

UNIVERZITET U BEOGRADU
BIOLOŠKI FAKULTET

Nikola R. Vesović

MORFOLOŠKA STUDIJA PIGIDIJALNIH
ŽLEZDA I ANALIZA HEMIJSKOG
SASTAVA NJIHOVIH SEKRETA KOD
ODABRANIH VRSTA TRČULJAKA
(INSECTA: COLEOPTERA: CARABIDAE)

Doktorska disertacija

Beograd, 2019.

UNIVERSITY OF BELGRADE
FACULTY OF BIOLOGY

Nikola R. Vesović

MORPHOLOGICAL STUDY OF THE
PYGIDIAL GLANDS AND ANALYSIS OF
THE CHEMICAL COMPOSITION OF THE
SECRETIONS OF SELECTED GROUND
BEETLE SPECIES (INSECTA:
COLEOPTERA: CARABIDAE)

Doctoral dissertation

Belgrade, 2019

Mentor:

Dr Srećko Ćurčić, redovni profesor
Univerzitet u Beogradu - Biološki fakultet

Članovi Komisije:

Dr Srećko Ćurčić, redovni profesor
Univerzitet u Beogradu - Biološki fakultet

Dr Vesna Perić-Mataruga, naučni savetnik
Univerzitet u Beogradu - Institut za biološka istraživanja „Siniša Stanković“

Dr Ljubodrag Vujisić, docent
Univerzitet u Beogradu - Hemijski fakultet

Datum odbrane: __. __. 2019.

Zahvalnica

Ova doktorska disertacija je urađena na Katedri za zoologiju beskičmenjaka i entomologiju, Instituta za zoologiju, Univerziteta u Beogradu – Biološkog fakulteta, uz finansijsku podršku Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja Republike Srbije (projekat „Ontogenetska karakterizacija filogenije bioraznovrsnosti“, evidencioni broj 173038). Eksperimentalni deo rada sproveden je u Institutu za zoologiju Univerziteta u Beogradu - Biološkog fakulteta, u Laboratoriji za instrumentalnu analizu Univerziteta u Beogradu - Hemijskog fakulteta i u Institutu za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ Univerziteta u Beogradu.

Veliku zahvalnost dugujem mentoru prof. dr Srećku Ćurčiću na pomoći i korektnom odnosu tokom čitavih doktorskih studija, naročito tokom izrade ove doktorske disertacije, kako u njenoj eksperimentalnoj fazi, tako i tokom samog pisanja.

Iskreno se zahvaljujem i članovima Komisije, naučnom savetniku dr Vesni Perić-Matarugi iz Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ u Beogradu i docentu dr Ljubodragu Vujisiću sa Hemijskog fakulteta u Beogradu čija su znanja, ideje i posvećenost radu umnogome doprineli kvalitetu ove doktorske disertacije.

Zahvalnost takođe dugujem i dr Larisi Ilijin (Institut za biološka istraživanja „Siniša Stanković“, Beograd), Marini Todosijević (Hemijski fakultet, Beograd), prof. dr Zori Dajić Stevanović i Radenku Radoševiću (Poljoprivredni fakultet, Beograd), dr Draganu Antiću (Biološki fakultet, Beograd) za svoje profesionalne doprinose u prethodnih nekoliko godina.

Zahvaljujem se svojim dragim kolegama, članovima Katedre za zoologiju beskičmenjaka i entomologiju Instituta za zoologiju Biološkog fakulteta u Beogradu na brojnim savetima i sugestijama koje sam dobijao tokom doktorskih studija.

Zahvalan sam članovima uže i šire porodice, kao i iskrenim prijateljima, koji su mi bili podrška na ovom putu.

Disertaciju posvećujem svojim roditeljima, Milici i Radoslavu, za višedecenijsko požrtvovanje i strpljenje, beskrajnu podršku bez obzira na okolnosti i nesagledivo poverenje koje mi kontinuirano ukazuju.

Autor

Morfološka studija pigidijalnih žlezda i analiza hemijskog sastava njihovih sekreta kod odabranih vrsta trčuljaka (Insecta: Coleoptera: Carabidae)

REZIME

Kao odgovor na terestrični način života, zglavkari, a naročito insekti, su razvili niz adaptacija koje su omogućile najpre opstanak, a potom i kolonizaciju gotovo svih ekoloških niša u novoj sredini. Insekti su ekstremno diverzifikovana grupa organizama zahvaljujući svakako i činjenici da poseduju veliki biohemijski potencijal. Sekreti koje proizvode insekti imaju najrazličitije namene: u pitanju su iritanti i/ili repelenti protiv predatora, otrovi za imobilizaciju i ubijanje plena, feromoni, itd. Svi pomenuti hemijski produkti, sa ulogom u intra- i interspecijskim interakcijama su najčešće sekundarni metaboliti, tj. produkti poreklom od jedinjenja koja učestvuju u primarnim biohemijskim procesima nastalim različitim hemijskim transformacijama.

Veliki asortiman antipredatorske odbrane trčuljaka podrazumeva morfološke, ponašajne i biohemijske strategije. Hemijska odbrana je izuzetno efikasna kod adultnih trčuljaka i podrazumeva izbacivanje produkata pigidijalnih žlezda u vidu odbrambenih sekreta. Pigidijalne žlezde kao parne dorzalne invaginacije telesnog zida u posteriornom delu abdomena su univerzalno prisutne kod Carabidae i ostalih pripadnika nadporodice Caraboidea. Svaka žlezda se sastoji od agregacije sferičnih ili manje-više izduženih sekretornih lobusa (acinusa), u kojima su sekretorne ćelije raspoređene oko centralnog (aksijalnog) sabirnog lumena. Sekreti se dalje sprovode dugim, glavnim sabirnim kanalom do rezervoara za skladištenje. Zidovi rezervoara su obloženi glatkom muskulaturom i promenljive su debljine. Rezervoar se sužava u cilindričnu cev (eferentni kanal), koja se otvara u spoljašnju sredinu.

Komponente sekreta detektovane hemijskim analizama moguće je grupisati u deset glavnih kategorija: (1) hinoni, (2) aldehidi, (3) alkoholi, (4) estri, (5) fenoli, (6) karboksilne kiseline, (7) ketoni, (8) monoterpeni, (9) nitrili i (10) ugljovodonici.

Ciljevi ove doktorske disertacije usmereni su na dopunjavanje i proširivanje znanja o građi egzokrinih pigidijalnih žlezda i hemijskom sastavu njihovih sekreta kod trčuljaka.

U ovoj studiji su analizirane adultne jedinke 27 vrsta trčuljaka iz 13 rodova i pet potporodica sakupljene na teritorijama Srbije i Crne Gore. Isključivo morfološka

karakterizacija pigidijalnih žlezda vršena je kod 15 vrsta, a analizan hemijski sastav sekreta kod četiri vrste, dok su obe analize sprovedene kod osam vrsta.

Morfološki deo studije urađen je pomoću svetlosne mikroskopije, dok je za hemijske analize korišćena hibridna tehnika gasna hromatografija sa masenom spektrometrijom (GC-MS). Analizirana je morfo-anatomija pigidijalnih žlezda, kao i njihova histološka struktura. Neke vrste su po prvi put analizirane u ovom kontekstu, dok su za druge vrste koje su ranije hemijski analizirane po prvi put dati prikazi pigidijalnih žlezda.

Analizom hemijskog sastava sekreta pigidijalnih žlezda 12 odabranih vrsta trčuljaka iz šest rodova i četiri potporodice, detektovano je ukupno 52 različita jedinjenja (51 identifikovano i jedno neidentifikovano). Najjednostavnija smeša jedinjenja u sekretu konstatovana je kod vrste *Carabus montivagus* Palliardi, 1825 (dve komponente), dok je najsloženija smeša jedinjenja detektovana u sekretu visokoevoluirane troglobiontne vrste *Pheggomisetes globiceps* Buresch, 1925 (čak 32 komponente).

Naposletku, koristeći podatke iz literaturnih izvora, uključujući i podatke iz ove disertacije, dato je sumiranje svih analiza hemijskog sastava sekreta pigidijalnih žlezda adultnih trčuljaka (494 vrste iz 179 rodova i 24 potporodice).

Budući da je na svetskom nivou hemijski okarakterisan sekret tek 1,24% vrsta trčuljaka, a još je manji postotak onih vrsta kod kojih su žlezde morfološki okarakterisane, svakako je na budućim istraživanjima taj kolosalni zadatak da se značajno unapredi naše poznavanje hemijskog arsenala trčuljaka, kao i morfo-funkcionalne osnove koja stoji iza njega.

Ključne reči: Carabidae, morfologija i anatomija, pigidijalne žlezde, alomonski sekreti, GC-MS.

Naučna oblast: Biologija

Uža naučna oblast: Morfologija, sistematika i filogenija životinja

UDK broj: [591.14+591.572.5]:595.762(043.3)

Morphological study of the pygidial glands and analysis of the chemical composition of the secretions of selected ground beetle species (Insecta: Coleoptera: Carabidae)

ABSTRACT

In response to the terrestrial lifestyle, arthropods (especially insects) developed a series of adaptations that firstly enabled the survival, and then the colonization of almost all ecological niches in the new environment. Insects are an extremely diversified group also due to the fact that they have a great biochemical potential. Secretions produced by insects have a variety of uses: irritants and/or repellents against predators, immobilization and killing of prey, pheromones, etc. All of the mentioned chemical products with the role in intra- and interspecific interactions are usually secondary metabolites, i.e., products originated from compounds that participate in primary biochemical processes by different chemical transformations.

A large assortment of antipredator defense of ground beetles involves morphological, behavioral and biochemical strategies. An extremely effective way of defending against predators in adult beetles is via chemicals which are discharged as pygidial gland products in the form of defense secretions. Pygidial defensive glands are dorsal body wall invaginations in the posterior part of the abdomen, and are universally present in Carabidae and other members of the Caraboidea superfamily. Each gland consists of an aggregation of spherical or more or less elongate secretory lobes (acini), in which secretory cells are arranged around the central (axial) collecting lumen. Secretions are further transported by a long main collecting canal to a storage reservoir. The reservoir walls are coated with smooth muscles of variable thicknesses. The reservoirs are continuing into cylindrical tubes (efferent ducts) which open into the environment.

Chemical components of the pygidial secretions in Carabidae can be grouped into ten main categories: (1) quinones, (2) aldehydes, (3) alcohols, (4) esters, (5) phenols, (6) carboxylic acids, (7) ketones, (8) monoterpenes, (9) nitriles, and (10) hydrocarbons.

The goals of this doctoral dissertation are focused on complementing and expanding knowledge on the morphological structure of exocrine pygidial glands and the chemical composition of their secretions in ground beetles.

In this study, adult individuals of 27 species and 13 genera from five subfamilies of ground beetles collected on the territories of Serbia and Montenegro were analyzed. Only morphological characterization of the pygidial glands was performed for 15 species, the chemical composition of the secretions in four species is analyzed, while both analyzes were carried out for eight species.

The morphological part of the study was done using light microscopy, while for chemical analyzes a hybrid technique was used – gas chromatography with mass spectrometry (GC-MS). Pygidial glands were analyzed both morpho-anatomically and histologically. Some species have been analyzed for the first time in this context, while for other species that have previously been chemically analyzed only pygidial glands have been shown for the first time.

By analyzing the chemical composition of the secretions of the pygidial glands, a total of 52 different compounds (51 identified and one unidentified) were detected in 12 selected species of six genera and four subfamilies of ground beetles. The simplest mixture of the compounds in the secretion was found in the species *Carabus montivagus* Palliardi, 1825 (two components), while the most complex is detected in the highly evolved troglobitic species *Pheggomisetes globiceps* Buresch, 1925 (as much as 32 components).

At the end, using data from literature sources and including data from this dissertation, a summary of all analyzes of the secretions of pygidial glands of adult ground beetles is given (a total of 494 species from 179 genera and 24 subfamilies).

Since pygidial gland secretions of ground beetles are chemically characterized in only 1.24% of species, and even smaller is the percentage of the species whose glands are morphologically characterized, the colossal task to significantly improve our knowledge on the chemical arsenal of ground beetles as well as the morpho-functional basis behind is definitely on the future studies.

Key words: Carabidae, morphology and anatomy, pygidial glands, allomonal secretions, GC-MS.

Scientific field: Biology

Scientific subfield: Animal Morphology, Systematics and Phylogeny

UDC number: [591.14+591.572.5]:595.762(043.3)

SADRŽAJ

| | |
|---|-----------|
| 1. UVOD | 1 |
| 1.1. Mehanizmi hemijske odbrane kod zglavkara | 1 |
| 1.2. Odbrambeni sekreti insekata – hemijski sastav i efikasnost | 3 |
| 1.3. Odbrambena jedinjenja i tipovi hemijske odbrane kod Coleoptera | 8 |
| 1.4. Opšte odlike porodice Carabidae | 10 |
| 1.4.1. Morfologija, anatomija i razviće trčuljaka | 10 |
| 1.4.2. Sistematika i filogenija trčuljaka | 15 |
| 1.4.3. Odbrana trčuljaka od predatora | 18 |
| 1.5. Pigidijalne žlezde vrsta porodice Carabidae – morfološka građa i hemijski sastav sekreta | 19 |
| 2. CILJEVI RADA | 25 |
| 3. MATERIJAL I METODE..... | 26 |
| 3.1. Sakupljanje odabranih vrsta porodice Carabidae | 26 |
| 3.2. Disekcija i morfo-anatomske analize pigidijalnih žlezda trčuljaka | 32 |
| 3.3. Histološke analize pigidijalnih žlezda trčuljaka | 33 |
| 3.4. Hemijske analize | 34 |
| 3.4.1. Hemikalije i reagensi | 34 |
| 3.4.2. Ekstrakcija organskim rastvaračem | 34 |
| 3.4.3. Hemijska derivatizacija (reakcija silanizovanja) | 35 |
| 3.4.4. Gasna hromatografija - masena spektrometrija (GC-MS) | 36 |
| 3.4.5. Identifikacija jedinjenja | 36 |
| 4. REZULTATI | 38 |
| 4.1. Morfološka građa pigidijalnih žlezda i hemijski sastav sekreta odabranih vrsta potporodice Carabinae | 38 |
| 4.1.1. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Calosoma sycophanta</i> | 38 |
| 4.1.2. Jedinjenja sekreta vrste <i>C. sycophanta</i> | 40 |
| 4.1.3. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Calosoma inquisitor</i> | 41 |
| 4.1.4. Jedinjenja sekreta vrste <i>Carabus caelatus</i> | 42 |
| 4.1.5. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Carabus cancellatus</i> | 43 |
| 4.1.6. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Carabus convexus</i> | 44 |
| 4.1.7. Jedinjenja sekreta vrste <i>C. convexus</i> | 46 |
| 4.1.8. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Carabus coriaceus</i> | 47 |
| 4.1.9. Jedinjenja sekreta vrste <i>C. coriaceus</i> | 49 |
| 4.1.10. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Carabus intricatus</i> | 50 |
| 4.1.11. Jedinjenja sekreta vrste <i>C. intricatus</i> | 50 |
| 4.1.12. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Carabus montivagus</i> | 52 |
| 4.1.13. Jedinjenja sekreta vrste <i>C. montivagus</i> | 53 |
| 4.1.14. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Carabus ullrichii</i> | 53 |
| 4.1.15. Jedinjenja sekreta vrste <i>C. ullrichii</i> | 54 |
| 4.1.16. Jedinjenja sekreta vrste <i>Carabus violaceus</i> | 55 |
| 4.2. Morfološka građa pigidijalnih žlezda odabranih vrsta potporodice Harpalinae | 56 |
| 4.2.1. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Harpalus atratus</i> | 56 |

| | |
|---|------------|
| 4.2.2. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Harpalus dimidiatus</i> | 57 |
| 4.2.3. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Ophonus ardosiacus</i> | 58 |
| 4.2.4. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Ophonus puncticollis</i> | 59 |
| 4.2.5. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Pseudoophonus rufipes</i> | 60 |
| 4.3. Morfološka građa pigidijalnih žlezda i hemijski sastav sekreta odabranih vrsta potporodice Platyninae | 60 |
| 4.3.1. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Laemostenus cavicola</i> | 61 |
| 4.3.2. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Laemostenus punctatus</i> | 61 |
| 4.3.3. Jedinjenja sekreta vrste <i>L. punctatus</i> | 63 |
| 4.3.4. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Platynus scrobiculatus</i> | 64 |
| 4.4. Morfološka građa pigidijalnih žlezda i hemijski sastav sekreta odabranih vrsta potporodice Pterostichinae | 65 |
| 4.4.1. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Abax parallelepipedus</i> | 65 |
| 4.4.2. Jedinjenja sekreta vrste <i>A. parallelepipedus</i> | 66 |
| 4.4.3. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Amara saphyrea</i> | 67 |
| 4.4.4. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Molops piceus</i> | 68 |
| 4.4.5. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Pterostichus brucki</i> | 69 |
| 4.4.6. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Pterostichus cylindricus</i> | 70 |
| 4.4.7. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Pterostichus melas</i> | 71 |
| 4.4.8. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste <i>Pterostichus nigrita</i> | 72 |
| 4.5. Hemijski sastav sekreta odabranih vrsta potporodice Trechinae | 73 |
| 4.5.1. Jedinjenja sekreta vrste <i>Duvalius milutini</i> | 73 |
| 4.5.2. Jedinjenja sekreta vrste <i>Pheggomisetes globiceps</i> | 74 |
| 5. DISKUSIJA | 77 |
| 5.1. Usporedna građa pigidijalnih žlezda analiziranih vrsta trčuljaka | 77 |
| 5.1.1. Morfologija pigidijalnih žlezda vrsta potporodice Carabinae | 77 |
| 5.1.2. Morfologija pigidijalnih žlezda vrsta potporodice Harpalinae | 79 |
| 5.1.3. Morfologija pigidijalnih žlezda vrsta potporodice Platyninae | 80 |
| 5.1.4. Morfologija pigidijalnih žlezda vrsta potporodice Pterostichinae | 81 |
| 5.2. Hemotaksonomske implikacije i uloga identifikovanih jedinjenja sekreta pigidijalnih žlezda odabranih vrsta trčuljaka | 82 |
| 5.2.1. Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda vrsta potporodice Carabinae | 82 |
| 5.2.2. Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda vrsta potporodice Platyninae | 88 |
| 5.2.3. Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda vrsta potporodice Pterostichinae | 89 |
| 5.2.4. Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda vrsta potporodice Trechinae | 90 |
| 5.2.5. Uloga identifikovanih jedinjenja sekreta pigidijalnih žlezda odabranih vrsta trčuljaka | 92 |
| 5.2.6. Trenutno stanje poznavanja hemijskog sastava sekreta kod trčuljaka..... | 95 |
| 6. ZAKLJUČCI | 123 |
| 7. LITERATURA | 126 |
| Internet adrese | 147 |

1. UVOD

1.1. Mehanizmi hemijske odbrane kod zglavkara

Prijem hemijskih draži (hemorepcija) univerzalna je odlika živih bića, koja su ujedno i emiteri hemijskih signala koje drugi organizmi mogu da detektuju. Potencijal za ovakav tip interakcija među organizmima (razmena hemijskih signala) veoma je eksploatisan tokom evolucije. Posledično, organizmi iz najrazličitijih taksonomskih grupa su koevoluirali i razvili niz međuzavisnosti u mnogim adaptivnim kontekstima (Eisner & Meinwald, 1966).

Zglavkari (Arthropoda) su filum životinja koji objedinjuje oko milion poznatih vrsta (preko 80% vrsta svih životinja) i sasvim sigurno veliki broj još uvek nepoznatih vrsta, pa se zbog toga smatraju najuspešnijom recentnom grupom organizama na planeti (Ødegaard, 2000; Stork et al., 2015). Izuzetan uspeh zglavkara, odnosno njihova diverzifikacija pre svega u terestričnom okruženju, visoko je korelisan sa njihovom sposobnošću da produkuju široku paletu prirodnih produkata koji kao hemijski signali posreduju u intra- i interspecijskim komunikacijama (Blum, 1981, 1987; Whitman et al., 1990, Hoffmann et al., 2006). Mnogobrojni žlezdani produkti zglavkara koji učestvuju u hemijskoj komunikaciji označeni su kao semiohemikalije (Blum, 1981, 1987). Do sada je izolovano i identifikovano više od 3,500 ovih jedinjenja kod hiljada vrsta iz gotovo svakog reda insekata (El-Sayed, 2018). Semiohemikalije mogu da se podele na feromone i alelohemikalije (alomoni, kairomoni i sinomoni) (Brown et al., 1970; Wood, 1982; Sbarbati & Osculati, 2006). Kod interspecijskih hemijskih komunikacija, kairomoni su hemijski signali koji štete svom emiteru a koriste recipijentu, dok su sinomoni hemijski signali od kojih benefite imaju kako emiteri, tako i recipijenti (Brown et al., 1970; Sbarbati & Osculati, 2006). Hemijski signali koji omogućavaju komunikaciju jedinki iste vrste označavaju se kao feromoni (Karlson & Butenandt, 1959). Ove supstance učestvuju u regulaciji reprodukcije i socijalne organizacije, kao i mnogih drugih važnih aktivnosti. U zavisnosti od funkcije koju vrše, feromoni mogu da se podele u nekoliko potkategorija: polni, alarmni, agregacijski, obeleživači teritorija, itd. (Bossert & Wilson, 1963). Alelohemikalije su heterogena grupa hemijskih signala odgovornih za najrazličitije interspecijske interakcije. Bilo da se radi od koegzistenciji u harmoniji (mutualističke asocijacije) ili pak konfliktu (odnosi predator-plen ili

parazitoid-domaćin), ogromne su šanse da su dve vrste međusobno blisko asocirane izvesnim vidom hemijske komunikacije (Eisner & Meinwald, 1966). Suštinski, svi organizmi su uključeni u emisiju/recepciju hemijskih signala interspecijskog porekla, o čemu ima malo naučnih informacija, premda postoje brojni primeri veoma dobro proučenih interakcija kod nekih grupa (Heil et al., 2010; Günther et al., 2015). Dokumentovani su mnogi detalji o mehanizmima hemijskih interakcija između predatora i plena. Alomoni ili odbrambene supstance, bilo da potiču od zglavkara ili neke druge grupe organizama, predstavljaju hemijske signale korisne za emitera, a koji za predatore (recipijente) u krajnjoj instanci imaju negativne posledice i znače povlačenje/zaobilaznje potencijalnog plena. Opšte poznat je primer hemijske odbrane kod tvorova, koji nedvosmisleno i sa velikim procentom uspešnosti svojim agresivnim hemijskim signalom odbijaju potencijalne napadače. Sličnih analogija kod zglavkara je nebrojeno mnogo. Štaviše, hemijska odbrana Arthropoda, odnosno njihov biohemijski potencijal, verovatno je najveći ne samo među životinjama, nego i u čitavom živom svetu (Eisner & Meinwald, 1966). Blum (1981) navodi nekoliko tipova hemijski baziranih mehanizama za odbranu kod zglavkara: pomoću sekreta pljuvačnih žlezda, repelenata egzokrinog porekla, sekretorne pene, hemolimfe kao odbrambenog agensa, egzokrinih sekreta sa prirodnim produktima biljnog porekla i crevnih eksudata sa prirodnim produktima poreklom takođe od biljaka.

Mehanizmi hemijske odbrane uočeni su kod više od polovine redova recentnih Arthropoda (Whitman et al., 1990). Među redovima paukolikih zglavkara, izdvajaju se svakako kosci (Opiliones), koji u svojim parnim prozomalnim žlezdama proizvode smeše ketona i hinona, koji se oslobađaju curenjem, raspršivanjem ili pomoću posebnih kutikularnih žljebova (Raspotnig et al., 2015). Među stonogama, ogromna većina pripadnika klase Diplopoda ima dobro razvijene parne ozopore na bokovima telesnih segmenata i u situacijama kada su ugrožene, u spoljašnju sredinu ispuštaju složenu mešavinu jedinjenja. Kod Julida, ova jedinjenja generalno mogu da se podele na hinonske derivate i nehinonske komponente (Sekulić, 2014; Vujisić et al., 2014). Kod nekih Glomerida, odbrambena smeša se sastoji od veoma potentnih sekreta proteinske prirode u kombinaciji sa alkaloidima (Meinwald et al., 1966). Ipak, insekti se među zglavkarima naročito ističu kao grupa koja svojom biohemijskom raznovršnošću, slično kao i u taksonomskom smislu, nema konkurenciju.

1.2. Odbrambeni sekreti insekata – hemijski sastav i efikasnost

Kod insekata je detektovano i identifikovano na stotine jedinjenja koja su okarakterisana kao alomonska. Većina ih je sa ekstremno neprijatnim mirisom i ukusom, izazivaju različita fizička i fiziološka oštećenja ili imaju toksična svojstva, a nekada deluju i sinergistički sa drugim aktivnim supstancama iz sekreta. Osim njihove zajedničke uloge u odbrani, nemaju nekih sličnosti što se hemijskog sastava tiče, s obzirom da mogu da budu poreklom od najrazličitijih jedinjenja, uključujući organske kiseline, alkohole, ketone, aldehide, estre, laktone, ugljovodonike, terpene, fenole, hinone, hidrohinone, amine, alkaloidne, sumporna jedinjenja, steroide, polisaharide, peptide i proteine. Sekreti na bazi aldehida koje oslobađaju smrdibube (Pentatomidae, Hemiptera) predstavljaju mirisnu barijeru čiji se intenzitet mnogostruko povećava prilikom kontakta sa predatorom. Otrovi insekata su specijalizovani i veoma efektivni alomoni koji se tipično sastoje od vodorastvorljivih komponenata (npr. proteina) koje se ubrizgavaju u telo napadača. Efektivnost alomonskih jedinjenja pojedinih insekata poslužila je da ti insekti dobiju prigodne narodne nazive („smrdibube“, „bube bombarderi“, „pčele ubice“, „vatreni mravi“, „metak mravi“, dok su termini stršljen ili osa iz sličnih razloga u narodu postali asocirani sa strahom i bolom) (Schmidt, 2009).

Kao odgovor na terestrični način života, insekti su razvili niz adaptacija koje su im omogućile opstanak, a potom i zauzimanje gotovo svih ekoloških niša u pomenutoj sredini (Vesović, 2013). Insekti su uspešna grupa svakako zahvaljujući i činjenici da poseduju veliku „biohemijsku raznovrsnost“. Naime, sekreti koje proizvode insekti imaju najrazličitije namene: iritanti i/ili repelenti protiv predatora, otrovi za imobilizaciju i ubijanje plena, feromoni, itd. Svi pomenuti hemijski produkti sa ulogom u intra- i interspecijskim interakcijama su najčešće sekundarni metaboliti, tj. produkti poreklom od jedinjenja koja učestvuju u primarnim biohemijskim procesima nastala različitim hemijskim transformacijama. Jedan od primera je aminokiselina tirozin kao prekursor za biosintezu hinonskih jedinjenja kod bubašvaba i tvrdokrilaca koja imaju potvrđenu alomonsku ulogu (Eisner & Meinwald, 1995). Međutim, česti su i primeri da insekti ne sintetišu alomonska jedinjenja *de novo*, već ih dobijaju iz svoje hrane (biljne ili životinjske) sekvencijom postojećih jedinjenja. Primer za ovakav način snabdevanja alomonskim jedinjenjima je kod biljne zolje *Neodiprion sertifer* (Geoffroy,

1785), koja akumulira terpenoide poreklom iz asimilacionih organa belog bora (Blum, 1981).

Insekti oslobađaju širok spektar isparljivih materija različitih olfaktornih svojstava (Tabela 1), koje utiču na ponašanje drugih životinja (Blum, 1981; Whitman et al., 1990; Eisner & Meinwald, 1995). Alomoni se jednostavno definišu kao odbrambene supstance, dok su ih Eisner & Meinwald (1995) definisali kao supstance koje su povoljne za njihovog producenta, a štetne po njihovog recipijenta. Zaista, većina alomonskih sekreta se koristi u svrhu odbrane, međutim, ima i retkih slučajeva kada oni mogu da služe i za ispoljavanje agresije (Blum, 1996). Odavno je primećeno da su određeni alomoni hemijski izuzetno slična, skoro identična jedinjenja kao neki alarmni ili polni feromoni. Zbog ove činjenice je i pretpostavljeno da je u ranoj evoluciji insekata odbrambena uloga ovih jedinjenja bila primarna, a da su sekundarno od odbrambenih jedinjenja nastala i ona sa feromonskim funkcijama (Blum, 1996).

Sinteza alomonskih supstanci kod insekata najčešće se odvija u žlezdama ektodermalnog porekla (specijalizovani derivati epidermisa). Spoljašnje ekskretorne pore ovakvih žlezda su često teško uočljive, dok su unutrašnji invaginirani delovi značajne zapremine, što se lako i konstatuje prilikom disekcija. Generalno, žlezdani sistemi se sastoje od sekretornih i skladišnih delova, s tom razlikom da se oni nalaze ili u neposrednom kontaktu ili su pak udaljeni. U drugom slučaju, postoje dovodni kanali koji sprovode sekret od mesta njegove produkcije do mesta čuvanja (Forsyth, 1972; Vesović et al., 2017). Sekretorni deo žlezde čine agregacije ćelija izuzetno složene građe. Žlezde mogu da budu neparne, parne ili serijski raspoređene. Što se tiče položaja na telu, u zavisnosti od grupe insekata, razvojnog stadijuma, itd., razvijene su na glavi, grudima ili abdomenu (Eisner & Meinwald, 1966). Zbog ovako velikih varijacija u građi, funkciji i položaju, smatra se da su različiti tipovi žlezda tokom evolucije nastali tokom više nezavisnih događaja. Zglavkari se odlikuju i neobično velikim diverzitetom odbrambenih strategija: posedovanje žlezdanih, oralnih i analnih sekreta, autohemoragija ili „refleksno krvarenje“ (izlučivanje hemolimfe), zatim otrovni ujedi i ubodi, kao i prisustvo unutrašnjih toksina (Whitman et al., 1990). Vrste većine redova insekata oslobađaju odbrambene supstance. Najčešći tip hemijske odbrane je žlezdani (Tabela 1), koji je naročito dobro razvijen kod redova Dictyoptera, Hemiptera, Coleoptera i Hymenoptera.

Tabela 1 – Strategije hemijske odbrane kod insekata (prema Whitman et al., 1990, izmenjeno).

| Red insekata | Prisustvo unutrašnjih toksina | Otrovni ujedi | Otrovni ubodi | Refleksno krvarenje | Posedovanje crevnih sekreta | Posedovanje žlezdanih eksudata |
|--------------|-------------------------------|---------------|---------------|---------------------|-----------------------------|--------------------------------|
| Orthoptera | ✓ | | | ✓ | ✓ | ✓ |
| Dictyoptera | | | | | ✓ | ✓ |
| Plecoptera | | | | ✓ | | |
| Thysanoptera | | | | | ✓ | ✓ |
| Hemiptera | ✓ | ✓ | | | ✓ | ✓ |
| Neuroptera | | | | | ✓ | ✓ |
| Coleoptera | ✓ | ✓ | | ✓ | ✓ | ✓ |
| Trichoptera | | | | | | ✓ |
| Lepidoptera | ✓ | | ✓ | ✓ | ✓ | ✓ |
| Diptera | ✓ | ✓ | | | ✓ | ✓ |
| Hymenoptera | | ✓ | ✓ | ✓ | ✓ | ✓ |

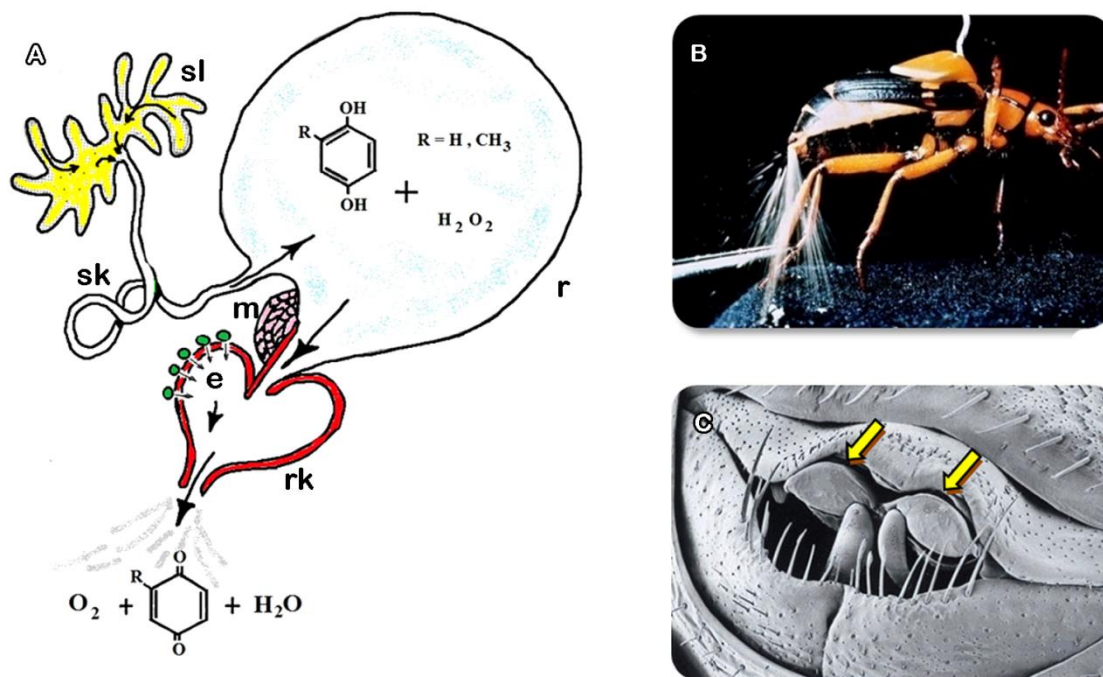
Među Dictyoptera, termiti (podred Isoptera) imaju dobro razvijenu hemijsku odbranu. Oni svoje kolonije brane dominantno preko takozvanih „vojnika“, jedinki koje svojim mehaničkim, ali i hemijskim naoružanjem odbijaju potencijalne napadače (Howse, 1984). Hemijska odbrana termita najčešće podrazumeva lučenje sekreta pljuvačnih žlezda ili štrcanje otrovnih monoterpenskih ugljovodonika iz frontalnih žlezda. Poznati su i ekstremni načini hemijske odbrane kod nekih vrsta, prilikom kojih se čitava jedinka žrtvuje za dobrobit kolonije. Naime, kada je kompromitovan opstanak društva, kod starijih i oslabljenih jedinki, veoma intenzivne abdominalne kontrakcije dovode do rupture telesnog zida i čitavog tela (autotizis). Na ovaj način one odbijaju napadače toksičnom hemolimfom i unutrašnjim organima koji se tom prilikom izlivaju (Prestwich, 1984, Šobotnik et al., 2010). Kod uholaža (podred Dermaptera), pored mehaničke zaštite koju obezbeđuju snažni cerci na vrhu abdomena, razvijena je i hemijska odbrana. Odbrambeni mehanizam podrazumeva raspršivanje mešavine različitih hinonskih jedinjenja, kao što su metil-1,4-benzohinon i 2,3-dimetil-1,4-benzohinon. Otvori žlezda (1-2 para) su smešteni na posteriornim delovima trećeg i četvrtog ili samo četvrtog abdominalnog tergita (Schildknecht et al., 1964; Eisner et al., 2000b, Gasch et al., 2013).

Insekti iz reda Hemiptera proizvode zaista širok dijapazon odbrambenih jedinjenja u svrhu zaštite od neprijatelja, a naročito se u ovom kontekstu ističu insekti iz porodica Pentatomidae i Pyrrhocoridae (podred Heteroptera). Odbrambene smeše sačinjavaju jedinjenja male molekulske mase koja su često veoma isparljiva. Takva jedinjenja uključuju aldehide, ketone, alkohole, kiseline, terpene i kratkolančane estere

(Schildknecht et al., 1964; Blum, 1981; Krajicek et al., 2016). Jedinjenja ispuštaju iz parnih metatorakalnih žlezda, koje se otvaraju na metapleuralnim ulegnućima (Staddon, 1979). Pored klasične repelencije, dokazana je i funkcija alarmnih feromona kod nekih vrsta porodice Pentatomidae (Lockwood & Story, 1987). Kod drugih Hemiptera, razvijeni su otrovni sekreti pljuvačnih žlezda (Aldrich, 1988).

Red tvrdokrilaca (Coleoptera) se naročito ističe velikom raznovrsnošću žlezda i njihovih odbrambenih jedinjenja, a najveći broj vrsta sa odbrambenim sekretima pripada porodicama Carabidae, Tenebrionidae, Staphylinidae i Chrysomelidae (Whitman et al., 1990). Trčuljci (Carabidae) proizvode heterogenu smešu ugljovodonika, aldehida, fenola, hinona, estara i kiselina u svojim parnim pigidijalnim žlezdama (Balestrazzi et al., 1985; Whitman et al., 1990). Kod određenih grupa trčuljaka (potporodice Brachininae i Paussinae), mehanizam hemijske odbrane doveden je do ekstremnog nivoa, jedinstvenog u prirodi. Upravo zbog takvog visokospecijalizovanog mehanizma hemijske odbrane, ovi trčuljci su dobili i prigodan naziv „bube bombarderi“. Njihovi apomorfni pigidijalni žlezdani sistemi su dvokomorni (pored standardnih rezervoara, imaju i reakcione komore). Čitav žlezdani sistem kod *Brachinus crepitans* (Linnaeus, 1758) težak je u proseku oko 0.8 mg (Schildknecht et al., 1964). U reakcionim komorama se mešaju hidrohiloni, vodonik-peroksid i enzimi, čime se generišu 1,4-hinoni. U enzimskim reakcijama, katalaze oslobađaju kiseonik iz vodonik-peroksida, nakon čega peroksidaze oksidišu hidrohilonone u 1,4-hinone. U ovoj spontanoj egzergonoj hemijskoj reakciji temperatura dostiže 100°C, a mlaz toksične mešavine se uz seriju minijaturnih eksplozija usmereno i diskontinuirano oslobađa ka potencijalnom predatoru (Aneshansley et al., 1969; Dean et al., 1990). Usmeravanje sekreta omogućava fleksibilan abdomen, na čijem se vrhu nalaze otvori pigidijalnih žlezda (Schildknecht, 1957; Eisner & Meinwald, 1966; Whitman et al., 1990; Di Giulio et al., 2015). Ovakav mehanizam hemijske odbrane naziva se krepitacija (Slika 1). Važno je da se napomene da se u rezervoarima pigidijalnih žlezda čuvaju stabilni hidrohiloni, dok se tek u reakcionim komorama neposredno pred oslobađanje sekreta generišu 1,4-hinoni, koji su reaktivni (npr. sa proteinima) i nestabilni, što je svojevrsna adaptacija sa ciljem zaštite sopstvenih tkiva od agresivnih dejstava ovih jedinjenja (Schildknecht, 1970). Optimalna enzimska aktivnost katalaze kod „buba bombardera“ postiže se na temperaturi između 70 i 80°C, a zadržava se i na temperaturama preko tačke ključanja

vode. Poređenja radi, katalaza iz jetre govečeta ima maksimalnu aktivnost na 52°C, dok se potpuno inaktivira već na 62°C (Schildknecht, 1970).



Slika 1 – Ilustrativni prikaz hemijskog mehanizma u osnovi krepitacije „buba bombardera“ koji rezultira u izbacivanju mlaza hinona (A), stimulacija krepitacije nadražajem zadnje noge (B) i SEM mikrografija abdominalnog vrha, sa otvorima pigidijalnih žlezda obeleženim žutim strelicama (C). Skraćenice: e - enzimi (katalaze), m - muskulatura, r - rezervoar, rk - reakciona komora, sl - sekretorni lobusi, sk - sabirni kanal (prema Eisner & Aneshansley, 1999, izmenjeno).

Prema položaju na telu i morfo-funkcionalnoj organizaciji, izdvaja se nekoliko tipova žlezda: kutikularni žljebovi, modifikovane pljuvačne i mandibularne žlezde, trahejne žlezde, itd. Četiri osnovne kategorije žlezdanih sistema insekata prema Whitman et al. (1990) su:

- 1) odbrambene žlezde bez rezervoara – agregacije sekretornih ćelija koje luče sekrete direktno na površinu tela. Ovaj tip žlezda imaju Coccinellidae, što je ranije pogrešno tumačeno kao refleksno krvarenje;
- 2) žlezde u osnovi trnova i bodlji – agregacije sekretornih ćelija koje luče sekret unutar struktura za probijanje površinskih slojeva tela predatora, kao kod nekoliko porodica Lepidoptera;
- 3) everzibilni meškovi – invaginacije telesnog zida koje se pune sekretom okolnih žlezda i imaju sposobnost da se izvrću u spoljašnju sredinu. Kada se insekt nađe van

opasnosti, everzibilni meškovi se vraćaju u prvobitni položaj pomoću mišića retraktora. Prisutni su kod nekih leptira i tvrdokrilaca (Chrysomelidae);

4) žlezde sa rezervoarima – mogu da se označe i kao unutrašnji, neeverzibilni meškovi. Izbacivanje sekreta u spoljašnju sredinu je omogućeno mišićnom kontrakcijom ili hemostatičkim pritiskom. Ovakav tip žlezda imaju mnoge grupe insekata (trčuljci, gnjurci, kratkokrilci, mravi, itd.), na različitim telesnim regionima.

1.3. Odbrambena jedinjenja i tipovi hemijske odbrane kod Coleoptera

Kao najobimniji red organizama na planeti (obuhvata gotovo 400.000 vrsta), tvrdokrilci su stekli niz karakteristika koje su im omogućile veliku adaptivnu radijaciju. Jedna od odlika je svakako i dobra zaštita od prirodnih neprijatelja. Čak i na prvi pogled, jasno je da su ovi insekti prvenstveno mehanički veoma dobro zaštićeni (visok stepen sklerotizacije egzoskeleta). U svakom razvojnom stadijumu, tvrdokrilci pribegavaju različitim strategijama zaštite (npr. ponašanjem, mimetikom, mimikrijom, aposemijom). Međutim, tvrdokrilci se posebno ističu i kao grupa zglavkara koja je razvila mehanizme hemijske odbrane (Blum, 1981, Dettner, 1987). Broj ovakvih vrsta je ogroman, a broj jedinjenja koja produkuju neiscrpan. Ta jedinjenja su najčešće odbrambena, ali i multifunkcionalna (repelenti, toksini, insekticidi, antimikrobni agensi, itd.) (Dettner, 1987; Nenadić et al., 2016a, b, 2017a, b). Biosinteza i deponovanje defanzivnih jedinjenja tvrdokrilaca odvija se u žlezdanim sistemima ili u samoj hemolimfi (Blum, 1981; Dettner, 1987). S druge strane, mnogi tvrdokrilci u hemijskoj odbrani koriste i jedinjenja egzogenog porekla, kao što su različiti prirodni produkti iz njihove biljne ili životinjske hrane, koje tolerišu i sekvstriraju (Blum, 1981).

Mnoge vrste tvrdokrilaca produkuju organska jedinjenja malih molekulskih masa koja prenose različite hemijske signale. Ova jedinjenja su generalno podeljena u dve glavne kategorije: feromoni i alelohemikalije (Blum, 1996). U potonjoj kategoriji, najčešće prisutna jedinjenja žlezdanih sekreta kod tvrdokrilaca predstavljaju alomoni (agensi hemijske odbrane). Vrste reda Coleoptera odlikuje raznovrsnost žlezdanih tipova i širok spektar odbrambenih jedinjenja koja se u njima produkuju (Blum, 1981). Primitivniji način hemijske odbrane podrazumeva izlučivanje sekreta u tečnoj fazi, kao što su hinoni nekih Tenebrionidae (Tschinkel, 1975), dok su sekreti kod izvedenijih tipova odbrane znatno kompleksniji i produkti su nekoliko biosintetskih puteva (Blum,

1981; Dettner, 1987). Evolutivni značaj velikog diverziteta jedinjenja u odbrambenim sekretima je u obezbeđivanju odbrane od šireg dijapazona predatora, ali takođe i u činjenici da je predatorima teže da razviju hemijsku rezistenciju na veći broj grupa jedinjenja (Blum, 1981; Pasteels et al., 1983).

Vodeni tvrdokrilci iz podreda Adephaga (Hydradephaga) poseduju parne pigidijalne žlezde. Zna se i da ovi insekti periodično površinu svog tela prevlače slojem antiseptika poreklom iz pomenutih žlezda (Kovac & Maschwitz, 1990). Antiseptična pasta sadrži benzoevu kiselinu i fenole, a naročito često jedinjenje je *p*-hidroksibenzoat. Potvrđeno je da mnoge bakterije ovaj estar ne mogu da razlažu, za razliku od mnogih sličnih aromatičnih jedinjenja (Dettner & Böhner, 2009). Dytiscidae poseduju i parne prorakalne žlezde u kojima se sintetišu steroidna jedinjenja (npr. 11-deoksikortikosteron), kojima se brane od krupnih predatora. Neki od steroida su jedinstveni prirodni produkti ovih buba, kao što je cibisteron (Schildknecht, 1970).

Kod Haliplidae, česti produkti pigidijalnih žlezda su β -hidroksioktanska i β -hidroksidekanska kiselina, kao i fenilacetatna kiselina (Dettner & Böhner, 2009).

Kratkokrilci (Staphylinidae) produkuju hinone, ugljovodonike, laktone, aldehide i estre u svojim abdominalnim žlezdama (Wheeler et al., 1972; Steidle & Dettner, 1995). Kada su u opasnosti, ispoljavaju specifično ponašanje koje se odlikuje uzdizanjem i savijanjem fleksibilnog abdomena ka napred (Dettner & Schwinger, 1982). Jedinstvenu strategiju bežanja od predatora ispoljava sitna stafilinida *Stenus bipunctatus* (Erichson, 1839). Ne koristeći ekstremitete, ovaj kratkokrilac bez napora klizi po površini vode zahvaljujući površinski aktivnim sustancama (1,8-cineol, izopiperitenol i metilheptenon), koje iz abdominalnih žlezda luči na površinu vode (Schildknecht, 1970).

Ustaljeni termini crne bube ili mračnjaci i nisu najadekvatniji nazivi za pripadnike porodice Tenebrionidae s obzirom da postoje mnoge vrste koje nisu tamnih boja, ali zato zajedničko za sve ispitivane vrste je dominacija hinonskih jedinjenja u odbrambenim sekretima (Schildknecht et al., 1964; Schildknecht, 1970; Tschinkel, 1975). Hinoni su detektovani čak i iz abdomena muzejskih uzoraka starih i više od 100 godina (Schildknecht & Weis, 1960). Kod ovih tvrdokilaca, umesto odbrambenih žlezda sa rezervoarima, često postoje i žlezdane agregacije na površini tela koje svoje sekrete izbacuju preko kutikularnih nabora.

Hemijska odbrana kod buba listara (Chrysomelidae) dobro je razvijena kako u stadijumu larve (preko abdominalnih žlezda), tako i kod adulata (preko torakalnih žlezda) (Whitman et al., 1990). Ove žlezde izlučuju različite monoterpenске komponente, zatim aldehide, estre i organske kiseline, a nisu retka ni steroidna odbrambena jedinjenja, kao što su butenolidi (Pasteels et al., 1994).

1.4. Opšte odlike porodice Carabidae

1.4.1. Morfologija, anatomija i razviće trčuljaka

Tvrdokrilci su podeljeni na četiri podreda: Archostemata, Myxophaga, Adephaga i Polyphaga.

Neke od osobenosti Adephaga, po broju vrsta drugog podreda tvrdokrilaca, su prisustvo poprečnih nerava na zadnjim krilima, notopleuralnog sulkusa na protoraksu, nepokretne veze zadnjih koksi sa metasternumom, politrofičnih ovariola ženki, končastih antena, četiri Malpigijeva suda, šest vidljivih abdominalnih ventrita, kao i par pigidijalnih žlezda u abdomenu (Forsyth, 1968; Gillott, 2005; Vesović et al., 2015). Njihove larve imaju petočlane noge sa 1-2 kandžice na distalnim tarzomerama, zatim segmentisane urogomfe, dok molarni region na mandibulama odsustvuje (Gillott, 2005). To su uglavnom predatorske vrste sa usnim aparatom za grickanje, sa nekolicinom sekundarno fitofagnih i mikofagnih predstavnika, a značajan broj vrsta je i omnivoran. Većina vrsta Adephaga živi u terestričnoj sredini, dok je manji broj vrsta (ali veći broj porodica) slatkovodan. Podred je nesumnjivo monofiletski, sa tradicionalnom podelom na dva odeljka: Geadephaga (terestrične forme) i Hydradephaga (akvatične forme). Navedenu makroklasifikaciju grupe podržavaju kako morfološke (Beutel & Haas, 1996), tako i molekularne studije (Shull et al., 2001). Podred čini 10 recentnih porodica: Amphizoidae, Aspidytidae, Carabidae, Dytiscidae, Gyrinidae, Haliplidae, Hygrobiidae, Meruidae, Noteridae i Trachypachidae (Beutel et al., 2006).

Sa oko 40.000 opisanih vrsta, trčuljci (Carabidae) su najbrojnija porodica podreda Adephaga, a svrstava se u jednu od nekoliko najbrojnjih porodica u živom svetu uopšte. Sačinjavaju je 34 potporodice, 88 tribusa i 2.089 rodova (<http://carabidae.org/taxa>). Ovo je grupa insekata sa kosmopolitskim rasprostranjenjem (izuzimajući Antarktiku, gde postoje samo fosilni nalazi), premda se može konstatovati

da su znanja o ovim insektima u najvećoj meri bazirana na vrstama koje naseljavaju umerenu zonu severne hemisfere (Lövei & Sunderland, 1996).

Odlikuju se izduženim, često dorzoventralno spoljoštenim telom, dugim i vitkim ekstremitetima koji im omogućavaju izuzetnu pokretljivost, po čemu je grupa i dobila narodni naziv na srpskom jeziku (trčuljci), kao i snažno razvijenim mandibulama (Casale et al., 1982). Dimenzije tela variraju od minijaturnih (1 mm) do gigantskih (10 cm), iako je srednja prosečna veličina tela najvećeg broja vrsta 1-2 cm. Posebno su adaptirane, odnosno specijalizovane vrste trčuljaka koje naseljavaju duboko zemljište (imaju fosorijalni tip prednjih nogu), kao i pećinska staništa (redukcija pigmentacije, gubitak očiju, izduživanje ekstremiteta, naročita osetljivost olfaktornih i taktilnih čula). Obično su tamnih boja, mada je značajno zastupljena i jarka obojenost koja je često praćena metalnim odsjajem. Pokrilca (*elytra*) pokrivaju posteriorni deo tela, čime štite abdomen i drugi par krila (*alae*) (Brajković & Ćurčić, 2008). Makropterne su vrste koje u disperziji koriste letenje, dok su brahiopterne vrste izgubile tu sposobnost, membranozna krila su im najčešće redukovana, dok su pokrilca obično srasla po medijalnoj suturi (Richards & Davies, 1977). Carabidae su evoluirale u tri morfološka tipa tela koji se odnose na relativno uvećavanje glave i pronotuma u odnosu na abdomen. Paralela postoji i u ishrani vrsta ovih morfoloških tipova: 1) „cihroidni tip“ – glava i pronotum su uski, sa izraženim suženjem između toraksa i abdomena koje povećava pokretljivost; 2) „proceroidni tip“ – glava i pronotum su uvećani, uz prisustvo manjeg suženja između toraksa i abdomena; i 3) „abakoidni tip“ – robusni pronotum i glava, bez suženja između toraksa i abdomena (<https://www.kerbtier.de/>).

Telo trčuljaka je najčešće dobro sklerotizovano, dok samo u nekim slučajevima kutikula sekundarno omekšava (potporodice Lebiinae i Odacanthinae). Površina kutikule se često odlikuje različitom (mikro)skulpturom ili ornamentikom ili je u potpunosti glatka, od čega zavisi i da li će površina tela biti sjajna ili matirana. Na površini tela su raspoređene mnogobrojne sete (taktilni organi), smeštene u posebnim udubljenjima (setifernim punkturama) (Ćurčić, 2003).

Glava je prognatna, sa usnim aparatom za grickanje. Pored usnih ekstremiteta, na glavi su koncentrisana i čula. Složene oči sačinjava mnoštvo prizmatičnih omatidija, dok kod podzemnih vrsta podležu različitom stepenu redukcije. Antene su končastog tipa i najčešće se sastoje od 11 antenomera (izuzetak su mirmekofilni pripadnici

potporodice Paussinae). Antenama trčuljci detektuju hemijske i mehaničke nadražaje iz neposredne okoline. Usni ekstremiteti su dorzalno pokriveni gornjom usnom (*labrum*), koja je srasla sa glavenim štitom (*clypeus*). Na glavenoj kapsuli se uočavaju sledeća hitinska polja: obrazi (*genae*), čelo (*frons*), teme (*vertex*) i potiljak (*occiput*). Ona su međusobno odvojena šavovima (*suturae*). Mandibule su kod predatorskih vrsta izdužene i nazubljene (služe za hvatanje i maceraciju hrane), dok su kod herbivornih vrsta robusne (služe za drobljenje i usitnjavanje hrane). Maksile I leže ispod mandibula i svaka je bazalnim delom (*cardo*) zglobljena sa glavenom kapsulom. Na kardo se nastavlja *stipes*, koji nosi maksilarni palpus sa tri palpomere (*palpus maxillaris*). Apikalni deo prvih maksila nosi dva režnja (*galea* i *lacinia*), koji nose senzitivne dlačice. Ventralno se nalaze maksile II (*labium*), koje su sačinjene od mentuma, od koga lateralno polaze tročlani labijalni palpusi (*palpi labiales*), dok se apikalno nalazi ligula ili *glossa*, kao i *paraglossae* (Ćurčić, 2005).

Toraks trčuljaka čine pro-, mezo- i metatoraks, a segmentacija grudi je uočljiva sa ventralne strane tela. Najkrupniji segment je protoraks. Njegov dorzalni sklerit formira štit (*pronotum*), čije se ivice nazivaju epipleure. Ventralni deo protoraksa je *prosternum* i posteromedijalno se sužava u izraštaj koji se pruža između prednjih koksi (*processus prosternalis*). Oblik, oivičenost i hetotaksija ovog izraštaja su važni u taksonomiji. Lateralni deo protoraksa (*propleura* ili *proepisternum*) odvojen je od pronotuma notopleuralnom suturom, a od prosternuma pleurosternalnom suturom. Mezotoraks i metatoraks su srasli i pokriveni prvim parom krila. Mezotoraks je slabije razvijen, dok je metatoraks snažan, naročito kod makropternih vrsta. Tergiti oba segmenta su podeljeni na *praescutum*, *scutum* i *scutellum*. Jedina tergитna pločica mezotoraksa koja se vidi je trouglasti *scutellum*, koji se nalazi medijalno u osnovi pokrila. Krilna nervatura je karakteristična za čitav podred („adefagni tip“). Pokrilca su podeljena elitalnom (medijalnom) suturom, u odnosu na koju lateralno polaze elitalne brazde (strije), kojih je najčešće osam na svakom pokrildu. Strije se smenjuju sa devet interstrija (intervala) na svakom pokrildu. Kod mnogih vrsta, na unutrašnjem delu baze svakog pokrila postoji i kratka skutelarna strija. Elitre su zglobljene sa mezotoraksom sa dva izraštaja (protuberance) na gornjoj unutrašnjoj ivici. Deo pokrila koji je u kontaktu sa mezotoraksom naziva se bazalni deo i često sadrži bazalni greben (Hůrka, 1996). Svaki od tri segmenta grudi nosi po jedan par nogu koje

su najčešće prilagođene za trčanje, a ređe za hodanje ili za kopanje. Članci nogu su *coxa*, *trochanter*, *femur*, *tibia* i *tarsus*. U zavisnosti od funkcije ekstremiteta i načina života, javlja se i morfološka varijabilnost pojedinačnih članaka određenih vrsta. Protibije sadrže strukturu koja se naziva „češalj“, koji služi za čišćenje antena (karakteristika sa značajnom filogenetskom informativnošću). Tarzomere prednjih, a nekada i srednjih nogu (kod Harpalini) mužjaka su proširene. Broj proširenih tarzomera varira (1-4). One na ventralnoj strani imaju različito pozicionirane, gusto pakovane sete ili čuperke (Hůrka, 1996). Opšta tarzalna formula pripadnika porodice je 5-5-5, mada postoje odstupanja.

Na abdomenu je ventralno vidljivo šest sternita (od trećeg do osmog). Izuzetak je tribus Brachinini, gde mužjaci imaju sedam, a ženke osam vidljivih sternita. Dorzalno na abdomenu vidljivo je osam segmenata (od drugog do devetog), sa uočljivim stigmama trahejnog sistema na pleuralnoj strani. Tergum poslednjeg vidljivog segmenta abdomena obično nije pokriven pokrlicima i naziva se *pygidium*. Ostali terminalni abdominalni segmenti su teleskopski uvučeni u abdomen i njihovi nastavci učestvuju u formiranju eksternih genitalija. Segmenti abdomena predstavljaju manje-više čvrste hitinozne ploče koje su međusobno povezane tankom kutikulom. Zbog toga je abdomen u manjoj ili većoj meri pokretljiv poredeći ga sa glavom i grudima (Ćurčić, 2003). Muški kopulatorni organ (*aedeagus*) smešten je u posteriornom delu abdomena i pokretno je spojen sa uritom (trouglasti sternit, koji nastaje od ostataka devetog abdominalnog segmenta). *Aedeagus* se sastoji od središnjeg, cevastog dela, medijalnog lobusa (penis) i jednog para lateralnih paramera koje nose izvestan broj seta. U medijalnom lobusu se otvara *ductus ejaculatorius*. Ženske genitalne strukture (*ovipositor*) sastoje se od para dvočlanih stila (gonapofize, stilomere) vezanih za gonobaze (*valviferae*), koje su specifične za generički, pa čak i za tribusni nivo (Ćurčić, 2005).

S obzirom da većinu predstavnika Carabidae čine karnivori, njihov digestivni sistem je relativno kratak. Regionalno je podeljen na prednje, srednje i zadnje crevo. Najčešće prihvaćena klasifikacija crevnog sistema trčuljaka uključuje sledećih sedam tipova: Carabinae, Chlaeniinae, Nebriinae, Elaphrinae, Pterostichinae, Scaritinae i Trechinae tip (Yahiro, 1990). Prednje i zadnje crevo sadrže hitinske obloge crevnog kanala koje se sa presvlačenjem odbacuju. Prednje crevo započinje usnim otvorom i

nastavlja se na prošireno ždrelo (*pharynx*), a zatim na kratak jednjak (*oesophagus*), na čijem se posteriornom delu nalazi proširena voljka. Na voljku se nadovezuje *proventriculus*, kojim se prednje crevo i završava. Srednje crevo je u vidu jednostavne neznatno proširene cevi sa mnogobrojnim cekumima, koji obično sadrže bakterije ili različite predstavnike Protista koje pomažu u digestiji hrane. Hitinska (peritrofička) membrana nastaje na spoju prednjeg i srednjeg creva, čije ćelije štiti od oštećenja. Mesto pripajanja Malpigijevih cevčica (najčešće četiri) sa crevom označava granicu srednjeg i zadnjeg creva (*proctodeum*), koje je kod trčuljaka prošireno i kratko. Rektum je razvijen u vidu prostrane komore.

Parne pigidijalne (analne) žlezde sa egzokrinim lučenjem imaju dominantno odbrambenu ulogu. One u svojim rezervoarima deponuju sekrete neprijatnog mirisa koji se mogu usmereno izbacivati na određeno rastojanje u situacijama kada su jedinke ugrožene (Giglio et al., 2011).

Nervna lestvica se nalazi sa ventralne strane tela. Sastoji se od trodelne centralizovane nervne mase u glavi i parnih segmentalno raspoređenih ganglija u toraksu i abdomenu. Ganglije susednih članaka su povezane razdvojenim konektivima (Ćurčić, 2005).

„Srce“ je cevastog oblika i sadrži mnogobrojne komore. Smešteno je na dorzalnoj strani abdomena, a iz njega se pumpa hemolimfa koja ne sadrži hemoglobin (različitih je boja) (Ćurčić, 2005).

Trahejni sistem je najrazvijeniji kod Carabidae koje predstavljaju aktivne letače. Od 10 pari stigmi, prvi se nalazi između pro- i mezotoraksa, a ostali na metatoraksu i abdomenu. Organi i tkiva se direktno snabdevaju kiseonikom preko sistema trahejnih cevčica. Ovaj sistem započinje stigmama (otvorima), na koje se nastavljaju cevčice koje se sve više granaju ka unutrašnjosti, pa se i njihov promer smanjuje, sve do mikrometarskog nivoa (traheole). Čulni organi su predstavljeni modifikovanim setama, koje su raspoređene naročito na usnim ekstremitetima i antenama, ali i na ostatku tela (Ćurčić, 2005).

Holometabolno razviće trčuljaka otpočinje polaganjem jajeta na adekvatan supstrat. Oblik jajeta zavisi uglavnom od taksonomske grupe, dok veličina pojedinačnih jaja i njihova brojnost obično imaju obrnuto proporcionalni odnos. Jaja vrsta tribusa

Carabini, Pterostichini i Platynini su izdužena i cilindrična, dok su kod vrsta Harpalini i Zabринi ovalna (Hůrka, 1996; Ćurčić, 2003).

Larve slobodnoživećih Carabidae su oligopodne, uglavnom kampodeidnog tipa. Glava je prognatna, opremljena raznolikim nastavcima. Na devetom abdominalnom segmentu nalaze se urogomfi. Glavena kapsula je četvrtasta, okruglasta ili poprečna, retko sa vratnim suženjem. Glavene suture su jasno uočljive. Koronalna sutura je varijabilne dužine, a dve dobro razvijene frontalne suture oivićuju na anteriornoj ivici glave trouglasti sklerit *frontale*. Prednji deo frontalnog sklerita je podeljen na tri dela, centralni *nasale* i lateralne *anguli frontales (adnasalia)*. Antene su zglobljene za glavu antenalnim skleritom, a sastoje se od četiri segmenta (retko kod vrsta rodova *Abax* Bonelli, 1810 i *Molops* Bonelli, 1810 imaju i dodatni bazalni pseudosegment). Treći antenalni segment obično lateralno nosi jedan bulbozni nastavak sa čulnom funkcijom. Ocele su smeštene iza antena (najviše do 6 sa svake strane) ili su odsutne. Usnom aparatu nedostaje *labrum*. Mandibule su dugačke i vitke kod karnivornih vrsta, dok su kod fitofagnih iste robusnije i kraće. Svaka mandibula na sredini unutrašnje ivice nosi srpoliki retinakulum. Spoljašnji režanj (*galea*) maksila I se sastoji od 2 galeomere. Toraks je uniforman, eventualno je protoraks nešto krupniji. Abdomen se sastoji od 10 segmenata. Hetotaksija larvi je jako informativna za klasifikaciju na svim taksonomskim nivoima. Sete kod L1 stupnja larve su primarne, dok su kod kasnijih stupnjeva sekundarne ili tercijerne (Ćurčić, 2005; Vesović, 2013).

Lutke Carabidae su depigmentisane, obično leže na dorzalnoj strani uz pomoć posebnih seta. Smeštene su u pupalnim ćelijama u zemljištu napravljenim najčešće od strane samih larvi. Polovi mogu da se razlikuju već na stadijumu lutke na osnovu broja gonoteka (ženke imaju dve, a mužjaci jednu) (Hůrka, 1996).

1.4.2. Sistematika i filogenija trčuljaka

Prvi radovi o klasifikaciji Carabidae datiraju još iz XVIII veka. Krajem XIX veka počinje formiranje različitih struja istraživanja, pa otuda i nastanak mnogobrojnih „škola“ karabidologa. Svaki sistem klasifikacije je imao svoje osobenosti, a jedan od većih generalnih problema bila je fragmentiranost podataka o sistematici i filogeniji pojedinih nižih taksonomskih kategorija (tribusa, rodova, podrodova). Ono u čemu su se autori uvek slagali je da je porodica stabilno pozicionirana unutar podreda Adephaga, s

tim što se različito interpretirao status ove grupe i njenih podkategorija. Jeannel (1941, 1942) Carabidae posmatra kao dve grupe (nadporodice): Caraboidea i Rhysodoidea. Crowson (1967) razdvaja Carabidae na više manjih porodica: Carabidae, Cicindelidae, Paussidae i Rhysodidae. Adephaga sadrži jednu nadporodicu Caraboidea, dok Cicindelinae, Paussinae i Rhysodinae imaju rang potporodice u okviru Carabidae. Neki od važnih morfoloških karaktera u klasifikaciji i filogenetskim analizama Carabidae su: položaj apikalnih trnova na protibijama i veze sa pektinalnim usekom, prisustvo ili odsustvo metepimernog lobusa, forme paramera aedeagusa i osobine larvalne građe. Kod grupe Anisochaeta, spoljašnji trnovi se nalaze na vršnom delu tibije, ali su povezani sa pektinalnim usekom. Stoga ovoj grupi pripadaju svi tribusi Carabidae osim Gehringiini, Metriini, Ozaenini i Paussini (Darlington, 1950). Kasnije je i potporodica Cicindelinae pripojena ovoj grupi. Grupa Anisochaeta je dalje podeljena na dva divizionna (Simplicia i Limbata) na osnovu prisustva/odsustva metepimerona na posteriornim lobusima metepisternuma. U podgrupi Limbata disjuncta nalazi se samo grupa Scrobifera sa potporodicom Scaritinae, dok Limbata conjuncta obuhvata grupe Stylifera, Conchifera i Balteifera, koje se razlikuju prema izgledu paramera. Sve ove grupe su podeljene na mnogobrojne tribuse.

Lindroth (1961-1969) je više puta isticao da grupu Carabidae Anisochaeta nije moguće podeliti na Carabinae i Harpalinae, niti na Simplicia i Limbata, kao ni na Carabinae, Scaritinae i Harpalinae (Crowson, 1967). Lindroth je većinu Anisochaeta pregrupisao u potporodicu Carabinae u širem smislu. Prema njemu, potporodica Omophroninae je veoma bliska tribusu Elaphrini. Grupi Anisochaeta su pripojene potporodice Brachininae i Pseudomorphinae. Carabidae Isochaeta obuhvataju potporodice Cicindelinae, Paussinae (bez tribusa Ozaenini) i Metriinae, kao i tribus Gehringiini (Lindroth, 1961-1969). Drugi autori su smatrali da Cicindelinae i Paussinae zavređuju rang zasebnih porodica (Vogler & Pearson, 1996; Beutel et al., 2008).

Smatra se da su Carabidae nastale u ranom mezozoiku, tokom perioda trijasa. Rana diverzifikacija ove grupe odigravala se sve do perioda jure (Ponomarenko, 1977). Istraživači su posebnu pažnju posvećivali međuodnosima porodica u okviru Adephaga.

Ustaljeno je mišljenje da Carabidae i Trachypachidae potiču od zajedničkog kopnenog „karabidoidnog“ pretka koji se razvio krajem paleozoika (Maddison et al., 2009). S druge strane, nekoliko sinapomorfnihih karakteristika Carabidae dele i sa

Haliplidae. Monofilija grupe porodica Carabidae + Trachypachidae + Haliplidae je potvrđena na osnovu postojanja mezokoksalne ventralne veze sa sternalnim izraštajem preko koksalnog lobusa, kao i na osnovu prisustva posterodorzalnih prstenastih sklerita na muškim genitalijama.

Carabidae su tokom evolucije razvile niz naprednijih osobina od Trachypachidae (npr. larve imaju ekstraoralno varenje). Izuzetno velika diverzifikacija i ekspanzija Carabidae tokom mezozoika verovatno je usko povezana i sa evolucijom skrivenosemenica. Studije morfoloških karaktera kod larvi iz 44 tribusa Carabidae, nekih predstavnika porodica Trachypachidae, Micromalthidae, svih porodica Hydradephaga i šest porodica Polyphaga pokazale su da svojstva larvalnih stupnjeva upućuju na monofiletsko poreklo grupe porodica Carabidae (osim Rhysodini) + Trachypachidae + Dytiscidae. Jedna od morfoloških karakteristika larvi na osnovu koje se došlo do zaključaka vezanih za monofiliju je prisustvo struktura za probijanje jajne ljuske kod prvog larvalnog stupnja (Arndt, 1998).

Ranije se mislilo da je evolucija Carabidae otpočela formama sličnim savremenim predstavnicima tribusa Metriini, Nebriini i Carabini, da je dalje tekla preko Trechini, Psydrini i Pterostichini do grupe Harpalinae, koja je kasnije doživela radijaciju (Jeannel, 1941, 1942). Ova tranzicija je praćena mnogim strukturnim promenama: bazične filetičke linije zadobile su izohetne prednje tibije, a disjunktna mezokoksalna šupljina, seta u mandibularnom udubljenju i simetrične setozne paramere su prisutne. Ipak, izvedene linije (Harpalinae) poseduju anizohetne prednje tibije, približene ili spojene mezokoksalne šupljine, mandibularna udubljenja bez seta i asimetrične paramere bez seta. Veliki broj morfoloških karaktera, a kasnije i metoda analiza filogenetskih odnosa među trčuljcima u prošlosti su često doveli do kontradikcija u tumačenju međusobnih odnosa između nižih taksonomskih kategorija (Kavanaugh & Erwin, 1991).

Neke tradicionalno definisane grupe trčuljaka (tribusi Gehringiini i Rhysodini) se najčešće ne održavaju na filogenetskim stablima Carabidae (Erwin, 1985; Maddison et al., 1999). Različite vrste iz ovih tribusa su pridružene starijim filogenetskim linijama ili pak grupama unutar Carabidae conjunctae (Harpalinae). Da bi se utvrdio međusobni položaj tih grupa i njihov položaj unutar porodice, neophodna su dodatna istraživanja.

Preliminarne analize molekularne filogenije porodice vršene su još pre dvadesetak godina (Maddison et al., 1999). Analizirane su sekvence 18S ribozomalne DNK kod predstavnika 35 rodova iz 26 tribusa Carabidae. Dobijena filogenetska stabla podržavala su monofiletsko poreklo tribusa Patrobini, kao i potporodica Trechinae i Harpalinae (izuzev tribusa Morionini i Pseudomorphini). Međutim, filogenetski odnosi tribusa Elaphrini, Scaritini i Clivinini utvrđeni ovakvim molekularnim analizama, kao i filogenetski odnosi unutar potporodice Trechinae izazvali su mnogobrojne diskusije i oprečna mišljenja među karabidolozima.

Bez obzira na taksonomski nivo koji istraživači dodeljuju pausidnim trčuljcima (Paussidae, Paussinae, Paussitae, Paussini ili Paussina), većina se slaže da je reč o monofiletskoj grupi (Maddison et al., 1999).

1.4.3. Odbrana trčuljaka od predatora

Uporedo sa pojavom predatora među vodozemcima i drugim životinjama, Adephaga su razvijale pigidijalne žlezde sa odbrambenom funkcijom, što je predstavljalo veoma važan trenutak u njihovoj daljoj radijaciji (Handlirsch, 1908). Značajan faktor u evoluciji trčuljaka bili su i pripadnici glavnih grupa njihovih predatora (Erwin, 1985). Veliki asortiman antipredatorske odbrane trčuljaka podrazumeva morfološke, ponašajne i biohemijske strategije (Thiele, 1977; Pearson, 1985; Lövei & Sunderland, 1996). Morfološke adaptacije koje trčuljcima pomažu u odbrani od predatora su dobro sklerotizovano telo, fuzija pokrila, dorzoventralna spljoštenost, usko i/ili sitno telo, mimikrija i aposemija, što je naročito dobro pokazano kod arborealnih vrsta u tropima (Stork, 1987). Ponašajni aspekti izbegavanja predatora podrazumevaju inaktivaciju u određenim vremenskim periodima, noćni način života, skrivanje u stelji ili ispod kamenja (Lövei & Sunderland, 1996). Kada su ugroženi, koriste druge strategije koje uključuju bežanje i sakrivanje, katalepsiju, izbacivanje sadržaja prednjeg creva, ujedanje napadača, a ni stridulacija nije retka pojava (Bleich, 1928; Claridge, 1974; Stork, 1987; Lövei & Sunderland, 1996). Naposletku, efikasan način odbrane od predatora kod adultnih trčuljaka je hemijska odbrana koja podrazumeva izbacivanje produkata pigidijalnih žlezda u vidu odbrambenih sekreta (Forsyth, 1972; Kanehisa & Murase, 1977; Blum, 1981, 1996; Kanehisa & Kawazu, 1982; Giglio et al., 2011; Lečić et al., 2014). Hemijska odbrana

subadultnih stadijuma trčuljaka i dalje je u velikoj meri nepoznanica među istraživačima. Sekret metatorakalnih everzibilnih žlezda kod larvi trčuljaka retko je analiziran u prošlosti (Holliday et al., 2015). Naročito ranjiv stadijum u razviću trčuljaka je lutka, pre svega zbog manjka pokretljivosti i slabije sklerotizacije. Stoga je razvijena i hemijska odbrana stadijuma lutke, koja podrazumeva produkciju kompleksnog miksa ketona, alkohola, aldehida, estara, karboksilnih kiselina, a naročito monoterpena koji se luče iz torakalnih žlezda na obodu trahejnih stigmi, što je pokazano na jedinom primeru, kod vrste *Carabus lefebvrei* Dejean, 1826 (Giglio et al., 2009).

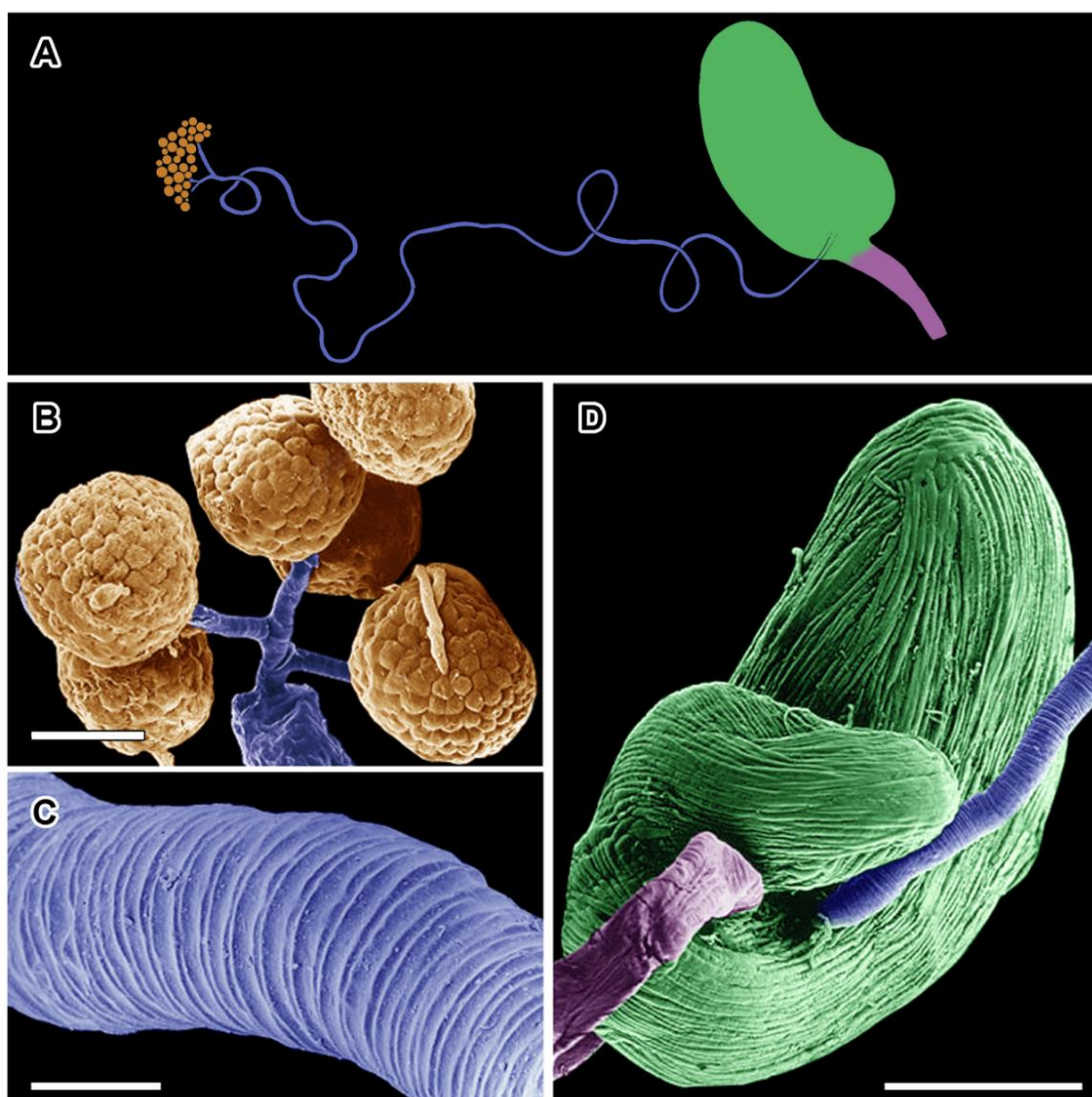
1.5. Pigidijalne žlezde vrsta porodice Carabidae – morfološka građa i hemijski sastav sekreta

Hemijska odbrana kod tvrdokrilaca se nesumnjivo javila nezavisno u više navrata tokom evolucije. Pigidijalne žlezde Adephaga najverovatnije su nastale u trijasu, dok se smatra da su one kod Polyphaga profunkcionisale znatno kasnije. Kod izvedenih grupa, žlezde teže ekstremnom uvećanju i lateralizaciji. Predačka građa žlezda je podrazumevala sekretorne delove blisko prostorno asocirane sa rezervoarima, ali je vremenom došlo da njihovog izmeštanja i formiranja dovodnih kanala koji ih povezuju. Verovatno najvažniji razlog nastanka sabirnih kanala je izbegavanje povratka toksičnih sekreta iz rezervoara u osetljive sekretorne delove žlezda. Još jedan od evolutivnih trendova u razvoju žlezdanih sistema je i redukcija broja žlezdanih setova, od serijskog rasporeda u svakom segmentu do ograničenja samo na istaknute delove tela (Dettner, 1987).

Još sredinom XIX veka uočeno je da Carabidae poseduju neki vid hemijske odbrane, dok se prve publikacije o morfologiji pigidijalnih žlezda pojavljuju početkom XX veka (Dierckx, 1899, 1901). Iako je još početkom XX veka uočeno prisustvo različitih hemijskih jedinjenja u odbrambenim sekretima, njihova precizna identifikacija bila je onemogućena zbog ograničene osetljivosti tadašnjih analitičkih metoda. Međutim, današnje sofisticirane metode omogućavaju identifikaciju čak i onih komponenti sekreta pigidijalnih žlezda zastupljenih u tragovima, odnosno u ekstremno malim količinama. Za analizu je posebno značajan razvoj gasne hromatografije, kojoj je obično pridružena masena spektrometrija. Današnja znanja o građi i funkciji pigidijalnih žlezda, kao i jedinjenjima koja one luče su neuporedivo veća, ali podaci su i dalje

fragmentarni budući da je u ovom smislu analizirano manje od 2% poznatih vrsta trčuljaka.

Pigidijalne žlezde su smeštene u posteriornom delu abdomena, dorzolateralno u odnosu na zadnje crevo, u nivou gonada. Po poreklu predstavljaju parne dorzalne kutikularne invaginacije telesnog zida (Kanehisa & Shiraga, 1978) i univerzalno su prisutne kod Carabidae i ostalih pripadnika nadporodice Caraboidea. Pigidijalni žlezdani aparati se sastoje od tri distinktno morfo-funkcionalne jedinice (Slika 2).



Slika 2 – Građa pigidijalnih žlezda kod trčuljaka. Šematizacija pigidijalnog žlezdanog aparata (A), SEM fotografija agregacija sekretornih lobusa (narandžasto) (B), glavnog sabirnog kanala (plavo) (C) i rezervoara (zeleno) sa eferentnim kanalom (ljubičasto) (D) kod *Galerita lecontei* Dejean, 1931 (prema Rossini et al., 1997; Vesović et al., 2017, izmenjeno).

Prva predstavlja sekretorni deo, tj. agregaciju sferičnih ili manje-više izduženih sekretornih lobusa (acinusa), u kojima su sekretorne ćelije raspoređene oko centralnog (aksijalnog) sabirnog lumena. Druga čini transportni deo, odnosno sistem sabirnih kanalića i glavnog sabirnog kanala, koji imaju ulogu u sprovođenju žlezdanih produkata od mesta njihove sinteze do mesta čuvanja. Treću jedinicu čine vrećasti rezervoari pigidijalnih žlezda za skladištenje sekreta. Zidovi rezervoara su obloženi glatkom muskulaturom i sami su promenljive debljine. Rezervoari se prazne mišićnim kontrakcijama, pokrećući deponovani sekret u spoljašnju sredinu kroz suženi i izduženi eferentni kanal, koji se otvara na ventralnom delu osmog abdominalnog segmenta ili neposredno iza njega (Forsyth, 1972, Bonacci et al., 2011). Nisu uočene značajne razlike u građi pigidijalnih žlezda između polova (Forsyth, 1970a, 1970b, 1972), ali su dokumentovane u hemijskom sastavu pigidijalnih sekreta različitih polova (Attygalle et al., 1991b, 1992).

Ove žlezde su parne, simetrične anatomske strukture koje zauzimaju značajnu zapreminu abdomena kod trčuljaka (Will et al., 2000). Po poreklu su homologe za sve Adephaga (Dettner, 1987; Will et al., 2005). Što se tiče relativne zapremine koje one zauzimaju, pokazano je da ona koreliše sa hemijskom smešom koja se u njima proizvodi, pre nego sa veličinom tela (Forsyth, 1972). Kod nekih trčuljaka (određene vrste iz tribusa Abacetini, Harpalini i Platynini), uočena je pojava asimetrije muškog genitalog trakta (razvijen samo jedan testis). Zanimljivo je da se takođe zna da je mravlja kiselina primarni iritant pigidijalnih žlezda ovih vrsta (Dazzini Valcurone & Vita Finzi, 1974; Dazzini Valcurone & Pavan, 1980). Kada su rezervoari pigidijalnih žlezda u turgidnom stanju (kada je u njima uskladištena maksimalna količina sekreta), mogu da zauzimaju i do trećinu zapremine abdomena (Will et al., 2005). Pojava pigidijalnih žlezda i njihovo održavanje tokom evolucije usko su povezani sa izbegavanjem predatora. Upravo zbog ove uloge se i smatra da je jedan od važnih faktora koji je doprineo uspešnosti trčuljaka upravo postojanje pigidijalnih žlezda (Erwin, 1985; Will et al., 2000). Odbrambeni sprej, koji sadrži repelentna jedinjenja, trčuljci oslobađaju sa abdominalnog vrha usmereno i uvek unilateralno (Rossini et al., 1997). Drugim rečima, žlezde sa leve i desne strane odgovorne su za odbrambenu reakciju od potencijalnog predatora samo sa jedne, odgovarajuće strane tela. Zbog ove osobine, tj. njenog značaja u samom preživljavanju, tokom evolucije je isključena

mogućnost pojave tzv. asimetrije odsustva u građi ovih žlezda, što znači da ne dolazi do gubitka žlezda sa jedne strane, kao što je to slučaj sa muškim gonadama kod predstavnika pomenuta tri tribusa trčuljaka (Will et al., 2005).

Kod vrsta potporodica Brachininae i Paussinae, javljaju se dvokomorne pigidijalne žlezde u kojima su neposredno uz glavne rezervoare smeštene i reakcione komore. Ovakav vid pigidijalnih žlezdanih aparata smatra se izvedenom karakteristikom (Eisner et al., 1991; Arndt et al., 2015).

Sekret se iz pigidijalnih žlezda oslobađa u spoljašnju sredinu na jedan od sledeća tri načina: curenjem, raspršivanjem (u vidu spreja) ili krepitacijom. Curenje je verovatno predački mehanizam oslobađanja sekreta, dok su daljim unapređenjima nastala druga dva, izvedenija mehanizma (Moore, 1979). Krepitacija je decenijama bila predmet polemike među karabidolozima. Naime, ovaj mehanizam oslobađanja sekreta pigidijalnih žlezda zastupljen je kod dve linije trčuljaka: brahinoidne (tribusi Brachinini i Crepidogastrini) i pausoidne (tribusi Paussini, Ozaenini, Mystropomini i Metriini), a filogenetski odnos ove dve klade je diskutabilan. Jedna struja istraživača smatra da krepitacija predstavlja singularitet u evoluciji i da su ove grupe sestrinske, dok druga strana smatra da je krepitacija nastala više puta (najmanje dva) tokom filogenije trčuljaka (Eisner et al., 2000a).

S obzirom na univerzalno prisustvo pigidijalnih žlezda kod Carabidae, smatra se da hemijska odbrana datira iz rane evolucije ovih insekata. Hemijska odbrana kod Carabidae predstavlja evolucionu homologiju, bez obzira na postojanje različitih tipova odbrambenih supstanci ili mehanizama izbacivanja sekreta (Schildknecht, 1971).

Uprkos zajedničkom poreklu, građa pigidijalnih žlezda značajno varira među grupama trčuljaka, a to se odnosi na morfologiju sekretornih lobusa, rezervoara i odvodnih kanala. Sabirni kanali kod vrsta tribusa Harpalini, Agonini i Brachinini su čak i do dva puta duži od tela. Morfologija sekretornih režnjeva slabije ukazuje na filogenetske odnose unutar porodice. Mogu da budu približno sferični, sa pojedinačnim ili zajedničkim sabirnim kanalićima (Carabini) ili izduženi i prstoliki (Bembidiini, Trechini, Chlaeniini, Brachinini) (Forsyth, 1972). Međutim, oblik režnjeva korespondira sa glavnim hemijskim komponentama sekreta koji se u njima sintetišu – izduženi i zgusnuti produkuju *m*-krezol ili hinone, dok sferični i rastresiti sintetišu organske

kiseline (Kanehisa & Murase, 1977). Ovu pojavu su Schildknecht et al. (1964) okarakterisali kao „hemijska anatomija“.

Većina trčuljaka skladišti sekret sa jedinjenjima u njihovoj aktivnoj formi. Iako veliki diverzitet hemijske odbrane kod trčuljaka možda sugerije drugačije, broj biohemijski pogodnih klasa jedinjenja kao komponenti sekreta pigidijalnih žlezda je zapravo jako ograničen. Naime, kod sekreta pigidijalnih žlezda Carabidae su već detektovane gotovo sve klase jedinjenja. Nisu retki slučajevi da dve vrste trčuljaka koje nisu filogenetski bliske imaju identične pojedine hemijske produkte pigidijalnih žlezda. Prema Moore (1979), komponente sekreta detektovane hemijskim analizama moguće je grupisati u devet glavnih kategorija: (1) ugljovodonici, (2) alifatični ketoni, (3) zasićeni estri, (4) mravlja kiselina, (5) više zasićene masne kiseline, (6) nezasićene karboksilne kiseline, (7) fenoli, (8) aromatični aldehidi i (9) hinoni. Poslednjih šest grupa čine snažno polarna i visoko reaktivna jedinjenja koja doprinose repelentnim i toksičnim svojstvima sekreta. Prve tri grupe predstavljaju slabo polarna jedinjenja koja nemaju funkciju repelenata. Ona se nalaze u vidu minornih komponenti koje imaju pomoćnu ulogu koja može da bude itekako značajna (Moore, 1979). Zasićene (alifatične) kiseline smatraju se najmanje prefinjenim aktivnim agensima. S druge strane, mravlja kiselina, iako strukturno najprostija od devet grupa jedinjenja, poseduje agresivna svojstva i odličan je repelent, te je stoga glavna komponenta sekreta pigidijalnih žlezda mnogih vrsta trčuljaka (Kanehisa & Murase, 1977; Moore, 1979). Mehanizam izbacivanja mravlje kiseline gotovo je uvek u vidu spreja (raspršivanje, štrcanje). Nezasićene kiseline (dobijaju se deaminacijom valina i dehidrogenacijom leucina) takođe predstavljaju efikasnu grupu odbrambenih jedinjenja, za razliku od zasićenih kiselina. Najsloženija su aromatična jedinjenja iz sedme i devete grupe (Moore, 1979). Što se tiče ugljovodonika, moguće je da oni predstavljaju nosače aktivnih jedinjenja u sekretu koji se izbacuje u spoljašnju sredinu (Balestrazzi et al., 1985). Smatra se da su Carabidae tokom evolucije manjale jedinjenja kontinuiranom produkcijom novih komponenti, pa je postepenim optimizacijama dolazilo do zamene/gubitka nekih pređašnjih komponenti. Ova hipoteza je podržana prisustvom „neočekivanih“ minornih komponenti sekreta, koje verovatno predstavljaju nekadašnje glavne komponente sekreta (Dettner, 1987).

Sastav sekreta pigidijalnih žlezda analiziran je do sada kod 21 potporodice trčuljaka: Anthiinae, Brachininae, Broscinae, Carabinae, Cicindelinae, Dryptinae, Elaphrinae, Harpalinae, Licininae, Lebiinae, Loricarinae, Nebriinae, Omophrinae, Panagaeinae, Paussinae, Platyninae, Pseudomorphinae, Psydrinae, Pterostichinae, Scaritinae i Trechinae. Na primer, u sekretima pigidijalnih žlezda vrsta potporodice Carabinae, detektovani su salicilaldehid, etakrilna, metakrilna, sirćetna, propanska, 2-metil-propanska, butirična, izobutirična, 2-metilbutirična, senecioinska (3-metilkrotonska kiselina), krotonska, tiglinska, benzoeva, angelinska i kaprilna kiselina u okviru tribusa Carabini, dok su etakrilna, metakrilna i tiglinska kiselina detektovani kod vrsta tribusa Cychrini (Lečić et al., 2014).

2. CILJEVI RADA

Ciljevi ove doktorske disertacije usmereni su na dopunjavanje i proširivanje znanja o građi egzokrinih pigidijalnih žlezda i hemijskom sastavu njihovih sekreta kod trčuljaka.

Morfološki deo studije urađen je pomoću svetlosne mikroskopije, dok je za hemijske analize korišćena hibridna tehnika gasna hromatografija sa masenom spektrometrijom (GC-MS). Analizirane su pigidijalne žlezde na opštem morfo-anatomskom nivou, kao i na nivou histoloških preseka. Neke vrste su po prvi put analizirane u ovom kontekstu, dok su za druge vrste koje su ranije hemijski analizirane po prvi put dati morfološki opisi i prikazi pigidijalnih žlezda.

Razvoj analitičkih hemijskih metoda koje su vremenom postale izuzetno osetljive i precizne, omogućio je da se u ovom radu analiziraju i sekreti nekih vrsta koji su obrađeni pre više decenija s ciljem upoređivanja tadašnjih rezultata sa savremenim. Pored toga, studirane su i vrste koje do sada nisu bile analizirane u kontekstu hemijskog sastava sekreta pigidijalnih žlezda.

Jedinjenja sekreta kod mnogih vrsta trčuljaka prethodno nisu detaljno analizirana, a pogotovo se to odnosi na nedostatak bilo kakvih podataka i znanja o komponentama sekreta pigidijalnih žlezda kod pećinskih predstavnika porodice, pa čak i čitavog reda. Takođe, sekreti endemičnih evropskih vrsta trčuljaka retko su analizirani u prošlosti, te su iz svih pomenutih razloga u ovom radu analizirane neke vrste evropskih pećinskih trčuljaka koje su ujedno i sa uskom prostornom distribucijom.

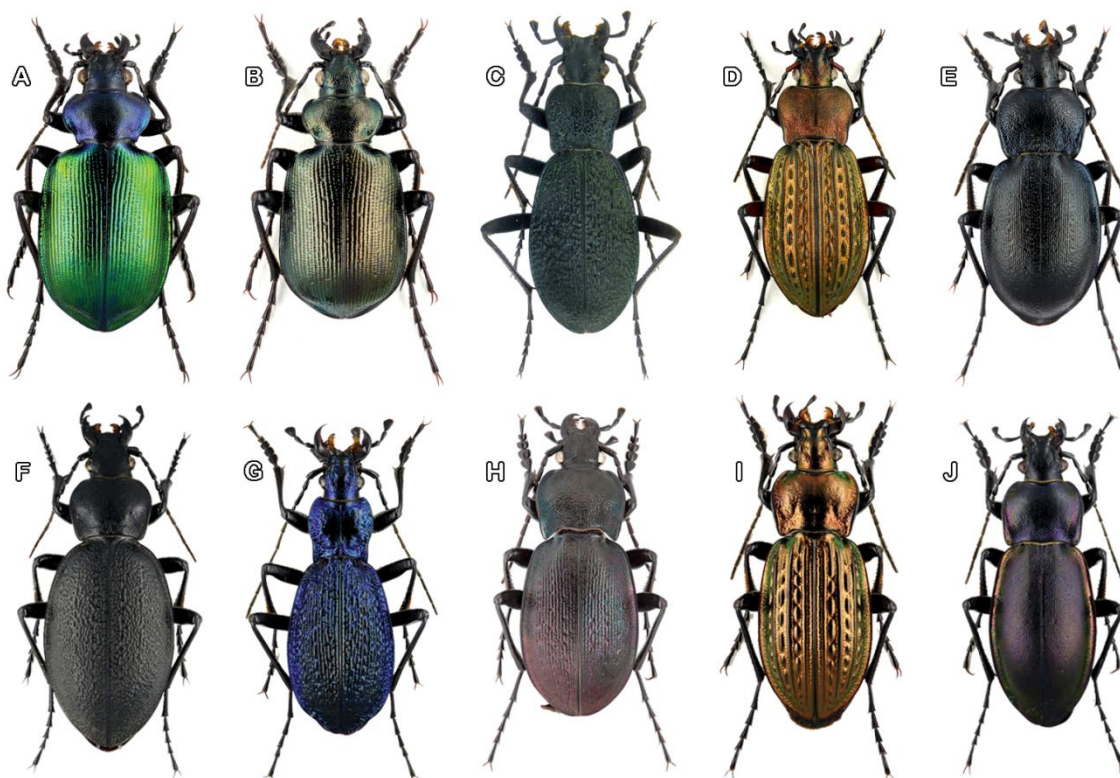
Dodatni ciljevi istraživanja su da se po prvi put identifikuje hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda kod pećinskih trčuljaka, da se jedinjenja uporede sa prethodno obrađenim srodnim epigejskim taksonima u potrazi za intergeneričkim varijacijama, kao i da se da uvid u to da li je podzemni način života uticao na broj i vrstu komponenti sekreta. Jedan od ciljeva svakako je bio potraga za eventualnim novim jedinjenjima poreklom iz pigidijalnih žlezda trčuljaka.

3. MATERIJAL I METODE

3.1. Sakupljanje odabranih vrsta porodice Carabidae

Jedinke oba pola analiziranih vrsta trčuljaka sakupljene su na većem broju lokaliteta u Srbiji i Crnoj Gori u periodu od juna 2012. do septembra 2018. godine. Za potrebe eksperimenata bile su neophodne žive jedinke, tako da nije bilo moguće koristiti standardnu efikasnu metodu pasivnog sakupljanja trčuljaka pomoću Barberovih klopki. Svi uzorci su sakupljeni ručno, prevrtanjem kamenja i trulog drveća ili sa vlažnih površina u pećinama. Dorzalni prikazi analiziranih vrsta prikazani su na Slikama 3-6.

Iz potporodice Carabinae, analizirano je 10 vrsta iz jednog tribusa (Carabini) (Slike 3A-J). Jedinke *Calosoma* (*Calosoma*) *sycophanta* (Linnaeus, 1758) (Slika 3A) sakupljene su u dva navrata, 6. juna 2012. godine na lokalitetu Čarapićev brest, selo Beli Potok, na planini Avali, centralna Srbija (1♂, 1♀) i od 15. do 23. juna 2013. godine u selu Klatičevu, u blizini Gornjeg Milanovca, centralna Srbija (2♂, 3♀).



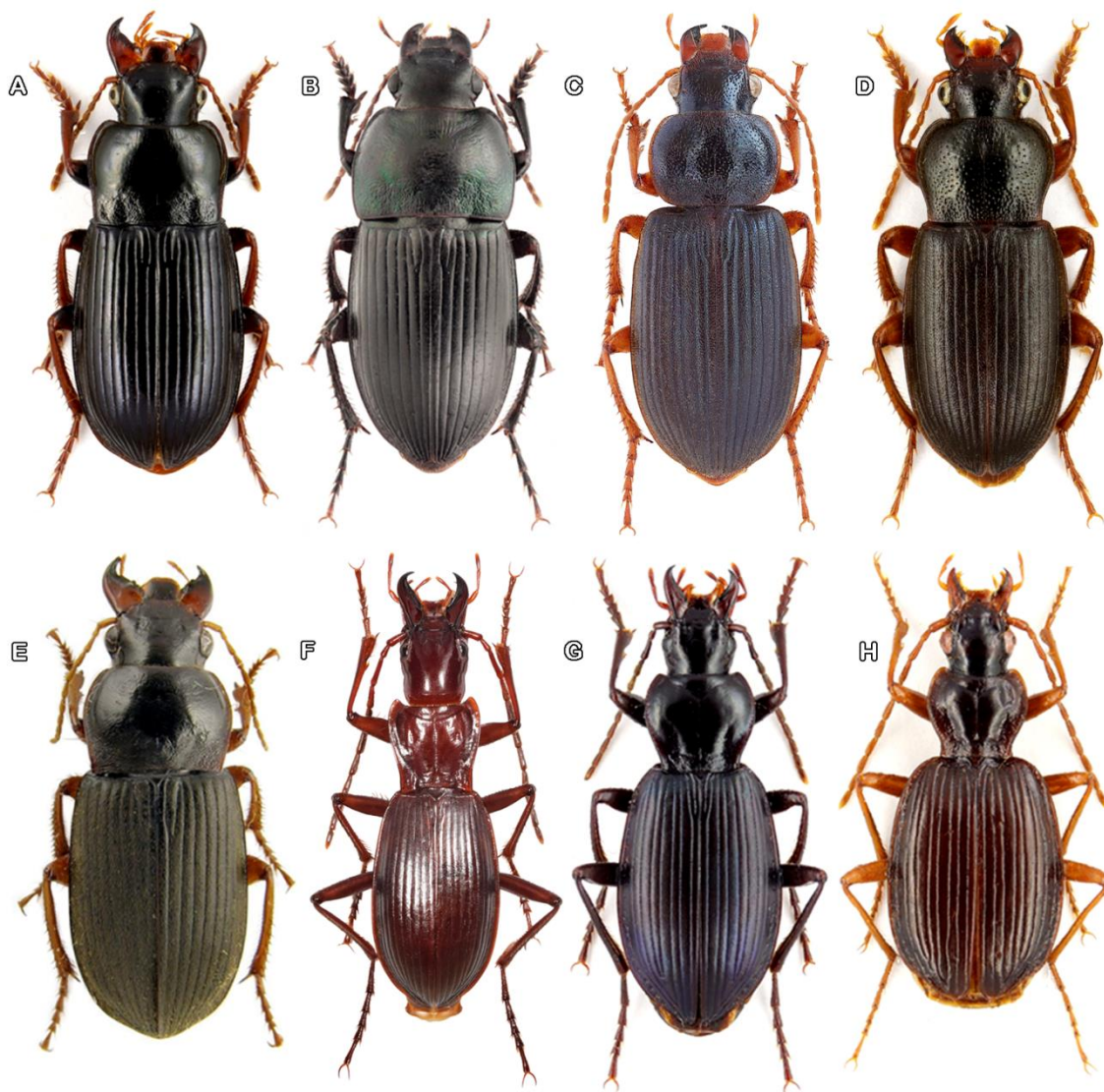
Slika 3 – Dorzalni prikazi habitusa analiziranih vrsta potporodice Carabinae: *C. sycophanta* (A), *C. inquisitor* (B), *C. caelatus* (C), *C. cancellatus* (D), *C. convexus* (E), *C. coriaceus* (F), *C. intricatus* (G), *C. montivagus* (H), *C. ullrichii* (I) i *C. violaceus* (J). Autor fotografija (A-B, D-J) Ortwin Bleich (<http://leiodidae.com/>).

Jedinke *Calosoma (Calosoma) inquisitor* (Linnaeus, 1758) (Slika 3B) sakupljene su 15. aprila 2018. godine sa stelje na lokalitetu Čarapićev brest, selo Beli Potok, na planini Avali, centralna Srbija (1♂, 1♀), a jedinke *Carabus (Tachypus) cancellatus* Illiger, 1798 (Slika 3D) sakupljene su ispod kamenja 23. juna 2018. godine u selu Klatičevu, nedaleko od Gornjeg Milanovca, centralna Srbija (3♂, 3♀). Jedinke *Carabus (Eucarabus) ullrichii* Germar, 1924 (Slika 3I) sakupljene su 5. juna 2015. godine iz stelje na lokalitetu Čarapićev brest, selo Beli Potok, na planini Avali, nedaleko od Beograda, centralna Srbija (4♂, 5♀), dok su jedinke vrsta *Carabus (Tomocarabus) convexus* Fabricius, 1775 (Slika 3E) i *C. (Procrustes) coriaceus* Linnaeus, 1758 (Slika 3F) sakupljene 24. aprila 2013. godine iz stelje, ispod kamenja i trulih stabala na istom lokalitetu na Avali (po 5♂ i 5♀). Adulti *Carabus (Megodontus) caelatus* Fabricius, 1801 (Slika 3C) i *C. (M.) violaceus* Linnaeus, 1758 (Slika 3J) sakupljeni su 28. juna 2014. godine na lokalitetu Sedlo, planina Durmitor, severna Crna Gora (po 1♀). Jedinke *Carabus (Archicarabus) montivagus* Palliardi, 1825 (Slika 3H) sakupljene su 6. aprila 2016. godine ispod drveta u bukovoj šumi na lokalitetu Čarapićev brest, selo Beli Potok, na planini Avali, nedaleko od Beograda, centralna Srbija (1♂, 1♀). Adulti *Carabus (Chaetocarabus) intricatus* Linnaeus, 1761 (Slika 3G) uzorkovani su iz dve udaljene populacije, jedne iz sela Bela, Stara planina, jugoistočna Srbija (1♀), sakupljeni 22. maja 2014., i druge na planini Avali (lokalitet Sakinac, selo Pinosava), (3♀) sakupljeni 12. novembra 2014. godine.

Iz potporodice Harpalinae, analizirano je pet vrsta koje pripadaju tribusu Harpalini (Slike 4A-E). Jedinke *Harpalus (Harpalus) atratus* Latreille, 1804 (Slika 4A) sakupljene su 15. aprila 2018. godine na lokalitetu Čarapićev brest, selo Beli Potok, na planini Avali, nedaleko od Beograda, centralna Srbija (3♂, 3♀). Adulti vrsta *Harpalus (Harpalus) dimidiatus* (Rossi, 1790) (Slika 4B) i *Pseudoophonus (Pseudoophonus) rufipes* (De Geer, 1774) (Slika 4E) sakupljeni su na livadi 23. i 24. juna 2018. godine u selu Klatičevu kod Gornjeg Milanovca, centralna Srbija (po 5♂ i 5♀). Adulti vrsta *Ophonus (Ophonus) ardosiacus* (Lutshnik, 1922) (Slika 4C) i *O. (Metophonus) puncticollis* (Paykull, 1798) (Slika 4D) sakupljeni su ispod kamenja 18. i 19. avgusta 2018. godine u selu Klatičevu kod Gornjeg Milanovca, centralna Srbija (po 15♂ i 15♀).

Iz potporodice Platyninae, analizirane su tri vrste iz dva tribusa (Sphodrini i Platynini) (Slike 4F-H). Jedinke *Laemostenus (Antisphodrus) cavicola* (Schaum, 1858)

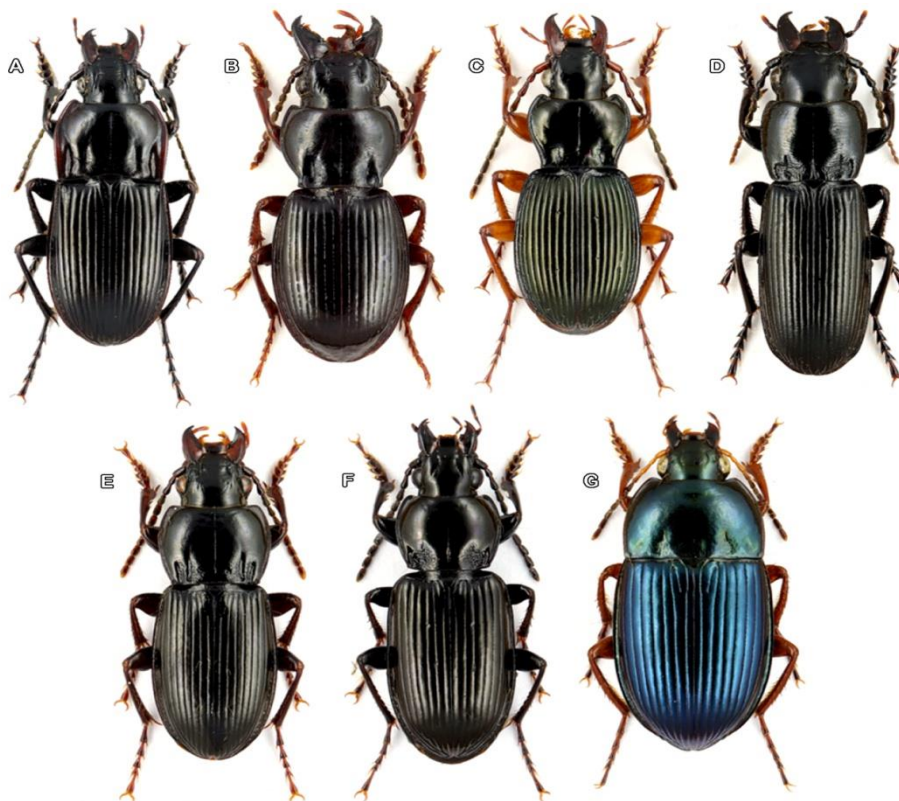
(Slika 4F) sakupljene su 30. septembra 2018. godine ispod kamenja u pećini Grbočici, selo Trnovo, blizu Virpazara, južna Crna Gora (3♂, 5♀). Jedinke *Laemostenus (Pristonychus) punctatus* (Dejean, 1828) (Slika 4G) sakupljene su 2. decembra 2012. godine sa poda i zidova, kao i ispod kamenja u Ogoreličkoj pećini, selo Sićevo, blizu Niša, Svrljiške planine, jugoistočna Srbija (20♂, 20♀). Jedinke *Platynus scrobiculatus* (Fabricius, 1801) (Slika 4H) sakupljene su 15. aprila 2018. godine ispod kamenja, uz potok na lokalitetu Čarapićev brest, selo Beli Potok, na planini Avali, nedaleko od Beograda, centralna Srbija (4♂, 1♀).



Slika 4 – Dorzalni prikazi habitusa analiziranih vrsta potporodica Harpalinae i Platyninae: *H. atratus* (A), *H. dimidiatus* (B), *O. ardosiacus* (C), *O. puncticollis* (D), *P. rufipes* (E), *L. cavicola* (F), *L. punctatus* (G) i *P. scrobiculatus* (H). Autor fotografija (A-D, G-H) Ortwin Bleich (<http://leiodidae.com/>).

Vrsta *L. punctatus* se od skora smatra validnom (Guéorguiev, 2003), dok je u starijoj literaturi smatrana podvrstom vrste *L. terricola* (Herbst, 1784) (Casale, 1988). Vrsta je distribuirana dominantno na Balkanu, a severno se pruža do Mađarske i Slovačke. Vrsta je epigejska, sreće se ispod kamenja, ali je veoma često i troglofilna i guanofilna, predator sitnih beskičmenjaka u pećinama, jazbinama sisara ili čak gornjim hipogejskim slojevima na južnim obodima distribucije (Casale, 1988). Česta je u pećinama istočne, jugoistočne i jugozapadne Srbije (Ćurčić et al., 2007).

Iz potporodice Pterostichinae, analizirano je sedam vrsta iz dva tribusa (Pterostichini i Zabринi) (Slike 5A-G). Jedinke *Abax (Abax) parallelepipedus* (Piller & Mitterpacher, 1783) (Slika 5A) sakupljene su 5. juna 2015. godine ispod kamenja i trulih stabala na lokalitetu Sakinac, selo Pinosava, na planini Avali, nedaleko od Beograda, centralna Srbija (5♂, 5♀).

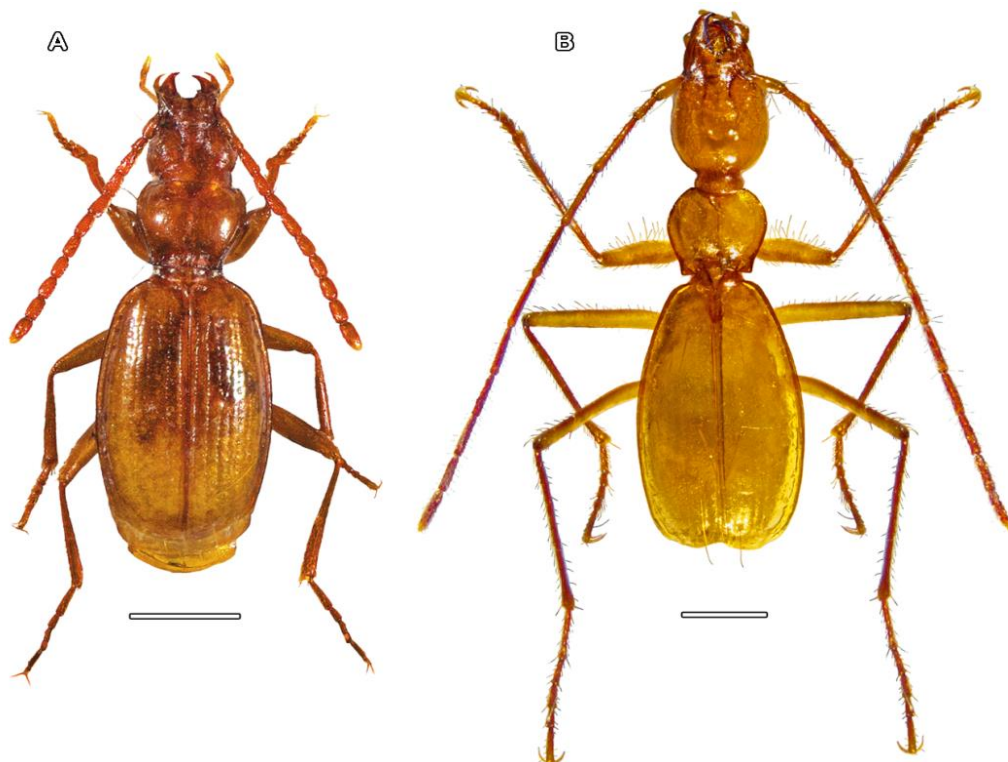


Slika 5 – Dorzalni prikazi habitusa analiziranih vrsta potporodice Pterostichinae: *A. parallelepipedus* (A), *M. piceus* (B), *P. brucki* (C), *P. cylindricus* (D), *P. melas* (E), *P. nigrita* (F) i *A. saphyrea* (G). Autor fotografija Ortwin Bleich (<http://leiodidae.com/>).

Jedinke *Pterostichus (Pterostichus) brucki* Schaum, 1859 (Slika 5C) sakupljene su 6. juna 2018 godine ispod kamena u kanjonu reke Suvaje, selo Strmosten, planina Beljanica, istočna Srbija (1♂, 1♀). Jedinke *Pterostichus (Pseudomaseus) nigrita*

(Paykull, 1790) (Slika 5F) sakupljene su 14. aprila 2018. godine na šljunkovitom nasipu pored Save, Novi Beograd, severna Srbija (2♂, 2♀). Jedinke *Pterostichus (Feronidius) melas* (Creutzer, 1799) (Slika 5E) sakupljene su ispod kamenja 23. juna 2018. godine u selu Klatičevu, u blizini Gornjeg Milanovca, centralna Srbija (11♂, 18♀). Adultne jedinke vrsta *Pterostichus (Cophosus) cylindricus* (Herbst, 1784) (2♂, 1♀) (Slika 5D) i *Molops piceus* (Panzer, 1793) (2♂, 3♀) (Slika 5B) sakupljene su iz stelje 15. aprila 2018. godine na lokalitetu Čarapićev brest, selo Beli Potok, na planini Avali, nedaleko od Beograda, centralna Srbija. Jedinke *Amara (Amara) saphyrea* Dejean, 1828 (Slika 5G) sakupljene su 14. aprila 2018. godine u naselju Medaković 2, Voždovac, Beograd, centralna Srbija (1♂, 1♀).

Iz potporodice Trechinae, analizirane su dve vrste iz tribusa Trechini (Slike 6A i 6B). Jedinke *Duvalius (Paraduvalius) milutini* S. Ćurčić, Vrbica, Antić & B. Ćurčić, 2014 (Slika 6A) sakupljene su 2. decembra 2012. godine u pećinskom sistemu Samar, selo Kopajkošara, blizu Svrlijga, planina Kalafat, jugoistočna Srbija (10♂, 10♀). Jedinke *Pheggomisetes globiceps* Buresch, 1925 (Slika 6B) sakupljene su 24. septembra 2012. godine i 3. decembra 2012. godine sa podloge i zidova Petrlaške pećine, selo Petrlaš, blizu Dimitrovgrada, planina Vidlič, jugoistočna Srbija (10♂, 10♀).



Slika 6 – Dorzalni prikazi habitusa dve specijalizovane troglobiontne endemične trehine *D. milutini* (A) i *P. globiceps* (B), čiji sekreti pigidijalnih žlezda su analizirani. Skale iznose 1 mm.

Vrsta *D. milutini* je troglobiontna, slepa trehina nedavno opisana kao nova za nauku. Vrsta je lokalni pećinski endemit na planini Kalafat u jugoistočnoj Srbiji (Ćurčić et al., 2014). Mnoge pojedinosti biologije vrste su nepoznate, ali na osnovu građe mandibula može se zaključiti da se radi o predatoru sitnih pećinskih beskičmenjaka.

Analizirana je i visokospecijalizovana troglobiontna trehina *P. globiceps*, odnosno podvrsta *P. globiceps ninae*. Pretner (1970) je prvo pogrešno identifikovao takson kao *Pheggomisetes globiceps ilandjievi* V. Guéorguiev, 1964, koji je poznat iz dve pećine iz Bugarske, pa su potom Ćurčić et al. (2004) promenili status taksona u dobru vrstu, da bi se njen definitivni status razrešio ponovnim spuštanjem na nivo zasebne podvrste sveobuhvatnom studijom roda u Srbiji (Vrbica et al., 2018). Hrani se insektima i ostalim pećinskim beskičmenjacima.

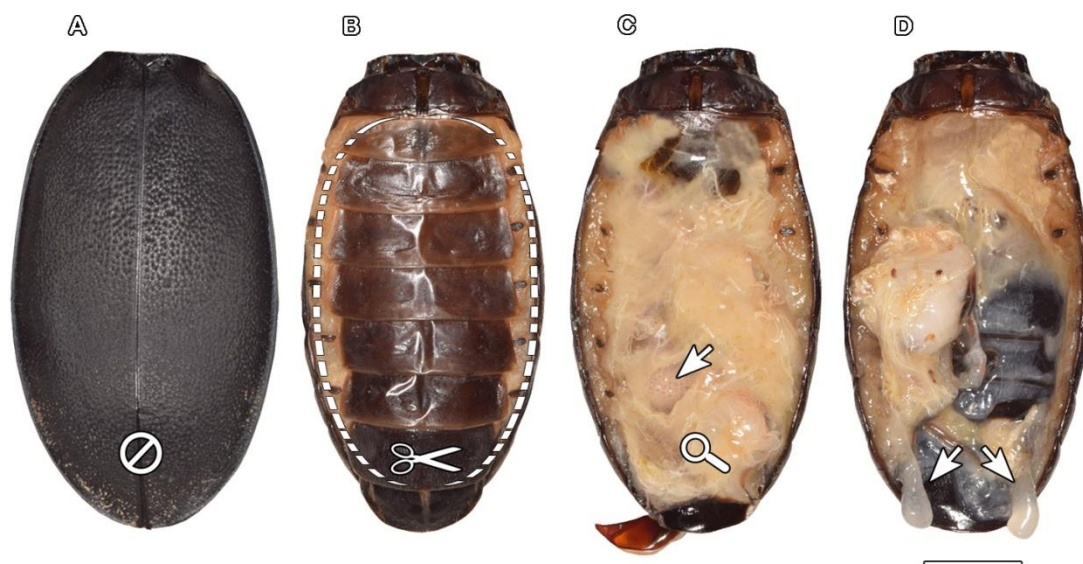
Obe vrste su stenovalentni troglobionti i foleofili. Dovoljan broj jedinki oba pola (naročito *P. globiceps*) moguće je sakupiti tokom godine, što ukazuje na stabilnost populacija u okviru staništa.

Epigejske i troglofilne vrste su transportovane u laboratoriju ručnim mobilnim rashladnim komorama u kojima su održavani uslovi mraka i temperature od približno 10°C. Visok procenat vlage je održavan svakodnevnim raspršivanjem vode preko manje količine zemljišnog supstrata, takođe sakupljenog na staništu. Hrana u vidu sitnih beskičmenjaka (anelide, kolembale, larve insekata) je poneta u laboratoriju iz prirodnog okruženja svake vrste, a jedinke trčuljaka su u laboratoriji održavane u životu od nekoliko dana da nekoliko sedmica. U slučaju troglobiontnih predstavnika, jedinke trčuljaka su na licu mesta, u pećinskim lokalitetima, stimulisane da svoje sekrete iz pigidijalnih žlezda ispuste u staklene vijalice sa rastvaračem s obzirom da takve vrste ne mogu duže da opstanu van svojih staništa jer je njihove prirodne uslove u laboratorijama van pećina gotovo nemoguće simulirati.

Jedinke trčuljaka preostale nakon analiza deponovane su kao suvi/mokri preparati u entomološku zbirku Instituta za zoologiju, Univerziteta u Beogradu - Biološkog fakulteta. Identifikacija vrsta na osnovu morfoloških karaktera obavljena je po dihotomom ključu (Hůrka, 1996) pomoću binokularne lupe Nikon SMZ745T. Fotografije dorzalnih prikaza celih jedinki snimljene su digitalnim SLR fotoaparatom Nikon D5300, opremljenim Tamron SP Di AF 90 mm F/2.8 makro objektivom i Sigma EM-140 DG blic prstenom.

3.2. Disekcija i morfo-anatomske analize pigidijalnih žlezda trčuljaka

Abdomeni trčuljaka potopljeni u male količine vode, 70% etanola ili fiziološkog rastvora za insekte (0.90% NaCl) pažljivo su disekovani uz pomoć preciznih makazica, skalpela, pinceta i lanceta. Koraci disekcije nakon uklanjanja pokrila uključuju dva lateralna longitudinalna reza duž pleura abdomena, a zatim i jedan dorzalni transverzalni rez u bazi abdomena. Nakon načinjena tri reza, uklanjaju se svi abdominalni tergiti. Sledi uklanjanje tkiva i organa (masno tkivo, gonade, Malpigijevi sudovi, crevo, trahejne cevi) koji mogu da pokrivaju pigidijalne žlezde, tj. sekretorne lobuse, dovodne i odvodne kanale, kao i rezervoare (Slika 7).



Slika 7 – Disekcija abdomena za potrebe izolacije pigidijalnih žlezda na primeru mužjaka vrste *C. coriaceus*. Uklanjanje pokrila (A), sečenje i eliminacija tergita (B), odstranjivanje viška tkiva i organa (C i D). Pozicije rezervoara i sekretornih lobusa pigidijalnih žlezda prikazane su strelicama. Skala iznosi 5 mm.

Nakon izolovanja svih morfo-funkcionalnih jedinica pigidijalnih žlezda, pristupljeno je detaljnijoj analizi, koja je kod nekih vrsta podrazumevala i pravljenje histoloških preseka. Morfološka i histološka karakterizacija podrazumevala je detaljan kvalitativni i kvantitativni opis svih morfo-anatomskih struktura, uključujući i linearna merenja istih. Binokularne lupe Zeiss SteREO Discovery.V8 (sa digitalnom kamerom Canon G10, montiranom na okularu) i Nikon SMZ800N (sa NikonDS-Fi2 integrisanom kamerom) korišćene su za posmatranje, analiziranje i fotografisanje morfoloških detalja pigidijalnih žlezda.

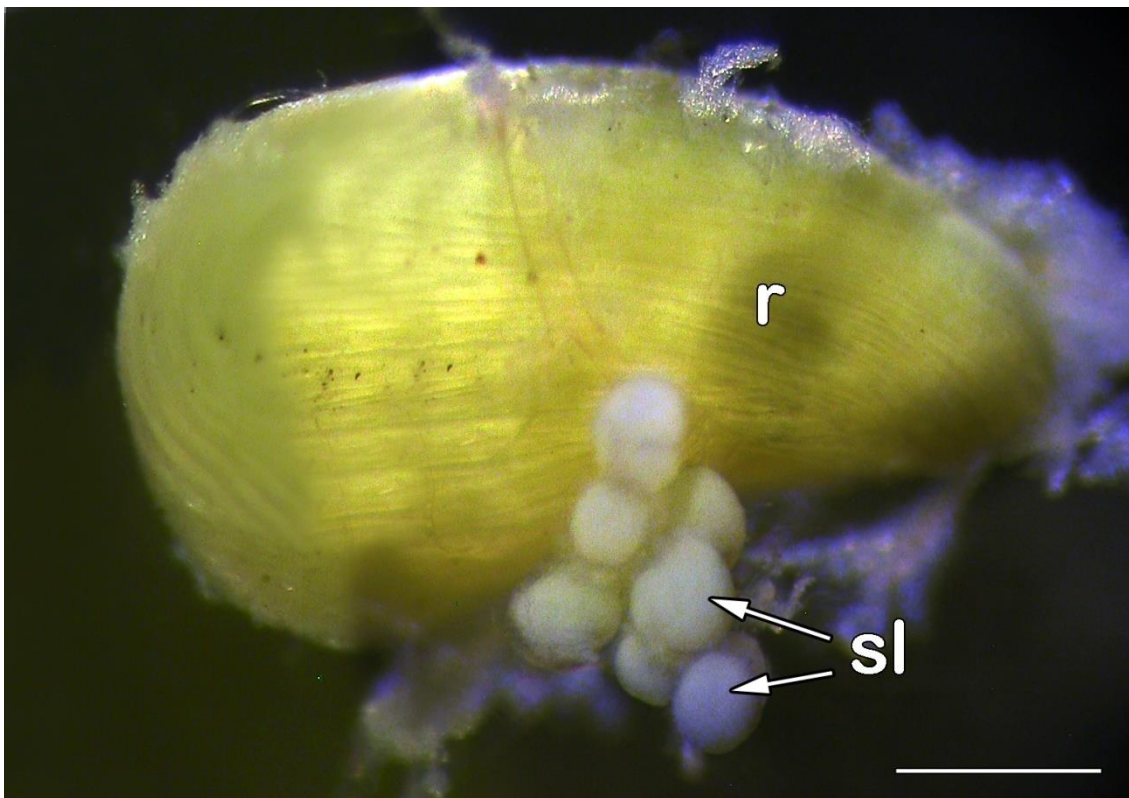
Za kalibraciju i skaliranje korišćen je računarski program AxioVision za prvu spomenutu lupu, odnosno Nikon DS-L3 kontrolna jedinica za drugu navedenu lupu. Fotografije su sklapane koristeći program Zerene Stacker v.1.04 i unapređivane (uklanjanje nepotrebnih stranih tela i čestica prašine, poboljšavanjem oštine i svetlosnih parametara) koristeći Adobe® Photoshop CS5. Analize su vršene u laboratorijskim prostorijama Instituta za zoologiju, Biološkog fakulteta - Univerziteta u Beogradu.

3.3. Histološke analize pigidijalnih žlezda trčuljaka

Adulti odabranih vrsta trčuljaka anestetizirani su upotrebom CO₂ a potom i usmrćeni smrzavanjem na 0°C. Nakon toga su im disekovani abdomeni u fiziološkom rastvoru za insekte i izolovane anatomske strukture od interesa na način opisan u prethodnom pasusu. Disekovani delovi pigidijalnih žlezdanih aparata su iz fiziološkog rastvora zatim prebačeni i fiksirani u Bouinovom fiksativu (rastvor 75% zasićene pikrinske kiseline, 20% formaldehida i 5% sirćetne kiseline) u trajanju od 48 h (Slika 8). Potom su odvajani uzorci sekretornih lobusa sa delovima glavnog sabirnog kanala i rezervoari sa odvodnim kanalima. Tkiva su potom prebačena u 70% etanol, nakon čega je usledila njihova dehidracija potapanjem u seriju rastućih koncentracija etanola (70-100%).

Nakon dehidracije, tkiva su impregnirana ksilolom i najzad orijentisana i ukalupljena u parafinski vosak (Merck, Darmstadt, Nemačka) na 59°C. U svrhu histoloških opservacija delova pigidijalnih žlezda, načinjeni su serijski poprečni preseći debljine 3,5 µm pomoću Spencer 820 rotacionog mikrotoma. Preseci tkiva su prebačeni na mikroskopske pločice prevučene 0,2% želatinom. Nakon sušenja na 37°C u trajanju od 48 sati, preseci su deparafinisani u ksilolu, a potom i rehidratirani prolaskom kroz seriju opadajućih koncentracija etanola (100-70%) (Gurr, 1958). Za bojenje je korišćena tehnika paraldehyd-fuksin (PAF), originalno po Ewen (1962), modifikovano prema Panov (1980). Sve hemikalije i oprema su nabavljene od Sigma-Aldrich (Taufkirchen, Nemačka), ukoliko nije naglašeno suprotno. Analize su vršene u laboratorijskim prostorijama Odeljenja za fiziologiju i biohemiju insekata Univerziteta u Beogradu - Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“. Mikrografije su snimljene koristeći Leica DMLS svetlosni mikroskop, na koji je priključena Leica DC 300 kamera. Za

skaliranje je korišćen Leica IM1000 računarski program. Fotografije su sklapane koristeći program Zerene Stacker verzija 1.04 i unapređivane (uklanjanje nepotrebnih stranih tela i čestica prašine, poboljšavanjem oštine i svetlosnih parametara) koristeći Adobe® Photoshop CS5.



Slika 8 – Izgled rezervoara (r) i sekretornih lobusa (sl) pidigijalnih žlezda vrste *L. punctatus* tokom pripreme histoloških preparata. Karakteristična žuta boja je poreklom od fiksativa (Bouin) koji prožima tkiva. Skala iznosi 1 mm.

3.4. Hemijske analize

3.4.1. Hemikalije i reagensi

Standardi za najčešća jedinjenja sekreta pigidijalnih žlezda trčuljaka, kao i N,O-bis(trimetilsilil)trifluoroacetamid (BSTFA) nabavljeni su od Sigma-Aldrich (St. Louis, Montana, SAD). Za ekstrakciju i pripremu uzoraka korišćeni su metanol i metilen hlorid spektroskopske čistoće (Merck, Darmstadt, Nemačka).

3.4.2. Ekstrakcija organskim rastvaračem

Adultni trčuljci oba pola su „izmuzani“ u staklene vijalice zapremine 12 ml sa 0,5 ml rastvarača (metilen hlorid) u trajanju od 10 minuta. Ovaj organski rastvarač se

ustaljeno koristi za ekstrakciju mnogih ogranskih komponenti iz odbrambenih sekreta zglavkara. Kod analiziranih vrsta trčuljaka pokazao se kao pogodniji rastvarač od metanola. Insekti su provocirani da oslobode sekrete iz pigidijalnih žlezda pritiskanjem abdomena ili stimulacijom ekstremiteta pincetom ili žicom. Jedinke dve troglobiontne vrste su cele ubacivane u vijalice i stimulisane su da oslobode sekrete trešenjem. U zavisnosti od veličine jedinki, odnosno količine sekreta pigidijalnih žlezda, vrši se ekstrakcija iz jedne ili nekoliko do nekoliko desetina jedinki.

Testirane su dve metode uzorkovanja sekreta u svrhu poređenja kvalitativnih i kvantitativnih rezultata. Vrsta *C. coriaceus* bila je najpogodnija za takav eksperiment jer je izuzetno česta, odnosno lako dostupna, a rezervoari pigidijalnih žlezda su krupniji od ostalih analiziranih vrsta. Naime, pored standardne metode sprovedene za sve ostale vrste koja podrazumeva pritiskanje abdomena jedinke, tzv. „izmuzanje“ u vijalicu sa rastvaračem, sekret je uzorkovan kod ove vrste i direktno iz rezervoara (punktiranjem mišićnog zida uz pomoć staklene mikrokapilare, koja je sa prikupljenim sadržajem sekreta potom prebačena u metilen hlorid i analizirana GC-MS tehnikom).

Ekstrakciju je najbolje uraditi sa malom zapreminom rastvarača (do 1 ml) u trajanju od od 5-10 minuta. Ako je uzorak nedovoljno koncentrovan, najbolje ga je upariti u blagoj struji azota i koncentrovati maksimalno na desetinu zapremine. Kako bi se sprečili procesi promene sastava jedinjenja u smeši usled oksidacija i degradacija, ekstrahovani sekreti su odmah podvrgnuti analizama gasne hromatografije - masene spektrometrije (GC-MS).

3.4.3. Hemijska derivatizacija (reakcija silanizovanja)

Metilen hloridni ekstrakti pigidijalnih žlezda analiziranih vrsta trčuljaka derivatizovani su pomoću BSTFA reagensa za GC i GC-MS analize (Knapp, 1979; Zaikin & Halket, 2009). Reakcija silanizovanja služi kao provera prisustva eventualnih neisparljivih komponenti sekreta. Izvršena je sa 250 µl metilen hloridnog ekstrakta sekreta pigidijalnih žlezda trčuljaka i 100 µl silanizacijskog reagensa u staklenoj vijalici zapremine 2 ml na 60°C u trajanju od 30 minuta. Nakon hlađenja do sobne temperature, uzorci su spremljeni za GC i GC-MS analize na nepolarnoj HP-5 MSI koloni.

3.4.4. Gasna hromatografija - masena spektrometrija (GC-MS)

Za hemijsku identifikaciju komponenata sekreta pigidijalnih žlezda trčuljaka, korišćena je hibridna tehnika gasna hromatografija - masena spektrometrija (GC-MS) sprovedena u laboratoriji na sobnoj temperaturi. Za GC i GC-MS analize korišćen je gasni hromatograf Agilent 7890A povezan pomoću razdelnika na plameno-jonizacioni detektor (FID) i maseni selektivni detektor (5975C inert XL EI/CI MSD). Tokom analiza korišćene su dve kapilarne kolone: nepolarna HP-5MSI (dimenzija 30 m × 0,25 mm × 0,25 μm) i polarna HP-INNOWax (dimenzija 30 m × 0,32 mm × 0,25 μm), Agilent Technologies (Santa Klara, Kalifornija, SAD) a noseći gas je bio helijum (He) čistoće 5,0. Za sve GC i GC-MS analize korišćen je najosetljiviji način injektovanja (splitless mod). Injektovana zapremina bila je 1 μl, temperatura injektora 240°C, dok je temperature transfer linije za sve analize bila 280°C. Za analize su korišćene metode sa zaključavanjem retencionog vremena (RTL) koristeći metil-stearat ili *n*-heksadekan kao standarde. Temperatura plameno-jonizacionog detektora (FID) bila je 300°C. Maseni spektri su snimani tehnikom elektronske jonizacije (EI) (70 eV) u opsegu 40-550 m/z. Temperatura izvora za elektronsku jonizaciju u svim analizama bila je 230°C. Temperatura kvadrupola je bila 150°C. Najčešće korišćeni GC-MS parametri pri radu sa nepolarnom HP-5MSI kolonom kod elektronske jonizacije bili su: konstantan protok od 1.5 ml/min na 60°C, početna temperatura od 60°C u trajanju od jednog minuta linearno povećavana do 315°C brzinom od 3°C u minutu i zadržana na 315°C poslednjih 15 minuta analize. Parametri GC-MS instrumenta koji se koriste pri radu sa polarnom HP-INNOWax kolonom uglavnom se razlikuju samo po temperaturi gasnog hromatografa i po protoku nosećeg gasa. Analize su rađene pri konstantnom protoku. Početna temperatura je bila 60°C (u trajanju od 1 min), da bi se linearno povećavala do 240°C brzinom od 3°C u minutu, a zatim podigla na 250°C (brzinom od 10°C u minutu) i na toj vrednosti ostala još 9 minuta. Analize su vršene u Laboratoriji za instrumentalnu analizu Univerziteta u Beogradu - Hemijskog fakulteta.

3.4.5. Identifikacija jedinjenja

Za identifikaciju jedinjenja dobijenih iz sekreta pigidijalnih žlezda trčuljaka pre svega bilo je neophodno poređenje dobijenih EI-MS spektara sa bibliotekama spektara. U tu svrhu su korišćene pouzdane komercijalne NIST 11 i Wiley 07 biblioteke koje

sadrže oko 500.000 spektara, kao i biblioteka Univerziteta u Beogradu - Hemijskog fakulteta COMB 7, koja sadrži blizu 5.000 spektara. Za identifikaciju jedinjenja korišćen je softver NIST AMDIS (eng. *Automated Mass Spectral Deconvolution and Identification System*), verzija 2.70. Za identifikaciju nepoznatog jedinjenja potrebno je bilo da se obezbedi reprezentativan maseni spektar. Naime, maseni spektar hromatografskog pika mora da bude prečišćen od pozadinskih jona ili od jona drugog jedinjenja, u slučaju da nije moguće postići dobro hromatografsko razdvajanje. Takođe, koeficijent sličnosti između tako dobijenog masenog spektra i spektra iz biblioteke mora da bude izrazito visok (više od 90 od maksimalnih 100 u NIST AMDIS softveru), a dodatno je neophodno da postoji i vizuelno podudaranje. Potom se jedinjenja upoređuju na osnovu retencionih indeksa (RI)¹ po metodu van Den Dool & Kratz (1963). Ustaljena praksa za identifikaciju jedinjenja na osnovu retencionih indeksa je da se retencioni indeks nepoznatog jedinjenja i onog preuzetog iz biblioteke ili literature ne sme razlikovati za više od 20 retencionih jedinica (Vujisić, 2013).

Relativne procentualne zastupljenosti identifikovanih jedinjenja su izračunate na osnovu površine odgovarajućih GC-FID pikova na hromatogramima dobijenim na HP-INNOWax koloni.

¹ Retencioni indeks predstavlja karakteristiku jedinjenja pod određenim GC uslovima. Određuje se u odnosu na retenciona vremena (Rt) dva susedna *n*-alkana između kojih se nepoznato jedinjenje nalazi (standardna serija *n*-alkana snima se pod istim GC uslovima). Retencioni indeksi *n*-alkana imaju vrednosti $N \cdot 100$, što znači da će jedinjenja sa npr. RI 1200 imati iste vrednosti retencionog indeksa i retencionog vremena kao *n*-dodekan.

4. REZULTATI

U ovoj studiji su analizirane adultne jedinke 27 vrsta trčuljaka iz 13 rodova i pet potporodica sakupljene na teritorijama Srbije i Crne Gore. Samo morfološka karakterizacija pigidijalnih žlezda vršena je kod 15 vrsta i samo analiziran hemijski sastav sekreta kod četiri vrste, dok su obe analize sprovedene kod osam vrsta.

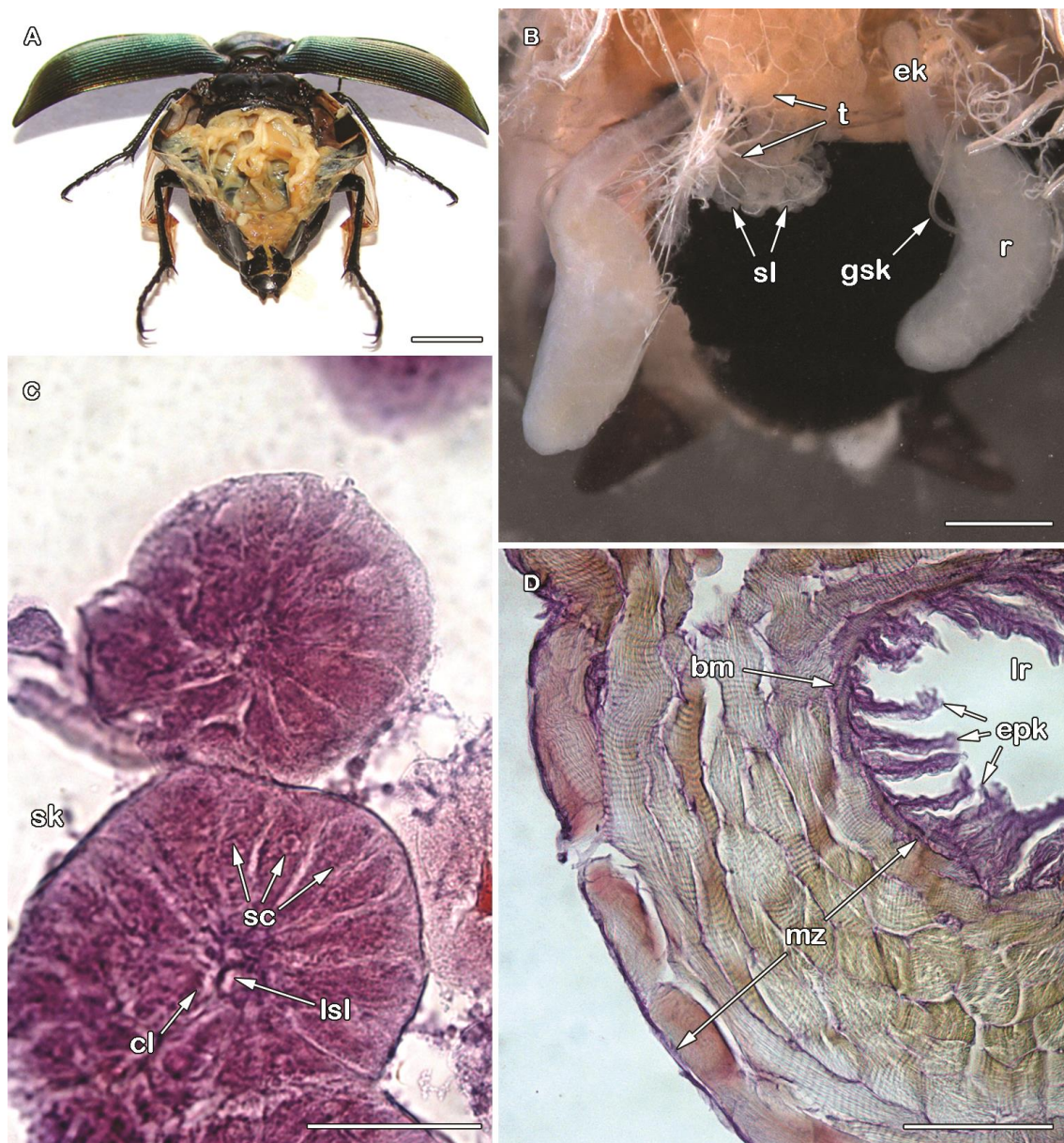
4.1. Morfološka građa pigidijalnih žlezda i hemijski sastav sekreta odabranih vrsta potporodice Carabinae

U ovoj disertaciji analizirano je 10 vrsta trčuljaka iz potporodice Carabinae, koje pripadaju tribusu Carabini. Studirane su dve vrste podroda *Calosoma* Weber, 1801 roda *Calosoma* Weber, 1801 (podtribus Calosomatina), kao i osam vrsta predstavnika sedam podrodova (*Archicarabus* Seidlitz, 1887; *Chaetocarabus* Thomson, 1875; *Eucarabus* Gehin, 1885; *Megodontus* Solier, 1848; *Procrustes* Bonelli, 1810; *Tachypus* Weber, 1801; *Tomocarabus* Reitter, 1896) roda *Carabus* Linnaeus, 1758 (podtribus Carabina).

4.1.1. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Calosoma sycophanta*

Parni rezervoari pigidijalnih žlezda vrste *C. sycophanta* su providno-beličasti, izduženi (širine 3 mm i dužine oko 6 mm) i srpoliki (umereno medijalno konkavni sa unutrašnje strane). Lumen rezervora je vidljiv kroz relativno snažno razvijen mišićni zid zbog činjenice da se u njemu nalazi sekret žućkaste boje. Lumen prati oblik čitavog rezervoara, a njegova unutrašnjost je manje-više nepravilna i naborana. Eferentni kanal (duktus) koji predstavlja posteriorno suženje rezervoara je takođe muskulozan. Širine je 0,7 mm, a dužine i preko 5 mm. Završava se distalnim zaliskom u blizini otvaranja u spoljašnju sredinu, pored koga se uočava i akcesorna žlezda. Dobro razvijeni mišićni omotač rezervoara i eferentnog kanala je slojevit i njegova debljina u zidu rezervoara prelazi 400 μ m. Mišićna vlakna se pružaju u svim pravcima, pa se na histološkim preparatima jasno uočavaju poprečni, kosi i uzdužni preseki. Epikutikula u unutrašnjosti rezervoara je diferencirana u mnogobrojne izraštaje i trnove usmerene ka lumenu. Sekretorni delovi pigidijalnih žlezda sastoje se od agregacija beličastih, pojedinačnih ili fuzionisanih globularnih lobusa. Njihov broj dostiže do 150 po agregaciji. Dijametar globule pojedinačnog sekretornog lobusa iznosi oko 100 μ m. Unutar lobusa vide se

grupacije cilindričnih sekretornih ćelija koje su smeštene oko zajedničkog centralnog lumena (koji je razgranat kada su lobusi fuzionisani). Pomenute ćelije proizvode sekret koji se putem lumena dalje sprovodi u sabirne kanaliće u osnovi svake agregacije sekretornih lobusa. Sekret se prolaskom kroz ove strukture najzad usmerava u jedan krupan glavni sabirni kanal. On se spaja sa rezervoarom (u bazalnom delu unutrašnje konkavne zone), u kome se sekret deponuje (Slika 9).

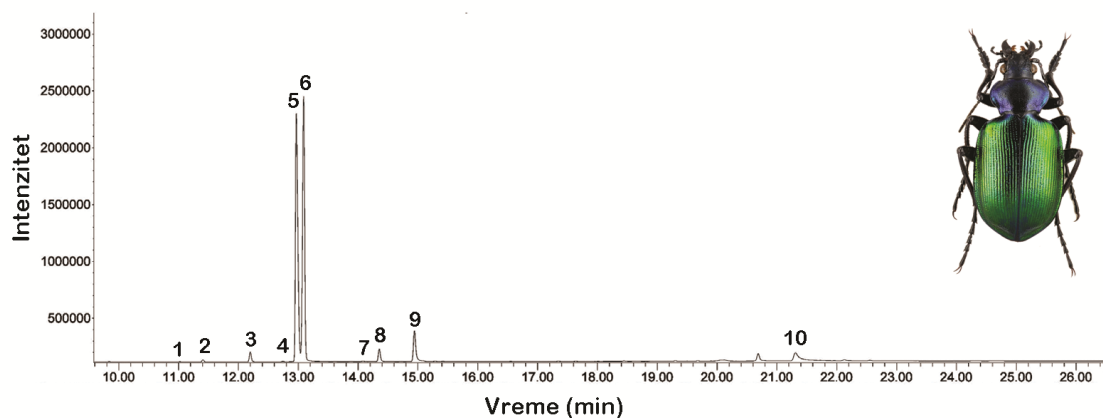


Slika 9 – Građa pigidijalnih žlezda vrste *C. sycophanta*. Disekovan abdomen ženke (A), sveže izolovane žlezdane komponente (B), poprečni presek sekretornih lobusa (C) i deo poprečnog preseka rezervoara (D). Skraćenice: bm - bazalna membrana, cl - ćelije lumena, ek - eferentni kanal, epk - epikutikula, gsk - glavni sabirni kanal, lr - lumen rezervoara, lsl - lumen sekretornog lobusa, mz - mišićni zid, r - rezervoar, sc - sekretorne ćelije, sk - sabirni kanalići, t - splet traheola. Skale iznose 5 mm (A), 0,2 mm (B), 100 μ m (D) i 50 μ m (C).

Pomoću mišićnih kontrakcija rezervoara i odvodnog kanala, akumulirani sekret se po potrebi izbacuje u spoljašnju sredinu. Mehanizam izbacivanja sekreta je po tipu curenja ili raspršivanja na manje udaljenosti. Gotovo providni glavni sabirni kanal dug je oko 2 cm, dok mu je dijametar oko 30 μm (od čega je otprilike trećina dijametar lumena kanala). Zidovi kanala se karakterišu spiralnim kutikularnim naborima čija je funkcija najverovatnije u održavanju oblika, odnosno sprečavanju zatvaranja lumena kanala. Morfo-anatomske osobenosti pigidijalnih žlezdanih aparata ne razlikuju se među polovima, osim što su rezervoari proporcionalni veličini tela, pa su stoga nešto i sitniji kod mužjaka.

4.1.2. Jedinjenja sekreta vrste *C. sycophanta*

Iz sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. sycophanta* detektovano je i identifikovano ukupno 10 jedinjenja, od čega je devet organskih kiselina i jedno jedinjenje je aromatični aldehid (Slika 10, Tabela 2). Glavne komponente sekreta su metakrilna kiselina, salicilaldehid i tiglinska kiselina, dok su ostala jedinjenja zastupljena sa značajno manjim procentualnim udelom (benzoeva, senecioinska, butirična, izobutirična, 2-metilbutirična i krotonska kiselina), a propanska kiselina je detektovana u tragovima.



Slika 10 – GC-FID hromatogram metilen hloridnog ekstrakta sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. sycophanta*. Brojevi iznad pikova podudaraju se sa rednim brojem jedinjenja u Tabeli 2.

Tabela 2 – Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. sycophanta*.

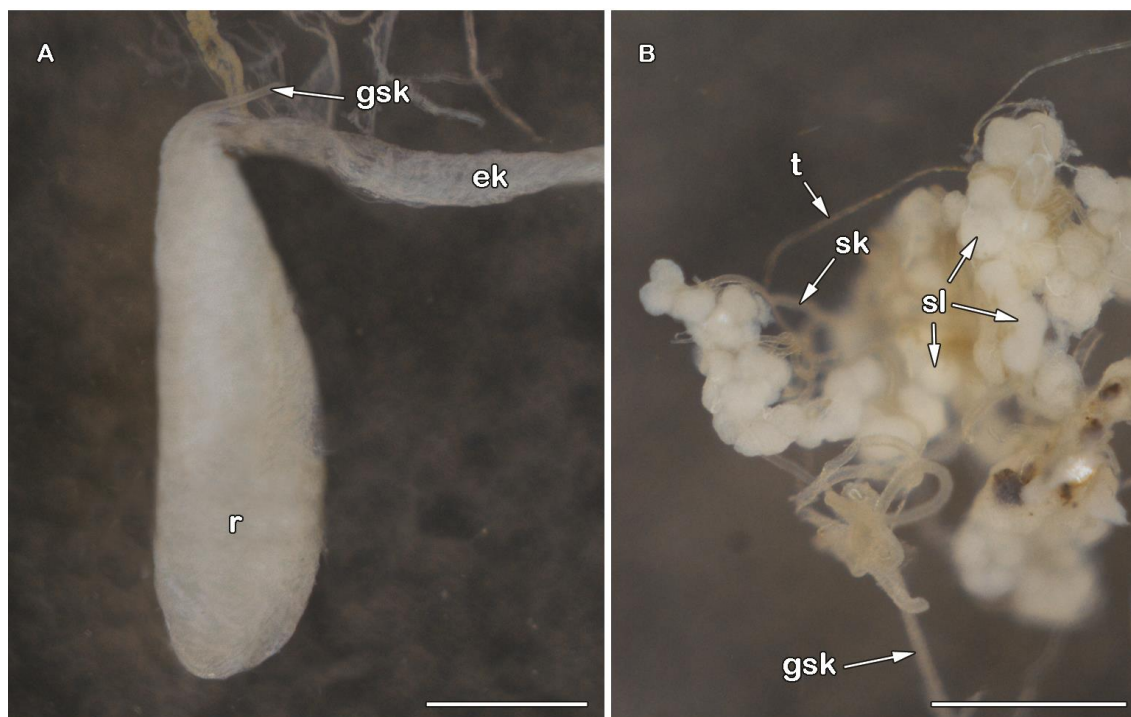
| Pik | t _R (min) ^a | RI ^a | Jedinjenje | Relativna zastupljenost (%) ^b |
|-----|-----------------------------------|-----------------|---------------------------|--|
| 1 | 11,0 | 1549 | Propanska kiselina | <0,1 |
| 2 | 11,4 | 1576 | Izobutirična kiselina | 0,3 |
| 3 | 12,2 | 1637 | Butirična kiselina | 1,5 |
| 4 | 12,7 | 1680 | 2-Metilbutirična kiselina | 0,1 |
| 5 | 13,0 | 1698 | Metakrilna kiselina | 44,8 |
| 6 | 13,1 | 1710 | Salicilaldehid | 42,7 |
| 7 | 14,1 | 1784 | Krotonska kiselina | 0,1 |
| 8 | 14,4 | 1816 | Senecioinska kiselina | 2,1 |
| 9 | 14,9 | 1859 | Tiglinska kiselina | 5,6 |
| 10 | 21,4 | 2461 | Benzoeva kiselina | 2,8 |

a - vrednosti dobijene sa INNOWax kapilarne kolone

b - na osnovu površina GC-FID pikova sa INNOWax kapilarne kolone

4.1.3. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Calosoma inquisitor*

Unilobalni rezervoari pigidijalnih žlezda vrste *C. inquisitor* karakterističnog su oblika, sa uočljivim medijalnim udubljenjem na unutrašnjoj strani. Dužina rezervoara iznosi 1,45-1,67 mm a širina 0,55-0,71 mm (Slika 11).

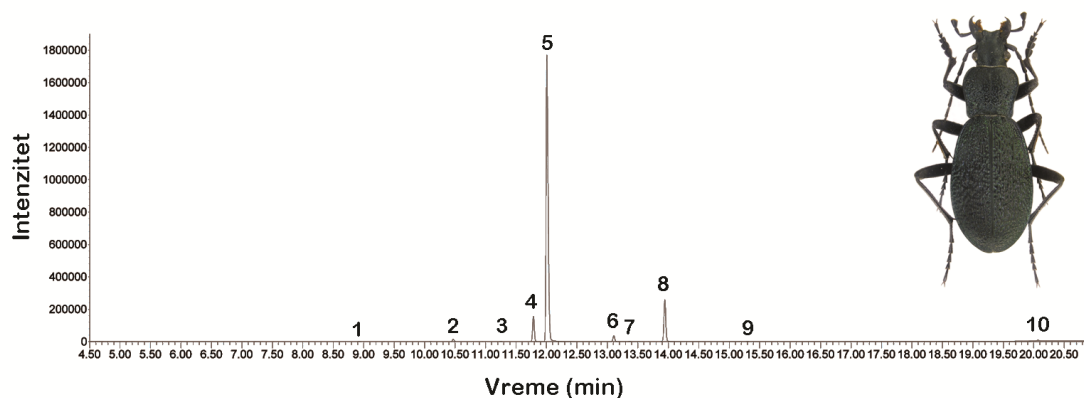


Slika 11 – Morfoloģija pigidijalnih žlezda vrste *C. inquisitor*. Izgled rezervoara i eferentnog kanala (A) i grupice sekretornih lobusa (B). Skraćenice: gsk - glavni sabirni kanal, ek - eferentni kanal, r - rezervoar, sk - sekretorni kanalić, sl - sekretorni lobusi, t - traheola. Skale iznose 0,5 mm.

Lumen rezervoara sa nešto tanjim zidovima mestimično je uočljiv. Na svom posteriornom delu, rezervoar se relativno naglo sužava u krivinu, što predstavlja početak eferentnog kanala dužine oko 2,6 mm i širine 0,14-0,25 mm. Sekret se kroz eferentni kanal izbacuje u spoljašnju sredinu po mehanizmu curenja ili kratkodometnog spreja. Prosvetljeni globularni sekretorni lobusi često fuzionišu, pa njihov dijametar varira od 80-110 μm . Formiraju agregacije od 100-ak jedinica. Glavni sabirni kanal je dug oko 4 mm i širok do 40 μm . Spaja se sa rezervoarom u bazalnom regionu, blizu posteriornog suženja.

4.1.4. Jedinjenja sekreta vrste *Carabus caelatus*

Iz ekstrakta sekreta pigidijalnih žlezda *C. caelatus* (visokoplaninska podvrsta *C. caelatus sarajevoensis* Apfelbeck, 1890) uzorkovanog na Durmitoru detektovano je i identifikovano devet organskih kiselina (osam alifatičnih i jedna aromatična) (Slika 12, Tabela 3). Dominantne komponente sekreta su metakrilna i angelinska kiselina. Minorne frakcije sekreta su izobutirična, 2-metilbutirična, tiglinska i benzoeva kiselina, dok su sirćetna, butirična, senecioinska i 2-heksenska kiselina zastupljene u tragovima.



Slika 12 – GC-FID hromatogram metilen hloridnog ekstrakta sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. caelatus*. Brojevi iznad pikova podudaraju se sa rednim brojem jedinjenja u Tabeli 3.

Tabela 3 – Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. caelatus*.

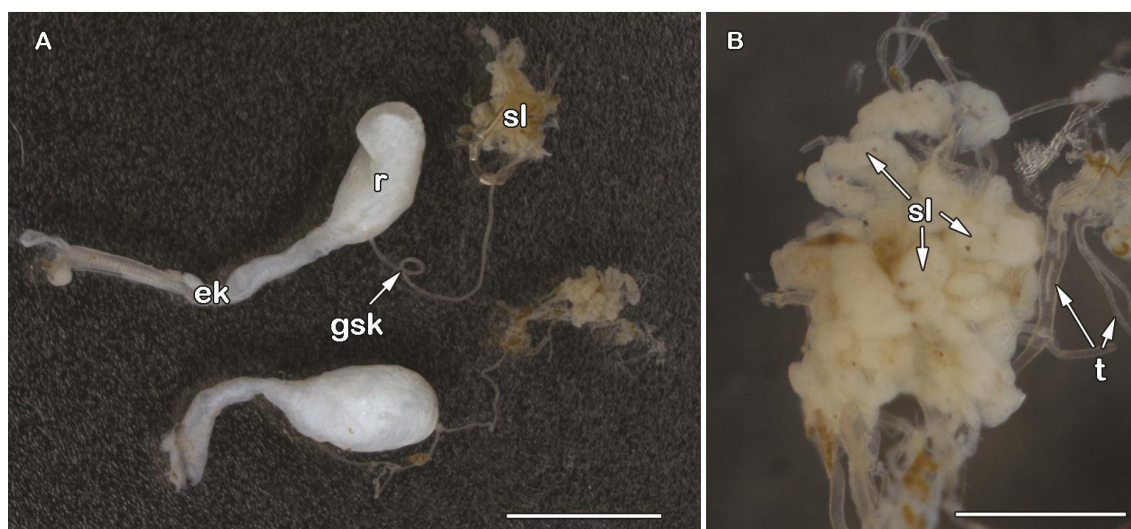
| Pik | t _R (min) ^a | RI ^a | Jedinjenje | Relativna zastupljenost (%) ^b |
|-----|-----------------------------------|-----------------|---------------------------|--|
| 1 | 8,93 | - | Sirćetna kiselina | <0,1 |
| 2 | 10,47 | - | Izobutirična kiselina | 0,6 |
| 3 | 11,25 | - | Butirična kiselina | <0,1 |
| 4 | 11,77 | - | 2-Metilbutirična kiselina | 5,9 |
| 5 | 11,95 | - | Metakrilna kiselina | 80,6 |
| 6 | 13,08 | - | Tiglinska kiselina | 1,5 |
| 7 | 13,36 | - | Senecioinska kiselina | <0,1 |
| 8 | 13,95 | - | Angelinska kiselina | 10,8 |
| 9 | 15,30 | - | 2-Heksenska kiselina | <0,1 |
| 10 | 20,07 | - | Benzoeva kiselina | 0,3 |

a - vrednosti dobijene sa INNOWax kapilarne kolone

b - na osnovu površina GC-FID pikova sa INNOWax kapilarne kolone

4.1.5. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Carabus cancellatus*

Rezervoari pigidijalnih žlezda vrste *C. cancellatus* imaju unilobalnu, bubrežastu formu. Dužina rezervoara iznosi 2,3 mm a širina oko 1 mm. Lumen rezervoara nije vidljiv ni u jednom njegovom delu zbog snažno razvijenog mišićnog zida. Na svom posteriornom delu se veoma postepeno sužava u eferentni kanal dužine 3.64 mm i širine 0.32 mm. Sekret se kroz eferentni kanal izbacuje u spoljašnju sredinu po mehanizmu zaspršivanja (spreja) na nekoliko desetina centimetara. Prosvetljeni globularni sekretorni lobusi često fuzionišu pa njihov dijametar varira od 90 μm (pojedinačni) do 160 μm (fuzionisani). Formiraju agregacije od 100–150 jedinica (Slika 13).

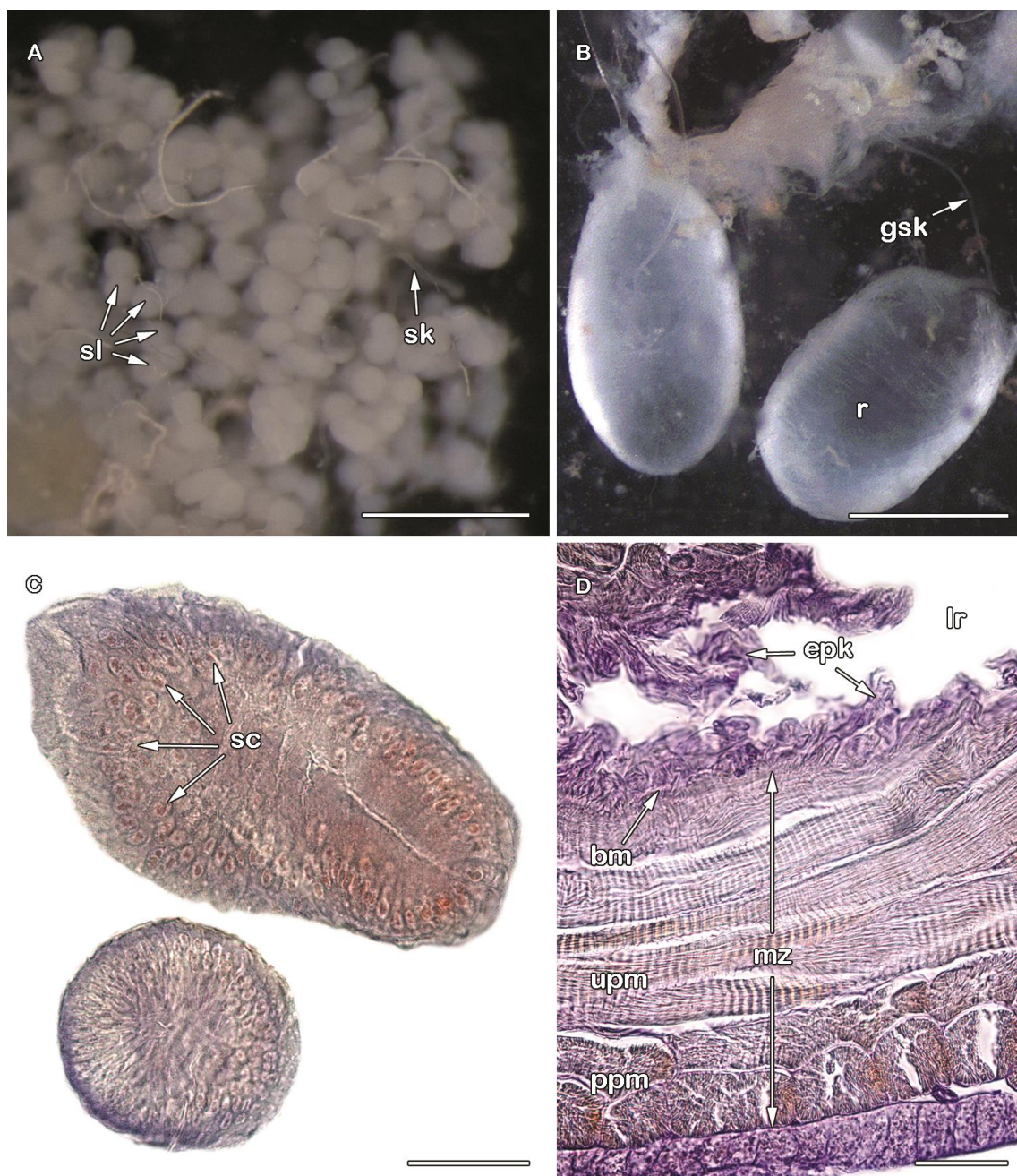


Slika 13 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *C. cancellatus*. Izgled parnog žlezdanog aparata (A) i grupice sekretornih lobusa (B). Skraćenice: gsk - glavni sabirni kanal, ek - eferentni kanal, r - rezervoar, sl - sekretorni lobusi, t - traheole. Skale iznose 2 mm (A) i 0,5 mm (B).

Glavni sabirni kanal dug je 5,2 mm i u proseku širok 50 μ m. Spaja se sa rezervoarom u lateralnom bazalnom regionu, na početku posteriornog postepenog sužavanja.

4.1.6. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Carabus convexus*

Nakon izvršene disekcije abdomena vrste *C. convexus*, parni rezervoari pigidijalnih žlezda uočavaju se kao blago izduženi jednolobalni vrećasti organi sa blagom, ali приметnom medijalnom konstrikcijom. Dimenzije rezervoara su oko 1 mm u širini i oko 2 mm u dužini (Slika 14). Lumen rezervoara je najčešće potpuno nevidljiv od spolja ili je slabo vidljiv kroz relativno snažno razvijen mišićni zid. Lumen prati oblik čitavog rezervoara, a njegova unutrašnjost je manje-više nepravilna i naborana, relativno je uzak i ka njemu se od epidermisa pružaju nastavci zaštitne epikutikule. Muskulozni eferentni kanal predstavlja posteriorno suženje rezervoara i služi za izbacivanje sekreta kada se jedinka nađe u opasnosti. Širine je 0,3 mm, a dužine 4 mm. Na prelazu rezervoara u eferentni kanal nalazi se zalistak. Drugi zalistak koga takođe kontrolišu mišići nalazi se na antero-lateralnoj ivici devetog segmenta abdomena, a sekret se kroz njega izbacuje u vidu spreja na udaljenosti i do nekoliko centimetara.



Slika 14 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *C. convexus*. Agregacija sekretornih lobusa (A), izgled parnih rezervoara (B), poprečni presek fuzionisanog i (gore) pojedinačnog sekretornog lobusa (dole) (C) i deo poprečnog preseka rezervoara (D). Skraćenice: bm - bazalna membrana, gsk - glavni sabirni kanal, epk - epikutikula, lr - lumen rezervoara, mz - mišićni zid, ppm - poprečni presek mišića, r - rezervoar, upm - uzdužni presek mišića, sc - sekretorne ćelije, sk - sabirni kanalić, sl - sekretorni lobusi. Skale iznose 1 mm (B), 0,5 mm (A) i 50 μ m (C i D).

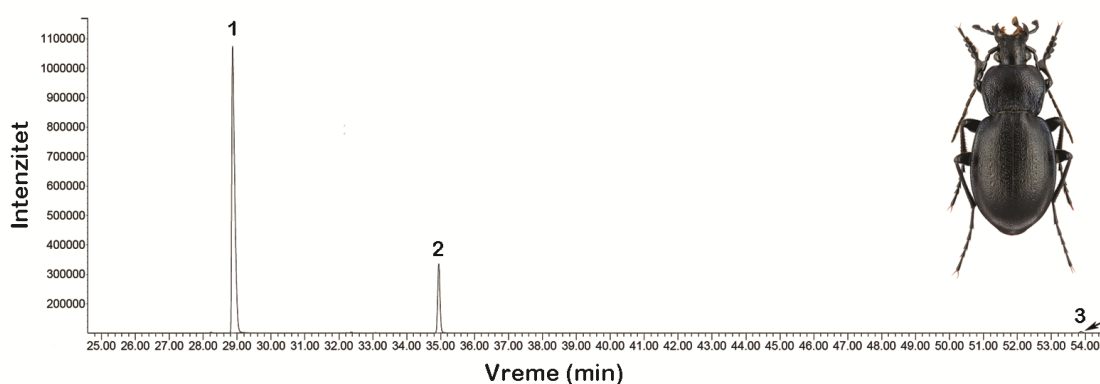
Dobro razvijeni mišićni omotač rezervoara dostiže debljinu i do 400 μ m, mada je njegova prosečna debljina nešto manja. Na histološkim presecima se uočava da se mišićna vlakna pružaju u svim pravcima. Sekretorni lobusi pigidijalnih žlezda uočavaju

se kao agregacije sferično-ovoidnih globula (40-60 komada, a kod nekih primeraka i stotinak) beličaste boje, čiji pojedinačni dijametar iznosi 70 μm (kod fuzionisanih lobusa, dijametar je do 200 μm). Kao i kod ostalih vrsta trčuljaka potporodice Carabinae, prisutna je fuzija žlezdanih lobusa.

Na preseku globula vide se krupne cilindrične sekretorne ćelije radijalno raspoređene oko zajedničkog centralnog lumena. U njima se uočavaju krupna jedra smeštena na periferiji i obojene sekretorne vezikule. Drugi, tanji sloj ćelija koje praktično nose centralni lumen (eng. *duct-carrying cells*) nalazi se ispod sekretornih ćelija. U zidovima dugih glavnih sabirnih kanala nalaze se spiralna zadebljanja koja održavaju njihove oblike. Oni se spajaju sa rezervoarima u njihovim zaravnjenim delovima (tzv. hilumi), blizu zalistaka, između rezervoara i eferentnih kanala. Glavni sabirni kanal dug je oko 2 cm, dok mu je dijametar oko 20 μm . Svi delovi pigidijalnih žlezda impregnirani su tankim slojem hitina, što može da se protumači kao zaštita od kiselinskih produkata žlezda. Suštinske razlike među polovima u morfo-anatomskoj građi delova pigidijalnih žlezdanih aparata nisu uočene.

4.1.7. Jedinjenja sekreta vrste *C. convexus*

Ekstrakt sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. convexus* predstavlja veoma jednostavnu smešu, s obzirom da je detektovano ukupno tri kiseline, od čega je jedna aromatična (Slika 15, Tabela 4). Među identifikovanim jedinjenjima u sekretu dominira metakrilna kiselina, dok je tiglinska zastupljena u nešto manjem procentu, dok benzoeva kiselina predstavlja takozvanu minornu komponentu sekreta (između 0,1 i 1,0%).



Slika 15 – GC-FID hromatogram metilen hloridnog ekstrakta sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. convexus*. Brojevi iznad pikova podudaraju se sa rednim brojem jedinjenja u Tabeli 4.

Tabela 4 – Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. convexus*.

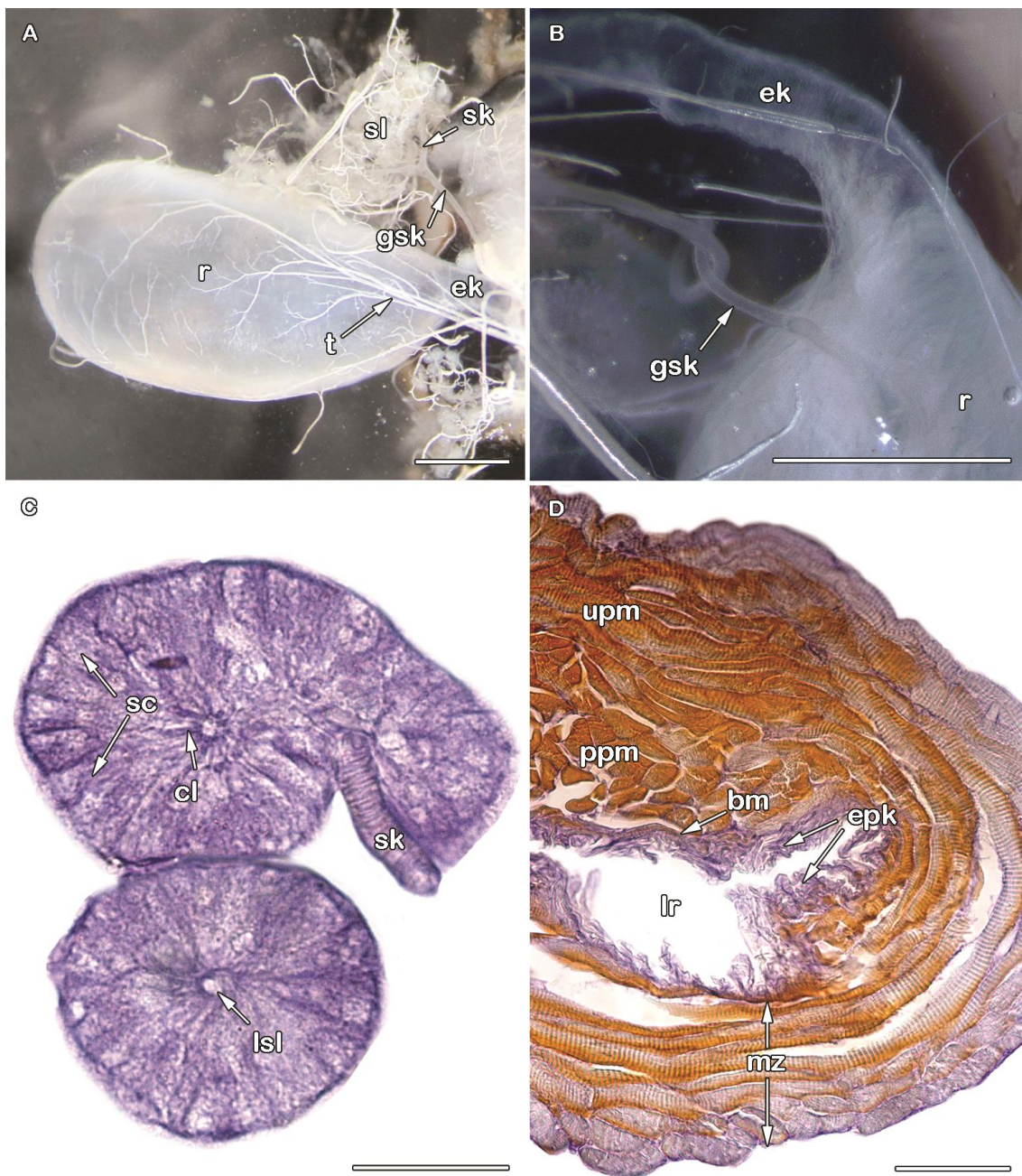
| Pik | t _R (min) ^a | RI ^a | Jedinjenje | Relativna zastupljenost (%) ^b |
|-----|-----------------------------------|-----------------|---------------------|--|
| 1 | 28,8 | 1698 | Metakrilna kiselina | 83,8 |
| 2 | 34,8 | 1859 | Tiglinska kiselina | 15,9 |
| 3 | 53,8 | 2461 | Benzoeva kiselina | 0,3 |

a - vrednosti dobijene sa INNOWax kapilarne kolone

b - na osnovu površina GC-FID pikova sa INNOWax kapilarne kolone

4.1.8. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Carabus coriaceus*

Nakon disekcija abdomena više desetina jedinki vrste *C. coriaceus*, ustanovljena je morfo-anatomska građa pigidijalnih žlezda ovih trčuljaka. Rezervoari su krupni, unilobalni, izuzetno izduženi vrećasti organi sa dobro izraženom medijalnom konstrikcijom, što strukturi daje pasuljast ili bubrežast oblik, uz napomenu da je maksimalna širina rezervoara ipak u distalnoj trećini. Prosečna širina rezervoara je 2,2 mm, a dužina preko 4 mm. Zidovi rezervoara su obavijeni snažnom višeslojnom muskulaturom čija debljina prelazi 400 µm. Boja rezervoara je karakteristično sivkasto-beličasta i na površini se uvek nalazi splet mnogobrojnih traheola, koje su pokazatelj visoko aerobnog metabolizma muskulature. Lumen rezervoara od spolja je nevidljiv usled snažno razvijenog mišićnog zida. Na histološkim presecima, vidi se da pukotinasti lumen prati oblik čitavog rezervoara, kao i postojanje mnogobrojnih epikutikularnih trnova. Muskulozni eferentni kanal karakteristične je građe za rod i predstavlja suženje kojim se sekret iz rezervoara izbacuje u spoljašnju sredinu u situacijama kada potencijalni predator ugrožava jedinku. Mehanizam izbacivanja sekreta je raspršivanje u vidu spreja, a razdaljina na koju sekret može da se izbaci je i do nekoliko desetina centimetara. Širina eferentnog kanala je 0,6 mm, a dužina čak i blizu 1 cm. Na prelazu rezervoara u eferentni kanal nalazi se prvi zalistak, dok je drugi neposredno ispred izlaznog otvora, a oba su pod mišićnom kontrolom. Sekretorni delovi pigidijalnih žlezda uočavaju se kao agregacije svetlih sferičnih lobusa čiji broj varira od 60-130. Dijametar jedne sekretorne globule iznosi oko 110 µm (kod fuzionisanih lobusa višestruko je veći). Na histološkim presecima sekretornih lobusa, uočavaju se krupne visoko cilindrične sekretorne ćelije radijalno raspoređene oko zajedničkog centralnog lumena (Slika 16). Ispod njih su sitnije gusto pakovane ćelije koje formiraju aksijalne kanale. U kanalima se sekret sakuplja i cevčicama rastućih dijametara sprovodi se sve do glavnog sabirnog kanala. Glavni sabirni kanali se odlikuju prstenastim zadebljanjima koja sprečavaju spljoštavanje strukture, a sa rezervoarima se spajaju u regionu hiluma.



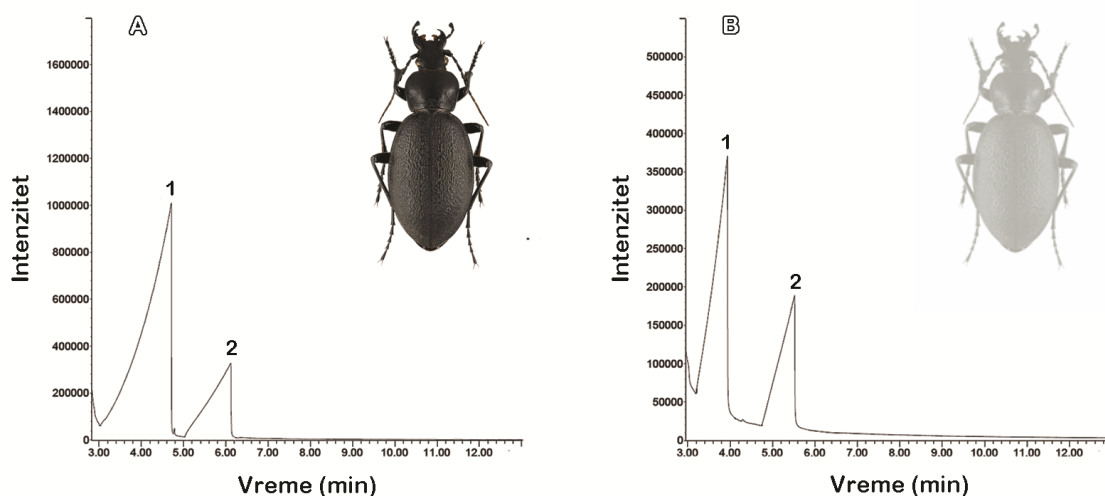
Slika 16 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *C. coriaceus*. Agregacija sekretornih lobusa i rezervoar (A), uvećan prikaz mesta spajanja glavnog sabirnog kanala sa rezervoarom i eferentnim kanalom (B), poprečni presek sekretornog lobusa (C) i deo poprečnog preseka rezervoara (D). Skraćenice: bm - bazalna membrana, cl - ćelije lumena, ek - eferentni kanal, gsk - glavni sabirni kanal, epk - epikutikula, lsl - lumen sekretornog lobusa, lr - lumen rezervoara, mz - mišićni zid, ppm - poprečni presek mišića, r - rezervoar, upm - uzdužni presek mišića, sc - sekretorne ćelije, sk - sabirni kanalić, sl - sekretorni lobusi, t - traheole. Skale iznose 1 mm (A i B), 100 μ m (D) i 50 μ m (C).

Dužina sabirnog kanala dostiže i nekoliko centimetara, dok mu je dijаметar oko 20 μ m. Svi delovi pigidijalnih žlezda impregnirani su tankim slojem hitina, što može da se protumači kao zaštita od kiselnih produkata žlezda. Suštinske razlike među

polovima u morfo-anatomskoj građi delova pigidijalnih žlezdanih aparata nisu uočene, izuzev proporcionalnih razlika u veličini, naročito rezervoara (kod mužjaka su u proseku manji).

4.1.9. Jedinjenja sekreta vrste *C. coriaceus*

Detektovano je i identifikovano ukupno tri jedinjenja u smeši sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. coriaceus* (metakrilna, tiglinska i benzoeva kiselina) (Slika 17, Tabela 5). Kvalitativnih razlika u uzorkovanju korišćenjem dve metode nije bilo, dok su procenti dva dominantna jedinjenja bili ipak drugačiji. Metakrilna kiselina bila je najzastupljenije jedinjenje sa 63,5% udela u sekretu kod metode „izmuzanja“, dok je vađenjem sekreta direktno iz rezervoara taj procenat iznosio 79,2%. Situacija sa tiglinskom kiselinom je suprotna, naime procenat njenog udela je bio manji prilikom uzorkovanja metodom „izmuzanja“ (36,5%) od metode direktnog uzorkovanja iz rezervoara (20,8%).



Slika 17 – GC-FID hromatogram metilen hloridnog ekstrakta sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. coriaceus* uzorkovanog „muženjem“ (A) i mikropilarom direktno iz rezervoara (B). Brojevi iznad pikova podudaraju se sa rednim brojem jedinjenja u Tabeli 5.

Tabela 5 – Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. coriaceus*.

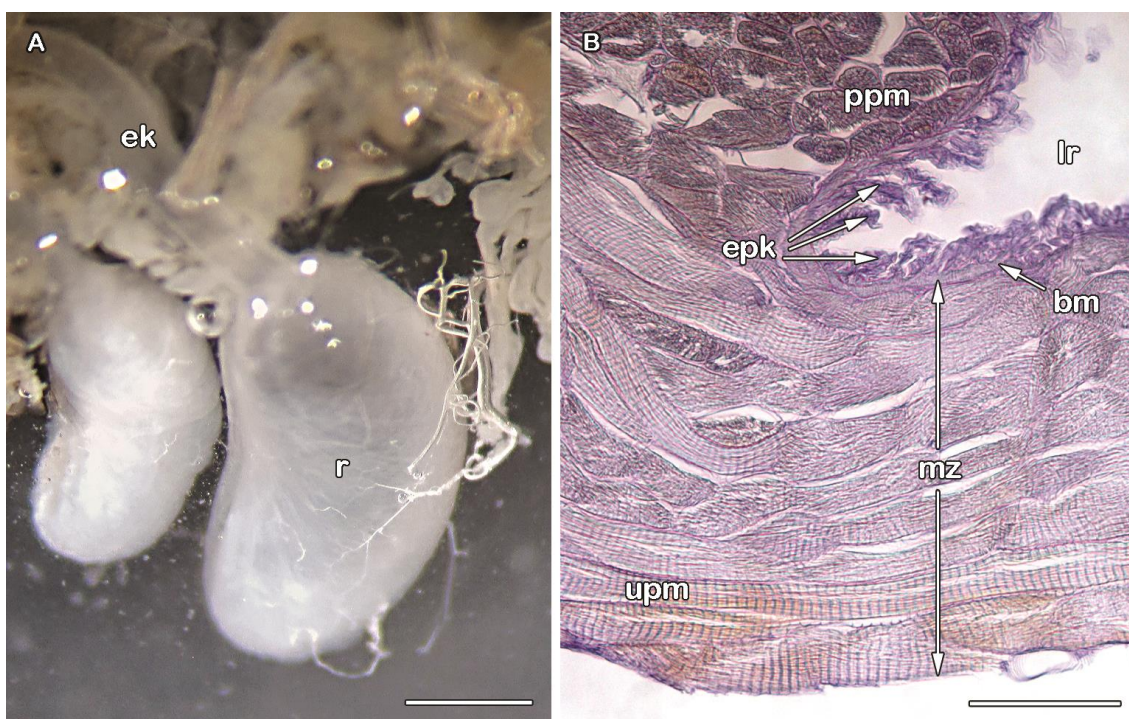
| Pik | t_R (min) ^a | RI ^a | Jedinjenje | Relativna zastupljenost (%) ^b | |
|-----|--------------------------|-----------------|---------------------|--|------------------------|
| | | | | „Izmuzanje“ | Direktno iz rezervoara |
| 1 | 4,0 | 1698 | Metakrilna kiselina | 63,5 | 79,2 |
| 2 | 5,5 | 1859 | Tiglinska kiselina | 36,5 | 20,8 |
| 3 | 15,0 | 2461 | Benzoeva kiselina | <0,1 | <0,1 |

a - vrednosti dobijene sa INNOWax kapilarne kolone

b - na osnovu površina GC-FID pikova sa INNOWax kapilarne kolone

4.1.10. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Carabus intricatus*

Rezervoari pigidijalnih žlezda imaju pasuljast oblik, dužine 3,5 mm i širine 2 mm. Rezervoar se odlikuje veoma snažnim mišićnim omotačem čija debljina na nekim mestima prelazi 300 μm , pa zato i lumen rezervoara nije uočljiv od spolja. Muskulozni eferentni kanal je dugačak između 3,5 mm i 4 mm a širok 0,4 mm (Slika 18). Vrsta *C. intricatus* izbacuje sekret iz pigidijalnih žlezda štrcanjem na udaljenosti od nekoliko desetina centimetara. Sekretorni deo pigidijalnih žlezda uočava se kao agregacije 70-80 belih sferičnih lobusa dijametra od oko 100 μm , a neretko dva ili više susednih lobusa srastaju. Dimenzije glavnog sabirnog kanala nisu poznate.

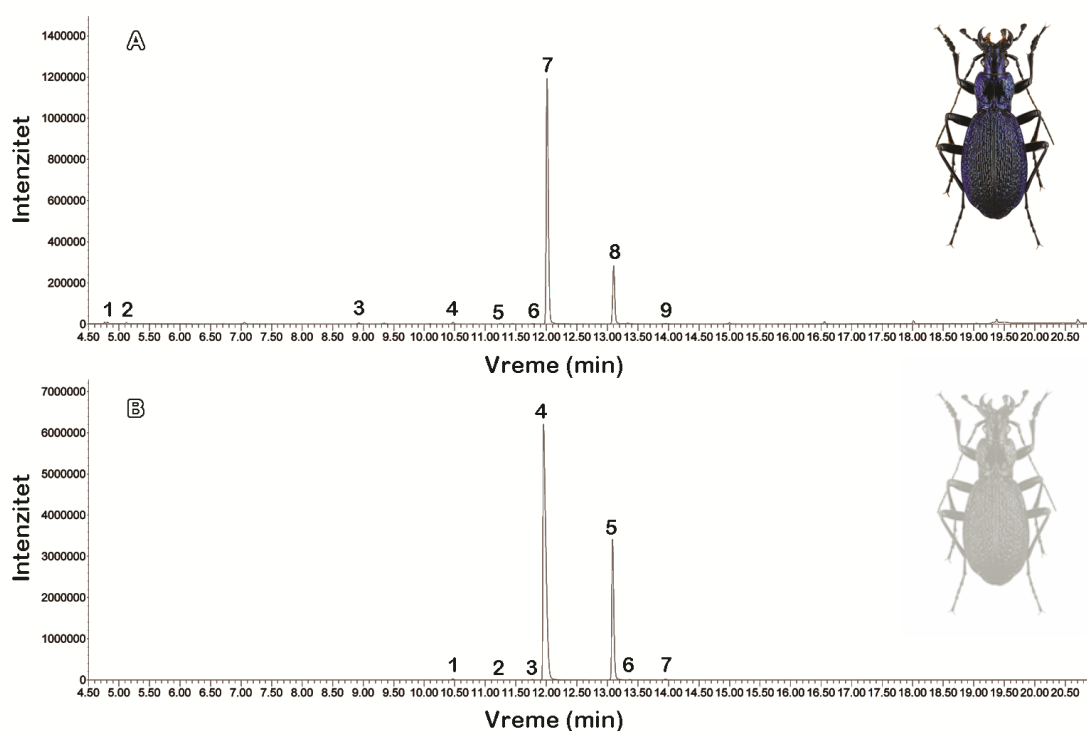


Slika 18 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *C. intricatus*. Izgled izolovanih rezervoara i eferentnog kanala (A) i deo poprečnog preseka rezervoara (B). Skraćenice: bm - bazalna membrana, ek - eferentni kanal, epk - epikutikula, lr - lumen rezervoara, mz - mišićni zid, ppm - poprečni presek mišića, r - rezervoar, upm - uzdužni presek mišića. Skale iznose 1 mm (A) i 100 μm (B).

4.1.11. Jedinjenja sekreta vrste *C. intricatus*

Iz sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. intricatus* detektovano je 10 jedinjenja, a identifikovano je njih devet (osam organskih kiselina i jedan alkohol) (Slika 19, Tabela 6). Jedinka iz populacije sa Stare planine sakupljena u proleće (maj) u sekretima pigidijalnih žlezda sadrži devet jedinjenja. Najdominantnija je metakrilna kiselina, a

potom tiglinska, dok ostala jedinjenja imaju mnogo manje koncentracije (ispod 1%), uz jedno nedeterminisano jedinjenje. S druge strane, iz sekreta pigidijalnih žlezda jedinki sakupljenih na Avali u kasnu jesen (novembar) identifikovano je sedam organskih kiselina. Takođe, najdominantnije jedinjenje sekreta je metakrilna kiselina, sa nešto manjim procentom zastupljenosti u odnosu na sekret jedinke iz druge analizirane populacije, a potom i tiglinska kiselina, sa nešto većim procentom zastupljenosti u odnosu na sekret jedinke iz druge analizirane populacije. Tri kiseline (izobutirična, 2-metilbutirična i angelinska) su minorne komponente, dok su butirična i seneciionska kiselina detektovane u tragovima.



Slika 19 – GC-FID hromatogram metilen hloridnog ekstrakta sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. intricatus*, tj. jedinki iz populacije sa Stare planine (A) i sa Avale (B). Brojevi iznad pikova podudaraju se sa rednim brojem jedinjenja u Tabeli 6.

Tabela 6 – Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda dve populacije vrste *C. intricatus*.

| Pik | t _R (min) ^a | RI ^a | Jedinjenje | Relativna zastupljenost (%) ^b | |
|-----|-----------------------------------|-----------------|---------------------------|--|-------|
| | | | | Stara planina | Avala |
| 1 | 4,81 | - | <i>n</i> -Butanol | 0,3 | - |
| 2 | 5,12 | - | ND | 0,3 | - |
| 3 | 8,93 | - | Sirćetna kiselina | 0,3 | - |
| 4 | 10,47 | - | Izobutirična kiselina | 0,5 | 0,2 |
| 5 | 11,25 | - | Butirična kiselina | 0,1 | <0,1 |
| 6 | 11,77 | - | 2-Metilbutirična kiselina | 0,1 | 0,1 |
| 7 | 11,95 | - | Metakrilna kiselina | 79,1 | 72,8 |
| 8 | 13,08 | - | Tiglinjska kiselina | 18,9 | 26,7 |
| 9 | 13,36 | - | Senecioinska kiselina | - | <0,1 |
| 10 | 13,95 | - | Angelinska kiselina | 0,2 | 0,2 |

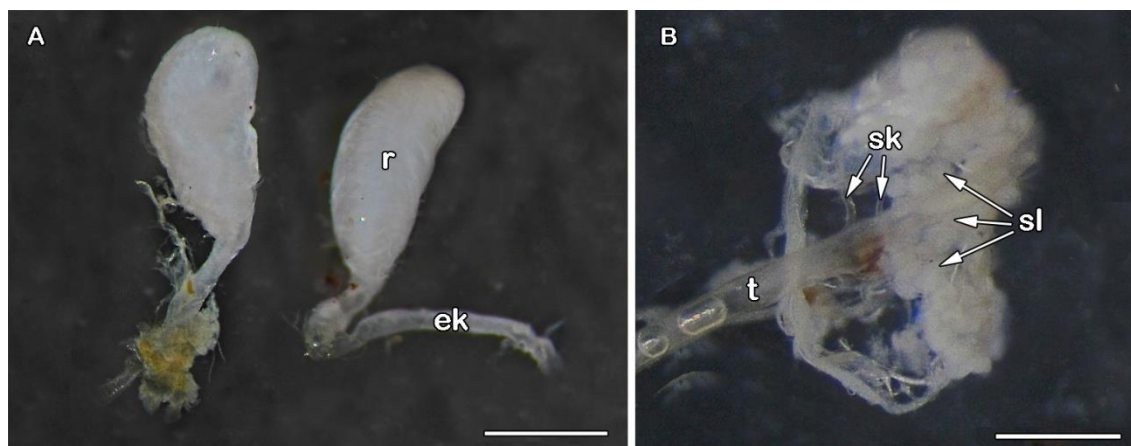
a - vrednosti dobijene sa INNOWax kapilarne kolone

b - na osnovu površina GC-FID pikova sa INNOWax kapilarne kolone

ND - neidentifikovano jedinjenje

4.1.12. Morfološka grada pigidijalnih žlezda vrste *Carabus montivagus*

Izduženi pasuljasti rezervoari karakteristični za rod čija dužina iznosi 3,8 mm a širina do 2 mm smešteni su u posteriornom delu abdomena. Lumen rezervoara nije uočljiv od spolja zbog snažno razvijene muskulature zida. Posteriorni deo rezervoara se postepeno sužava u eferentni kanal dužine 3,5 mm i širine 0,4 mm (Slika 20). Mehanizam izbacivanja sekreta podrazumeva raspršivanje u vidu spreja. Sekretorni lobusi pigidijalnih žlezda uočavaju se kao agregacije pedesetak belih sferičnih struktura čiji pojedinačni dijametri iznose do 100 μm, a neretko se više susednih lobusa fuzioniše. Sekret se od sekretornih lobusa sprovodi glavnim sabirnim kanalom do rezervoara.



Slika 20 – Morfološka grada pigidijalnih žlezda vrste *C. montivagus*. Izgled izolovanih rezervoara i eferentnog kanala (A) i agregacije sekretornih lobusa (B). Skraćenice: ek - eferentni kanal, r - rezervoar, sk - sabirni kanalići, sl – sekretorni lobusi, t - traheja. Skale 2 mm (A), 100 μm (B).

4.1.13. Jedinjenja sekreta vrste *C. montivagus*

Analizom hemijskog sastava sekreta vrste *C. montivagus* konstatovana je veoma jednostavna smeša jedinjenja (Tabela 7). Detektovane su i identifikovane dve organske kiseline (metakrilna sa 87,2% i tiglinska sa 12,8% udela u sekretu).

Tabela 7 – Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. montivagus*.

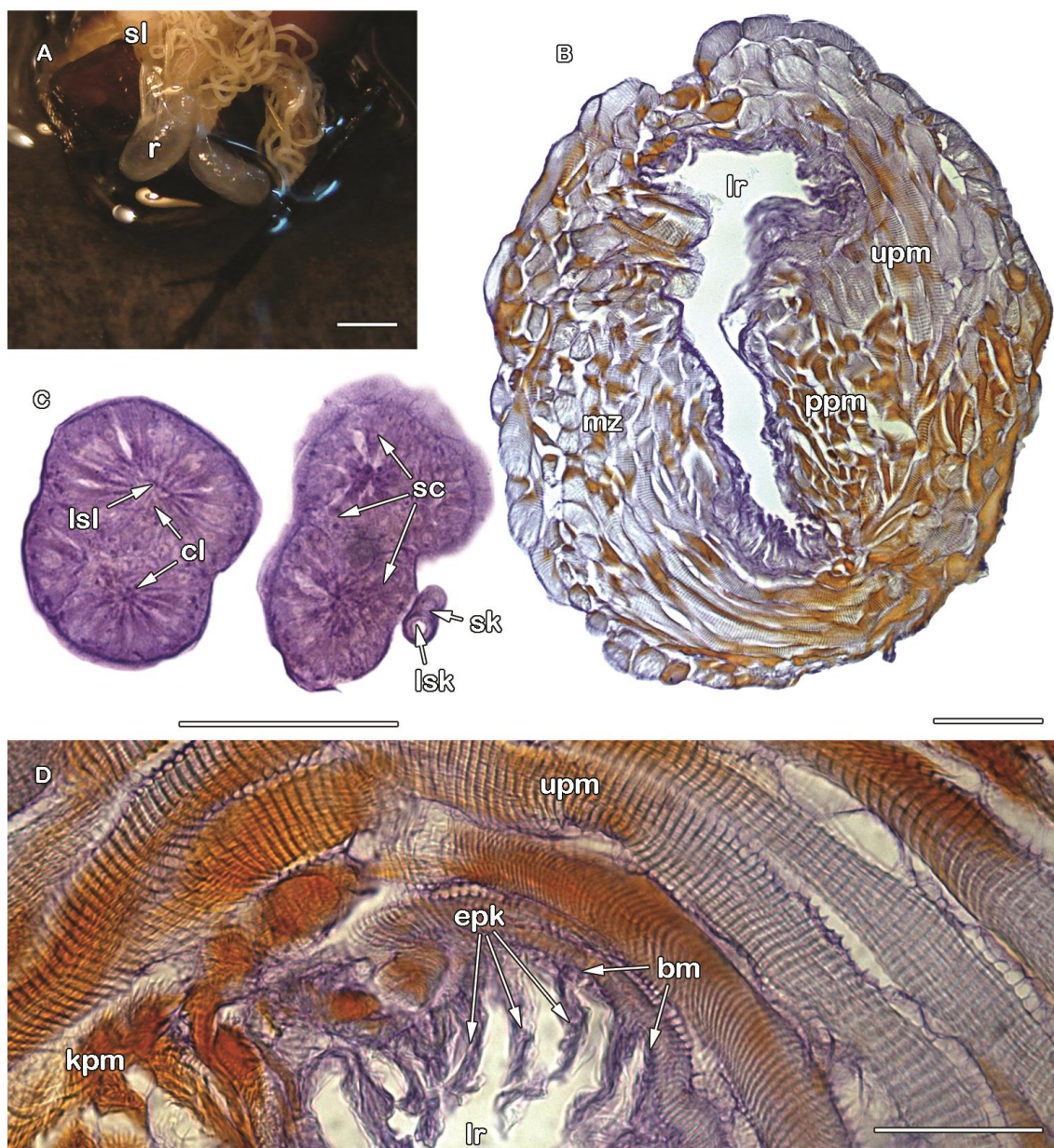
| Pik | t _R (min) ^a | RI ^a | Jedinjenje | Relativna zastupljenost (%) ^b |
|-----|-----------------------------------|-----------------|---------------------|--|
| 1 | 11,95 | - | Metakrilna kiselina | 87,2 |
| 2 | 13,95 | - | Tiglinska kiselina | 12,8 |

a - vrednosti dobijene sa INNOWax kapilarne kolone

b - na osnovu površina GC-FID pikova sa INNOWax kapilarne kolone

4.1.14. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Carabus ullrichii*

Najuočljiviji delovi pigidijalnih žlezda *C. ullrichii* jesu izduženi, ovoidni rezervoari, sa medijalnom konstrikcijom. Rezervoari su široki u proseku 1,7 mm, a dužina im je oko 3 mm. Unutrašnjost rezervoara čini lumen, koji je obložen slojem zaštitne epikutikule koja nije naročito naborana i izvučena u šiljke. Oko lumena se nalazi mišićni zid debljine i do 450 μm, pa je lumen od spolja nevidljiv ili slabo vidljiv. Posteriozni deo rezervoara se postepeno sužava i prelazi u eferentni kanal. Muskulozni eferentni kanal predstavlja posteriorno suženje rezervoara i služi za izbacivanje sekreta pigidijalnih žlezda kada se jedinka nađe u opasnosti. Širine je 0,5 mm, a dužine oko 5 mm. Na prelazu rezervoara u eferentni kanal nalazi se zalistak. Sekret pigidijalnih žlezda se prazni mehanizmom štrcanja, a precizan usmeravajući sprej se izbacuje na udaljenosti veće i od 20 centimetara. Sekretorni lobusi pigidijalnih žlezda uočavaju se kao agregacije beličastih sferičnih globula (40-60 komada, ređe i do 100), čiji pojedinačni dijametri iznose 70-80 μm, a veoma česta pojava je fuzionisanje dva ili više susednih lobusa. Na poprečnim presecima sekretornih lobusa periferno se uočavaju krupnije sekretorne ćelije, a centralno sitnije ćelije nosači centralnog lumena, u kojima se sakuplja sekret (Slika 21). Sekret se dalje sprovodi glavnim sabirnim kanalom do rezervoara. Zidovi glavnog sabirnog kanala nose spiralna zadebljanja. Mesto spajanja glavnog sabirnog kanala sa rezervoarom je isto kao i kod ostalih vrsta roda. Građa pigidijalnih žlezda ne razlikuje se među polovima.

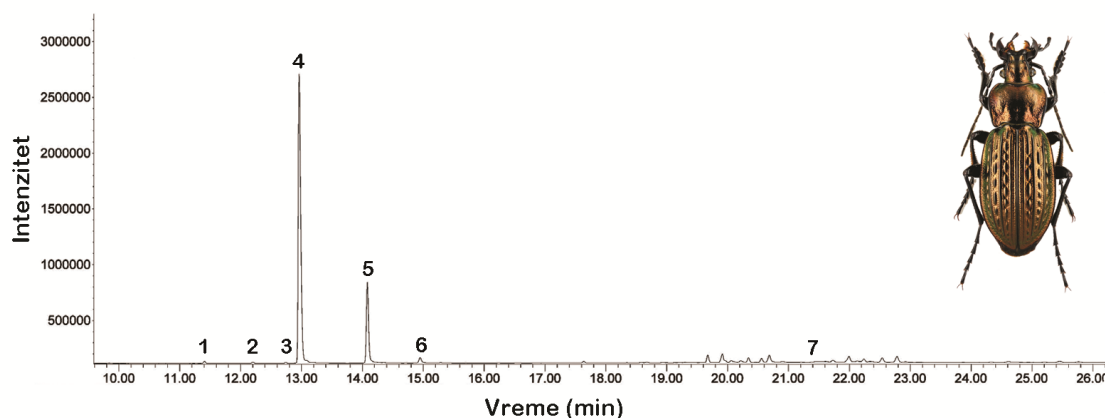


Slika 21 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *C. ullrichii*. Izgled rezervoara pigidijalnih žlezda na disekovanom primerku (A), poprečni presek rezervoara (B), poprečni preseči sekretornih lobusa (C) i krupan prikaz epikutikularnih nabora na delu poprečnog preseka rezervoara (D). Skraćenice: bm - bazalna membrana, cl - ćelije lumena, epk - epikutikula, kpm - kosi presek mišića, lr - lumen rezervoara, lsk - lumen sekretornog kanalića, lsl - lumen sekretornog lobusa, mz - mišićni zid, ppm - poprečni presek mišića, r - rezervoar, sc - sekretorne ćelije, sk - sabirni kanalići, sl - sekretorni lobusi, upm - uzdužni presek mišića. Skale iznose 1 mm (A), 200 μ m (B), 100 μ m (C) i 50 μ m (D).

4.1.15. Jedinjenja sekreta vrste *C. ullrichii*

Iz sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. ullrichii* detektovano je i identifikovano sedam organskih kiselina (Slika 22, Tabela 8). Dominantne komponente sekreta su metakrilna i angelinska kiselina, nešto manje procentualne zastupljenosti je tiglinska

kiselina, dok su izobutirična, butirična, 2-metilbutirična i benzoeva kiselina u minornim koncentracijama.



Slika 22 – GC-FID hromatogram metilen hloridnog ekstrakta sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. ullrichii*. Brojevi iznad pikova podudaraju se sa rednim brojem jedinjenja u Tabeli 8.

Tabela 8 – Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. ullrichii*.

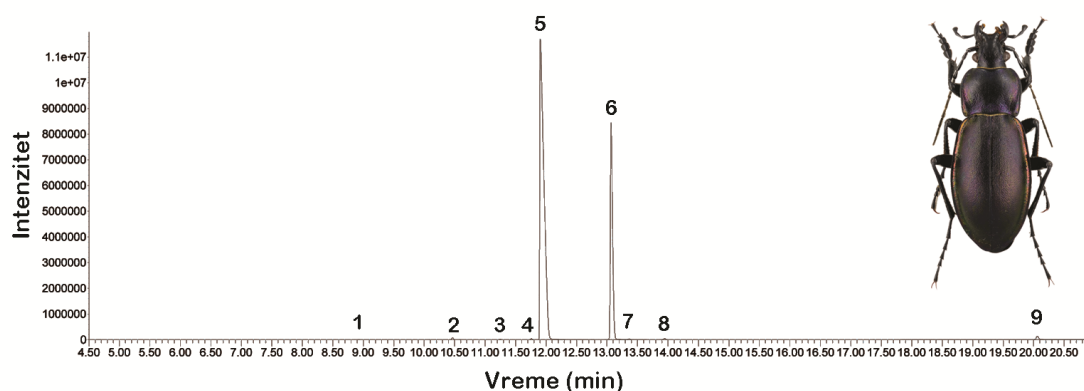
| Pik | t_R (min) ^a | RI ^a | Jedinjenje | Relativna zastupljenost (%) ^b |
|-----|--------------------------|-----------------|---------------------------|--|
| 1 | 11,4 | 1576 | Izobutirična kiselina | 0,3 |
| 2 | 12,2 | 1637 | Butirična kiselina | 0,2 |
| 3 | 12,7 | 1680 | 2-Metilbutirična kiselina | 0,2 |
| 4 | 13,0 | 1698 | Metakrilna kiselina | 78,7 |
| 5 | 14,0 | 1784 | Angelinska kiselina | 17,7 |
| 6 | 14,9 | 1859 | Tiglinska kiselina | 2,5 |
| 7 | 21,4 | 2461 | Benzoeva kiselina | 0,4 |

a - vrednosti dobijene sa INNOWax kapilarne kolone

b - na osnovu površina GC-FID pikova sa INNOWax kapilarne kolone

4.1.16. Jedinjenja sekreta vrste *Carabus violaceus*

Iz sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. violaceus* (visokoplaninska podvrsta *C. violaceus azureus* Dejean, 1826 uzorkovana na Durmitoru) detektovano je i identifikovano devet organskih kiselina (osam alifatičnih i jedna aromatična organska kiselina) (Slika 23, Tabela 9). Najzastupljenije komponente sekreta su metakrilna i tiglinska kiselina. Minorne frakcije sekreta su izobutirična, 2-metilbutirična, senecioinska, angelinska i benzoeva kiselina, dok su sirćetna i butirična kiselina zastupljene u tragovima.



Slika 23 – GC-FID hromatogram metilen hloridnog ekstrakta sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. violaceus*. Brojevi iznad pikova podudaraju se sa rednim brojem jedinjenja u Tabeli 9.

Tabela 9 – Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. violaceus*.

| Pik | t_R (min) ^a | RI ^a | Jedinjenje | Relativna zastupljenost (%) ^b |
|-----|--------------------------|-----------------|---------------------------|--|
| 1 | 8,93 | - | Sirćetna kiselina | <0,1 |
| 2 | 10,47 | - | Izobutirična kiselina | 0,2 |
| 3 | 11,25 | - | Butirična kiselina | <0,1 |
| 4 | 11,77 | - | 2-Metilbutirična kiselina | 0,1 |
| 5 | 11,95 | - | Metakrilna kiselina | 71,4 |
| 6 | 13,08 | - | Tiglinska kiselina | 27,5 |
| 7 | 13,36 | - | Senecioinska kiselina | 0,1 |
| 8 | 13,95 | - | Angelinska kiselina | 0,1 |
| 9 | 20,07 | - | Benzoeva kiselina | 0,5 |

a - vrednosti dobijene sa INNOWax kapilarne kolone

b - na osnovu površina GC-FID pikova sa INNOWax kapilarne kolone

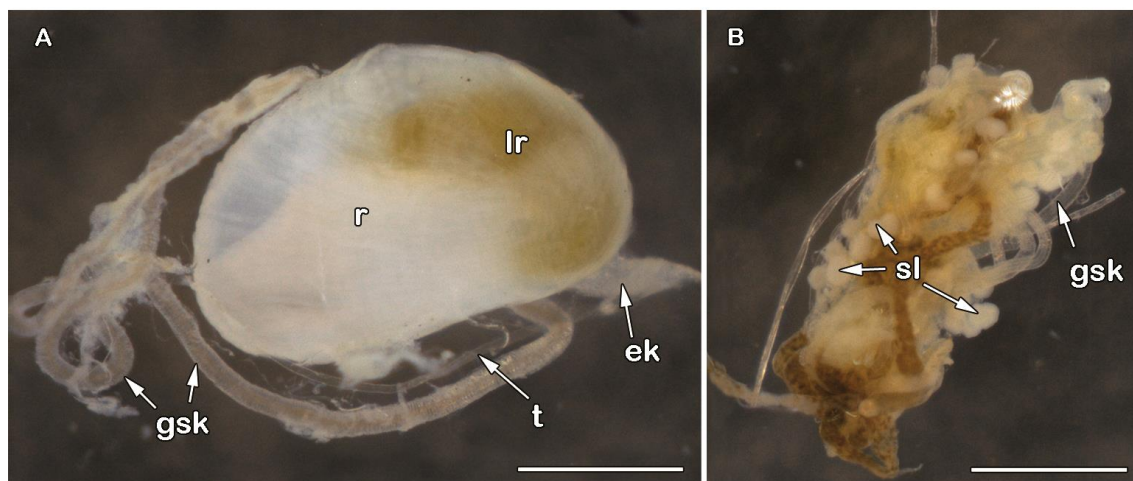
4.2. Morfološka građa pigidijalnih žlezda odabranih vrsta potporodice Harpalinae

U ovoj disertaciji analizirano je pet vrsta trčuljaka iz potporodice Harpalinae, koje pripadaju tribusu Harpalini, odnosno podtribusu Harpalina. U pitanju su dve vrste roda *Harpalus* Latreille, 1802, dve vrste roda *Ophonus* Dejean, 1821 i jedna vrsta roda *Pseudoophonus* Motschulsky, 1844.

4.2.1. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Harpalus atratus*

Oblik rezervoara pigidijalnih žlezda vrste *H. atratus* je ovalan do pasuljast, sa blagim udubljenjima na unutrašnjoj strani medijalno, dužine 1,33 mm i širine 0,85 mm. Za lumen (tamno žute boje) je karakteristično da je vidljiv od spolja jedino u bazalnom delu rezervoara, blizu izdvajanja eferentnog kanala, što sugeriše na deblji epidermis ispod mišićnog zida u pomenutom regionu. Rezervoar se naglo sužava u eferentni kanal

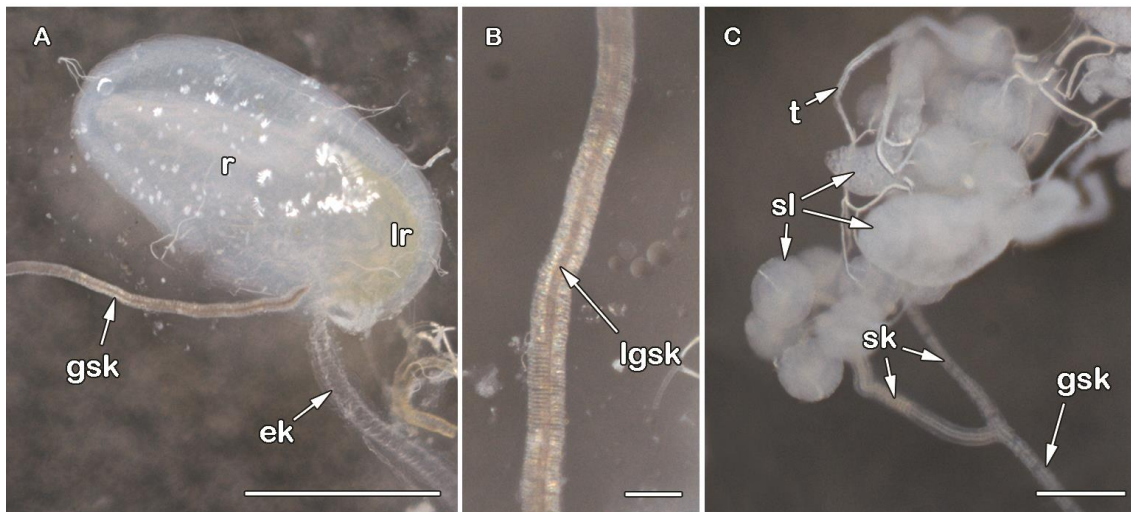
(širine 0,12 mm i dužine oko 1 mm), iz koga se sekret oslobađa u spoljašnju sredinu. Sekretorni lobusi su žućkaste boje, ovalnog do loptastog oblika, sa dijametrom od 100 μ m. Njihova brojnost u agregacijama iznosi 60-70 jedinica. Glavni sabirni kanal izrazito je dug (4,15 mm), a njegov dijametar iznosi oko 80 μ m. Spaja se sa rezervoarom na unutrašnjem, blago konkavnom delu, u bazalnom regionu, blizu početnog dela eferentnog kanala (Slika 24).



Slika 24 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *H. atratus*. Izgled rezervoara i glavnog sabirnog kanala (A) i grupice sekretornih lobusa (B). Skraćenice: gsk - glavni sabirni kanal, ek - eferentni kanal, lr - lumen rezervoara (žuto), r - rezervoar, sl - sekretorni lobusi, t - traheola. Skale iznose 0,5 mm.

4.2.2. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Harpalus dimidiatus*

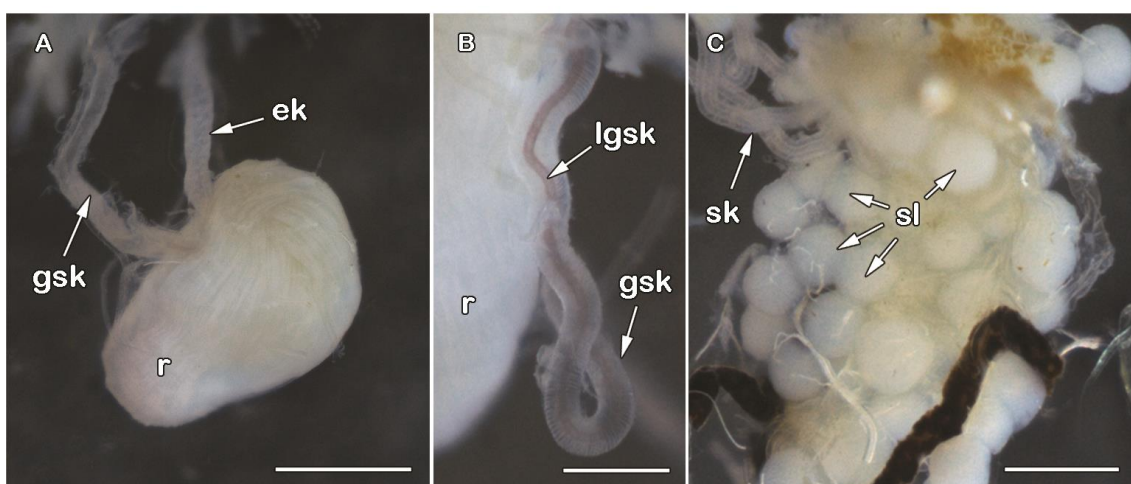
Oblik rezervoara pigidijalnih žlezda vrste *H. dimidiatus* je ovalan do pasuljast, sa blagim udubljenjima na unutrašnjoj strani medijalno, dužine 2 mm i širine 1,1 mm. Dorzalni lobus rezervoara uočava se kao tamija, žućkasta zona u njegovom bazalnom delu. Rezervoar se naglo sužava u eferentni kanal (širine 0,11 mm i dužine 1,89 mm), iz koga se sekret oslobađa u spoljašnju sredinu. Sekretorni lobusi su beličaste boje, ovalnog do loptastog oblika, sa dijametrom od 150 μ m, pa i više (kod ovalnih lobusa). Njihova brojnost u agregacijama iznosi oko 50 jedinica. Glavni sabirni kanal izrazito je dug (čak i do 8 mm), a njegov dijametar iznosi oko 75 μ m. Spaja se sa rezervoarom na unutrašnjem, blago konkavnom delu, u bazalnom regionu, blizu početnog dela eferentnog kanala (Slika 25).



Slika 25 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *H. dimidiatus*. Izgled rezervoara i eferentnog kanala (A), glavnog sabirnog kanala (B) i grupice sekretornih lobusa (C). Skraćenice: gsk - glavni sabirni kanal, ek - eferentni kanal, lr - lumen rezervoara (žuto), r - rezervoar, sk - sekretorni kanalići, sl - sekretorni lobusi, t - traheola. Skale iznose 1 mm (A), 200 μm (C) i 100 μm (B).

4.2.3. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Ophonus ardosiacus*

Rezervoari pigidijalnih žlezda vrste *O. ardosiacus* imaju blago reniformni oblik, sa uočljivim medijalnim udubljenjem na unutrašnjoj strani. Dužina rezervoara iznosi 1,08 mm, a širina 0,7 mm. Žućkasta zona u bazalnom delu rezervoara predstavlja takozvani dorzalni lobus, koji se samo na tom mestu vidi usled nešto debljeg epidermisa ispod mišićnog zida (Slika 26). Rezervoar se naglo sužava u eferentni kanal (širine 0,11 mm i dužine oko 1,7 mm), iz koga se sekret oslobađa u spoljašnju sredinu.

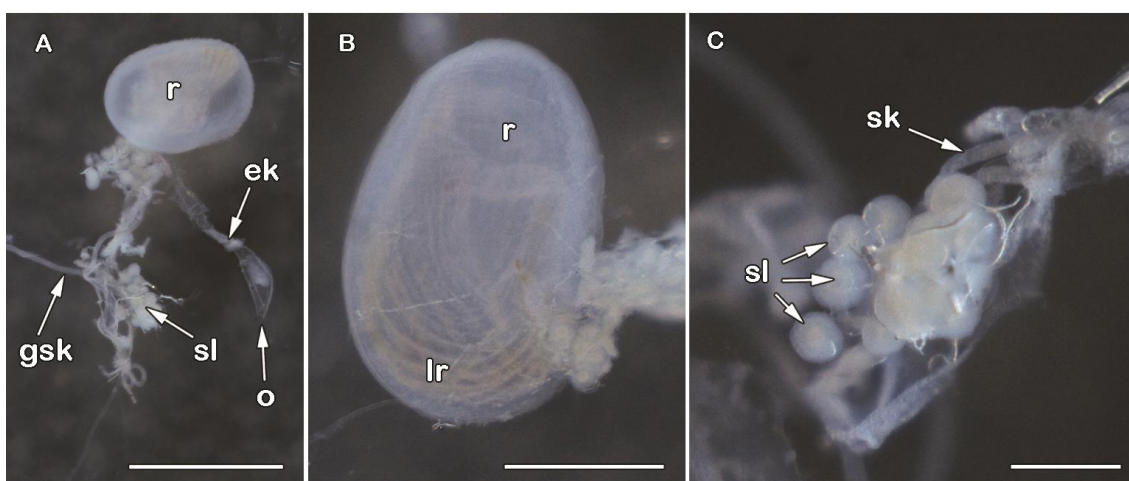


Slika 26 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *O. ardosiacus*. Izgled rezervoara i eferentnog kanala (A), glavnog sabirnog kanala (B) i grupice sekretornih lobusa (C). Skraćenice: ek - eferentni kanal, gsk - glavni sabirni kanal, lgs - lumen glavnog sabirnog kanala, r - rezervoar, sk - sekretorni kanalić, sl - sekretorni lobusi. Skale iznose 0,5 mm (A) i 200 μm (B i C).

Na posteriornom delu eferentnog kanala vidi se masivni zalistak, na čijem vrhu se žlezde otvaraju u spoljašnju sredinu. Sekretorni lobusi su bele boje, sferičnog oblika, sa dijametrom od 100-130 μm i formiraju agregacije od oko 50-60 jedinica. Glavni sabirni kanal dug je oko 4 mm i širok 80 μm . Dijametar njegovog lumena iznosi oko 20 μm . Spaja se sa rezervoarom u bazalnom konkavnom regionu, u blizini početnog dela eferentnog kanala.

4.2.4. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Ophonus puncticollis*

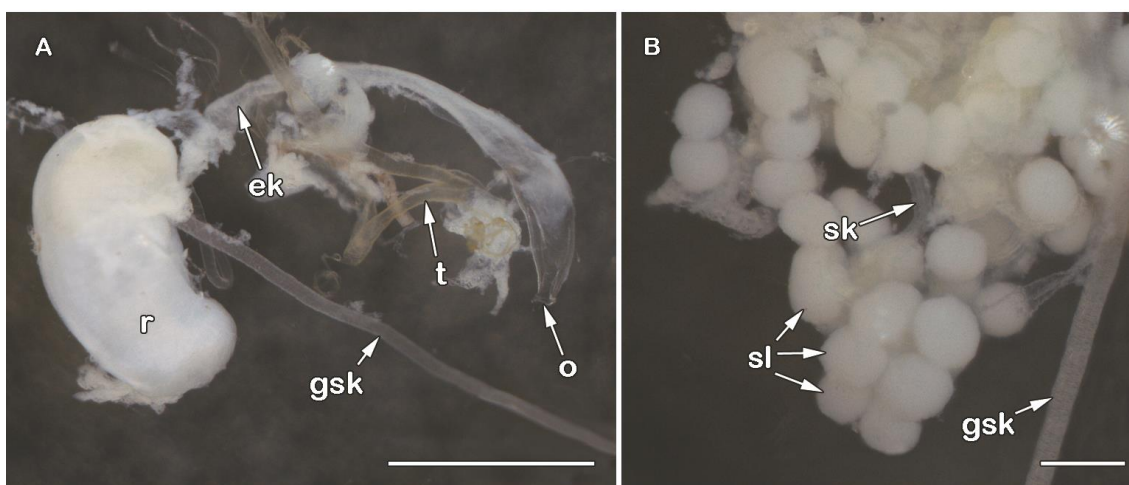
Rezervoari pigidijalnih žlezda vrste *O. puncticollis* skoro su elipsoidnog oblika, sa slabo uočljivim medijalno postavljenim udubljenjem na unutrašnjoj strani. Dužina rezervoara iznosi 1,24 mm, a širina 0,78 mm. Tamnija zona u bazalnom delu rezervoara predstavlja takozvani dorzalni lobus, koji je jasno uočljiv od spolja zbog zadebljalog epidermisa ispod mišićnog zida. Ista boja uočava se i u lumenu samog glavnog sabirnog kanala. Rezervoar se naglo sužava u eferentni kanal (širine 0,08 mm i dužine do 2 mm), iz koga se sekret oslobađa u spoljašnju sredinu. Na posteriornom delu eferentnog kanala vidi se masivni zalistak (dijametra od 0,16 mm), na čijem vrhu se žlezde otvaraju u spoljašnju sredinu. Sekretorni lobusi su bele boje, sferičnog oblika, sa dijametrom od 70-130 μm i formiraju agregacije od oko 50 jedinica. Glavni sabirni kanal dug je oko 2,3 mm i širok 60-70 μm . Dijametar njegovog lumena iznosi 10 μm . Spajanje sa rezervoarom u bazalnom konkavnom regionu, u blizini početnog dela eferentnog kanala (Slika 27).



Slika 27 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *O. puncticollis*. Izgled pigidijalne žlezde (A), rezervoara (B) i grupice sekretornih lobusa (C). Skraćenice: ek - eferentni kanal, gsk - glavni sabirni kanal, lr - lumen rezervoara, o - otvor eferentnog kanala, r - rezervoar, sk - sekretorni kanalić, sl - sekretorni lobusi. Skale iznose 1 mm (A), 0,5 mm (B) i 200 μm (C).

4.2.5. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Pseudoophonus rufipes*

Rezervoari pigidijalnih žlezda vrste *P. rufipes* su ovoidnog oblika do blago reniformni, sa dobro uočljivim medijalno postavljenim udubljenjem na unutrašnjoj strani. Dužina rezervoara iznosi 1,39 mm, a širina 0,68 mm. Žućkasta zona u bazalnom delu rezervoara predstavlja takozvani dorzalni lobus, koji je jasno uočljiv od spolja zbog zadebljalog epidermisa ispod mišićnog zida. U tom regionu se zapravo uočava i lumen, odnosno sekret. Rezervoar se naglo sužava u eferentni kanal (širine 0,12 mm i dužine 2,11 mm), iz koga se sekret oslobađa u spoljašnju sredinu. Na posteriornom delu eferentnog kanala vidi se masivni zalistak, na čijem vrhu se žlezde otvaraju u spoljašnju sredinu. Sekretorni lobusi su bele boje, sferičnog oblika, sa dijametrom od 170 μm i formiraju agregacije od 60-70 jedinica. Glavni sabirni kanal dug je 3,9 mm i širok 70 μm . Spaja se sa rezervoarom u bazalnom konkavnom regionu, u blizini početnog dela eferentnog kanala (Slika 28).



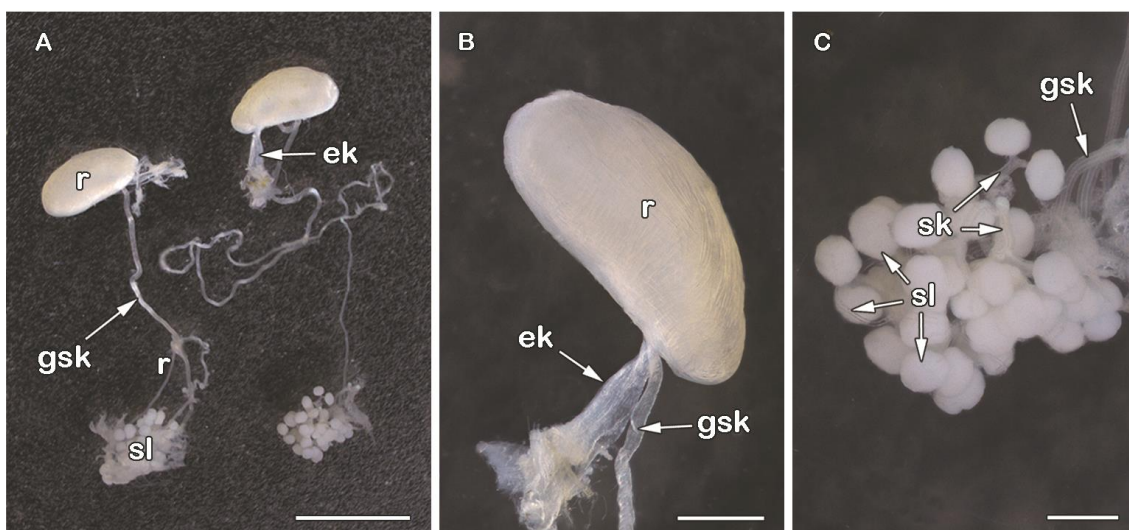
Slika 28 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *P. rufipes*. Izgled rezervoara, eferentnog i glavnog sabirnog kanala (A) i grupice sekretornih lobusa (B). Skraćenice: gsk - glavni sabirni kanal, ek - eferentni kanal, o - otvor eferentnog kanala, r - rezervoar, sk - sekretorni kanalić, sl - sekretorni lobusi, t - traheja. Skale iznose 1 mm (A) i 100 μm (B).

4.3. Morfološka građa pigidijalnih žlezda i hemijski sastav sekreta odabranih vrsta potporodice Platyninae

U ovoj disertaciji analizirane su tri vrste trčuljaka iz potporodice Platyninae (pripadnici tribusa Sphodrini i Platynini), tj. dve vrste iz roda *Laemostenus* Bonelli, 1810 (podtribus Sphodrini) i jedna vrsta roda *Platynus* Bonelli, 1810.

4.3.1. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Laemostenus cavicola*

Rezervoari pigidijalnih žlezda vrste *L. cavicola* imaju izduženi, nepravilno elipsodni oblik sa uočljivim medijalnim zaravnjenjem na unutrašnjoj strani. Dužina rezervoara iznosi 1,97 mm a širina 0,88 mm. Rezervoar se naglo sužava u eferentni kanal (širine 0,18 mm i dužine oko 1,3 mm) iz koga se sekret oslobađa u spoljašnju sredinu. Na posteriornom delu eferentnog kanala vidi se zalistak na čijem vrhu se žlezde otvaraju u spoljašnju sredinu. Sekretorni lobusi bele boje sferičnog oblika sa dijametrom od 210-300 μm formiraju agregacije od oko 25–30 jedinica. Glavni sabirni kanal dug je oko 2 cm i širok 50–80 μm . Dijametar lumena iznosi oko 20–30 μm . Spaja se sa rezervoarom u bazalnom regionu, u blizini početnog dela eferentnog kanala (Slika 29).

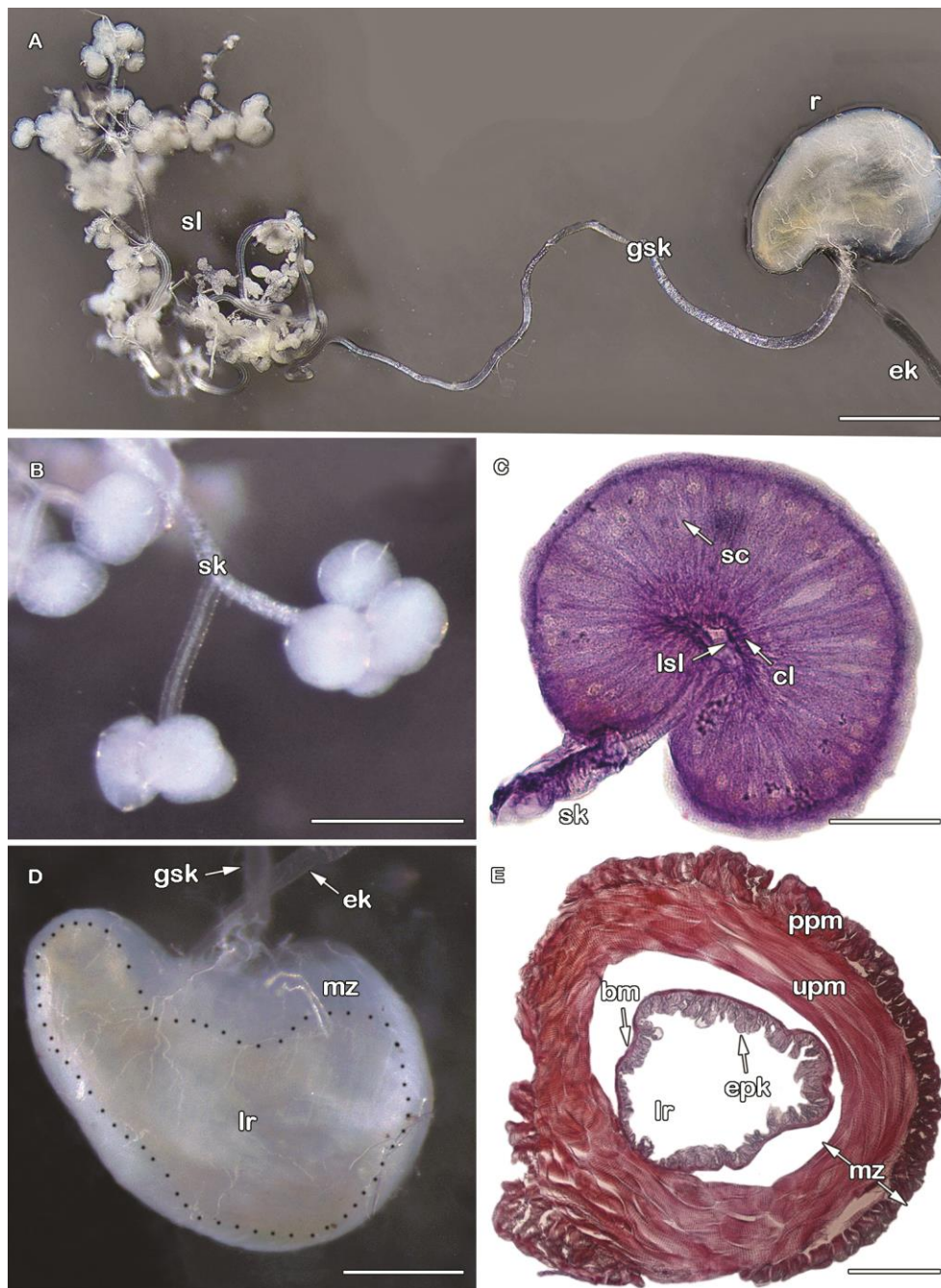


Slika 29 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *L. cavicola*. Izgled parnog žlezdanog aparata (A), mišićnog rezervoara (B) i grupice sekretornih lobusa (C). Skraćenice: ek - eferentni kanal, gsk - glavni sabirni kanal, r - rezervoar, sk - sekretorni kanalić, sl - sekretorni lobusi. Skale iznose 2 mm (A), 0.5 mm (B) i 300 μm (C).

4.3.2. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Laemostenus punctatus*

Rezervoari pigidijalnih žlezda vrste *L. punctatus* imaju skraćeno i prošireno bubrežast oblik. Oko suženja se nalaze asimetrični prošireni delovi, a, budući da suženje nije naročito duboko, rezervoar se klasifikuje kao unilobalan. Rezervoari su dužine do 2 mm, a širine do 1,5 mm. Lumen punih rezervora je uočljiv kroz relativno snažno razvijen mišićni zid kao svetlo žuta zona bubrežastog oblika na uzdužnom preseku rezervoara, a nepravilnog je oblika na poprečnom preseku kroz rezervoar. Lumen prati oblik čitavog rezervoara, a njegova unutrašnjost je manje-više nepravilna i naborana,

relativno je širok i nije pukotinast. Izražtaji epikutikule su izraženi i dugi prosečno oko 70 μm (Slika 30).

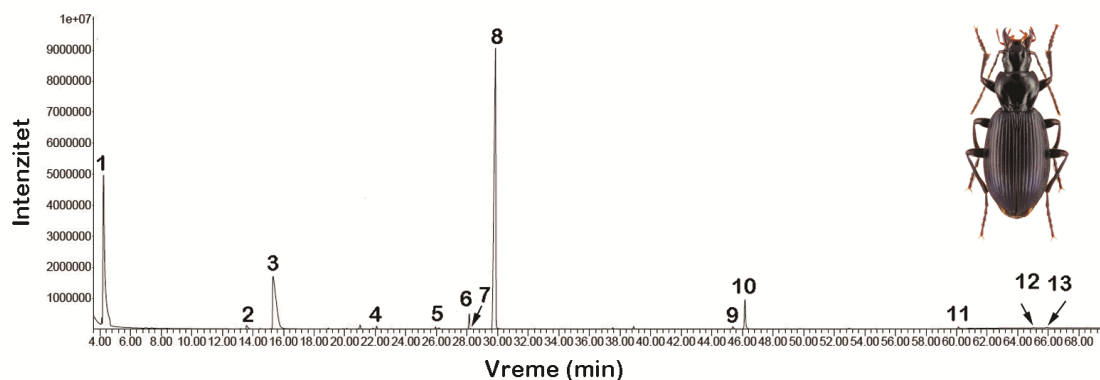


Slika 30 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *L. punctatus*. Desna pigidijalna žlezda (A), grupica sekretornih lobusa (B), poprečni presek kroz sekretorni lobus (C), izgled rezervoara na kome je lumen oivičen crnim tačkicama (D) i poprečni presek rezervoara (E). Skraćenice: bm - bazalna membrana, cl - ćelije lumena, ek - eferentni kanal, epk - epikutikula, gsk - glavni sabirni kanal, lr - lumen rezervoara, lsl - lumen sekretornog lobusa, mz - mišićni zid, ppm - poprečni presek mišića, r - rezervoar, sc - sekretorne ćelije, sk - sabirni kanalići, sl - sekretorni lobusi, upm - uzdužni presek mišića. Skale iznose 1 mm (A), 0,5 mm (B i D), 100 μm (E) i 50 μm (C).

Muskulozni eferentni kanal ne predstavlja postepeno sužavanje posteriornog dela rezervoara, uzak je i relativnog konstantnog promera od početka do kraja. Eferentni kanal je širok 0,1 mm, a dug 4 mm. Izbacivanje sekreta pigidijalnih žlezda karakterističnog oštrog mirisa je po mehanizmu curenja. Mišićni omotač rezervoara dostiže debljinu i do 250-300 μm . Na histološkim presecima se uočavaju gusto pakovana mišićna vlakna koja se pružaju u svim pravcima. Agregacije sferično-ovoidnih sekretornih lobusa broje 60-70 globula, koje na poprečnom preseku izgledaju blago bubrežasto i to simetrično (udubljenje je mesto izlaska sabirnog kanalića). Lobusi su najčešće pojedinačni i veoma krupni, dijametra između 150-200 μm . Na preseku globula, vide se visoko prizmatične sekretorne ćelije visine oko 70 μm , a krupna pojedinačna jedra zauzimaju apikalni položaj. Sekretorne ćelije naležu na sloj unutrašnjih ćelija centralnog lumena. Glavni sabirni kanali su dugi do 15 mm i široki do 75 μm i spajaju se sa rezervoarima u nivou hiluma. Među jedinkama različitog pola nisu pronađene značajne razlike u građi delova pigidijalnih žlezda.

4.3.3. Jedinjenja sekreta vrste *L. punctatus*

Iz sekreta pigidijalnih žlezda vrste *L. punctatus* identifikovano je 13 jedinjenja (Slika 31, Tabela 10). Sekret čine jedan alkan, dve kiseline male molekulske mase, jedna kiselina srednje molekulske mase, tri acetatna estra (C_{12} - C_{14}), jedan alkohol, zatim dva dugolančana alkana i tri dugolančane masne kiseline (C_{16} i C_{18}). Glavni konstituenti sekreta su undekan, dodecil acetat i mravlja kiselina. Minorne komponente uključuju četiri karboksilne kiseline (sirćetna, oleinska, palmitinska i stearinska), decil acetat, undecil acetat, dekanol, 9-metiltetrakozan i 7-heksildokozan. Heksanska (kapronska) kiselina detektovana je u tragovima (izuzetno mala količina).



Slika 31 – GC-FID hromatogram metilen hloridnog ekstrakta sekreta pigidijalnih žlezda vrste *L. punctatus*. Brojevi iznad pikova podudaraju se sa rednim brojem jedinjenja u Tabeli 10.

Tabela 10 – Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda vrste *L. punctatus*.

| Pik | t_R (min) ^a | RI ^a | Jedinjenje | Relativna zastupljenost (%) ^b |
|-----|--------------------------|-----------------|----------------------|--|
| 1 | 4,3 | - | Undekan | 40,4 |
| 2 | 13,6 | - | Sirćetna kiselina | 0,6 |
| 3 | 15,3 | - | Mravlja kiselina | 19,4 |
| 4 | 22,1 | - | Decil acetat | 0,2 |
| 5 | 25,9 | - | Undecil acetat | 0,2 |
| 6 | 28,1 | - | Dodekanol | 1,2 |
| 7 | 28,3 | - | Heksanska kiselina | <0,1 |
| 8 | 29,7 | - | Dodecil acetat | 34,3 |
| 9 | 45,3 | - | 7-Heksildokozan | 0,5 |
| 10 | 46,2 | - | 9-Metiltetrakozan | 2,6 |
| 11 | 60,1 | - | Palmitinska kiselina | 0,5 |
| 12 | 65,0 | - | Stearinska kiselina | 0,1 |
| 13 | 65,9 | - | Oleinska kiselina | 0,1 |

a - vrednosti dobijene sa INNOWax kapilarne kolone

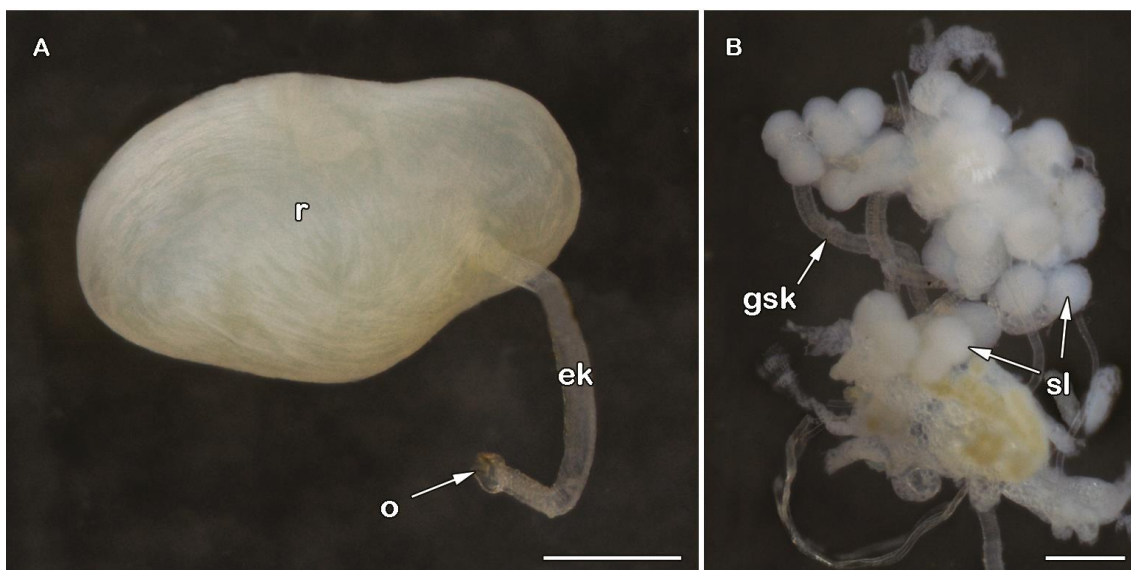
b - na osnovu površina GC-FID pikova sa INNOWax kapilarne kolone

4.3.4. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Platynus scrobiculatus*

Rezervoari pigidijalnih žlezda vrste *P. scrobiculatus* su krupni, meškoliki, dužine 1,5-1,83 mm, bez ikakvih useka ili naznaka režnjevitosti, sa maksimalnom širinom od oko 0,85 mm. Lumen rezervoara žućkaste boje mestimično se uočava kroz mišićni zid.

Iz rezervoara posteriorno izlazi uski eferentni kanal (širine oko 0,11 mm i dužine oko 1,43 mm), iz koga se sekret oslobađa u spoljašnju sredinu. Eferentni kanal na svom kraju nosi bulbozno proširenje prečnika 0,13 mm, koje predstavlja zalistak na čijem se vrhu nalazi otvor pigidijalnih žlezda. Nežni, poluprovodni beličasti sekretorni lobusi su relativno krupni, loptasti do ovalni i formiraju agregaciju koju sačinjava 25-30 globula. Njihov dijametar u proseku iznosi od 110-140 μm . Glavni sabirni kanal dug je oko 2

mm, a njegov dijametar iznosi oko 50 μm . Spaja se sa rezervoarom u blizini izdvajanja eferentnog kanala (Slika 32).



Slika 32 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *P. scrobiculatus*. Izgled rezervoara i eferentnog kanala (A) i grupice sekretornih lobusa (B). Skraćenice: gsk - glavni sabirni kanal, ek - eferentni kanal, r - rezervoar, sl - sekretorni lobusi, o - otvor pigidijalnih žlezda. Skale iznose 0,5 mm (A) i 200 μm (B).

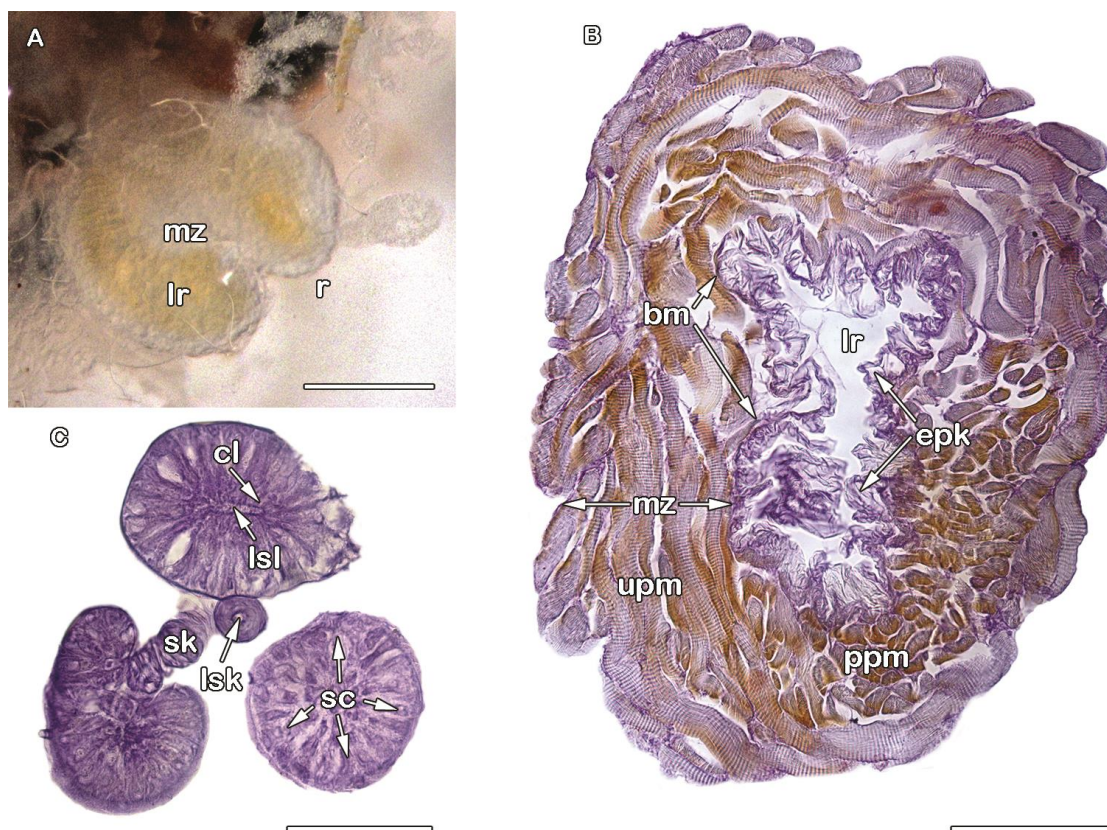
4.4. Morfološka građa pigidijalnih žlezda i hemijski sastav sekreta odabranih vrsta potporodice Pterostichinae

U ovoj disertaciji analizirano je sedam vrsta trčuljaka iz potporodice Pterostichinae. U pitanju su jedna vrsta roda *Abax* Bonelli, 1810, četiri vrste iz četiri podroda (*Cophosus* Dejean, 1821; *Feronidius* Jeannel, 1942; *Pseudomaseus* Chaudoir, 1838; *Pterostichus* Bonelli, 1810) roda *Pterostichus* Bonelli, 1810 (podtribus Pterostichina) i jedna vrsta roda *Molops* Bonelli, 1810 (podtribus Molopina) (pripadaju tribusu Pterostichini), kao i jedna vrsta roda *Amara* Bonelli, 1810 (pripada tribusu Zabrini).

4.4.1. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Abax parallelepipedus*

Rezervoari pigidijalnih žlezda vrste *A. parallelepipedus* su meškoliki, blago izduženi i pasuljasti, sa dubokim usekom. Primećeno je da su rezervoari često ekstremno gracilne građe, sa potpuno providnim zidovima debljine od svega nekoliko desetina mikrometara. Prosečna dužina rezervoara je 1,5 mm, a širina 0,7 mm, dok je debljina mišićnog zida 100-150 μm . Prostrani lumen ispunjen žućkastom tečnošću je

obično veoma jasno uočljiv kroz zidove rezervoara. Rezervoar se nastavlja u tanak izvodni kanal, iz koga se sekret oslobađa curenjem ili izbacivanjem kapljica na udaljenost od nekoliko cm. Sekretorni lobusi su sferičnog oblika, dijametra do 100 μm , a njihova brojnost u agregacijama je relativno mala (oko 20). Prisutna je pojava fuzije susednih lobusa, što doprinosi asimetriji centralnih lumena, oko kojih su radijalno raspoređeni slojevi potpornih i sekretornih ćelija. Glavni sabirni kanal je dug oko 2 mm, njegov dijametar iznosi 40 μm , a sam lumen kanala širok je 10 μm . Spaja se sa rezervoarom praktično u nivou početnog dela eferentnog kanala (Slika 33).

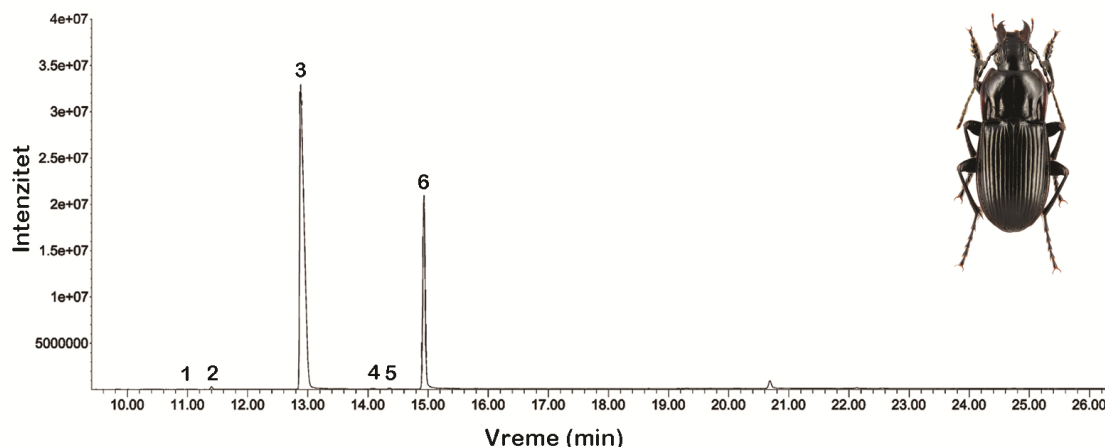


Slika 33 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *A. parallelepipedus*. Rezervoar (A), poprečni presek rezervoara (B) i poprečni presek kroz sekretorne lobuse (C). Skraćenice: bm - bazalna membrana, cl - ćelije lumena, epk - epikutikula, lr - lumen rezervoara, lsk - lumen sekretornog kanalića, lsl - lumen sekretornog lobusa, mz - mišićni zid, ppm - poprečni presek mišića, r - rezervoar, sc - sekretorne ćelije, sk - sabirni kanalići, upm - uzdužni presek mišića. Skale iznose 0,5 mm (A), 200 μm (B) i 100 μm (C).

4.4.2. Jedinjenja sekreta vrste *A. parallelepipedus*

Analiziran je hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda *A. parallelepipedus* i konstatovana je smeša od šest karboksilnih kiselina (Slika 34, Tabela 11). Metakrilna i

tigljinska kiselina kombinovano čine više od 99% ukupnog udela u sekretu. Izobutirična, krotonska i senecioinska kiselina zastupljene su u minornim količinama, dok je propanska kiselina detektovana u tragovima.



Slika 34 – GC-FID hromatogram metilen hloridnog ekstrakta sekreta pigidijalnih žlezda vrste *A. parallelepipedus*. Brojevi iznad pikova podudaraju se sa rednim brojem jedinjenja u Tabeli 11.

Tabela 11 – Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda vrste *A. parallelepipedus*.

| Pik | t_R (min) ^a | RI ^a | Jedinjenje | Relativna zastupljenost (%) ^b |
|-----|--------------------------|-----------------|-----------------------|--|
| 1 | 11,0 | 1549 | Propanska kiselina | <0,1 |
| 2 | 11,4 | 1576 | Izobutirična kiselina | 0,4 |
| 3 | 13,0 | 1698 | Metakrilna kiselina | 76,5 |
| 4 | 14,1 | 1784 | Krotonska kiselina | 0,1 |
| 5 | 14,4 | 1816 | Senecioinska kiselina | 0,1 |
| 6 | 14,9 | 1859 | Tigljinska kiselina | 22,9 |

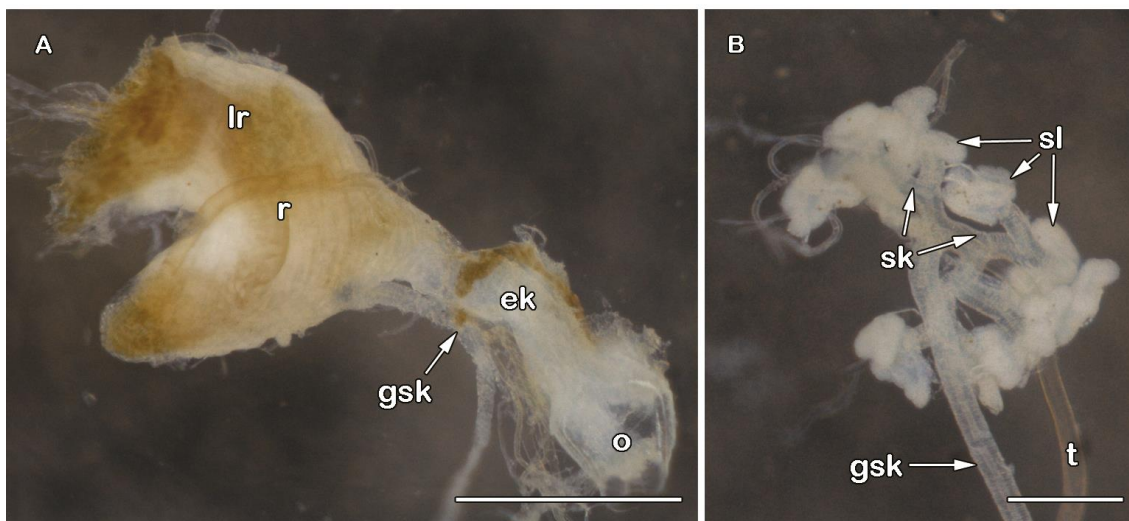
a - vrednosti dobijene sa INNOWax kapilarne kolone

b - na osnovu površina GC-FID pikova sa INNOWax kapilarne kolone

4.4.3. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Amara saphyrea*

Rezervoare pigidijalnih žlezda vrste *A. saphyrea* karakterišu izrazito duboki apikalni useci, koji rezervoar i njegov lumen jasno dele u dva režnja. Prema tome, njihov oblik je gotovo polumesečast. Rezervoari su sitni, dužine 0,76 mm i širine 0,69 mm. Lumen rezervoara tamno žute boje jasno se uočava kroz mišićni zid. Rezervoar se posteriorno blago sužava u eferentni kanal širine 0,12 mm i dužine 0,78 mm, iz koga se sekret oslobađa u spoljašnju sredinu. Eferentni kanal na svom kraju nosi veoma širok zalistak, na čijem se vrhu nalazi otvor pigidijalnih žlezda. Sekretorni lobusi su nepravilnog oblika i gotovo sedeći na sabirnim kanalićima, za koje je karakteristično da su veoma razgranati, a da je njihov dijametar gotovo isti kao i dijametar glavnog sabirnog kanala. Broj sekretornih lobusa iznosi oko 20, a njihov dijametar je 90 μ m.

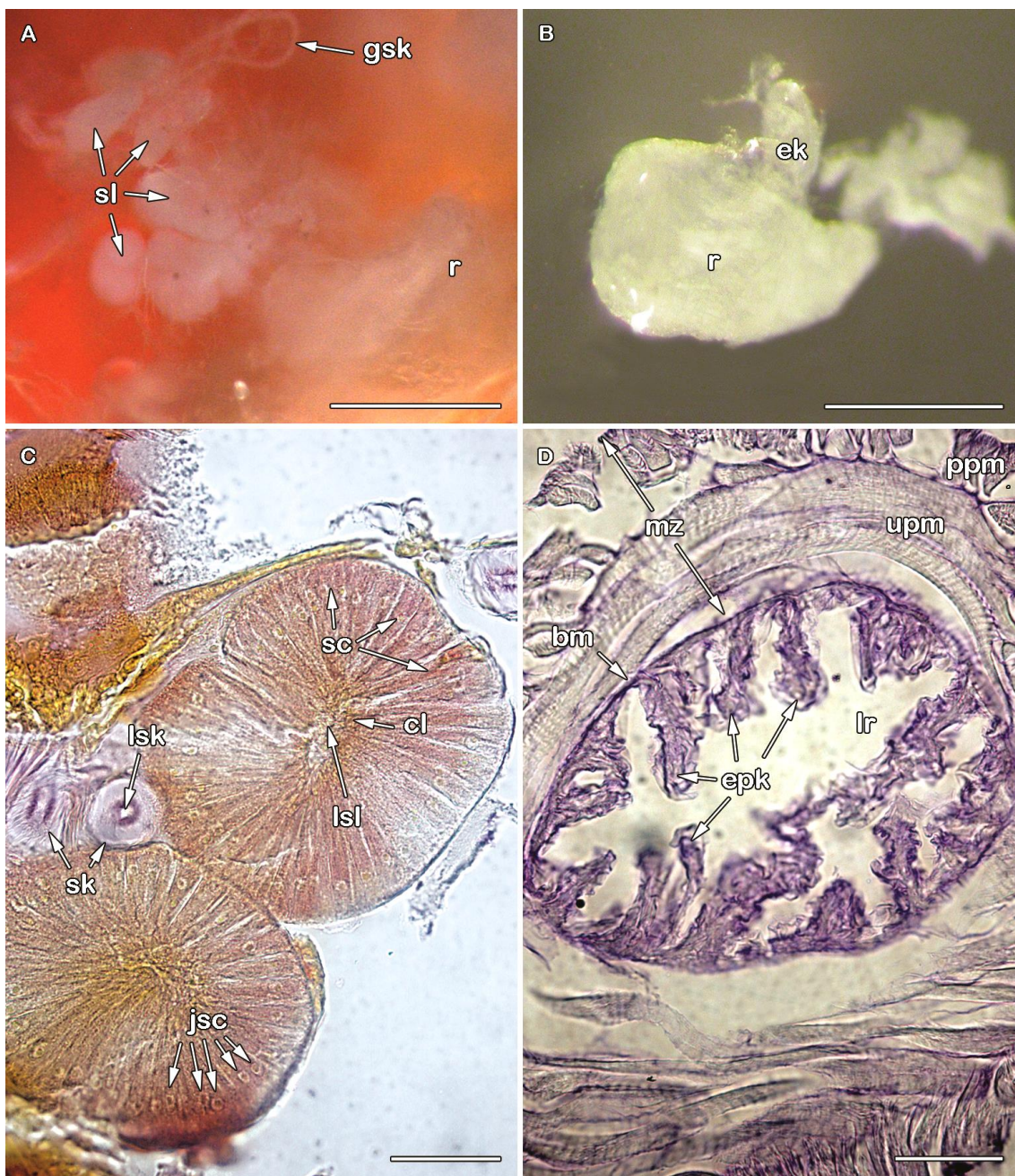
Glavni sabirni kanal dug je 2,03 mm, a njegov dijametar iznosi oko 50 μm . Spaja se sa rezervoarom na samom početku sužavanja u eferentni kanal (Slika 35).



Slika 35 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *A. saphyrea*. Izgled rezervoara i eferentnog kanala (A) i grupice sekretornih lobusa (B). Skraćenice: gsk - glavni sabirni kanal, ek - eferentni kanal, lr - lumen rezervoara (žuto), r - rezervoar, sk - sabirni kanalići, sl - sekretorni lobusi, o - otvor pigidijalne žlezde, t - traheja. Skale iznose 0,5 mm (A) i 200 μm (B).

4.4.4. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Molops piceus*

Vrstu odlikuju meškoliki unilobalni sitni rezervoari pigidijalnih žlezda veoma gracilne građe. Dužina rezervoara je 0,8 mm, a širina 0,5 mm. Lumen zauzima centralnu poziciju, relativno je širok (170 μm na poprečnom preseku) u odnosu na rezervoar i karakteriše ga prisustvo izuzetno razvijenih epikutikularnih nabora, čija dužina gotovo dostiže debljinu mišićnog zida rezervoara. Zbog izuzetno nežne građe i manjeg broja raspoloživih primeraka, eferentni kanali nisu morfološki okarakterisani. Beličasti sekretorni lobusi ovalnog oblika su veoma krupni (dužine 150 μm i širine 100 μm na poprečnom preseku). Broj sekretornih lobusa vrste *M. piceus* iznosi oko 10. Glavni sabirni kanal dug je do 2 mm, a njegov dijametar iznosi 40 μm (promer lumena je 11 μm) (Slika 36) Spaja se sa rezervoarom u bazalnom delu.

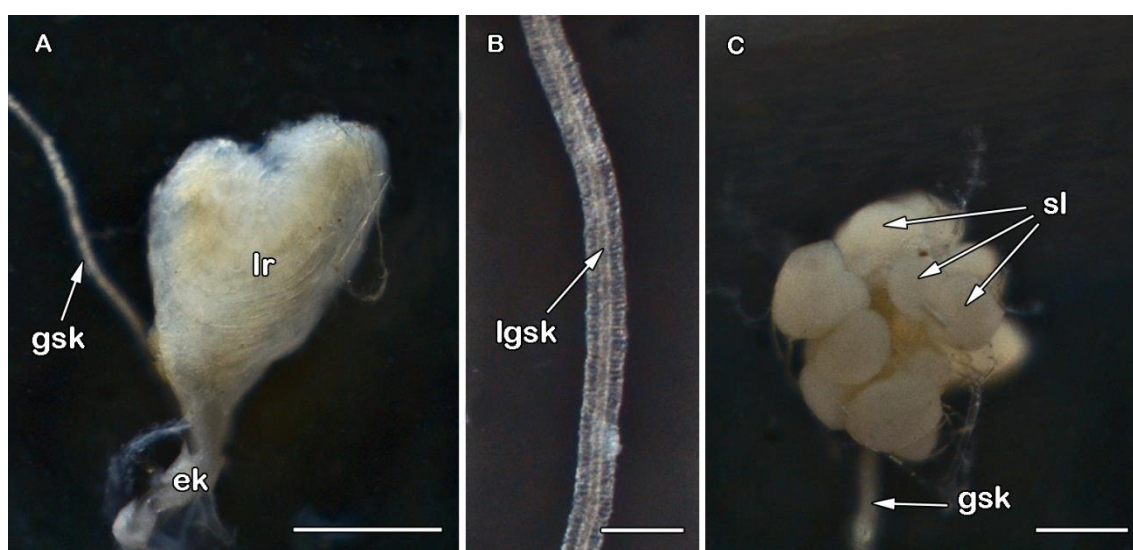


Slika 36 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *M. piceus*. Izgled sekretornih lobusa (A), rezervoara i eferentnog kanala (B), poprečni presek kroz sekretorne lobuse (C) i poprečni presek rezervoara (D). Skraćenice: bm - bazalna membrana, cl - ćelije lumena, ek - eferentni kanal, epk - epikutikula, gsk - glavni sabirni kanal, lr - lumen rezervoara, lsk - lumen sekretornog kanalića, lsl - lumen sekretornog lobusa, mz - mišićni zid, ppm - poprečni presek mišića, r - rezervoar, sc - sekretorne ćelije, sk - sabirni kanalići, upm - uzdužni presek mišića. Skale iznose 0,5 mm (A i B) i 50 μ m (C i D).

4.4.5. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Pterostichus brucki*

Vrstu odlikuju blago asimetrični, srcasti rezervoari pigidijalnih žlezda, kod kojih su duboki apikalni useci definisali veće i manje režnjeve. Dužina rezervoara je 1,2 mm,

a širina 0,7 mm. Lumen ispunjen žućkastom tečnošću koji se apikalno račva ka manjem i većem režnju nazire se kroz zidove rezervoara. Rezervoar se posteriorno postepeno sužava u relativno tanak izvodni kanal širine 0,13 mm i dužine 0,9 mm, iz koga se sekret oslobađa u spoljašnju sredinu. Beličasti sekretorni lobusi su krupni, malobrojni i koncentrisani u veoma kompaktnu loptastu agregaciju dijametra 0,6 mm. Oblik pojedinačnih lobusa je nepravilno globularan, dijametra 160-200 μm . Broj lobusa varira od 10 do 15. Glavni sabirni kanal dug je 2,8 mm, a njegov dijametar iznosi 50 μm (prečnik lumena kanala je 12 μm). Spaja se sa rezervoarom u nivou početnog dela eferentnog kanala (Slika 37).

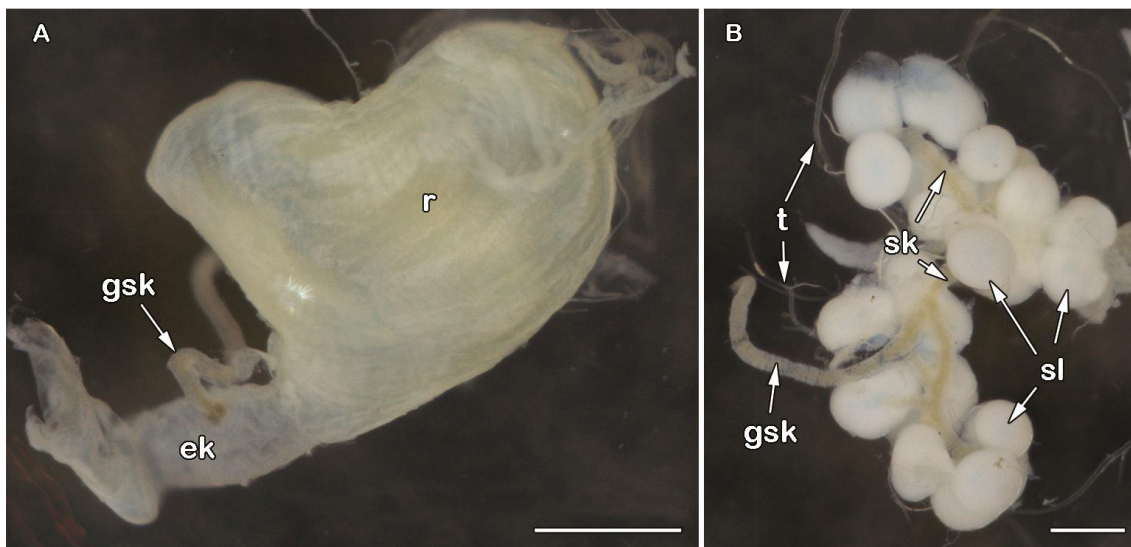


Slika 37 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *P. brucki*. Izgled izolovanog rezervoara i eferentnog kanala (A) i kompaktne agregacije sekretornih lobusa (B). Skraćenice: gsk - glavni sabirni kanal, ek - eferentni kanal, lgsk - lumen glavnog sabirnog kanala, lr - lumen rezervoara (žućkasto), sl - sekretorni lobusi. Skale iznose 0,5 mm (A), 0,2 mm (C) i 100 μm (B).

4.4.6. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Pterostichus cylindricus*

Rezervoari pigidijalnih žlezda vrste *P. cylindricus* su scoliki, sa dobro izraženim apikalnim usekom koji definiše dva režnja. Dužina rezervoara je 1,45 mm, a širina 1,35 mm. Lumen rezervoara ispunjen žućkastim sekretom relativno dobro se uočava kroz mišićni zid. Rezervoar se posteriorno postepeno sužava i nastavlja u eferentni kanal širine 0,31 mm i dužine oko 1,55 mm, iz koga se sekret oslobađa u spoljašnju sredinu. Beličasti sekretorni lobusi su krupni, loptasti i formiraju relativno kompaktnu agregaciju koju sačinjava 20-ak jedinica. Njihov dijametar u proseku iznosi 200-260 μm . Glavni sabirni kanal dug je oko 2,2 mm, a njegov dijametar iznosi 60-70

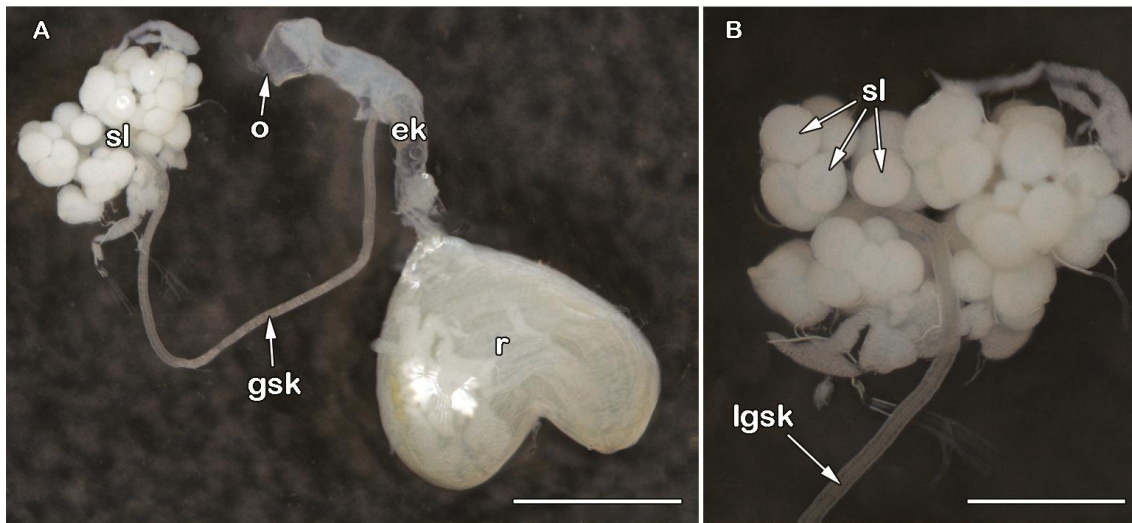
µm, sa prečnikom lumena od 27 µm. Ne spaja se direktno sa rezervoarom, nego sa eferentnim kanalom u njegovom medijalnom delu. Sekret se naročito dobro vidi u lumenima glavnog sabirnog kanala i sabirnih kanalića (Slika 38).



Slika 38 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *P. cylindricus*. Izgled rezervoara i eferentnog kanala (A) i grupice sekretornih lobusa (B). Skraćenice: gsk - glavni sabirni kanal, ek - eferentni kanal, r - rezervoar, sk - sabirni kanalići, sl - sekretorni lobusi, t - traheole. Skale iznose 0,5 mm (A) i 200 µm (B).

4.4.7. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Pterostichus melas*

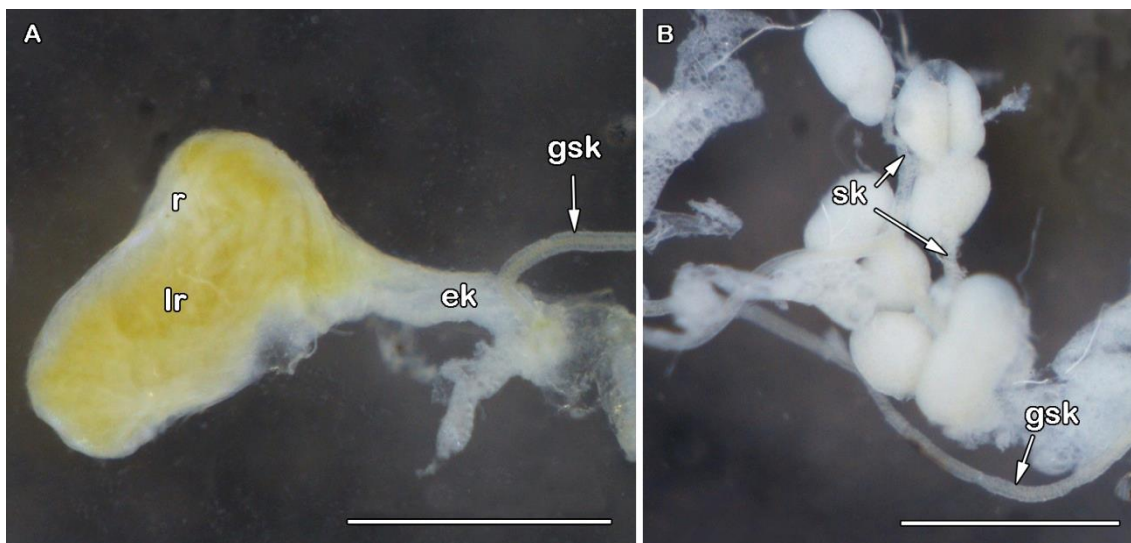
Rezervoari pigidijalnih žlezda vrste *P. melas* imaju skoro simetrični srcoliki oblik, sa jasno izraženim apikalnim usekom koji definiše dva režnja rezervoara. Dužina rezervoara je 1,58 mm, a širina 1,55 mm. Lumen rezervoara ispunjen tamno žutim sekretom slabo se vidi kroz moćno razvijeni mišićni zid. Rezervoar se posteriorno postepeno sužava u eferentni kanal širine 0,21 mm i dužine oko 1,7 mm, iz koga se sekret oslobađa u spoljašnju sredinu. Beličasti sekretorni lobusi su krupni, loptasti i formiraju relativno kompaktnu agregaciju koju sačinjava oko 30-40 jedinica. Njihov dijametar u proseku iznosi oko 180 µm. Glavni sabirni kanal dug je oko 3,6 mm, a njegov dijametar iznosi do 60 µm. Spaja se sa eferentnim kanalom u njegovom medijalnom delu (Slika 39).



Slika 39 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *P. melas*. Izgled kompletnog žlezdanog aparata (A) i grupice sekretornih lobusa (B). Skraćenice: gsk - glavni sabirni kanal, ek - eferentni kanal, lgsk - lumen glavnog sabirnog kanala, o - otvor pigidijalne žlezde, r - rezervoar, sl - sekretorni lobusi. Skale iznose 1 mm (A) i 0,5 mm (B).

4.4.8. Morfološka građa pigidijalnih žlezda vrste *Pterostichus nigrita*

Rezervoari pigidijalnih žlezda vrste *P. nigrita* izduženi su i čizmoliki. Apikalno su gotovo zaravnjeni, sa blagom invaginacijom, tako da ne postoji diferencijacija na režnjeve. Dužina rezervoara je 0,7 mm, a širina 0,4 mm. Jednostavan negranati lumen ispunjen tamno žutim sekretom vidi se kroz zidove rezervoara i u sabirnim kanalima. Rezervoar se posteriorno postepeno sužava u eferentni kanal širine 0,1 mm i dužine 0,5 mm, iz koga se sekret oslobađa u spoljašnju sredinu. Beli sekretorni lobusi su izuzetno krupni, malobrojni i rastresiti, tako da se stiče utisak da uopšte i ne formiraju agregaciju. Njihov broj se kreće oko deset (8-12). Oblik pojedinačnih lobusa je ovalan, pa stoga je konstatovan i veliki opseg njihovog dijametra (160-250 μm). Glavni sabirni kanal dug je 2,5 mm, a njegov dijametar iznosi 38 μm (prečnik lumena kanala je 12 μm). Spaja se sa eferentnim kanalom u njegovom medijalnom delu (Slika 40).



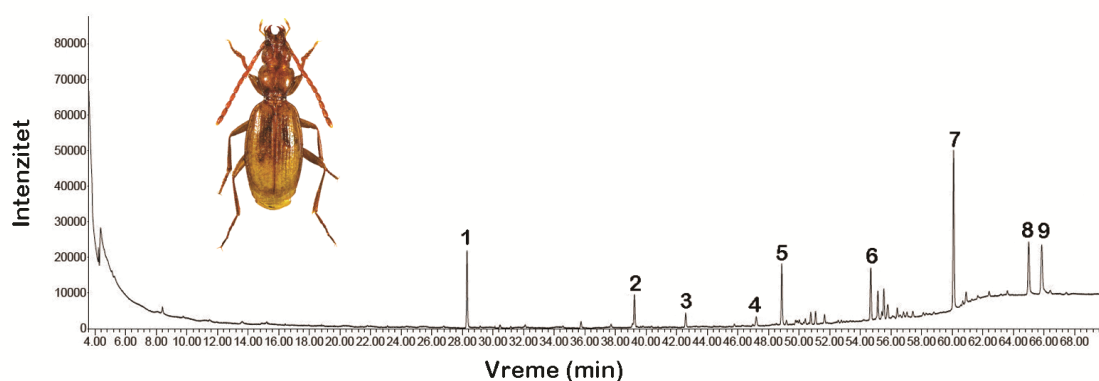
Slika 40 – Morfologija pigidijalnih žlezda vrste *P. nigrita*. Izgled rezervoara i eferentnog kanala (A) i grupice sekretornih lobusa (B). Skraćenice: gsk - glavni sabirni kanal, ek - eferentni kanal, lr - lumen rezervoara (žuto), r – rezervoar, sk - sabirni kanalići. Skale iznose 2 mm (A) i 100 μ m (B).

4.5. Hemijski sastav sekreta odabranih vrsta potporodice Trechinae

U ovoj disertaciji analizirane su dve vrste trčuljaka iz potporodice Trechinae, koje pripadaju tribusu Trechini, odnosno podtribusu Trechina. U pitanju su jedna vrsta roda *Duvalius* Delarouzée, 1859 i jedna vrsta roda *Pheggomisetes* Knirsch, 1923.

4.5.1. Jedinjenja sekreta vrste *Duvalius milutini*

Ekstrakt sekreta pigidijalnih sekreta vrste *D. milutini* sačinjava smeša od devet karboksilnih kiselina (Slika 41, Tabela 12): četiri masne kiseline srednje dužine lanca (C_6 - C_{12}), četiri dugolančane masne kiseline (C_{14} , C_{16} i C_{18}), i jedna aromatična kiselina. Najzastupljenija komponenta sekreta je palmitinska kiselina. Slede heksanska, oleinska, stearinska, dodekanska, tetradekanska, nonanska, dekanska i benzoeva kiselina.



Slika 41 – GC-FID hromatogram metilen hloridnog ekstrakta sekreta pigidijalnih žlezda vrste *D. milutini*. Brojevi iznad pikova podudaraju se sa rednim brojem jedinjenja u Tabeli 12.

Tabela 12 – Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda vrste *D. milutini*.

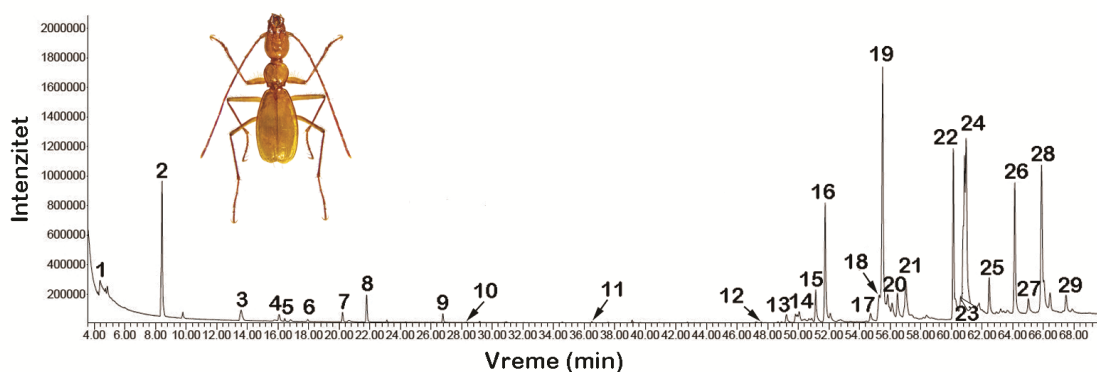
| Pik | t_R (min) ^a | RI ^a | Jedinjenje | Relativna zastupljenost (%) ^b |
|-----|--------------------------|-----------------|------------------------|--|
| 1 | 28,3 | - | Heksanska kiselina | 13,1 |
| 2 | 39,3 | - | Nonanska kiselina | 6,5 |
| 3 | 42,6 | - | Dekanska kiselina | 2,5 |
| 4 | 47,2 | - | Benzoeva kiselina | 2,0 |
| 5 | 48,9 | - | Dodekanska kiselina | 11,2 |
| 6 | 54,7 | - | Tetradekanska kiselina | 10,0 |
| 7 | 60,1 | - | Palmitinska kiselina | 30,3 |
| 8 | 65,0 | - | Stearinska kiselina | 11,9 |
| 9 | 65,9 | - | Oleinska kiselina | 12,4 |

a - vrednosti dobijene sa INNOWax kapilarne kolone

b - na osnovu površina GC-FID pikova sa INNOWax kapilarne kolone

4.5.2. Jedinjenja sekreta vrste *Pheggomisetes globiceps*

Od sekreta svih analiziranih vrsta u ovoj disertaciji, najveći broj jedinjenja je izolovan iz vrste *P. globiceps* (Slika 42, Tabela 13). Štaviše, sa 32 izolovane komponente, sekret ove vrste je najkompleksnijeg sastava bilo kojeg analiziranog trčuljka do sada. U smeši sekreta postoje dva srednjelančana alkena (C_{11} i C_{13}), pet kratkolančanih karboksilnih kiselina (C_2 - C_5), jedan aldehid, dve masne kiseline srednje dužine lanca (C_6), jedan fenol, jedna aromatična karboksilna kiselina, zatim 15 dugolančanih (C_{25} - C_{29}) ugljovodonika (pet alkana i 10 alkena), kao i pet dugolančanih (C_{14} , C_{16} i C_{18}) masnih kiselina.



Slika 42 – GC-FID hromatogram metilen hloridnog ekstrakta sekreta pigidijalnih žlezda vrste *P. globiceps*. Brojevi iznad pikova podudaraju se sa rednim brojem jedinjenja u Tabeli 13.

Tabela 13 – Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda vrste *P. globiceps*.

| Pik | t_R (min) ^a | RI ^a | Jedinjenje | Relativna zastupljenost (%) ^b |
|-----|--------------------------|-----------------|---|--|
| 1 | 4,3 | - | Undekan | 0,1 |
| 2 | 8,4 | - | Tridekan | 9,7 |
| 3 | 13,6 | - | Sirćetna kiselina | 1,2 |
| 4 | 16,1 | - | Benzaldehid | 0,5 |
| 5 | 16,8 | - | Propanska kiselina | 0,2 |
| 6 | 17,9 | - | Izobutirična kiselina | 0,2 |
| 7 | 20,2 | - | Butirična kiselina | 0,8 |
| 8 | 21,8 | - | 3-Metilbutirična kiselina | 2,0 |
| 9 | 26,7 | - | 4-Metilpentanska kiselina | 0,6 |
| 10 | 28,3 | - | Heksanska kiselina | <0,1 |
| 11 | 36,5 | - | <i>p</i> -Krezol | <0,1 |
| 12 | 47,2 | - | Benzoeva kiselina | <0,1 |
| 13 | 49,2 | - | Pentakozan | 1,1 |
| 14 | 49,9 | - | Pentakozen ^c | 1,0 |
| 15 | 51,1 | - | 3-Etiltetrakozan | 2,3 |
| 16 | 51,7 | - | Heksakozan | 6,3 |
| 17 | 54,7 | - | Tetradekanska kiselina | 1,3 |
| 18 | 55,3 | - | 11-Metilheptakozan | 2,4 |
| 19 | 55,5 | - | Heptakozen ^c | 13,9 |
| 20 | 56,1-56,4 | - | Heptakozadieni (2 izomera) ^c | 3,2 (1,9+1,3) |
| 21 | 57,0 | - | Oktakozan | 3,8 |
| 22 | 60,1 | - | Palmitinska kiselina | 8,9 |
| 23 | 60,6 | - | Nonakozen ^c | 1,1 |
| 24 | 60,7-61,0 | - | Nonakozadieni (barem tri izomera) ^c | 18,0 |
| 25 | 62,5 | - | Nonakozatetraen ^c | 2,5 |
| 26 | 64,1 | - | Nonakozapentaen ^c | 7,1 |
| 27 | 65,0 | - | Stearinska kiselina | 1,5 |
| 28 | 65,9 | - | Oleinska kiselina | 8,9 |
| 29 | 67,5 | - | Linoleinska kiselina | 1,4 |

a - vrednosti dobijene sa INNOWax kapilarne kolone

b - na osnovu površina GC-FID pikova sa INNOWax kapilarne kolone

c - nisu ustanovljene tačne pozicije dvostrukih veza

Najzastupljenija jedinjenja u sekretu su nonakozadieni (barem tri izomera), kao i heptakozen. Ostala jedinjenja u sekretu su prisutna u manjim količinama (Tabela 13). Po koncentracijama, u minorne komponente spadaju undekan, benzaldehid, 4-metilpentanska, propanska, butirična i izobutirična kiselina. Jedinjenja prisutna u tragovima su *p*-krezol, kao i dve kiseline (heksanska i benzoeva).

5. DISKUSIJA

5.1. Uporedna građa pigidijalnih žlezda analiziranih vrsta trčuljaka

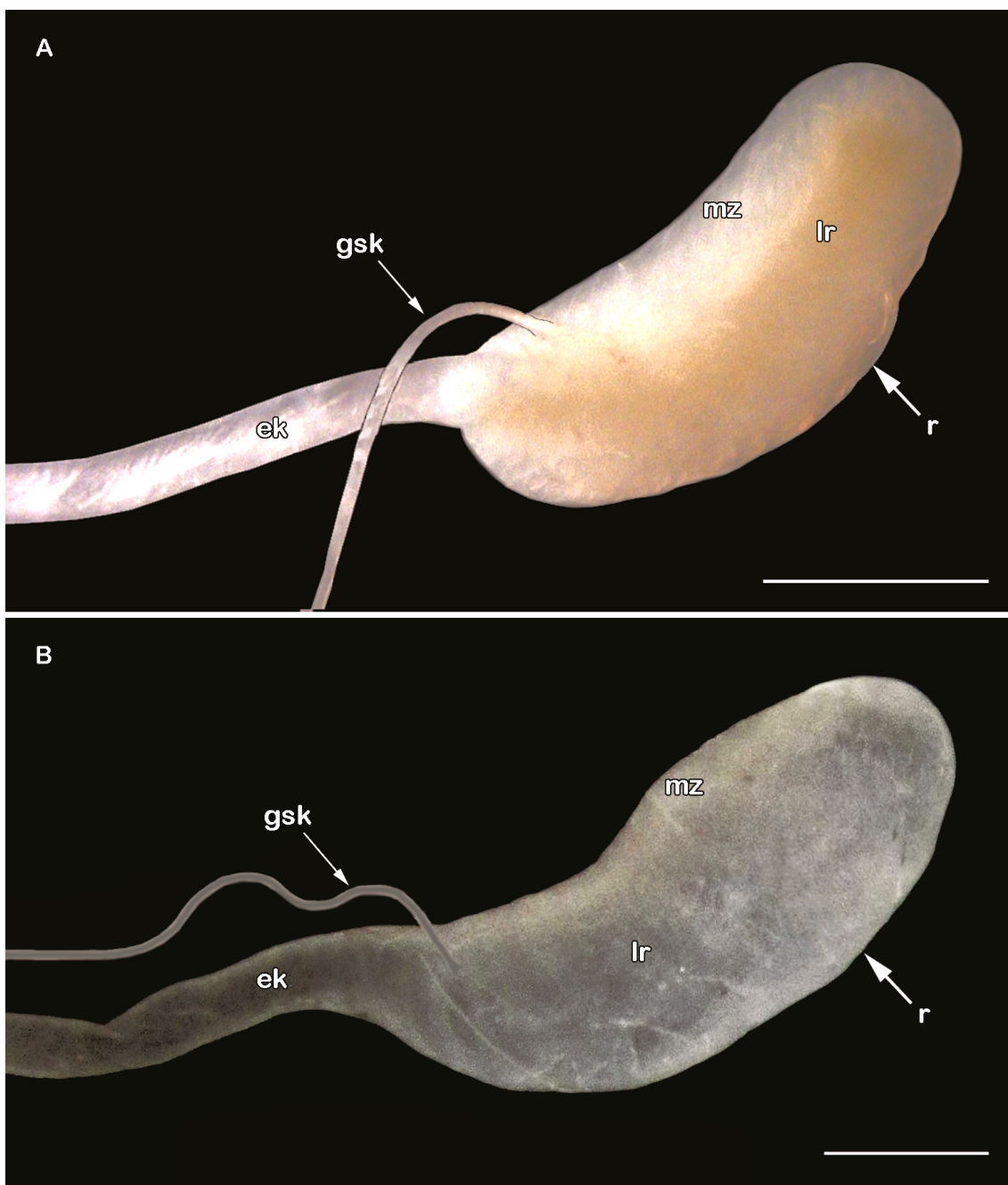
U ovom radu su dati morfološki prikazi pigidijalnih žlezda 23 vrste trčuljaka svrstane u četiri potporodice.

5.1.1. Morfologija pigidijalnih žlezda vrsta potporodice Carabinae

Pigidijalne žlezde odabranih vrsta potporodice Carabinae odlikuju se krupnim, izduženim rezervoarima (dužine čak do 6 mm), sa jako dobro razvijenim muskuloznim zidom (kod pojedinih vrsta, debljina zida prelazi 400 μm). Na posteriorne delove rezervoara nastavljaju se eferentni kanali, čije dimenzije veoma variraju (dužina 3,5-10 mm, širina 0,14-0,7 mm). Beličasti globularni sekretorni lobusi formiraju guste agregacije čija brojnost kod pojedinih vrsta prelazi i 200 jedinica, dok opseg dijametara pojedinačnih sekretornih lobusa iznosi 70-110 μm . Dužina glavnih sabirnih kanala kod različitih vrsta potporodice varira od 4-20 mm, dok je njihov dijametar u opsegu od 20-50 μm . Građa glavnog sabirnog kanala kod *C. intricatus* je nepoznata (izgubljeni prilikom disekcije), ali je izvesno da je gotovo identična istoj kod vrsta *C. montivagus* i *C. ullrichii* s obzirom na slične prosečne dimenzije ostalih žlezdanih komponenti. Nažalost, prethodni autori prilikom morfoloških karakterizacija pigidijalnih žlezda, za većinu njihovih delova nisu navodili precizne mere i opsege. Ova konstatacija se jedino ne odnosi na opsege brojnosti sferičnih sekretornih lobusa, kojih je oko 40 kod vrsta tribusa Cychrini, dok se kod vrsta tribusa Carabini taj broj kreće od 50-60 (kod podtribusa Carabina), pa čak do 280 (podtribus Calosomatina) (Forsyth, 1972).

U ovoj studiji dati su prvi fotografski prikazi makromorfologije pigidijalnih žlezda vrsta rodova *Calosoma* i *Carabus*. Poredeći elemente pigidijalnih žlezda kod vrsta dva pomenuta roda, iako postoji zajednični generalni plan građe, moguće je ipak izdvojiti i neke jasne razlike. Rezervoari su sličnih dimenzija, lumena, građe i debljine mišićnog omotača (odnosi se na vrste sličnih dimenzija) (Slika 43). Epikutikularni trnovi usmereni ka lumenu rezervoara su znatno snažnije razvijeni kod analizirane vrste roda *Calosoma* u poređenju sa vrstama roda *Carabus* među kojima je ova razvijenost umerenija. Rezervoari vrsta roda *Calosoma* su zakrivljeniji, ponekada gotovo srpoliki (Slika 43A). Na prelazu rezervoara u eferentni kanal jasno se vidi naglo suženje kod

analiziranih vrsta roda *Calosoma*, za razliku od vrsta roda *Carabus* kod kojih je taj prelaz postepen (Slika 43B).



Slika 43 – Uporedni prikaz morfologije pigidijalnih žlezda rodova *Calosoma* (A) i *Carabus* (B). Skraćenice: gsk - glavni sabirni kanal, ek - eferentni kanal, lr - lumen rezervoara (tamnija obojenost), mz - mišićni zid, r - rezervoar. Skale iznose 1 mm.

Zatim, sekretorni lobusi kod *Calosoma* spp. pokazuju veću tendenciju međusobnog fuzionisanja nego kod vrsta roda *Carabus*. Zalistak je kod vrsta roda *Calosoma* značajno bliže izlaznom otvoru pigidijalnih žlezda. Oblik i građa rezervoara

vrsta roda *Carabus* su veoma slični kod svih analiziranih svrsta (izduženi, ovoidni, sa blagom medijalnom konstrikcijom), s tim da je kod *C. intricatus* i *C. ullrichii* odnos dužine i širine (oko 1,75) manji u odnosu na druge analizirane vrste istog roda (oko 2). Opservacije nastale prilikom analiza u ovom radu u skladu su sa podacima iz radova drugih autora. Naime, podaci o obliku i veličini rezervoara, obliku i građi sekretornih lobusa, izgledu glavnih sabirnih i eferentnih kanala, kao i njihovo pripajanje sa rezervoarom koji su eksperimentalno dobijeni u ovoj studiji su konzistentni sa literaturnim izvorima (Forsyth, 1972; Kanehisa & Shiraga, 1978).

5.1.2. Morfologija pigidijalnih žlezda vrsta potporodice Harpalinae

Pigidijalne žlezde vrsta potporodice Harpalinae odlikuju se sličnom građom svih elemenata, što je očekivano s obzirom da su sve vrste predstavnici istog tribusa (Harpalini). Beličasti ili providni rezervoari ovoidnog oblika variraju u dužini (1,1-2 mm) i širini (0,7-0,85 mm). Jedna karakteristika rezervoara je zajednička za sve analizirane vrste, a odnosi se na specifičnu žućkastu zonu rezervoara u bazalnom delu (postero-dorzalno), što se manifestuje jasnim uočavanjem lumena rezervoara. Ovaj deo rezervoara kod Harpalini je prvi primetio Forsyth (1972) i nazvao ga regionom dorzalnog lobusa. Region je tamnije obojen i zbog zadebljalog epidermisa ispod mišićnih slojeva. Eferentni kanali pripojeni su rezervoarima na njihovom unutrašnjem konkavnom delu. Dužina eferentnog kanala je 1-2,1 mm, a širina je 0,08–0,12 mm. Beličasti elipsasti sekretorni lobusi formiraju agregacije čija brojnost varira od 50-70 jedinica, dok opseg dijametara pojedinačnih sekretornih lobusa iznosi 70-170 μm . Dužina glavnih sabirnih kanala kod različitih vrsta potporodice varira od 2,3-8 mm, dok njihov dijametar ima vrednosti od 60-80 μm . Sa rezervoarom se spajaju mediolateralno u odnosu na eferentni kanal. Rezultati morfoloških analiza vrsta potporodice Harpalinae u skladu su sa literaturnim izvorima (Forsyth, 1972; Kanehisa & Shiraga, 1978), ali u ovom radu su date neke dodatne opservacije (precizne mere svih glavnih morfo-anatomskih elemenata žlezdanih sistema). Rezervoari vrsta ove potporodice su ovalni, polu-transparentni (Kanehisa & Shiraga, 1978), lokalizovani ispod abdominalnih tergita VI-VIII (Forsyth, 1972). Dimenzije rezervoara u literaturnim izvorima nisu precizno navođene, ali su njihove vrednosti (na osnovu skala datih na mikrografijama) slične kao u ovom radu, sa napomenom da je veličina rezervoara u pozitivnoj korelaciji sa telesnim

dimenzijama. Broj sekretornih lobusa kreće se u opsegu od 20-100 kod vrsta iz Japana (Kanehisa & Shiraga, 1978), dok Forsyth (1972) za evropske vrste navodi prosečno oko 75 sekretornih lobusa po agregaciji. Glavni sabirni kanali su oko 1,2 puta duži od tela, njihov dijametar iznosi oko 70 μm , a spajaju se sa rezervoarom u blizini (mediolateralno) odvajanja izvodnog kanala. Na dorzolateralnim regionima rezervoara mnogih vrsta potporodice Harpalinae već po jasno različitoj boji (tamnije žućkasto do braonkasto polje) uočava se dorzalni lobus (Forsyth, 1972).

5.1.3. Morfologija pigidijalnih žlezda vrsta potporodice Platyninae

Rezervoari pigidijalnih žlezda vrsta potporodice Platyninae specifičnog su okruglastog ili meškolikog oblika. Relativno su krupni u odnosu na veličinu tela, što je naročito izraženo kod *P. scrobiculatus* (štaviše, ova vrsta ima u relativnom smislu najkrupnije rezervoare od svih analiziranih vrsta u ovoj disertaciji). Lumen prati oblik čitavog rezervoara, a njegova unutrašnjost je manje-više nepravilna i naborana, relativno je širok i nije pukotinast, kao kod predstavnika potporodice Carabinae. Eferentni kanali pripojeni su rezervoarima na njihovom unutrašnjem konkavnom delu. Dužina eferentnog kanala iznosi 1,43-4 mm, dok je širina 0,1-0,13 mm. Beličasti elipsoidni sekretorni lobusi formiraju agregacije, čija brojnost varira u zavisnosti od tribusa. Kod Sphodrini, postoji 60-70 lobusa, dok je kod predstavnika Platynini uočeno 25-30 jedinica. Opseg dijametara pojedinačnih sekretornih lobusa iznosi 110-200 μm . Dužina glavnih sabirnih kanala kod studiranih vrsta potporodice varira od 2-15 mm, dok njihov dijametar ima vrednosti od 50-75 μm . Rezultati u ovoj doktorskoj disertaciji kompatibilni su sa prethodnim studijama u kojima su obrađivane pigidijalne žlezde vrsta ove potporodice. Forsyth (1972) oskudno navodi podatke za nekoliko vrsta iz ove potporodice. Navodi samo broj sekretornih lobusa za dve vrste tribusa Platynini (12-13 jedinica) i kod jedne vrste tribusa Sphodrini (70 jedinica). Mnogo detaljniji prikaz morfologije pigidijalnih žlezda vrste *Anchomenus (Anchomenus) dorsalis* (Pontoppidan, 1763) u svom radu daju Bonacci et al. (2011), ali bez detaljnih navoda kvantitativnih i merističkih karakteristika.

5.1.4. Morfologija pigidijalnih žlezda vrsta potporodice Pterostichinae

Rezervoari pigidijalnih žlezda vrsta potporodice Pterostichinae poseduju zajedničku osobinu – dvorežnjevitost. Naime, na distalnom delu rezervoara jasno se

uočava usek koji deli površinu, ali i lumen samog rezervoara na dva dela, tako da rezervoar ima srcast oblik. Ti režnjevi su uniformni ili pak veoma različiti po obliku. Gotovo da su nevidljivi kod vrsta roda *Abax*, nešto jače su izraženi kod vrsta roda *Molops*, dok su dobro razvijeni kod vrsta roda *Pterostichus*, a naročito su duboki i definisani kod vrsta roda *Amara*. Dubina apikalnog useka kod vrsta roda *Pterostichus* koji definiše režnjeve rezervoara (srcast oblik) varira, pa je najmanja kod vrste *P. nigrita* (čizmoliki izgled, apikalno su gotovo zaravnjeni, sa veoma blagom invaginacijom), najveća je kod *P. melas*, dok je intermedijarnih vrednosti kod vrsta *P. brucki* i *P. cylindricus*. Rezervoari su generalno zdepasti (odnos dužine i širine blizak jedinici), ređe blago izduženi. Dužina rezervoara analiziranih vrsta Pterostichinae iznosi 0,7-1,58 mm, a širina 0,4-1,55 mm. Muskulatura rezervoara je relativno dobro razvijena (ne u meri kao kod Carabinae), što ne važi za studirane vrste rodova *Abax* i *Molops*. Kod ovih rodova, a pogotovo kod vrste roda *Molops* rezervoari su transparentni (debljina zida je oko 100 µm) i vrećasti. Što se tiče rezervoara vrsta roda *Abax*, pretpostavka je da se radi o mladim jedinkama kod kojih hitin u epikutikuli nije u potpunosti impregnirao žlezde. Rezervoar se nastavlja u tanak izvodni kanal, iz koga se sekret oslobađa curenjem ili izbacivanjem kapljica na udaljenost od nekoliko cm (mnogostruko manje u odnosu na *Carabus* spp., što je direktno proporcionalno razvijenosti mišićnog omotača rezervoara). Eferentni kanali su takođe veoma specifični, budući da je mesto njihovog pripajanja zapravo medijalni deo eferentnog kanala (za razliku od rezervoara, kao kod ostalih tribusa). Dužina eferentnog kanala je 0,9-1,7 mm, a širina je 0,13-0,5 mm. Malobrojni i veoma krupni elipsoidni sekretorni lobusi formiraju agregacije, čija brojnost varira od 8 do 20 jedinica. Broj lobusa u agregaciji je u saglasnosti sa nalazima Forsyth (1972), koji je takođe analizirao evropske vrste, dok je broj lobusa kod japanskih vrsta višestruko veći (Kanehisa & Shiraga, 1978). Dijametar lobusa varira od 160-260 µm. Dužina glavnih sabirnih kanala kod različitih vrsta potporodice varira od 2,2-3,6 mm, dok njihov dijametar ima vrednosti od 38-70 µm. Agregacija sekretornih lobusa znatno se razlikuje kod vrsta roda *Amara* u odnosu na sve ostale predstavnike potporodice zbog izuzetno skraćenih sabirnih kanalića oko pojedinačnih lobusa. Zbog ove osobine, lobusi su gotovo sedeći, grozdasto raspoređeni oko početnog dela glavnog sabirnog kanala. Oblik i veličina rezervoara prethodno analiziranih vrsta (podaci iz literature) potporodice Pterostichinae u saglasnosti su sa

rezultatima dobijenim u ovoj studiji samo ako se porede podaci koje je dao Forsyth (1972) – više-manje prisutan usek koji deli rezervoar i njegov lumen na dva apikalna režnja, dok autori iz Japana kod relevantnih predstavnika navode krupne, ovalne rezervoare (iako njihovi SEM prikazi ukazuju na jasno postojanje pomenutog useka) (Kanehisa & Shiraga, 1978). Isti autori navode postojanje 20-50 sferičnih sekretornih lobusa. S druge strane Forsyth (1972) daje nešto detaljniji uvid u građu pigidijalnih žlezda kod Pterostichinae navodeći sroliki oblik (najveća širina u apikalnom delu) rezervoara (kod većine vrsta) koji se posteriorno postepeno sužava u eferentni kanal u čijoj se bazi uliva glavni sabirni kanal. On navodi prisustvo 5-33 sekretorna lobusa kod predstavnika tribusa Pterostichini i 5-6 lobusa u žlezdanim sekretornim agregacijama kod vrsta tribusa Zabrini (Forsyth, 1972).

5.2. Hemotaksonomske implikacije i uloga identifikovanih jedinjenja sekreta pigidijalnih žlezda odabranih vrsta trčuljaka

Analizom hemijskog sastava sekreta pigidijalnih žlezda 12 odabranih vrsta trčuljaka iz šest rodova i četiri potporodice, detektovano je ukupno 52 različita jedinjenja (51 identifikovano i jedno neidentifikovano). Najjednostavnija smeša jedinjenja u sekretu konstatovana je kod vrste *C. montivagus* (dve komponente), dok je najsloženija smeša detektovana kod visokoevoluirane troglobiontne vrste *P. globiceps* (čak 32 komponente).

5.2.1. Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda vrsta potporodice Carabinae

Metakrilna kiselina predstavlja najdominantniju komponentu sekreta pigidijalnih žlezda svih analiziranih vrsta iz potporodice Carabinae (jedna vrsta roda *Calosoma* i sedam vrsta roda *Carabus*) sa procentualnim udelom u smeši od 44,8-87,2%. Od drugih dominantnih jedinjenja, izdvajaju se salicilaldehid (42,7% kod jedne vrste roda *Calosoma*), tiglinska kiselina (12,8-27,5% kod pet vrsta roda *Carabus*) i angelinska kiselina (10,8-17,7% kod dve vrste roda *Carabus*). Od drugih glavnih komponenti sekreta, izdvajaju se butirična (1,5%) i senecioinska (2,1%) kiselina (kod jedne vrste roda *Calosoma*), kao i 2-metilbutirična (0,1-5,9% kod četiri vrste *Carabus*) i benzoeva kiselina (0,1-0,5% kod pet vrsta roda *Carabus*). Minorne komponente sekreta analiziranih pripadnika pomenutih potporodica uključuju izobutiričnu, krotonsku,

sirćetnu i 2-heksensku kiselinu, kao i *n*-butanol, jedini detektovani alkohol u okviru pomenutih potporodica (nađen kod *C. intricatus*). U tragovima (manje od 0,1% udela u sekretu) je detektovana samo propanska kiselina kod vrste roda *Calosoma*.

Sekret pigidijalnih žlezda vrste *C. sycophanta* analiziran je prvi put od strane italijanskih autora Casnati et al. (1965). Tom prilikom, oni su otkrili prisustvo tri jedinjenja, od kojih je najdominantnije bilo salicilaldehid (oko 60% sekreta), a registrovane su i metakrilna (oko 33% sekreta) i tiglinska kiselina (oko 3,5% sekreta).

U ovoj studiji, u sekretu vrste *C. sycophanta*, pored salicilaldehida (42,7%), metakrilne (44,8%) i tiglinske kiseline (5,6%), registrovano je još sedam karboksilnih kiselina sa manjim udelom u sekretu (benzoeva, senecioinska, butirična, izobutirična, 2-metilbutirična, krotanska i tragovi propanske kiseline). O mogućim hemotaksonomskim poređenjima unutar roda *Calosoma* teško je pouzdano govoriti u ovom trenutku jer su evidentne razlike u sekretu registrovane u novijim i starijim studijama verovatno rezultat različitih senzitiviteta analitičkih metoda. Zbog ove činjenice je neophodno uraditi revizije hemijskog sastava sekreta kod predstavnika ovog roda, kao uostalom i svih grupa trčuljaka jer su podaci i dalje suviše fragmentarni da bi se mogli donositi nekakvi opšti taksonomski ili filogenetski zaključci za čitavu porodicu.

Sastav sekreta pigidijalnih žlezda analiziran je i kod sledećih vrsta istog roda: *Calosoma (Carabosoma) marginalis* Casey, 1897 (salicilaldehid i metakrilna kiselina; McCullough & Weinheimer, 1966), *C. (C.) parvicollis* Fall, 1910 (salicilaldehid; McCullough, 1969b), *C. (C.) peregrinator* Guérin-Méneville, 1844 (salicilaldehid i metakrilna kiselina; McCullough, 1969a, Blum, 1981), *C. (C.) prominens* LeConte, 1853 (salicilaldehid; Eisner et al., 1963b, Eisner & Meinwald, 1966), (sve vrste naseljavaju SAD i Meksiko), *C. (Callitropa) externum* Say, 1823 (salicilaldehid; McCullough & Weinheimer, 1966) (naseljava SAD i Kanadu), *C. (C.) macrum* LeConte, 1853 (salicilaldehid; McCullough, 1969b) (iz SAD i Meksika), *C. (Calosoma) oceanicum* Perroud & Montrouzier, 1864 (salicilaldehid i metakrilna kiselina; Moore & Wallbank, 1968) (Australija i Papua Nova Gvineja), *C. (C.) schayeri* Erichson, 1842 (salicilaldehid; Moore & Wallbank, 1968) (iz Australije), *C. (C.) scrutator* (Fabricius, 1781) (metakrilna kiselina; McCullough & Weinheimer, 1966) (severni deo Južne Amerike i Severna Amerika), *C. (Campalita) chinense* Kirby, 1819 (metakrilna i tiglinska kiselina; Kanehisa & Murase, 1977) (naseljava Japan), *C. (Castrida) alternans*

Fabricius, 1792 (salicilaldehid; McCullough, 1969b) (iz SAD i Meksika) i *Callisthenes luxatus* (Say, 1823)² (salicilaldehid i metakrilna kiselina; McCullough, 1972b) (SAD i Kanada). Salicilaldehid je jedinjenje koje je u okviru potporodice Carabinae ograničeno na vrste podtribusa Calosomatina, odnosno na rodove *Calosoma* i *Callisthenes*, što je potvrđeno i u ovom radu.

U ovom radu je prvi put analiziran sekret vrste *C. caelatus*, inače endemične za alpski i dinarski planinski sistem. Najdominantnija komponenta u smeši je metakrilna kiselina (80,6%), što nije ništa neuobičajeno, ali potom sledi angelinska kiselina (10,8%), pa tek onda tiglinska (1,5%). Ovakva procentualna raspodela tri navedene kiseline u sekretu je poznata još jedino kod vrste *C. ullrichii*. Četvrta glavna komponenta je 2-metilbutirična kiselina, dok preostalih šest kiselina (sirćetna, izobutirična, butirična, senecijska, 2-heksenska i benzoeva) imaju minorne koncentracije. Veoma je značajan podatak i da je 2-heksenska kiselina (nepoznata *cis/trans* izomerija) po prvi put pronađena ne samo kod vrsta roda *Carabus*, nego i u okviru čitave potporodice Carabinae. U okviru ostalih Carabidae, jedino je detektovan *trans* izomer ove kiseline kod dve vrste iz dva roda (*Carenum* Bonelli, 1813 i *Laccopterum* Macleay, 1887) potporodice Scaritinae iz Australije (Moore & Wallbank, 1968).

Analizom hemijskog sastava sekreta pigidijalnih žlezda vrste *C. convexus* konstatovano je prisustvo metakrilne (83,8%), tiglinske (15,9%) i benzoeve kiseline (0,3%). U studiji Schildknecht et al. (1964), gde se prvi put pominje analiza hemijskog sastava sekreta ove vrste, procenti metakrilne i tiglinske kiseline su bili neznatno drugačiji (90,4% i 9,6%), dok benzoeva kiselina nije bila konstatovana. Razlike u procentima metakrilne i tiglinske kiseline nisu veće od zabeleženih fluktuacija u sekretu jedne vrste (sezonske, populacione, itd.), dok se nedetektovanje benzoeve kiseline u prvoj studiji može povezati sa slabijom preciznošću metoda, budući da je u skorijoj studiji zabeležen jako mali procentulni udeo ove kiseline (0,3%).

Schildknecht et al. (1964) pominju samo kvalitativni nalaz smeše metakrilne i tiglinske kiseline kod vrste *C. coriaceus*, tako da su u ovoj studiji predstavljeni prvi kvantitativni podaci o hemijskom sastavu sekreta navedene vrste (Vesović et al., 2017). Procenti metakrilne i tiglinske kiseline bili su nešto drugačiji u zavisnosti od metode

² U trenutku publikacije McCullough, 1972b, vrsta je pripadala rodu: *Calosoma luxatum* Say, 1823.

uzorkovanja sekreta vrste *C. coriaceus* (razlog za ovakvo stanje nije sa sigurnošću poznat, a pretpostavlja se da konstatovane razlike ulaze u okvire uobičajenog opsega variranja procentualnog udela komponenti kod ove vrste). Prilikom direktne ekstrakcije staklenom mikrokapilom iz rezervoara, procenat tiglinske kiseline bio je nešto manji (20,8%) u poređenju sa klasičnim uzorkovanjem, metodom „izmuzanja“ (36,5%). Suprotno, procenat metakrilne kiseline bio je veći metodom direktnog uzimanja sekreta iz rezervoara (79,2%) nego metodom „izmuzanja“ (63,5%). Kod obe metode uzorkovanja, benzoeva kiselina je detektovana u tragovima.

Hemijski sastav sekreta vrste *C. intricatus* analiziran je prethodno od strane Schildknecht & Weis (1962), koji su detektovali u njemu samo metakrilnu i tiglinsku kiselinu. U ovoj disertaciji su analizirane dve populacije ove vrste tokom dva različita godišnja doba. Slični rezultati su dobijeni za obe populacije kada su u pitanju kvalitativni i kvantitativni podaci. Najzastupljenija komponenta u sekretu je bila metakrilna kiselina (79,1% kod jedinki iz populacije sa Stare planine sakupljenih u maju, a 72,8% kod jedinki iz populacije sa Avale, sakupljenih u novembru), a u manjem procentu bila je prisutna tiglinska kiselina (18,9% kod jedinki iz populacije sa Stare planine, a 26,7% kod jedinki iz populacije sa Avale). Razlike u sekretu su očiglednije posmatrajući minorne komponente sekreta. Pored dve pomenute kiseline, jedinke iz populacije sa Stare planine u sekretu su sadržale još sedam komponenti (*n*-butanol, sirćetna, izobutirična, butirična, 2-metilbutirična i senecioinska kiselina, kao i jedno neidentifikovano jedinjenje), dok su jedinke iz populacije sa Avale u sekretu sadržale dodatnih pet komponenti (izobutirična, 2-metilbutirična i senecioinska kiselina, kao i tragovi butirične i senecioinske kiseline). Svakako najzanimljiviji nalaz u sekretu *C. intricatus* je prisustvo alkohola *n*-butanola, što je prvi nalaz ovog jedinjenja u okviru čitave porodice Carabidae. Što se tiče razlika konstatovanih kod minornih komponenti sekreta jedinki iz dve populacije, pretpostavlja se da su one najverovatnije sezonskog i/ili geografskog karaktera, ali za sada se ne mogu doneti neki konkretniji zaključci o razlozima takvog stanja.

Sekret pigidijalnih žlezda vrste *C. montivagus* predstavlja dvokomponentnu smešu sačinjenu od 87,2% metakrilne kiseline i 12,8% tiglinske kiseline. Uprkos savremenim metodama detekcije najmanjih količina minornih komponenti, čak i komponenti u tragovima, pronađene su samo ove dve kiseline, koje se u kombinaciji

veoma često javljaju kod gotovo svih predstavnika potporodice Carabinae (Lečić et al., 2014; Vesović et al., 2017).

Od sedam registrovanih organskih kiselina u sekretu vrste *C. ullrichii*, glavne komponente su metakrilna (78,7%), angelinska (17,7%) i tiglinska kiselina (2,5%). Veći udeo angelinske kiseline u sekretu od tiglinske detektovan je samo kod vrste *C. caelatus* u okviru analiziranog roda. Minorne komponente sekreta *C. ullrichii* uključuju izobutiričnu, butiričnu, 2-metilbutiričnu i benzoevu kiselinu.

Sekret pigidijalnih žlezda vrste *C. violaceus* sadrži devet organskih kiselina. Dominantne komponente sekreta su metakrilna (71,4%) i tiglinska kiselina (27,5%), dok su minorne sirćetna, izobutirična, butirična, 2-metilbutirična, senecioinska i benzoeva kiselina. Interesantno je da su jedinke *C. violaceus* uzorkovane iz populacije na Durmitoru, na istom staništu gde je uzorkovan i *C. caelatus*, a komponente sekreta pigidijalnih žlezda ove dve vrste se razlikuju samo po tome što, uz pomenutih devet kiselina, *C. caelatus* sadrži dodatno i 2-heksensku kiselinu. Ovo zapažanje može da bude značajno u nekim daljim hemoekološkim istraživanjima vezanim za intraspecijski biohemijski varijabilitet kod trčuljaka.

Benzoeva kiselina je detektovana kod četiri američke vrste trčuljaka koje pripadaju potporodicama Cicindelinae, Oodinae i Pterostichinae (Pearson et al., 1988; Attygalle et al., 1991b; Will et al., 2000), kao i kod 4 vrste evropskih vrsta trčuljaka iz potporodice Carabinae (Lečić et al., 2014; Vesović et al., 2017) i dve troglobiontne vrste potporodice Trechinae (kod kojih predstavlja minornu komponentu) (Vesović et al., 2015). Obično se sreće u sekretima u minornim koncentracijama, osim u slučaju nekih vrsta porodice Dytiscidae, gde može da bude zastupljena u značajnom procentu (Blum, 1981). Često je pridružena benzaldehidu u alomonskim sekretima stonoga iz porodica Xystodesmidae, Paradoxosomatidae, Polydesmidae (Diplopoda) i Geophilidae (Chilopoda) (Makarov et al., 2012). Benzoeva kiselina je detektovana još i kod vrsta redova Lepidoptera, Hymenoptera i Trichoptera (Schulz et al., 1993), međutim, kod poslednjeg reda ima feromonsku funkciju.

Združeno prisustvo metakrilne i tiglinske kiseline jedna je od najčešćih kombinacija među trčuljcima (Pavan, 1968; Blum, 1981; Lečić et al., 2014), naročito kod vrsta potporodice Carabinae, što je evidentirano i u ovoj studiji. Prisustvo metakrilne i tiglinske kiseline kod vrsta roda *Carabus* gotovo da je pravilo. Njihovo

kombinovano prisustvo kod evropskih vrsta je detektovano kod *C. (A.) montivagus*, *C. (Carabus) granulatus* Linnaeus, 1758, *C. (C.) intricatus*, *C. (Chrysocarabus) auronitens* Fabricius, 1792, *C. (E.) ullrichii*, *C. (M.) caelatus*, *C. (M.) violaceus*, *C. (Mesocarabus) problematicus* Herbst, 1786, *C. (Morphocarabus) scheidleri* Panzer, 1799, *C. (Platycarabus) irregularis* Fabricius, 1792, *C. (P.) coriaceus*, *C. (Tachypus) auratus*, Linnaeus, 1761, *C. (T.) cancellatus* i *C. (T.) convexus*. Kod svih navedenih vrsta, dominantna je metakrilna kiselina, koja je praćena tiglinском, osim kod *C. ullrichii* i *C. caelatus*, kod kojih je angelinska kiselina druga po procentualnom udelu, ali potom odmah sledi i tiglinсka. Pored pomenute tri kiseline, u sekretu vrsta roda *Carabus* identifikovane su i sirćetna (kod *C. intricatus* i *C. caelatus*), izobutirična, butirična, 2-metilbutirična (kod *C. caelatus*, *C. intricatus*, *C. ullrichii* i *C. violaceus*), senecioinska (kod *C. caelatus*, *C. intricatus* i *C. violaceus*), 2-heksenska (kod *C. caelatus*) i benzoeva kiselina (kod *C. caelatus*, *C. convexus*, *C. coriaceus*, *C. ullrichii* i *C. violaceus*), kao i jedan alkohol (*n*-butanol) i jedno neidentifikovano jedinjenje (kod *C. intricatus*) (Lečić et al., 2014; Vesović et al., 2017).

Na svetskom nivou, gotovo sve vrste roda *Carabus* koje su analizirane posedovale su u svojim sekretima smešu metakrilne i tiglinске kiseline (Schildknecht & Weis, 1962; Schildknecht et al., 1964; Schildknecht, 1970). Međutim, od svih vrsta roda *Carabus* analiziranih u ovom radu, ove dve kiseline bez drugih komponenti su detektovane samo u sekretu *C. montivagus*, što dovodi u pitanje preciznost rezultata starih studija, gde je zbog ograničenja analitičkih metoda bilo moguće detektovati samo najdominantnije komponente, kakve i jesu metakrilna i tiglinсka kiselina u ogromnom broju slučajeva. U sekretu severnoameričke vrste *C. (Oreocarabus) taedatus* Fabricius 1787, detektovane su metakrilna i etakrilna kiselina, dok tiglinсka nije pronađena, što predstavlja jedini izuzetak od pravila (Benn et al., 1973). Kod analiziranih vrsta iz Japana *C. (Leptocarabus) procerulus* Chaudoir, 1862 i *C. (Euleptocarabus) porrecticollis* Bates, 1883, sekrete su sačinjavale metakrilna, tiglinсka i etakrilna kiselina (Kanehisa & Murase, 1977). Kod japanske vrste *C. (Ohomopterus) yacoinus* Bates, 1873, pored metakrilne i tiglinске kiseline, identifikovane su i senecioinska, 2-metilpropanska i 2-metilbutirična kiselina i nekoliko neidentifikovanih neutralnih komponenti (Adachi et al., 1985).

Među drugim tvrdokrilcima, kombinacija metakrilne i tiglinske kiseline je poznata kod Trachypachidae (Attygalle et al., 2004). Kod drugih insekata je njihovo prisustvo prijavljeno kod Dictyoptera (podred Blattodea), dok je poznato da tiglinsku kiselinu među tvrdokrilcima proizvode i vrste porodica Dytiscidae i Staphylinidae (Dettner & Schwinger, 1982; Brossut, 1983; Dettner & Reissenweber, 1991; Attygalle et al., 2004).

Na osnovu do sada poznatih znanja o sekretima pigidijalnih žlezda kod vrsta roda *Carabus*, može da se konstatuje da je vrsta *C. taedatus* iz Severne Amerike jedina koja ne poseduje tiglinsku kiselinu u sekretu pigidijalnih žlezda. Analizirane vrste iz Japana izdvajaju se prisustvom etakrilne i 2-metilpropanske kiseline, koje nisu pronađene kod evropskih vrsta. Važno je još jednom napomenuti da su gasni hromatografi korišćeni u starim analizama bili daleko manje osetljivi od današnjih, pa su uglavnom iz ovog razloga evropske vrste roda *Carabus* analizirane polovinom XX veka imale samo metakrilnu i tiglinsku kiselinu, dok minorne komponente zapravo nisu detektovane.

5.2.2. Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda vrsta potporodice Platyninae

Poznati su podaci vezani za analizu hemijskog sastava sekreta pigidijalnih žlezda određenih vrsta potporodice Platyninae (uglavnom tribusa Platynini). Česta kombinacija jedinjenja kod analiziranih evropskih i severnoameričkih Platyninae je prisustvo mravlje kiseline i različitih alkana (Schildknecht et al., 1968a, b; Blum, 1981; Will et al., 2010; Lečić et al., 2014). Određene vrste iste potporodice, pored navedenih jedinjenja, poseduju i dodatna jedinjenja iz grupa alkana, estara, masnih kiselina i ketona (Will et al., 2010; Bonacci et al., 2011). Kod predstavnika tribusa Sphodrini, prisustvo mravlje kiseline zajedno sa alkanima takođe je često detektovana kombinacija, dok su dugolančani acetati i masne kiseline specifični za analizirane vrste roda *Calathus* Bonelli, 1810 iz Severne Amerike (Will et al., 2010), iako ova jedinjenja nisu zabeležena kod druge dve vrste istog roda iz Evrope (Schildknecht et al., 1968a, c). Dakle, prisustvo dugolančanih acetata, sirćetne kiseline, kao i masnih kiselina svojstveno je za širok dijapazon vrsta tribusa Sphodrini jer su identifikovani i kod *Calathus ruficollis* Dejean, 1828 i *L. punctatus* (Will et al., 2010; Vesović et al., 2015), dok je pojava mravlje kiseline zajedno sa alkanima karakteristična za većinu vrsta

potporodice Platyninae širom sveta (Lečić et al., 2014). Što se tiče razlika između rodova *Calathus* i *Laemostenus* u okviru tribusa Sphodrini, drugopomenuti rod poseduje nekoliko karakterističnih jedinjenja u sekretu (heksanska kiselina i dugolančani alkohol dodekanol) (Will et al., 2010; Vesović et al., 2015).

Ako se uporede jedinjenja sekreta pigidijalnih žlezda troglofilne vrste *L. punctatus* sa jedinjenjima srodnih taksona istog tribusa (nekoliko vrsta iz roda *Calathus*), ne uočavaju se previše velike razlike (Schildknecht et al., 1968a, c; Will et al. 2010; Vesović et al., 2015). Kombinacija mravlja kiselina i alkani, kao i dodatne komponente sekreta javljaju se kod svih taksona potporodice Platyninae, bilo da su oni troglofilni ili epigejski.

Troglofilni *L. punctatus* u sekretu dodatno sadrži heksansku (kapronsku) kiselinu i dodekanol, kao i različita jedinjenja u okviru iste grupe koja se ne sreću kod srodnih taksona. Ako se uporedi broj komponenti sekreta, konstatuje se sličan diverzitet kod *L. punctatus* (13) i kod epigejskih srodnih taksona (do 11) (Will et al., 2010; Vesović et al., 2015). Sekreti zglavkara se tokom evolucije menjaju kao odgovor na sredinu u kojoj žive (Makarov et al., 2012). Ipak, pomenute razlike u hemijskom sastavu sekreta analiziranih trčuljaka potporodice Platyninae verovatnije su intergeneričke, a ne kao posledica načina života.

5.2.3. Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda vrsta potporodice Pterostichinae

Najdominantnija komponenta sekreta pigidijalnih žlezda jedine analizirane vrste iz potporodice je metakrilna kiselina sa procentualnim udelom u smeši od 76,5%. U prvim publikacijama vezanim za analizu hemijskog sastava sekreta pigidijalnih žlezda vrste *A. parallelepipedus*, detektovane su samo metakrilna (91,4%) i tiglinska kiselina (8,5%) (Schildknecht et al., 1964; Schildknecht, 1970). Ista jedinjenja sa sličnim procentima zastupljenosti u sekretu konstatovana su i kod dve srodne vrste, *A. ovalis* (Duftschmid, 1812) i *A. parallelus* (Duftschmid, 1812) (Schildknecht & Weis, 1962; Schildknecht et al., 1964, 1968a; Schildknecht, 1970; Blum, 1981). U novijoj studiji, pored gorenavedene dve karboksilne kiseline, detektovane su još četiri kiseline u minornim koncentracijama koje do sada nisu pronađene kod vrsta roda *Abax* (izobutirična, krotionska i senecioinska, kao i tragovi propanske kiseline) (Lečić et al., 2014). Visok procenat metakrilne kiseline je u korelaciji sa nalazima Schildknecht &

Weis (1962) (76,5% prema 91,4%), dok je procenat tiglinske kiseline u sekretu značajno niži (22,9% prema 8,5%). Kombinovano prisustvo metakrilne i tiglinske kiseline često je i kod vrsta potporodice Pterostichinae (Pavan, 1968; Blum, 1981; Lečić et al., 2014), takođe potvrđeno u ovoj studiji. Prema tome, odnos metakrilne i tiglinske kiseline u sekretu *A. parallelepipedus* je daleko manji (oko 3.33) u poređenju sa istim odnosom kod taksona *Abax* koji su prethodno analizirani (8-11) (Schildknecht & Weis, 1962; Lečić et al., 2014). Takođe, nije poznato koja je podvrsta *A. parallelepipedus* analizirana u radu Schildknecht & Weis (1962), pošto ih u Nemačkoj ima dve: *A. parallelepipedus parallelepipedus* (Piller & Mitterpacher, 1783) (koja je analizirana u ovom radu) i *A. parallelepipedus germanus* Schauburger, 1927. U slučaju da se zapravo porede dve podvrste, postoji i mala mogućnost da je razlika u odnosu metakrilne i tiglinske kiseline u smeši sekreta zapravo subspecijske prirode.

5.2.4. Hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda vrsta potporodice Trechinae

Analize hemijskog sastava sekreta pigidijalnih žlezda vrsta *D. milutini* i *P. globiceps* prvi su podaci ove vrste za predstavnike tribusa Trechini. Pomenute vrste su jedini troglobiontni trčuljci analizirani u ovom kontekstu. Doduše, sekretu nekih drugih vrsta potporodice Trechinae (tribus Bembidiini) su analizirani u prošlosti i identifikovani su različiti aldehidi, karboksilne kiseline malih molekulskih masa (obe grupe pronađene i kod jedne trehine studirane u ovom radu) i alifatični ketoni (Schildknecht, 1970; Schildknecht et al., 1968a, c). Većina detektovanih jedinjenja kod dve analizirane vrste tribusa Trechini (ugljovodonici male i velike molekulske mase, masne kiseline i aromatične kiseline) razlikuju se od jedinjenja detektovanih kod vrsta Bembidiini, uprkos činjenici da oba tribusa pripadaju istoj potporodici.

Ako se uporede jedinjenja troglobiontnih i epigejskih predstavnika tribusa Trechini, očigledne su brojne razlike u hemijskom sastavu sekreta. Te razlike podrazumevaju prisustvo ugljovodonika, masnih kiselina i aromatičnih kiselina i odsustvo alifatičnih ketona kod *D. milutini* i *P. globiceps*. Postoji realna mogućnost da su ove razlike instrumentalne prirode, s obzirom na činjenicu da je senzitivnost današnjih metoda neuporedivo veća u poređenju sa istim iz vremena kada su epigejske vrste analizirane (Schildknecht et al., 1968a, c; Schildknecht, 1970).

Što se tiče sekreta pigidijalnih žlezda kod dve analizirane troglobiontne vrste trčuljaka, konstatovane su mnogobrojne razlike, ali je ipak moguće uočiti i određen broj zajedničkih komponenti u sekretu – heksanska i benzoeva kiselina i dugolančane masne kiseline. Dalje, u sekretu *D. milutini* identifikovane su tri srednjelančane masne kiseline, dok je za *P. globiceps* karakteristično prisustvo kratkolančanih karboksilnih kiselina, alkana, zatim jednog aldehida, jedne srednjelančane karboksilne kiseline, jednog fenola, jedne dugolančane karboksilne kiseline i brojnih dugolančanih ugljovodonika (alkana i alkena). Verovatno je da su ove razlike intergeneričke. Prilikom uzorkovanja sekreta vrste *D. milutini* odsustvovao je agresivni miris, za razliku od uzorkovanja *P. globiceps*. Selektivni pritisak predatora je u istraživanim pećinama manji nego što je to slučaj u površinskim staništima, s obzirom da ih dominantno naseljavaju nepredatorski zglavkari (Diplopoda, Collembola, Leiodidae), dok su predatori veoma retki (Chilopoda, Opiliones, Staphylinidae, Chiroptera).

Mnogobrojne prilagođenosti kod obligatno pećinskih insekata uključuju specifične morfološke (redukcija telesne pigmentacije i očiju, izduživanje ekstremiteta, prisutvo dugih senzitivnih seta), a takođe i niz fizioloških i ponašajnih adaptacija (Culver & Pipan, 2009). Postavljena je hipoteza da bi brojnost komponenata u sekretu pigidijalnih žlezda studiranih troglobiontnih vrsta trebalo da bude manja ili barem jednaka onoj koja se sreće kod epigejskih vrsta, kao još jedna u nizu specifičnih adaptacija na životnu sredinu. Međutim, hipoteza je odbačena, naročito u slučaju vrste *P. globiceps*, kod koje je pronađen čak i nezabeleženo velik broj jedinjenja u sekretu. Prema tome, tako veliki molekularni diverzitet komponenata sekreta mogao bi da se protumači pre kao izvedena, nego kao predačka odlika.

Konzervativnost hemikalija koje proizvode zglavkari primarno je vidljiv na osnovu određenih dominantnih komponenti sekreta, kao što je to slučaj sa hinonima ili cijanogenim jedinjenjima kod Diplopoda (Makarov et al., 2012). Ovakva hemijska konstantnost je kod trčuljaka potvrđena u slučaju potporodice Platyninae, dok je hemijski sastav vrsta potporodice Trechinae (naročito tribusa Trechini) i dalje velika nepoznanica budući da je neistražen veliki broj taksona, u prilog čemu svedoče i rezultati dobijeni analizom endemičnog roda *Pheggomisetes*. Po svemu sudeći, tvrdnja da visoka konzervativnost sekreta ostaje postojana i nakon izolacije, promene selektivnih pritisaka ili kolonizacije novih staništa, koja važi za Diplopoda (Makarov et

al., 2012), ne može da se prihvati barem kada je reč o sekretima pigidijalnih žlezda Carabidae, tačnije Trechinae. Najveći broj razlika konstatovanih kod visokoevoluiranih pećinskih trehina nalazi se u okviru takozvanih minornih komponenti sekreta (jedinjenja sa više od 0,1, a manje od 1% udela u sekretu). Adaptacije na podzemni način života nisu dovele do redukcije broja komponenata sekreta, štaviše, izgleda da je sekret ovih vrsta evolutivno postao još kompleksniji, što samo po sebi otvara mnoga nova pitanja u vezi sa ulogom takve smeše u kontekstu veoma specifičnog prirodnog okruženja vrsta.

Svakako da su neophodna dodatna istraživanja u ovoj oblasti koja bi obuhvatila veći broj taksona, uključujući i filogenetski srodne vrste, ali potrebno je i ponoviti studije sa istim vrstama, ali sa različitim parametrima (doba godine, organski rastvarač, metoda ekstrakcije, itd.). Zbog novijih i osetljivijih analitičkih metoda, neophodna je takođe i revizija govoto svih analiza koje su rađene pre 80-tih godina XX veka.

5.2.5. Uloga identifikovanih jedinjenja sekreta pigidijalnih žlezda odabranih vrsta trčuljaka

Trčuljci posredstvom pigidijalnih žlezda emituju izuzetno raznovrsna jedinjenja, koja su u prošlosti gotovo isključivo posmatrana i označavana kao odbrambena (Will et al., 2000). Iako je dokazana alomonska funkcija sekreta pigidijalnih žlezda kod mnogih vrsta trčuljaka (Eisner et al., 2006), intraspecijski efekti emitovanih pigidijalnih sekreta kod trčuljaka nisu do sada poznati (Rork & Renner, 2018).

Grupe jedinjenja iz sekreta pigidijalnih žlezda kod trčuljaka koje imaju potvrđene odbrambene, repelentne i antiseptičke funkcije su karboksilne kiseline, fenoli, alkoholi, hinoni i aldehidi (Kanehisa & Murase, 1977; Blum, 1981). S druge strane, neke druge grupe neutralnih jedinjenja, kao što su ugljovodonici i estri, obično se u sekretima nalaze u minornim koncentracijama i smatra se da imaju uloge rastvarača i nosača aktivnih komponenti sekreta (Kanehisa & Murase, 1977), ali isto tako je pokazano i da neka jedinjenja iz ovih klasa mogu sinergistički da učestvuju u odbrambenim i/ili repelentnim svojstvima sekreta (Kanehisa & Kawazu, 1985).

Kod drugih grupa insekata je dokazano da sekreti sa dominantno alomonskom ulogom često imaju istovremeno i funkciju intraspecijskog signala – alarmnog feromona. Pojava ovakve dualne upotrebe alomona kao alarmnih feromona označava se kao „štedljiva semiohemija“ (Blum, 1996), koja je verovatno prisutna i kod trčuljaka, ali

još uvek nije eksperimentalno dokazana (Rork & Renner, 2018). Takođe, pronalaženje domaćina od strane larvi izvesnih ektoparazitoidnih vrsta trčuljaka verovatno je posredovano hemijskim signalima koje odašilja domaćin (kairomonski signali), ali detaljni mehanizmi ovih hemijskih interakcija još uvek su nepoznati (Rork & Renner, 2018).

Buduća ispitivanja sekreta pigidijalnih žlezda razotkriće njihov definitivni hemijski sastav (kod vrsta koje nisu analizirane), kao i ulogu – da li se radi isključivo o alomonskim jedinjenjima (antipredatorski i antimikrobni agensi) i da li imaju ulogu u seksualnim komunikacijama (Holliday et al., 2016) ili je možda u pitanju kombinacija pomenutih funkcija. Slično kao i mnogo puta do sada (Schildknecht & Weis, 1962; Schildknecht et al., 1964; Schildknecht, 1970; Benn et al., 1973; Kanehisa & Murase, 1977; Holliday et al., 2012, 2015; Lečić et al., 2014), pretpostavka je da se analizirani sekretari odabranih vrsta trčuljaka dominantno upotrebljavaju u svrhu odbrane od predatora, ali neophodna su nova istraživanja koja bi tu pretpostavku u potpunosti i potvrdila.

Iako poreklo i tačni putevi biosinteze čak i čestih nezasićenih karboksilnih kiselina prisutnih u pigidijalnim žlezdama nisu u potpunosti poznati, Attygalle et al. (1991a) su načinili prvi iskorak i predložili hipotetičke puteve sinteze pojedinih komponenata sekreta poreklom od aminokiselina. Primer za ovakvu hipotezu je dobijanje šest kiselinskih komponenti pigidijalnih sekreta koje predstavljaju kako intermedijarne, tako i krajnje derivate u biohemijskim transformacijama samo tri esencijalne aminokiseline:

valin → izobutirična kiselina → metakrilna kiselina

izoleucin → 2-metilbutirična kiselina → tiglinska kiselina

leucin → 3-metilbutirična kiselina → senecijska kiselina

Za unapređenje razumevanja semiohemije kod trčuljaka, u revijalnom radu Rork & Renner (2018) predlažu savremeni, integralni pristup, koji bi uključivao kombinovanje tkivno specifične transkriptomike sa spektroskopijom i različitim biohemijskim esejima u cilju rasvetljavanja anabolitičkih puteva pojedinačnih semiohemikalija kod trčuljaka.

U skorašnjim studijama je pokazano da sekretari pigidijalnih žlezda pojedinih vrsta trčuljaka (iz tri potporodice) analiziranih u ovom radu poseduju izvesni

antimikrobni potencijal (Nenadić et al., 2016a, b, 2017a, b), kao i svojstvo da inhibiraju proliferacije različitih tumorskih i netumorskih ćelijskih linija (Nenadić et al., 2018).

Testirana su antimikrobna svojstva sekreta pigidijalnih žlezda kod tri vrste iz potporodice Carabidae (*C. sycophanta*, *C. coriaceus* i *C. ullrichii*) (Nenadić et al., 2016a, 2017b). Sekret vrste *C. sycophanta* prikazao je veoma značajnu antifungalnu aktivnost protiv osam vrsta patogenih mikromiceta (čak veću aktivnost od pozitivne kontrole u vidu dva komercijalno dostupna antimikotika), dok je antibakterijska aktivnost značajna samo kod tretmana *Escherichia coli*. Budući da mikroorganizmi nisu tretirani pojedinačnim komponentama sekreta, pretpostavljeno je da se ukupni efekat dobija sinergističkim dejstvom nekoliko komponenata (Nenadić et al., 2017b). Dominantno jedinjenje sekreta *C. sycophanta* je salicilaldehid, za koje je prethodno i ustanovljen značajan antifungalni potencijal (Pelttari et al., 2011). Verovatno najzaslužnije jedinjenje za rezultate dobijene u pomenutoj studiji jeste upravo salicilaldehid, naročito zbog činjenice da ostale vrste iste potporodice koje ne poseduju ovo jedinjenje u sekretu nisu imale toliko značajan antifungalni potencijal (Nenadić et al., 2016a). U istom kontekstu su analizirani i sekreti dve vrste roda *Carabus*. Značajniji antimikrobni efekat postigao je sekret vrste *C. ullrichii* (i protiv mikromiceta i protiv bakterija), dok je sekret vrste *C. coriaceus* prikazao značajno dejstvo protiv jednog gram negativnog bakterijskog soja (*Pseudomonas aeruginosa*) i sledećih vrsta mikromiceta: *Aspergillus fumigates*, *A. versicolor*, *A. ochraceus*, *Trichoderma viride* i *Penicillium ochrochloron* (Nenadić et al., 2016a).

Iz potporodice Platyninae, intenzivnije je testiran sekret pigidijalnih žlezda vrste *L. punctatus*. Pokazana je njegova antibakterijska (protiv gram negativnih i gram pozitivnih sojeva) i antifungalna aktivnost. U poređenju sa aktivnostima komercijalnih antibiotika i antimikotika, sekret pigidijalnih žlezda kod ove vrste je imao značajno manji antimikrobni potencijal (osim na primeru mikromicete *Penicillium ochrochloron*, gde je prikazao značajnije antifungalno dejstvo od komercijalnog antimikotika ketokonazola) (Nenadić et al., 2016b). U odvojenoj studiji, Nenadić et al. (2017a) su pokazali da *L. punctatus* poseduje izvesni antimikrobni potencijal i protiv mikromiceta sakupljenih iz prirodnog okruženja vrste.

Iz potporodice Pterostichinae, testirano je antimikrobno dejstvo pigidijalnog sekreta vrste *A. parallelepipedus*. Značajna antimikrobna svojstva sekreta dobijena su

na istim sojevima bakterija i mikromiceta kao i kod vrste *C. coriaceus* (Nenadić et al., 2016a).

Antimikrobno dejstvo pojedinih jedinjenja koja se nalaze u smešama pigidijalnih sekreta jesu eksperimentalno pokazana, dok dejstvo ogromne većine nije poznato (Nenadić et al., 2016b). Naredni logični iskorak u ovom polju bi bila komparativna testiranja rezistentnosti mikroorganizama tretmanom standardima pojedinačnih jedinjenja koja su konstatovana u pigidijalnim sekretima kod trčuljaka. Na ovaj način bi se po prvi put konkretno dobio odgovor koja su jedinjenja najzaslužnija za antimikrobna svojstva ovih sekreta.

U preliminarnoj studiji, Nenadić et al. (2018) su pokazali da sekreti pigidijalnih žlezda *A. parallelepipedus*, *C. coriaceus* i *C. ullrichii* poseduju potencijal da u izvesnoj meri inhibiraju ćelijske proliferacije humanih tumorskih ćelija, kao i normalnih hepatocita svinje. Ipak, potrebne su dodatne detaljnije studije kako bi se definitivno utvrdio citotoksični efekat sekreta i omogućila njihova eventualna primena u budućim biomedicinskim istraživanjima.

5.2.6. Trenutno stanje poznavanja hemijskog sastava sekreta kod trčuljaka

Prvi pregled identifikovanih sekreta pigidijalnih žlezda kod adultnih trčuljaka dao je Pavan (1968). Daleko su manje poznate hemijske komponente sekrecija torakalnih žlezda kod subadultnih stadijuma trčuljaka. Poznata su jedinjenja kod svega dve vrste, odnosno larve jedne vrste potporodice Chlaeniinae (Holliday et al., 2015) i lutke jedne vrste potporodice Carabinae (Giglio et al., 2009). Koristeći sve dosadašnje podatke iz literaturnih izvora, uključujući i neobjavljene podatke u ovom radu, može da se konstatuje da je do sada analiziran sekret pigidijalnih žlezda adulata 494 vrste trčuljaka svrstanih u 179 rodova 24 potporodice (Tabela 14). Iako je iz istorijske perspektive veoma značajna klasifikacija grupa jedinjenja izolovanih iz pigidijalnih žlezda trčuljaka koju je dao Moore (1979), trebalo bi ipak izvršiti reviziju iste iz nekoliko razloga: i) mravlju kiselinu iako prisutnu kod mnogih vrsta kao dominantni konstituent sekreta nije logično izdvajati iz grupe karboksilnih kiselina (niti karboksilne kiseline razdvajati u tri kategorije), ii) u vreme nastajanja pomenute podele nije se znalo da trčuljci proizvode alkaloidne, alkohole i nitrile u svojim pigidijalnim žlezdama i iii) detektovani su i nearomatični aldehidi. Stoga je iz savremene perspektive možda bolje

podeliti komponente sekreta pigidijalnih žlezda trčuljaka na sledećih 10 klasa jedinjenja: (1) hinoni, (2) aldehidi, (3) alkoholi, (4) estri, (5) fenoli, (6) karboksilne kiseline, (7) ketoni, (8) monoterpeni, (9) nitrili i (10) ugljovodonici.

Iz smeša sekreta pigidijalnih žlezda, identifikovano je ukupno 136 različitih jedinjenja. Najveći broj jedinjenja pripada grupi ugljovodonika (40), a slede karboksilne kiseline (34), estri (23), fenoli i hinoni (po osam), monoterpeni (sedam), ketoni (šest), zatim alkoholi i aldehidi (po četiri), dok su nitrili zastupljeni sa dva jedinjenja.

Iz potporodice Anthiinae, analizirani su sekreti sedam vrsta iz tri roda. Identifikovano je 30 jedinjenja. Najveći broj jedinjenja pripada estrima (15), zatim ugljovodonicima (10), nešto manje karboksilnim kiselinama (četiri), a registrovan je i jedan aldehyd (Eisner et al., 1968; Moore & Wallbank, 1968; Scott et al., 1975; Attygalle et al., 1992).

Iz potporodice Brachininae, analizirani su sekreti 14 vrsta iz četiri roda. Identifikovano je 7 jedinjenja. Detektovana su dva ugljovonika, dok su glavni aktivni sastojci sekreta hinoni i hidrohini (pet). Najzastupljenija jedinjenja su 1,4-benzohinon i 2-metil-1,4-benzohinon (Schildknecht & Holoubek, 1961; Moore & Wallbank, 1968; Schildknecht et al., 1968a, c; Eisner et al., 1977; Kanehisa & Murase, 1977; Eisner et al., 2001).

Iz potporodice Broscinae, ispitivani su sekreti pigidijalnih žlezda kod sedam vrsta iz pet rodova i detektovano je ukupno osam karboksilnih kiselina (Moore & Wallbank, 1968; Schildknecht et al., 1968a; Kanehisa & Murase, 1977; Moore, 1979).

Iz potporodice Carabinae, analizirani se sekreti pigidijalnih žlezda kod 46 vrsta iz šest rodova. Identifikovano je 16 jedinjenja. U sastavu sekreta dominiraju karboksilne kiseline, kojih je izolovano ukupno 14, a alkoholi i aldehidi su zastupljeni sa po jednim jedinjenjem. Salicilaldehyd je registrovan samo kod vrsta podtribusa Calosomatina, dok je prisustvo metakrilne i tiglinske kiseline gotovo pravilo (Schildknecht & Weis, 1962; Eisner et al., 1963b; Schildknecht et al., 1964, 1968a; Casnati et al., 1965; McCullough, 1966b, 1969c, 1972a; McCullough & Weinheimer, 1966; Moore & Wallbank, 1968; Schildknecht, 1970; Wheeler et al., 1970; Benn et al., 1973; Kanehisa & Murase, 1977; Lečić et al., 2014; Vesović et al., 2017).

Iz potporodice Chlaeniinae, analizirani su sekreti kod 28 vrsta iz tri roda. Identifikovano je 16 jedinjenja. Komponente sekreta mogu da se podele u tri grupe:

ugljovodonici (pet), hinoni (pet) i fenoli (šest), među kojima je i najčešće identifikovano jedinjenje *m*-krezol (Eisner et al., 1963b; Moore & Wallbank, 1968; Schildknecht et al., 1968a; Moore, 1979; Schildknecht, 1970; Kanehisa & Murase, 1977; Balestrazzi et al., 1985; Holliday et al., 2016).

Iz potporodice Cicindelinae, analizirane su 104 vrste iz 20 rodova. Identifikovano je 12 jedinjenja. U sekretu su zabeleženi ugljovodonici (dva), nitrili (dva), karboksilne kiseline (dve), estri (tri), alkoholi (jedan) i aldehidi (dva). Dominantno jedinjenje koje se javlja kod svih vrsta je benzaldehid (Moore & Brown, 1971; Moore, 1979; Blum et al., 1981; Hefetz et al., 1984; Pearson et al., 1988; Kelley & Schilling, 1998; Schultz & Puchalski, 2001).

Iz potporodice Dryptinae, analizirani se sekreti 9 vrsta iz 4 roda. Identifikovano je 21 jedinjenje. Registrovana jedinjenja pripadaju alkoholima (jedan), estrima (10), karboksilnim kiselinama (dve) i ugljovodonicima (osam). (Schildknecht et al., 1968a; Eisner, 1970; McCullough, 1971; Moore, 1979; Kanehisa & Kawazu, 1985; Rossini et al., 1997).

Iz potporodice Elaphrinae, analiziran je sekret jedne vrste i detektovane su dve karboksilne kiseline (Schildknecht et al., 1968a).

Iz potporodice Harpalinae, analizirani su sekreti kod 39 vrsta iz 15 rodova. Identifikovano je pet jedinjenja. Detektovani su jedan keton, jedna karboksilna kiselina i tri alkana (Schildknecht, 1961; McCullough, 1966a; Moore & Wallbank, 1968; Schildknecht et al., 1964, 1968a, c; Kanehisa & Murase, 1977; Balestrazzi et al., 1985; Kanehisa & Kawazu, 1985).

Iz potporodice Lebiinae, analiziran je sekret 18 vrsta iz 15 rodova. Identifikovano je 11 jedinjenja. Registrovani su ugljovodonici (dva), karboksilne kiseline (tri), ketoni (dva) i estri (četiri) (Moore & Wallbank, 1968; Schildknecht et al., 1968a c; Moore, 1979; Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1985; Will et al., 2000).

Iz potporodice Licininae, analizirano je 10 vrsta iz šest rodova. Identifikovano je pet jedinjenja. Registrovana su tri ugljovodonika i po jedan keton i karboksilna kiselina (McCullough, 1967, 1969b; Moore & Wallbank, 1968; Schildknecht et al., 1968a, c; Kanehisa & Murase, 1977; Moore, 1979; Kanehisa & Kawazu, 1985).

Iz potporodice Loricarinae, analiziran je sekret pigidijalnih žlezda jedne vrste i detektovane su dve karboksilne kiseline (Schildknecht et al., 1968a).

Iz potporodice Nebriinae, analiziran je sekret kod osam vrsta iz tri roda. Detektovano je pet karboksilnih kiselina (Schildknecht et al., 1968a; Kanehisa & Murase, 1977; Balestrazzi et al., 1985).

Iz potporodice Odacanthinae, analiziran je sekret kod četiri vrste iz četiri roda. Identifikovano je sedam jedinjenja. Detektovana su tri ugljovodonika, dva ketona i dve karboksilne kiseline (Moore & Wallbank, 1968; Schildknecht et al., 1968a; Moore, 1979; Kanehisa & Kawazu, 1985; Will et al., 2000).

Iz potporodice Omophrinae, analizirana je jedna vrsta i detektovane su dve karboksilne kiseline (Schildknecht et al., 1968a).

Iz potporodice Oodinae, analizirano je sedam vrsta iz tri roda. Identifikovano je 15 jedinjenja. Pronađeno je 14 karboksilnih kiselina i jedan aldehid (Moore, 1979; Attygalle et al., 1991b; Will et al., 2000).

Iz potporodice Panagaeinae, analiziran je sekret 11 vrsta iz šest rodova. Identifikovana su četiri jedinjenja: tri fenola (najzastupljeniji je *m*-krezol) i jedan alkan (Moore & Wallbank, 1968; Schildknecht et al., 1968a; Kanehisa & Murase, 1977; Moore, 1979).

Iz potporodice Paussinae, analiziran je sekret kod 14 vrsta iz 10 rodova. Identifikovano je 14 jedinjenja. Detektovano je sedam ugljovodonika, dok su dominantna jedinjenja iz grupe hinona (sedam). Najčešći hinoni su 1,4-benzohinon, 2,3-dimetil-1,4-benzohinon i 2-metil-1,4-benzohinon (Moore & Wallbank, 1968; Schildknecht & Koob, 1969; Eisner et al., 1977; Roach et al., 1979; Eisner et al., 1989, 1991).

Iz potporodice Platyninae, analiziran je sekret kod 30 vrsta iz 12 rodova. Identifikovano je 26 jedinjenja. Pripadnici ove potporodice odlikuju se prisustvom karboksilnih kiselina (devet), ugljovodonika (osam), ketona (tri), estara (pet), kao i alkohola (jedan) (Schildknecht et al., 1968a, b, c; Kanehisa & Murase, 1977; Moore, 1979; Kanehisa & Kawazu, 1985; Will et al., 2010; Bonacci et al., 2011; Vesović et al., 2015).

Iz potporodice Pseudomorphinae, analiziran je sekret dve vrste jednog roda i detektovana su tri jedinjenja: dva fenola i jedna karboksilna kiselina (Moore & Wallbank, 1968; Moore, 1979).

Iz potporodice Psydrinae, analiziran je sekret tri vrste iz dva roda. Detektovano je ukupno pet jedinjenja: po jedan estar, karboksilna kiselina i keton, kao i dva ugljovodonika (Moore & Wallbank, 1968; Moore, 1979).

Iz potporodice Pterostichinae, analiziran je sekret velikog broja vrsta (89) iz čak 33 roda. Identifikovano je 37 jedinjenja. Dominantne komponente su svakako karboksilne kiseline (21), a nije zanemarljiv ni broj izolovanih jedinjenja iz ostalih grupa: aldehidi (jedan), estri (pet), ketoni (jedan) i ugljovodonici (devet) (McCullough, 1966a; Moore & Wallbank, 1968; Schildknecht et al., 1968a; Kanehisa & Murase, 1977; Moore, 1979; Balestrazzi et al., 1985; Kanehisa & Kawazu, 1985; Will et al., 2000; Attygalle et al., 2007; Lečić et al., 2014).

Iz potporodice Scaritinae, analizirane su 23 vrste iz 10 rodova. Identifikovan je veći broj komponenti (29) iz sledećih grupa: hinoni (tri), aldehidi (jedan), estri (jedan), karboksilne kiseline (15), ketoni (dva), pa čak i monoterpeni (sedam), što nije uobičajeno za porodicu Carabidae (Moore & Wallbank, 1968; Schildknecht et al., 1968a; McCullough, 1972b; Kanehisa & Murase, 1977; Moore & Brown, 1979; Davidson et al., 1989; Attygalle et al., 1991a, 2009; Will et al., 2000).

Iz potporodice Trechinae, analizirano je 18 vrsta iz 12 rodova, a detektovana su mnogobrojna jedinjenja (41) iz sledećih grupa: aldehidi (tri), fenoli (jedan), karboksilne kiseline (23) i ugljovodonici (14) (Schildknecht et al., 1968a, c; Kanehisa & Murase, 1977; Moore, 1979; Will et al., 2000; Vesović et al., 2015).

Tabela 14 – Detektovana i identifikovana jedinjenja iz sekreta pigidijalnih žlezda adulata svih do sada analiziranih vrsta trčuljaka. Podvučeni su nazivi svih rodova u njihovom prvom navođenju u tabeli. Ponavljanje jedinjenja i referenci označeno je simbolom „--“.

| Klasa jedinjenja (KJ) - skraćeno | Potporodica (PP) - skraćeno | Potporodica (PP) - skraćeno | Potporodica (PP) - skraćeno |
|----------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| Hinoni | HIN | Anthiinae | ANT |
| Aldehidi | ALD | Brachininae | BRA |
| Alkoholi | ALK | Broscinae | BRO |
| Estri | EST | Carabinae | CAR |
| Fenoli | FEN | Chlaeniinae | CHL |
| Karboksilne kiseline | KAR | Cicindelinae | CIC |
| Ketoni | KET | Dryptinae | DRY |
| Monoterpeni | MON | Elaphrinae | ELA |
| Nitrili | NIT | Harpalinae | HAR |
| Ugljovodonici | UGL | Lebiinae | LEB |
| | | Licininae | LIC |
| | | Loricarinae | LOR |
| | | Nebriinae | NEB |
| | | Odacanthinae | ODA |
| | | Omophrinae | OMO |
| | | Oodinae | OOD |
| | | Panagaeinae | PAN |
| | | Paussinae | PAU |
| | | Platyninae | PLA |
| | | Pseudomorphinae | PSE |
| | | Psydrinae | PSY |
| | | Pterostichinae | PTE |
| | | Scaritinae | SCA |
| | | Trechinae | TRE |

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca |
|---------|---|------------------------------------|---|------------------------|
| ALD | 3-Metilbutanal | ANT | <i>Anthia homoplata</i> Lequien, 1833 | Scott et al., 1975 |
| | -- | | <i>Anthia thoracica</i> (Thunberg, 1784) | -- |
| EST | 3-Nonen-1-il-acetat (3-Nonenil acetat) | | <i>Helluomorphoides clairvillei</i> (Dejean, 1831) | Attygalle et al., 1992 |
| | 4-Undecen-1-il-acetat (4-Undecenil acetat) | | <i>H. clairvillei</i> | -- |
| | Decil acetat | | <i>H. clairvillei</i> | -- |
| | Decil formijat | | <i>H. clairvillei</i> | -- |
| | Decil propionat | | <i>H. clairvillei</i> | -- |
| | Dodecil acetat | | <i>H. clairvillei</i> | -- |
| | Dodecil formijat | | <i>H. clairvillei</i> | -- |
| | Heptil acetat | | <i>H. clairvillei</i> | -- |
| | Nonil acetat | | <i>Helluo costatus</i> Bonelli, 1813 | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>H. clairvillei</i> | Attygalle et al., 1992 |
| | -- | | <i>Helluomorphoides ferrugineus</i> (LeConte, 1853) | Eisner et al., 1968 |
| | -- | | <i>Helluomorphoides latitarsis</i> (Casey, 1913) | -- |
| | -- | | <i>H. clairvillei</i> | Attygalle et al., 1992 |
| -- | <i>H. costatus</i> | | Moore & Wallbank, 1968 | |
| -- | <i>H. clairvillei</i> | | Attygalle et al., 1992 | |
| KAR | Nonil propanoat | | <i>H. clairvillei</i> | -- |
| | Oktil acetat | | <i>H. clairvillei</i> | -- |
| | Undecil acetat | | <i>H. clairvillei</i> | -- |
| | Undecil formijat | <i>H. clairvillei</i> | -- | |
| | Angelinska kiselina | <i>Anthia burchelli</i> Hope, 1832 | Scott et al., 1975 | |
| | -- | <i>A. homoplata</i> | -- | |
| | -- | <i>A. thoracica</i> | -- | |
| | Mravlja kiselina | <i>A. burchelli</i> | -- | |
| | -- | <i>A. homoplata</i> | -- | |
| | -- | <i>A. thoracica</i> | -- | |
| | -- | <i>H. costatus</i> | Moore & Wallbank, 1968 | |
| | -- | <i>H. clairvillei</i> | Attygalle et al., 1992 | |
| UGL | -- | <i>H. ferrugineus</i> | Eisner et al., 1968 | |
| | -- | <i>H. latitarsis</i> | -- | |
| | Sirćetna kiselina | <i>A. burchelli</i> | Scott et al., 1975 | |
| | -- | <i>A. homoplata</i> | -- | |
| | -- | <i>A. thoracica</i> | -- | |
| | -- | <i>H. clairvillei</i> | Attygalle et al., 1992 | |
| | Tiglinska kiselina | <i>A. burchelli</i> | Scott et al., 1975 | |
| | -- | <i>A. homoplata</i> | -- | |
| UGL | 1-Deken | <i>H. clairvillei</i> | Attygalle et al., 1992 | |
| | 3-Deken | <i>H. clairvillei</i> | -- | |
| | 9-Metilheneikozan | <i>H. clairvillei</i> | -- | |
| | 9-Metiltrikozan | <i>H. clairvillei</i> | -- | |
| | n-Dekan | <i>H. clairvillei</i> | -- | |
| | n-Dodekan | <i>H. clairvillei</i> | -- | |
| | n-Heneikozan | <i>H. clairvillei</i> | -- | |
| n-Nonan | <i>H. clairvillei</i> | -- | | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca |
|-----------------------|--|-------------------------------|---|---|
| UGL | <i>n</i> -Trikozan | ANT | <i>H. clairvillei</i> | Attygalle et al., 1992 |
| | <i>n</i> -Undekan | | <i>H. clairvillei</i> | -- |
| HIN | 1,4-Benzohinon | BRA | <i>Brachinus crepitans</i> (Linnaeus, 1758) | Schildknecht & Holoubek, 1961 |
| | -- | | <i>Brachinus explodens</i> Duftschmid, 1812 | -- |
| | -- | | <i>Brachinus quadripennis</i> Dejean, 1825 | Eisner et al., 1977 |
| | -- | | <i>Brachinus sclopeta</i> Fabricius, 1792 | Schildknecht & Holoubek, 1961 |
| | -- | | <i>Brachinus scotomedes</i> Redtenbacher, 1867 | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Brachinus stenoderus</i> Bates, 1873 | -- |
| | -- | | <i>Brachinus sublaevis</i> Chaudoir, 1868 | Eisner et al., 1977 |
| | -- | | <i>Crepidogaster ambreana</i> Deuve & Mateu, 1987 | Eisner et al., 2001 |
| | -- | | <i>Crepidogaster atrata</i> Péringuey, 1899 | -- |
| | -- | | <i>Pheropsophus catoirei</i> (Dejean, 1825) | Schildknecht & Holoubek, 1961 |
| | -- | | <i>Pheropsophus insignis</i> (Boheman, 1848) | Eisner et al., 1977 |
| | -- | | <i>Pheropsophus jessoensis</i> Morawitz, 1862 | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Pheropsophus verticalis</i> (Dejean, 1825) | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>B. quadripennis</i> | Eisner et al., 1977 |
| | -- | | <i>B. sublaevis</i> | -- |
| | 2-Metil-1,4-benzohinon | | <i>Aptinus pyrenaicus</i> Dejean, 1824 | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>B. crepitans</i> | Schildknecht & Holoubek, 1961 |
| | -- | | <i>B. explodens</i> | -- |
| | -- | | <i>B. quadripennis</i> | Eisner et al., 1977 |
| | -- | <i>B. sclopeta</i> | Schildknecht & Holoubek, 1961 | |
| -- | <i>B. scotomedes</i> | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| -- | <i>B. stenoderus</i> | -- | | |
| -- | <i>B. sublaevis</i> | Eisner et al., 1977 | | |
| -- | <i>C. ambreana</i> | Eisner et al., 2001 | | |
| -- | <i>C. atrata</i> | -- | | |
| -- | <i>P. catoirei</i> | Schildknecht & Holoubek, 1961 | | |
| -- | <i>P. insignis</i> | Eisner et al., 1977 | | |
| -- | <i>P. jessoensis</i> | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| -- | <i>P. verticalis</i> | Moore & Wallbank, 1968 | | |
| 2-Metilhidrohinon | <i>B. crepitans</i> | Schildknecht & Holoubek, 1961 | | |
| Hidrohinon | <i>B. crepitans</i> | -- | | |
| Heptadekadien | <i>C. ambreana</i> | Eisner et al., 2001 | | |
| -- | <i>C. atrata</i> | -- | | |
| UGL | <i>n</i> -Pentadekan | | <i>B. quadripennis</i> | Eisner et al., 1977 |
| -- | -- | | <i>B. sublaevis</i> | -- |
| -- | -- | | <i>C. ambreana</i> | Eisner et al., 2001 |
| -- | -- | | <i>C. atrata</i> | -- |
| KAR | 3-Metilbutirična (izovalerinska) kiselina | BRO | <i>Brosocosoma doenitzi</i> (Harold, 1881) | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Brosocus cephalotes</i> (Linnaeus, 1758) | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>Craspedonotus tibialis</i> Schaum, 1863 | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | -- | | <i>Eurylychnus dyschirioides</i> (Laporte, 1867) | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>Promecoderus</i> sp. | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>Promecoderus mastersii</i> MacLeay, 1873 | Moore, 1979 |
| | Butirna kiselina | | <i>B. doenitzi</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Promecoderus</i> sp. | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>P. mastersii</i> | Moore, 1979 |
| | Etakrilna ili angelinska kiselina | | <i>C. tibialis</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | Heksanska (kapronska) kiselina | | <i>Promecoderus</i> sp. | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>P. mastersii</i> | Moore, 1979 |
| | Izobutirična kiselina | | <i>B. cephalotes</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>C. tibialis</i> | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | -- | | <i>P. mastersii</i> | Moore, 1979 |
| Metakrilna kiselina | <i>Eurylychnus blagravei</i> (Laporte, 1867) | Moore & Wallbank, 1968 | | |
| -- | <i>E. dyschirioides</i> | Moore & Wallbank, 1968 | | |
| Senecioinska kiselina | <i>C. tibialis</i> | Kanehisa & Kawazu, 1982 | | |
| Tiglinska kiselina | <i>E. blagravei</i> | Moore & Wallbank, 1968 | | |
| -- | <i>E. dyschirioides</i> | Moore & Wallbank, 1968 | | |
| ALD | Salicilaldehid | CAR | <i>Callisthenes luxatus</i> (Say, 1823) | McCullough, 1972b |
| -- | -- | | <i>Calosoma affine</i> Chaudoir, 1843 | McCullough, 1966b |
| -- | -- | | <i>Calosoma alternans</i> Fabricius, 1792 | -- |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca | | |
|---------------------|--------------------------------|--|---|-------------------------------|--|---------------------|
| ALD | Salicilaldehid | CAR | <i>Calosoma chinense</i> Kirby, 1819 | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| | -- | | <i>Calosoma externum</i> Say, 1823 | McCullough & Weinheimer, 1966 | | |
| | -- | | <i>Calosoma macrum</i> LeConte, 1853 | McCullough, 1966b | | |
| | -- | | <i>Calosoma marginalis</i> Casey, 1897 | McCullough & Weinheimer, 1966 | | |
| | -- | | <i>Calosoma oceanicum</i> Perroud & Montrouzier, 1864 | Moore & Wallbank, 1968 | | |
| | -- | | <i>Calosoma parvicollis</i> Fall, 1910 | McCullough, 1966b | | |
| | -- | | <i>Calosoma peregrinator</i> Guérin-Méneville, 1844 | McCullough, 1969a | | |
| | -- | | <i>Calosoma prominens</i> LeConte, 1853 | Eisner et al., 1963b | | |
| | -- | | <i>Calosoma schayeri</i> Erichson, 1842 | Moore & Wallbank, 1968 | | |
| | -- | | <i>Calosoma sycophanta</i> (Linnaeus, 1758) | Casnati et al., 1965 | | |
| | -- | | <i>C. sycophanta</i> | Lečić et al., 2014 | | |
| | ALK | | <i>n</i> -Butanol | CAR | <i>Carabus intricatus</i> Linnaeus, 1760 | Neobjavljeni podaci |
| | | | 2-Heksenska kiselina | | <i>Carabus caelatus</i> Fabricius, 1801 | -- |
| | | | 2-Metilbutirična kiselina | | <i>C. sycophanta</i> | Lečić et al., 2014 |
| -- | | <i>C. caelatus</i> | Neobjavljeni podaci | | | |
| -- | | <i>C. intricatus</i> | -- | | | |
| -- | | <i>Carabus procerulus</i> Chaudoir, 1862 | Kanehisa & Kawazu, 1982 | | | |
| -- | | <i>Carabus ullrichii</i> Germar, 1824 | Lečić et al., 2014 | | | |
| -- | | <i>Carabus violaceus</i> Linnaeus, 1758 | Neobjavljeni podaci | | | |
| Angelinska kiselina | | <i>C. caelatus</i> | -- | | | |
| -- | | <i>C. intricatus</i> | -- | | | |
| -- | | <i>C. ullrichii</i> | Lečić et al., 2014 | | | |
| -- | | <i>C. violaceus</i> | Neobjavljeni podaci | | | |
| Benzoeva kiselina | | <i>C. sycophanta</i> | Lečić et al., 2014 | | | |
| -- | | <i>C. caelatus</i> | Neobjavljeni podaci | | | |
| -- | | <i>Carabus convexus</i> Fabricius, 1775 | Vesović et al., 2017 | | | |
| -- | | <i>Carabus coriaceus</i> Linnaeus, 1758 | -- | | | |
| -- | | <i>C. ullrichii</i> | Lečić et al., 2014 | | | |
| -- | | <i>C. violaceus</i> | Neobjavljeni podaci | | | |
| Butirna kiselina | | <i>C. sycophanta</i> | Lečić et al., 2014 | | | |
| -- | | <i>C. caelatus</i> | Neobjavljeni podaci | | | |
| -- | <i>C. intricatus</i> | -- | | | | |
| -- | <i>C. ullrichii</i> | Lečić et al., 2014 | | | | |
| -- | <i>C. violaceus</i> | Neobjavljeni podaci | | | | |
| KAR | Etakrilna kiselina | CAR | <i>Carabus blaptoides</i> (Kollar, 1836) | Kanehisa & Murase, 1977; | | |
| | -- | | <i>Carabus dehaanii</i> Chaudoir, 1848 | Kanehisa & Kawazu, 1982 | | |
| | -- | | <i>Carabus japonicus</i> Motschulsky, 1857 | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| | -- | | <i>Carabus porrecticollis</i> Bates, 1883 | -- | | |
| | -- | | <i>C. procerulus</i> | Kanehisa & Murase, 1977; | | |
| | -- | | <i>Carabus taedatus</i> Fabricius, 1787 | Kanehisa & Kawazu, 1982 | | |
| | -- | | <i>Carabus tuberculatus</i> Dejean, 1829 | Benn et al., 1973 | | |
| | -- | | <i>Carabus tuberculatus</i> Dejean, 1829 | Kanehisa & Murase, 1977; | | |
| | -- | | <i>Carabus yaconinus</i> Bates, 1873 | Kanehisa & Kawazu, 1982 | | |
| | -- | | <i>Carabus yaconinus</i> Bates, 1873 | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| | -- | | <i>Pamborus alternans</i> Latreille, 1812 | Moore & Wallbank, 1968 | | |
| | -- | | <i>Pamborus guerinii</i> Gory, 1831 | -- | | |
| | -- | | <i>Pamborus pradierii</i> Chaudoir, 1869 | -- | | |
| | -- | | <i>Pamborus viridis</i> Gory, 1836 | -- | | |
| | Heksanska (kapronska) kiselina | | <i>C. oceanicum</i> | -- | | |
| | -- | | <i>C. schayeri</i> | -- | | |
| | Izobutirična kiselina | | <i>C. sycophanta</i> | Lečić et al., 2014 | | |
| | -- | | <i>C. caelatus</i> | Neobjavljeni podaci | | |
| -- | <i>C. intricatus</i> | -- | | | | |
| -- | <i>C. procerulus</i> | Kanehisa & Kawazu, 1982 | | | | |
| -- | <i>C. ullrichii</i> | Lečić et al., 2014 | | | | |
| -- | <i>C. violaceus</i> | Neobjavljeni podaci | | | | |
| Krotonska kiselina | <i>C. sycophanta</i> | Lečić et al., 2014 | | | | |
| Metakrilna kiselina | <i>C. luxatus</i> | McCullough, 1972b | | | | |
| -- | <i>C. chinense</i> | Kanehisa & Murase, 1977 | | | | |
| -- | <i>C. marginalis</i> | McCullough & Weinheimer, 1966 | | | | |
| -- | <i>C. oceanicum</i> | Moore & Wallbank, 1968 | | | | |
| -- | <i>C. schayeri</i> | -- | | | | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca |
|-----|-----------------------|----------------------------|---|---|
| KAR | Metakrilna kiselina | CAR | <i>Calosoma scrutator</i> (Fabricius, 1781) | McCullough & Weinheimer, 1966 |
| | -- | | <i>C. sycophanta</i> | Casnati et al., 1965 |
| | -- | | <i>Carabus auratus</i> Linnaeus, 1761 | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>Carabus auronitens</i> Fabricius, 1792 | Schildknecht, 1970 |
| | -- | | <i>C. blaptoides</i> | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | -- | | <i>C. caelatus</i> | Neobjavljeni podaci |
| | -- | | <i>Carabus cancellatus</i> Illiger, 179 | Schildknecht, 1970 |
| | -- | | <i>C. convexus</i> | -- |
| | -- | | <i>C. convexus</i> | Vesović et al., 2017 |
| | -- | | <i>C. coriaceus</i> | Schildknecht et al., 1964 |
| | -- | | <i>C. coriaceus</i> | Vesović et al., 2017 |
| | -- | | <i>C. dehaanii</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Carabus esakii</i> Csiki, 1927 | Schildknecht & Weis, 1962 |
| | -- | | <i>Carabus granulatus</i> Linnaeus, 1758 | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>Carabus insulicola</i> Chaudoir, 1869 | Schildknecht & Weis, 1962 |
| | -- | | <i>C. intricatus</i> | Neobjavljeni podaci |
| | -- | | <i>C. intricatus</i> | Schildknecht et al., 1964 |
| | -- | | <i>Carabus irregularis</i> Fabricius, 1792 | -- |
| | -- | | <i>C. japonicus</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Carabus montivagus</i> Palliardi, 1825 | Neobjavljeni podaci |
| | -- | | <i>C. porrecticollis</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Carabus problematicus</i> Herbst, 1786 | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>C. procerulus</i> | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | -- | | <i>Carabus scheidleri</i> Panzer, 1799 | Schildknecht & Weis, 1962 |
| | -- | | <i>C. taedatus</i> | Benn et al., 1973 |
| | -- | | <i>C. tuberculatus</i> | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | -- | | <i>C. violaceus</i> | Neobjavljeni podaci |
| | -- | | <i>C. violaceus</i> | Schildknecht et al., 1964 |
| | -- | | <i>C. yaconinus</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Cychrus caraboides</i> (Linnaeus, 1758) | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>P. alternans</i> | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>P. guerinii</i> | -- |
| | -- | | <i>P. pradierii</i> | -- |
| | -- | | <i>P. viridis</i> | -- |
| | -- | | <i>Scaphinotus andrewsii</i> (Harris, 1839) | Wheeler et al., 1970 |
| | -- | | <i>Scaphinotus viduus</i> (Dejean, 1826) | -- |
| | -- | | <i>Scaphinotus webbi</i> Bell, 1959 | -- |
| | -- | | <i>C. sycophanta</i> | Lečić et al., 2014 |
| | -- | | <i>C. ullrichii</i> | -- |
| | -- | | <i>C. sycophanta</i> | -- |
| | Propionska kiselina | | <i>C. sycophanta</i> | -- |
| | Senecioiska kiselina | | <i>C. sycophanta</i> | -- |
| | -- | | <i>C. caelatus</i> | Neobjavljeni podaci |
| | -- | | <i>C. intricatus</i> | -- |
| | -- | | <i>C. violaceus</i> | -- |
| | Sirćetna kiselina | | <i>C. caelatus</i> | -- |
| | -- | | <i>C. intricatus</i> | -- |
| | -- | | <i>C. violaceus</i> | -- |
| | -- | | <i>C. procerulus</i> | Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | Tiglinska kiselina | | <i>C. chinense</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| -- | <i>C. sycophanta</i> | Casnati et al., 1965 | | |
| -- | <i>C. sycophanta</i> | Lečić et al., 2014 | | |
| -- | <i>C. auratus</i> | Schildknecht et al., 1968a | | |
| -- | <i>C. auronitens</i> | Schildknecht, 1970 | | |
| -- | <i>C. blaptoides</i> | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| -- | <i>C. caelatus</i> | Neobjavljeni podaci | | |
| -- | <i>C. cancellatus</i> | Schildknecht, 1970 | | |
| -- | <i>C. convexus</i> | -- | | |
| -- | <i>C. convexus</i> | Vesović et al., 2017 | | |
| -- | <i>C. coriaceus</i> | Schildknecht et al., 1964 | | |
| -- | <i>C. coriaceus</i> | Vesović et al., 2017 | | |
| -- | <i>C. dehaanii</i> | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| -- | <i>C. esakii</i> | Schildknecht & Weis, 1962 | | |
| -- | <i>C. granulatus</i> | Schildknecht et al., 1968a | | |
| -- | <i>C. insulicola</i> | Schildknecht & Weis, 1962 | | |
| -- | <i>C. intricatus</i> | Neobjavljeni podaci | | |
| -- | <i>C. intricatus</i> | Schildknecht et al., 1964 | | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca |
|------------------|--|---|--|-----------------------------|
| KAR | Tiglinska kiselina | CAR | <i>C. irregularis</i> | Schildknecht et al., 1964 |
| | -- | | <i>C. japonicus</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>C. montivagus</i> | Neobjavljeni podaci |
| | -- | | <i>C. porrecticollis</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>C. problematicus</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>C. procerulus</i> | Kanehisa & Murase, 1977; |
| | -- | | <i>C. scheidleri</i> | Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | -- | | <i>C. ullrichii</i> | Schildknecht & Weis, 1962 |
| | -- | | <i>C. violaceus</i> | Lečić et al., 2014 |
| | -- | | <i>C. violaceus</i> | Neobjavljeni podaci |
| | -- | | <i>C. yaconinus</i> | Schildknecht et al., 1964 |
| | -- | | <i>S. andrewsii</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>S. viduus</i> | Wheeler et al., 1970 |
| HIN | 1,4-Benzohinon | CHL | <i>Callistus lunatus</i> (Fabricius, 1775) | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>Chlaeniellus inops</i> (Chaudoir, 1856) | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Chlaeniellus prostenus</i> (Bates, 1873) | -- |
| | -- | | <i>Chlaeniellus vestitus</i> (Paykull, 1790) | Schildknecht et al., 1968a; |
| | 2,3-Dimetil-1,4-benzohinon | | <i>C. vestitus</i> | Balestrazzi et al., 1985 |
| | 2,5-Dimetil-1,4-benzohinon | | <i>C. vestitus</i> | -- |
| | 2-Etil-1,4-benzohinon | | <i>C. inops</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>C. prostenus</i> | -- |
| | 2-Metil-1,4-benzohinon | | <i>C. lunatus</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>C. inops</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>C. prostenus</i> | -- |
| | -- | | <i>C. vestitus</i> | Schildknecht et al., 1968a; |
| | 2,3-Dimetilfenol | | <i>Chlaenius cordicollis</i> Motschulsky, 1865 | Balestrazzi et al., 1985 |
| 2,5-Dimetilfenol | <i>C. cordicollis</i> | Holliday et al., 2016 | | |
| -- | <i>Chlaenius velutinus</i> (Duftschmid, 1812) | -- | | |
| 3,4-Dimetilfenol | <i>C. cordicollis</i> | Balestrazzi et al., 1985 | | |
| 3,5-Dimetilfenol | <i>C. velutinus</i> | Holliday et al., 2016 | | |
| 4-Etilfenol | <i>C. cordicollis</i> | Balestrazzi et al., 1985 | | |
| <i>m</i> -Krezol | <i>Chlaeniellus tristis</i> (Schaller, 1783) | Holliday et al., 2016 | | |
| -- | <i>Chlaenius abstersus</i> Bates, 1873 | Schildknecht et al., 1968a | | |
| -- | <i>Chlaenius australis</i> Dejean, 1831 | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| -- | <i>Chlaenius bioculatus</i> Chaudoir, 1856 | Moore & Wallbank, 1968; | | |
| -- | <i>Chlaenius chrysocephalus</i> (Rossi, 1790) | Moore, 1979 | | |
| -- | <i>Chlaenius circumdatus</i> Brullé, 1835 | Schildknecht, 1970 | | |
| -- | <i>C. cordicollis</i> | Schildknecht et al., 1968a | | |
| FEN | -- | <i>Chlaenius costiger</i> Chaudoir, 1856 | Kanehisa & Murase, 1977 | |
| | -- | <i>Chlaenius darlingensis</i> Laporte, 1867 | Moore, 1979 | |
| | -- | <i>Chlaenius delicolus</i> Bates, 1873 | Kanehisa & Murase, 1977 | |
| | -- | <i>Chlaenius festivus</i> (Panzer, 1796) | Schildknecht et al., 1968a | |
| | -- | <i>Chlaenius greyanus</i> White, 1841 | Moore, 1979 | |
| | -- | <i>Chlaenius micans</i> (Fabricius, 1792) | Kanehisa & Murase, 1977 | |
| | -- | <i>Chlaenius naeviger</i> Morawitz, 1862 | -- | |
| | -- | <i>Chlaenius nigricans</i> Wiedemann, 1821 | -- | |
| | -- | <i>Chlaenius noguchii</i> Bates, 1873 | -- | |
| | -- | <i>Chlaenius ocreatus</i> Bates, 1873 | -- | |
| | -- | <i>Chlaenius pallipes</i> (Gebler, 1823) | -- | |
| | -- | <i>Chlaenius posticalis</i> Motschulsky, 1854 | -- | |
| | -- | <i>Chlaenius spoliatus</i> (Rossi, 1792) | -- | |
| -- | <i>Chlaenius tetragonoderus</i> Chaudoir, 1876 | -- | | |
| -- | <i>Chlaenius variicornis</i> Morawitz, 1863 | -- | | |
| UGL | -- | <i>C. velutinus</i> | Balestrazzi et al., 1985 | |
| | -- | <i>Chlaenius virgulifer</i> Chaudoir, 1876 | Kanehisa & Murase, 1977 | |
| | 6,9-Heptadekadien | <i>C. greyanus</i> | Moore, 1979 | |
| | 7-Pentadeken | <i>C. australis</i> | -- | |
| | 7-Pentadeken | <i>C. greyanus</i> | -- | |
| | 8-Heptadeken | <i>C. vestitus</i> | Balestrazzi et al., 1985 | |
| | 8-Heptadeken | <i>C. australis</i> | Moore, 1979 | |
| 8-Heptadeken | <i>C. greyanus</i> | -- | | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca |
|-----|--|--|--|--|
| UGL | <i>n</i> -Heksadekan | CHL | <i>C. velutinus</i> | Balestrazzi et al., 1985 |
| | <i>n</i> -Pentadekan | | <i>C. greyanus</i> | Moore, 1979 |
| | <i>n</i> -Pentadekan | | <i>C. velutinus</i> | Balestrazzi et al., 1985 |
| ALD | Benzaldehid | CIC | <i>Brasiella wickhami</i> (Horn, 1903) | Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Cicindela abdominalis</i> Fabricius, 1801 | -- |
| | -- | | <i>Cicindela andrewesi</i> Horn, 1894 | Pearson et al., 1988 |
| | -- | | <i>Cicindela angulata</i> Fabricius, 1798 | Pearson et al., 1988; Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Cicindela assamensis</i> Parry, 1844 | Pearson et al., 1988 |
| | -- | | <i>Cicindela aurofasciata</i> Dejean, 1831 | -- |
| | -- | | <i>Cicindela bicolor</i> Fabricius, 1781 | -- |
| | -- | | <i>Cicindela calligramma</i> Schaum, 1861 | -- |
| | -- | | <i>Cicindela cardoni</i> Fleutiaux, 1890 | -- |
| | -- | | <i>Cicindela carthagenae</i> Dejean, 1831 | Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Cicindela chloris</i> Hope, 1831 | Pearson et al., 1988 |
| | -- | | <i>Cicindela denverensis</i> Casey, 1897 | Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Cicindela depressula</i> Casey, 1897 | Pearson et al., 1988 |
| | -- | | <i>Cicindela duodecimguttata</i> Dejean, 1825 | -- |
| | -- | | <i>Cicindela duponti</i> Dejean, 1826 | -- |
| | -- | | <i>Cicindela fabriciana</i> Horn, 1915 | -- |
| | -- | | <i>Cicindela formosa</i> Say, 1817 | Pearson et al., 1988; Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Cicindela fowleri</i> Heynes-Wood & Dover, 1928 | Pearson et al., 1988 |
| | -- | | <i>Cicindela fulgida</i> Say, 1823 | -- |
| | -- | | <i>Cicindela hamiltoniana</i> Thomson, 1857 | -- |
| | -- | | <i>Cicindela hemorrhagica</i> LeConte, 1851 | Pearson et al., 1988; Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Cicindela hirticollis</i> Say, 1817 | Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Cicindela hornii</i> Schaupp, 1883 | Pearson et al., 1988 |
| | -- | | <i>Cicindela intermedia</i> Chaudoir, 1852 | -- |
| | -- | | <i>Cicindela lengi</i> Horn, 1908 | -- |
| | -- | | <i>Cicindela limbata</i> Say, 1823 | -- |
| | -- | | <i>Cicindela nigrocoerulea</i> LeConte, 1846 | -- |
| | -- | | <i>Cicindela obsoleta</i> Say, 1823 | -- |
| | -- | | <i>Cicindela ocellata</i> Klug, 1834 | Pearson et al., 1988; Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Cicindela oregona</i> LeConte, 1856 | -- |
| | -- | | <i>Cicindela pimieriana</i> LeConte, 1867 | Pearson et al., 1988 |
| | -- | | <i>Cicindela politula</i> LeConte, 1875 | Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Cicindela pulchra</i> Say, 1823 | Pearson et al., 1988 |
| | -- | | <i>Cicindela punctulata</i> Olivier, 1790 | Pearson et al., 1988; Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Cicindela purpurea</i> Olivier, 1790 | Pearson et al., 1988 |
| | -- | | <i>Cicindela repanda</i> Dejean, 1825 | Pearson et al., 1988; Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Cicindela rufiventris</i> Dejean, 1825 | Pearson et al., 1988 |
| | -- | | <i>Cicindela schauppii</i> Horn, 1876 | -- |
| | -- | | <i>Cicindela scutellaris</i> Say, 1823 | Pearson et al., 1988; Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Cicindela sedecimpunctata</i> Klug, 1834 | Pearson et al., 1988 |
| | -- | | <i>Cicindela sexguttata</i> Fabricius, 1775 | Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Cicindela splendida</i> Hentz, 1830 | -- |
| -- | <i>Cicindela tenuisignata</i> LeConte, 1851 | -- | | |
| -- | <i>Cicindela tranquebarica</i> Herbst, 1806 | Pearson et al., 1988; Kelley & Schilling, 1998 | | |
| -- | <i>Cicindela trifasciata</i> Fabricius, 1781 | Kelley & Schilling, 1998 | | |
| -- | <i>Cicindela virgula</i> Fleutiaux, 1894 | Pearson et al., 1988 | | |
| -- | <i>Cicindela willistoni</i> LeConte, 1879 | -- | | |
| -- | <i>Cylindera bigemina</i> (Klug, 1834) | -- | | |
| -- | <i>Cylindera celeripes</i> (LeConte, 1846) | -- | | |
| -- | <i>Cylindera erudita</i> (Wiedemann, 1823) | -- | | |
| -- | <i>Cylindera grammophora</i> (Chaudoir, 1852) | -- | | |
| -- | <i>Cylindera lemniscata</i> (LeConte, 1854) | Pearson et al., 1988, Kelley & Schilling, 1998 | | |
| -- | <i>Cylindera minuta</i> (G.A.Olivier, 1790) | Pearson et al., 1988 | | |
| -- | <i>Cylindera severini</i> (W.Horn, 1892) | -- | | |
| -- | <i>Cylindera venosa</i> (Kollar, 1836) | -- | | |
| -- | <i>Dromochorus belfragei</i> Sallé, 1877 | -- | | |
| -- | <i>Ellipsoptera blanda</i> (Dejean, 1831) | Kelley & Schilling, 1998 | | |
| -- | <i>Ellipsoptera cuprascens</i> (LeConte, 1852) | -- | | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca |
|-----|--|---|--|--|
| ALD | Benzaldehid | CIC | <i>Ellipsoptera hamata</i> (Audouin & Brullé, 1839) | Pearson et al., 1988; Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Ellipsoptera hirtilabris</i> (LeConte, 1875) | Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Ellipsoptera lepida</i> (Dejean, 1831) | -- |
| | -- | | <i>Ellipsoptera macra</i> (LeConte, 1856) | Pearson et al., 1988 |
| | -- | | <i>Ellipsoptera marginata</i> (Fabricius, 1775) | Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Ellipsoptera nevadica</i> (LeConte, 1875) | Pearson et al., 1988; Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Ellipsoptera rubicunda</i> (Harris, 1911) | Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Ellipsoptera sperata</i> (LeConte, 1856) | -- |
| | -- | | <i>Ellipsoptera waplery</i> (LeConte, 1875) | -- |
| | -- | | <i>Eunota togata</i> (LaFerté-Sénéctère, 1841) | Pearson et al., 1988; Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Habrosclimorpha auraria</i> (Klug, 1834) | Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Habrosclimorpha californica</i> (Ménétriés, 1843) | -- |
| | -- | | <i>Habrosclimorpha circumpicta</i> (LaFerté-Sénéctère, 1841) | Pearson et al., 1988; Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Habrosclimorpha dorsalis</i> (Say, 1817) | Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Habrosclimorpha fulgoris</i> (Casey, 1913) | -- |
| | -- | | <i>Habrosclimorpha gabbi</i> (Horn, 1867) | -- |
| | -- | | <i>Habrosclimorpha pamphila</i> (LeConte, 1873) | -- |
| | -- | | <i>Habrosclimorpha rockefelleri</i> (Cazier, 1954) | -- |
| | -- | | <i>Habrosclimorpha severa</i> (LaFerté-Sénéctère, 1841) | Pearson et al., 1988; Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Habrosclimorpha striga</i> (LeConte, 1875) | Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Jansenia motschulskyana</i> (Horn, 1915) | Pearson et al., 1988 |
| | -- | | <i>Jansenia rugosiceps</i> (Chaudoir, 1865) | -- |
| | -- | | <i>Jansenia westermanni</i> (Schaum, 1861) | -- |
| | -- | | <i>Lophyra cancellata</i> (Dejean, 1825) | -- |
| | -- | | <i>Lophyra catena</i> (Fabricius, 1775) | -- |
| | -- | | <i>Lophyra multiguttata</i> (Dejean, 1825) | -- |
| | -- | | <i>Lophyra striatifrons</i> (Chaudoir, 1852) | -- |
| | -- | | <i>Lophyra striolata</i> (Illiger, 1800) | -- |
| | -- | | <i>Megacephala australis</i> (Chaudoir, 1865) | Moore & Brown, 1971 |
| | -- | | <i>Microthylax sinaloae</i> (Bates, 1890) | Kelley & Schilling, 1998 |
| | -- | | <i>Myriochila fastidiosa</i> (Dejean, 1825) | Pearson et al., 1988 |
| | -- | | <i>Myriochila melancholica</i> (Fabricius, 1798) | -- |
| | -- | | <i>Neocollyris variitarsis</i> (Chaudoir, 1861) | -- |
| -- | <i>Odontocheila annulicornis</i> Brullé, 1837 | -- | | |
| -- | <i>Odontocheila cajemensis</i> (Fabricius, 1787) | -- | | |
| -- | <i>Odontocheila confusa</i> (Dejean, 1825) | -- | | |
| -- | <i>Odontocheila luridipes</i> (Dejean, 1825) | -- | | |
| -- | <i>Omus audouini</i> Reiche, 1838 | -- | | |
| -- | <i>Opilidia macrocnema</i> (Chaudoir, 1852) | Kelley & Schilling, 1998 | | |
| -- | <i>Pentacomia egregia</i> (Chaudoir, 1835) | Pearson et al., 1988 | | |
| -- | <i>Pseudotetracha blackburni</i> (Fleutiaux, 1895) | Moore, 1979 | | |
| -- | <i>Pseudotetracha cylindrica</i> (MacLeay, 1863) | -- | | |
| -- | <i>Tetracha carolina</i> (Linnaeus, 1763) | Blum et al., 1981; Pearson et al., 1988 | | |
| -- | <i>Tetracha virginica</i> (Linnaeus, 1767) | Blum et al., 1981 | | |
| -- | Iridodial | <i>C. sedecimpunctata</i> | Pearson et al., 1988 | |
| -- | -- | <i>C. sexguttata</i> | -- | |
| ALK | Etanol | <i>P. cylindrica</i> | Moore, 1979 | |
| EST | Heksadecil acetat | <i>E. rubicunda</i> | Pearson et al., 1988 | |
| | -- | <i>Lophyra flexuosa</i> (Fabricius, 1787) | Hefetz et al., 1984 | |
| EST | Metil salicilat | <i>Pseudoxyeila tarsalis</i> Bates, 1869 | Schultz & Puchalski, 2001 | |
| | Tetradecil acetat | <i>C. hemorrhagica</i> | Pearson et al., 1988 | |
| | -- | <i>C. nigrocoerulea</i> | -- | |
| | -- | <i>C. punctulata</i> | -- | |
| KAR | -- | <i>L. flexuosa</i> | Hefetz et al., 1984 | |
| | 2-Fenilacetatna kiselina | <i>P. tarsalis</i> | Schultz & Puchalski, 2001 | |
| | Benzoeva kiselina | <i>C. hemorrhagica</i> | Pearson et al., 1988 | |
| NIT | -- | <i>P. tarsalis</i> | Schultz & Puchalski, 2001 | |
| | Formonitril | <i>T. carolina</i> | Pearson et al., 1988 | |
| | -- | <i>T. virginica</i> | Blum et al., 1981 | |
| | Mandelonitril | <i>T. carolina</i> | Pearson et al., 1988 | |
| -- | <i>T. virginica</i> | Blum et al., 1981 | | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca |
|-------------------|---|----------------------------|--|---|
| UGL | <i>n</i> -Pentadekan | CIC | <i>C. hemorrhagica</i> | Pearson et al., 1988 |
| | -- | | <i>P. egregia</i> | -- |
| | <i>n</i> -Tridekan | | <i>C. hemorrhagica</i> | -- |
| ALK | 1-Dekanol | | <i>Galerita lecontei</i> Dejean, 1831 | Rossini et al., 1997 |
| | Decil acetat | | <i>Drypta australis</i> Dejean, 1825 | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>Drypta japonica</i> Bates, 1873 | Kanehisa & Kawazu, 1985 |
| | -- | | <i>G. lecontei</i> | Rossini et al., 1997 |
| | -- | | <i>Galerita orientalis</i> Schmidt-Goebel, 1846 | Kanehisa & Kawazu, 1985 |
| | -- | | <i>Planetes puncticeps</i> Andrewes, 1919 | -- |
| | Decil butirat | | <i>G. lecontei</i> | Rossini et al., 1997 |
| | Decil formijat | | <i>D. australis</i> | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>D. japonica</i> | Kanehisa & Kawazu, 1985 |
| | -- | | <i>G. lecontei</i> | Rossini et al., 1997 |
| EST | -- | <i>G. orientalis</i> | Kanehisa & Kawazu, 1985 | |
| | -- | <i>P. puncticeps</i> | -- | |
| | Decil propionat | <i>G. lecontei</i> | Rossini et al., 1997 | |
| | Dodecil acetat | <i>G. lecontei</i> | -- | |
| | Nonil acetat | <i>D. japonica</i> | Kanehisa & Kawazu, 1985 | |
| | -- | <i>G. lecontei</i> | Rossini et al., 1997 | |
| | -- | <i>G. orientalis</i> | Kanehisa & Kawazu, 1985 | |
| | -- | <i>P. puncticeps</i> | -- | |
| | Nonil butirat | <i>G. lecontei</i> | Rossini et al., 1997 | |
| | Nonil formijat | <i>G. lecontei</i> | -- | |
| Oktil acetat | <i>G. lecontei</i> | -- | | |
| Undecil acetat | <i>G. lecontei</i> | -- | | |
| KAR | Mravlja kiselina | DRY | <i>D. australis</i> | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>Drypta dentata</i> (Rossi, 1790) | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>D. japonica</i> | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1985 |
| | -- | | <i>Galerita janus</i> (Fabricius, 1792) | Eisner, 1970; Rossini et al., 1997 |
| | -- | | <i>G. lecontei</i> | Rossini et al., 1997 |
| | -- | | <i>Galerita mexicana</i> Chaudoir, 1872 | McCullough, 1971 |
| | -- | | <i>G. orientalis</i> | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1985 |
| | -- | | <i>P. puncticeps</i> | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1985 |
| | -- | | <i>Polistichus connexus</i> (Geoffroy, 1785) | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>G. lecontei</i> | Rossini et al., 1997 |
| UGL | 1-Nonen | | <i>G. lecontei</i> | -- |
| | 4-Undecen | | <i>G. lecontei</i> | -- |
| | 5-Undecen | | <i>G. lecontei</i> | -- |
| | <i>n</i> -Dekan | | <i>G. lecontei</i> | -- |
| | <i>n</i> -Nonan | | <i>G. lecontei</i> | -- |
| | <i>n</i> -Oktan | | <i>G. lecontei</i> | -- |
| | <i>n</i> -Tridekan | | <i>D. australis</i> | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>G. lecontei</i> | Rossini et al., 1997 |
| <i>n</i> -Undekan | <i>G. lecontei</i> | -- | | |
| KAR | 3-Metilbutirična (izovalerinska) kiselina | ELA | <i>Elaphrus riparius</i> (Linnaeus, 1758) | Schildknecht et al., 1968a |
| | Izobutirična kiselina | | <i>E. riparius</i> | -- |
| | Mravlja kiselina | HAR | <i>Acinopus</i> sp. | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>Acupalpus inornatus</i> Bates, 1873 | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Anisodactylus binotatus</i> (Fabricius, 1787) | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>Anisodactylus punctatipennis</i> Morawitz, 1862 | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Anisodactylus sadoensis</i> Schaubberger, 1931 | -- |
| | -- | | <i>Anisodactylus signatus</i> (Panzer, 1796) | -- |
| | -- | | <i>Anisodactylus tricuspoidatus</i> Morawitz, 1863 | -- |
| | -- | | <i>Carterus</i> sp. | Schildknecht et al., 1964 |
| | -- | | <i>Diachromus germanus</i> (Linnaeus, 1758) | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>Dicheirotrichus</i> sp. | -- |
| | -- | | <i>Dicheirotrichus obsoletus</i> (Dejean, 1829) | -- |
| | -- | | <i>Dicheirotrichus tenuimanus</i> Bates, 1873 | Kanehisa & Murase, 1977 |
| -- | <i>Harpalus atratus</i> Latreille, 1804 | Schildknecht et al., 1968a | | |
| -- | <i>Harpalus caliginosus</i> (Fabricius, 1775) | McCullough, 1966a | | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca | | |
|-----|------------------|--|---|--|--|---|
| KAR | Mravlja kiselina | HAR | <i>Harpalus capito</i> Morawitz, 1862 | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1982 | | |
| | -- | | <i>Harpalus chalcatus</i> Bates, 1873 | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| | -- | | <i>Harpalus dimidiatus</i> (Rossi, 1790) | Schildknecht, 1961 | | |
| | -- | | <i>Harpalus distinguendus</i> (Duftschmid, 1812) | Schildknecht et al., 1968a | | |
| | -- | | <i>Harpalus</i> sp. | Moore & Wallbank, 1968; McCullough, 1966c | | |
| | -- | | <i>Harpalus luteicornis</i> (Duftschmid, 1812) | Schildknecht et al., 1968a | | |
| | -- | | <i>Harpalus platynotus</i> Bates, 1873 | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| | -- | | <i>Harpalus pseudophonoides</i> Schauburger, 1930 | -- | | |
| | -- | | <i>Harpalus sinicus</i> Hope, 1845 | -- | | |
| | -- | | <i>Harpalus tardus</i> (Panzer, 1796) | Schildknecht et al., 1968a | | |
| | -- | | <i>Harpalus tridens</i> Morawitz, 1862 | Kanehisa & Kawazu, 1985 | | |
| | -- | | <i>Harpalus ussuriensis</i> Chaudoir, 1863 | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| | -- | | <i>Loxoncus circumcinctus</i> (Motschulsky, 1858) | -- | | |
| | -- | | <i>Notiobia edwardsii</i> (Laporte, 1867) | Moore & Wallbank, 1968 | | |
| | -- | | <i>Ophonus azureus</i> (Fabricius, 1775) | Schildknecht et al., 1968a | | |
| | -- | | <i>Platymetopus flavilabris</i> (Fabricius, 1798) | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| | -- | | <i>Pseudoophonus griseus</i> (Panzer, 1796) | Schildknecht & Weis, 1961; Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| | -- | | <i>Pseudoophonus rufipes</i> (De Geer, 1774) | Schildknecht & Weis, 1961; Schildknecht et al., 1968a | | |
| | -- | | <i>Scybalicus oblongiusculus</i> (Dejean, 1829) | Balestrazzi et al., 1985 | | |
| | KET | | 2-Tridekanon | HAR | <i>Stenolophus agonoides</i> Bates, 1883 | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1985 |
| | | | -- | | <i>Stenolophus difficilis</i> (Hope, 1845) | Kanehisa & Murase, 1977 |
| -- | | <i>Stenolophus iridicolor</i> Redtenbacher, 1867 | -- | | | |
| -- | | <i>Stenolophus mixtus</i> (Herbst, 1784) | Schildknecht et al., 1968a | | | |
| -- | | <i>Trichotichnus longitarsis</i> Morawitz, 1863 | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1985 | | | |
| -- | | <i>Trichotichnus orientalis</i> (Hope, 1845) | -- | | | |
| -- | | <i>A. punctatipennis</i> | -- | | | |
| -- | | <i>A. signatus</i> | -- | | | |
| -- | | <i>A. tricuspoidatus</i> | -- | | | |
| -- | | <i>H. capito</i> | -- | | | |
| -- | | <i>H. chalcatus</i> | -- | | | |
| -- | | <i>H. platynotus</i> | -- | | | |
| -- | | <i>H. sinicus</i> | -- | | | |
| -- | | <i>H. tridens</i> | -- | | | |
| -- | | <i>H. ussuriensis</i> | -- | | | |
| UGL | n-Dekan | HAR | <i>P. griseus</i> | -- | | |
| | -- | | <i>S. agonoides</i> | -- | | |
| | -- | | <i>S. difficilis</i> | -- | | |
| | -- | | <i>S. iridicolor</i> | -- | | |
| | -- | | <i>T. longitarsis</i> | -- | | |
| | -- | | <i>T. orientalis</i> | -- | | |
| | -- | | <i>A. binotatus</i> | Schildknecht et al., 1968a | | |
| | -- | | <i>D. germanus</i> | -- | | |
| | -- | | <i>D. obsoletus</i> | -- | | |
| | -- | | <i>H. atratus</i> | -- | | |
| | -- | | <i>H. dimidiatus</i> | Schildknecht, 1961 | | |
| | -- | | <i>H. distinguendus</i> | Schildknecht et al., 1968a | | |
| | -- | | <i>H. luteicornis</i> | -- | | |
| | -- | | <i>H. tardus</i> | -- | | |
| | -- | | <i>O. azureus</i> | -- | | |
| UGL | n-Tridekan | HAR | <i>P. griseus</i> | Schildknecht, 1961 | | |
| | -- | | <i>P. rufipes</i> | Schildknecht et al., 1968a | | |
| | -- | | <i>S. mixtus</i> | -- | | |
| | -- | | <i>A. binotatus</i> | -- | | |
| | -- | | <i>D. germanus</i> | -- | | |
| | -- | | <i>D. obsoletus</i> | -- | | |
| | -- | | <i>H. atratus</i> | -- | | |
| | -- | | <i>H. dimidiatus</i> | Schildknecht, 1961 | | |
| | -- | | <i>H. distinguendus</i> | Schildknecht et al., 1968a | | |
| | -- | | <i>H. luteicornis</i> | -- | | |
| UGL | -- | HAR | <i>H. tardus</i> | -- | | |
| | -- | | <i>O. azureus</i> | -- | | |
| | -- | | <i>P. griseus</i> | Schildknecht, 1961 | | |
| | -- | | <i>P. rufipes</i> | Schildknecht et al., 1968a | | |
| | -- | | <i>S. mixtus</i> | -- | | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca | |
|--------------|---|------------------------|--|---|--------------------|
| UGL | <i>n</i> -Undekan | HAR | <i>A. binotatus</i> | Schildknecht et al., 1968a | |
| | -- | | <i>D. germanus</i> | -- | |
| | -- | | <i>D. obsoletus</i> | -- | |
| | -- | | <i>H. atratus</i> | -- | |
| | -- | | <i>H. dimidiatus</i> | Schildknecht, 1961 | |
| | -- | | <i>H. distinguendus</i> | Schildknecht et al., 1968a | |
| | -- | | <i>H. luteicornis</i> | -- | |
| | -- | | <i>H. tardus</i> | -- | |
| | -- | | <i>O. azureus</i> | -- | |
| | -- | | <i>P. griseus</i> | Schildknecht, 1961 | |
| | -- | | <i>P. rufipes</i> | Schildknecht et al., 1968a | |
| -- | <i>S. mixtus</i> | -- | | | |
| EST | Decil acetat | | <i>Diploharpus laevis</i> Chaudoir, 1850 | Will et al., 2000 | |
| | Decil formijat | | <i>D. laevis</i> | -- | |
| | Decil heksanoat | | <i>D. laevis</i> | -- | |
| | Nonil acetat | | <i>D. laevis</i> | -- | |
| KAR | 3-Metilbutirična (izovalerinska) kiselina | LEB | <i>Scopodes boops</i> Erichson, 1842 | Moore, 1979 | |
| | Mravlja kiselina | | <i>Apristus grandis</i> Andrewes, 1937 | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1985 | |
| | -- | | <i>Calleida lepida</i> Redtenbacher, 1867 | Kanehisa & Murase, 1977 | |
| | -- | | <i>Coptodera japonica</i> Bates, 1883 | -- | |
| | -- | | <i>Coptodera subapicalis</i> Putzeys, 1877 | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1985 | |
| | -- | | <i>Cymindis daimio</i> Bates, 1873 | Kanehisa & Kawazu, 1985 | |
| | -- | | <i>Demetriđa suturata</i> (Newman, 1842) | Moore, 1979 | |
| | -- | | <i>D. laevis</i> | Will et al., 2000 | |
| | -- | | <i>Dolichoctis striata</i> Schmidt-Goebel, 1846 | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1985 | |
| | -- | | <i>Lachnolebia cribricollis</i> (Morawitz, 1862) | Kanehisa & Kawazu, 1985 | |
| | -- | | <i>Lampris chlorocephalus</i> (Hoffmann, 1803) | Schildknecht et al., 1968a | |
| | -- | | <i>Lebia retrofasciata</i> Motschulsky, 1864 | Kanehisa & Murase, 1977 | |
| | -- | | <i>Lebidia octoguttata</i> Morawitz, 1862 | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1985 | |
| | -- | | <i>Mochtherus luctuosus</i> Putzeys, 1875 | Kanehisa & Murase, 1977 | |
| | -- | | <i>Philophaeus australis</i> (Dejean, 1826) | Moore & Wallbank, 1968 | |
| | -- | | <i>Philophaeus eucalypti</i> Germar, 1848 | Moore, 1979 | |
| | -- | | <i>Sarothrocrepis civica</i> (Newman, 1840) | -- | |
| | -- | | <i>Sarothrocrepis corticalis</i> (Fabricius, 1801) | -- | |
| | -- | | Sirćetna kiselina | <i>D. laevis</i> | Will et al., 2000 |
| | KET | | 2-Pentadekanon | | <i>D. suturata</i> |
| -- | | <i>P. eucalypti</i> | -- | | |
| -- | | <i>S. civica</i> | -- | | |
| -- | | <i>S. corticalis</i> | -- | | |
| 2-Tridekanon | | <i>A. grandis</i> | Kanehisa & Kawazu, 1985 | | |
| -- | | <i>C. lepida</i> | -- | | |
| -- | | <i>C. japonica</i> | -- | | |
| -- | | <i>C. subapicalis</i> | -- | | |
| -- | | <i>C. daimio</i> | -- | | |
| -- | | <i>D. suturata</i> | Moore, 1979 | | |
| -- | | <i>D. striata</i> | Kanehisa & Kawazu, 1985 | | |
| -- | | <i>L. cribricollis</i> | -- | | |
| -- | | <i>L. octoguttata</i> | -- | | |
| -- | | <i>M. luctuosus</i> | -- | | |
| -- | <i>P. eucalypti</i> | Moore, 1979 | | | |
| -- | <i>S. civica</i> | -- | | | |
| -- | <i>S. corticalis</i> | -- | | | |
| -- | <i>S. boops</i> | -- | | | |
| UGL | <i>n</i> -Nonan | | <i>D. suturata</i> | -- | |
| | -- | | <i>D. laevis</i> | Will et al., 2000 | |
| | -- | | <i>P. eucalypti</i> | Moore, 1979 | |
| | -- | | <i>S. corticalis</i> | -- | |
| | <i>n</i> -Undekan | | <i>D. laevis</i> | Will et al., 2000 | |
| -- | <i>S. civica</i> | Moore, 1979 | | | |
| -- | <i>S. boops</i> | -- | | | |
| KAR | Mravlja kiselina | LIC | <i>Badister bullatus</i> (Schrank, 1798) | Schildknecht et al., 1968a | |
| | -- | | <i>Badister unipustulatus</i> Bonelli, 1813 | -- | |
| | -- | | <i>Dicaelus dilatatus</i> Say, 1823 | McCullough, 1967 | |
| | -- | | <i>Dicaelus purpuratus</i> Bonelli, 1813 | McCullough, 1969b | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca |
|-----|---|----------------------------|---|---|
| KAR | Mravlja kiselina | LIC | <i>Dicrochile brevicollis</i> (Chaudoir, 1852) | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>Dicrochile goryi</i> (Boisduval, 1835) | Moore & Wallbank, 1968; Moore, 1979 |
| | -- | | <i>Diplocheila elongata</i> (Bates, 1873) | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Diplocheila zeelandica</i> (Redtenbacher, 1867) | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1985 |
| | -- | | <i>Licinus aequatus</i> Audinet-Serville, 1821 | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>Siagonyx blackburni</i> Sloane, 1916 | Moore & Wallbank, 1968 |
| KET | 2-Tridekanon | | <i>D. goryi</i> | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>D. elongata</i> | Kanehisa & Kawazu, 1985 |
| | -- | | <i>D. zeelandica</i> | -- |
| UGL | <i>n</i> -Dekan | | <i>B. unipustulatus</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>L. aequatus</i> | -- |
| | <i>n</i> -Tridekan | | <i>B. unipustulatus</i> | -- |
| | -- | <i>L. aequatus</i> | -- | |
| | <i>n</i> -Undekan | <i>B. unipustulatus</i> | -- | |
| -- | <i>D. goryi</i> | Moore, 1979 | | |
| -- | <i>L. aequatus</i> | Schildknecht et al., 1968a | | |
| KAR | 3-Metilbutirična (izovalerinska) kiselina | LOR | <i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius, 1775) | Schildknecht et al., 1968a |
| | Izobutirična kiselina | | <i>L. pilicornis</i> | -- |
| KAR | 3-Metilbutirična (izovalerinska) kiselina | NEB | <i>Notiophilus biguttatus</i> (Fabricius, 1779) | Schildknecht et al., 1968a |
| | Etakrilna kiselina | | <i>Nebria chinensis</i> Bates, 1872 | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Nebria lewisi</i> Bates, 1874 | -- |
| | -- | | <i>Nebria macrogona</i> Bates, 1873 | -- |
| | Izobutirična kiselina | | <i>N. biguttatus</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | Metakrilna kiselina | | <i>Leistus ferrugineus</i> (Linnaeus, 1758) | -- |
| | -- | | <i>N. chinensis</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>N. lewisi</i> | -- |
| | -- | | <i>Nebria livida</i> (Linnaeus, 1758) | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>N. macrogona</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Nebria psammodes</i> (Rossi, 1792) | Balestrazzi et al., 1985 |
| | -- | | <i>Notiophilus impressifrons</i> Morawitz, 1863 | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | Tiglinska kiselina | | <i>L. ferrugineus</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>N. chinensis</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>N. lewisi</i> | -- |
| -- | <i>N. livida</i> | Schildknecht et al., 1968a | | |
| -- | <i>N. macrogona</i> | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| -- | <i>N. impressifrons</i> | -- | | |
| KAR | Mravlja kiselina | ODA | <i>Archicolliuris bimaculata</i> (Redtenbacher, 1844) | Kanehisa & Kawazu, 1985 |
| | -- | | <i>Cosnania pensylvanica</i> (Linnaeus, 1758) | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>Eudalia macleayi</i> Bates, 1871 | Moore & Wallbank, 1968; Moore, 1979 |
| | -- | | <i>Odacantha melanura</i> (Linnaeus, 1767) | Schildknecht et al., 1968a |
| KET | Sirćetna kiselina | <i>C. pensylvanica</i> | Will et al., 2000 | |
| | 2-Pentadekanon | <i>C. pensylvanica</i> | -- | |
| UGL | 2-Tridekanon | <i>A. bimaculata</i> | Kanehisa & Kawazu, 1985 | |
| | <i>n</i> -Heptadekan | <i>E. macleayi</i> | Moore, 1979 | |
| | <i>n</i> -Pentadekan | <i>E. macleayi</i> | -- | |
| KAR | <i>n</i> -Undekan | <i>C. pensylvanica</i> | Will et al., 2000 | |
| | 3-Metilbutirična (izovalerinska) kiselina | OMO | <i>Omophron limbatum</i> (Fabricius, 1776) | Schildknecht et al., 1968a |
| ALD | Izobutirična kiselina | | <i>O. limbatum</i> | -- |
| KAR | Salicilaldehid | OOD | <i>Oodes amaroides</i> Dejean, 1831 | Will et al., 2000 |
| | (E)-2-Heksenska kiselina | | <i>Oodes americanus</i> Dejean, 1826 | Attygalle et al., 1991b |
| | (E)-2-Oktenska kiselina | | <i>O. americanus</i> | -- |
| | 2-Metilbutirična kiselina | | <i>O. americanus</i> | -- |
| | -- | | <i>Oodes vicarius</i> Bates, 1873 | Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | 3-Metilbutirična (izovalerinska) kiselina | | <i>O. amaroides</i> | Will et al., 2000 |
| -- | <i>O. americanus</i> | Attygalle et al., 1991b | | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca |
|------------------------|-------------------------------------|--|---|----------------------------|
| KAR | Izovalerinska kiselina | OOD | <i>O. vicarius</i> | Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | Benzoeva kiselina | | <i>O. amaroides</i> | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>O. americanus</i> | Attygalle et al., 1991b |
| | Butirna kiselina | | <i>O. americanus</i> | -- |
| | Heksanska (kapronska) kiselina | | <i>O. americanus</i> | -- |
| | Izobutirična kiselina | | <i>O. amaroides</i> | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>O. americanus</i> | Attygalle et al., 1991b |
| | -- | | <i>O. vicarius</i> | Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | Krotonska kiselina | | <i>O. americanus</i> | Attygalle et al., 1991b |
| | Metakrilna kiselina | | <i>Coptocarpus australis</i> (Dejean, 1831) | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>Dercylus</i> sp. 1 | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>Dercylus</i> sp. 2 | -- |
| | -- | | <i>O. americanus</i> | Attygalle et al., 1991b |
| | -- | | <i>O. modestus</i> | Moore, 1979 |
| | Propionska kiselina | | <i>O. americanus</i> | Attygalle et al., 1991b |
| | Senecioinska kiselina | | <i>O. vicarius</i> | Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | Sirćetna kiselina | | <i>O. amaroides</i> | Will et al., 2000 |
| -- | <i>O. americanus</i> | Attygalle et al., 1991b | | |
| Tiglinska kiselina | <i>C. australis</i> | Moore, 1979 | | |
| -- | <i>Dercylus</i> sp. 1 | Will et al., 2000 | | |
| -- | <i>O. americanus</i> | Attygalle et al., 1991b | | |
| -- | <i>Oodes modestus</i> Laporte, 1867 | Moore, 1979 | | |
| FEN | 3-Etilfenol | PAN | <i>Craspedophorus australasiae</i> (Chaudoir, 1850) | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>Craspedophorus australis</i> (Dejean, 1831) | -- |
| | 4-Etilfenol | | <i>Craspedophorus</i> sp. | Moore & Wallbank, 1968 |
| | <i>m</i> -Krezol | | <i>Adischissus japonicus</i> (Andrewes, 1933) | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | <i>m</i> -Krezol | | <i>C. australasiae</i> | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>C. australis</i> | -- |
| | -- | | <i>Craspedophorus</i> sp. | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>Craspedophorus insignis</i> (Schaum, 1854) | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>Dischissus mirandus</i> Bates, 1873 | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Panagaeus bipustulatus</i> (Fabricius, 1775) | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>Panagaeus japonicus</i> Chaudoir, 1862 | Kanehisa & Murase, 1977 |
| UGL | <i>n</i> -Tridekan | PAU | <i>Peronomerus auripilis</i> Bates, 1883 | -- |
| | -- | | <i>Peronomerus nigrinus</i> Bates, 1873 | -- |
| | -- | | <i>Trichisia azurea</i> (Chaudoir, 1862) | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>Craspedophorus</i> sp. | Moore & Wallbank, 1968 |
| | 1,4-Benzohinon | | <i>Goniotropis</i> sp. | Roach et al., 1979 |
| | -- | | <i>Goniotropis nicaraguensis</i> (Bates, 1891) | Eisner et al., 1977 |
| | -- | | <i>Metrius contractus</i> Eschscholtz, 1829 | -- |
| HIN | -- | <i>Mystropomus regularis</i> Bänninger, 1940 | Moore & Wallbank, 1968; Eisner et al., 1991 | |
| | -- | <i>Pachyteles longicornis</i> Bates, 1884 | Roach et al., 1979 | |
| | -- | <i>Pachyteles</i> sp. 1 | Eisner et al., 1977 | |
| | -- | <i>Pachyteles</i> sp. 2 | Roach et al., 1979 | |
| | -- | <i>Pachyteles striola</i> Perty, 1830 | -- | |
| | -- | <i>Paussus favieri</i> Fairmaire, 1851 | Schildknecht & Koob, 1969 | |
| | -- | <i>Physega hirta</i> LeConte, 1853 | Roach et al., 1979 | |
| | -- | <i>Platycerozaena magna</i> (Bates, 1874) | Eisner et al., 1977 | |
| | -- | <i>Platycerozaena panamensis</i> (Bänninger, 1949) | Roach et al., 1979 | |
| | -- | <i>Pseudozaena orientalis</i> (Klug, 1831) | Eisner et al., 1989 | |
| | 2,3-Dimetil-1,4-benzohinon | <i>Goniotropis</i> sp. | Roach et al., 1979 | |
| | -- | <i>G. nicaraguensis</i> | Eisner et al., 1977 | |
| | -- | <i>P. longicornis</i> | Roach et al., 1979 | |
| | -- | <i>Pachyteles</i> sp. 1 | Eisner et al., 1977 | |
| | -- | <i>Pachyteles</i> sp. 2 | Roach et al., 1979 | |
| | -- | <i>P. striola</i> | -- | |
| | -- | <i>P. hirta</i> | -- | |
| | -- | <i>P. magna</i> | Eisner et al., 1977 | |
| | -- | <i>P. panamensis</i> | Roach et al., 1979 | |
| 2-Etil-1,4-benzohinon | <i>Arthropterus</i> sp. | Moore & Wallbank, 1968 | | |
| -- | <i>M. regularis</i> | Moore & Wallbank, 1968; Eisner et al., 1991 | | |
| -- | <i>P. panamensis</i> | Roach et al., 1979 | | |
| 2-Metil-1,4-benzohinon | <i>Arthropterus</i> sp. | Moore & Wallbank, 1968 | | |
| -- | <i>Goniotropis</i> sp. | Roach et al., 1979 | | |
| -- | <i>G. nicaraguensis</i> | Eisner et al., 1977 | | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca | |
|-----|--|---|--|---|--|
| HIN | 2-Metil-1,4-benzohinon | PAU | <i>Homopterus arrowi</i> Reichensperger, 1938 | Eisner et al., 1977 | |
| | -- | | <i>H. arrowi</i> | Roach et al., 1979 | |
| | -- | | <i>M. regularis</i> | Moore & Wallbank, 1968; Eisner et al., 1991 | |
| | -- | | <i>P. longicornis</i> | Roach et al., 1979 | |
| | -- | | <i>Pachyteles</i> sp. 1 | Eisner et al., 1977 | |
| | -- | | <i>Pachyteles</i> sp. 2 | Roach et al., 1979 | |
| | -- | | <i>P. striola</i> | -- | |
| | -- | | <i>P. favieri</i> | Schildknecht & Koob, 1969 | |
| | -- | | <i>P. hirta</i> | Roach et al., 1979 | |
| | -- | | <i>P. magna</i> | Eisner et al., 1977 | |
| | -- | | <i>P. panamensis</i> | Roach et al., 1979 | |
| | -- | | <i>P. orientalis</i> | Eisner et al., 1989 | |
| | | | 2-Metilhidrohinon | | <i>P. favieri</i> |
| | 2-Metoksi-3-metil-1,4-benzohinon | | <i>H. arrowi</i> | Eisner et al., 1977; Roach et al., 1979 | |
| | Hidrohinon | | <i>P. favieri</i> | Schildknecht & Koob, 1969 | |
| UGL | Heptadekadien | PAU | <i>M. regularis</i> | Eisner et al., 1991 | |
| | Heptadeken | | <i>M. regularis</i> | -- | |
| | <i>n</i> -Heksadekan | | <i>M. regularis</i> | -- | |
| | <i>n</i> -Heptadekan | | <i>M. regularis</i> | -- | |
| | <i>n</i> -Pentadekan | | <i>Goniotropis</i> sp. | Roach et al., 1979 | |
| | -- | | <i>G. nicaraguensis</i> | Eisner et al., 1977 | |
| | -- | | <i>M. contractus</i> | -- | |
| | -- | | <i>M. regularis</i> | Eisner et al., 1991 | |
| | -- | | <i>P. longicornis</i> | Roach et al., 1979 | |
| | -- | | <i>Pachyteles</i> sp. 1 | Eisner et al., 1977 | |
| | -- | | <i>Pachyteles</i> sp. 2 | Roach et al., 1979 | |
| | -- | | <i>P. striola</i> | -- | |
| | -- | | <i>P. magna</i> | Eisner et al., 1977 | |
| | -- | | <i>P. panamensis</i> | Roach et al., 1979 | |
| | -- | | <i>P. orientalis</i> | Eisner et al., 1989 | |
| | | | <i>n</i> -Tetradekan | <i>G. nicaraguensis</i> | Eisner et al., 1977 |
| | | | -- | <i>M. contractus</i> | -- |
| | -- | <i>M. regularis</i> | Eisner et al., 1991 | | |
| | -- | <i>Pachyteles</i> sp. 1 | Eisner et al., 1977 | | |
| | <i>n</i> -Tridekan | <i>G. nicaraguensis</i> | -- | | |
| | -- | <i>M. contractus</i> | -- | | |
| ALK | 1-Dodekanol | PLA | <i>Laemostenus punctatus</i> (Dejean, 1828) | Vesović et al., 2015 | |
| | Decil acetat | | <i>Calathus ruficollis</i> Dejean, 1828 | Will et al., 2010 | |
| | -- | | <i>L. punctatus</i> | Vesović et al., 2015 | |
| EST | Decil formijat | | <i>C. ruficollis</i> | Will et al., 2010 | |
| | Dodecil acetat | | <i>C. ruficollis</i> | -- | |
| | -- | | <i>L. punctatus</i> | Vesović et al., 2015 | |
| | Metil salicilat | | <i>Anchomenus dorsalis</i> (Pontoppidan, 1763) | Schildknecht et al., 1968b | |
| | Undecil acetat | | <i>L. punctatus</i> | Vesović et al., 2015 | |
| KAR | Heksanska (kapronska) kiselina | | PLA | <i>L. punctatus</i> | -- |
| | Linoleinska kiselina | | | <i>C. ruficollis</i> | Will et al., 2010 |
| | Mravlja kiselina | | | <i>Agonum atricomis</i> (Bates, 1873) | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | | <i>Agonum chalcomum</i> (Bates, 1873) | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1985 |
| | -- | | | <i>Agonum daimio</i> (Bates, 1873) | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | <i>Agonum duftschmidi</i> Schmidt, 1994 | | Schildknecht et al., 1968a | |
| | -- | <i>Agonum japonicum</i> (Motschulsky, 1860) | | Kanehisa & Murase, 1977 | |
| | -- | <i>Agonum marginatum</i> (Linnaeus, 1758) | | Schildknecht et al., 1968a | |
| | -- | <i>Agonum sexpunctatum</i> (Linnaeus, 1758) | | -- | |
| | -- | <i>Agonum viduum</i> (Panzer, 1796) | | -- | |
| | -- | <i>Anchomenus leucopus</i> Bates, 1873 | | Kanehisa & Murase, 1977 | |
| | -- | <i>Calathus fuscipes</i> (Goeze, 1777) | | Schildknecht et al., 1968a | |
| | -- | <i>Calathus melanocephalus</i> (Linnaeus, 1758) | | -- | |
| | -- | <i>C. ruficollis</i> | | Will et al., 2010 | |
| | -- | <i>Colpodes</i> sp. | | Kanehisa & Murase, 1977 | |
| | | <i>Dolichus halensis</i> (Schaller, 1783) | | -- | |
| | | <i>L. punctatus</i> | | Vesović et al., 2015 | |
| | <i>Limodromus assimilis</i> (Paykull, 1790) | Schildknecht et al., 1968a | | | |
| | <i>Lorostema ogurae</i> (Bates, 1883) | Kanehisa & Murase, 1977 | | | |
| | <i>Loxocrepis rubriola</i> (Bates, 1883) | -- | | | |
| | <i>Notagonum submetallicum</i> (White, 1846) | Moore, 1979 | | | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca |
|--------------------------------------|---------------------------------|-------------------------|--|---|
| KAR | Mravlja kiselina | PLA | <i>Platynus brunneomarginatus</i> (Mannerheim, 1843) | Will et al., 2010 |
| | -- | | <i>Platynus magnus</i> (Bates, 1873) | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Platynus ovipennis</i> (Motschulsky, 1845) | Will et al., 2010 |
| | -- | | <i>Platynus protensus</i> (Morawitz, 1863) | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1985 |
| | -- | | <i>Synuchus arcuaticollis</i> (Motschulsky, 1860) | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Synuchus callitheres</i> (Bates, 1873) | -- |
| | -- | | <i>Synuchus chabo</i> (Habu, 1955) | Kanehisa & Kawazu, 1985 |
| | -- | | <i>Synuchus cycloderus</i> (Bates, 1873) | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Synuchus dulcigradus</i> (Bates, 1873) | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1985 |
| | -- | | <i>Synuchus nitidus</i> (Motschulsky, 1861) | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | Nonanska (pelargonska) kiselina | | <i>P. brunneomarginatus</i> | Will et al., 2010 |
| | Oleinska kiselina | | <i>C. ruficollis</i> | -- |
| | -- | | <i>L. punctatus</i> | Vesović et al., 2015 |
| | Palmitinska kiselina | | <i>C. ruficollis</i> | Will et al., 2010 |
| | -- | | <i>L. punctatus</i> | Vesović et al., 2015 |
| | -- | | <i>P. ovipennis</i> | Will et al., 2010 |
| | Sirćetna kiselina | | <i>C. ruficollis</i> | -- |
| -- | <i>L. punctatus</i> | Vesović et al., 2015 | | |
| Stearinska kiselina | <i>C. ruficollis</i> | Will et al., 2010 | | |
| -- | <i>L. punctatus</i> | Vesović et al., 2015 | | |
| Tetradekanska (miristinska) kiselina | <i>P. ovipennis</i> | Will et al., 2010 | | |
| KET | 2-Dodekanon | PLA | <i>P. brunneomarginatus</i> | -- |
| | -- | | <i>P. ovipennis</i> | -- |
| | 2-Heptadekanon | | <i>P. brunneomarginatus</i> | -- |
| | -- | | <i>P. ovipennis</i> | -- |
| | 2-Pentadekanon | | <i>N. submetallicum</i> | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>P. brunneomarginatus</i> | Will et al., 2010 |
| | -- | | <i>P. ovipennis</i> | -- |
| | -- | | <i>S. arcuaticollis</i> | Kanehisa & Kawazu, 1985 |
| | 2-Tridekanon | | <i>A. chalcomum</i> | -- |
| | -- | | <i>A. daimio</i> | -- |
| | -- | | <i>A. japonicum</i> | -- |
| | -- | | <i>A. leucopus</i> | -- |
| | -- | | <i>D. halensis</i> | -- |
| | -- | | <i>L. ogurae</i> | -- |
| | -- | | <i>N. submetallicum</i> | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>P. brunneomarginatus</i> | Will et al., 2010 |
| | -- | | <i>P. magnus</i> | Kanehisa & Kawazu, 1985 |
| -- | <i>P. ovipennis</i> | Will et al., 2010 | | |
| -- | <i>P. protensus</i> | Kanehisa & Kawazu, 1985 | | |
| -- | <i>S. callitheres</i> | -- | | |
| -- | <i>S. chabo</i> | -- | | |
| -- | <i>S. cycloderus</i> | -- | | |
| -- | <i>S. dulcigradus</i> | -- | | |
| UGL | (Z)-9-Trikozen | PLA | <i>A. dorsalis</i> | Bonacci et al., 2011 |
| | 7-Heksildokozan | | <i>L. punctatus</i> | Vesović et al., 2015 |
| | 9-Metiltetrakozan | | <i>L. punctatus</i> | -- |
| | <i>n</i> -Dekan | | <i>A. duftschmidi</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>A. marginatum</i> | -- |
| | -- | | <i>A. sexpunctatum</i> | -- |
| | -- | | <i>A. viduum</i> | -- |
| | -- | | <i>A. dorsalis</i> | Schildknecht et al., 1968b |
| | -- | | <i>C. fuscipes</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>C. melanocephalus</i> | -- |
| | -- | | <i>L. assimilis</i> | -- |
| | <i>n</i> -Heneikozan | | <i>A. dorsalis</i> | Bonacci et al., 2011 |
| | <i>n</i> -Pentadekan | | <i>P. brunneomarginatus</i> | Will et al., 2010 |
| | -- | | <i>P. ovipennis</i> | -- |
| | <i>n</i> -Tridekan | | <i>A. duftschmidi</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>A. marginatum</i> | -- |
| | -- | | <i>A. sexpunctatum</i> | -- |
| -- | <i>A. viduum</i> | -- | | |
| -- | <i>C. fuscipes</i> | -- | | |
| -- | <i>C. melanocephalus</i> | -- | | |
| -- | <i>L. assimilis</i> | -- | | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca |
|-----|---|--|---|---|
| UGL | <i>n</i> -Tridekan | PLA | <i>P. brunneomarginatus</i> | Will et al., 2010 |
| | -- | | <i>P. ovipennis</i> | -- |
| | <i>n</i> -Trikozan | | <i>A. dorsalis</i> | Bonacci et al., 2011 |
| | -- | | <i>C. ruficollis</i> | Will et al., 2010 |
| | <i>n</i> -Undekan | | <i>A. duftschmidi</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>A. marginatum</i> | -- |
| | -- | | <i>A. sexpunctatum</i> | -- |
| | -- | | <i>A. viduum</i> | -- |
| | -- | | <i>A. dorsalis</i> | Schildknecht et al., 1968b; Bonacci et al., 2011 |
| | -- | | <i>C. fuscipes</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>C. melanocephalus</i> | -- |
| | -- | | <i>C. ruficollis</i> | Will et al., 2010 |
| | -- | | <i>L. punctatus</i> | Vesović et al., 2015 |
| | -- | | <i>L. assimilis</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| -- | <i>N. submetallicum</i> | Moore, 1979 | | |
| -- | <i>P. brunneomarginatus</i> | Will et al., 2010 | | |
| -- | <i>P. ovipennis</i> | -- | | |
| FEN | 3-Etilfenol | PSE | <i>Sphallomorpha rockhamptonensis</i> (Laporte, 1867) | Moore, 1979 |
| | <i>m</i> -Krezol | | <i>S. rockhamptonensis</i> | -- |
| KAR | Mravlja kiselina | | <i>Sphallomorpha aenigmatica</i> Baehr, 2009 | Moore & Wallbank, 1968 |
| EST | Tetradecil acetat | PSY | <i>Amblytelus curtus</i> (Fabricius, 1801) | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>Mecyclothorax cordicollis</i> (Sloane, 1900) | -- |
| KAR | Mravlja kiselina | | <i>A. curtus</i> | Moore & Wallbank, 1968; Moore, 1979 |
| | -- | | <i>Mecyclothorax ambiguus</i> (Erichson, 1842) | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>M. cordicollis</i> | -- |
| KET | 2-Tridekanon | | <i>A. curtus</i> | -- |
| | <i>n</i> -Tridekan | | <i>M. ambiguus</i> | -- |
| UGL | -- | | <i>M. cordicollis</i> | -- |
| | <i>n</i> -Undekan | | <i>A. curtus</i> | -- |
| ALD | Salicilaldehid | | <i>Loxandrus</i> sp. | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>Loxandrus longiformis</i> Sloane, 1898 | -- |
| | -- | | <i>L. longiformis</i> | Moore, 1979 |
| | Decil acetat | | <i>Catapiesis attenuata</i> (Chaudoir, 1862) | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>Catapiesis sulcipennis</i> Bates, 1882 | -- |
| EST | Dodecil acetat | <i>Moriosomus seticollis</i> Straneo, 1985 | -- | |
| | Tetradecil acetat | <i>M. seticollis</i> | -- | |
| | Tridecil acetat | <i>M. seticollis</i> | -- | |
| | Undecil acetat | <i>M. seticollis</i> | -- | |
| | 2-Heksenska kiselina | <i>Amara ampliata</i> (Bates, 1873) | Kanehisa & Kawazu, 1982 | |
| | 2-Metilbutirična kiselina | <i>A. ampliata</i> | -- | |
| | -- | <i>Pterostichus californicus</i> (Dejean, 1828) | Attygalle et al., 2007 | |
| | -- | <i>Pterostichus sulcitaris</i> Morawitz, 1863 | Kanehisa & Kawazu, 1982 | |
| | 3-Metilbutirična (izovalerinska) kiselina | <i>A. ampliata</i> | -- | |
| | -- | <i>Blennidus liodes</i> (Bates, 1891) | Will et al., 2000 | |
| | -- | <i>P. californicus</i> | Attygalle et al., 2007 | |
| | -- | <i>P. sulcitaris</i> | Kanehisa & Kawazu, 1982 | |
| | Angelinska kiselina | <i>Abacomorphus asperulus</i> Fauvel, 1882 | Moore & Wallbank, 1968 | |
| | Benzoeva kiselina | <i>M. seticollis</i> | Will et al., 2000 | |
| KAR | Butirna kiselina | <i>Abax parallelepipedus</i> (Piller & Mitterpacher, 1783) | Lečić et al., 2014 | |
| | -- | <i>P. californicus</i> | Attygalle et al., 2007 | |
| | Etakrilna kiselina | <i>A. ampliata</i> | Kanehisa & Murase, 1977 | |
| | -- | <i>Amara chalcites</i> Dejean, 1828 | -- | |
| | -- | <i>Amara chalcophaea</i> Bates, 1873 | -- | |
| | -- | <i>Amara gigantea</i> (Motschulsky, 1844) | -- | |
| | -- | <i>Amara simplicidens</i> Morawitz, 1863 | -- | |
| | -- | <i>Pterostichus biexcisus</i> Straneo, 1955 | -- | |
| | -- | <i>P. californicus</i> | Attygalle et al., 2007 | |
| | -- | <i>Pterostichus daisenicus</i> Ishida, 1958 | Kanehisa & Murase, 1977 | |
| | -- | <i>Pterostichus eschscholtzii</i> (Germar, 1824) | -- | |
| | -- | <i>Pterostichus fujimurai</i> Habu, 1958 | -- | |
| | -- | <i>Pterostichus japonicus</i> (Motschulsky, 1860) | -- | |
| | -- | <i>Pterostichus latemarginatus</i> (Straneo, 1936) | -- | |
| | -- | <i>Pterostichus leptis</i> Bates, 1873 | -- | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca |
|-----|---|----------------------------|---|----------------------------|
| KAR | Etakrilna kiselina | PTE | <i>Pterostichus longinquus</i> Bates, 1873 | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Pterostichus masidai</i> Ishida, 1959 | -- |
| | -- | | <i>Pterostichus microcephalus</i> (Motschulsky, 1860) | -- |
| | -- | | <i>Pterostichus nimbatidius</i> (Chaudoir, 1878) | -- |
| | -- | | <i>Pterostichus noguchii</i> Bates, 1873 | -- |
| | -- | | <i>Pterostichus rotundangulus</i> Morawitz, 1862 | -- |
| | -- | | <i>Pterostichus yoritomus</i> Bates, 1873 | -- |
| | Heksenska kiselina | | <i>Loxandrus icarus</i> Will & Liebherr, 1998 | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 1 | -- |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 2 | -- |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 4 | -- |
| | -- | | <i>Loxandrus velocipes</i> Casey, 1918 | -- |
| | Izobutirična kiselina | | <i>A. ampliata</i> | Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | -- | | <i>P. californicus</i> | Attygalle et al., 2007 |
| | -- | | <i>Pterostichus externepunctatus</i> (Dejean, 1828) | Balestrazzi et al., 1985 |
| | -- | | <i>P. sulcitaris</i> | Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | Krotanska kiselina | | <i>A. parallelepipedus</i> | Lečić et al., 2014 |
| | -- | | <i>A. ampliata</i> | Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | -- | | <i>P. californicus</i> | Attygalle et al., 2007 |
| | -- | | <i>Teropha sturtii</i> (White, 1859) | Moore, 1979 |
| | Linoleinska kiselina | | <i>P. californicus</i> | Attygalle et al., 2007 |
| | Metakrilna kiselina | | <i>A. asperulus</i> | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>Abaris aenea</i> Dejean, 1831 | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>Abax ovalis</i> (Duftschmid, 1812) | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>A. parallelepipedus</i> | -- |
| | -- | | <i>Abax parallelus</i> (Duftschmid, 1812) | -- |
| | -- | | <i>A. ampliata</i> | Kanehisa & Murase, 1977; |
| | -- | | <i>A. chalcites</i> | Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | -- | | <i>A. chalcophaea</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Amara familiaris</i> (Duftschmid, 1812) | -- |
| | -- | | <i>A. gigantea</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>Amara similata</i> (Gyllenhal, 1810) | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>A. simplicidens</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>B. liodes</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Castelnaudia superba</i> (Castelnau, 1867) | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>Catadromus lacordairei</i> Boisduval, 1835 | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>Cratoferonia phylarchus</i> (Sloane, 1900) | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>Cratogaster melas</i> (Laporte, 1867) | Moore & Wallbank, 1968; |
| | -- | | <i>Cyclotrachelus sigillatus</i> (Say, 1823) | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>Gastrellarius honestus</i> (Say, 1823) | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>Lesticus magnus</i> (Motschulsky, 1860) | -- |
| | -- | | <i>Molops elatus</i> Fabricius, 1801 | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Morion simplex</i> Dejean, 1826 | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>Myas coracinus</i> (Say, 1823) | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>Myas coreanus</i> (Tschitscherine, 1895) | -- |
| | -- | | <i>Myas cuprescens</i> (Motschulsky, 1857) | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Nurus nox</i> Darlington, 1961 | -- |
| | -- | | <i>Poecilus cupreus</i> (Linnaeus, 1758) | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>Poecilus fortipes</i> (Chaudoir, 1850) | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>Poecilus versicolor</i> (Sturm, 1824) | Kanehisa & Murase, 1977 |
| -- | <i>Prosopogmus harpaloides</i> (Chaudoir, 1874) | -- | | |
| -- | <i>Pseudabarys</i> sp. | Moore & Wallbank, 1968 | | |
| -- | <i>Pseudoceneus iridescens</i> (Laporte, 1867) | Will et al., 2000 | | |
| -- | <i>P. biexcisus</i> | Moore & Wallbank, 1968; | | |
| -- | <i>Pterostichus burmeisteri</i> Heer, 1838 | Moore, 1979 | | |
| -- | <i>P. californicus</i> | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| -- | <i>P. daisenicus</i> | Schildknecht et al., 1968a | | |
| -- | <i>Pterostichus diligendus</i> (Chaudoir, 1868) | Attygalle et al., 2007 | | |
| -- | <i>P. eschscholtzii</i> | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| -- | <i>P. externepunctatus</i> | Will et al., 2000 | | |
| -- | <i>P. fujimurai</i> | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| -- | <i>P. japonicus</i> | Balestrazzi et al., 1985 | | |
| -- | <i>P. latemarginatus</i> | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| -- | <i>P. leptis</i> | -- | | |
| -- | <i>P. longinquus</i> | -- | | |
| -- | <i>Pterostichus luctuosus</i> (Dejean, 1828) | -- | | |
| -- | | Will et al., 2000 | | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca |
|-----------------------|---|---|---|--|
| KAR | Metakrilna kiselina | PTE | <i>Pterostichus macer</i> (Marsham, 1802) | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>P. masidai</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798) | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>Pterostichus melas</i> (Creutzer, 1799) | -- |
| | -- | | <i>P. microcephalus</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783) | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>P. nimbatiidius</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>P. noguchii</i> | -- |
| | -- | | <i>P. rotundangulus</i> | -- |
| | -- | | <i>P. sulcitaris</i> | Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | -- | | <i>P. yoritomus</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Rhytisternus laevilaterus</i> (Chaudoir, 1865) | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>Rhytisternus miser</i> (Chaudoir, 1865) | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>T. sturtii</i> | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>Trichosternus nudipes</i> Darlington, 1962 | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>Trigonotoma lewisii</i> Bates, 1873 | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>A. parallelepipedus</i> | Lečić et al., 2014 |
| | Mravlja kiselina | | <i>A. asperulus</i> | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>C. attenuata</i> | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>L. icarus</i> | -- |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 1 | -- |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 2 | -- |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 3 | -- |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 4 | -- |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 5 | -- |
| | -- | | <i>L. velocipes</i> | -- |
| | -- | | <i>M. simplex</i> | -- |
| | -- | | <i>M. seticollis</i> | -- |
| | -- | | <i>Notonomus angustibasis</i> Sloane, 1902 | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>Notonomus carinulatus</i> (Chaudoir, 1865) | -- |
| | -- | | <i>Notonomus</i> sp. | -- |
| | -- | | <i>Notonomus crenulatus</i> Sloane, 1911 | -- |
| | -- | | <i>Notonomus miles</i> (Laporte, 1867) | -- |
| | -- | | <i>Notonomus muelleri</i> Sloane, 1902 | Moore & Wallbank, 1968; Moore, 1979 |
| | -- | | <i>Notonomus opulentus</i> (Laporte, 1867) | -- |
| | -- | | <i>Notonomus rainbowi</i> Sloane, 1902 | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>Notonomus scotti</i> Sloane, 1907 | -- |
| | -- | | <i>Notonomus triplogenioides</i> (Chaudoir, 1865) | -- |
| | -- | | <i>Notonomus variicollis</i> (Chaudoir, 1865) | -- |
| | -- | | <i>Oxycrepis</i> sp. 1 | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>Oxycrepis</i> sp. 1 | -- |
| | -- | | <i>Sarticus cyaneocinctus</i> (Chaudoir, 1865) | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>Sphodrosomus saisseti</i> Perroud, 1864 | -- |
| | Oleinska kiselina | | <i>P. californicus</i> | Attygalle et al., 2007 |
| | Palmitinska kiselina | | <i>P. californicus</i> | -- |
| | Propanska kiselina | | <i>A. parallelepipedus</i> | Lečić et al., 2014 |
| | -- | | <i>P. californicus</i> | Attygalle et al., 2007 |
| Senecioinska kiselina | <i>A. parallelepipedus</i> | Lečić et al., 2014 | | |
| -- | <i>A. ampliata</i> | Kanehisa & Kawazu, 1982 | | |
| -- | <i>G. honestus</i> | Will et al., 2000 | | |
| -- | <i>Hybothecus aequidianus</i> (Moret, 1997) | -- | | |
| -- | <i>Loxandrus</i> sp. 2 | -- | | |
| -- | <i>Loxandrus</i> sp. 5 | -- | | |
| -- | <i>M. simplex</i> | -- | | |
| -- | <i>M. coracinus</i> | -- | | |
| -- | <i>P. californicus</i> | Attygalle et al., 2007 | | |
| -- | <i>T. sturtii</i> | Moore, 1979 | | |
| Sirćetna kiselina | <i>A. ampliata</i> | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1982 | | |
| -- | <i>A. chalcites</i> | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| -- | <i>A. chalcophaea</i> | -- | | |
| -- | <i>A. gigantea</i> | -- | | |
| -- | <i>A. simplicidens</i> | -- | | |
| -- | <i>C. superba</i> | Moore & Wallbank, 1968 | | |
| -- | <i>C. sigillatus</i> | Will et al., 2000 | | |
| -- | <i>L. icarus</i> | -- | | |
| -- | <i>Loxandrus</i> sp. 1 | -- | | |
| -- | <i>Loxandrus</i> sp. 2 | -- | | |
| -- | <i>Loxandrus</i> sp. 3 | -- | | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca |
|-----|---|----------------------------|----------------------------|---|
| KAR | Sirćetna kiselina | PTE | <i>Loxandrus</i> sp. 4 | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 5 | -- |
| | -- | | <i>L. velocipes</i> | -- |
| | -- | | <i>M. simplex</i> | -- |
| | -- | | <i>M. seticollis</i> | -- |
| | -- | | <i>Oxycrepis</i> sp. 1 | -- |
| | -- | | <i>Oxycrepis</i> sp. 2 | -- |
| | -- | | <i>P. californicus</i> | Attygalle et al., 2007 |
| | -- | | <i>P. sulcitaris</i> | Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | Stearinska kiselina | | <i>P. californicus</i> | Attygalle et al., 2007 |
| | Tetradekanska (miristinska) kiselina | | <i>P. californicus</i> | -- |
| | Tiglinska kiselina | | <i>A. asperulus</i> | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>A. aenea</i> | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>A. ovalis</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>A. parallelepipedus</i> | Lečić et al., 2014 |
| | -- | | <i>A. parallelepipedus</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>A. parallelus</i> | -- |
| | -- | | <i>A. ampliata</i> | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | -- | | <i>A. chalcites</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>A. chalcophaea</i> | -- |
| | -- | | <i>A. familiaris</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>A. gigantea</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>A. similata</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>A. simplicidens</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>B. liodes</i> | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>C. superba</i> | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>C. lacordairei</i> | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>C. phylarchus</i> | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>C. melas</i> | Moore & Wallbank, 1968; Moore, 1979 |
| | -- | | <i>H. aequidianus</i> | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>L. magnus</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 2 | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 5 | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>M. elatus</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>M. simplex</i> | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>M. coracinus</i> | -- |
| | -- | | <i>M. coreanus</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>M. cuprescens</i> | -- |
| | -- | | <i>N. nox</i> | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>P. cupreus</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>P. fortipes</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>P. versicolor</i> | -- |
| | -- | | <i>Pseudabarys</i> sp. | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>P. iridescens</i> | Moore & Wallbank, 1968; Moore, 1979 |
| | -- | | <i>P. biexcisus</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>P. burmeisteri</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>P. californicus</i> | Attygalle et al., 2007 |
| | -- | | <i>P. daisenicus</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>P. diligendus</i> | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>P. eschscholtzii</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| -- | <i>P. fujimurai</i> | -- | | |
| -- | <i>P. japonicus</i> | -- | | |
| -- | <i>P. latemarginatus</i> | -- | | |
| -- | <i>P. leptis</i> | -- | | |
| -- | <i>P. longinquus</i> | -- | | |
| -- | <i>P. luctuosus</i> | Will et al., 2000 | | |
| -- | <i>P. macer</i> | Schildknecht et al., 1968a | | |
| -- | <i>P. masidai</i> | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| -- | <i>P. melanarius</i> | Schildknecht et al., 1968a | | |
| -- | <i>P. melas</i> | -- | | |
| -- | <i>P. microcephalus</i> | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| -- | <i>P. niger</i> | Schildknecht et al., 1968a | | |
| -- | <i>P. nimbatidius</i> | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| -- | <i>P. noguchii</i> | -- | | |
| -- | <i>P. rotundangulus</i> | -- | | |
| -- | <i>P. sulcitaris</i> | Kanehisa & Kawazu, 1982 | | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Literaturna referenca |
|--------------|--------------------|----------------------------|--|----------------------------|
| KAR | Tiglinska kiselina | | <i>P. yoritomus</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>R. laevilaterus</i> | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>R. miser</i> | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>T. sturtii</i> | -- |
| | -- | | <i>T. nudipes</i> | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>T. lewisii</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| KET | 2-Pentadekanon | | <i>Loxandrus</i> sp. 1 | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 2 | -- |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 3 | -- |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 4 | -- |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 5 | -- |
| | -- | | <i>L. longiformis</i> | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>Oxycrepis</i> sp. 1 | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>Oxycrepis</i> sp. 2 | -- |
| UGL | 8-Heptadeken | | <i>Pseudabarys</i> sp. | -- |
| | 9-Nonadekan | | <i>Pseudabarys</i> sp. | -- |
| | n-Dekan | | <i>A. familiaris</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>A. similata</i> | -- |
| | -- | | <i>L. icarus</i> | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 2 | -- |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 4 | -- |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 5 | -- |
| | -- | | <i>Oxycrepis</i> sp. 1 | -- |
| | -- | | <i>Oxycrepis</i> sp. 2 | -- |
| | -- | | <i>P. cupreus</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>Pseudabarys</i> sp. | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>P. burmeisteri</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>P. macer</i> | -- |
| | -- | | <i>P. melanarius</i> | -- |
| | -- | | <i>P. niger</i> | -- |
| | n-Dodekan | | <i>A. aenea</i> | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>B. liodes</i> | -- |
| | -- | | <i>M. simplex</i> | -- |
| | -- | | <i>Pseudabarys</i> sp. | -- |
| n-Heptadekan | PTE | <i>C. melas</i> | Moore & Wellbank, 1968; Moore, 1979 | |
| -- | | <i>L. velocipes</i> | Will et al., 2000 | |
| -- | | <i>M. seticollis</i> | -- | |
| -- | | <i>Pseudabarys</i> sp. | -- | |
| n-Nonadekan | | <i>Pseudabarys</i> sp. | -- | |
| n-Nonan | | <i>C. attenuata</i> | -- | |
| n-Pentadekan | | <i>C. melas</i> | Moore & Wellbank, 1968; Moore, 1979 | |
| -- | | <i>M. simplex</i> | Will et al., 2000 | |
| -- | | <i>M. seticollis</i> | -- | |
| n-Tridekan | | <i>A. aenea</i> | -- | |
| -- | | <i>A. familiaris</i> | Schildknecht et al., 1968a | |
| -- | | <i>A. similata</i> | -- | |
| -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 2 | Will et al., 2000 | |
| -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 5 | -- | |
| -- | | <i>M. simplex</i> | -- | |
| -- | | <i>M. seticollis</i> | -- | |
| -- | | <i>N. muelleri</i> | Moore & Wellbank, 1968; Moore, 1979 | |
| -- | | <i>N. opulentus</i> | -- | |
| -- | | <i>P. cupreus</i> | Schildknecht et al., 1968a | |
| -- | | <i>Pseudabarys</i> sp. | Will et al., 2000 | |
| -- | | <i>P. burmeisteri</i> | Schildknecht et al., 1968a | |
| -- | | <i>P. externepunctatus</i> | Balestrazzi et al., 1985 | |
| -- | | <i>P. macer</i> | Schildknecht et al., 1968a | |
| -- | | <i>P. melanarius</i> | -- | |
| -- | | <i>P. niger</i> | -- | |
| -- | | <i>R. miser</i> | Moore, 1979 | |
| n-Undekan | | <i>A. aenea</i> | Will et al., 2000 | |
| -- | | <i>A. familiaris</i> | Schildknecht et al., 1968a | |
| -- | | <i>A. similata</i> | -- | |
| -- | | <i>C. attenuata</i> | Will et al., 2000 | |
| -- | | <i>H. aequidianus</i> | -- | |
| -- | | <i>L. icarus</i> | -- | |
| -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 1 | -- | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca |
|--------------------------------|---|----------------------------|---|----------------------------|
| UGL | n-Undekan | PTE | <i>Loxandrus</i> sp. 2 | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 3 | -- |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 4 | -- |
| | -- | | <i>Loxandrus</i> sp. 5 | -- |
| | -- | | <i>L. longiformis</i> | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>L. velocipes</i> | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>M. simplex</i> | -- |
| | -- | | <i>M. seticollis</i> | -- |
| | -- | | <i>N. muelleri</i> | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>N. opulentus</i> | -- |
| | -- | | <i>Oxycrepis</i> sp. 1 | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>Oxycrepis</i> sp. 2 | -- |
| | -- | | <i>P. cupreus</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>Pseudabarys</i> sp. | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>P. iridescens</i> | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>P. burmeisteri</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>P. californicus</i> | Attygalle et al., 2007 |
| -- | <i>P. externepunctatus</i> | Balestrazzi et al., 1985 | | |
| -- | <i>P. macer</i> | Schildknecht et al., 1968a | | |
| -- | <i>P. melanarius</i> | -- | | |
| -- | <i>P. niger</i> | -- | | |
| HIN | 1,4-Benzohinon | | <i>Ardistomis</i> sp. | Attygalle et al., 2009 |
| | -- | | <i>Clivina basalis</i> Chaudoir, 1843 | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>Clivina fossor</i> (Linnaeus, 1758) | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>Clivina</i> sp. 1 | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Clivina</i> sp. 2 | -- |
| | -- | | <i>Semiardistomis puncticollis</i> (Dejean, 1831) | Attygalle et al., 2009 |
| | 2-Metil-1,4-benzohinon | | <i>Ardistomis</i> sp. | -- |
| | -- | | <i>Ardistomis schaumii</i> LeConte, 1857 | -- |
| | -- | | <i>C. basalis</i> | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>C. fossor</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| ALD | 2-Metoksi-3-metil-1,4-benzohinon | | <i>Clivina</i> sp. 1 | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Clivina</i> sp. 2 | -- |
| | -- | | <i>S. puncticollis</i> | Attygalle et al., 2009 |
| EST | 2-Hidroksi-6-metilbenzoat | | <i>C. fossor</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| KAR | 2-Heksenska kiselina | SCA | <i>Dyschirius wilsoni</i> Sloane, 1923 | Moore & Brown, 1979 |
| | 2-Metilbutirična kiselina | | <i>D. wilsoni</i> | -- |
| | 3,5-Heksadienska kiselina | | <i>Schizogenius lineolatus</i> (Say, 1823) | Will et al., 2000 |
| | 3-Heksenska kiselina | | <i>Pasimachus subsulcatus</i> Say, 1823 | Davidson et al., 1989 |
| | 3-Metilbutirična (izovalerinska) kiselina | | <i>S. lineolatus</i> | Will et al., 2000 |
| | 4-Metilpentanska (izokapronska) kiselina | | <i>S. lineolatus</i> | -- |
| | Angelinska kiselina | | <i>P. subsulcatus</i> | Davidson et al., 1989 |
| | -- | | <i>Philoscaphus tuberculatus</i> (MacLeay, 1863) | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>Carenum bonellii</i> Brullé, 1835 | -- |
| | -- | | <i>Carenum interruptum</i> MacLeay, 1865 | -- |
| | -- | | <i>Carenum tinctilatum</i> (Newman, 1838) | -- |
| | -- | | <i>P. subsulcatus</i> | Davidson et al., 1989 |
| | -- | | <i>Scarites acutidens</i> Chaudoir, 1855 | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Scarites aterrimus</i> Morawitz, 1863 | -- |
| | -- | | <i>Scarites subterraneus</i> Fabricius, 1775 | Attygalle et al., 1991a |
| -- | <i>Scarites sulcatus</i> Olivier, 1795 | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| -- | <i>Scarites terricola</i> Bonelli, 1813 | -- | | |
| Etakrilna kiselina | <i>Laccoperum foveigerum</i> (Chaudoir, 1868) | Moore & Wallbank, 1968 | | |
| Heksanska (kapronska) kiselina | <i>L. foveigerum</i> | -- | | |
| Izobutirična kiselina | <i>P. subsulcatus</i> | Davidson et al., 1989 | | |
| -- | <i>S. subterraneus</i> | Attygalle et al., 1991a | | |
| Izokrotonska kiselina | <i>C. bonellii</i> | Moore & Wallbank, 1968 | | |
| -- | <i>C. interruptum</i> | -- | | |
| -- | <i>C. tinctilatum</i> | -- | | |
| -- | <i>L. foveigerum</i> | -- | | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca |
|--|---|-------------------------|---|----------------------------------|
| KAR | Izokrotonska kiselina | SCA | <i>P. tuberculatus</i> | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>S. acutidens</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>S. aterrimus</i> | -- |
| | -- | | <i>S. subterraneus</i> | Attygalle et al., 1991a |
| | -- | | <i>S. sulcatus</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>S. terricola</i> | -- |
| | Krotonska kiselina | | <i>L. foveigerum</i> | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>P. tuberculatus</i> | -- |
| | -- | | <i>S. subterraneus</i> | Attygalle et al., 1991a |
| | -- | | <i>S. terricola</i> | Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | Metakrilna kiselina | | <i>C. bonellii</i> | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>C. interruptum</i> | -- |
| | -- | | <i>C. tinctilatum</i> | -- |
| | -- | | <i>L. foveigerum</i> | -- |
| | -- | | <i>Pasimachus californicus</i> Chaudoir, 1850 | McCullough, 1969c |
| | -- | | <i>Pasimachus duplicatus</i> LeConte, 1853 | -- |
| | -- | | <i>Pasimachus elongatus</i> LeConte, 1846 | McCullough, 1972a |
| | -- | | <i>P. subsulcatus</i> | Davidson et al., 1989 |
| | -- | | <i>P. tuberculatus</i> | Moore & Wallbank, 1968 |
| | -- | | <i>S. acutidens</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>S. aterrimus</i> | -- |
| | -- | | <i>S. subterraneus</i> | Attygalle et al., 1991a |
| | -- | | <i>S. sulcatus</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| -- | <i>S. terricola</i> | -- | | |
| Senecioinska kiselina | <i>P. subsulcatus</i> | Davidson et al., 1989 | | |
| Tiglinska kiselina | <i>C. tinctilatum</i> | Moore & Wallbank, 1968 | | |
| -- | <i>L. foveigerum</i> | -- | | |
| -- | <i>P. subsulcatus</i> | Davidson et al., 1989 | | |
| -- | <i>P. tuberculatus</i> | Moore & Wallbank, 1968 | | |
| -- | <i>S. acutidens</i> | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| -- | <i>S. aterrimus</i> | -- | | |
| -- | <i>S. subterraneus</i> | Attygalle et al., 1991a | | |
| -- | <i>S. sulcatus</i> | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| -- | <i>S. terricola</i> | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| <i>trans</i> -2-Heksenska kiselina | <i>C. bonellii</i> | Moore & Wallbank, 1968 | | |
| -- | <i>L. foveigerum</i> | -- | | |
| KET | 2-Heptanon | | <i>D. wilsoni</i> | Moore, 1979; Moore & Brown, 1979 |
| | 2-Pentanon | | <i>D. wilsoni</i> | -- |
| MON | Eukaliptol | | <i>A. schaumii</i> | Attygalle et al., 2009 |
| | <i>p</i> -Cimen | | <i>Ardistomis</i> sp. | -- |
| | -- | | <i>S. puncticollis</i> | -- |
| | R-limonen | | <i>Ardistomis</i> sp. | -- |
| | -- | | <i>A. schaumii</i> | -- |
| | -- | | <i>S. puncticollis</i> | -- |
| | S-limonen | | <i>Ardistomis</i> sp. | -- |
| | -- | | <i>A. schaumii</i> | -- |
| -- | | <i>S. puncticollis</i> | -- | |
| Sabinen | | <i>S. puncticollis</i> | -- | |
| β -Felandren | | <i>S. puncticollis</i> | -- | |
| β -Pinen | | <i>S. puncticollis</i> | -- | |
| ALD | Benzaldehid | | <i>Pheggomisetes globiceps</i> Buresch, 1925 | Vesović et al., 2015 |
| -- | Salicilaldehid | | <i>Asaphidion flavipes</i> (Linnaeus, 1761) | Schildknecht et al., 1968a |
| -- | | | <i>Bembidion quadrimaculatum</i> (Linnaeus, 1761) | -- |
| FEN | <i>p</i> -Krezol | | <i>P. globiceps</i> | Vesović et al., 2015 |
| KAR | 2-Metilbutirična kiselina | | <i>Archipatrobus flavipes</i> (Motschulsky, 1864) | Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | 3-Metilbutirična (izovalerinska) kiselina | | <i>A. flavipes</i> | -- |
| | -- | | <i>Asaphidion semilucidum</i> (Motschulsky, 1862) | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Metallina lampros</i> (Herbst, 1784) | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>Ocydromus andreae</i> (Fabricius, 1787) | -- |
| | -- | | <i>P. globiceps</i> | Vesović et al., 2015 |
| | -- | | <i>Tachys sericans</i> Bates, 1873 | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Trechoblemus postilenatus</i> (Bates, 1873) | -- |
| 4-Metilpentanska (izokapronska) kiselina | | <i>P. globiceps</i> | Vesović et al., 2015 | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca |
|--------------------------------------|-----------------------------------|---|---|---|
| KAR | Angelinska ili etakrilna kiselina | TRE | <i>A. flavipes</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | Benzoeva kiselina | | <i>Duvalius milutini</i> S. Ćurčić, Vrbica, Antić and B. Ćurčić, 2014 | Vesović et al., 2015 |
| | -- | | <i>P. globiceps</i> | -- |
| | Butirna kiselina | | <i>A. semilucidum</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>P. globiceps</i> | Vesović et al., 2015 |
| | Dekanska (kaprinska) kiselina | | <i>D. milutini</i> | -- |
| | Dodekanska (laurinska) kiselina | | <i>D. milutini</i> | -- |
| | Heksanska (kaprinska) kiselina | | <i>D. milutini</i> | -- |
| | -- | | <i>P. globiceps</i> | -- |
| | Izobutirična kiselina | | <i>A. flavipes</i> | Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | -- | | <i>M. lampros</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>O. andreae</i> | -- |
| | -- | | <i>P. globiceps</i> | Vesović et al., 2015 |
| | -- | | <i>T. sericans</i> | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>T. postilenatus</i> | -- |
| | Krotonska kiselina | | <i>A. flavipes</i> | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | Linoleinska kiselina | | <i>P. globiceps</i> | Vesović et al., 2015 |
| | Metakrilna kiselina | | <i>A. flavipes</i> | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1982 |
| | -- | | <i>Bembidion lissonotum</i> Bates, 1873 | Kanehisa & Murase, 1977 |
| | -- | | <i>Bembidion morawitzi</i> Csiki, 1928 | -- |
| | -- | | <i>Bembidion semilunium</i> Netolitzky, 1914 | -- |
| | -- | | <i>Bembidion stenoderum</i> Bates, 1873 | -- |
| | -- | | <i>Diplous depressus</i> (Gebler, 1829) | -- |
| | -- | | <i>Diplous sibiricus</i> (Motschulsky, 1844) | -- |
| | -- | | <i>Patrobus longicornis</i> (Say, 1823) | Will et al., 2000 |
| | -- | | <i>Perileptus</i> sp. | Moore, 1979 |
| | Nonanska (pelargonska) kiselina | | <i>D. milutini</i> | Vesović et al., 2015 |
| | Oleinska kiselina | | <i>D. milutini</i> | -- |
| | -- | | <i>P. globiceps</i> | -- |
| | Palmitinska kiselina | | <i>D. milutini</i> | -- |
| | -- | | <i>P. globiceps</i> | -- |
| | Pentanska (valerinska) kiselina | | <i>A. flavipes</i> | Schildknecht et al., 1968a |
| | -- | | <i>B. quadrimaculatum</i> | -- |
| Propionska kiselina | <i>P. globiceps</i> | Vesović et al., 2015 | | |
| Senecioinska kiselina | <i>A. flavipes</i> | Kanehisa & Kawazu, 1982 | | |
| Sirćetna kiselina | <i>A. flavipes</i> | -- | | |
| -- | <i>P. longicornis</i> | Will et al., 2000 | | |
| -- | <i>P. globiceps</i> | Vesović et al., 2015 | | |
| Stearinska kiselina | <i>D. milutini</i> | -- | | |
| -- | <i>P. globiceps</i> | -- | | |
| Tetradekanska (miristinska) kiselina | <i>D. milutini</i> | -- | | |
| -- | <i>P. globiceps</i> | -- | | |
| Tiglinska kiselina | <i>A. flavipes</i> | Kanehisa & Murase, 1977; Kanehisa & Kawazu, 1982 | | |
| -- | <i>B. lissonotum</i> | Kanehisa & Murase, 1977 | | |
| -- | <i>B. morawitzi</i> | -- | | |
| -- | <i>B. semilunium</i> | -- | | |
| -- | <i>B. stenoderum</i> | -- | | |
| -- | <i>D. depressus</i> | -- | | |
| -- | <i>D. sibiricus</i> | -- | | |
| -- | <i>P. longicornis</i> | Will et al., 2000 | | |
| -- | <i>Perileptus</i> sp. | Moore, 1979 | | |
| UGL | 11-Metilheptakozan | <i>P. globiceps</i> | Vesović et al., 2015 | |
| | 3-Etiltetraheptakozan | <i>P. globiceps</i> | -- | |
| | Heptakozadien (izomer 1) | <i>P. globiceps</i> | -- | |
| | Heptakozadien (izomer 2) | <i>P. globiceps</i> | -- | |
| | Heptakozan | <i>P. globiceps</i> | -- | |
| <i>n</i> -Heksakozan | <i>P. globiceps</i> | -- | | |

Tabela 14 – Nastavak.

| KJ | Naziv jedinjenja | PP | Vrsta | Referenca |
|-----|-------------------------|-----|-----------------------|----------------------|
| UGL | <i>n</i> -Oktakozan | TRE | <i>P. globiceps</i> | Vesović et al., 2015 |
| | Nonakozadien (izomer 1) | | <i>P. globiceps</i> | -- |
| | Nonakozadien (izomer 2) | | <i>P. globiceps</i> | -- |
| | Nonakozadien (izomer 3) | | <i>P. globiceps</i> | -- |
| | Nonakozapentaen | | <i>P. globiceps</i> | -- |
| | Nonakozatetraen | | <i>P. globiceps</i> | -- |
| | Nonakozen | | <i>P. globiceps</i> | -- |
| | <i>n</i> -Pentakozan | | <i>P. globiceps</i> | -- |
| | <i>n</i> -Tridekan | | <i>Perileptus</i> sp. | Moore, 1979 |
| | -- | | <i>P. globiceps</i> | Vesović et al., 2015 |
| | <i>n</i> -Undekan | | <i>P. globiceps</i> | -- |
| | Pentakozen | | <i>P. globiceps</i> | -- |

6. ZAKLJUČCI

U ovoj doktorskoj disertaciji analizirana je građa pigidijalnih žlezda 23 vrste trčuljaka iz 11 rodova i četiri potporodice pomoću klasične svetlosne mikroskopije na morfo-anatomskom i histološkom nivou. Delovi pigidijalnog žlezdanog aparata se generalno razlikuju na nivou potporodice, tribusa, pa čak i podtribusa u nekim slučajevima. Najveću indikativnost imaju izgled rezervoara, kao i oblik i broj sekretornih lobusa, dok građa transportnih delova predstavlja delimično indikativan anatomski karakter (građa eferentnog kanala, kao i veza glavnog sabirnog i eferentnog kanala sa rezervoarom). Iako je primena svetlosne mikroskopije sasvim dovoljna za osnovnu karakterizaciju morfo-anomskih pojedinosti u građi pigidijalnih žlezda kod trčuljaka, upotreba naprednijih i skupljih metoda, kao što su elektronska i dvofotonska fluorescentna mikroskopija, svakako je poželjna u cilju boljeg poznavanja ultrastrukture pomenutih žlezda. Mehanizmi oslobađanja sekreta, kao i struktura pigidijalnih žlezda kod trčuljaka, poseduju potencijal za upotrebu i u budućim pionirskim biomimetičkim istraživanjima.

Metodom gasne hromatografije i masene spektrometrije analiziran je hemijski sastav sekreta pigidijalnih žlezda 12 odabranih vrsta trčuljaka iz šest rodova i četiri potporodice, pri čemu je detektovano ukupno 52 različita jedinjenja. Registrovani su aldehidi (dva), alkoholi (dva), estri (tri), fenoli (jedan), karboksilne kiseline (24) i ugljovodonici (19). Od aldehida, identifikovani su benzaldehid (kod *P. globiceps*) i salicilaldehid (kod *C. sycophanta*). Od alkohola, identifikovani su *n*-butanol (kod *C. intricatus*) i dodekanol (kod *L. punctatus*). Identifikovani estri su decil acetat, undecil acetat i dodecil acetat, sva tri u sekretu *L. punctatus*. Jedini predstavnik fenola identifikovan u sekretima odabranih vrsta trčuljaka je *p*-krezol (kod *P. globiceps*). Jedno detektovano jedinjenje kod vrste *C. intricatus* ostalo je neidentifikovano. Karboksilne kiseline su najzastupljenija grupa jedinjenja kod studiranih vrsta. Izolovane su mravlja, sirćetna, propanska, izobutirična, butirična, 2-metilbutirična, 3-metilbutirična, 4-metilpentanska, metakrilna, krotionska, senecioinska, tiglinska, benzoeva, angelinska, 2-heksenska, heksanska, nonanska, dekanska, dodekanska, tetradekanska, palmitinska, stearinska, oleinska i linoleinska kiselina. Karboksilne kiseline su identifikovane kod svih analiziranih vrsta u ovom radu. Ugljovodonici čine značajan deo sekreta kod *L. punctatus* i *P. globiceps*, kod kojih je identifikovano devet alkana i 10 alkena: undekan,

tridekan, 7-heksildokozan, 9-metiltetrakozan, pentakozan, pentakozen, 3-etiltetrakozan, heksakozan, 11-metilheptakozan, heptakozen, heptakozadien (2 izomera), oktakozan, nonakozen, nonakozadien (3 izomera), nonakozatetraen i nonakozapentaen. Na osnovu urađenih analiza, moguće je izneti zaključak da su karboksilne kiseline dominantna grupa jedinjenja u sekretima odabranih vrsta. Naime, kod dve trećine analiziranih vrsta trčuljaka (osam od 12) sekrete isključivo sačinjavaju komponente ove klase jedinjenja. To je i u skladu sa takozvanom „hemijskom anatomijom“ (Schildknecht et al., 1964; Kanehisa & Murase, 1977), koja podrazumeva povezanost oblika sekretornih lobusa sa glavnim komponentama sekreta, jer su sekretorni lobusi kod većine analiziranih vrsta globularni ili blago elipsoidni. Izuzetak je vrsta roda *Pheggomisetes*, kod koje je prisutan ekstremno izdužen oblik ovih struktura (Decou & Botosaneanu, 1964; Juberthie & Decu, 1968), što ukazuje na produkciju fenolnih komponenti, tako da je moguće da *p*-krezol, inače zabeležen u maloj koncentraciji, predstavlja jedan od važnijih konstituenata sekreta *P. globiceps*. Najveći broj dugolančanih ugljovodonika je identifikovan u sekretu visokoevoluirane vrste *P. globiceps*. Zbog specifičnosti uzorkovanja (sitne jedinke nežnog tela koje nisu mogle da se prenose u laboratoriju, pa je uzorkovanje vršeno mućkanjem vijalica sa živim jedinkama u koje je stavljen organski rastvarač nakon izbacivanja jedinki), postoji mogućnost da pojedina jedinjenja iz ove klase ne vode poreklo od sekreta pigidijalnih žlezda, već da potiču najverovatnije od kutikule.

Varijacije u kvantitativnom sastavu sekreta su uočene kod svih analiziranih vrsta. Pokazane su i kvalitativne razlike u sastavu sekreta jedne vrste (*C. intricatus*) na primeru dve udaljene populacije. Što se tiče uspostavljanja potencijalnih hemotaksonomskih karaktera, iako je još rano o tome ozbiljno diskutovati usled fragmentarnosti podataka za celu porodicu, gotovo je izvesno da je upotreba ovih karaktera veoma ograničena ispod nivoa podtribusa, a u mnogim slučajevima i na višim taksonomskim nivoima (tribusi, pa čak i potporodice). Primer za ovu tvrdnju su sekreti pigidijalnih žlezda predstavnika potporodica Carabinae i Pterostichinae, u čiji sastav ulaze identične karboksilne kiseline. S druge strane, kod predstavnika potporodice Carabinae (u ovom slučaju, tribusa Carabini), univerzalno je prisutno združeno detektovanje metakrilne i tiglinske kiseline. Salicilaldehid je jedinjenje koje može da posluži kao hemotaksonomski marker jer njegovo prisustvo/odsustvo ukazuje na jasno

filogenetsko razgraničenje u tribusu (prisutno isključivo kod vrsta podtribusa Calosomatina, dok kod Carabina odsustvuje). Poredeći hemijski sastav sekreta visokoevoluiranih kavernikolnih predstavnika potporodice Trechinae i epigejskih srodnika, jasno je da je njihov odvojen evolucionarni put išao i u pravcu generisanja drugačijih (najčešće složenijih) hemoekoloških profila.

7. LITERATURA

Adachi, Y., Kanehisa, K. & Tsumuki, H. (1985). Catabolic formation of methacrylic acid and tiglic acid from the branched chain amino acids in the pygidial defensive glands of *Carabus yaconinus* Bates (Coleoptera: Carabidae). *Applied Entomology and Zoology*, 20 (4): 492–493. <https://doi.org/10.1303/aez.20.492>

Aldrich, J. R. (1988). Chemical ecology of the Heteroptera. *Annual Review of Entomology*, 33: 211–238. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.33.010188.001235>

Aneshansley, D. J., Eisner, T., Widom, J. M. & Widom, B. (1969). Biochemistry at 100°C: explosive secretory discharge of bombardier beetles (*Brachinus*). *Science*, 165 (3888): 61–63. <https://doi.org/10.1126/science.165.3888.61>

Arndt, E. (1998). Phylogenetic investigation of Carabidae (Coleoptera) using larval characters. pp. 171–190. In: Ball, G. E., Casale, A. & Vigna Taglianti, A. (Eds.): *Phylogeny and Classification of Caraboidea (Coleoptera: Adephaga)*. *Proceedings of the XX International Congress of Entomology (28 August 1996, Florence, Italy)*. Museo regionale di scienze naturali, Torino, 543 pp.

Attygalle, A. B., Eisner, T. & Meinwald, J. (1991a). Biosynthesis of methacrylic and isobutyric acids in a carabid beetle, *Scarites subterraneus*. *Tetrahedron Letters*, 32: 4849–4852. [https://doi.org/10.1016/S0040-4039\(00\)93477-4](https://doi.org/10.1016/S0040-4039(00)93477-4)

Attygalle, A. B., Meinwald, J. & Eisner, T. (1992). Defensive secretion of a carabid beetle, *Helluomorphoides clairvillei*. *Journal of Chemical Ecology*, 18 (3): 489–498. <https://doi.org/10.1007/BF00994247>

Attygalle, A. B., Meinwald, J., Liebherr, J. K. & Eisner, T. (1991b). Sexual dimorphism in the defensive secretion of a carabid beetle. *Experientia*, 47 (3): 296–299. <https://doi.org/10.1007/BF01958165>

Attygalle, A. B., Wu, X., Maddison, D. R. & Will, K. W. (2009). Orange/lemon-scented beetles: opposite enantiomers of limonene as major constituents in the defensive secretion of related carabids. *Naturwissenschaften*, 96: 1443–1449. <https://doi.org/10.1007/s00114-009-0596-8>

Attygalle, A. B., Wu, X., Ruzicka, J., Rao, S., Garcia, S., Herath, K., Meinwald, J., Maddison, D. R. & Will, K. W. (2004). Defensive chemicals of two species of *Trachypachus* Motschulski. *Journal of Chemical Ecology*, 30 (3): 577–588. <https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000018630.79922.94>

Attygalle, A. B., Wu, X. & Will, K. W. (2007). Biosynthesis of tiglic, ethacrylic and 2-methylbutyric acids in a carabid beetle, *Pterostichus (Hypherpes) californicus*. *Journal of Chemical Ecology*, 33: 963–970. <https://doi.org/10.1007/s10886-007-9276-3>

Balestrazzi, E., Dazzini Valcurone, M. L., De Bernardi, M., Vidari, G., Vita-Finzi, P. & Mellerio, G. (1985). Morphological and chemical studies on the pygidial defence glands of some Carabidae (Coleoptera). *Naturwissenschaften*, 72 (9): 482–484. <https://doi.org/10.1007/BF00441073>

Benn, M. H., Lencucha, A., Maxie, S. & Telang, S. A. (1973). The pygidial defensive secretion of *Carabus taedatus*. *Journal of Insect Physiology*, 19 (11): 2173–2176. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(73\)90132-7](https://doi.org/10.1016/0022-1910(73)90132-7)

Beutel, R. G., Balke, M. & Steiner Jr, W. E. (2006). The systematic position of Meruidae (Coleoptera, Adephaga) and the phylogeny of the smaller aquatic adephagan beetle families. *Cladistics*, 22 (2): 102–131. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2006.00092.x>

Beutel, R. G. & Haas, A. (1996). Phylogenetic analysis of larval and adult characters of Adephaga (Coleoptera) using cladistic computer programs. *Insect Systematics & Evolution*, 27 (2): 197–205. <https://doi.org/10.1163/187631296X00043>

Beutel, R. G., Ribera, I. & Bininda-Emonds, O. R. P. (2008). A genus-level supertree of Adephaga (Coleoptera). *Organisms Diversity & Evolution*, 7 (4): 255–269. <https://doi.org/10.1016/j.ode.2006.05.003>

Bleich, O. E. (1928). Thanatose und Hypnose bei Coleopteren. Experimentelle Untersuchungen. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 10 (1): 1–61. <https://doi.org/10.1007/BF00419278>

- Blum, M. S. (1981). *Chemical Defenses of Arthropods*. Academic Press, New York, 562 pp. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-108380-9.X5001-7>
- Blum, M. S. (1987). Biosynthesis of arthropod exocrine compounds. *Annual Review of Entomology*, 32: 381–413. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.32.010187.002121>
- Blum, M. S. (1996). Semiochemical parsimony in the Arthropoda. *Annual Review of Entomology*, 41: 353–374. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.002033>
- Blum, M. S., Jones, T. H., House, G. J. & Tschinkel, W. R. (1981). Defensive secretions of tiger beetles: cyanogenetic basis. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 69 (4): 903–904. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(81\)90405-3](https://doi.org/10.1016/0305-0491(81)90405-3)
- Bonacci, T., Brandmayr, P., Zetto, T., Perrotta, I. D., Guarino, S., Peri, E. & Colazza, S. (2011). Volatile compounds released by disturbed and undisturbed adults of *Anchomenus dorsalis* (Coleoptera, Carabidae, Platynini) and structure of the pygidial gland. *ZooKeys*, 81: 13–25. <http://doi.org/10.3897/zookeys.81.1122>
- Bossert, W. H. & Wilson, E. O. (1963). The analysis of olfactory communication among animals. *Journal of Theoretical Biology*, 5 (3): 443–469. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(63\)90089-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(63)90089-4)
- Brajković, M. & Ćurčić, S. (2008). *Opšta entomologija*. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd, 311 pp.
- Brossut, R. (1983). Allomonal secretions in cockroaches. *Journal of Chemical Ecology*, 9 (1): 143–158. <https://doi.org/10.1007/BF00987778>
- Brown, W. L., Eisner, T. & Whittaker, W. H. (1970). Allomones and kairomones: transspecific chemical messengers. *BioScience*, 20 (1): 21–22. <https://doi.org/10.2307/1294753>
- Casale, A. (1988). *Revisione degli Sphodrini (Coleoptera, Carabidae, Sphodrini)*. Monografie V. Museo regionale di scienze naturali, Torino, 1024pp.

- Casale, A., Sturani, M. & Vigna Taglianti, A. (1982). *Coleoptera. Carabidae I. Introduzione, Paussinae, Carabinae. Fauna d'Italia*. Calderini. Bologna, 499 pp.
- Casnati, G., Pavan, M. & Ricca, A. (1965). Sulla costituzione del veleno dell'insetto *Calosoma sycophanta* L. (Coleoptera Carabidae). *Annales de la Société entomologique de France (N. S.)*, 1: 705–710.
- Claridge, M. F. (1974). Stridulation and defensive behaviour in the ground beetle, *Cychrus caraboides* (L.). *Physiological Entomology*, 49 (1): 7–15.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1974.tb00062.x>
- Crowson, R. A. (1967). *The Natural Classification of the Families of Coleoptera*. Classey, Hampton, 187 pp.
- Culver, D. C. & Pipan, T. (2009). *The biology of caves and other subterranean habitats*. Oxford University Press, Oxford, 272pp.
- Ćurčić, S. B. (2003). *Raznovrsnost, uporedno-morfološka, razvojna i filogenetska svojstva familije Carabidae (Coleoptera, Insecta) u Srbiji*. Magistarska teza. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd, 291 pp.
- Ćurčić, S. B. (2005). *Uporedno-morfološka svojstva, razviće i filogenija nekih zemljišnih i pećinskih tvrdokrilaca (Carabidae i Cholevidae = Leiodidae, Coleoptera) u Srbiji*. Doktorska disertacija. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd, 386 pp.
- Ćurčić, S. B., Brajković, M. M. & Ćurčić, B. P. M. (2007). *The carabids of Serbia*. Institute of Zoology, Faculty of Biology, University of Belgrade; Committee for Karst and Speleology, Serbian Academy of Sciences and Arts; Department of Conservation Biology, Vegetation- and Landscape Ecology, Faculty of Life Sciences, University of Vienna and UNESCO MAB Committee of Serbia, Belgrade-Vienna, 1083pp.
- Ćurčić, S. B., Schönmann, H., Brajković, M. M., Ćurčić, B. P. M. & Tomić, V. T. (2004). On a new cave-dwelling beetle (Trechinae, Carabidae) from Serbia. *Archives of Biological Sciences, Belgrade*, 56 (3-4): 109–113.
<https://doi.org/10.2298/ABS0404109C>

- Ćurčić, S. B., Vrbica, M. D., Antić, D. Ž., Marković, Đ., Petković, M. & Ćurčić, B. P. M. (2014). Three new cave-dwelling trechine ground beetles from Eastern and Southeastern Serbia (Coleoptera: Carabidae: Trechinae). *Archives of Biological Sciences, Belgrade*, 66 (1): 415–427. <https://doi.org/10.2298/ABS1401415C>
- Darlington Jr, P. J. (1950). Paussid beetles. *Transactions of the American Entomological Society*, 76 (2): 47–142. <https://www.jstor.org/stable/25077613>
- Davidson, B. S., Eisner, T., Witz, B. & Meinwald, J. (1989). Defensive secretion of the carabid beetle *Pasimachus subsulcatus*. *Journal of Chemical Ecology*, 15 (6): 1689–1697. <https://doi.org/10.1007/BF01012258>
- Dazzini Valcurone, M. & Pavan, M. (1980). Glandole pigdiali e secrezioni difensive dei Carabidae (Insecta Coleoptera). *Pubblicazioni dell'Istituto di entomologia dell'Università di Pavia*, 12: 1–36.
- Dazzini Valcurone, M. & Vita Finzi, P. (1974). Chemically known constituents of arthropod defensive secretions. *Atti della Accademia Nazionale dei Lincei, Memorie della Classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali*, 12: 109–146.
- Dean, J., Aneshansley, D. J., Edgerton, H. E. & Eisner, T. (1990). Defensive spray of the bombardier beetle: a biological pulse jet. *Science*, 248 (4960): 1219–1221 <https://doi.org/10.1126/science.2349480>
- Decou, V. & Botosaneanu, L. (1964). Quelques données relatives à l'anatomie de *Pheggomisetes bureschi* Knirsch (Coleoptera, Trechinae). *Annales de Spéléologie*, 19: (4): 759–768.
- Dettner, K. (1987). Chemosystematics and evolution of beetle chemical defences. *Annual Review of Entomology*, 32 (1): 17–48. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.32.010187.000313>
- Dettner, K. & Böhner, M. (2009). Die Pygidialdrüse der Wassertreter (Coleoptera: Haliplidae): Morphologie, Chemie, Funktion und phylogenetische Bedeutung. *Contributions to Natural History*, 12: 437–460.

- Dettner, K. & Reissenweber, F. (1991). The defensive secretion of Omaliinae and Proteininae (Coleoptera: Staphylinidae): its chemistry, biological and taxonomic significance. *Biochemical Systematics and Ecology*, 19 (4): 291–303. [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(91\)90017-T](https://doi.org/10.1016/0305-1978(91)90017-T)
- Dettner, K. & Schwinger, G. (1982). Defensive secretions of three Oxytelinae rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae). *Journal of Chemical Ecology*, 8 (11): 1411–1420. <https://doi.org/10.1007/BF01403104>
- Di Giulio, A., Muzzi, M. & Romani, R. (2015). Functional anatomy of the explosive defensive system of bombardier beetles (Coleoptera, Carabidae, Brachininae). *Arthropod Structure & Development*, 44 (5): 468–490. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2015.08.013>
- Dierckx, F. (1899). Structure et fonctionnement de la grande défensive chez genre *Brachynus*: note à propos des observations de M. Bordas. *Zoologischer Anzeiger*, 22: 154–157.
- Dierckx, F. (1901). Les glandes pygidiennes des Coléoptères (seconde mémoire): Carabides (Bombardiers, etc.), Paussides, Cicindelides, Staphylinides. *La Cellule*, 18: 255–310.
- Eisner, T. (1970). Chemical defense against predation in arthropods. pp. 157–217. In: Sondheimer, E. & Simeone, J. B. (Eds.): *Chemical Ecology*. Academic Press, New York-London, 536 pp.
- Eisner, T. & Aneshansley, D. J. (1999). Spray aiming in the bombardier beetle: photographic evidence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96 (17): 9705–9709. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.17.9705>
- Eisner, T., Aneshansley, D. J., del Campo, M. L., Eisner, M., Frank, J. H., Deyrup, M. (2006). Effect of bombardier beetle spray on a wolf spider: repellency and leg autotomy. *Chemoecology*, 16 (4): 185–189. <https://doi.org/10.1007/s00049-006-0346-8>

- Eisner, T., Aneshansley, D. J., Eisner, M., Attygalle, A. B., Alsop, D. W. & Meinwald, J. (2000a). Spray mechanism of the most primitive bombardier beetle (*Metrius contractus*). *The Journal of Experimental Biology*, 203: 1265–1275.
- Eisner, T., Aneshansley, D. J., Yack, J., Attygalle, A. B. & Eisner, M. (2001). Spray mechanism of crepidogastrine bombardier beetles (Carabidae; Crepidogastrini). *Chemoecology*, 11 (4): 209–219. <https://doi.org/10.1007/PL00001853>
- Eisner, T., Attygalle, A. B., Eisner, M., Aneshansley, D. J. & Meinwald, J. (1991). Chemical defense of a primitive Australian bombardier beetle (Carabidae): *Mystropomus regularis*. *Chemoecology*, 2 (1): 29–34. <https://doi.org/10.1007/BF01240663>
- Eisner, T., Ball, G. E., Roach, B., Aneshansley, D. J., Eisner, M., Blankespoor, C. L. & Meinwald, J. (1989). Chemical defense of an ozaenine bombardier beetle from New Guinea. *Psyche*, 96 (3-4): 153–160. <https://doi.org/10.1155/1989/31512>
- Eisner, T., Hurst, J. J. & Meinwald, J. (1963a). Defense mechanisms of arthropods. XI. The structure, function, and phenolic secretions of the glands of a chordeumoid millipede and a carabid beetle. *Psyche*, 70 (2): 94–116. <https://doi.org/10.1155/1963/69817>
- Eisner, T., Jones, T. H., Aneshansley, D. J., Tschinkel, W. R., Silberglid, R. E. & Meinwald, J. (1977). Chemistry of defensive secretions of bombardier beetles (Brachinini, Metriini, Ozaenini, Paussini). *Journal of Insect Physiology*, 23 (11-12): 1383–1386. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(77\)90162-7](https://doi.org/10.1016/0022-1910(77)90162-7)
- Eisner, T. & Meinwald, J. (1966). Defensive secretions of arthropods. *Science*, 153 (3742), 1341–1350. <https://10.1126/science.153.3742.1341>
- Eisner, T. & Meinwald, J. (Eds.) (1995). *Chemical Ecology: The Chemistry of Biotic Interaction*. National Academy Press, National Academy of Sciences, Washington, DC, 214 pp. <https://doi.org/10.17226/4979>
- Eisner, T., Meinwald, Y. C., Alsop, D. W. & Carrel, J. E. (1968). Defense mechanisms of arthropods. XXI. Formic acid and *n*-nonyl acetate in the defensive spray of two

species of *Helluomorphoides*. *Annals of the Entomological Society of America*, 61 (3): 610–613. <https://doi.org/10.1093/aesa/61.3.610>

Eisner, T., Rossini, C. & Eisner, M. (2000b). Chemical defense of an earwig (*Doru taeniatum*). *Chemoecology*, 10 (2): 81–87. <https://doi.org/10.1007/s000490050011>

Eisner, T., Swithenbank, C. & Meinwald, J. (1963b). Defense mechanisms of arthropods. VIII. Secretion of salicylaldehyde by a carabid beetle. *Annals of the Entomological Society of America*, 56 (1): 37–41. <https://doi.org/10.1093/aesa/56.1.37>

El-Sayed, A. M. (2018). The Pherobase: Database of Pheromones and Semiochemicals. <http://www.pherobase.com>

Erwin, T. L. (1985). The taxon pulse: a general pattern of lineage radiation and extinction among carabid beetles. pp. 437–472. *In*: Ball, G. E. (Ed.): *Taxonomy, Phylogeny and Zoogeography of Beetles and Ants*. W. Junk, Dordrecht-Boston, 514 pp.

Ewen, A. B. (1962). An improved aldehyde fuchsin staining technique for neurosecretory products in insects. *Transactions of the American Microscopical Society*, 81 (1): 94–96. <https://doi.org/10.2307/3223949>

Forsyth, D. J. (1968). The structure of the defence glands in the Dytiscidae, Noteridae, Haliplidae and Gyrinidae (Coleoptera). *Transactions of the Zoological Society of London*, 120 (6): 159–181. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1968.tb00352.x>

Forsyth, D. J. (1970a). The structure of the defence glands of the Cicindelidae, Amphizoidae, and Hygrobiidae (Insecta: Coleoptera). *Journal of Zoology*, 160 (1): 51–69. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1970.tb02897.x>

Forsyth, D. J. (1970b). The ultrastructure of the pygidial defence glands of *Pterostichus madidus* F. *Journal of Morphology*, 131 (4): 397–416. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051310404>

Forsyth, D. J. (1972). The structure of pygidial defence glands of Carabidae (Coleoptera). *Transactions of the Zoological Society of London*, 32 (4): 249–309. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1972.tb00029.x>

- Gasch, T., Schott, M., Wehrenfennig, C., Düring, R.-A. & Vilcinskis, A. (2013). Multifunctional weaponry: the chemical defenses of earwigs. *Journal of Insect Physiology*, 59 (12): 1186–1193. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2013.09.006>
- Giglio, A., Brandmayr, P., Dalpozzo, R., Sindona, G., Tagarelli, A., Talarico, F., Zetto Brandmayr, T. & Ferrero, E. A. (2009). The defensive secretion of *Carabus lefebvrei* Dejean, 1826 pupa (Coleoptera, Carabidae): gland ultrastructure and chemical identification. *Microscopy Research and Technique*, 72 (5): 351–361. <https://doi.org/10.1002/jemt.20660>
- Giglio, A., Brandmayr, P., Talarico, F. & Zetto Brandmayr, T. (2011). Current knowledge on exocrine glands in carabid beetles: structure, function and chemical compounds. *ZooKeys*, 100: 193–201. <https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1527>
- Gillott, C. (2005). *Entomology. Third Edition*. Springer, Dordrecht, 831 pp. <https://doi.org/10.1007/1-4020-3183-1>
- Guéorguiev, B. (2003). Two new species of the genus *Laemostenus* (*Pristonychus*) Bonelli from Bulgaria and notes on *L. (P.) euxinicus* Nitzu (Coleoptera, Carabidae). *Animal Biodiversity and Conservation*, 26 (1): 21–29.
- Günther, C. S., Goddard, M. R., Newcomb, R. D. & Buser, C. C. (2015). The context of chemical communication driving a mutualism. *Journal of Chemical Ecology*, 41 (10): 929–936. <https://doi.org/10.1007/s10886-015-0629-z>
- Gurr, E. (1958). *Methods of Analytical Histology and Histo-Chemistry 1st Edition*. Leonard Hill Ltd., London, 327 pp.
- Handlirsch, A. (1908). *Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen: ein Handbuch für Päläontologen und Zoologen*. W. Engelmann, Leipzig, 1430 pp.
- Hefetz, A., Lloyd, H. A. & Valdenberg, A. (1984). The defensive secretion of the tiger beetle *Cicindela flexuosa* (F.) (Cicindelinae; Carabidae). *Experientia*, 40 (6): 539–540. <https://doi.org/10.1007/BF01982317>

- Heil, M., Orona-Tamayo, D., Eilmus, S., Kautz, S. & González-Teuber, M. (2010). Chemical communication and coevolution in an ant-plant mutualism. *Chemoecology*, 20 (2): 63–74. <https://doi.org/10.1007/s00049-009-0036-4>
- Hoffmann, K. H., Dettner, K. & Tomaschko, K. H. (2006). Chemical signals in insects and other arthropods: from molecular structure to physiological functions. *Physiological and Biochemical Zoology*, 79 (2): 344–356. <https://doi.org/10.1086/499991>
- Holliday, A. E., Holliday, N. J., Mattingly, T. M. & Naccarato, K. M. (2012). Defensive secretions of the carabid beetle *Chlaenius cordicollis*: chemical components and their geographic patterns of variation. *Journal of Chemical Ecology*, 38 (3): 278–286. <https://doi.org/10.1007/s10886-012-0078-x>
- Holliday, A. E., Mattingly, T. M. & Holliday N. J. (2015). Defensive secretions of larvae of a carabid beetle. *Physiological Entomology*, 40 (2): 107–119. <https://doi.org/10.1111/phen.12096>
- Holliday, A. E., Mattingly, T. M., Toro, A. A., Donald, L. J. & Holliday N. J. (2016). Age- and sex-related variation in defensive secretions of adult *Chlaenius cordicollis* and evidence for their role in sexual communication. *Chemoecology*, 26 (3): 107–119. <https://doi.org/10.1007/s00049-016-0210-4>
- Howse, P. E. (1984). Sociochemicals of termites. pp. 475–519. In: Bell, W. J. & Cardé, R. T. (Eds.): *Chemical Ecology of Insects*. Springer, Boston, MA, 524 pp. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3368-3_16
- Hůrka, K. (1996). *Carabidae of the Czech and Slovak Republics*. Kabourek, Zlín, 565 pp.
- Jeannel, R. (1941). *Coléoptères Carabiques. I. Faune de France, 39*. Lechevalier, Paris, 571 pp.
- Jeannel, R. (1942). *Coléoptères Carabiques. II. Faune de France, 40*. Lechevalier, Paris, 602 pp.
- Juberthie, C. & Decu, V. (1968). Les glandes pygidiales de quelques Trechitae cavernicoles. *Annales de Spéléologie*, 23 (1): 195–210.

- Kanehisa, K. & Kawazu, K. (1982). Fatty acid components of the defensive substances in acid-secreting carabid beetles. *Applied Entomology and Zoology*, 17 (4): 460–466. <https://doi.org/10.1303/aez.17.460>
- Kanehisa, K. & Kawazu, K. (1985). Differences in neutral components of the defensive secretion in formic acid-secreting carabid beetles. *Applied Entomology and Zoology*, 20 (3): 299–304. <https://doi.org/10.1303/aez.20.299>
- Kanehisa, K. & Murase, M. (1977). Comparative study of the pygidial defensive systems of carabid beetles. *Applied Entomology and Zoology*, 12 (3): 225–235. <https://doi.org/10.1303/aez.12.225>
- Kanehisa, K. & Shiraga, T. (1978). Morphological study of the defensive systems of carabid beetles. *Berichte des Ohara Instituts für landwirtschaftliche Biologie, Okayama Universität*, 17: 83–94.
- Karlson, P. & Butenandt, A. (1959). Pheromones (ectohormones) in insects. *Annual Review of Entomology*, 4: 39–58. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.04.010159.000351>
- Kavanaugh, D. H. & Erwin, T. L. (1991). The tribe Cicindini Bänninger (Coleoptera: Carabidae): comparative morphology, classification, natural history, and evolution. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 93 (2), 356–389.
- Kelley, K. C. & Schilling, A. B. (1998). Quantitative variation in chemical defense within and among subgenera of *Cicindela*. *Journal of Chemical Ecology*, 24 (3): 451–472. <https://doi.org/10.1023/A:1022308702032>
- Knapp, D. R. (1979). *Handbook of Analytical Derivatization Reactions*. John Wiley & Sons, Somerset, 741 pp.
- Kovac, D. & Maschwitz, U. (1990). Secretion-grooming in aquatic beetles (Hydradephaga): a chemical protection against contamination of the hydrofuge respiratory region. *Chemoecology*, 1 (3-4): 131–138. <https://doi.org/10.1007/BF01241654>
- Krajicek, J., Havlikova, M., Bursova, M., Ston, M., Cabala, R., Exnerova, A., Stys, P. & Bosakova, Z. (2016). Comparative analysis of volatile defensive secretions of three

species of Pyrrhocoridae (Insecta: Heteroptera) by gas chromatography-mass spectrometric method. *PLoS ONE*, 11(12): e0168827. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0168827>

Lečić, S., Čurčić, S., Vujisić, L., Čurčić, B., Čurčić, N., Nikolić, Z., Anđelković, B., Milosavljević, S., Tešević, V. & Makarov, S. (2014). Defensive secretion in three ground-beetle species (Insecta: Coleoptera: Carabidae). *Annales Zoologici Fennici*, 51 (3): 251–300. <https://doi.org/10.5735/086.051.0301>

Lindroth, C. H. (1961-1969). The ground-beetles (Carabidae) of Canada and Alaska I-VI. *Opuscula Entomologica, Supplementum*, 20, 24, 29, 33, 34, 35: 1–1192.

Lockwood, J. A. & Story, R. N. (1987). Defensive secretion of the southern green stink bug (Hemiptera: Pentatomidae) as an alarm pheromone. *Annals of the Entomological Society of America*, 80 (5): 686–691. <https://doi.org/10.1093/aesa/80.5.686>

Lövei, G. L. & Sunderland, K. D. (1996). Ecology and behaviour of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, 41: 231–256. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.001311>

Maddison, D. R., Baker, M. D. & Ober, K. A. (1999). Phylogeny of carabid beetles as inferred from 18S ribosomal DNA (Coleoptera: Carabidae). *Systematic Entomology*, 24 (2): 103–138. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3113.1999.00088.x>

Maddison, D. R., Moore, W., Baker, M. D., Ellis, T. M., Ober, K. A., Cannone, J. J. & Gutell, R. R. (2009). Monophyly of terrestrial adaphagan beetles as indicated by three nuclear genes (Coleoptera: Carabidae and Trachypachidae). *Zoologica Scripta*, 38 (1): 43–62. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2008.00359.x>

Makarov, S. E., Vujisić, L. V., Čurčić, B. P. M., Ilić, B. S., Tešević, V. V., Vajs, V. E., Vučković, I. M., Mitić, B. M., Lučić, L. R. & Đorđević, I. Ž. (2012). Chemical defense in the cave-dwelling millipede *Brachydesmus troglobius* Daday, 1889 (Diplopoda, Polydesmidae). *International Journal of Speleology*, 41 (1): 95–100. <http://dx.doi.org/10.5038/1827-806X.41.1.10>

- McCullough, B. T. (1966a). Compounds found in the defensive scent glands of *Harpalus caliginosus* (Coleoptera: Carabidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 59 (5): 1020–1021. <https://doi.org/10.1093/aesa/59.5.1020>
- McCullough, B. T. (1966b). Quantitative determination of salicylaldehyde in the scent fluid of *Calosoma macrum*, *C. alternans sayi*, *C. affine*, and *C. parvicollis* (Coleoptera: Carabidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 59 (5): 1018. <https://doi.org/10.1093/aesa/59.5.1018>
- McCullough, B. T. (1967). Compounds found in the defensive scent fluid of *Dicaelus splendidus* and *D. dilatatus* (Coleoptera: Carabidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 60 (4): 861. <https://doi.org/10.1093/aesa/60.4.861>
- McCullough, B. T. (1969a). Chemical analysis of the defensive scent fluid produced by the ground beetle *Calosoma peregrinator*. *Annals of the Entomological Society of America*, 62 (6): 1498–1499. <https://doi.org/10.1093/aesa/62.6.1498>
- McCullough, B. T. (1969b). Chemical analysis of the scent fluid of *Dicaelus purpuratus* (Coleoptera: Carabidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 62 (6): 1493–1494. <https://doi.org/10.1093/aesa/62.6.1493>
- McCullough, B. T. (1969c). Chemical analysis of the scent fluid of *Pasimachus californicus* and *P. duplicatus* (Coleoptera: Carabidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 62 (6):1492. <https://doi.org/10.1093/aesa/62.6.1492>
- McCullough, B. T. (1971). Chemical analysis of the defensive scent fluid from *Progaleritina mexicana* (Coleoptera: Carabidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 64 (5): 1191. <https://doi.org/10.1093/aesa/64.5.1191>
- McCullough, B. T. (1972a). Analysis of the defensive scent fluid of *Pasimachus elongatus* (Coleoptera: Carabidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 65 (3): 772. <https://doi.org/10.1093/aesa/65.3.772>
- McCullough, B. T. (1972b). Defensive chemistry of the ground beetle *Callisthenes luxatus* (Coleoptera: Carabidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 65 (1): 275. <https://doi.org/10.1093/aesa/65.1.275>

- McCullough, B. T. & Weinheimer, A. J. (1966). Compounds found in the defensive scent fluids of *Calosoma marginalis*, *C. externum*, and *C. scrutator* (Coleoptera: Carabidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 59 (2): 410–411. <https://doi.org/10.1093/aesa/59.2.410a>
- Meinwald, J., Koch, K. F., Rogers, J. E. & Eisner, T. (1966). Biosynthesis of arthropod secretions. III. Synthesis of simple *p*-benzoquinones in a beetle (*Eleodes longicollis*). *Journal of the American Chemical Society*, 88 (7): 1590–1592. <https://doi.org/10.1021/ja00959a074>
- Moore, B. P. (1979). Chemical defence in carabids and its bearing on phylogeny. pp. 193–203. In: Erwin, T. L., Ball, G. E. & Whitehead, D. R. (Eds.): *Carabid Beetles: Their Evolution, Natural History and Classification*. Dr. W. Junk, London, 646 pp. https://doi.org/10.1007/978-94-009-9628-1_9
- Moore, B. P. & Brown, W. V. (1971). Benzaldehyde in the defensive secretion of a tiger beetle (Coleoptera: Carabidae). *Australian Journal of Entomology*, 10 (2): 142–143. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.1971.tb00023.x>
- Moore, B. P. & Brown, W. V. (1979). Chemical composition of the defensive secretion in *Dyschirius Bonelli* (Coleoptera: Carabidae: Scaritinae) and its taxonomic significance. *Australian Journal of Entomology*, 18 (2): 123–125. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.1979.tb00823.x>
- Moore, B. P. & Wallbank, B. E. (1968). Chemical composition of the defensive secretion in carabid beetles and its importance as a taxonomic character. *Proceedings of the Royal Entomological Society, Series B: Taxonomy*, 37: 62–72. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.1968.tb00199.x>
- Nenadić, M., Ljaljević-Grbić, M., Stupar, M., Vukojević, J., Ćirić, A., Tešević, V., Vujisić, L., Todosijević, M., Vesović, N., Živković, N. & Ćurčić, S. (2017a). Antifungal activity of the pygidial gland secretion of *Laemostenus punctatus* (Coleoptera: Carabidae) against cave-dwelling micromycetes. *The Science of Nature*, 104 (5-6): 52. <https://doi.org/10.1007/s00114-017-1474-4>

Nenadić, M., Soković, M., Calhelha, R. C., Ferreira, I. C. F. R., Ćirić, A., Vesović, N. & Ćurčić, S. (2018). Inhibition of tumour and non-tumour cell proliferation by pygidial gland secretions of four ground beetle species (Coleoptera: Carabidae). *Biologia*, 73 (8): 787–792. <https://doi.org/10.2478/s11756-018-0082-x>

Nenadić, M., Soković, M., Glamočlija, J., Ćirić, A., Perić-Mataruga, V., Ilijin, L., Tešević, V., Vujisić, L., Todosijević, M., Vesović, N. & Ćurčić, S. (2016a). Antimicrobial activity of the pygidial gland secretion of three ground beetle species (Insecta: Coleoptera: Carabidae). *The Science of Nature*, 103 (3-4): 34. <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1358-z>

Nenadić, M., Soković, M., Glamočlija, J., Ćirić, A., Perić-Mataruga, V., Tešević, V., Vujisić, L., Todosijević, M., Vesović, N. & Ćurčić, S. (2016b). Antimicrobial activity of the pygidial gland secretion of the trogliphilic ground beetle *Laemostenus (Pristonychus) punctatus* (Dejean, 1828) (Insecta: Coleoptera: Carabidae). *Bulletin of Entomological Research*, 106 (4): 474–480. <https://doi.org/10.1017/S0007485316000109>

Nenadić, M., Soković, M., Glamočlija, J., Ćirić, A., Perić-Mataruga, V., Ilijin, L., Tešević, V., Todosijević, M., Vujisić, L., Vesović, N. & Ćurčić, S. (2017b). The pygidial gland secretion of the forest caterpillar hunter, *Calosoma (Calosoma) sycophanta*: the antimicrobial properties against human pathogens. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 101 (3): 977–985. <https://doi.org/10.1007/s00253-016-8082-7>

Ødegaard, F. (2000). How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71 (4): 583–597. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01279.x>

Panov, A. A. (1980). Demonstration of neurosecretory cells in the insect central nervous system. pp. 25–50. *In*: Strausfeld, N. J. & Miller, A. T. (Eds.): *Neuroanatomical Techniques. Insect Nervous System*. Springer, New York, NY, 496 pp. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-6018-9_4

Pasteels, J. M., Grégoire, J.-C. & Rowell-Rahier, M. (1983). The chemical ecology of defense in arthropods. *Annual Review of Entomology*, 28: 263–289. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.28.010183.001403>

Pasteels, J. M., Rowell-Rahier, M., Braekman, J. C. & Daloze, D. (1994). Chemical defence of adult leaf beetles updated. pp. 289–301. In: Jolivet, P. H., Cox, M. L. & Petitpierre, E. (Eds.): *Novel Aspects of the Biology of Chrysomelidae. Series Entomologica, Volume 50*. Dordrecht, Springer, 582 pp. https://doi.org/10.1007/978-94-011-1781-4_22

Pavan, M. (1968). *Defensive Secretions of Arthropoda*. European Research Office, United States Army, U. S. Clearinghouse for Federal Scientific and Technical Information, Frankfurt am Main, 234 pp.

Pearson, D. L. (1985). The function of multiple anti-predator mechanisms in adult tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). *Ecological Entomology*, 10 (1): 65–72. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1985.tb00535.x>

Pearson, D. L., Blum, M. S., Jones, T. H., Fales, H. M., Gonda, E. & Witte, B. R. (1988). Historical perspective and the interpretation of ecological patterns: defensive compounds of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). *American Naturalist*, 132 (3): 404–416. <https://doi.org/10.1086/284860>

Pelttari, E., Lehtinen, M. & Elo, H. (2011). Substituted salicylaldehydes as potential antimicrobial drugs: minimal inhibitory and microbicidal concentrations. *Zeitschrift für Naturforschung C*, 66 (11-12): 571–580. <https://doi.org/10.1515/znc-2007-7-806>

Ponomarenko, A. G. (1977). Mesozoic Coleoptera. *Transactions of the Paleontological Institute, Moscow*, 161: 1–204.

Prestwich, G. D. (1984). Defense mechanisms of termites. *Annual Review of Entomology*, 29: 201–232. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.29.010184.001221>

Pretner, E. (1970). *Antrosedes longicollis* sp. n. iz Bosne, razprostranjenost vrste *Blattodromus herculeus* Reitter in rod *Pheggomisetes* v Srbiji (Coleoptera: Bathysciinae in Trechinae), *Razprave IV razreda SAZU, Ljubljana*, 13 (4): 153–164.

- Raspotnig, G., Schaidler, M., Föttinger, P., Leutgeb, V. & Komposch, C. (2015). Benzoquinones from scent glands of phalangiid harvestmen (Arachnida, Opiliones, Eupnoi): a lesson from *Rilaena triangularis*. *Chemoecology*, 25 (2): 63–72. <https://doi.org/10.1007/s00049-014-0177-y>
- Richards, O. W. & Davies, R. G. (1977). *Imms' General Textbook of Entomology. Part 2. Classification and Biology*. Chapman and Hall, London-New York, pp. 491-1359.
- Roach, B., Dodge, K. R., Aneshansley, D. J., Wiemer, D., Meinwald, J. & Eisner, T. (1979). Chemistry of defensive secretions of ozaenine and paussine bombardier beetles (Coleoptera: Carabidae). *The Coleopterists Bulletin*, 33 (1): 17–19. <https://www.jstor.org/stable/4000145>
- Rork, A. M. & Renner, T. (2018). Carabidae Semiochemistry: Current and Future Directions. *Journal of Chemical Ecology*, 0 (0): 000–000. <https://doi.org/10.1007/s10886-018-1011-8>
- Rossini, C., Attygalle, A. B., González, A., Smedley, S. R., Eisner, M., Meinwald, J. & Eisner, T. (1997). Defensive production of formic acid (80%) by a carabid beetle (*Galerita lecontei*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94 (13): 6792–6797. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.13.6792>
- Sbarbati, A. & Osculati, F. (2006). Allelochemical communication in vertebrates: kairomones, allomones and synomones. *Cells Tissues Organs*, 183 (4): 206–219. <https://doi.org/10.1159/000096511>
- Schildknecht, H. (1957). Zur Chemie des Bombardierkäfers. *Angewandte Chemie*, 69 (1-2): 62–62. <https://doi.org/10.1002/ange.19570690115>
- Schildknecht, H. (1961). Über Insekten und Pflanzenabwehrstoffe, ihre Isolierung und Aufklärung. *Angewandte Chemie*, 73 (17-18): 629. <https://doi.org/10.1002/ange.19610731721>
- Schildknecht, H. (1970). The defensive chemistry of land and water beetles. *Angewandte Chemie International Edition*, 9 (1): 1–9. <https://doi.org/10.1002/anie.197000011>

Schildknecht, H. (1971). Evolutions-Spitzen in der Insekten-Wehrchemie. *Endeavour*, 30: 136–141.

Schildknecht, H. & Holoubek, K. (1961). Die Bombardierkäfer und ihre Explosionschemie. V. Mitteilung über Insekten-Abwehrstoffe. *Angewandte Chemie*, 73 (1): 1–7. <https://doi.org/10.1002/ange.19610730102>

Schildknecht, H., Holoubek, K., Weis, K. H. & Krämer, H. (1964). Defensive substances of the arthropods, their isolation and identification. *Angewandte Chemie International Edition*, 3 (2): 73–82. <https://doi.org/10.1002/anie.196400731>

Schildknecht, H. & Koob, K. (1969). Zur Explosionschemie der Bombardierkäfer. VI. Zur Chemie des kleinsten Bombardierkäfers *Paussus favieri*. XLIII. Mitteilung über Arthropoden Abwehrstoffe. *Naturwissenschaften*, 56 (6): 328.

Schildknecht, H., Maschwitz, U. & Winkler, H. (1968a). Zur Evolution der Carabiden-Wehrdrüsensekrete. Über Arthropoden-Abwehrstoffe XXXII. *Naturwissenschaften*, 55 (3): 112–117. <https://doi.org/10.1007/BF00624238>

Schildknecht, H. & Weis, K. H. (1960). Zur Kenntnis des Pygidialdrüsen-Sekretes vom gemeinen Ohrwurm, *Forficula auricularia*. VI. Mitteilung über Insektenabwehrstoffe. *Zeitschrift für Naturforschung B: Chemical Sciences*, 15 (11): 755–757. <https://doi.org/10.1515/znb-1960-1114>

Schildknecht, H. & Weis, K. H. (1961). Die chemische Natur des Wehrsekretes von *Pseudophonus pubescens* und *Ps. griseus*. VIII. Mitteilung über Insektenabwehrstoffe. *Zeitschrift für Naturforschung B: Chemical Sciences*, 16 (6): 361–363. <https://doi.org/10.1515/znb-1961-0603>

Schildknecht, H. & Weis, K. H. (1962). Die Abwehrstoffe einiger Carabiden insbesondere von *Abax ater*. XII. Mitteilung über Insektenabwehrstoffe. *Zeitschrift für Naturforschung B: Chemical Sciences*, 17 (7): 439–447. <https://doi.org/10.1515/znb-1962-0706>

Schildknecht, H., Winkler, H., Krauss, D. & Maschwitz, U. (1968b). Über das Abwehrsekret von *Idiochroma dorsalis*. Über Arthropoden-Abwehrstoffe XXVIII.

Zeitschrift für Naturforschung B: Chemical Sciences, 23 (1): 46–49.
<https://doi.org/10.1515/znb-1968-0110>

Schildknecht, H., Winkler, H. & Maschwitz, U. (1968c). Vergleichend chemische Untersuchungen der Inhaltsstoffe der Pygidialwehrblasen von Carabiden. Über Arthropoden-Abwehrstoffe XXXI. *Zeitschrift für Naturforschung B: Chemical Sciences*, 23 (5): 637–644. <https://doi.org/10.1515/znb-1968-0512>

Schmidt, J. O. (2009). Defensive behavior. pp. 252–257. In: Resh, V. H. & Cardé, R. T. (Eds.): *Encyclopedia of Insects (Second Edition)*. Academic Press, Amsterdam, 1168 pp. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374144-8.00077-1>

Schulz, S., Boppré, M. & Vane-Wright, R. I. (1993). Specific mixtures of secretions from male scent organs of African milkweed butterflies (Danainae). *Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 342 (1300): 161–181. <https://doi.org/10.1098/rstb.1993.0144>

Schultz, T. D. & Puchalski, J. (2001). Chemical defenses in the tiger beetle *Pseudoxysteira tarsalis* Bates (Carabidae: Cicindelinae). *The Coleopterists Bulletin*, 55 (2): 164–166. <https://www.jstor.org/stable/4009588>

Scott, P. D., Hepburn, H. R. & Crewe, R. M. (1975). Pygidial defensive secretions of some carabid beetles. *Insect Biochemistry*, 5 (6): 805–811. [https://doi.org/10.1016/0020-1790\(75\)90024-4](https://doi.org/10.1016/0020-1790(75)90024-4)

Sekulić, T. Lj. (2014). *Ontogenetska, specijska i generička karakterizacija odbrambenih supstanci kod nekih predstavnika porodice Julidae Leach, 1814 (Myriapoda, Diplopoda, Julida) iz Srbije*. Doktorska disertacija. Univerzitet u Beogradu - Biološki fakultet, Beograd, 129 pp.

Shull, V. L., Vogler, A. P., Baker, M. D., Maddison, D. R. & Hammond, P. M. (2001). Sequence alignment of 18S ribosomal RNA and the basal relationships of aedeagid beetles: evidence for monophyly of aquatic families and the placement of Trachypachidae. *Systematic Biology*, 50 (6): 945–969. <https://doi.org/10.1080/106351501753462894>

- Staddon, B. W. (1979). The scent glands of Heteroptera. *Advances in Insect Physiology*, 14: 351–418. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(08\)60055-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(08)60055-7)
- Steidle, J. L. M. & Dettner, K. (1995). The chemistry of the abdominal gland secretion of six species of the rove beetle genus *Bledius*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 23 (7-8): 757–765. [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(95\)00066-6](https://doi.org/10.1016/0305-1978(95)00066-6)
- Stork, N. E. (1987). Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees. *Ecological Entomology*, 12: 69–80. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1987.tb00986.x>
- Stork, N. E., McBroom, J., Gely, C. & Hamilton, A. J. (2015). New approaches narrow global species estimates for beetles, insects, and terrestrial arthropods. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112 (24): 7519–7523. <http://doi.org/10.1073/pnas.1502408112>
- Šobotník, J., Jirošová, A. & Hanus, R. (2010). Chemical warfare in termites. *Journal of Insect Physiology*, 56 (9): 1012–1021. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2010.02.012>
- Thiele, H. U. (1977). *Carabid Beetles in Their Environments. A Study on Habitat Selection by Adaptations in Physiology and Behaviour*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, 372 pp. <http://doi.org/10.1007/978-3-642-81154-8>
- Tschinkel, W. R. (1975). A comparative study of the chemical defensive system of tenebrionid beetles III. Morphology of the glands. *Journal of Morphology*, 145 (3): 355–370. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051450308>
- van Den Dool, H. & Kratz, P. D. (1963). A generalization of the retention index system including linear temperature programmed gas-liquid partition chromatography. *Journal of Chromatography A*, 11: 463–471. [https://doi.org/10.1016/S0021-9673\(01\)80947-X](https://doi.org/10.1016/S0021-9673(01)80947-X)
- Vesović, N. (2013). *Struktura pigidijalnih žlezda i odbrambena jedinjenja Calosoma sycophanta (Linnaeus, 1758) (Coleoptera: Carabidae)*. Master rad. Univerzitet u Beogradu - Biološki fakultet, Beograd, 44 pp.
- Vesović, N., Čurčić, S., Vujsić, L., Nenadić, M., Krstić, G., Perić-Mataruga, V., Milosavljević, S., Antić, D., Mandić, B., Petković, M., Vučković, I., Marković, Đ.,

- Vrbica, M., Ćurčić, B. & Makarov, S. (2015). Molecular diversity of compounds from pygidial gland secretions of cave-dwelling ground beetles: the first evidence. *Journal of Chemical Ecology*, 41 (6): 533–539. <https://doi.org/10.1007/s10886-015-0593-7>
- Vesović, N., Vujisić, L., Perić-Mataruga, V., Krstić, G., Nenadić, M., Cvetković, M., Ilijin, L., Stanković, J. & Ćurčić, S. (2017). Chemical secretion and morpho-histology of the pygidial glands in two Palaearctic predatory ground beetle species: *Carabus (Tomocarabus) convexus* and *C. (Procrustes) coriaceus* (Coleoptera: Carabidae). *Journal of Natural History*, 51 (9-10): 545–560. <https://doi.org/10.1080/00222933.2017.129318>
- Vogler, A. P. & Pearson, D. L. (1996). A Molecular Phylogeny of the Tiger Beetles (Cicindelidae): Congruence of Mitochondrial and Nuclear rDNA Data Sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 6 (3): 321–338. <https://doi.org/10.1006/mpev.1996.0083>
- Vrbica, M., Petrović, A., Pantelić, D., Krmpot, A., Rabasović, M., Pavlović, D., Jovanić, S., Guéorguiev, B., Goranov, S., Vesović, N., Antić, D., Marković, Đ., Petković, M., Stanisavljević, L. & Ćurčić, S. (2018). The genus *Pheggomisetes* Knirsch, 1923 (Coleoptera: Carabidae: Trechinae) in Serbia: taxonomy, morphology and molecular phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 183 (2): 347–371. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx078>
- Vujisić, Lj. (2013). *Identifikacija odbrambenih supstanci odabranih vrsta stonoga iz klasa Diplopoda i Chilopoda (Arthropoda, Myriapoda)*. Doktorska disertacija. Univerzitet u Beogradu - Hemijski fakultet, Beograd, 193 pp.
- Vujisić, L. V., Antić, D. Ž., Vučković, I. M., Sekulić, T. L., Tomić, V. T., Mandić, B. M., Tešević, V. V., Ćurčić, B. P., Vajs, V. E. & Makarov, S. E. (2014). Chemical defense in millipedes (Myriapoda, Diplopoda): do representatives of the family Blaniulidae belong to the 'quinone' clade? *Chemistry & Biodiversity*, 11 (3): 483–490. <https://doi.org/10.1002/cbdv.201300355>
- Wheeler, J. W., Chung, R. H., Oh, S. K., Benfield, E. F. & Neff, S. E. (1970). Defensive secretions of cychrine beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 63: 469–471. <https://doi.org/10.1093/aesa/63.2.469>

Wheeler, J. W., Happ, G. M., Arango, J. & Pasteels, J. M. (1972). Dodecalactone from rove beetles. *Tetrahedron Letters*, 13 (46): 4635–4638. [https://doi.org/10.1016/S0040-4039\(01\)94385-0](https://doi.org/10.1016/S0040-4039(01)94385-0)

Whitman, W. D., Blum, M. S. & Alsop, D. V. (1990). Allomonas: chemicals for defense. pp. 289–351. In: Evans, D. L. & Schmidt, O. J. (Eds.): *Insect Defenses. Adaptive Mechanisms and Strategies of Prey and Predators*. State University of New York, Albany, 482 pp.

Will, K. W., Attygalle, A. B. & Herath, K. (2000). New defensive chemical data for ground beetles (Coleoptera: Carabidae): interpretations in a phylogenetic framework. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71 (3): 459–481. <https://doi.org/10.1006/bijl.2000.0456>

Will, K. W., Gill, A. S., Lee, H. & Attygalle, A. B. (2010). Quantification and evidence for mechanically metered release of pygidial secretions in formic acid-producing carabid beetles. *Journal of Insect Science*, 10 (1): 12. <https://doi.org/10.1673/031.010.1201>

Will, K. W., Liebherr, J. K., Maddison, D. R. & Galián, J. (2005). Absence asymmetry: the evolution of monorchid beetles (Insecta: Coleoptera: Carabidae). *Journal of Morphology*, 264: 75–93. <https://doi.org/10.1002/jmor.10319>

Wood, D. L. (1982). The role of pheromones, kairomones, and allomonas in the host selection and colonization behavior of bark beetles. *Annual Review of Entomology*, 27: 411–446. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.27.010182.002211>.

Yahiro, K. (1990). A comparative morphology of the alimentary canal in the adults of ground-beetles (Coleoptera) I. Classification into the types. *Esakia*, 1: 35–44.

Zaikin, V. & Halket, J. M. (2009). *A Handbook of Derivatives for Mass Spectrometry*. IM Publications, Chichester, 513 pp.

Internet adrese

<http://carabidae.org/taxa> - pristupano 16. septembra 2018.

<https://www.kerbtier.de/> - pristupano 28. maja 2014.

<http://leiodidae.com/> - pristupano 6. jula 2018.

BIOGRAFIJA

Nikola R. Vesović rođen je 6. juna 1989. godine u Beogradu. Osnovnu školu i gimnaziju završio je u Gornjem Milanovcu. Školske 2008./2009. godine je upisao osnovne akademske studije na Biološkom fakultetu Univerziteta u Beogradu, smer Biologija. Studije je završio u avgustu 2012. godine, sa prosečnom ocenom 9.23. Iste godine, na istom fakultetu je upisao master akademske studije, smer Zoologija beskičmenjaka i entomologija. Master rad pod naslovom „Struktura pigidijalnih žlezda i odbrambena jedinjenja *Calosoma sycophanta* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Carabidae)“, pod mentorstvom prof. dr Srećka Ćurčića uradio je na Katedri za zoologiju beskičmenjaka i entomologiju i uspešno ga odbranio u septembru 2013. godine čime je i završio master studije sa prosečnom ocenom 10.00. Iste godine upisao je doktorske studije na Univerzitetu u Beogradu - Biološkom fakultetu, smer Entomologija. Od marta 2014. godine zaposlen je kao istraživač-pripravnik na Katedri za zoologiju beskičmenjaka i entomologiju na Univerzitetu u Beogradu - Biološkom fakultetu. Zvanje istraživač-saradnik na Univerzitetu u Beogradu - Biološkom fakultetu stekao je u julu 2015. godine (reizabran u isto zvanje 2018. godine). Učesnik je nekoliko domaćih i inostranih projekata: „Ontogenetska karakterizacija filogenije bioraznovrsnosti“ (OI173038), Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja Republike Srbije (2014-), „Diverzitet faune tvrdokrilaca (Coleoptera) Nacionalnog parka Đerdap i njegove okoline. JP „Nacionalni park Đerdap“ (2018-2019), Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of the Đerdap National Park (northeastern Serbia): preliminary diversity assessment and conservation“. (21774-1), Rufford Small Grants for Nature Conservation (2017-2018), „Biodiverzitet Crne Gore“. Crnogorska akademija nauka i umjetnosti (2018-2019), „Mimetics of insects for sensing and security“. Ministarstvo prosvete, nauke i tehnološkog razvoja Republike Srbije i Ministarstvo nauke i tehnologije Narodne Republike Kine (2018-2020), „Stacking of ecosystem services: mechanisms and interactions for optimal crop protection, pollination enhancement, and productivity (EcoStack), H2020-SFS-2017-2“. (773554-2), European Commission, Horizon 2020 (Research and Innovation), (2018-2023).

Do sada je objavio 20 naučnih radova i 11 naučnih saopštenja: jedan naučni rad u međunarodnom časopisu od izuzetne vrednosti, šest naučnih radova u vrhunskim međunarodnim časopisima, sedam radova u istaknutim međunarodnim časopisima, tri naučna rada u međunarodnim časopisima, tri rada u međunarodnim časopisima bez IF, osam saopštenja sa međunarodnih skupova štampana u izvodu i tri saopštenja sa skupova nacionalnog značaja štampana u izvodu.

Прилог 1.

Изјава о ауторству

Потписани Никола Весовић

број уписа Б3023/2013

Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

Морфолошка студија пигидијалних жлезда и анализа хемијског састава њихових секрета код одабраних врста трчуљака (Insecta: Coleoptera: Carabidae)

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

Потпис докторанда

У Београду, 29.11.2018.



Прилог 2.

Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора Никола Весовић

Број индекса Б3023/2013

Студијски програм Биологија, модул: Ентомологија

Наслов рада Морфолошка студија пигидијалних жлезда и анализа хемијског састава њихових секрета код одабраних врста трчуљака (Insecta: Coleoptera: Carabidae)

Ментори Проф. др Срећко Турчић

Потписани Никола Весовић

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

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

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

Потпис докторанда

У Београду, 29.11.2018.



Прилог 3.

Изјава о коришћењу

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

Морфолошка студија пигидијалних жлезда и анализа хемијског састава њихових секрета код одабраних врста трчуљака (Insecta: Coleoptera: Carabidae)

која је моје ауторско дело.

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

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

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

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

Потпис докторанда

У Београду, 29.11.2018.



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