

НАСТАВНО-НАУЧНОМ ВЕЋУ БИОЛОШКОГ ФАКУЛТЕТА УНИВЕРЗИТЕТА У БЕОГРАДУ

На IX редовној седници Наставно-научног већа Биолошког факултета Универзитета у Београду, одржаној 12. јула 2017. године, прихваћен је извештај ментора др Ане Ивановић и др Љиљане Томовић о урађеној докторској дисертацији **Марка З. Анђелковића**, истраживача сарадника Института за биолошка истраживања „Синиша Станковић“, под насловом „**Морфолошка варијабилност кинетичког главеног скелета и пилеуса змија из рода *Natrix* (*N. natrix* и *N. tessellata*)**“, и одређена је Комисија за преглед и оцену докторске дисертације у саставу др Ана Ивановић, редовни професор, Универзитет у Београду - Биолошки факултет, др Љиљана Томовић, редовни професор, Универзитет у Београду - Биолошки факултет и др Вида Јојић, виши научни сарадник, Универзитет у Београду - Институт за биолошка истраживања „Синиша Станковић“.

Комисија је прегледала урађену докторску дисертацију кандидата и Већу подноси следећи

ИЗВЕШТАЈ

Општи подаци о докторској дисертацији:

Докторска дисертација **Марка З. Анђелковића**, под насловом „**Морфолошка варијабилност кинетичког главеног скелета и пилеуса змија из рода *Natrix* (*N. natrix* и *N. tessellata*)**“ написана је према Упутствима за обликовање докторске дисертације Универзитета у Београду. Пагинирани текст (107 страна) подељен је у осам поглавља: **Увод** (18 страна), **Циљеви истраживања** (1 страна), **Материјал и методе** (12 страна), **Резултати** (27 страна), **Дискусија** (10 страна), **Закључци** (2 стране), **Литература** (26 страна) и **Прилози** (11 страна). Дисертација садржи 15 табела (две у поглављу Материјал и методе, осам у поглављу Резултати и пет у поглављу Прилози) и 14 слика (две у поглављу Увод, једну у поглављу Материјал и методе, 11 у поглављу Резултати). На почетку дисертације дати су Резиме на српском, Апстракт на енглеском језику и Садржај који нису обухваћени пагинацијом. На крају дисертације су приложена следећа документа: Биографија аутора, Изјава о ауторству, Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада и Изјава о коришћењу.

Анализа докторске дисертације:

У оквиру докторске дисертације кандидат Марко З. Анђелковић анализирао је морфолошку варијабилност сложених морфолошких структура - главеног скелета и пилеуса код две врсте змија из рода *Natrix* (*N. natrix* и *N. tessellata*). Морфолошка варијабилност је у оквиру ове тезе проучавана на више нивоа: интерспецијском, интраспецијском и на нивоу индивидуа (унутар јединки). Посебна пажња посвећена је анализи морфолошке интеграције и модуларности, при чему је специфичност морфолошке организације главеног скелета код змија, односно изражен кинетизам у оквиру главеног скелета, омогућила сагледавање утицаја међусобне просторне и функцијске повезаности скелетних елемената, односно утицаја заједничких путева развића и заједничке функције на степен коварирања и структуру морфолошке интеграције. У оквиру докторске дисертације анализиран је и утицај алометрије и алометријских промена облика на сваком од анализираних нивоа морфолошке варијабилности.

Поглавље **УВОД** састављено је од осам потпоглавља. У првом потпоглављу дат је преглед компоненти морфолошке варијабилности и њиховог утицаја на правац и брзину еволуционих промена морфолошких целина. У другом потпоглављу посебно је елабориран феномен морфолошке интеграције и модуларности и дат преглед најважнијих теоријских и емпиријских истраживања у овој области. У трећем, четвртном и петом потпоглављу разматрани су полни диморфизам, онтогенетске промене облика и алометрија као најзначајнији фактори који утичу на интра и интерспецијску морфолошку варијабилност. У шестом потпоглављу се даје детаљан приказ морфолошке организације главеног скелета, као и развојне и функцијске повезаности елемената главеног скелета. Посебно је елабориран кинетизам, организација и међусобна повезаност елемената главеног скелета змија, са прегледом литературних података и описом главеног скелета код рода *Natrix*. У седмом потпоглављу дефинише се друга анализирана морфолошка структура, пилеус, и значај ове структуре у морфолошким студијама. У осмом потпоглављу описани су објекти истраживања: две врсте из рода *Natrix* (белоушка, *N. natrix* и рибарица, *N. tessellata*), њихови међусобни филогенетски односи, карактеристике исхране и еколошке преференце.

У поглављу **ЦИЉЕВИ ИСТРАЖИВАЊА** постављено је неколико научних циљева:

- Анализе интерспецијске варијабилности величине и облика елемената главеног скелета.
- Анализе интраспецијске варијабилности величине и облика елемената главеног скелета – полни диморфизам у величини и облику и утврђивање утицаја алометрије на промене облика скелетних елемената главе.
- Утврђивање образаца интегрисаности елемената главеног скелета – утицај развића и функције на ниво морфолошке интеграције.
- Утврђивање утицаја алометрије на интеграцију и модуларност главеног скелета.
- Анализе промена величине и облика пилеуса током онтогеније – интер и интраспецијска варијабилност.
- Утврђивање ефекта онтогенетске алометрије на облик пилеуса и карактеристика онтогенетских путања.
- Анализе корелисаности величине и облика између главеног скелета и пилеуса.

Поглавље **МАТЕРИЈАЛ И МЕТОДЕ** организовано је у девет потпоглавља. У оквиру овог поглавља детаљно је дат преглед локалитета, узорка, методолошких приступа и статистичких анализа коришћених за процену морфолошке варијабилности, образаца варирања и фактора који на њих утичу. У првом потпоглављу дати су основни подаци о анализираним популацијама. У другом потпоглављу дат је дескриптиван и табеларан преглед узорака коришћених за: 1) анализе варијабилности величине и облика елемената главеног скелета и анализе морфолошке интеграције и модуларности, 2) анализе интер и интраспецијске варијабилности и онтогенетских промена у величини и облику пилеуса, 3) анализе коварирања мождане чауре и пилеуса. У трећем потпоглављу дате су теоријске основе и методолошки приступи у геометријској морфометрији укључујући и израчунавање величине центроида (мере величине у геометријској морфометрији) и Прокрустових координата (варијабли облика) које су коришћене за анализе варијабилности кранијалног скелета и пилеуса. Четврто потпоглавље садржи опис компјутеризоване микротомографије (μ СТ), затим реконструкције тродимензионалних модела главеног скелета на основу података добијених компјутеризованом томографијом, као и опис конфигурација специфичних тачака коришћених за квантификацију варијабилности скелетних елемената. У петом потпоглављу описана је методологија

прикупљања координата специфичних тачака са дигиталних фотографија која је коришћена за потребе анализа варијабилности. Шесто потпоглавље односи се на детаљан опис статистичких метода коришћених за анализе интер и интраспецијске варијабилности величине и облика елемената главног скелета, као и анализе утицаја алометрије на варијабилност облика анализираних скелетних структура. Седмо потпоглавље обухвата детаљан опис статистичких метода коришћених за анализе морфолошке интеграције и модуларности. У осмом потпоглављу дат је опис статистичких метода примењених за анализе варијабилности величине и облика пилеуса змија, док је у последњем (деветом) потпоглављу дат опис анализа коришћених за процену коварирања две независне морфолошке целине, мождане чауре и пилеуса.

Поглавље **РЕЗУЛТАТИ** организовано је у шест потпоглавља. У првом потпоглављу приказани су детаљни резултати (дескриптивно, табеларно и графички) анализа варијабилности величине и облика елемената главног скелета између две анализираних врсте змија – белоушке (*N. natrix*) и рибарице (*N. tessellata*). Када је у питању величина главног скелета, за готово све анализираних скелетне елементе, рибарице имају статистички значајно веће вредности величине центроида у односу на белоушке. Када је у питању облик главног скелета, већ су резултати анализе главних компоненти показали значајну итерспецијску дивергенцију облику главног скелета, односно појединачних скелетних структура. У другом потпоглављу су дати резултати анализа интраспецијске варијабилности у величини и облику елемената главног скелета. Полни диморфизам у облику забележен је за већину анализираних скелетних структура код обе врсте змија. При томе, утврђено је да код обе врсте женке имају статистички значајно веће скелетне елементе у односу на мужјаке. Велики проценат варијабилности унутар врста узрокован је алометријским променама облика. У трећем потпоглављу дати су резултати анализа морфолошке интеграције елемената главног скелета. Представљени су резултати коварирања за симетричну компоненту морфолошке варијабилности (варијабилност у облику морфолошких целина између јединки) и асиметричну компоненту морфолошке варијабилности (варијабилност у облику билатерално симетричних морфолошких целина унутар јединки). На основу разлика у обрасцима коварирања ове две компоненте морфолошке варијабилности могуће је проценити да ли је морфолошка интеграција последица функцијске интеграције скелетних елемената или њихове развојне повезаности. У четвртом потпоглављу дати су резултати анализа алометрије и њеног утицаја на морфолошку интеграцију и модуларност. Ове анализе показале су да алометрија значајно доприноси интеграцији главног скелета код змија. У петом потпоглављу представљени су резултати анализа онтогенетских промена у величини и облику пилеуса на интер и интраспецијском нивоу. Ове анализе су показале да и врсте и полови унутар врста имају различите алометријске путање када је у питању облик пилеуса. У последњем (шестом) потпоглављу представљени су резултати анализа коварирања елемената главног скелета (мождане чауре) и спољашње, рожне структуре (пилеуса) при чему је показано да постоји висок ниво корелисаности величине и подударана у обрасцима коварирања облика између ове две, у великој мери независне морфолошке структуре.

Поглавље **ДИСКУСИЈА** је састављено од шест потпоглавља која прате одговарајуће тематске целине у поглављу Резултати. У првом потпоглављу, кандидат је дискутовао интерспецијске разлике у величини и облику главног скелета и повезао их са разликама у исхрани, величини плена, стратегијама лова и способностима држања и гутања плена код анализираних врста. У другом потпоглављу, кандидат је дао упоредни преглед литературних података о интраспецијској варијабилности и присуству полног диморфизма код змија и дискутовао уочене разлике у величини и облику скелетних

елемената повезујући их са евентуалним процесима који су могли довести до појаве и одржавања полног диморфизма у величини и облику главног скелета код ове две врсте. Такође, у овом потпоглављу дискутоване су и алометријске промене облика главног скелета. Треће потпоглавље представља елаборацију уочених образаца морфолошке интеграције и модуларности главног скелета змија и поређење са другим групама Амниота које, насупротив змијама, имају углавном компактну лобању са ограничено покретним или непокретним везама између елемената главног скелета. За разлику од других група Амниота, пре свега сисара, код анализираних врста змија развојна интеграција је уочена само између мождане чауре и скелетних елемената који су за њу директно повезани међе-више непокретном везом (префронталне и супратемпоралне кости). Одсуство значајне коваријације за асиметричну компоненту варијабилности облика указује на одсуство развојне интеграције, што може бити последица јаке функцијске интеграције која маскира друге коваријационо-генеришуће процесе, укључујући и развојне процесе. Почетна претпоставка да су функцијски и просторно повезани скелетни елементи интегрисанији од просторно неповезаних елемената није потврђена у овој тези. Насупрот очекивању, број значајних коваријација између просторно повезаних елемената је дупло мањи од броја значајних коваријација између просторно неповезаних скелетних елемената. Претходно наведено може бити делимично последица тога што су за процену интеракција између скелетних елемената биле укључене само директне артикулације и лигаментозне везе између скелетних елемената, док утицај осталих, меких ткива (заједничка мускулатура, инервација или васкуларизација) није узет у обзир. У четвртом потпоглављу констатовано је да у складу са резултатима претходних студија морфолошке интеграције, алометрија значајно утиче и повећава интеграцију елемената главног скелета. Код змија, алометрија доприноси интеграцији висцералног дела главног скелета. Како раст и промене у величини имају утицаја на механику вилица, алометријске промене облика и њихов значајан ефекат на интеграцију виличног апарата је очекиван. У петом потпоглављу дискутована је интер и интраспецијска варијабилност у облику пилеуса и алометријске промене облика ове морфолошке структуре. На основу теоријских разматрања очекивано је да филогенетски сродније врсте буду фенотипски сличније и да деле исте развојне механизме наслеђене од заједничког претка, укључујући и алометријске односе. Међутим, резултати ове дисертације показали су велики еволуциони потенцијал, односно променљивост алометријских односа, на шта указују не само разлике у алометријским променама облика пилеуса између блиско сродних врста, већ и разлике у алометрији пилеуса код мужјака и женки унутар врста. У последњем (шестом) потпоглављу, дискутовани су резултати који показују подударност у варијабилности величине и облика пилеуса са варијабилношћу у величини и облику главног скелета, односно мождане чауре. Слични резултати су претходно забележени код гуштера. Како је анализа пилеуса неинвазивна метода којом се могу брзо прикупити подаци о величини и облику главе већег броја јединки, ови подаци се могу користити као апроксимација морфолошке варијабилности главног скелета, односно главног региона у целини, и користити у будућим популационим, еколошким или конзервационим студијама.

Све резултате приказане у докторској дисертацији, кандидат је свеобухватно протумачио и продискутовао упоређујући резултате сопствених истраживања са релевантним публикованим подацима других аутора и у складу са савременим научним сазнањима.

У поглављу **ЗАКЉУЧЦИ** кандидат је изнео кључне елементе резултата и сумирао интерспецијску и интраспецијску варијабилност у величини и облику главног скелета и пилеуса. Посебно је истакнут значајан и висок удео алометријских промена облика у укупној морфолошкој варијабилности. Алометрија значајно доприноси и интеграцији

главеног скелета, пре свега елемената висцерокранијума. У погледу морфолошке интеграције, од посебног значаја је другачији образац интеграције елемената главеног скелета утврђен код змија у односу на друге групе Амниота са акинетичким главеним скелетом. Наиме, у овој студију утврђено је да код змија рострални део главеног скелета није нужно високо интегрисан са висцерокранијумом, односно скелетним елементима виличног апарата, што је био случај код свих до сада анализираних група Амниота. Такође, развојна интеграција и модуларност која је условљена постојањем истих или заједничких путева развића и која је детектована код других група Амниота, пре свега сисара, код змија скоро да у потпуности одсуствује. Развојна интеграција забележена је само између мождане чауре и префронталне и супратемпоралне кости. Функција је главни фактор интегрисаности елемената главеног скелета змија, при чему функцијски и просторно повезани скелетни елементи нису интегрисанији од просторно неповезаних елемената. Поред високог нивоа корелисаности у величини истакнута је и подударност у обрасцима коварирања облика главеног скелета и пилеуса, што омогућава примену неинвазивних метода за процене морфолошке варијабилности и њихове екстраполације на главени регион у целини.

Поглавље **ЛИТЕРАТУРА** садржи 313 библиографских јединица. Литературни извори су адекватно и на одговарајућим местима цитирани у тексту докторске дисертације.

У поглављу **ПРИЛОЗИ** дато је пет табеларних прилога: 1) детаљан опис специфичних тачака на анализираним скелетним елементима, 2) сопствене вредности (енгл. *eigenvalues*) и проценти варијансе добијени анализом главних компоненти (енгл. *Principal Component Analysis* – PCA) симетричне компоненте варијабилности облика пилеуса, 3) средње вредности и стандардне девијације величине центроида анализираних скелетних елемената, 4) RV коефицијенти и статистичке значајности коварирања у облику скелетних елемената пре и 5) након корекције за алометрију.

Радови и конгресна саопштења из докторске дисертације:

Б1. Радови у часописима међународног значаја

1. **Andelković, M.**, Tomović, L. Ivanović, A. (2016). Variation in skull size and shape of two snake species (*Natrix natrix* and *Natrix tessellata*). *Zoomorphology* 135: 243-253; <https://link.springer.com/article/10.1007/s00435-016-0301-3>. **M21**
2. **Andelković, M.**, Blagojević, V., Tomović, L. Ivanović, A. (2016). Ontogeny of pileus shape in *Natrix natrix* and *N. tessellata*. *Herpetological Journal* 26: 3-9; <http://www.ingentaconnect.com/contentone/bhs/thj/2016/00000026/00000001/art00002>. **M22**
3. **Andelković, M.**, Tomović L. Ivanović A. (2017). Morphological integration of the kinetic skull in *Natrix* snakes. *Journal of Zoology* (in press) doi:10.1111/jzo.12477; <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jzo.12477/abstract>. **M21**

Мишљење и предлог Комисије:

Имајући у виду садржај и квалитет приложене докторске дисертације, као и начин на који су изложени и интерпретирани резултати истраживања, Комисија сматра да рукопис кандидата **Марка З. Анђелковића** под насловом „**Морфолошка варијабилност кинетичког главеног скелета и пилеуса змија из рода *Natrix* (*N. natrix* и *N. tessellata*)**“, представља оригиналну научну студију у области еволуционе морфологије и еволуционе биологије развића (енгл. *evo-devo*), урађену по свим критеријумима научно-истраживачког рада. Циљеви докторске дисертације су прецизно и јасно дефинисани и у потпуности реализовани. Употреба савремених метода компјутеризоване томографије и геометријске морфометрије и адекватних статистичких метода које омогућавају издвајање и квантификацију појединачних компоненти морфолошке варијабилности и анализу образаца коварирања унутар и између комплексних морфолошких структура чине ову дисертацију актуелном и значајном не само када је у питању морфологија и еволуција главеног скелета змија, него и главеног скелета кичмењака уопште. Томе је допринео и сам избор модел-система (високо специјализованог главеног скелета са израженим кинетизмом код филогенетски блиско сродних врста које се разликују у начину исхране) што је омогућило компарацију са досадашњим студијама које су се бавиле анализама компоненти морфолошке варијабилности, пре свега морфолошке интеграције и модуларности, користећи акинетички главени скелет сисара као модел-систем. Резултати истраживања су приказани систематично, критички су дискутовани у складу са досадашњим и савременим литературним сазнањима и представљају оригиналан допринос познавању морфолошке варијабилности, интеграције и модуларности, као и алометријских промена облика главеног скелета и пилеуса две врсте змија из рода *Natrix* (*N. natrix* и *N. tessellata*).

Резултати истраживања проистекли из ове докторске дисертације објављени су у три рада штампана у часописима међународног значаја (два категорије M21 и један категорије M22).

Узимајући у обзир претходно наведено, Комисија позитивно оцењује докторску дисертацију кандидата **Марка З. Анђелковића** под насловом „**Морфолошка варијабилност кинетичког главеног скелета и пилеуса змија из рода *Natrix* (*N. natrix* и *N. tessellata*)**“ и предлаже Наставно-научном већу Биолошког факултета Универзитета у Београду да прихвати Извештај и одобри јавну одбрану ове докторске дисертације.

У Београду, 4. август 2017. године.

КОМИСИЈА:

др Ана Ивановић, редовни професор,
Универзитет у Београду - Биолошки факултет

др Љиљана Томовић, редовни професор,
Универзитет у Београду - Биолошки факултет

др Вида Јојић, виши научни сарадник,
Универзитет у Београду - Институт за биолошка
истраживања „Синиша Станковић“