

НАСТАВНО-НАУЧНОМ ВЕЋУ БИОЛОШКОГ ФАКУЛТЕТА УНИВЕРЗИТЕТА У БЕОГРАДУ

На IX редовној седници Наставно-научног већа Биолошког факултета Универзитета у Београду, одржаној 10. 07. 2019. године, прихваћен је извештај ментора др Ане Ивановић, редовног професора Биолошког факултета Универзитета у Београду и др Милене Цвијановић, вишег научног сарадника Института за биолошка истраживања „Синиша Станковић“ Универзитета у Београду о урађеној докторској дисертацији **Тијане Вучић** истраживача сарадника на Катедри за морфологију, систематику и филогенију животиња, Биолошког факултета Универзитета у Београду, под насловом “Хибридизација, морфолошка варијабилност и стабилност развића великих мрмољака (*Triturus* spp.)” и одређена је Комисија за преглед и оцену докторске дисертације у саставу: др Милене Цвијановић, виши научни сарадник Института за биолошка истраживања „Синиша Станковић“ Универзитета у Београду, др Биљана Стојковић, редовни професор Биолошког факултета Универзитета у Београду и др Ана Ивановић, редовни професор Биолошког факултета Универзитета у Београду.

Комисија је прегледала урађену докторску дисертацију Кандидаткиње и Већу подноси следећи

ИЗВЕШТАЈ

ОПШТИ ПОДАЦИ О ДОКТОРСКОЈ ДИСЕРТАЦИЈИ

Експериментални део докторске дисертације **Тијане Вучић** под насловом “Хибридизација, морфолошка варијабилност и стабилност развића великих мрмољака (*Triturus* spp.)” урађен је на Институту за биолошка истраживања „Синиша Станковић“ Универзитета у Београду у оквиру пројекта ОИ 173043 „Диверзитет водоземаца и гмизаваца Балкана: еволуциони аспекти и конзервација“, финансираног од стране Министарства просвете, науке и технолошког развоја Републике Србије. Део података коришћених у дисертацији добијен је у сарадњи са Холандским националним центром за биодиверзитет у Лајдену (НАТУРАЛИС). Докторска дисертација садржи: насловну страну на српском и енглеском језику, страницу са подацима о комисији за одбрану, захвалницу, сажетак на српском и енглеском језику и садржај докторске дисертације, Текст по поглављима, Литературу, Прилоге, Биографију аутора, Изјаву о ауторству, Изјаву о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада и Изјаву о коришћењу. Дисертација је написана на 162 стране, од тога 149 нумерисаних и садржи 34 слике и 19 табела (1 у прилозима). У докторској дисертацији, без прилога, цитирано је 233 извора литературе (50 цитата у прилозима). Текст дисертације подељен је у 8 поглавља: **Увод** (22 стране), **Циљеви рада** (1 страна), **Материјал и методе** (22 стране), **Резултати** (37 страна), **Дискусија** (18 страна), **Закључци** (3 стране), **Литература** (21 страна), **Прилози** (25 страна).

АНАЛИЗА ДОКТОРСКЕ ДИСЕРТАЦИЈЕ

Предмет докторске дисертације кандидаткиње **Тијане Вучић** представља истраживање еволуционих механизма и процеса који су довели до настанка и одржања природне хибридне зоне и замене врста уз асиметричну интрогресију митохондријске ДНК, као и утицаја хибридизације на морфолошку варијабилност и стабилност развића. Као модел организми одабране су две врсте великих мрмољака чији се ареали сустичу на територији Републике Србије формирајући хибридную зону са вијабилним хибридним популацијама. При томе, једна врста (*Triturus macedonicus*) се шири, преузимајући ареал друге врсте (*T.*

ivanbureschi) која, као отисак свог претходног ареала, оставља своју митохондријску ДНК. Ова теза састоји се из три основна дела. Први део је везан за евентуалне иницијалне разлике у репродуктивном потенцијалу врста и њихових хибрида и у овом делу дисертације тестирају се разлике у броју и величини јаја, вијабилности јаја и ембриона наведених врста и хибрида добијених реципрочним укрштањем у експерименталним условима. Други део, односи се на морфолошку варијабилност и диспаритет током ларвеног периода и метаморфозе. Односно, анализом јединки добијених експерименталним укрштањима, процењена је морфолошка варијабилност и морфолошки диспаритет ларви, реконструисане су и анализирани онтогенетске трајекторије промена облика. Веома важна тема ове дисертације је и однос постојања сложеног животног циклуса, то јест метаморфозе, и морфолошке еволуције. Поређењем онтогенетских трајекторија две, филогенетски релативно блиске врсте и њихових хибрида могуће је тестирати да ли, и у којој мери, метаморфоза представља онтогенетско ограничење. Трећи део односи се на испитивање утицаја хибридизације као геномског стресора на стабилност развића. У овом делу анализирани су јединке из природних популација и хибридни зона са различитим исходом хибридизације (четири врсте и две хибридне зоне). У овим истраживањима примењене су софистициране методе компјутеризоване микротомографије и геометријске морфометрије како би се омогућила прецизна квантификација одступања од идеалне симетрије (флукутирајућа асиметрија) као мере нестабилности развића.

У поглављу **УВОД** Кандидаткиња систематично износи проблематику, научне хипотезе и литературне податке који се односе на досадашња сазнања о истраживаној проблематици; хибридни зонама, њиховом формирању и одржавању, улози онтогеније и развојних ограничења у еволуцији морфолошких целина, као и о специфичностима групе великих мрмољака као модел система. Увод је подељен је у три одељка. У одељку „**Хибридизација**“ кандидаткиња даје преглед проблематике хибридизације, њених исхода као и присуства и одржања природних хибридни зона. У одељку „**Морфолошка варијабилност и стабилност развића**“ дат је преглед основних компоненти морфолошке варијабилности, улоге онтогеније и онтогенетских ограничења у еволуцији морфолошких целина, са посебним освртом на сложени животно циклус и метаморфозу. У трећем одељку „**Велики мрмољци (род *Triturus*)**“ дате су опште карактеристике, распрострањење и хибридизација великих мрмољака.

У поглављу **ЦИЉЕВИ РАДА** дефинисан је главни циљ дисертације – Утврђивање утицаја хибридизације на вијабилитет, морфолошку варијабилност и стабилност развића великих мрмољака (род *Triturus*) и одређивање параметара који су довели до формирања и одржавања хибридне зоне *Triturus ivanbureschi* и *T. macedonicus*, укључујући експанзију *T. macedonicus* и асиметричну интрогресију *T. ivanbureschi* митохондријске ДНК. У вези с тим постављено је пет конкретних циљева истраживања: 1) Одређивање евентуалних пре- и постзиготских репродуктивних баријера међу сродним врстама; 2) Поређење параметара животне историје две врсте и реципрочних хибрида (репродуктивни потенцијал родитељских врста, вијабилитет јаја и ембриона, стопа изваљивања ларви, брзина развића ларви); 3) Реконструкција онтогенетских путања од тек изваљених ларви до метаморфозираних јувенилних јединки уз посебан осврт на сложени животно циклус и метаморфозу као онтогенетско ограничење; 4) Одређивање утицаја хибридизације на морфолошку варијабилност (облик репа и облик главе код ларви, као и облик главног скелета код адулта); 5) Утврђивање утицаја хибридизације на стабилност развића.

Поглавље **МАТЕРИЈАЛ И МЕТОДЕ** састоји се од три одељка. Први одељак – „**Експериментални дизајн**“, обухвата детаљан опис трогодишњег експеримента почевши од прикупљања узорка, поставке експеримента са интра- и интерспецијским укрштањима, гајењем ембриона и ларви. Други одељак „**Прикупљање података**“ односи се на методе прикупљања података за процене репродуктивног потенцијала, преживљавања ембриона и ларви, као и одабир онтогенетских ступњева, морфолошких структура и специфичних тачака

за морфометријске анализе. У оквиру трећег одељка „Статистичке анализе“ дат је преглед биваријатних и мултиваријатних статистичких метода као и метода геметријске морфометрије коришћених за анализе: 1) репродуктивног потенцијала и карактеристика ране животне историје, 2) дивергенције у величини и облику репа ларви, 3) онтогенетских путања ларви и промене облика главе, 4) варијабилности главеног скелета код адултних јединки и 5) процену стабилности развића. Све методе су јасно елабориране и наведени су одговарајући статистички програми који су коришћени за анализе квантитативних и квалитативних података.

У оквиру поглавља **РЕЗУЛТАТИ**, на врло јасан и прегледан начин представљени су резултати ових истраживања. У складу са циљевима и примењеним методима ово поглавље је подељено у неколико целина. У првом поглављу дат је преглед репродуктивних карактеристика анализираних врста и хибрида, вијабилитет јаја и ембриона, проценат изваљивања и брзина развића ларви. У другом поглављу обрађена је морфолошка варијабилност ларви (облик репа и облик главе) и резултати анализа онтогенетских промена облика главе. У трећем поглављу представљени су резултати анализа морфолошке варијабилности у облику главеног скелета између популација „чистих“ врста и хибридних популација, укључујући и резултате анализе флукутирајуће асиметрије као мере нестабилности развића. У сваком од ових подпоглавља, резултати су сумирани и врло јасно приказани у оквиру табела, одговарајућих графикона и слика.

У поглављу **ДИСКУСИЈА**, кандидаткиња даје приказ добијених резултата са критичким освртом у односу на постављене хипотезе и доступне литературне податке. Ово поглавље се састоји од четири подпоглавља. У првом подпоглављу се дискутују уочене разлике у репродуктивном потенцијалу родитељских врста, као и разлике у величини и карактеристикама јаја и динамици овипозиције. При томе, кандидаткиња, уз анализу уочених разлика које се могу приписати адаптивним предностима једне у односу на другу анализирану врсту, и објаснити сценарио замене врста, критички износи и друге факторе који би могли да утичу на уочену варијабилност репродуктивног потенцијала врста. Посебно подпоглавље односи се на утицај хибридизације на одлике ране животне историје. Уочене разлике у одликама ране животне историје разматрају се у контексту објашњавања одржавања релативно узаних хибридних зона на местима контакта две врсте, као и адаптивних предности *Triturus macedonicus*. Како експериментална укрштања нису показала постојање презиготске репродуктивне изолације и јасне разлике у вијабилности и преживљавању у F1 генерацији, кандидаткиња износи предлоге за даље правце истраживања које би могла објаснити асиметричну интрогресију митохондријске ДНК. У трећем подпоглављу дискутују се резултати који се односе на утицај хибридизације на морфолошку варијабилност ларви великих мрмољака. Уочене разлике у морфологији репа код F1 хибридне генерације дискутују се у односу на релативно оскудне литературне податке везане за утицај хибридизације на морфолошку варијабилност, али и у односу на евентуални значај уочених морфолошких разлика приликом детерминације врста и хибридних популација на терену. Посебно је обрађена онтогенија облика главе, односно резултати добијени реконструкцијом онтогенетских путања и проценама унутар и међугрупних варијанси током ларвених ступњева и након метаморфозе. Ови резултати стављени су у контекст различитих еволуционих хипотеза који разматрају утицај сложеног животног циклуса и метаморфозе на промене морфолошких целина. Због опште интеграције морфогенетских процеса при преласку акватичног, ларвеног у терестрични јувенилни фенотип, очекивано је да морфологија на јувенилном ступњу одмах након метаморфозе буде конзервативнија у односу на претходне ларвене ступњеве. Међутим, резултати добијени у оквиру ове тезе показују да се дивергенција међу родитељским врстама, као и међу врстама и хибридима, јавља у раном развићу и да се продубљује током онтогеније, указујући да метаморфоза не представља онтогенетско ограничење, барем то није када је у питању облик главе. Четврто подпоглавље бави се утицајем хибридизације на морфолошку варијабилност главеног скелета код

адултних јединки и стабилност развића. У овом подпоглављу дискутују се уочени образци морфолошке варијабилности. Насупрот очекивањима, прецизне анализе облика главеног скелета показале су одсуство било каквих разлика у нивоу асиметрије јединки из популација ван хибридних зона као и јединки унутар хибридних зона. Ови резултати коментарисану су у односу на релативно ретке студије утицаја хибридизације на стабилност развића у природним популацијама, као и повезаности унутрашњег, геномског стресора и стабилности развића.

У складу са предметом докторске дисертације, постављеним циљевима и добијеним резултатима истраживања, у поглављу **ЗАКЉУЧЦИ** сумирани су најважнији закључци који произилазе из добијених резултата. На основу тродишњих експерименталних укрштања и праћења репродуктивних карактеристика, вијабилности и стопе преживљавања ембриона, изведени су закључци о сличностима и разликама у репродуктивном потенцијалу врста, динамици полагања јаја и адаптивним предностима при иницијалном контакту врста, као и могућим механизмима одржавања релативно узаних хибридних зона.

На основу анализе промена облика током ларвеног развића и метаморфозе изведени су закључци о разликама у стопи и брзини развића као и о онтогенетским трајекторијама филогенетски сродних врста и њихових хибрида са посебним освртом на метаморфозу као онтогенетско ограничење.

На основу анализа варијабилности главеног скелета и нивоа флукутирајуће асиметрије, изведени су закључци о утицају хибридизације као генетичког и геномског стресора на морфолошку варијабилност и стабилност развића.

На крају, дате су смернице за будућа истраживања у овој области.

Поглавље **ЛИТЕРАТУРА** садржи 233 библиографске јединице које су адекватно и на одговарајућим местима наведене у тексту докторске дисертације.

У оквиру последњег поглавља **ПРИЛОЗИ** дато је шест прилога. Прилози 1 и 2 обрађују таксономску историју и распрострањење као и преглед биогеографске историје великих крестастих мрмољака (*Triturus cristatus* superspecies). Дати прилози су од изузетног значаја за разумевање поставки ове тезе и дају синтетски приказ досадашњих истраживања и сазнања о еволуционој историји групе великих мрмољака. Прилози 3, 4 и 5 су дозволе одговарајућих министарстава Републике Србије и Црне Горе за прикупљање адултних јединки из природних популација, и одговарајуће Мишљење Етичког комитета Института за биолошка истраживања „Синиша Станковић“ за извођење експеримента. Прилог 6 је преглед узорка за анализе облика главеног скелета и стабилности развића великих мрмољака.

Софтверска провера

На основу Правилника о поступку провере оригиналности докторских дисертација које се бране на Универзитету у Београду извршена је провера оригиналности докторске дисертације кандидаткиње Тијане Вучић, у програму *iThenticate*. Увидом у извештај провере утврђено је да се поклапања односе на имена таксона, цитирану литературу, неке опште дефиниције и називе методолошких приступа. Увидом у извештај о софтверској провери оригиналности као и у текст докторске дисертације, Комисија сматра да су проблематика, експериментални дизајн и резултати оригинални и да је докторска дисертација кандидаткиње Тијане Вучић оригинално научно дело.

БИБЛИОГРАФИЈА

Радови и конгресна саопштења у којима су представљени резултати ове докторске дисертације:

Б1. Радови у часописима међународног значаја

1. Vučić, T., Vukov, T.D., Tomašević Kolarov, N., Cvijanović, M., Ivanović, A. 2018. The study of larval tail morphology reveals differentiation between two *Triturus* species and their hybrids. *Amphibia–Reptilia* 39:87–97. (M22)
<https://doi.org/10.1163/15685381-17000190>
Линк ка часопису: https://brill.com/view/journals/amre/39/1/article-p87_9.xml?lang=en
2. Vučić, T., Sibinović, M., Vukov, T.D., Tomašević Kolarov, N., Cvijanović, M., Ivanović, A. 2019. Testing the evolutionary constraints of metamorphosis: the ontogeny of head shape in *Triturus* newts. *Evolution* 73:1253–1264. (M21)
<https://doi.org/10.1111/evo.13743>
Линк ка часопису: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/evo.13743>

Б2. Радови у часописима домаћег значаја

Б3. Конгресна саопштења на скуповима међународног значаја

1. **Vučić, T.**, Sibinović, M., Vukov, T.D., Tomašević Kolarov, N., Cvijanović, M., Ivanović, A. (2017). Head shape and ontogenetic trajectories of closely related species – preliminary results. Conference of Young Evolutionary Biologist, Krakow, Poland. Abstract book, p.23.
2. **Vučić, T.**, Sibinović, M., Vukov, T.D., Tomašević Kolarov, N., Cvijanović, M., Ivanović, A. (2017). Ontogeny of head shape in *Triturus* newts: geometric morphometric approach. 19th European Congress of Herpetology, Salzburg, Austria. Book of abstracts, p. 167.
3. **Vučić, T.**, Ivanović, A. (2018). Hybridization and early life-history traits: *Triturus ivanbureschi* and *T. macedonicus* contact zone. 2nd Balkan Herpetological Symposium, 13th Croatian Biological Congress. Abstract book, p. 19.
4. **Vučić, T.**, Cvijanović, M., Ivanović, A. (2019). What *Triturus* newts can tell us about diversification and evolution within hybrid zone? 20th European Congress of Herpetology, Milan, Italy. Accepted abstract.
5. **Vučić, T.**, Nikolić, S., Jovanović, J., Ivanović, A., Cvijanović, M. (2019). Reproductive potentials of two *Triturus* species from their hybrid zone. 20th European Congress of Herpetology, Milan, Italy. Accepted abstract.

Б4. Конгресна саопштења на скуповима домаћег значаја

МИШЉЕЊЕ И ПРЕДЛОГ КОМИСИЈЕ

Докторска дисертација кандидаткиње **Тијане Вучић**, под насловом “Хибридизација, морфолошка варијабилност и стабилност развића великих мрмољака (*Triturus* spp.)”, представља свестран и оригиналан научни рад који се бави проблемом хибридизације, замене врста и асиметричне интрогресије митохондријске ДНК, као и утицаја хибридизације на морфолошку варијабилност и стабилност развића. Циљеви докторске дисертације су јасно дефинисани и успешно реализовани, а коришћене методе истраживања и обраде резултата су савремене и адекватно одабране.

У првом делу докторске дисертације кандидаткиња **Тијана Вучић** бавила се механизмима који иницијално могу водити ка асиметричној интрогресији укључујући и разлике у репродуктивном потенцијалу, карактеристикама ране животне историје. У другом делу, користећи јединке добијене експерименталним укрштањима обрађује утицај хибридизације на морфолошку варијабилност уз посебан осврт на сложени животни циклус и метаморфозу као онтогенетско ограничење. У трећем делу, користећи веома прецизне анализе облика главеног скелета јединки из хибридних пулација са различитим исходом хибридизације, као и јединки из популација ван хибридне зоне, кандидаткиња процењује утицај хибридизације на стабилност развића.

Део резултата дисертације је објављен у часописима категорија М21 (области Екологија и Еволуциона биологија) и М22 (област Зоологија) што говори о њиховој актуелности и научном значају. Комисија закључује да су задаци постављени у циљевима испуњени у потпуности и да добијени резултати имају велики значај у области еволуционе биологије развића, проблематике хибридизације и очувања биодиверзитета.

Имајући у виду све наведено, Комисија позитивно оцењује урађену докторску дисертацију и са задовољством предлаже Наставно-научном већу Биолошког факултета Универзитета у Београду да прихвати овај Извештај и омогући кандидаткињи **Тијани Вучић** јавну одбрану докторске дисертације под насловом: “Хибридизација, морфолошка варијабилност и стабилност развића великих мрмољака (*Triturus* spp.)“.

У Београду, 22.07.2019. године.

КОМИСИЈА:

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

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

др Биљана Стојковић, редовни професор
Универзитет у Београду - Биолошки факултет