2000; Aden, 2005). Na primer, pigmentisanost i prisustvo organa vida u potpuno mračnom okruženju za troglobionte predstavljaju osobine bez velike adaptivne vrednosti i ukoliko se i pojave, ubrzo bivaju eliminisane selekcijom. U okruženju sa relativno siromašnim resursima, argumenti u prilog selekcije za nedostatak pigmenta ili odsustvo očiju pozivaju se na energetske ekonomije, kako bi se raspoloživi resursi više trošili na proizvodnju adaptivnih struktura i ulaganje u reprodukciju. S druge strane, selektivne prednosti troglomorfija u vidu pojačanog razvoja nevizuelnih senzornih struktura (kao što je izduživanje antena i drugih telesnih nastavaka) tumače se kao primeri osobina visoko adaptiranih na život u podzemnim uslovima (Benvenuto et al., 2015). Pored taktilne uloge, oni učestvuju i u prikupljanju hrane i disanju. Stigobionske vrste amfipoda podnose teške hipoksične i anoksične uslove mnogo bolje od epigejskih oblika, delom zbog nižeg nivoa enzimskih aktivnosti u ćelijama (Hervant, 1996), a delom zahvaljujući uvećanoj površini izduženih telesnih nastavaka, koji često imaju i ulogu u respiraciji. Osim morfoloških, hipogejske amfipode pokazuju i različite fiziološke i ponašajne prilagođenosti i mogu preživeti veoma duge periode bez hrane (neke vrste roda *Niphargus* i duže od jedne godine), smanjujući pri tom svoje respiratorne, metaboličke i lokomotorne aktivnosti (Hervant et al., 1999). Poređenjem jedinki iz epigejskih i hipogejskih staništa ustanovljena je i različita reakcija na temperaturne promene. Jedno istraživanje je pokazalo postojanje termički stabilnijih enzimskih sistema kod vrsta koje žive podzemnim (hipogejskim) načinom života u odnosu na epigejske. Jedan od mogućih razloga za ovako različito reagovanje je efikasnije iskorišćavanje male količine hrane koja je dostupna u podzemnim sredinama, u poređenju sa u epigejskim staništima (Simčić & Sket, 2019).

Opšta morfološka sličnost između troglobionata smatra se pojavom koja je verovatno ili nasleđena od zajedničkog pretka, ili može predstavljati rezultat konvergentne evolucije među filogenetski udaljenim vrstama (Fišer & Zagnajster, 2009). Različite nominalne vrste mogu brojati desetine morfološki skoro identičnih, ali genetski različitih vrsta, takozvanih kriptičkih vrsta. Nedovoljno poznavanje ovog fenomena, kao i ogromna zastupljenost kriptičnosti u okviru amfipoda (Mamos et al., 2016), a posebno među vrstama koje žive u teško dostupnim i slabije istraženim staništima kao što su podzemne vode, pričinjava problem pri proceni diverziteta i taksonomskog razgraničenja vrsta. "Kriptičke vrste su najgori scenario taksonomske nedorečenosti" navodi se u jednoj od novijih studija (Delić et al., 2017b) o ključnom značaju kriptičkih vrsta za poznavanje stvarnog diverziteta endemske faune Amphipoda.

Rod *Niphargus* pokazuje izuzetno raznoliku morfologiju u građi pojedinačnih delova tela koji obavljaju različite funkcije, a u vezi su sa načinom života, pre svega sa načinom ishrane. Amfipode se mogu hraniti detritusom, filtrirati jednoćelijske organizme i organske čestice ili biti predatori. Telesni nastavci uključeni u hranjenje uključuju usne ekstremitete i gnatopode. Kod vrsta iz Srbije su uočene razlike u morfološkim detaljima građe ovih organa, kao što su izgled maksila, oblik i nazubljenost propodusa gnatopoda I i II. Veličina, oblik i brojnost trnova spoljnog režnja maksila utiču na sposobnost efikasnijeg 'hvatanja' organskih čestica. Kod vrsta registrovanih na teritoriji Srbije veći broj trnova je prisutan kod *N. caspary* i *N. remyi*. Izraženost, oblik i armatura propodusa gnatopoda I i II ukazuju na predatorske osobine, dok dodatne setalne grupe na daktilusu i drugim delovima gnatopoda mogu da povećaju filtrirajući kapacitet jedinki i učestvuju u formiranju 'filterske korpe' između ekstremiteta i tela. Posebno razvijene gnatopode sa propodusima bogatim armaturom u vidu zubića i trnova i velikim brojem seta odlikuje vrstu *N. mirocensis*, što je bio i jedan od glavnih razloga da se ovaj uzorak razmatra kao zaseban taksonomski entitet i proglasi novom vrstom za nauku i endemitom Srbije. Prilagodljivost, fenoplastičnost i specijalizacija struktura za ishranu, a samim tim i varijabilnost ovih karaktera koji se razvijaju pod pritiskom ekstremnih uslova sredine, potvrđena su takođe i kod suvozemnih pećinskih zglavkara (Smrž et al., 2015). To ukazuje da svaka, pa i najmanja specijalizacija u biologiji ishrane predstavlja i određenu diferencijaciju u ekološkoj niši i može uticati na koegzistenciju vrsta u ograničenim uslovima hipogejske sredine (MacNeil et al., 1997; Copilaş-Ciocianu et al., 2017, 2018).

Spoljašnja morfologija u okviru ovog roda odražava se kroz nekoliko različitih morfotipova koji su evoluirali u okviru različitih nifargidnih klada (Straškraba, 1972). Svaki morfotip uključuje niz karaktera i definisanih stanja karaktera (homoplazija) koji se pojavljuju u različitim kombinacijama kod različitih vrsta. Usled toga što pripadnici istog morfotipa imaju sličan generalizovani plan građe tela, u praksi se dešava da dve ili više različitih vrsta roda *Niphargus* budu klasifikovane kao jedna. Prema Trontelj & Fišer (2009) ova kriptička sličnost je posledica konvergentne (paralelne) morfološke evolucije pod sličnim pritiskom selekcije. Naime, taksoni koji žive u sličnim ekstremnim sredinama (kao što su podzemne vode) mogli bi češće biti podložni ovoj pojavi, pa često široko poznate morfološke vrste u stvari predstavljaju komplekse kriptičkih vrsta (Trontelj et al., 2009). Izuzetnu morfološku sličnost kriptičkih vrsta koje eksploatišu slični tip mikrostaništa i slične resurse, Fišer et al. (2015b) objašnjavaju delovanjem stabilizacione selekcije. Najkompletniju klasifikaciju morfotipova roda *Niphargus* do sada je dao Straškraba (1972), koja je dve decenije kasnije dopunjena od strane Sket & Notenboom (1993). U sistematskoj praksi, različiti autori često različito procenjuju 'težinu' pojedinih karaktera i stanja karaktera, pa nije iznenađujuće što postoji više različitih klasifikacija u okviru roda *Niphargus*, prema kojima se pojedini morfotipovi pripisuju različitim sistematskim kategorijama ili grupama vrsta (Sket & Notenboom, 1993).

4.1. Taksonomski diverzitet roda *Niphargus* na teritoriji Republike Srbije

Srpski deo Balkanskog poluostrva karakteriše prisustvo stigobiontske faune sa disjunktnom distribucijom. To je prostor između Dinarida i Karpatsko-balkanskih planina koji zauzima zanimljivo područje u blizini Karpatskih planina, Dinarskih Alpa, Balkanske planine i nekadašnjeg Paratetisa. Podaci prikupljeni na osnovu originalnog materijala s terena, kao i holotipova i paratipova iz dostupnih zbirki, kao i istraživanje podzemne faune koje je i dalje u toku, ukazuju na veliku morfološku i ekološku raznolikost vrsta roda *Niphargus* na području Srbije.

Prema literaturi, *N. illidzensis* (Karaman, 1950a) se pominje sa područja Topčider, planina Avala u blizini Beograda. Tipički lokalitet ove vrste nalazi se u blizini Sarajeva, u centralnoj Bosni i Hercegovini, u dolini reke Bosne i blizini banje Ilidža (Schäefferna, 1922), gde vrsta još uvek postoji (Trožić-Borovac et al., 2012). Geografski, tipički lokalitet je deo zapadne dinarske regije

(Hrvatska, Bosna i Hercegovina, Crna Gora), gde je dokumentovano postojanje nekoliko pripadnika kompleksa *Niphargus illidzensis* (Karaman, 1950a). Međutim, ova vrsta nije ponovo uzorkovana ni na teritoriji Beograda, ni u drugim delovima Srbije, pa postoji mogućnost da je evidencija iz Srbije greška i da postojanje ove vrste treba dalje istražiti i potvrditi. *N. illidzensis* nije nesvakidašnji niti neuobičajeni slučaj. Dosta vrsta je poznato samo sa tipskih lokaliteta gde su sakupljene samo jednom prilikom.

N. adbiptus (Karaman, 1973b) i *N. ravanicanus* (Karaman, 1973b) sakupljani su u Ravaničkoj pećini početkom 1940-ih godina. Tada je opisan samo *N. adbiptus*, dok je vrsta *N. ravanicanus* opisana nešto kasnije, pošto su se u uzorku nalazile samo juvenilne jedinke, pa vrsta nije bila pravilno identifikovana (Karaman, 1973b). Svi dalji pokušaji uzorkovanja novog materijala obe vrste bili su neuspešni, verovatno zbog alohtonog zagađenja podzemne vode sa površine (obližnji potok je obično zagađen organskim materijama tokom leta). Pored toga, izolovane vodene površine koje ostaju u speleološkom objektu nakon kišne sezone obično se napune guanom, što ta staništa mogu činiti neprikladnim za život amfipoda. Međutim, tokom ekspedicije Studentskog biološkog društva „Josif Pančić“ iz Beograda, jedan primerak *N. ravanicanus* sakupljen je u gornjem veštačkom jezeru, u dolini reke Grze. Kako se radi o hipogejskoj vrsti, jednika je iz pećine „Pećina na vrelu Grze“ verovatno izbačena na površinu usled jake poplave.

N. bozanae (Karaman, 2009) je opisana sa tipskog lokaliteta Jama Jamina na planini Zlatibor, zapadna Srbija. Opis podvrste *N. bozanae omnivagus* (Karaman, 2012a) sa geografskog prostora Radan Planine (u izvorima Puste reke, oko 350 km južnije od tipskog lokaliteta) znatno povećava areal distribucije vrste i otvara pitanje o mogućnosti pojave kriptičkih vrsta na ovom području, na primer među podvrstama *N. bozanae* (Karaman, 2009), *N. bozanae omnivagus* (Karaman, 2012a). Uočene morfološke razlike nisu dovoljne za podizanje na nivo vrste, dok su ekološke niše populacija značajno drugačije.

Slično opažanje se može izvesti i kada su u pitanju taksoni *N. deelemanae deelemanae* (Karaman, 1973a) i *N. deelemanae grex* (Karaman, 2013b). G. Karaman (2013b) navodi da je takson *N. deelemanae grex* uzorkovan iz podzemnih voda u blizini reke Timok bio prilično sličan (ali i sa izvesnim razlikama) uzorku *N. deelemanae* (Karaman, 1973b), opisanom iz pećina kod Pirota (oba lokaliteta se nalaze u delovima istočne Srbije). S druge strane, neke morfološke odlike podvrste *N. deelemanae grex* preklapaju su se sa onima kod vrste *N. ivokaramani*, a ova dva endemična taksona 'dele' i istu geografsku oblast (istočna Srbija) i slični tip staništa (pećine i podzemne vode) u kojima žive (Karaman, 2013b).

N. luka (Karaman, 2012b), *N. jugoslavicus* (Karaman, 1982a), *N. kragujevensis* (Karaman, 1950c), *N. remyi* (Karaman, 1934) i *N. smederevanus* (Karaman, 1950b) i *N. mirocensis* (Petković et al., 2015) su stenoendemske vrste zabeležene samo sa tipskih lokaliteta u Srbiji. Originalni opisi njihovih lokaliteta (osim za *N. mirocensis*) nisu bili dobro dokumentovani, niti dovoljno detaljni, tako da se sve lokacije date u literaturi, a posebno one starijeg datuma, ne mogu tačno odrediti. Neki od tih lokaliteta su pretrpeli značajne promene, što sada čini pronalaženje tačne lokacije još težim. Vrsta *N. luka*, pokazuje izvesne odlike *Niphargus orcinus* morfotipa (prema Straškaraba, 1972), po prisustvu nekih izduženih delova tela i drugim specifičnim karakteristikama po kojima je sličan sa drugim vrstama *Niphargus orcinus*-grupe vrsta Zapadnog Balkana (Karaman, 2013a).

Karstna površ poznata kao „Valjevski kras“ je najbolje istraženo karstno područje u Srbiji. Pored tipskog lokaliteta (Jovanjska pećina), endemska vrsta *N. euserbicus* (Karaman, 2012b) otkrivena je i na nekoliko dodatnih lokacija u relativnoj blizini. Ovo potkrepljuje pretpostavku da dati takson najverovatnije naseljava celo područje „Valjevskog krasa“ u zapadnoj Srbiji. Vrsta *N. euserbicus* pripada morfološkoj grupi *stygius-puteanus* (prema Straškaraba, 1972), i kompleksu vrsta *Niphargus remyi-ravanicanus* koji ima nekoliko predstavnika na području Srbije (prema Karaman, 2012b). Vrste morfološki bliske vrsti *N. euserbicus* (Karaman, 2012b) su: *N. bozanae*

(Karaman, 2009), *N. bogdani* (Karaman, 2009), *N. ravanicanus* (Karaman, 1943) i *N. remyi* (Karaman, 1934).

N. serbicus (Karaman, 1960) je vrsta sa širokim rasprostranjenjem i tipskim lokalitetom na području Srbije. Osim u Srbiji, konstatovana je i u podzemnim vodama Hrvatske, Bosne i Hercegovine, Slovenije, Austrije i Rumunije. Karaman, G. (2013a) ovu vrstu svrstava u *jovaniphargus*-grupu vrsta. Ostale vrste sa sličnim širokim arealom, uključujući i Srbiju, su *N. hrabei* (Karaman, 1932), *N. minor* (Sket, 1956), *N. bajuvaricus* (Schellenberg, 1932), *N. caspari* (Pratz, 1866) i *N. valachicus* (Dobreanu & Manolache, 1933).

N. hrabei i *N. valachicus*, su danas široko rasprostranjene vrste po celom području fosilnih Panonsko-Ponto-Kaspijskih voda (Sket, 1981). Obe vrste su ekološki relativno slabo međusobno diferencirane i uglavnom se javljaju u nadzemnim vodama, s tim što vrsta *N. valachicus* u Srbiji takođe naseljava i fizički nepristupačnija staništa (kao što su npr. reni bunari). Obe vrste naseljavaju lotička staništa (nizijski izvori, potoci, kanali i reke sa sporim tokom), kao i bare, jezera i privremena vodna tela, u kojima postoje područja sa gustom vegetacijom i muljevitim supstratom. Osim ukupne morfološke i ekološke sličnosti, ove dve vrste pokazuju i iznenađujuće nisku intraspecijsku genetsku divergenciju (Fišer et al., 2008b; Copilaş-Ciocianu et al., 2017). Vrsta *N. valachicus* je česta u Vojvodini (Marković et al., 2018), gde je na osnovu ekološke karakterizacije i procene staništa ustanovljeno da je tolerantna na umereni nivo organskog zagađenja i može podnositi čak i blago narušena staništa. Ova vrsta je tolerantna i na izražene fluktuacije u sadržaju kiseonika. *N. valachicus* se javlja u epigejskim vodama gde su druge predatorske vrste sa sličnom ekološkom nišom odsutne, a takođe, mada retko, i u pećinama (Delić et al., 2017b). Obe vrste se nalaze na crvenom IUCN spisku ugroženih vrsta (Sket, 1996a,b), gde su označene kao ranjive (VU B1+2bcde).

4.2 *Niphargus mirocensis* sp. n.

N. mirocensis je označena kao nova vrsta za nauku (Petković et al., 2015). Ovaj takson nije odgovarao ni po jednom od morfoloških kriterijuma ili kombinaciji karaktera opisu bilo kog od do sada naučno priznatih taksona. Osim toga, ovaj takson se odlikovao i dobro razgraničenim obrascem distribucije (pronađen je jedino u blizini grada Donji Milanovac u istočnoj Srbiji). *N. mirocensis* je jedina vrsta na području Srbije čije je postojanje potvrđeno i na osnovu morfoloških, i na osnovu molekularno-filogenetskih analiza. *N. mirocensis* je otkriven u najdubljim jami u Srbiji sa -303 m dubine, od čega je -274 m suvog dela, i -29 m potopljenog dela, u ponornici Buronov ponor i izvoru u pećini Sokolovica. Sva tri lokaliteta se nalaze na planini Miroč i predstavljaju deo Balkano-Karpatskog kraškog područja. Očekivalo bi se da bi se ova vrsta mogla naći i u susednim pećinama Bele Vode, ponorima Ibrin i Faca Šore ali to do sada nije bio slučaj. Vrsta iz Rakinog ponora vidno pripada jezerske ekomorfe. Ovakve vrste su se tradicionalno klasifikovale kao *Orniphargus* ili grupa *orcinus* vrsta. Ova vrsta spada u najveće i najrobustnije evropske amfipode (Fišer et al., 2006), sa ogromnim grabljivim gnatopodima, pleonalnim segmentima naoružanim bodljama i izuzetno izduženim ekstremitetima. Smatra se da su njihovi preci evoluirali u dubokim pećinskim jezerima, tradicionalno prepoznati kao „*orcinus*-grupa“ (Straškraba, 1972). Najveći broj vrsta i najveća morfološka raznovrsnost ove ekomorfe zabeleženi su na teritoriji Zapadnog Balkana, gde tri filogenetski nepovezane klade koje su nezavisno evoluirale u Francuskoj, Centralnim Apeninima, Zapadnom Balkanu, Bliskom istoku i poluostrvu Krim, dolaze u kontakt (Fišer et al., 2008b). S obzirom da su ekomorfe pećinskog jezera zabeleženi i u vodama Krima i Bliskog istoka, ovaj novi nalaz s Balkanskog poluostrva nije neočekivan. Opisom nove vrste jezerskog ekomorfa je popunjena biogeografska praznina, s obzirom da ova ekomorfa do sada nije bila poznat u geografskom regionu Karpato-balkanskog dela Karpatskih planina, kome pripada planina Miroč u istočnoj Srbiji.

Većina *orcinus*-vrsta koja naseljava područje Dinarida, poseduje duž sve 3 posteriorne strane pleona jake trnolike sete. Ovo predstavlja lako uočljiv i jak taksonomski karakter. Koristeći ovaj karakter, vrstu iz Rakinog ponora je lako razlikovati od *N. arbiter* (Karaman, 1984a), *N. balcanicus* (Absolon, 1927), *N. croaticus* (Jurinac, 1887), *N. hercegovinensis* (Karaman, 1950c), *N. kolombatovici* (Karaman, 1950c), *N. longiflagellum* (Karaman, 1950c), *N. orcinus* (Joseph, 1869), *N. salonitanus* (Karaman, 1950b), *N. steueri* (Schellenberg, 1935), *N. subtypicus* (Sket, 1960), *N. trullipes* (Sket, 1958), *N. dabarensis* (Fišer et al., 2006), *N. polymorphus* (Fišer et al., 2006), *N. bilecanus* (Karaman, 1953), *N. kusceri* (Karaman, 1950c), *N. vjetrenicensis* (Karaman, 1932).

Osim pleona sa setama, izrazito testerasti trnovi spoljašnjeg režnja maksila I predstavljaju još jedan važan karakter po kome se *N. mirocensis* diferencira od ostalih vrsta, bilo da su sa područja Dinarida: *N. lunaris* (Karaman, 1985), *N. pachytelson* (Sket, 1960), *N. podgoricensis* (Karaman, 1934), ili su van geografskog područja Dinarida: *N. virei* (Chevreux, 1896) (Francuska), *N. vadimi* (Birstein, 1961) (Krim), *N. patrizii* (Ruffo et al., 1968) (Italija), *N. lourensis* (Fišer et al., 2006) (Grčka), *N. macedonicus* (Karaman, 1929) i *N. pellagonicus* (Karaman, 1943) (obe vrste iz Severne Makedonije). Sve navedene vrste imaju znatno slabije nazubljene maksilarne trnove, sa najviše 3 zubića.

Jednostavan daktilus bez dodatnih trnova diferencira dalje *N. mirocensis* od vrsta sa Bliskog Istoka: *N. nadarini* (Alouf, 1972) species complex, *N. sertaci* (Fišer et al., 2009b), i sa područja Zapadnog Balkana: *N. ictus* (Karaman, 1986), *N. rejici* (Sket, 1958), *N. jadranko* (Sket & Karaman, 1990) i *N. pectencoronatae* (Sket & Karaman, 1990). Bliskoistočne vrste dele sa *N. mirocensis* ornamentiranost pleona i maksilarnih zubića, dok *N. mirocensis* sa balkanskim vrstama deli samo ornamentiranost pleona. Međutim, sve navedene vrste, za razliku od *N. mirocensis*, poseduju testerasto nazubljeni daktilus na pereopodama III–VII.

Preostalih nekoliko vrsta sa područja Italije: *N. stefanellii* (Ruffo & Vigna-Taglianti, 1968), *N. ictus* (Karaman, 1985) and *N. parenzani* (Ruffo & Vigna-Taglianti, 1968) dele nekoliko karaktera sa novom vrstom iz Srbije, kao što su pleon bez trnova, zupci spoljašnjeg režnja maksila i prost daktilus. Međutim, pomenute vrste se od *N. mirocensis* razlikuju po ornamentisanosti telzona. Takođe, propodus gnatopoda kod *N. stefanellii* i *N. ictus* je više kvadratan u poređenju sa *N. mirocensis*.

Vrste registrovane u Srbiji ukazuju da distribucija roda *Niphargus* nije ograničena isključivo na podzemna staništa, već je rod prisutan i u površinskim vodama, gde su zabeležene vrste *N. hrabei* (distribucija na području reke Dunav), *N. remyi* (izvor u selu Čedovo, endemit), i *N. valachicus* (reke i reni bunari). Pretežno hipogejske vrste, koje su se mogle sretati i u nekim nadzemnim vodama su *N. remus* (pećine, česma iznad sela Prekonog, manji izvor reke Visočice, endemit) i *N. serbicus* (u bunarima i reci Pek).

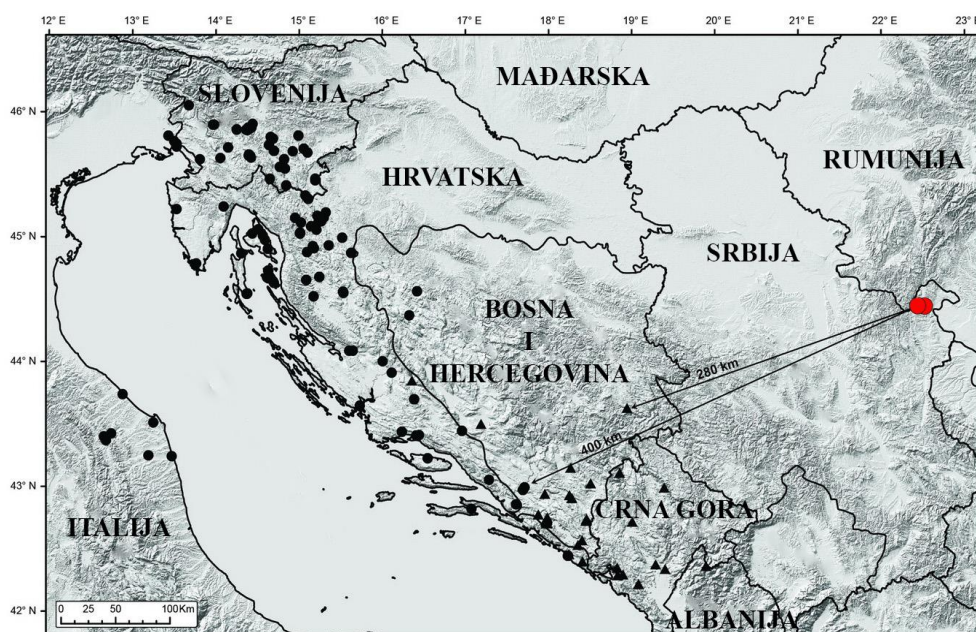
Kao isključivo hipogejske javljaju se *N. adbiptus* (Ravanička pećina – tipski lokalitet, endemit), *N. bajuvaricus* (reni bunari, selo Prijedor), *N. bogdani* (Vrelska pećina – tipski lokalitet, endemit), *N. bozanae* (pećine i jame – endemit), *N. caspary* (podzemne vode i reni bunari), *N. deelemanae* i *N. deelemanae grex* (pećine i podzemne vode istočne Srbije, endemiti), *N. euserbicus* (pećine u blizini Valjeva, endemit), *N. ivokaramani* (pećine i podzemne vode istočne Srbije, endemit), *N. jugoslavicus* (podzemne vode reke Trgoviški Timok, endemit), *N. kragujevensis* (podzemne vode i bunari u blizini Kragujevca, endemit), *N. luka* (reni bunari, selo Prijedor, endemit), *N. minor* (Rimski bunar, Beograd), *N. mirocensis* (pećine i ponori kod Donjeg Milanovca, endemit), *N. pecarensis* (istočna Srbija), *N. ravanicanus* (Ravanička Pećina, endemit) i *N. smederevanus* (podzemne vode na teritoriji Smedereva, endemit).

4.3 Biogeografska zapažanja

Pored molekularnih i morfoloških karaktera, kao dodatni parametri za uspešno razgraničenje vrsta sve češće se koriste i ekološki i klimatski parametri, kako bi se ustanovila njihova najbitnija biogeografska svojstva (Barry & Elith, 2006). Pretpostavka da će vrsta *N. mirocensis* biti genetski najbliža ekomorfe koji je geografski najmanje udaljen (kladu zastupljenu na području Hercegovine) se pokazala pogrešnom (Slika 24), jer je *N. mirocensis* na filogenetskom stablu grupisan sa vrstama tzv. “severne” grupe čija je distribucija u Hrvatskoj, Italiji i Sloveniji. Novi lokalitet u Srbiji nalazi se 360 km istočno od do tada najistočnije poznate lokacije bilo kog pripadnika ove klade. Usled novog nalaza u Srbiji, “severna” kлада se sada prostire na tri regiona koja su odvojena nekarstnim delovima: Italija, Dinaridi Jugozapadnog Balkana i Karpati Centralnog Balkana. Novo otkriće predstavlja geografsko proširenje raspona ove klade, čije su vrste generalno usko endemične.

Imajući u vidu da su pripadnici klade kojoj pripada vrsta *N. mirocensis* striktno vezani za freatske (pećinsko-jezerske) i epifreatske delove speleoloških objekata, ovakva distribucija ukazuje da se kлада raširila dosta rano, tokom perioda kada su njihovi preci bili manje vezani za hipogejsku sredinu i mogli da se kreću i kroz epigejsku vodu, kao što su bila miocenska jezera (Krstić et al., 2003) ili kroz sisteme plitkih subterestičnih habitata (Culver & Pipan, 2014). Ukoliko je pomenuta hipoteza tačna, današnji sastav klade kao i rasprostiranje vrsta bi bilo rezultat fragmentacije populacija i vikarijske specijacije. U slučaju da se specijalizacija na podzemnu sredinu desila u istom periodu, moguće je da je ubrzala process fragmentacije populacija.

Trontelj et al. (2012) navode da specijalizacija na specifična mikrostaništa može dati morfološki izuzetno različite ekomorfe među blisko srodnim vrstama roda *Niphargus*, koji se javljaju u geografski nezavisnim linijama i vezani su za isti tip mikrostaništa. Isti autori su pokazali da adaptacije na nivou niše mogu objasniti morfološke varijabilnosti između blisko povezanih vrsta. Postoji mogućnost stoga da srodni taksoni koji su široko rasprostranjeni u diskontinuiranim delovima staništa, kao što je slučaj u okviru zajedničke klade *N. mirocensis* i vrsta iz Hrvatske, Italije i Slovenije, predstavljaju agregate morfološki kriptičkih vrsta, što može predstavljati osnov budućih taksonomskih revizija u okviru ovog roda.



Slika 24. Distribucija pećinsko-jezerskog ekomorfa koji pripada dvema većim kladama Balkanskog poluostrva. Simboli označavaju pripadnost kladama; krug – “Severna *orcinus* grupa”, trougao – “Južna *orcinus* grupa”, crveni krug predstavlja *N. mirocensis*. Obratiti pažnju na geografsku udaljenost između *N. mirocensis* i filogenetski bliže klade (oko 400 km) kao i najbližeg predstavnika istog ekomorfa (280 km). Informacije su prikupljene od SubBio baze podataka (<http://subbio.net/db/>). Iz: Petković et al., 2015.

4.4 Ontogenetske promene vrste *Niphargus euserbicus*

Većina Amphipoda prolazi kroz direktno razviće, gde se sve embrionalne faze odvijaju unutar membrane oplođenog jajeta, a razviće tih 'embrionizovanih larvi' odvija se u ventralnoj ležajnoj komori ženki. U momentu izleganja, juvenilni liče na umanjenu verziju odrasle jedinke, osim što im odsustvuju polni karakteri, kao što su oostegiti kod ženki, odnosno specijalizovani ekstremiteti – gnatopode kod mužjaka. Precizna adaptivna vrednost direktnog razvića nije do kraja razjašnjena kod svih grupa ali se smatra da predstavlja adaptaciju na slatkovodnu sredinu, kada vezivanje juvenila za telo majke i odsustvo planktonskih larvi može biti korisno, jer sprečava da budu odneti vodenim strujama (Vogt, 2013; Jirikowski et al., 2015).

Kod rakova generalno postoje različiti obrasci rasta, bez postojanja jasne veze između određene taksonomske grupe i obrasca rasta, koji mogu biti odgovorni za određivanje konačne veličine i oblika tela koji je karakterističan za vrstu (Hartnoll, 1983). Stoga je uobičajeni cilj alometrijskih studija u okviru svake taksonomske grupe da poveže promene u izgledu (obliku) pojedinih 'strateških' morfoloških struktura u odnosu na veličinu, polnu zrelost i polni dimorfizam jedinki. Takođe, poželjno je i stavljanje funkcionalnog značaja obrazaca relativnog rasta u odgovarajući biološki kontekst.

Prema Alberch et al. (1979), ukoliko je rast i razviće pod uticajem heterohronije (tj. promena relativnog rasporeda događaja tokom razvića, sa pojedinačnim razvojnim sekvencama), to će uticati samo na pojedinačne karakteristike organizma, a nikada na celinu. Istraživanja heterohronije su potvrdila ulogu ovog mehanizma u morfološkoj evoluciji različitih grupa životinja. Međutim, još uvek relativno malo podataka se odnosi na značaj 'sekvencijalne heterohronije' kod rakova (Fritsch et al., 2013). U tom smislu, do sada su vršene studije u okviru grupe nifargida, koje su obuhvatile postembrionalno razviće devet vrsta roda *Niphargus* (Fišer et al., 2008a) i pružile pregled karaktera koji su pretrpeli evolucione promene verovatno kao rezultat heterohronije. Pretpostavka je da se međusobno zavisne ontogenetske promene dešavaju u istom vremenskom intervalu kod različitih vrsta. Drugim rečima, ukoliko postoji veći broj sličnih promena, fenotipska raznolikost među vrstama tokom nekog perioda razvića bi trebala biti minimalna. Praćenjem serije postembrionalnih transformacija, moguće je ustanoviti pravac heterohronije svakog od testiranih morfoloških karaktera. Peramorfni pravac heterohronije se uočava kod promena u razviću koje uključuju dodavanje novog stupnja na predačku ili primitivnu sekvencu. Peramorfne forme mogu biti rezultat ubrzanja razvića ili hipermorfoze, što je u skladu sa teorijom rekapitulacije (Lovtrup, 1978). Za razliku od ovakvih promena, one koje rezultuju u zadržavanju juvenilnih karaktera su pedomorfne i mogu nastati usled neotenijske ili progeneze. Istraživanja alometrijskih promena kod ostalih grupa viših rakova do sada su uglavnom vršena na ekstremitetima kraba (Hartnoll, 1974; Clayton, 1990). Intenzivnije alometrijsko izduživanje pojedinih ekstremiteta u toku razvića ovih rakova se najčešće objašnjavalo u funkciji postizanja veće brzine kretanja (Haley, 1969), ili kao adaptacija na ukopavanje u supstrat (Sandon, 1937).

Posmatrane morfološke promene 20 karaktera tokom ontogenije vrste *N. euserbicus* mogu se podeliti na 3 tipa. Prvi tip ontogenetskih promena predstavlja pojavu određene grupe seta ili trnova na pojedinim delovima tela, koji se javljaju rano tokom razvića i imaju tačno određeni redosled pojavljivanja. Kao drugi tip je označena promena oblika i/ili veličine koja je merena indeksom alometrijskog rasta odnosa veličine ekstremiteta i dužine tela. Treći tip promena odnosi se na morfološke promene oblika propodusa gnatopoda I i II, gde se odvija diferencijacija u obliku propodusa (prema 'triangularnom' modelu koji uključuje nejednake stope rasta tri glavne dimenzije propodusa), kako u ontogenetskom, tako i u filogenetskom vremenskom okviru (Fišer et al., 2008a).

Izduženi ekstremiteti vrste *N. euserbicus* u odnosu na druge površinske srodnike se generalno smatraju troglomorfnom karakteristikom. Prema redosledu promena, rast (izduživanje) antena vrste *N. euserbicus* započinje nešto ranije u toku postembrionalnog razvića nego kod većine

drugih istraženih vrsta u okviru roda, a najpribližnije je vrsti *N. longiflagellum* (Fišer et al., 2008). Brzina rasta antena i njihovo javljanje u relativnom odnosu prema veličini tela jedinke ne odstupa značajno od drugih vrsta. Izuzetak je vrsta *N. salonitanus* gde je rast antena manje ubrzan, ali se ne zaustavlja relativno rano u razviću, već se nastavlja tokom čitavog života (Fišer et al., 2008). Izduživanje antena se smatra troglomorfnom karakteristikom i generalno je prati i brzo izduživanje pereopoda, pogotovo pereopode IV, s obzirom da su, shodno uslovima staništa u kojima žive, ove strukture svakako neophodne u svim fazama ontogenije, a ne samo u toku adultnog perioda.

Izdužene grane uropode I i III se takođe mogu smatrati troglomorfnom odlikom, ali i seksualno dimorfnom karakteristikom, s obzirom da su kod mužjaka u različitom stepenu nešto izduženiji nego kod ženki (Stoch, 1998). Gledano u odnosu na ukupne promene uropoda (izduživanja endopodita uropode I, egzopodita uropode I i egzopodita uropode III), ove tri promene se kod *N. euserbicus* dešavaju vremenski blisko, tj. u istom uzrasnom stupnju i to pri kraju sekvence ontogenetskih promena (promene R, S, T). U odnosu na vrste kod kojih je merena ista promena (prema istraživanju Fišer et al., 2008), izduživanje grana uropode I i III je bilo sličnog obima kao i kod *N. euserbicus*, a najpribližnije je vrstama *N. krameri* Schellenberg, 1935 i *N. longicaudatus* Costa, 1851. U toku razvića nekih vrsta može doći i do značajnih razlika u brzini rasta distalnog dela egzopodita uropode III, što nije bio slučaj sa vrstom *N. euserbicus*. Takođe, relativni redosled početka rasta uropoda I i III je veoma varijabilan kod različitih vrsta. Razviće manje izduženih uropoda kod nekih vrsta u odnosu na druge, može se tumačiti smanjenom stopom rasta u kombinaciji sa relativno kasnim početkom procesa izduživanja. Međutim, potpuna procena uzroka različite stope rasta ovih karakteristika još uvek izostaje zbog nedostatka podataka i odsustva sveobuhvatnog filogenetskog okvira.

Rezultati dobijeni na primeru vrste *N. euserbicus* u ovoj studiji pokazuju da istovremeno praćenje više karakteristika preadultnog razvića (pojava trnova (spina) i promene u alometrijskom rastu u kombinaciji sa u razvojnim sekvencama) kao i primena modela heterohronije, mogu doprineti razumevanju morfološke varijabilnosti unutar roda, naročito u slučajevima kada je otežano razlikovanje pojedinih vrsta na adultnom stupnju na osnovu ključnih morfoloških karaktera. U slučaju roda *Niphargus*, poznato je postojanje velikog broja tzv. „kriptičkih“ vrsta (Delić et al., 2017b), pa bi uključivanje informacija o dinamici razvića i heterohronnim sekvencama takođe moglo značajno poboljšati buduća istraživanja, kako bi se otkrio stvarni diverzitet u okviru ovog roda.

S obzirom da pokazuju neke jedinstvene karakteristike koje ih čine posebno interesantnim za studije razvića, amfipode se sve više koriste kao model organizmi u uporednim ontogenetskim i evo-devo istraživanjima (Wolff & Gerberding, 2015). Međutim, treba napomenuti da svaka potencijalna sličnost adulata različitih vrsta kao krajnjeg stepena razvića i nekog od stupnjeva postembrionalnog razvića ne predstavlja nužno rezultat heterohronije. Dobijeni rezultati ovog istraživanja još uvek nisu dovoljni da bi ukazali na pravac evolucione transformacije samih karaktera, sve dok filogenija roda *Niphargus* ne bude razjašnjena u dovoljnoj meri (Sket, 1981).

5. ZAKLJUČAK

Već je odranije poznato da rod *Niphargus* pokazuje izuzetno raznoliku morfologiju, što je potvrđeno i u ovoj disertaciji na nivou morfologije taksona zabeleženih u Srbiji. Još uvek postoje poteškoće u vezi sa taksonomijom roda *Niphargus* i praznine u taksonomskom znanju kada se radi o ovom rodu. Predloženi mozaični (poliklavni) ključ za determinaciju vrsta zasnovan na originalnoj kombinaciji karaktera prisutnih kod vrsta zabeleženih na teritoriji Srbije (uključujući endemične vrste i taksone sa neizvesnim taksonomskim položajem), može popuniti nedostatke u podacima i bar delimično nadomestiti nedostatak taksonomske infrastrukture kada se radi o ovom rodu.

Srpski deo Balkanskog poluostrva karakteriše prisustvo bogate stigobionske faune sa različitom disjunktnom distribucijom. Istraživanja podzemne faune, koje su i dalje u toku, potvrđuju veliku raznolikost vrsta roda *Niphargus* u različitim staništima podzemnih voda Srbije.

Na osnovu izvršenih analiza svih karaktera 22 vrste roda *Niphargus* zabeleženih na području Srbije, izdvojeni su ključni karakteri na osnovu kojih se mogu determinisati vrste pomoću poliklavnog ključa. Umesto svih 187 deskriptivnih/brojivih karaktera i 150 mernih karaktera koji se uobičajeno primenjuju, za determinaciju "srpskih" vrsta su dovoljni sledeći: broj retinakula pleopoda; oblik i veličina propodusa gnatopoda I i II; broj velikih trnova, broj testeresatih trnova, posteriornih i anteriornih grupa seta gnatopoda I i II; broj apikalnih, mezijalnih, lateralnih i dorzalnih trnova; broj i vrsta trnova spoljašnjeg reznja maksila; broj trnova na noktu pereopoda; oblik epimerlanih ploča, broj i pozicija trnova na epimeralnim pločama.

Stabilni i ključni karakteri kod svake pojedinačne vrste su:

Niphargus adbiptus – broj retinakula pleopoda;

Niphargus bajuvaricus – oblik i veličina propodusa gnatopoda I i II; broj velikih trnova, testeresatih trnova, posteriornih i anteriornih grupa seta gnatopoda I i II;

Niphargus bogdani – broj velikih trnova, testeresatih trnova, posteriornih i anteriornih grupa seta gnatopoda I i II;

Niphargus caspary – vrsta trnova spoljašnjeg reznja maksila, broj apikalnih, mezijalnih, lateralnih i dorzalnih trnova telzona;

Niphargus deelemanae – broj apikalnih, mezijalnih, lateralnih i dorzalnih trnova;

Niphargus euserbicus – broj velikih trnova, testeresatih trnova, posteriornih i anteriornih grupa seta gnatopoda I i II;

Niphargus hrabei – broj velikih trnova, testeresatih trnova, posteriornih i anteriornih grupa seta gnatopoda I i II, oblik epimerlanih ploča i pozicija, broj trnova na njima;

Niphargus illidzensis – broj trnova na noktu pereopoda, obliku epimerlanih ploča i pozicija, broj trnova na njima;

Niphargus ivokaramani – broj trnova na noktu pereopoda;

Niphargus jugoslavicus – oblik i veličina propodusa gnatopoda I i II; broj velikih trnova, testeresatih trnova, posteriornih i anteriornih grupa seta gnatopoda I i II;

Niphargus kragujevensis – broj trnova na noktu pereopoda, broj retinakula pleopoda;

Niphargus luka – broj apikalnih, mezijalnih, lateralnih i dorzalnih trnova telzona;

Niphargus mirocensis – oblik i veličina propodusa gnatopoda I i II; broj velikih trnova, testeresatih trnova, posteriornih i anteriornih grupa seta gnatopoda I i II;

Niphargus remus – broj retinakula pleopoda;

Niphargus remyi – broj trnova spoljašnjeg režnja maksila;

Niphargus valachicus – broj trnova na noktu pereopoda.

U toku istraživanja otkrivena je nova vrsta za nauku, opisana kao *Niphargus mirocensis* sp. nov. na lokalitetu Rakin ponor na planini Miroč u istočnoj Srbiji. Opis je zasnovan na molekularnim i morfometrijskim podacima. Vrsta predstavlja jezerski morfotip i pokazuje pripadnost istoj kladi kojoj pripadaju vrste *N. rejici*, *N. stenopus*, *N. abiter*, *N. longiflagellum*, *N. salonitanus*, *N. ictus* i *N. pachytelson*, a koje su rasprostranjene u Italiji i Centralnom Dinarskom regionu, sa *N. stenopus* kao najbližim srodnikom. Dve sestrinske vrste pripadaju kladi u kojoj je i ekomorfa 'jezerskog giganta' *N. rejici*-kompleksa i ekomorfe 'pećinskog jezera'. Ovo su ujedno i najmarkantniji pripadnici familije Niphargidae.

Zabeležena sekvenca razvića vrste *N. euserbicus* je sledeća: skraćenje daktilusa pereopode IV (odnos dužina članka VII/VI) → razviće drugog trna na urozomitu II → razviće prvog dorzalnog trna telzona → razviće drugog trna na epimeralnoj ploči III → razviće prve dodatne anteriorne grupe seta na karpusu gnatopode → razviće drugog trna na epimeralnoj ploči II → promena u rastu (dužini) pereopode VII → promena u rastu (dužini) antena I → transformacija 2* oblika propodusa gnatopoda II → početak izduživanja egzopodita uropode III → početak izduživanja endopodita uropode I → razviće prvog dorzalnog trna telzona → promena u rastu (dužini) egzopodita uropode I.

Dobijene informacije ontogenetskih promena *N. euserbicus* idu u prilog hipotezi da heterohronija ima važnu ulogu u evoluciji pripadnika roda *Niphargus*. Podaci dobijeni u ovoj doktorskoj tezi ukazuju na mogućnost da su heterohrone promene odgovorne za troglomorfne karakteristike, koje su omogućile uspešnu adaptaciju i opstajanje roda *Niphargus* u subterestičnoj sredini. Jedna od ključnih troglomorfni karakteristika, izdužene antene, se javlja nešto ranije u toku postembrionalnog razvića nego kod većine drugih istraženih vrsta ali u odnosu prema veličini tela ne odstupa od drugih vrsta. Izduženi distalni članak egzopodita uropode III je takođe troglomorfna karakteristika koje nije jako izražena kod *N. euserbicus*.

Podaci izloženi u ovoj disertaciji mogu dati značajan doprinos budućim taksonomskim revizijama u okviru roda *Niphargus*.

6. LITERATURA

- Absolon, K. (1927) Les gries amphipodes aveugles dans les grottes Balkaniques. *Compte rendu de la 51e Session, Association Francaise pour l'Avancement des Sciences.* 51: 291-295.
- Aden, E. (2005) Adaptation to darkness. In: Culver, D.C., White, W.B. (Eds.), *Encyclopaedia of Caves.* Elsevier Academic Press, Oxford, pp. 1–3.
- Alberch, P., Gould, S. J., Oster, G. F., Wake, D. B. (1979) Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5, 296–317.
- Alwes, F., Hinchin, B., Extavour, C. G. (2011) Patterns of cell lineage, movement, and migration from germ layer specification to gastrulation in the amphipod crustacean *Parhyale hawaiiensis*. *Dev Biol* 359:110–1
- Andreev, S. (2001) *Niphargus bulgaricus* sp. n. et deux espèces nouvelles pour la faune de Bulgarie – *Niphargopsis trispinosus* Dancau et *Gammarus roeseli* Gervais (Amphipoda, Gammaridae, Niphargidae). *Historia Naturalis Bulgarica* 13: 79-87.
- Barnard, J. L., Karaman, G. S. (1991) The families and genera of marine gammaridean Amphipoda (except marine gammaroids). *Records of the Australian Museum Supplement* 13(parts 1 and 2):1–866.
- Barry S., Elith J. (2006) Error and uncertainty in habitat models. *Journal of Applied Ecology*, 43, 3: 413–423.
- Bellan-Santini, D., Ledoyer M. (1986) Gammariens (Crustacea—Amphipoda) des Iles Marion et Prince Edward. *Boletino Museum Civico Storia Naturale Verona* 13:349–435.
- Benvenuto, C., Knott, B., Weeks, S. C. (2015) Crustaceans of extreme environments. (In: Thiel, M & Watling, L (Eds): *Lifestyles and Feeding Biology, The Natural History of the Crustacea*, 2) Oxford University Press, pp. 379-417.
- Bickford, D., Lohman, D. J., Sodhi, N. S., Ng, P. K. L., Meier, R., Winker, K., Ingram, K. K., Das, I. (2007) Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends Ecol. Evol.*, 22(3): 148-155.
- Bininda-Emonds, O. R. P., Jeffery, J. E., Coates, M. I., Richardson, M. K. (2002) From Haeckel to event-pairing: the evolution of developmental sequences. *Theor. Biosci.* 121, 297–320.
- Bininda-Emonds, O. R. P., Jeffery, J. E., Richardson, M. K. (2003a) Is sequence heterochrony an important evolutionary mechanism in mammals? *J. Mamm. Evol.* 10, 335–361.
- Bininda-Emonds, O. R. P., Jeffery, J. E., Richardson, M. K. (2003b) Inverting the hourglass: quantitative evidence against the phylotypic stage in vertebrate development. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270, 341–346.
- Birstein, J. A. (1961) The subterranean amphipods of the Crimea. *Bull. Soc. Nat. Moscou.* 66, 6, 126-144.
- Borko Š, Trontelj P, Seehausen O, Moškrič A, Fišer C. (2021) A subterranean adaptive radiation of amphipods in Europe. *Nat Commun.* 2021;12(1):3688. doi:10.1038/s41467-021-24023-w
- Böhme, M. (2003) The Miocene Climatic Optimum: evidence from ectothermic vertebrates of Central Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195 (2003) 389-401. doi:10.1016/S0031-0182(03)00367-5

- Botosaneanu, L. (1986) *Stygofauna Mundi: a faunistic, distributional, and ecological synthesis of the world fauna inhabiting subterranean waters*. E.J. Brill/Dr. W. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherland.
- Bousfield, E. L. (1977) A new look at the systematics of Gammaroidean Amphipods of the World. *Crustaceana supplement*. 4: 282-316
- Bousfield, E. L. (1982) Amphipoda. Gammaridea and Ingolfie Ilidea. In *Synopsis and classification of living organisms*, vol. 2, ed. S. B. Parker, 254–284, 293–294. New York: McGraw-Hill.
- Bousfield, E. L. (1983) An updated phyletic classification and palaeohistory of the Amphipoda. In Schram, F. R. (ed.), *Crustacean Phylogeny*. *Crustacean Issues* 1: 257–277.
- Bousfield, E. L. & Shih, C-t. (1994) The phyletic classification of amphipod crustaceans: problems in resolution. *Amphipacifica*, 3(1), 76–134.
- Bowman, T. E., Abele, L. G. (1982) Classification of the Recent Crustacea. In *Systematics, the fossil record, and biogeography*, ed. L. G. Abele, 1–27, vol. I of *The biology of Crustacea*, ed. D. E. Bliss. New York: Academic Press.
- Bregović, P., Fišer, C., Zgmajster, M. (2019) Contribution of rare and common species to subterranean species richness patterns. *Ecol. Evol.* 9, 11606e11618. <https://doi.org/10.1002/ece3.5604>.
- Browne, W, Price, A., Gerberding, M., Patel, N. (2005) Stages of embryonic development in the amphipod crustacean, *Parhyale hawaiiensis*. *Genesis* 42,124–149.
- Brünnich, M. T. (1772) *Zoologiae fundamenta*. Hafniae et Lipsiae: Grunde i Dyeloeren.
- Chapelle, G. (1995) Estimating size of amphipods in life cycle studies: what to measure and what for? *Pol. Arch. Hydrobiol.* 42, 295–302.
- Chevreux, E. (1896) Sur un Amphipode d'eau douce, *Niphargus virei* nov. sp. provenant des grottes du Jura. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris.* 2: 136-137
- Christiansen, K. (2005) Morphological adaptations. In: Culver, D.C., White, W.B. (Eds.), *Encyclopaedia of Caves*. Elsevier Academic Press, Oxford, pp. 386–397.
- Clayton, D. (1990) Crustacean allometric growth: a case for caution. *Crustaceana* 58 (3),270-290.
- Coleman, C. O., Ruffo, S. (2002) Another discovery of a niphargid amphipod (Crustacea) in Baltic amber. *Mitt.Geol.-PaHiont.Inst.Univ.Hamburg.* 86, 239-244.
- Colgan, D. J., McLauchlan, A., Wilson, G. D. F., Livingston, S. P., Edgecombe, G. D., Macaranas, J., Cassis, G., Gray, M. R. (1998) Histone H3 i U2 snRNA DNA sequences i arthropod molecular evolution. *Australian Journal of Zoology*, 46, 419–437.
- Copilaș-Ciocianu, D., Grabowski, M., Parvulescu, L., Petrusek, A. (2014) Zoogeography of epigeal freshwater Amphipoda (Crustacea) in Romania: fragmented distributions and wide altitudinal variability. *Zootaxa* 3893 (2): 243–260. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3893.2.5>
- Copilaș-Ciocianu, D., Fišer, C., Borza, P., Balázs, G., Angyal, D., Petrusek, A. (2017) Low intraspecific genetic divergence and weak niche differentiation despite wide ranges and extensive sympatry in two epigeal *Niphargus* species (Crustacea: Amphipoda), *Zoological Journal of the Linnean Society*, Volume 181, Issue 3, 485–499.

- Copilaș-Ciocianu, D., Fišer, C., Borza, P., Petrussek, A. (2018) Is subterranean lifestyle reversible? Independent and recent large-scale dispersal into surface waters by two species of the groundwater amphipod genus *Niphargus*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 119, 37e49. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.10.023>.
- Costa, A. (1851) *Catalogo dei crotacei Italiani e di moltri altri del Mediterraneo per Fr. Gugl. Hope*. Napoli. 1-48.
- Culver, D. C., White, W. B. (2005) *Encyclopedia of Caves*. Burlington, MA, Elsevier, Academic Press, 654 p. ISBN 0-12-406061-7.
- Culver, D. C., Pipan, T. (2009) *The biology of caves and other subterranean habitats*. Oxford University Press, Inc., Oxford, UK.
- Culver, C. D., Pipan, T. (2014) *Shallow Subterranean Habitats. Ecology, Evolution i Conservation*. *Acta Carsologica / Karsoslovni Zbornik* 43(2-3).
- Dallwitz, M. J., Paine, T. A., Zurcher, E. J. (2000) onwards. Principles of interactive keys. delta-intkey.com
- Delić, T., Švara, V., Coleman, C. O., Trontelj, P., Fišer C. (2017a) The giant cryptic amphipod species of the subterranean genus *Niphargus* (Crustacea, Amphipoda). *Zoologica Scripta*. 46: 6: 740-752.
- Delić, T., Trontelj, P., Rendoš, M., Fišer, C. (2017b) The importance of naming cryptic species and the conservation of endemic subterranean amphipods. *Sci Rep.*7(1):3391. doi: 10.1038/s41598-017-02938-z. PMID: 28611400; PMCID: PMC5469755.
- Delić, T., Stoch, F., Borko, Š., Flot, J.-F., Fišer, C. (2020) How did subterranean amphipods cross the Adriatic Sea? Phylogenetic evidence for dispersal-vicariance interplay mediated by marine regression-transgression cycles. *Journal of Biogeography* 2020;00:1–13. <https://doi.org/10.1111/jbi.13875>
- Dobreanu, E., Manolache, C. (1933) Beitrag zur Kenntnis der Amphipodenfauna Rumäniens // *Notat. Biol.* Vol.1.No3. P.103–108.
- Đorović, A., Kalezić, M. L. (1996) Paedomorphosis and morphometric variability: ontogenetic allometry in European newts (*Triturus*, Amphibia). *Spixiana, Munchen* 19: 315-326.
- Eme, D., Zgmajster, M., Delić T., Fišer, C., Flot J.- F., Konecny-Dupré, L., Pálsson, S., Stoch, F., Zakšek, V., Douady, C., Malard, F. (2018) Do cryptic species matter in macroecology? Sequencing European groundwater crustaceans yields smaller ranges but does not challenge biodiversity determinants. – *Ecography* 41(2):424-436.
- Esmaili-Rineh, S., Sari, A., Delic, T., Mošrič, A., Fišer, C. (2015) Molecular phylogeny of the subterranean genus *Niphargus* (Crustacea: Amphipoda) in the Middle East: a comparison with European Niphargids. *Zool. J. Linn. Soc.* 174, 812e826. <https://doi.org/10.1111/zoj.12296>
- Fišer, C.; Trontelj, P.; Sket, B. (2006) Phylogenetic analysis of the *Niphargus orcinus* species-aggregate (Crustacea: Amphipoda: Niphargidae) with description of new taxa. *Journal of Natural History*. 40: 2265-2315
- Fišer, C., Bininda-Emonds, O. P. R., Blejec, A., Sket, B. (2008a) Can heterochrony help explain the high morphological diversity in the genus *Niphargus* (Crustacea: Amphipoda)? *Organisms, Diversity i Evolution*, 8, 146–162.

- Fišer C., Trontelj P., Sket B. (2008b) A phylogenetic perspective on 160 years of troubled taxonomy of *Niphargus* (Crustacea: Amphipoda), *Zoological Scripta*, 37: 665-680.
- Fišer, C., Zgamajster, M. (2009) Cryptic species from cryptic space: the case of *Niphargus fongi* sp. N. (Amphipoda, Niphargidae). *Crustaceana* 82 (5): 593-614. DOI:10.1163/156854009X407704
- Fišer, C., Özbek, M., Çamur-Elipek, B. (2009a) The subterranean genus *Niphargus* (Crustacea, Amphipoda) in the Middle East: a faunistic overview with descriptions of two new species. *Zool. Anzeiger - A J. Comp. Zool.* 248, 137e150. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2009.03.003>.
- Fišer, C., Trontelj, P., Luštrik, R., Sket, B. (2009b) Toward a unified taxonomy of *Niphargus* (Crustacea: Amphipoda): a review of morphological variability. *Zootaxa*, 2061, 1–22.
- Fišer, C., Coleman, C.O., Zgamajster, M., Zwitter, B., Gerecke, R., Sket, B. (2010) Old museum samples and recent taxonomy: A taxonomic, biogeographic and conservation perspective of the *Niphargus tatrensis* species complex (Crustacea: Amphipoda). *Org Divers Evol* 10, 5–22 <https://doi.org/10.1007/s13127-010-0006-2>
- Fišer, C., Altermatt, F., Zakšek, V., Knapič, V., Fišer, C. (2015a) Morphologically Cryptic Amphipod Species Are “Ecological Clones” at Regional but Not at Local Scale: A Case Study of Four *Niphargus* Species. *PLOS ONE* 10(7), 1-19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134384>
- Fišer, C., Luštrik, R., Sarbu, S., Flot, J.F., Trontelj, P. (2015b) Morphological evolution of coexisting amphipod species pairs from sulfidic pećinas suggests competitive interactions i character displacement, but no environmental filtering i convergence. *PLoS ONE*, 10 (4), 1–13.
- Folmer, O. M., Black, M., Hoeh, R., Lutz, R., Vrijenhoek, R. (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology i Biotechnology*, 5, 304–313.
- Flot, J. F., Wörheide, G., Dattagupta, S. (2010) Unsuspected diversity of *Niphargus* amphipods in the chemoautotrophic cave ecosystem of Frasassi, central Italy. *BMC Evol Biol* 10, 171 <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-171>
- Fritsch, M., Bininda-Emonds, O. R., Richter, S. (2013) Unraveling the origin of Cladocera by identifying heterochrony in the developmental sequences of Branchiopoda. *Front Zool.*;10:35.
- Garcia-Schroeder, D. L., Araujo, P. B. (2009) Post-marsupial development of *Hyalella pleoacuta* (Crustacea: Amphipoda): stages 1-4" .*Zoologia* 391-406.
- Gerberding, M., Browne W. E., Patel, N. H. (2002) Cell lineage analysis of the amphipod crustacean *Parhyale hawaiiensis* reveals an early restriction of cell fates. *Development* 129:5789–5801
- Ginet, R. (1960) Écologie, éthologie et biologie de *Niphargus*. Sommaire gé né ral. *Annls. Spé léol.* 15, 127–237.
- Glazier, D. S. (2009) Amphipoda. In: *Encyclopedia of Inland Waters*, Elsevier, pages 89-115. ISBN 9780124095489
- Gould, S. J. (1977) *Ontogeny and Phylogeny*. Belknap Press, Cambridge, MA.
- Haley, S. R. (1969) Relative growth and sexual maturity of the Texas ghost crab, *Ocypode quadrata* (Fabr.) (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, 17: 285-297.
- Hartnoll, R. G., (1974) Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda Brachyura). *Crustaceana*, 27: 130-136.

- Hartnoll, R. G. (1978) The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana*, 34(3): 281–293.
- Hartnoll, R. G. (1982) Growth. (In Bliss, D. E. & L. G. Abele (eds), *The Biology of Crustacea*, 2, Embryology, Morphology and Genetics). Academic Press, New York: 111–196.
- Hartnoll, R.G. (1983) Strategies of Crustacean growth. Papers from the Conference on the Biology and Evolution of Crustacea, Australian museum Sydney, 121 – 131.
- Hendrycks, E., Hughes, L., Jaume, D., Jazdzewski, K., Kim, Y-H., King, R., Krapp-Schickel, T., LeCroy, S., Lörz, A-N., Mamos, T., Senna, A. R., Serejo, C., Sket ,B., Souza-Filho, J. F., Tandberg, A. H., Thomas, J. D., Thurston, M., Vader, W., Väinölä, R., Vonk, R., White, K., Zeidler, W. (2019) World Amphipoda Database // Accessed at <http://www.marinespecies.org/amphipoda> on 2019-10-08. doi:10.14284/368
- Hervant, F. (1996) The activities of enzymes associated with the intermediary and energy metabolism in hypogean and epigean crustaceans. *Comptes Rendus De L'Academie Des Sciences Serie Iii-Sciences De La Vie-Life Sciences* 319:1071–1077.
- Hervant, F., Mathieu, J., Barre, H. (1999) Comparative study on the metabolic responses of subterranean and surface-dwelling amphipods to long-term starvation and subsequent refeeding. *Journal of Experimental Biology* 202:3587–3595
- Hou, Z., Sket, B. (2015) A review of Gammaridae (Crustacea: Amphipoda): the family extent, its evolutionary history, i taxonomic redefinition of genera. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 176 (2) 227-479. <https://doi.org/10.1111/zoj.12318>
- Hume, K. D., Elwood, R. W., Dick, J. T. A, Morrison, J. (2005) Sexual dimorphism in amphipods: the role of male posterior gnathopods revealed in *Gammarus pulex*. *Behavioral Ecology i Sociobiology*. 58: 264–269. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0925-7>
- Hurley, D.E. (1996) A bibliography of the Crustacea Amphipoda by— Wellington: New Zealand Oceanographic Institute, DSIR, Wellington.
- Huxley, J. S., Teissier, G. (1936) Terminology of Relative Growth. *Nature*, 137: 780–781.
- Ivanović, A., Kalezić, M. (2009) Evolucionarna morfologija - teorijske postavke i geometrijska morfometrija. Biološki fakultet, Beograd, 216 pp.
- Jazdzewski, K., Kupryjanowicz, J. (2010) One more fossil Niphargid (Malacostraca: Amphipoda) from Baltic amber. *Journal of crustacean biology*. 30(3): 413-416. <https://doi.org/10.1651/09-3259.1>
- Jirikowski, G. J., Richter, S., Wolff, C. (2013) Myogenesis of Malacostraca—the “egg-nauplius” concept revisited. *Frontiers in Zoology* 10:76.
- Jirikowski, G. J., C. Wolff, S., Richter, S. (2015) Evolution of eumalacostracan development —new insights into loss and reacquisition of larval stages revealed by heterochrony analysis. *EvoDevo* 6: 4. <http://www.evodevojournal.com/content/6/1/4>
- Joseph, G. (1869) Ueber die Grotten in der Krainer Gebirge und deren Tierwelt. *Jahresb. schles. Ges. F. vaterl. Kultur Breslau*. 46: 48-57
- Jovanović, G. (2012) Srpsko jezero. Narodni muzej Kruševac.

- Jurinac, A. E. (1887) Prilog hrvatskoj fauni ogulinsko-slunjske okolice i pećina. Rad JAZU. 83(8): 86-128.
- Karaman, G. (1973a) Contribution to the knowledge of the Amphipoda. Two new species of family Gammaridae from Yugoslavia, *Niphargus deelemaniae* n. sp. and *Typhlogammarus algor*, n. sp. // Archiv für Hydrobiologie. Vol.72. No.4. P.490–500.
- Karaman, G. (1973b) 49. Contribution to the knowledge of the Amphipoda. On three *Niphargus* species (Fam. Gammarida) from the Balkans. International Journal of Speleology. 5: 143-152.
- Karaman, G. (1973c) Contribution to the knowledge of the Amphipoda. Two subterranean *Niphargus* species from Yugoslavia, *N. stankoi*, n. sp. and *N. ilidzensis* Schäferna (Fam. Gammaridae) // Glasnik Republičkog Zavoda za Zaštitu Prirode. Vol.6. P.35–57.
- Karaman, G. (1982a) Contribution to the knowledge of the Amphipoda. One new subterranean amphipod from Yugoslavia, *Niphargus jugoslavicus*, n. sp. (Fam. Gammaridae) // Poljoprivreda i Šumarstvo, Titograd. Vol.28. No.2. P.119–130.
- Karaman, G. (1982b) Contribution to the knowledge of the Amphipoda. First discovery of genus *Niphargopsis* Chevr. 1922 in Yugoslavia with revision of the genus (Fam. Gammaridae) // Poljoprivreda i Šumarstvo, Titograd. Vol.28. No.2. P.87–103.
- Karaman, G. (1983) Contribution to the knowledge of the Amphipoda. *Niphargus serbicus* S. Kar. 1960 in Yugoslavia with remarks on the subterranean amphipods in Serbia (1929) // Drugi simpozijum o fauni SR Srbije – Zbornik, Beograd. P.67–70.
- Karaman G. (1984a) Contribution to the knowledge of the Amphipoda. Description of several new *Niphargus* species (Gammaridea, Niphargidae) from Southern Europe. Poljoprivreda i Šumarstvo, Titograd. Vol.30. P.2–3.
- Karaman, G. (1984b) Contribution to the knowledge of the Amphipoda. Revision of the *Niphargus orcinus*-group, part I. (fam. Niphargidae). *The Montenegrin Academy of Sciences and Arts: Glasnik of the Section of Natural Sciences*. 4: 7-79.
- Karaman G. (1985) 145. Contribution to the knowledge of the Amphipoda. Two subterranean species of the family Niphargidae, *Niphargus lunaris*, n. sp. and *N. timavi* S. Kar. 1954. Glasnik Republičkog zavoda zaštite prirode - Prirodnjačkog muzeja Titograd. 17: 29-46
- Karaman, G. (1986) First discovery of genus *Niphargus* Sch. In Iraq, Israel and adjacent regions, with description of *N. itus*, new species (fam. Niphargidae) (Contribution to the knowledge of Amphipoda). Poljoprivreda i Šumarstvo 35, 13e28.
- Karaman, G. (1989) Contribution to the knowledge of the Amphipoda. Taxonomical investigations on *Niphargus bajuvaricus* Schell. 1932 and its subspecies // Glasnik Republičkog Zavoda za Zaštitu Prirode. Vol.22. P.95–111.
- Karaman, G. (1992) Contribution to the knowledge of the Amphipoda. On some interesting *Niphargus* species from Europe (Amphipoda Gammaridea, fam. Niphargidae) // Glasnik Republičkog Zavoda Zaštite Prirode – Prirodnjačkog Muzeja Podgorica. Vol.25. P.41–52.
- Karaman, G. (1994) Contribution to the knowledge of the Amphipoda. Further studies on genus *Niphargus* Schioedte 1849 from Europe, *N. ivokaramani*, n. sp. and *N. danielopoli*, n. sp. // Montenegrin Academy of Sciences and Arts: Glasnik of the Section of Natural Sciences. Vol.10. P.113–133.

- Karaman, G. (1999) The endemic Amphipod species (Crustacea) from Serbia and adjacent region // VII Ekološka Istina. P.166–169.
- Karaman, G. (2009) Contribution to the knowledge of the Amphipoda. Two new species of the genus *Niphargus* Schiödte, 1849 (Crustacea Amphipoda, Niphargidae) from the caves of Serbia // Montenegrin Academy of Sciences and Arts: Glasnik of the Section of Natural Sciences. Vol.18. P.71–92.
- Karaman, G. (2012a) Contribution to the knowledge of the Amphipoda. Further investigations of the subterranean genus *Niphargus* Schiödte, 1849 (fam. Niphargidae) in Serbia // Agriculture & Forestry. Vol.58. No.2. P.45–64.
- Karaman, G. (2012b) 266. Contribution to the knowledge of the Amphipoda. Investigations on two subterranean species of the family Niphargidae (Gammaridea) from Srbija, *Niphargus remyi* S. Kar. 1934 i *N. euserbicus*, sp. n. Agriculture & Forestry 58: 3: 63-95.
- Karaman, G. (2012c) Investigations on two subterranean species of the family Niphargidae (Gammaridea) from Serbia, *Niphargus remyi* S. Kar. 1934 and *N. euserbicus*, sp. n. (contribution to the knowledge of the Amphipoda). Agriculture & Forestry, Vol. 58. Issue 3: 63-95.
- Karaman, G. (2013a) Contribution to our knowledge of the Amphipoda. Discovery of a new subterranean member of the family Niphargidae from Serbia, *Niphargus luka* sp. n. // Biologia Serbica. Vol.35. No.1–2. P.31–42.
- Karaman, G. (2013b) Contribution to the knowledge of the Amphipoda. On two members of the genus *Niphargus* Schiödte, 1849 (Crustacea: Niphargidae) from the Balkan Peninsula, *N. deelemanae* grex ssp. and *N. jurinaci* S. Kar. 1950 // Acta Entomologica Serbica. Vol.18. No.1/2. P.207–235.
- Karaman, S. (1943) Ueber Serbische Niphargiden. Srpska Kraljevska Akademija, Posebna Izdanja, knjiga 135, Prirodnjački in matematički spisi, knjiga 34, Ohridski Zbornik. 3: 141-160.
- Karaman, G., Ruffo, S. (1986) Amphipoda: *Niphargus* – group (Niphargidae sensu Bousfield, 1982). In Botosaneanu L. (ed), Stygofauna Mundi Leiden: 514-534.
- Karaman, S. (1929) Beiträge zur Kenntnis der Amphipoden Jugoslawiens. 1. Niphargiden aus Südserbien. Zoologischer Anzeiger. 85: 218-225
- Karaman, S. (1932) Beitrag zur Kenntnis der Süßwasser-Amphipoden. Prorodoslovne Razprave. 2: 179-232.
- Karaman, S. (1934) VI Beitrag zur Kenntnis jugoslawischer Süßwasseramphipoden. Zoologischer Anzeiger. 107:325-333.
- Karaman, S. (1943) Die Unterirdischen Amphipoden Südserbiens. Ohridski Zbornik. Srpska Kraljevska Akademija. Posebna izdanja: prirodnjački i matematički spisi, knjiga 85. 34, 163-212. page(s): 229
- Karaman, S. (1950a) *Niphargus ilidžensis* Schäferna i njegovi srodnici u Jugoslaviji. O nekim amfipodima – izopodima Balkana i o njihovoj sistematici // Srpska Akademija nauka Beograd. Odjeljenje prirodno-matematičkih nauka. Posebna izdanja T.CLXIII. P.51–86.
- Karaman, S. (1950b) *N. smederevanus* n. sp. iz severne Srbije. O nekim amfipodima – izopodima Balkana i njihovoj sistematici // Srpska Akademija nauka Beograd. Odjeljenje prirodno-matematičkih nauka. Posebna izdanja T.CLXIII. P.1–10.

- Karaman, S. (1950c) Ueber die kleinen *Niphargus*-Arten Jugoslaviens. In: O nekim Amfipodima-Isopodima Balkana i o njihovoj široj sistematiki // Posebna izdanja. Odeljenje Prirodno matematičkih nauka. Vol.163. P.87–99.
- Karaman, S. (1950d) Podrod *Orniphargus* u Jugoslaviji I. In : O nekim Amfipodima-Izopodima balkana i o njiovoj široj sistematiki. Posebna Izdanja. 163: 119-136.
- Karaman, S. (1953) Über subterrane Isopoden und Amphipoden des Karstes von Dubrovnik und seines Hinterlandes. Acta Musei Macedonici Scientarum Naturalium 1 (7): 137-167.
- Karaman, S. (1954) Die Niphargiden des Slovenischen Karstes, Istriens sowie des benachb. Italiens. Acta Musei Macedonici Scientarium Naturalium. 2: 159-180.
- Karaman, S. (1960) Weitere Beiträge zur Kenntnis des jugoslavischen Niphargiden. Glasnik prirodnjačkog muzeja u Beogradu B. 15: 75-90.
- Karaman, S. (1960) Beitrag zur Kenntnis der Niphargiden (Amphipoda) Jugoslawiens. Annales Zoologici. 20: 39-45
- Karaman, S. (1962) Beitrag zur Kenntnis der Niphargiden (Amphipoda) Jugoslawiens. Polska Acad. Nauk, Inst. Zoolog., Annal. zool., 20: 39-45.
- Karaman, S., Karaman, G. (1959) Beitrag zur Kenntnis der Niphargiden Bulgariens. Acta Musei Macedonici Scientarium Naturalium. 6: 143-162.
- Katoh, K., Stiley, D. M. (2013) MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance A NEW SPECIES OF NIPHARGUS Zootaxa 4027 (1) © 2015 Magnolia Press 127 i usability. Molecular Biology i Evolution, 30, 772–780. <http://dx.doi.org/10.1093/molbev/mst010>
- Klingenberg, C. P. (1998) Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. Biol. Rev. 73, 79–123.
- Koch, C. L. (1836) Deutschlis Crustaceen, Myriapoden und Arachniden Pustet: Regensburg
- Kokkotis, A. T., McLaughlin, J. D. (2002) Instar-specific head and body lengths of *Hyalella* (Amphipoda): criteria for starting and endpoints in experimental studies. Hydrobiologia 474, 223–227.
- Krstić, N., Savić, Lj., Jovanović, G., Bodor, E. (2003) Lower Miocene lakes of the Balkan Li. Acta Geologica Hungarica 46(3):291-299. <https://doi.org/10.1556/ageol.46.2003.3.4>
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. Y. W., Guindon, S. (2012) PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes i substitution models for phylogenetic analyses. Molecular Biology i Evolution, 29, 1695–1701. <http://dx.doi.org/10.1093/molbev/mss020>
- Langecker, T. G. (2000) The effects of continuous darkness on cave ecology and cavernicolous evolution. In: Wilkens, H., Culver, D.C., Humphreys, W.F. (Eds.), Ecosystems of the World 30: Subterranean Ecosystems. Elsevier Press, Amsterdam, pp. 135–157.
- Laskarev, V. (1924) "Sur les equivalents du Sarmatien superieur en Serbie". In Vujević, P. (ed.). Recueil de travaux offert à M. Jovan Cvijic par ses amis et collaborateurs. Beograd: Drzhavna Shtamparija. pp. 73–85.

- Latreille, P. A. (1816) *New Dictionary of Natural History, applied to the arts, Agriculture, Rural i domestic economics, Medicine, etc.* By a Society of Naturalists i Farmers. New edition. Paris. 1: 467–469.
- Lefébure, T., Douady, C. J., Malard, F., Gibert, J. (2007) Testing dispersal and cryptic diversity in a widely distributed groundwater amphipod (*Niphargus rhenorhodanesis*). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 42: 676-686.
- Lovtrup, S. (1978) On von Baerian and Haeckelian Recapitulation. *Systematic Zoology*. 27 (3): 348–352.
- Lowry, J. K., Myers, A. A. (2013) *A Phylogeny and Classification of the Senticaudata subord. nov. (Crustacea: Amphipoda)* (Zootaxa 3610) 80 pp., Magnolia Press New Zealand. ISBN 978-1-77557-099-8 (Online edition).
- MacNeil, C., Dick, J. T., Elwood, R. W. (1997) The trophic ecology of freshwater *Gammarus* spp. (Crustacea: Amphipoda): problems and perspectives concerning the functional feeding group concept. *Biol Rev.* 72: 349–364.
- Mamos, T., Wattier, R., Burzyński, A., Grabowski, M. (2016) The legacy of a vanished sea: a high level of diversification within a European freshwater amphipod species complex driven by 15 My of Paratethys regression. *Mol. Ecol.* 25, 795–810.
- Marković, V., Novaković, B., Ilić, M., Nikolić, V. (2018) Epigeal niphargids in Serbia: New records of *Niphargus valachicus* Dobreaun & Manolache, 1933 (Amphipoda: Niphargidae), with notes on its ecological preferences. // *Acta Zoologica Bulgarica*. Vol.70. No.1. P.45–50.
- Martin, J. W., Davis, G. E. (2001) An updated classification of the recent crustacean. *Natural History Museum of Los Angeles County, Ser.* 39, pp. 124.
- Martin-Rojas, I., Somma, R., Delgado, F., Estévez, A., Iannace, A., Perrone, V., Zamparelli, V. (2009) Triassic continental rifting of Pangaea: direct evidence from the Alpujarride carbonates, Betic Cordillera, SE Spain. *Journal of the Geological Society* 166 (3): 447–458. doi: <https://doi.org/10.1144/0016-76492008-091>
- Martin, J. W., Olesen, J., Høeg, J. T. (2014) *Atlas of Crustacean Larvae*. Johns Hopkins University Press, Baltimore. 384 pp.
- Meleg, I. N., Zakšek, V., Fišer, C., Kelemen, B. S., Moldovan, O. T. (2013) Can environment predict cryptic diversity? The case of *Niphargus* inhabiting Western Carpathian groundwater. *PLOS ONE* 8(10) 11-13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076760>
- Miličić, D., Petković, M., Radović, Lučić, L., Makarov, S. (2018) A contribution to the knowledge of freshwater subterranean Crustaceans in Serbia and the Balkans. 13th Croatian Biological Congress, 19-23.09.2018. Poreč, Croatia, Book of Abstracts, p. 223 - 224.
- Moškorič, A. (2016) Postavitev filogenetskega ogrodja rodu slepih postranic *Niphargus* (Crustacea: Amphipoda) na podlagi molekularskih metod. Doktorska disertacija 97 pp. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Slovenia.
- Nunn, C. L., Smith, K. K. (1998) Statistical analyses of developmental sequences: the craniofacial region in marsupial and placental mammals. *Am. Nat.* 152, 82–101.

- Olesen, J. (2018) Crustacean Life Cycles – Developmental Strategies and Environmental Adaptations (In: The Natural History of the Crustacea: Life Histories. Oxford University Press, 10.1093/oso/9780190620271.003.0001
- Petković, M., Delić, T., Lučić, L., Fišer, C. (2015) Description of a new species of *Niphargus* (Crustacea: Amphipoda: Niphargidae): the first record of a lake ecomorph in the Carpathian Mountains // *Zootaxa*. Vol.4027. No.1. P.117–129. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4027.1.5>
- Petković, M., Miličić, D., Tomić, V., Makarov, S. (2020) Checklist of the genus *Niphargus* Schiödte, 1849 (Amphipoda: Niphargidae) in Serbia, with some remarks on their distributions. *Arthropoda Selecta* 29 (4): 433–442.
- Pratz, E. (1866) Über einige im Grundwasser lebende Tiere. Beiträge zur Kenntnis der unterirdischen Crustaceen. Saint Petersburg.
- Rendoš, M., Delić, T., Copilaș-Ciocianu, D., Fišer, C. (2021) First insight into cryptic diversity of a Caucasian subterranean amphipod of the genus *Niphargus* (Crustacea: Amphipoda: Niphargidae). *Zoologischer Anzeiger*, Volume 290, 1-11. ISSN 0044-5231. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2020.10.005>.
- Rögl, F. (1999) "Mediterranean i Paratethys. Facts i hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography (Short Overview)". *Geologica Carpathica*. 50 (4): 339–349.
- Ronquist, F., Huelsenbeck, J. P. (2003) MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19, 1572–1574. <http://dx.doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180>
- Ruffo, S. (1953) Lo stato attuale delle conoscenze sulla distribuzione geographica degli Anfipodi delle acque sotteranee europee e dei paesi mediterranei. V: Premier Congres Interntional de speleologie, Paris, 3: 13 – 37.
- Ruffo, S., Vigna-Taglianti, A. (1968) Alcuni *Niphargus* delle acque sotteranee dell'Italia centro-meridionale e considerazioni sulla sistematica del gruppo orcinus. *Memorie del Museo Civico di Storia Naturale, Verona*. 16: 1-29
- Sandon, H. (1937) Differentialgrowth in the crab Ocyпода. *Proc. zool. Soc. London*, (A) 107: 397-414.
- Schäefferna, K. (1922). Amphipoda balcanica with notes about other freshwater amphipods (in Czech). *Vestni kral. Česke společnosti Nauk tr. II*: 1-109. , A. (1932) Vier blinde Amphipodenarten in einem Brunnen Oberbayerns // *Zoologischer Anzeiger*. Vol.98. P.131–139.
- Schellenberg, A. (1933) Weitere deutsche und ausländische Niphargiden. *Zoologischer Anzeiger*. 102: 22-33.
- Schellenberg, A. (1935) Schlüssel der Amphipodengattung *Niphargus* mit Fundortangaben und mehreren neuen Formen. *Zoologischer Anzeiger*. 111: 204-211.
- Schiödte, J. C. (1847) Undersogelser over den underjordiske Fauna i Hulerne i Krain og Istrien. *Oversigt over det Kongelige danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger og dets Medlemmers Arbejder i Aaret*. 4, 75-82.
- Schluter, D. (2000) *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press.
- Scholtz, G., Wolff, C. (2002) Cleavage, gastrulation, and germ disc formation of the amphipod crustacean *Orchestia cavimana* (Crustacea, Malacostraca, Peracarida). *Contrib Zool* 71: 9–28.

- Schulz, H. M., Vakarcs, G., Magyar, I. (2005) "The birth of the Paratethys during the Early Oligocene: From Tethys to an ancient Black Sea analogue?". *Global i Planetary Change*. 49 (3–4): 163–176.
- Sexton, E. W., Reid, D. M. (1951) The life-history of the multiform species *Jassa falcata* (Montagu) (Crustacea Amphipoda) with a review of the bibliography of the species. *J Linn Soc Lond Zool* 42: 29–91.
- Sidorov, D., Palatov, D. (2012) Taxonomy of the spring dwelling amphipod *Synurella ambulans* (Crustacea: Crangonyctidae) in West Russia: with notes on its distribution and ecology. *European Journal of Taxonomy* 23: 1-19. DOI: <http://dx.doi.org/10.5852/ejt.2012.23>
- Simčič, T., Sket, B. (2019) Comparison of some epigeal and troglobiotic animals regarding their metabolism intensity. Examination of a classical assertion. *International Journal of Speleology*, 48 (2), 133-144. ISSN 0392-6672 <https://doi.org/10.5038/1827-806X.48.2.225>
- Sket, B. (1956) Einige neue Formen der Malacostraca (Crust.) aus Jugoslawien // *Bulletin Scientifique*. Vol.3. No.3. P.70–71.
- Sket, B. (1958) Einige Interessante Funde der Malacostraca (Crust.) aus Herzegowina und Crna Gora. *Bulletin Scientifique*. 2(4): 53.
- Sket, B. (1960) Einige neue Formen der Malacostraca aus Jugoslawien III // *Bulletin Scientifique Yougoslavie*. Vol.5. No.3. S.73–75.
- Sket, B. (1962) *Karamaniella pupetta* n.g., n. sp., ein neuer Amphipode aus Slovenien. *Izdaniya, publ. Zavoda za ribarstvo. NRM Skopje*. Vol.3. No.2. S.27–31.
- Sket, B. (1971) Vier Neue Aberrante *Niphargus* – Arten (Amphipoda, Gammaridae) und Einige Bemerkungen zur Taxonomie der *Niphargus* - ähnlichen Gruppen. *Razprave SAZU, Dissertationes Academia Scientiarum et Artium Slovenica, Classis IV: Historia Naturalis et Medicina*. 14, 1-25.
- Sket, B. (1974) *Niphargus stygius* (Schiödte) (Amphipoda, Gammaridae) – die Neubeschreibung des Generotypus, Variabilität, Verbreitung und Biologie der Art, *I. Biol. Vestn.* 22, 91–103.
- Sket, B. (1981) Distribution, ecological character, and phylogenetic importance of *Niphargus valachicus*. *Biol. Vestn.* 29, 87–103.
- Sket, B. (1996a) *Niphargus hrabei*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 1996: e.T14806A4460995. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.1996.RLTS.T14806A4460995.en>.
- Sket, B. (1996b) *Niphargus valachicus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 1996: e.T14805A4461365. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.1996.RLTS.T14805A4461365.en>.
- Sket, B. (1996c) *Niphargus stenopus* Sket, 1960. *The IUCN Red List of Threatened Species* 1996: <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.1996.RLTS.T14803A4461202.en>
- Sket, B. (1999a) High biodiversity in hypogean waters and its endangerment – the situation in Slovenia, the Dinaric karst, and Europe. *Crustaceana* 72, 767–779.
- Sket, B. (1999b) The nature of biodiversity in hypogean waters and how it is endangered. *Biodiversity and Conservation* 8: 1319-1338.
- Sket, B., Notenboom, J. (1993) Phylogeny and biogeography of the *Niphargus transitivus* group of species (Crustacea, Amphipoda). *Bijdr. Dierk.* 63, 149–161.

- Sket, B., Karaman, G. (1990) *Niphargus rejici* (Amphipoda), its relatives in the Adriatic islands, and its possible relations to S.W. Asian taxa. *Stygologia*. ;5:153–172.
- Smith, K. K. (2001) Heterochrony revisited: the evolution of developmental sequences. *Biol. J. Linn. Soc.* 73, 169–186.
- Smith, K. K. (2002) Sequence heterochrony and the evolution of development. *J. Morphol.* 252, 82–97.
- Smith, K. K. (2003) Time's arrow: heterochrony and the evolution of development. *Int. J. Dev. Biol.* 47, 613–621. Snedecor, G.W., Cochran, W.G., 1976. *Statistical Methods*.
- Smrž, J., Kováč, L., Mikeš, J., Šustr, V., Lukešová, A., Tajovský, K., Nováková, A., Režňáková, P. (2015) Food sources of selected terrestrial cave arthropods. *Subterranean Biology* 16: 37–46. doi: 10.3897/subtbiol.16.8609
- Stebbing, T. R. R. (1888) Report on the Amphipoda collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–76. *Rep. scient. Results Voy. Challenger* 29 : xxiv, xii, 1737 p., 210 pls, 1 map (in 3 vols).
- Steele, D. H. (1988) What is the amphipod lifestyle? *Crustaceana Supplement*, 13, 134–142.
- Stoch, F. (1998) Revision of the *Niphargus stygius*-group in Venetia and Trentino (northeastern Italy), with description of three new species (Crustacea, Amphipoda, Niphargidae). *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona* 22, 229–274.
- Stoch, F., Christian, E., Flot, J. F. (2020) Molecular taxonomy, phylogeny and biogeography of the *Niphargus tatrensis* species complex (Amphipoda, Niphargidae) in Austria. *Org Divers Evol* 20, 701–722. <https://doi.org/10.1007/s13127-020-00462-z>
- Straškraba, M. (1972) Les groupements des especes du genre *Niphargus* (sensu lato). In: Ruffo, S. (Ed.), *Actes du Ier Colloque Internationale sur le genre Niphargus*, Verona, 15–16 Aprile 1969. Museo Civico di Storia Naturale di Verona, pp. 85–90.
- Švara, V. (2016) Integrative taxonomy of cryptic subterranean amphipods from the genus *Niphargus*. M. Sc. Thesis, Biotechnical faculty University of Ljubljana.
- Trontelj, P., Douady, C.J., Fišer, C., Gibert, J., Gorički, S., Lefebure, T., Sket, B., Zakšek, V. (2009) A molecular test for cryptic diversity in ground water: how large are the ranges of macrostygobionts? *Freshwater Biology* 54, 727–744. DOI:10.1111/j.1365-2427.2007.01877.x.
- Trontelj, P., Fišer, C. (2009) Cryptic species diversity should not be trivialized. *Systematics and Biodiversity* 7 (1): 1–3. doi:10.1017/S1477200008002909
- Trontelj, P., Blejec, A., Fišer, C. (2012) Ecomorphological Convergence of Cave Communities. *Evolution*, 66, 12: 3852–3865.
- Väinölä, R., Witt, J. D. S., Grabowski, M., Bradbury, J. H., Jazdzewski, K., Sket, B. (2008) Global diversity of amphipods (Amphipoda; Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia* 595, 241e255. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9020-6>.
- Verovnik, R., Sket, B., Trontelj, P. (2005) The colonization of Europe by the freshwater crustacean *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda) proceeded from ancient refugia i was directed by habitat connectivity. *Molecular Ecology*, 14, 4355–4369. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02745.x>

- Vogt, G. (2013) Abbreviation of larval development and extension of brood care as key features of the evolution of freshwater Decapoda. *Biological Reviews* 88: 81-116.
- Wilhelm, F. M., Venarsky, M. P., Taylor, S. J., Anderson, F. E. (2003) Survival of *Gammarus troglophilus* (Gammaridae) after leg removal: evaluation of a procedure to obtain tissue for genetic analysis of rare and endangered amphipods. *Invertebrate Biology* 122(4): 369-374.
- Wolf, C. (2014) Amphipoda. (In: Martin J.W., J. Olesen & Høeg J.T. (Eds). *Atlas of Crustacean Larvae*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 206-209.
- Wolff, C., Gerberding, M. (2015) "Crustacea": Comparative Aspects of Early Development. In: A. Wanninger (ed.), *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 4: Ecdysozoa II: Crustacea* 39, 39-61. DOI 10.1007/978-3-7091-1853-5_2
- Wray, G. A., Rudolf, A. R. (1991) The evolution of developmental strategy in marine invertebrates. *Trends in ecology & evolution*, 6 (2), 45-50.
- Zagmajster, M., Eme, D., Fišer, C., Galassi, D., Marmonier, P., Stoch, F., Cornu, J. F., Malard, F. (2014) Geographic variation in range size and beta diversity of groundwater crustaceans: insights from habitats with low thermal seasonality. *Global Ecol. Biogeogr.* 23, 1135e1145. <https://doi.org/10.1111/geb.12200>.
- Zakšek, V., Sket, B. & Trontelj, P. (2007) Phylogeny of the pećina shrimp *Troglocaris*: evidence of a young connection between Balkans i Caucasus. *Molecular Phylogenetics i Evolution*, 42, 223–235. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2006.07.009>
- ZooBank.org (2015). urn:lsid:zoobank.org:pub:4383207F-9842-4073-A8CA-ED9067B484C

7. PRILOZI

Prilog A. Tabela sa podacima za lokalitete istraživanih vrsta.

Sp.	Ssp.	Lokalitet u SRB	Koordinate lokaliteta	Literatura
<i>N. adbiptus</i>		Pećina Ravanica	43°58'23.78"N 21°29'52.69"E	XLIX CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE AMPHIPODA. ON THREE NIPHARGUS SPECIES (FAM. GAMMARIDAE) FROM BALKANS G. Karaman 1973
<i>N. bogdani</i>		Grlića pecina(=Vreška pecina), Murtenica Negbina, Zlatibor (900 m.a.n.s.)	43°33'54.96"N 19°47'5.82"E	TWO NEW SPECIES OF THE GENUS NIPHARGUS SCHIÖDTE 1894 (CRUSTACEA AMPHIPODA, NIPHARGIDAE) FROM THE CAVES OF SERBIA (Contribution to the Knowledge of the Antphipoda 248) G. Karaman 2009
<i>N. bozanae</i>	<i>N.b. bozanae</i>	Jama Jamina, selo Rakovica, Zlatibor (990 m.a.n.s.)	43°39'38.26"N 19°47'42.38"E	TWO NEW SPECIES OF THE GENUS NIPHARGUS SCHIÖDTE 1894 (CRUSTACEA AMPHIPODA, NIPHARGIDAE) FROM THE CAVES OF SERBIA (Contribution to the Knowledge of the Antphipoda 248) G. Karaman 2009
	<i>N. b. omnivagus</i>	Izvor reke Pusta, leva pritoka J. Morave, između Niša i Leskovca, pl. Radan	43° 2'2.94"N 21°30'17.05"E	FURTHER INVESTIGATIONS OF THE SUBTERRANEAN GENUS NIPHARGUS SCHIÖDTE, 1849 (FAM. NIPHARGIDAE) IN SERBIA (Contribution to the Knowledge of the Antphipoda 264) G. Karaman 2012.
<i>N. deelemanae</i>	<i>N.d. deelemanae</i>	Držina pećina pored Pirot	43° 5'41.81"N 22°35'38.36"E	THE NEW SPECIES OF FAMILZ GAMMARIDAE FROM YUGOSLAVIA, NIPHARGUS DEELEMANNI N.SP. AND TYPHLOGAMMARUS ALGOR, N. SP. G. Karaman 1973.
	<i>N.d. grex</i>	Šarbanovci, Gornjkovići, pumpa u koritu re Timok na putu Zaječar-Paraćin	43°57'35.73"N 22° 4'34.53"E	ON TWO MEMBERS OF THE GENUS NIPHARGUS SCHIÖDTE, 1849 (CRUSTACEA: NIPHARGIDAE) FROM THE BALKAN PENINSULA, N. DEELEMANNI GREX SSP. N. AND N. JURINACI S. KAR. 1950 (Contribution to the Knowledge of the Antphipoda 271) G. Karaman 2013.
<i>N. ivokaramani</i>		Bunar u selu Prekonog, blizu Svrlijiga (drenažni sistem Svrliškog Timoka)	43°23'40.01"N 22° 6'7.56"E	FURTHER STUDIES ON GENUS NIPHARGUS SCHIÖDTE FROM EUROPE, N. IVOKARAMANI, N. SP. AND N. DANIELOPOLI N. SP. (Contribution to the Knowledge of the Antphipoda 210) GORDAN S. KARAMAN
<i>N. jugoslavicus</i>		Podzemne vode reke Trgoviški Timok, sel Trgovište, Knjaževac	43°33'4.16"N 22°17'13.90"E	ONE NEW SUBTERRANEAN AMPHIPOD FROM YUGOSLAVIA, NIPHARGUS JUGOSLAVICUS, N.SP. (Contribution to the Knowledge of the Antphipoda 124) G. Karaman 1982
<i>N. kragujevensis</i>	<i>N. k. kragujevensis</i>	Podzemne vode u Kragujevcu, izvori, buna	43°58'60.00"N 20°52'60.00"E	TWO SUBTERRANEAN TAXA OF THE FAMILY NIPHARGIDAE, NIPHARGUS KRAGUJEVENSIS S.KARAMAN 1950 AND N. K. REMUS NEW SUBSPECIES (Contribution to the Knowledge of the Antphipoda 209) G. Karaman 1992
	<i>N. k. remus</i>	Fontana iznad sela Prekonog	43°23'27.62"N 22° 5'56.14"E	TWO SUBTERRANEAN TAXA OF THE FAMILY NIPHARGIDAE, NIPHARGUS KRAGUJEVENSIS S.KARAMAN 1950 AND N. K. REMUS NEW SUBSPECIES (Contribution to the Knowledge of the Antphipoda 1929) G. Karaman 1992
<i>N. smederevanus</i>		Smederevo, česma	44°39'59.92"N 20°56'0.07"E	NIPHARGUS SMEDEREVANUS (N. SP.) IZ SEVERNE SRBIJE Stanko L. Karaman Primljeno na I skupu Odeljenja prirodno matematičkih nauka S:A:N:, 27. IV 1948.
<i>N. ravanicanus</i>		Pećina Ravanica	43°58'23.67"N 21°29'52.76"E	XLIX CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE AMPHIPODA. ON THREE NIPHARGUS SPECIES (FAM. GAMMARIDAE) FROM BALKANS G. Karaman 1973.
<i>N. remyi</i>		Izvor Čedovo blizu Sjenice	43°18'25.45"N 20° 0'47.34"E	INVESTIGATIONS ON TWO SUBTERRANEAN SPECIES OF THE FAMILY NIPHARGIDAE (GAMMARIDEA) FROM SERBIA, NIPHARGUS REMYI S. KAR. 1934 AND N. EUSERBICUS, SP. N. (Contribution to the Knowledge of the Antphipoda 266) G. Karaman 2012
<i>N. luka</i>		Čačak, Prijedor, Reni bunari	43°54'37.79"N 20°16'4.44"E	Discovery of a new subterranean member of the family Niphargidae from Serbia, Niphargus luka sp. n. (Contribution to our knowledge of the amphipoda 267) Gordan. S. Karaman. Biologica Serbica
<i>N. euserbicus</i>		Jovanjska pećina, Valjevi	44°15'2.19"N	INVESTIGATIONS ON TWO SUBTERRANEAN SPECIES OF THE FAMILY NIPHARGIDAE

			19°48'23.61"E	(GAMMARIDEA) FROM SERBIA, NIPHARGUS REMYI S. KAR. 1934 AND N. EUSERBICUS, SP. N. (Contribution to the Knowledge of the Artphipoda 266) G. Karaman 2012
<i>N. mirocensis</i>		Rakin ponor, Miroč, Istočna Srbija	44°30'45.11"N 22°16'45.32"E	Petković, M.; Delić, T.; Lučić, L.; Fišer, C. (2015). Description of a new species of Niphargus (Crustacea: Amphipoda: Niphargidae): the first record of a lake ecomorph in the Carpathian Mountains. Zootaxa. 4027 (1): 117–129.
<i>N. serbicus</i>		Podzemne vode, bunari u Čupriji (paratipov reke Pek na putu Golubac-Požarevac; reka Trgoviški Timok blizu sela Trgovište, Valjevo, Čačak	43°55'60.00"N 21°22'0.00"E	NIPHARGUS SERBICUS S. KARAMAN 1960 IN YUGOSLAVIA WITH REMARKS TO THE SUBTERRANEAN AMPHIPODS IN SERBIA (Contribution to the Knowledge of the Amphipoda 209) G. Karaman 1993
<i>N. valachicus</i>		Vodena trava izvučena ribarskom mrežom Godominskom polju kod Smedereva, Buna Makiša u Beogradu,		BEITRAG ZUR KENNTNIS DER AMPHIPODENFAUNA RUMANIENS E. Dobrane and C. Manolache 1933
<i>N. bajuvaricus</i>		Bunari blizu Čačka, Prijedor	43°54'37.79"N 20°16'4.44"E	Taxonomical investigation on <i>N. bajuvaricus</i> Schell. 1932 and its subspecies (Contribution to the knoweledge of the Amphipoda 200)
<i>N. hrabei</i>				
<i>N. illidzensis</i>	N. i. ilidzensis	Avala		O nekim ampfipodama-izopodama Balkana i o njihovoj sistematici, Stanko L. Karaman, SANU, 1950
<i>N. pecarensis</i>		Kragujevac		Über die kleinen Niphargiden- Srpska Kraljevska Akademija, Posebna izdanja, 135, Prirodnjacki i matematički spisi 34, Ohridski zbornik 3: 143-151

Prilog B. Tabela taksonomskih karaktera 22 vrste sa područja Srbije.

vrsta	veličina (mm)	trnovi spoljnog režnja mxI -	gpI-II oblik propodusa	propodus gpI nazubljeni i veliki trnovi	propodus gpI nazubljeni i veliki trnovi	daktilus gpI-sete	plp-broj retinakula	ppIII-VII trnovi daktilusa	ugao eppI-III	ur I	urII	T oblik	T režanj	T (apikalni, lateralni, dorzalni i mezijalni trnovi)
<i>Niphargus adbiptus</i>	9	7 (1-2, 4-6)	blago duži nego širi	1, ?	6	1	6-8	III - 0	zaobljen	1 seta	1 trn	duži nego širi	1/2	3-4/0-1/0-3/0-1
<i>Niphargus bajuvaricus</i>	11	7 (1-2,4-5)	jajast, duži nego širi	2, 1	8	1	3-4	III-VII - 1	ugaoni	1 seta	1 trn+ 1 seta	širi nego duži	(2/3)	2/0/0/0
<i>Niphargus bogdani</i>	13	7 (1)	blago duži nego širi	1, 3	6	9-10	2	III-VII - 1	dosta zaobljen	1 seta	1 trn	blago širi nego duži	1/2	4-5/1-2/0/0
<i>Niphargus bozanae</i>	8	7 (1-3)	blago duži nego širi	1, 2	7	6	2	III-VII - 1	zaobljen	1 seta	2 trna	blago duži nego širi	3/4	3/0-1/2-3/1
<i>Niphargus caspary</i>	6	28 kratkih +8-9 digih češljastih trnova	širi nego duži	1,2	4	2-3	2	III,IV -0; V-VII-1 plumose setae	ugaoni	1-2 trna	1-3 trna	duži nego širi	2/3	3-4+1perjasta seta/1/0/0
<i>Niphargus deelemana</i>	9	7 (1-3)	dug koliko i širok	1, ?	4-5	1	3-4	III-VII - 0	tup	1 seta	2 trna	duži nego širi	3/4	3-4/1/0/0
<i>Niphargus euserbicus</i>	15	7 (1,3)	duži nego širi	1, 4	7	12	2	III-VII - 1	ugaoni	1 seta	trna+1 seta	duži nego širi	2/3	3-4/1-3/1-3/1
<i>Niphargus hrabei</i>	10	7 (?)	dug koliko i širok	1,4	7	?	2	III-1, VII - 4	dosta izvučen	1 trn	2 trna	blago duži nego širi	?	3/1/0/1
<i>Niphargus ilidzensis</i>	25	7 (?)	dug koliko i širok	1, 2-3	?	?	2	III-VII - 4-9	dosta izvučen	1-2 trna	2 trna	blago duži nego širi	2/3	3-4/4-5/2/2-3
<i>Niphargus ivokaramani</i>	5	7 (1-7)	duži nego širi	1, 2	4	1	2- 3	III-VII - 0	zaobljen	1 seta	2 trna	blago duži nego širi	3/4	3/1-2/0-1/0
<i>Niphargus jugoslavicus</i>	8	7 (1,3-4)	duplo duži nego širi sa paralelnim lateralnim stranama	2, ?	4-5	2	2	III-IV - 0, V-VII - 1 plumose setae	Blago izvičen	2 trna	2 trna	duži nego širi	2/3	3/0-1/0/0
<i>Niphargus luka</i>	8	7 (1,3)	duži nego širi	2,1	5	5	2	III, IV, VII - 1	ugaoni	1 seta	3 trna	širi nego duži	1/2	4-6/0/0/0
<i>Niphargus minor</i>	5	7 (?)	duži nego širi	1, 2	4	1	2-4	III-IV - 0, V-VII - 1	izvučen	1 seta	2 trna	duži nego širi	3/4	3-5/1-2/0-1/0
<i>Niphargus mirocensis</i>	20	7 (2-7)	veliki, 25% veličine tela	1, 4	10	10	2	III-IV - 1	oštrar ali ne izvučen	4 trna+ 1 seta	4 trna	širok koliko I dugačak	2/3	4-5/0/1/0
<i>Niphargus kragujevensis</i>	7	7 (1-5)	blago duži nego širi	1, 3	4-5	1	3-6	III-VII - 0	zabljen	1 seta	1 trn	blago duži nego širi	3/4	3-4/1-2/0/0
<i>Niphargus pecarensis</i>	9	7 (1-4)	širi nego duži	1, 2	4	1	3-4	III-IV - 0 V-VII - 1	dosta zaobljen	1 seta	1 seta	širi nego duži	2/3	1-3/1-2/0/0
<i>Niphargus ravanicanus</i>	12	7 (1,4)	blago duži nego širi	?, 3-4	5	2-3	2	III-VII - 1	tup	?	?	širi nego duži	1/2	3/2/0/1

<i>Niphargus remyi</i>	14	8-9 (1-2)	širi nego duži	1, 3	6-8	10	2	III-VII - 1	ugaoni	1 trn+ 1 seta	3 trna	širi nego duži	2/3	5/2-3/0/0
<i>Niphargus remus</i>	10	7 (2-5)	blago duži nego širi	1, 3	4	1	3-6	III-VII - 0	zabolje	1 seta	1 trn	blago duži nego širi	2/3	4-5/1,3/0/0
<i>Niphargus serbicus</i>	6	7 (1-3)	duži nego širi	1, 1-4	4	1	2-3	III-VII - 1	ugaoni	1 seta	1 seta	duži nego širi	3/4	2+1perjasta seta/0/0/0
<i>Niphargus smederevanus</i>	11	7 (1-3)	blago duži nego širi	1, 3	6	6-7		III-IV - 2, V- VII - 1	oštar ali ne izvučen	1 trn	1 sp+1 se	širi nego duži	2/3	3/1-2/0-1/2-4
<i>Niphargus valachicus</i>	15	7 (1-3)	blago duži nego širi	1, 2-3	7-8	8-10	2-3	III-IV - 6-10	dosta izvučen	1 trn	1 trn	dugačak koliko i širok	1/2	3/1/1/0

Iz: Petković M., Miličić D., Tomić V., Makarov S. 2020. Checklist of the genus *Niphargus* Schiödte, 1849 (Amphipoda: Niphargidae) in Serbia, with some remarks on their distributions // Arthropoda Selecta.

Vol.29. No.4. P.433–442.

Prilog C. Rezultati merenja karaktera praćenih tokom ontogenije.

Velicina tela	Dužina antene	Dužina egzopodita uropode I	Dužina endopodita uropode I	Dužina uropode III
2.36	0.86	11.31	1.64	3.09
2.66	0.9	11.09	1.54	2.72
3.52	1.69	9.71	1.56	2.8
4.11	1.95	11.03	1.59	2.42
4.17	1.25	9.77	1.49	2.32
4.68	1.97	11.66	1.35	2.28
5.22	1.47	11.54	1.38	2.43
5.39	2.2	9.83	1.43	2.57
5.79	2.32	10.06	1.49	2.14
5.81	2.19	9.89	1.42	2.15
6.89	2.15	9.89	1.38	2.26
7.01	2.76	10.8	1.42	2.21
7.17	2.42	10.11	1.25	1.99
7.45	2.71	10.29	1.3	1.86
7.76	2.85	10.06	1.29	1.79
8.22	2.41	8.8	1.23	1.68
10.61	4.19	8.34	1.37	1.68
11.49	3.85	9.54	1.4	1.42
12.05	4.36	8.74	1.29	1.26
12.35	3.83	8.11	1.28	1.19
12.36	3.86	6.23	1.06	1.3
12.9	4	6.8	0.81	1.24
13.25	3.9	7.2	0.8	1.03
13.86	4.29	6.86	0.91	0.8
14.02	4.31	7.2	0.8	1.11
15.79		4.91	0.92	1.07
19.05		5.83	0.87	0.8
19.44		5.77	0.68	0.76
21.13		4.57	0.64	0.86
21.2		4.74	0.69	0.71
21.4		3.31	0.44	0.72
22.02		4.69	0.45	0.8
22.22		4.4	0.46	0.45
22.48		3.6	0.46	0.57
23.4		3.6	0.6	0.74
23.86		4.29	0.47	0.66
24.17		3.2	0.37	0.36
24.67		2.51	0.47	0.45
25.04		3.77	0.36	0.22
25.57		2.34	0.47	0.39
25.83		2.51	0.31	0.17
26.1		3.03	0.19	0.16
26.5		3.43	0.2	0.53
26.64		2.69	0.27	0.5
28.26		2.63	0.17	0.47
28.38		2.29	0.29	0.31

BIOGRAFIJA AUTORA

Matija Lj. D. Petković, diplomirani biolog, rođen 26. septembra 1988. godine u Valjevu. Osnovnu i srednju školu završio u Valjevu. Osnovne akademske studije na Biološkom fakultetu, Univezitetu u Beogradu, upisao 2007. godine a diplomirao 2013. godine sa srednjom ocenom 7.47. Master akademske studije upisao 2013. godine a diplomirao 2014. godine sa srednjom ocenom 9.67. Iste godine je upisao doktorske studije na Biološkom fakultetu, Univezitetu u Beogradu (modul Biologija razvića životinja).

Član je društva istraživača „Vladimir Mandić-Manda“ iz Valjeva, Gorske službe spasavanja Srbije i Srpskog biološkog društva. Osnovao je speleološku organizaciju Estavela.

Organizovao je dve naučno-istraživačke ekspedicije, Srbija–Beljanica 2014 i Crna Gora–Kučka korita 2015, kao i učestvovao na više međunarodnih speleoloških ekspedicija. Istražio je najdublje vrelo (vrelo Krupaje), objekat sa najviše sifona (Potpećka pećina), najduži sifon (Pravi vir) na teritoriji Srbije i najduži speleološki objekat (Pećina nad Vražjim Firovima) u Crnoj gori.

Do sada je objavio šesnaest naučnih radova u međunarodnim ili nacionalnim časopisima. Oblast istraživanja obuhvata taksonomiju, sistematiku, filogeniju i biogeografiju klase Malacostraca, kao i biospeleologiju. Govori engleski i francuski jezik.

Изјава о ауторству

Име и презиме аутора Матија Петковић

Број индекса Б3029/2014

Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

Ontogenija i filogenetski odnosi vrsta roda Niphargus Schiödte, 1947 (Crustacea: Amphipoda: Niphargidae) sa područja Srbije

- 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, 27.03.2023.



Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора Матија Петковић

Број индекса Б3029/2014

Студијски програм Биологија развића животиња

Наслов рада Ontogenija i filogenetski odnosi vrsta roda Niphargus

Schiödte, 1947 (Crustacea: Amphipoda: Niphargidae) sa područja

Srbije

Ментори др Драгана Миличић, ванредни професор Универзитет

у Београду – Биолошки факултет и др Владимир Томић, ванредни

професор Универзитет у Београду – Биолошки факултет

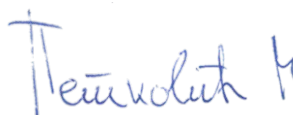
Изјављујем да је штампана верзија мог докторског рада истоветна електронској верзији коју сам предао/ла ради похрањивања у **Дигиталном репозиторијуму Универзитета у Београду**.

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, 27.03.2023.



Изјава о коришћењу

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

Ontogenija i filogenetski odnosi vrsta roda Niphargus Schiödte, 1947 (Crustacea: Amphipoda: Niphargidae) sa područja Srbije

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, 27.03.2023.



1. **Ауторство.** Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце, чак и у комерцијалне сврхе. Ово је најслободнија од свих лиценци.

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

3. **Ауторство – некомерцијално – без прерада.** Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела. У односу на све остале лиценце, овом лиценцом се ограничава највећи обим права коришћења дела.

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

5. **Ауторство – без прерада.** Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела.

6. **Ауторство – делити под истим условима.** Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада. Слична је софтверским лиценцама, односно лиценцама отвореног кода.