

UNIVERZITET U BEOGRADU

BIOLOŠKI FAKULTET

Tamara G. Petrović

**MORFOLOŠKA VARIJABILNOST I OBRASCI
KORELACIJA ELEMENATA EKSTREMITETA
BEZREPIH VODOZEMACA
(Anura, Amphibia)**

doktorska disertacija

Beograd, 2020

UNIVERSITY OF BELGRADE

FACULTY OF BIOLOGY

Tamara G. Petrović

**MORPHOLOGICAL VARIABILITY AND
PATTERNS OF CORRELATION IN LIMB
ELEMENTS OF TALESS AMPHIBIANS
(Anura, Amphibia)**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2020

Mentori:

dr Nataša Tomašević Kolarov, naučni
saradnik, Instituta za biološka istraživanja
„Siniša Stanković“, Institut od nacionalnog
značaja za Republiku Srbiju,
Univerzitet u Beogradu

dr Imre Krizmanić, docent
Biološkog fakulteta,
Univerzitet u Beogradu

Član komisije:

dr Tanja Vukov, viši naučni
saradnik, Instituta za biološka istraživanja
„Siniša Stanković“, Institut od nacionalnog
značaja za Republiku Srbiju,
Univerzitet u Beogradu

Datum odbrane: _____

Eksperimentalni deo doktorske disertacije urađen je u okviru projekata osnovnih istraživanja Ministarstva prosvete i nauke Republike Srbije (173043), u okviru Odeljenja za Evolucionu Biologiju, Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“, Univerziteta u Beogradu, Instituta od nacionalnog značaja za Republiku Srbiju

Zahvaljujem se

Mentoru dr Nataši Tomašević Kolarov, naučnom saradniku Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ Univerziteta u Beogradu, na neizmernoj pomoći i posvećenosti u kreiranju i realizaciji doktorske disertacije. Posebno joj se zahvaljujem na pomoći pri izboru teme, analizi i interpretaciji dobijenih rezultata.

Dr Tanji Vukov, višem naučnom saradniku Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ Univerziteta u Beogradu, na pomoći tokom eksperimentalnog rada i analizi dobijenih rezultata, kao i na smernicama i sugestijama tokom svih faza izrade doktorske disertacije.

Mentoru dr Imreu Krizmaniću, docentu Biološkog fakulteta Univerziteta u Beogradu, na pomoći prilikom realizovanja terenskih istraživanja, kao i na komentarima i sugestijama koji su značajno doprineli finalnoj verziji ove disertacije.

Dr Zorici S. Saičić na ukazanoj prilici da budem deo njenog naučno-istraživačkog tima.

Koleginicama i kolegama sa Odeljenja za evolucionu biologiju na savetima i pomoći tokom rada u laboratoriji. Hvala koleginici dr Tijani Vučić na saradnji i podršci.

Koleginicama i kolegama sa Odeljenja za fiziologiju: dr Slađanu Pavloviću, dr Slavici Borković-Mitić, dr Tijani Radovanović, dr Svetlani Despotović, dr Branki Gavrilović, dr Jeleni Gavrić i dr Marku Prokiću na ukazanom poverenju, podršci i pozitivnoj radnoj atmosferi.

Morfološka varijabilnost i obrasci korelacija elemenata ekstremiteta bezrepih vodozemaca (Anura, Amphibia)

SAŽETAK

U ovoj studiji sumirani su inter- i intraspecijski aspekti morfološke varijabilnosti ekstremiteta bezrepih vodozemaca pod uticajem selekcionih pritisaka vezanih za ulogu ekstremiteta u lokomociji i reprodukciji. Varijabilnost elemenata ekstremiteta je u direktnoj vezi sa načinom kretanja i sa stepenom korišćenja akvatične, terestrične i arborealne sredine, ali i u indirektnoj vezi u pogledu razlika između polova i osobina životnih istorija. Analizom polnog dimorfizma, utvrđene su razlike u veličini i obliku prednjih ekstremiteta, dok neznatne razlike u zadnjim ekstremitetima i elementima sakralnog pršljena ukazuju na postojanje ograničenja u nastanku intraspecijske varijabilnosti u ovim osobinama kod bezrepih vodozemaca, verovatno zbog jakih biomehaničkih zahteva visoko specijalizovane lokomocije. Poređenjem morfološke varijabilnosti različitih lokomotornih tipova (skakača i hodača) potvrđen je važan uticaj zadnjih ekstremiteta, i istaknut uticaj proksimalnog i medijalnog dela prednjih ekstremiteta, kao i osobina karličnog pršljena u kretanju i definisanju morfologije lokomotornih tipova Anura. Analizom morfološke integracije pokazano je da najveći uticaj na korelacionu strukturu ekstremiteta bezrepih vodozemaca ima prirodna selekcija, pre svega kroz specijalizaciju za skok, a zatim i kroz druge lokomotorne aktivnosti koje su povezane sa različitim preferencama prema tipu staništa i načinu života vrsta. Sa druge strane, pored postojanja veze između filogenetske istorije vrsta i ekoloških preferenci, nije utvrđen značajan uticaj filogenetskih odnosa vrsta na nivo i obrasce korelacija ekstremiteta. Ova studija je pokazala značajan uticaj lokomocije i reprodukcije u oblikovanju varijabilnosti i razumevanju faktora evolucionih promena ekstremiteta bezrepih vodozemaca.

Ključne reči: morfološka varijabilnost, ekstremiteti, Anura, polni dimorfizam, lokomocija, morfološka integracija

Naučna oblast: Biologija

Uža naučna oblast: Morfologija, sistematika i filogenija životinja

UDK broj:

Morphological variability and patterns of correlation in limb elements of tailless amphibians (Anura, Amphibia)

ABSTRACT

This study summarized inter- and intraspecific morphological variability of anuran limbs in relation to selective pressures of locomotion and reproduction. Morphological variability of limb traits is directly related to the locomotor mode used in aquatic, terrestrial and arboreal environments, and indirectly to the differences between the sexes and the features of life histories. Analyses of sexual dimorphism of locomotor traits revealed differences in size and shape only for forelimbs. The absence of significant differences for hindlimb and sacral traits indicate constraints in intraspecific variability of these traits, which can be result of specialization to saltatorial locomotion.

Comparison of the morphological variability of locomotor types (walkers and jumpers) highlighted the importance of hindlimbs, the proximal and medial elements of the forelimbs, as well as the features of the pelvic vertebra, in movement and definition of the morphology of the locomotor types in Anurans. The analysis of morphological integration showed that natural selection has the highest influence on the correlation structure of anurans, archived mainly through the specialization for jump, but also through other locomotor activities that are related to different preferences for habitat type. Even though there was a relationship between phylogenetic history of species and ecological preferences significant influence of phylogenetic relationships of species on the level and patterns of limb correlations was not observed. In conclusion, this study demonstrated the significant influence of locomotion and reproduction in shaping variability of limbs of anurans, contributing to the understanding of evolutionary changes that this group went through.

Keywords: morphological variability, limbs, Anura, sexual dimorphism, locomotion, morphological integration

Scientific field: Biology

Special scientific field: Morphology, systematics and phylogeny of animals

UKD number:

SADRŽAJ

1. UVOD	1
1.1. FENOTIPSKA VARIJABILNOST	2
1.2. LOKOMOTORNI SISTEM BEZREPIH VODOZEMACA	3
1.2.1. Plan skeletne građe, ekstremiteti i različiti lokomotorni tipovi	4
1.3. POLNI DIMORFIZAM	6
1.3.1. Polni dimorfizam bezrepih vodozemaca	8
1.4. MORFOLOŠKA INTEGRACIJA, MODULARNOST	8
1.4.1. Morfološka integracija ekstremiteta	10
1.4.2. Morfološka integracija i lokomotorna specijalizacija bezrepih vodozemaca	10
2. CILJEVI	12
3. MATERIJAL I METODE	14
3.1. PREGLED VRSTA I LOKALITETA	15
3.1.1. Opis vrsta	16
3.2. PRIPREMA SKELETA: PROSVETLJIVANJE MEKOG TKIVA, DIFERENCIJALNO BOJENJE I ODREĐIVANJE DUŽINE SKELETNIH ELEMENATA	20
3.3. ANALIZA POLNOG DIMORFIZMA	21
3.4. ANALIZA MORFOLOŠKE VARIJABILNOSTI LOKOMOTORNIH TIPOVA	22
3.5. ANALIZA MORFOLOŠKE INTEGRACIJE	25
3.5.1. Obrasci korelacija	26
3.5.2. Parcijalne korelacije	26
3.5.3. Indeks integracije	26
3.5.4. Filogenija, ekologija i morfološke distance	27
4. REZULTATI	29
4.1. POLNI DIMORFIZAM	30
4.1.1. Vrste kod kojih su ženke veći pol	30
4.1.2. Vrste kod kojih su mužjaci veći pol	30
4.1.3. Vrste kod kojih nisu uočene razlike u veličini između polova	31
4.2. LOKOMOTORNI TIPOVI	37
4.2.1. Strukturni delovi	37

4.2.2. Razlike u proporciji elemenata prednjih i zadnjih ekstremiteta	39
4.3. MORFOLOŠKA INTEGRACIJA	41
4.3.1. Parcijalne korelacije	41
4.3.2. Filogenija, ekologija i morfološke distance	43
5. DISKUSIJA	45
5.1. POLNI DIMORFIZAM	46
5.1.1. Polni dimorfizam u veličini tela	46
5.1.2. Polni dimorfizam u dužini ekstremiteta i osobinama sakralnog pršljena	47
5.2. LOKOMOTORNI TIPOVI	48
5.3. OBRASCI MORFOLOŠKE INTEGRACIJE	50
6. ZAKLJUČCI	52
7. LITERATURA	54
BIOGRAFIJA AUTORA	65

1. UVOD

1.1. FENOTIPSKA VARIJABILNOST

Fenotipsko variranje se definiše kao tendencija ili potencijal fenotipa nekog organizma da varira (Wagner i Altenberg, 1996) i fundamentalno je za nastanak evolucionih promena (Hopkins, 2011). Variranje se vezuje za proces prilagođavanja uslovima spoljašnje sredine (adaptabilnost) ali i sa potencijalom za evolucionu promenu (evolvabilnost, sposobnost da se evoluira). Još od Darvina postoji mišljenje da evolucionu promenu zahtevaju prisustvo varijabilnosti (Darwin, 1859). Fenotipsko variranje predstavlja sirovi materijal za prirodnu selekciju (Van Valen, 1974). Veliko interesovanje je fokusirano na istraživanja uzroka i ograničenja u produkciji fenotipskog variranja (Hallgrímsson i Hall, 2005) kao i određivanja veze između morfološkog variranja u okviru populacije i morfološke divergencije između populacija ili/i vrsta (Badyaev i Foresman, 2000; Marroig i Cheverud, 2005).

Fenotipsko variranje nastaje kao rezultat interakcije genetičkih i sredinskih faktora tokom razvića, pri čemu se njegova "uspešnost" testira u ekološkoj i reproduktivnoj "areni" (Willmore i sar., 2007). Evolucija osobine putem prirodne selekcije zahteva prisustvo fenotipske varijabilnosti, vezu između fenotipskog i genetičkog variranja i jasan odnos između fenotipa i fitnesa, odnosno vezu između date osobine i sposobnosti preživljavanja jedinki, reprodukcije i ostavljanja potomstva.

Ukoliko fenotipsko variranje između jedinki nije nastalo ili je samo delimično genetički određeno, adaptivne evolucije te osobine neće biti (Ivanović i Kalezić, 2013). Sa druge strane, neophodno je prisustvo razlika u fenotipu među jedinkama jedne populacije jer selekcija mora testirati te različite kombinacije za performansu/funkciju, a koje predstavljaju neku komponentu vijabilneta, preživljavanja ili reproduktivnog uspeha. Tačnije, selekcija deluje na nivou performanse ili funkcije, odnosno biološke uloge neke fenotipske osobine (Arnold, 1983; Ivanović i Kalezić, 2013). Ukoliko postoji korelacija između fenotipskog variranja i variranja u funkciji, prirodna selekcija će u datim uslovima favorizovati fenotipove sa optimalnom funkcijom (Losos, 2017; Ivanović i Kalezić, 2013). Kako je evolucioni kriterijum uspešnosti jedinki, odnosno morfološke strukture, njihova adaptivna vrednost, postojanje razlika u adaptivnim vrednostima dovodi do toga da se neke morfološke strukture favorizuju u odnosu na druge. S toga, realizovane morfološke strukture su samo deo mogućih rešenja, jer na ovakvu raspodelu utiče prirodna selekcija koja sa fenotipske "scene" uklanja rešenja sa nižom adaptivnom vrednošću (Ivanović i Kalezić, 2013). Pored prirodne selekcije, različita ograničenja u velikoj meri određuju mogući raspon fenotipova. Ograničenja "prave greške" u stvaranju varijabilnosti postavljajući granice postojećih fenotipova. Na postojanje ograničenja ukazuje prisustvo "zabranjenih morfologija" u morfološkom prostoru, usled neispunjavanja biomehaničkih i geometrijskih principa, ili usled toga što neka ograničenja proizilaze iz suprostavljenih zahteva većeg broja funkcija (Ivanović i Kalezić, 2013). Ograničenja ne utiču samo na nivo varijabilnosti morfoloških struktura već i na pravac te varijabilnosti (Hallgrímsson i Hall, 2005). Posebno se u tom smislu ističe uticaj morfološke integracije. Olson i Miller (1958) su prvi predstavili koncept morfološke integracije kao postojanje međuzavisnosti i povezanosti elemenata u okviru složenih morfoloških celina. Morfološka integracija predstavlja posledicu interakcija bioloških procesa koji se nalaze u osnovi nastanka morfološke celine, kao što su zajedničke nasledna osnova i/ili zajednička funkcija (Klingenberg, 2008). Među evolucionim biolozima rašireno je mišljenje da su ova ograničenja osnovni limitirajući faktor, time što razviće stvara grubu materijal na koji deluje prirodna selekcija i smanjuje broj mogućih fenotipova, što ima direktan uticaj na evoluciju morfoloških struktura (Ivanović i Kalezić, 2013). Neka ograničenja su uslovljena zajedničkim poreklom. Tačnije, zajednička evolucionarna istorija dovodi do toga da se vrste ne mogu smatrati nezavisnim, već filogenetski bliže grupe imaju sličan odgovor na selektivne pritiske (Butler i King, 2004). Različita istraživanja ukazuju na postojanje filogenetskih ograničenja, za veoma različite karaktere, uključujući i odlike životne istorije (McKittrick, 1993).

Važan fenomen koji dovodi do promena u opsegu mogućih fenotipova je polni dimorfizam. Polni dimorfizam, podrazumeva prisustvo stalnih i stabilnih razlika između polova iste vrste u morfologiji, fiziologiji, performansama, ponašanju ili bilo kojoj drugoj osobini (Andersson, 1994). Iz evolucione perspektive, polni dimorfizam je rezultat delovanja prirodne i seksualne selekcije, koje često deluju zajedno ili se nadovezuju jedna na drugu (Lande, 1980). Konkretno, selekcija deluje na fenotipske karakteristike mužjaka i ženki, menjajući njihov reproduktivni, ekološki i društveni uspeh kao i sveukupnu adaptivnu vrednost (Andersson, 1994; Fairbairn, 1997). Pošto selekcija deluje na nivou performanse ili funkcije, odnosno biološke uloge neke fenotipske karakteristike, polni dimorfizam u nekoj morfološkoj osobini, može biti rezultat selekcije na jednoj ili više performansi i/ili osobini životne istorije. Na primer, veće telo kod mužjaka i relativna veličina morfoloških struktura uključenih u agresivno ponašanje obično se objašnjavaju prednostima koje dobijaju veći mužjaci u pogledu odbrane teritorije, u borbi sa drugim mužjacima i lakšem pristupu jedinkama suprotnog pola (Stamps, 1983; Lailvaux i Irschick, 2007; Lindenfors i sar., 2007). Seksualni dimorfizam u dužini ekstremiteta uglavnom je povezan sa povećanim reproduktivnim uspehom koji može nastati kroz odbranu i održavanje teritorija, jačim i sigurnijim držanjem jedinki prilikom amplexusa, aktivnijim kretanjem i većom pokretljivošću pri traženju jedinki suprotnog pola, ali i sa opštim fitnessom koji je određen upotrebom staništa i resursa uzrokujući ekološke razlike između polova (Arnold, 1983; Stamps, 1983; Miles i sar., 2001; Peterson i Husak, 2006). U svim navedenim slučajevima, seksualna selekcija menja morfološke karakteristike favorizujući drugačije polno-specifične optimalne performanse celog organizma (Lailvaux i Irschick, 2006). Generalno, razumevanje povezanosti variranja u morfologiji i funkciji, može omogućiti utvrđivanje mehanizama koji su uključeni u evoluciju složenih morfoloških struktura unutar i između vrsta.

U ovoj tezi analizirana je morfološka varijabilnost ekstremiteta sa posebnim osvrtom na vezu između morfologije prednjih i zadnjih ekstremiteta i načina kretanja tj. lokomotorne specijalizacije, kod deset vrsta bezrepih vodozemaca. Ekstremiteti bezrepih vodozemaca predstavljaju važan model sistem za proučavanje fenomena morfološke evolucije pre svega zbog specifičnog načina kretanja. Osnovna uloga ekstremiteta Anura je u lokomociji. Uloga zadnjih ekstremiteta je u generisanju energije potrebne za skok, dok je uloga prednjih održavanje ravnoteže prilikom doskoka i ublažavanja posledica kontakta sa podlogom (Nauwelaerts i Aerts, 2006). Ekstremiteti Anura su takođe uključeni i u druge brojne funkcije kao što su reprodukcija, hvatanje i manipulacija plenom, čišćenje kože (Duellman i Trueb, 1994; Valdez i Nishikawa, 1997). Sve ove funkcije dovode do toga da selekcija deluje na veličinu i oblik ekstremiteta stvarajući specifičnu intra- i interspecijsku morfološku varijabilnost. Očekuje se da, ipak, najveći uticaj na strukturu ekstremiteta bezrepih vodozemaca ima lokomocija, pre svega kroz specijalizaciju za skakanje, a zatim i kroz druge lokomotorne aktivnosti koje su u uskoj vezi sa tipom staništa koje vrste preferiraju. U ovoj studiji, sumirani su uticaji različitih ograničenja na variranje dužine ekstremiteta, od filogenetskih odnosa, preko različitog nivoa polnog dimorfizma i ekoloških preferenci kod analiziranih vrsta, do različitih obrazaca korelacija između delova ekstremiteta i različitog nivoa morfološke integracije i modularnosti.

1.2. LOKOMOTORNI SISTEM BEZREPIH VODOZEMACA

Sa preko 8000 vrsta, vodozemci su jedna od najraznovrsnijih grupa kopnenih kičmenjaka. Grupa bezrepih vodozemaca obuhvata preko 7000 vrsta svrstanih u 54 porodica i 451 rod (AmphibiaWeb, 2019). Uprkos tome što bezrepi vodozemci imaju kosmopolitsko rasprostranjenje, oko 80% vrsta živi u tropskim i subtropskim oblastima svih kontinenata i svih ostrva, osim Antartika. Prosečna veličina tela adulta je od 2-12 cm. Telo je zdepasto i na odraslom stupnju bez repa koji gube po završetku metamorfoze. Koža je sa bradavičastim ispupčenjima ili je glatka. Donja vilica je bez zuba, dok je gornja vilica nazubljena. U usnoj duplji se, kod većine, nalazi dobro razvijen lepljiv jezik kojim love insekte. Uglavnom mužjaci mogu da proizvode zvuke, a imaju i rezonatorske kese

(vokalne ili zvučne kese) pomoću kojih se ti glasovi pojačavaju (Duellman i Trueb, 1994). U vreme reprodukcije su, pretežno, vezani za vodu, gde se, kod većine, odvija parenje i razviće. Jedna od glavnih karakteristika ove grupe je bifazični način života koji obuhvata larveni i adultni stupanj. Ova dva stupnja su povezana procesom metamorfoze tokom koje se menja spoljašnja morfologija, način ishrane, ponašanje, fiziologija, ali i stanište i način života. Morfološke razlike između ova dva stupnja su jasno uočljive. Larve karakteriše izduženo telo i pokretan rep, dok se adultne jedinice odlikuju skraćenim telom sa dobro razvijenim ekstremitetima i odsustvom repa. Zajednička karakteristika larvi i adulta jeste skraćen aksijalni skelet i odsustvo repnih pršljenova (Handrigan i Wassersug, 2007).

Značajna karakteristika ove grupe jeste korišćenje brojnih načina kretanja, uključujući skakanje, trčanje, hodanje, plivanje, kopanje, penjanje i „jedrenje“. Obzirom na navedeno, može se reći da bezrepi vodozemci spadaju među najbolje skakače u okviru grupe kičmenjaka. Neke vrste mogu skočiti čak pedeset puta više od svoje dužine tela, te tako vrsta *Litoria nasuta* može skočiti preko 2 metra udaljenosti, a veličina tela joj je 5,5 centimetara (James i Wilson, 2008). Postoje značajne razlike između vrsta u sposobnosti skakanja. Vrste u familijama Bufonidae, Rhinophrynidae i Microhylidae imaju kratke zadnje noge sa tendencijom ka hodanju a ne skakanju. Tokom brzog kretanja, pokreti ekstremiteta nalikuju na trčanje. Vrste Anura koje žive u vodi ili u njenoj blizini imaju adaptacije koje poboljšavaju njihove sposobnosti plivanja. Zadnji ekstremiteti su snažni, a između prstiju postoje dobro razvijene plovne kožice koje povećavaju površinu stopala i pomažu da se žaba snažno progura kroz vodu. Neke vrste su prilagođene za kopanje kanala i rupa u zemlji i generalno za život pod zemljom. Imaju zaobljeno telo, kratke ekstremitete, malu glavu sa ispupčenim očima i zadnja stopala prilagođena za kopanje. Arborealne vrste, tačnije one koje naseljavaju drveće, žbunje, visoku travu, su žabe sa dugim nogama i dugim prstima koje na vrhovima poseduju proširenja u vidu jastučića. Ovi jastučići omogućavaju prijanjanje na bilo koju vlažnu ili suhu površinu. Tokom evolucione istorije Anura, nekoliko različitih grupa nezavisno je počelo sa korišćenjem vazdušne sredine. Shodno tome, neke vrste u tropskim prašumama posebno su prilagođene za „jedrenje“ od drveta do drveta (Duellman i Trueb, 1994).

1.2.1. Plan skeletne građe, ekstremiteti i različiti lokomotorni tipovi

Adulti bezrepih vodozemaca se odlikuju specijalizovanim planom skeletne građe koji odstupa od generalnog plana građe tetrapodnih kičmenjaka (Gans i Parsons, 1966). Kičmenica je jako skraćena, najčešće se sastoji od 9 kičmenih pršljenova i izdužene kosti (*os urostyl*) koja nastaje srastanjem nekoliko poslednjih pršljenova. Podeljena je na tri regiona: presakralni, sakralni i postsakralni region. Presakralni region se sastoji od pet do osam kičmenih pršljenova, pri čemu je prvi pršljen atlas, kome nedostaju bočni nastavci kod većine vrsta Anura. Kod većine vrsta postoji tendencija da se broj kičmenovih pršljenova smanji. Rebra postoje samo kod tri familije Anura Leiopelmatidae, Discoglossidae i Pipidae, i uglavnom postoje samo tri para rebara koja su spojena sa nastavcima presakralnih pršljenova II, III i IV. Deveti karlični pršljen (*os sacrum*) je proširen i predstavlja podršku karličnom pojasu. Sakralni pršljen poseduje nastavke prezigapofize koje artikulišu sa poslednjim presakralnim pršljenom, dok postzigapofize odsustvuju skoro kod svih vrsta bezrepih vodozemaca. Transverzalni nastavci sakralnog pršljenova su prošireni i formiraju sakralne dijapofize koje su spojene sa ilijačnim kostima. Sakralne dijapofize su kod nekih vrsta veoma proširene (fam. Pelobatidae), dok su kod drugih vrsta manje izražene (fam. Bufonidae i fam. Hylidae) (Duellman i Trueb, 1994). Poslednji element kičmenog stuba je urostil, cilindričnog oblika, koji predstavlja fuzionisane postsakralne pršljenove. Urostil je smešten između ilijačnih kostiju. Karlični pojas je čvrsto spojen sa kičmenicom i karakteriše se veoma izduženim ilijačnim kostima *os ilium*, *os ischium* i *os pubis*. Ilijačne kosti mogu biti povezane sa ventralne strane sa sakralnim dijapofizama na tri različita načina (Emerson, 1979). Grudni pojas je sastavljen od kostiju: *os clavicularae* i *os chleitrum*, *os scapula* sa proširenjem (*os suprascapula*), *os coracoideum* i *os sternum*. Skelet ekstremiteta, posebno zadnjih je u velikoj meri specijalizovan za izvođenje skokova. Prednji

ekstremiteti su kratki i snažni, dok su zadnji znatno duži od njih. Prednje ekstremitete čine kosti stilopodijuma *os humerus*, zatim zeugopodijalne kosti prednjih ekstremiteta (*os radius* i *os ulna*) koje su srasle čineći *os radioulnae*, i kosti autopodijuma koji obuhvata šest malih kostiju raspoređenih u dva reda. U prednjim ekstremitetima su razvijena četiri prsta, dok je prvi prst potpuno redukovan. Svaki prst se sastoji od proksimalnih metakarpalnih kostiju i različitog broja falangi (prvi i drugi prst imaju dva, a treći i četvrti prst tri falange). Zadnje ekstremitete čine kosti stilopodijuma *os femur*, zatim zeugopodijuma *os tibia* i *os fibula* koje su srasle i grade *os tiobiofibula*, i kosti autopodijuma, odnosno stopala (*os astragalus=os tibiale* i *os calcaneum=os fibulare*) koje su veoma izdužene i predstavljaju funkcionalno važan element (Duellman i Trueb, 1994). Zadnji ekstremiteti imaju pet prstiju, a svaki od njih ima proksimalne metatarzalne kosti i različit broj falangi. Prvi i drugi prst imaju dve falange, treći i peti imaju tri, dok četvrti prst ima četiri falange (Marshall, 1920; Duellman i Trueb, 1994).

Skelet bezrepih vodozemaca je već dugo predmet istraživanja brojnih morfoloških i evolucionih studija pre svega zbog kretanja u skokovima koje predstavlja jednu od jedinstvenih pojava u evoluciji kičmenjaka. Većina vrsta Anura se kreću u skokovima korišćenjem snažnih zadnjih ekstremiteta. Skokovito kretanje ima veliki značaj prilikom bekstva od predatora. Neke vrste predatore izbegavaju brzim nepredvidivim skokovima, dok druge koriste duge i snažne skokove. Neke vrste hodaju ili se kreću u kratkim skokovima što im omogućava da prelaze veće distance tokom migracija do reproduktivnih centara. Bezrepi vodozemci pokazuju i veliku raznovrsnost u pogledu staništa i mikrostaništa. Naseljavaju terestričnu, vodenu i arborealnu sredinu. Žive u šumskoj stelji, podzemnim jamama, potocima, rekama, na obalama močvara i bara, kao i u krošnjama drveća i žbunja.

Osnovi plan građe skeleta današnjih vrsta bezrepih vodozemaca je filogenetski očuvan i prilagođen kretanju u skokovima (Shubin i Jenkins, 1995; Jenkins i Shubin, 1998). Tako, na primer, vrsta iz roda *Triadobatrachus* iz perioda Trijasa poseduje skeletnu građu koja je slična skeletu današnjih vrsta (umereno duge ilijačne kosti, skraćen trup i prisustvo kaudalnog pršljenja), ali je ova vrsta više bila prilagođena hodanju (Rage i Roček, 1989). Skelet kod vrsta rodova *Prosalirus* i *Notobatrachus* je po svojoj građi između *Triadobatrachusa* i modernih vrsta Anura. Ilijačne kosti su duže, a kaudalni pršljen je spojen u urostil (Báez i Nicoli, 2004). Iako je skelet bezrepih vodozemaca prvenstveno prilagođen skokovitom kretanju, bezrepi vodozemci poseduju različite lokomotorne sposobnosti (skakanje, hodanje, plivanje, penjanje i kopanje) koje su omogućile i postojanje velikog ekološkog diverziteta, i dovele do razvoja različitih formi tela (Jorgensen i Reilly, 2013; Reilly i sar., 2015). Emerson (1979) je pokušala da pronađe vezu između razlika u građi skeleta, a pre svega karličnog pojasa i razlika u načinu kretanja bezrepih vodozemaca. Opisala je tri različita tipa iliosakralne građe koji su u uskoj vezi sa načinom kretanja (hodanje, skakutanje-skakanje u kratkim skokovima (*eng. hopping*) i skakanje (*eng. jumping*) i ekološkim preferencama (terestrična, akvatična, arborealna sredina) bezrepih vodozemaca. Tri tipa karličnog pojasa se zapravo razlikuju po širini dijapofiza na sakralnom pršljenju i po čvrstini i načinu vezivanja sakralnih dijapofiza za ilijačne kosti. Bočno-savijajući tip (*eng. lateral-bender*) ima karlicu sa umereno proširenim karličnim diapofizama koje su sa ilijačnim kostima povezane tankim iliosakralnim ligamentom koji omogućava bočno savijanje. Ovakav tip karličnog pojasa je karakterističan za vrste koje se kreću hodanjem, kao i kod vrsta koje kopaju. Drugi tip karličnog pojasa (*eng. fore-aft-slider*) se karakteriše veoma proširenim karličnim dijapofizama, koje nisu čvrsto povezane sa ilijačnim kostima. Na ovaj način omogućena je veća pokretljivost karličnog pojasa napred-nazad. Ovakav tip građe se kod vrsta koje se kreću hodanjem, skakanjem u kratkim skokovima, zatim kod nekih arborealnih vrsta kod kojih je zastupljeno i penjanje, kao i kod nekih kopača. Treći tip karličnog pojasa (*eng. sagittal hinge*) se karakteriše cilindričnim dijapofizama, koje su kratkim ligamentom čvrsto vezane za ilijačne kosti koji onemogućava bočno savijanje karlice. Ovaj tip građe je uglavnom karakterističan za vrste koje se kreću u velikim skokovima, kao što su vrste iz familije Ranidae (Emerson, 1979, 1982).

Pored građe karličnog pojasa i morfologija zadnjih ekstremiteta i njihova veza sa lokomotornim tipovima je takođe proučena. Zug (1978) i Gomes i sar. (2009) su utvrdili odnos između dužine zadnjih ekstremiteta i dužine skoka, kao i veze ovih osobina sa filogenijom analiziranih vrsta. Pokazano je da dužina zadnjih ekstremiteta u odnosu na dužinu tela, kao i odnos dužine femura i tibiofibule predstavljaju važne osobine za definisanje performansi skakanja (Emerson, 1982; Enriquez-Urzelai i sar., 2015). Mišići koji su uključeni u skakanje (*m. cruralis*, *m. gluteus magnus*, *m. semimembranosus*, *m. semitendinosus*, *m. gracilis major*, i *m. plantaris longus*) vezani su za femur i tibiofibulu i čine 60% ukupne mišićne mase zadnjih ekstremiteta (Gillis, 2007). Povećanje dužine zadnjih ekstremiteta ubrzava skok povećavajući rastojanje za delovanje sile generisane u zadnjim ekstremitetima (Calow i Alexander, 1973), dok povećanje dužine tibiofibule u odnosu na femur doprinosi povećanju brzine skoka i poboljšanju drugih performansi skakanja (Zug, 1972; Choi i sar., 2003). Ove karakteristike takođe utiču na efikasnost plivanja stvaranjem veće propulzivne sile tokom kretanja kroz vodu. Takođe je uočen i obrnut obrazac, duži femur u odnosu na tibiofibulu omogućava veću snagu prilikom pokreta, što je karakteristično za fosorijalne vrste koje kopaju zadnjim ekstremitetima (Zug, 1972; Emerson, 1976; Gomes i sar., 2009). Uloga prednjih ekstremiteta u skokovitom kretanju i drugim lokomotornim aktivnostima i veza sa morfologijom je manje ispitivana. Smatra se da prednji ekstremiteti pružaju potporu telu prilikom hodanja. Takođe učestvuju i u završnoj fazi skakanja (tokom doskoka), pri čemu imaju ulogu da smanje i ublaže silu koja je nastala u zadnjim ekstremitetima (Nauwelaerts i Aerts, 2006), što je posebno izraženo kod vrsta koje su slabiji skakači (fam. Bufonidae). Kod vrsta koji su dobri skakači deo sile prilikom doskoka se prenosi i na grudni pojas (fam. Ranidae) (Didde i Rivera, 2019). Na osnovu ukupne dužine zadnjih ekstremiteta, odnosa femura i tibiofibule, kao i prema tome da li se vrste odlikuju većim ili manjim sposobnostima skakanja, bezrepi vodozemci se mogu svrstati u dva osnovna lokomotorna tipa: skakači (vrste čiji je skok veći od deset dužina tela) i hodači (vrste čiji je skok manji od deset dužina tela) (Zug, 1972).

Lokomocija je usko povezana sa različitim aspektima ekologije, kao što su efikasnost u ishrani, bekstvo od predatora, i očuvanje energije (Dickinson i sar., 2000). Zug (1972) je analizirao lokomociju bezrepih vodozemaca u kontekstu različitih staništa i filogenetskih odnosa. Vrste je na osnovu ekoloških preferenci svrstao u tri kategorije: poluakvatične, terestrične i arborealne. Sposobnost skakanja je bila najveća kod arborealnih (vrste iz familije Hylidae) i semiakvatičnih vrsta, dok su terestrične vrste bile najslabiji skakači (vrste iz familije Bufonidae i Pelobatidae). Terestrične vrste se češće kreću u manjim skokovima i karakterišu se kraćim zadnjim ekstremitetima, dok akvatične i arborealne vrste pokazuju bolje lokomotorne sposobnosti i imaju duže zadnje ekstremitete (Emerson, 1978). Potvrđeno je da su razlike u performansama, morfologiji i veze sa ekološkim osobinama takođe u uskoj vezi sa filogenetskom istorijom. Zbog velike raznovrsnosti staništa i uticaja ekologije na lokomociju bezrepih vodozemaca predložene su i detaljnije podele terestričnih vrsta na fosorijalne i nefosorijalne, arborealnih na vrste koje naseljavaju otvorene krošnje, visoke i niske delove krošnji (Gomes i sar., 2009). Detaljnije analize morfološke varijabilnosti ekstremiteta u kontekstu ekoloških niša ukazale bi na faktore koji omogućavaju diverzifikaciju morfoloških i bihevioralnih karakteristika povezanih sa lokomocijom (Garland i Losos, 1994).

1.3. POLNI DIMORFIZAM

Polni dimorfizam podrazumeva prisustvo stalnih kvalitativnih i kvantitativnih razlika između polova iste vrste i jedna je od najzastupljenijih karakteristika među kičmenjacima. Poslednjih nekoliko decenija polni dimorfizam predstavlja jedan od fenomena koji se nalaze u centru pažnje evolucionih biologa, pre svega mehanizmi kojima on nastaje i održava se. U osnovi, polni dimorfizam je složen fenomen pošto na razliku između polova mogu uticati veoma različiti adaptivni i neadaptivni faktori koji deluju tokom razvića kada se diferenciraju morfološke celine, zatim različite odlike životne istorije grupa, ekološki faktori, kao i karakteristike ponašanja jedinki

(Fairbairn, 1990). Polni dimorfizam se objašnjava kao posledica delovanja prirodne i/ili seksualne selekcije. Često, ova dva procesa deluju zajedno, ali se i nadovezuju jedan na drugi (Lande, 1980). Definisane su tri osnovne hipoteze za poreklo i održavanje polnog dimorfizma: 1) seksualna selekcija u korist mužjaka, 2) selekcija za fekunditet, i 3) divergencija u nišama (Hendry i sar., 2014). Prva hipoteza odnosi se na pojavu polnog dimorfizma u veličini tela kada mužjaci imaju veće telo u odnosu na ženke. Veće telo kod mužjaka se najčešće objašnjava kompetitivnom prednošću veličine tela u ritualnim borbama za teritoriju i/ili ženke. U dosadašnjim studijama je pokazano da je stepen polnog dimorfizma u veličini izražen kod onih vrsta kod kojih postoji i izražena kompeticija između mužjaka (Trivers, 1976; Shine, 1978). Sa druge strane, kroz selekciju za fekunditet, kod ženki mogu biti favorizovane jedinke krupnijeg tela pri čemu je veličina tela u direktnoj vezi sa brojem potomaka ili veličinom potomaka. Takođe, divergencija u nišama može dovesti do prisustva polnog dimorfizma u obliku ili veličini nekih osobina zbog različitih ekoloških preferenci polova, odnosno mužjaci i ženke zauzimaju različite ekološke niše kako bi se smanjila kompeticija za resurse između njih (Shine, 1989). Ovaj oblik polnog dimorfizma uočen je uglavnom u karakteristikama koje nemaju direktnu ulogu u reprodukciji (na primer razlike u veličini i obliku trofičkog aparata i/ili ekstremiteta). Ekološka divergencija između polova još uvek nije dovoljno proučena kod vodozemaca, dok je kod zmija uočeno da i male morfološke i funkcionalne razlike u viličnom aparatu između polova omogućavaju specijalizaciju ženki i mužjaka na različite tipove plena. Potrebno je istaći da ekološka divergencija nikad ne deluje nezavisno od divergencije reproduktivnih uloga između mužjaka i ženki (Shine, 1991). Jedan od najizraženijih i najbolje proučenih oblika polnog dimorfizma u evolucionoj biologiji, je polni dimorfizam u veličini tela. Dimorfizam u veličini tela definiše se kao bilo koja statistički značajna razlika između srednjih vrednosti dužina ili težina polno zrelih jedinki neke populacije u određenom vremenskom intervalu. Pravac i veličina dimorfizma u dužini tela zavisi od različitih selektivnih pritisaka kojima su izložene jedinke muškog i ženskog pola. Kao što je već navedeno seksualna selekcija (preko kompeticije između jedinki istog pola ili preko aktivnog izbora partnera), kao i pozitivna korelacija između dužine tela i fekunditeta su neki od pritisaka koji rezultiraju polnim dimorfizmom u veličini tela. Kod velikog broja vrsta, kod kojih je izražena borba između mužjaka, mužjaci su često označeni kao veći pol u odnosu na ženke. Veće telo daje prednost u borbi za potencijalnog partnera (Andersson, 1994). Sa druge strane, selekcija, zbog izražene korelacije dužine tela i fekunditeta, može da favorizuje veće vrednosti za dužinu tela kod ženki. Međutim, bez obzira na postojanje veze između ovih osobina, veće telo kod ženki ne znači uvek i veći ukupni potencijal za reprodukciju, jer povećanje veličine tela zahteva i veće ulaganje vremena i energije (Shine, 1988). Razlike između polova u osobinama životne istorije kao što su veličina tela i starost pri dostizanju polne zrelosti, ali i razlike u preživljavanju tokom različitih faza ontogenetskog razvoja, takođe dovode do razlika u veličini tela (Verrell i Halliday, 1986; Andersson, 1994; Monnet i Cherry, 2002). Shine (1990) je zaključio da pol koji sa većom dužinom tela dostigne polnu zrelost, u oko 90% slučajeva takođe dostiže i veću prosečnu adultnu dužinu tela. Ovo ukazuje na važnu ulogu juvenilnog rasta tj. starosti i dužine tela pri dostizanju polne zrelosti u određivanju polnog dimorfizma u dužini tela. Nedeterminisani rast može uticati na nivo dimorfizma, ali veoma retko dovodi do promena u njegovom pravcu (Andersson, 1994). Dimorfizam u adultnoj dužini tela može biti odraz razlika u uzrasnim strukturama polova, u slučajevima kada se rast nastavlja i posle dostizanja polne zrelosti, pri čemu jedan od polova ima veću stopu preživljavanja (Verrell i Halliday, 1986). Razlike u veličini tela mogu nastati tokom različitih uzrasnih stupnjeva: tokom juvenilnog perioda, posle dostizanja polne zrelosti (u adultnom periodu) ili tokom oba ova perioda (Andersson, 1994). Važno je napomenuti da su razlike u dužini tela između polova, najverovatnije, rezultat kombinacija navedenih selektivnih pritisaka. Takođe, moguće je da različiti evolucionari pritisaci deluju na polove, pa samim tim optimalne dužine tela, u okviru svakog pola, mogu nezavisno varirati (Kalezić i sar., 1992).

1.3.1. Polni dimorfizam bezrepih vodozemaca

Polni dimorfizam kod bezrepih vodozemaca obuhvata razlike između mužjaka i ženki u veličini tela, u nizu morfoloških osobina, obojenosti i prisustvu različitih ornamenata, vokalizaciji, ponašanju tokom razmnožavanja, građi i prisustvu kožnih žlezdi (Bell i Zamudio, 2012; Herrel i sar., 2012). Kod 90% vrsta bezrepih vodozemaca ženke predstavljaju veći pol (Shine, 1979). Najčešće objašnjenje je prednost vezana za produkciju jaja, tačnije, veće telo kod ženki znači i veći prostor za skladištenje jaja. Krupnije telo kod ženki se postiže povećanim ulaganjem u rast, kao i odlaganjem polne zrelosti. Prema Shine (1979) mužjaci su veći pol samo kod 9% od 557 vrsta koje je analizirao. Kod bezrepih vodozemaca je retka pojava direktne kompeticije, međutim, kod vrsta kod kojih postoji borba između mužjaka, selekcija favorizuje veće telo kod mužjaka kroz uspešnost u parenju (Shine, 1979; Wells i Schwartz, 2007). Jedan od primera je australijska vrsta *Adelotus brevis* kod koje je uočeno da postoji fizička borba mužjaka. Krupnije telo i trnolike rožnate tvorevine kod mužjaka su doprinele većem reproduktivnom uspehu. Takođe, mužjaci vrsta roda *Limnodynastes* se karakterišu krupnijim telom i rožnatim tvorevinama nalik zubima, kojim napadaju protivnike i brane teritoriju (Fabrezi i Emerson, 2003). Kod vrsta gde odsustvuje fizička borba, veličina tela mužjaka se može povezati sa dužinom i učestalošću tonova koji se proizvode tokom oglašavanja u parenju. Ženke preferiraju one mužjake koji proizvode tonove niže frekvencije, odnosno mužjake se krupnijim telom (Kupfer, 2007). Kod vrsta kod kojih mužjaci vode brigu o potomstvu uočeno je veće telo u odnosu na ženke. Pored razlika u veličini tela kod vodozemaca, može biti prisutan i dimorfizam u obojenosti kože. Ovaj vid polnog dimorfizma može biti ontogenetski kada se razlike u obojenosti javljaju još tokom razvoja jedinki ili sezonski koji je prisutan samo tokom sezone parenja (Bell i Zamudio, 2012). Divergencija u nišama između polova kod bezrepih vodozemaca je manje prisutna i proučavana (Vukov i sar., 2018).

Razlike između polova u reproduktivnim ulogama, osobinama životne istorije i ekološkim strategijama mogu se povezati sa razlikama u obliku tela, kao i razlikama u dužini pojedinih delova tela. Iako ženke većine vrsta imaju veće telo od mužjaka, mužjaci često mogu imati veće ekstremitete kao rezultat reproduktivne strategije (Lee, 2001). Rezultati nekoliko studija su pokazali da mužjaci nekih vrsta bezrepih vodozemaca imaju duže prednje ekstremitete ili izdužene pojedinačne elemente: humerus i radiolnu (Lee, 2001; Di Cerbo i Biancardi, 2012; Arantes i sar., 2015). Duži skeletni elementi su u većini slučajeva povezani sa većom masom mišića koji su vezani za ove elemente, a koji omogućavaju mužjacima čvrsto držanje ženke u amplexusu (Howard i Kluge, 1985). Pored prednjih ekstremiteta, alometrijski rast tokom ontogenetskog razvića kod nekih vrsta dovodi do toga da mužjaci imaju veću ukupnu dužinu zadnjih ekstremiteta ili pojedinačnih elemenata (femur, tibiofibula ili stopalo) (Zug, 1978; Radojčić i sar., 2002; Kraus, 2008; Herrel i sar., 2012; Streicher i sar., 2012; Hudson i sar., 2016). Ovo se često povezuje sa većom sposobnošću mužjaka da u amplexusu eliminišu kompeticiju "šutiranjem" (Wells, 1979). Herrel i sar. (2012) smatraju da veće dužine zadnjih ekstremiteta kod mužjaka vrste *Xenopus tropicalis* omogućavaju očuvanje lokomotorne efikasnosti s obzirom na manje telo u odnosu na ženke. Sa druge strane, kod malog broja vrsta je uočeno da ženke imaju veće ekstremitete (Ponssa i sar., 2011; Quiroga i sar., 2015), veće ilijačne kosti (Blain i sar., 2015) ili izdužen trup (Kamath i Sreekar, 2016) u poređenju sa mužjacima.

1.4. MORFOLOŠKA INTEGRACIJA, MODULARNOST

Olson i Miller (1958) su prvi predstavili koncept morfološke integracije kao postojanje međuzavisnosti i povezanosti elemenata u okviru složenih morfoloških celina. Međutim, istraživanja Cheveruda dovela su do razvoja teorije i metodologije morfološke integracije (Cheverud, 1982; Cheverud, 1990; Cheverud, 1995; Cheverud, 1996). Cheverud (1996) je stepen korelisanosti morfoloških osobina predstavljao kao meru njihove integrisanosti. Integrisanost predstavlja rezultat povezanosti bioloških procesa koji se nalaze u osnovi razvoja morfoloških osobina, kao što su zajedničke nasledne osnove i/ili zajednička funkcija. Faktori koji najviše utiču

na stepen integrisanosti morfoloških struktura su: plejotropija gena, neslučajna asocijacija genskih lokusa, kao i prirodna selekcija koja utiče na korelisanost osobina. Prema faktorima koji je određuju, morfološka integracija je podeljena na tri međusobno povezana oblika: razvojno/funkcionalnu, genetičku i evolucionu integraciju (Cheverud, 1996).

Razvojno/funkcionalna integracija podrazumeva povezanost morfoloških celina zbog zajedničkog razvojnog procesa ili iste specifične funkcije. Morfološke osobine koje se razvijaju po istim ili sličnim razvojnim putanjama će imati visok stepen integracije u odnosu na osobine čije je razviće odvojeno. Takođe, morfološke osobine sa istom ili zajedničkom specifičnom funkcijom pokazuju visok stepen morfološke integracije. Genetička integracija podrazumeva zajedničko nasleđivanje osobina usled vezanog nasleđivanja i plejotropije. Evolucionarna integracija se odnosi na koordinisanu evoluciju morfoloških osobina u okviru istih funkcionalnih jedinica. Prema kvantitativno-genetičkoj teoriji, osobine koje su razvojno i funkcijski povezane, visoko su korelisane i zajedno evoluiraju (Lande i Arnold, 1983).

Dakle, morfološka integracija preslikava zajedničke puteve razvića morfoloških osobina, koji su uglavnom filogenetski očuvani, ili su u pitanju posebni putevi kojima morfološke osobine na sličan način odgovaraju na određene sredinske faktore (Badyaev i Foresman, 2000; Klingenberg, 2004). Prema tome, do integrisanosti morfoloških osobina dolazi zbog zajedničkog porekla osobina ili usled delovanja selekcije na osobine koje nemaju isto poreklo. U prethodnim studijama je pokazano da je prirodna selekcija faktor koji uglavnom dovodi do integracije morfoloških celina, u odnosu na zajedničko poreklo (Lawler, 2008; Schmidt i Fischer, 2009; Monteiro i Nogueira, 2010; Bell i sar., 2011; Martín-Serra i sar., 2015).

Koncept modularnosti je blisko povezan sa konceptom integracije. "Modul predstavlja relativno autonoman entitet sa višim stepenom unutrašnje integracije u odnosu na povezanost sa drugim entitetima (modulima) istog sistema" (Cheverud, 1996; Klingenberg, 2005, 2008). Između modula postoji relativna nezavisnost, odnosno nizak nivo integracije, koji omogućava da morfološke osobine u okviru različitih modula evoluiraju različitim brzinama i u različitim pravcima. Na ovaj način omogućena je evolucija na različitim nivoima biološke organizacije, bez narušavanja integracije viših nivoa organizacije (Klingenberg, 2005; Müller, 2007). Važno je istaći da iste morfološke osobine mogu biti deo više različitih modula. Za definisanje modula u evolucionoj biologiji se mogu upotrebiti različiti kriterijumi (Bolker, 2000; Winther, 2001; Eble, 2005; Rieppel, 2005). Genetička osnova predstavlja jedan od kriterijuma za definisanje modula, koji podrazumeva da geni jednog modula evoluiraju sličnom brzinom u odnosu na evoluciju gena drugog modula. Položaj morfoloških struktura takođe definiše module. Tako, na primer, prednji i zadnji ekstremiteti ptica predstavljaju odvojene module (krila i noge). Određivanje modula se može vršiti i na osnovu procene nivoa povezanosti elemenata modula, tj. stepena integracije, koji se izračunava preko kovarijacije morfoloških osobina (Ivanović i Kalezić, 2013). U literaturi je izvršena podela na genetičke module, funkcijske module, module razvića, i evolucionarne module (Winther, 2001; Eble, 2005; Wagner i sar., 2007; Klingenberg, 2008).

Istraživanja modularnosti pružaju informacije o evoluciji morfoloških struktura. Na osnovu analize modularnosti, odnosno morfološke integracije može se sagledati evolucionarni potencijal neke osobine. Takođe, analizom modularnosti moguće je proceniti uticaj različitih ograničenja na morfološku varijabilnost (Goswami i Polly, 2010). Morfološka integracija utiče na pravac, ali ne i na nivo fenotipske varijabilnosti. Zbog toga se može se posmatrati kao faktor koji ograničava ili kao faktor koji omogućava evoluciju morfoloških osobina (Pigliucci, 2003; Klingenberg, 2010). Morfološka integracija omogućava evolucionarne promene morfoloških osobina time što utiče na povećanje nivoa adaptacije na uslove životne sredine, ili utiče na povećanje nivoa integrisanosti procesa razvića (Badyaev i Foresman, 2000). Međutim, pod uticajem stresa, veće promene se dešavaju u okviru modula sa nižim stepenom integracije, dok se kod modula sa višim nivoom funkcijske i morfološke integracije dešavaju manje morfološke promene (Badyaev i Foresman, 2000).

1.4.1. Morfološka integracija ekstremiteta

Serijski homologe strukture se definišu kao strukture nastale dupliranjem razvojnih programa celih modula, pri čemu se njihova ekspresija odvija na različitom mestu i/ili u različito vreme. Ekstremiteti kičmenjaka predstavljaju zanimljiv primer homologih morfoloških struktura sa složenim odnosima između programa razvića, morfološke varijabilnosti i funkcije. S obzirom da prednji i zadnji ekstremiteti imaju zajedničku genetičku osnovu i razvojne puteve očekuje se da pokazuju visok stepen morfološke integrisanosti (Young i Hallgrímsson, 2005). Za razvoj odgovarajućih elemenata parnih ekstremiteta zaduženi su *Hox* 9-13 paralogni geni (Ruvinsky i Gibson-Brown, 2000). Razvoj ekstremiteta je dobro proučen i definisan, zbog toga ekstremiteti predstavljaju dobar model za ispitivanje kovarijacione strukture i njene veze sa zajedničkim razvojnim faktorima (Young i Hallgrímsson, 2005).

Hallgrímsson i saradnici (2002) su predložili model kovarijacione strukture ekstremiteta na osnovu razvojnih faktora, prema kome je morfološka integracija ekstremiteta hijerarhijski strukturirana. U studiji na fetalnim miševima i rebus majmunima pokazano je da najviši stepen integracije postoji između homologih elemenata prednjih i zadnjih ekstremiteta stilopodijuma, zeugopodijuma i autopodijuma, a zatim između elemenata unutar ekstremiteta (Hallgrímsson i sar., 2002). Ovo je takođe potvrđeno u studiji na pticama (Van Valen, 1965). Međutim, delovanje sredinskih faktora i različitih funkcijskih zahteva, može dovesti do razdvajanja jakih veza između homologih elemenata ekstremiteta. Prema Hallgrímssonu (2002), specijalizacija ekstremiteta je povezana sa smanjenjem integracije između prednjih i zadnjih ekstremiteta, odnosno homologih skeletnih elemenata. Smanjenje nivoa morfološke integracije omogućava nezavisno delovanje prirodne selekcije i nezavisnu specijalizaciju prednjih i zadnjih ekstremiteta. Razilaženje forme ili funkcije ekstremiteta je povezano i sa smanjenjem u značaju razvojnih faktora koji regulišu formiranje oba ekstremiteta i relativnim povećanjem značaja razvojnih faktora koji regulišu razvoj samo prednjih ili samo zadnjih ekstremiteta (Young i Hallgrímsson, 2005). Ovo je pokazano kod različitih grupa kičmenjaka sa specijalizovanim ekstremitetima kod kojih su specifične funkcijske veze elemenata praćene i većim stepenom kovariranja u odnosu na homologe elemente (Hallgrímsson i sar., 2009; Kelly i Sears, 2011; Bell i sar., 2011; Tomašević Kolarov i sar., 2011; Garland i sar., 2017). Analizom obrazaca variranja homologih elemenata ekstremiteta kod različitih grupa Tetrapoda mogu se dobiti značajne informacije o uticaju funkcije i razvojnih puteva na specijalizaciju ekstremiteta (Young i sar., 2010; Tomašević Kolarov i sar., 2011).

1.4.2. Morfološka integracija i lokomotorna specijalizacija bezrepih vodozemaca

Uprkos filogenetski očuvanom osnovnom planu skeletne građe još od perioda Jure (Shubin i Jenkins, 1995; Jenkins i Shubin, 1998), postojanje velikog ekološkog diverziteta kod bezrepih vodozemaca koji uključuje i različite lokomotorne aktivnosti (skakanje, hodanje, plivanje, penjanje i kopanje) dovelo je do razvoja različitih formi tela (Jorgensen i Reilly, 2013; Reilly i sar., 2015). Skokovito kretanje kao dominantni način lokomocije ove grupe ima specifične biomehaničke zahteve u pogledu proporcija određenih skeletnih elementata. Posebno je istaknuta dužina zadnjih ekstremiteta u odnosu na dužinu tela, kao i odnos dužine femura i tibiofibule (Emerson, 1982; Enriquez-Urzelai i sar., 2015). Takođe, povećanje dužine tibiofibule u odnosu na femur doprinosi povećanju brzine skoka i poboljšanju drugih performansi skakanja (Choi i sar., 2003; Zug, 1972). U studiji Enriquez-Urzelai i sar., (2015) je uočena razlika u proporcijama zadnjih ekstremiteta između dva lokomotorna tipa: skakača i hodača. Kod vrsta koje spadaju u dobre skakače, femur je uvek duži u odnosu na tibiofibulu, dok je kod hodača obrnuti trend ili su dužine femura i tibiofibule jednake. Veća tibiofibula kod dobrih skakača doprinosi većoj brzini pokreta i poboljšava performanse skakanja, dok kraća tibiofibula u odnosu na femur omogućava veću snagu prilikom pokreta, što je karakteristično za fosorijalne vrste koje kopaju zadnjim ekstremitetima (Zug, 1972; Gomes i sar.,

2009). Sve ovo ukazuje da se struktura ekstremiteta razlikuje kod različitih vrsta bezrepih vodozemaca i da je često u uskoj vezi sa lokomotornim tipom odnosno načinom kretanja. Takođe dužine određenih elemenata ekstremiteta imaju različite biomehaničke osobine, a korelacije između njih mogu uticati na njihovu krajnju funkciju i efikasnost lokomocije. Specijalizacija ekstremiteta je često praćena smanjenjem kovariranja između homologih elemenata ekstremiteta ukazujući na nezavisno delovanje prirodne selekcije na prednje i zadnje ekstremitete (Young i Hallgrimson, 2005). Analizom morfološke varijabilnosti i integracije se može utvrditi odnos razvojnih ograničenja i funkcije ekstremiteta bezrepih vodozemaca i objasniti visok stepen divergencije ekstremiteta uprkos konzervativnosti u osnovnoj morfološkoj organizaciji.

2. CILJEVI

Ekstremiteti bezrepih vodozemaca predstavljaju važan model sistem za probleme morfološke evolucije pre svega zbog specifičnog načina kretanja među kičmenjacima i lokomotorne specijalizacije. Zbog specijalizovanog načina kretanja bezrepih vodozemaca sa jedne strane i postojanja velikog ekološkog diverziteta sa druge strane, ekstremiteti izazivaju posebnu pažnju, pogotovu za istraživanja morfološke varijabilnosti i korelacionih odnosa elemenata ekstremiteta. Ekstremiteti Anura su primarno uključeni u lokomociju, zadnji direktno u generisanju energije potrebne za skok, dok su prednji uključeni u održavanju ravnoteže prilikom sletanja i ublažavanju doskoka (Nauwelaerts i Aerts, 2006). Ekstremiteti Anura su takođe uključeni i u druge brojne funkcije kao što su reprodukcija, hvatanje plena i manipulacija plenom i čišćenje kože (Anderson, 1994; Duellman i Trueb, 1994; Valdez i Nishikawa, 1997). Sve ove funkcije preko biomehaničkih zahteva omogućavaju delovanje selekcije na veličinu i oblik ekstremiteta i dovode do pojave intra- i interspecijske morfološke varijabilnosti. Na morfološku varijabilnost ekstremiteta bezrepih vodozemaca veliki uticaj imaju selekcionni pritisci koji su vezani za ulogu ekstremiteta u reprodukciji i dovode do razlika u dužini i obliku ekstremiteta između polova. Međutim, očekuje se da najveći uticaj na strukturu ekstremiteta bezrepih vodozemaca ima lokomocija, pre svega kroz specijalizaciju za skakanje, a zatim i kroz druge lokomotorne aktivnosti koje su u uskoj vezi sa tipom staništa koje vrste preferiraju. Skokovito kretanje predstavlja dominantni način lokomocije ove grupe sa specifičnim biomehaničkim zahtevima u pogledu proporcija određenih skeletnih elementata, ali se i funkcijski zahtevi za efikasnom lokomocijom razlikuju između lokomotornih tipova. Prema tome, varijabilnost elemenata ekstremiteta je u direktnoj vezi sa načinom kretanja i sa stepenom korišćenja akvatične, terestrične i arborealne sredine, ali i u indirektnoj vezi u pogledu razlika između polova i osobina životnih istorija (Gomes i sar., 2009; Reilly i Jorgensen, 2011). Pretpostavka je da razlike između vrsta u sposobnostima skakanja i načinu kretanja mogu biti u uskoj vezi sa razlikama u dužinama skeletnih elemenata i dovesti do različitih obrazaca korelacija ekstremiteta.

U ovoj studiji analizirani su intra- i interspecijski aspekti morfološke varijabilnosti ekstremiteta kroz efekat različitih funkcionalnih zahteva. Takođe, analizirana je morfološka varijabilnost ekstremiteta sa aspekta filogenetskih odnosa vrsta sa različitim preferencama prema tipu staništa i načinu života, koja ukazuje na faktore evolucionih promena u nivou i obrascima varijabilnosti ekstremiteta bezrepih vodozemaca.

U skladu sa prethodno navedenim definisani su sledeći osnovni ciljevi:

- utvrđivanje obrasca variranja skeletnih elemenata ekstremiteta, njihovih međusobnih odnosa i veze sa lokomotornim tipovima;
- utvrđivanje postojanja polnog dimorfizma u veličini tela i elementima prednjih i zadnjih ekstremiteta bezrepih vodozemaca;
- utvrđivanje uticaja funkcije (specijalizacije) i razvojnih programa na obrasce korelacija između i unutar ekstremiteta, kao i utvrđivanje uticaja filogenetskih odnosa i ekoloških preferenci različitih vrsta bezrepih vodozemaca na integraciju/modularnost ekstremiteta.

3. MATERIЈAL I METODE

3.1. PREGLED VRSTA I LOKALITETA

U okviru predstavljenih istraživanja, obrađen je uzorak od ukupno 353 jedinke, pripadnika 10 taksona reda bezrepih vodozemaca sa područja Balkanskog poluostrva: *Hyla arborea* (gatalinka), *Rana dalmatina* (šumska žaba), *Rana graeca* (grčka žaba), *Rana temporaria* (žaba travnjača), *Pelophylax klepton esculentus* (zelena žaba), *Bufo viridis* (zelena krastača), *Pelobates syriacus* (sirijska češnjarka), *Pelobates fuscus* (obična češnjarka), *Bombina bombina* (crvenotrbi mukač), i *Bombina variegata* (žutotrbi mukač). Analizirane jedinke su deo Batrahološke zbirke, Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“, Instituta od nacionalnog značaja, Univerzitet u Beogradu, Srbija. U Tabeli 1 i na Slici 1 je dat pregled lokaliteta i broja jedinki po vrsti. Analizirane vrste naseljavaju Balkansko poluostrvo i predstavljaju dobar uzorak za analizu varijabilnosti s obzirom da je smanjen uticaj lokalnih sredinskih faktora na fenotipske promene (Enriquez-Urzelai i sar., 2015).

Tabela 1. Pregled vrsta i lokaliteta sa brojem jedinki (n)

vrsta	lokalitet	n
<i>Hyla arborea</i>	Virpazar: Orahovačko Polje	30
	Fruška Gora: Iriški Venac	20
<i>Bufo viridis</i>	Beograd: Jakovo	19
<i>Pelophylax kl. esculentus</i>	Donji Milanovac	17
	Negotin	20
<i>Rana graeca</i>	Ljubovija: Gornja Trešnjica	20
	Kosovska Mitrovica: Banjska	19
	Despotovac: Vražja bara	13
<i>Rana dalmatina</i>	Bela Crkva: Jasenovo,	8
	Jasenovačke šume	19
<i>Rana temporaria</i>	Šara: Bogovinsko jezero	37
<i>Pelobates syriacus</i>	Deliblatska peščara: Đurica	21
<i>Pelobates fuscus</i>	Deliblatska peščara: Hrastovača	28
<i>Bombina bombina</i>	Melenci: Ostrovo	37
<i>Bombina variegata</i>	Klenike: Reka Pčinja	45



Slika 1. Pregled geografskog položaja lokaliteta analiziranih vrsta
(preuzeto sa googleearth.com)

3.1.1. Opis vrsta

Hyla arborea (Linnaeus, 1758)- gatalinka

Areal ove arborealne vrste obuhvata skoro čitavu Evropu (Arnold i sar., 1992). Može se naći na celokupnoj teritoriji Srbije (Vukov i sar., 2013). Naseljavaju svetle mešovite listopadne šume i šikare, u blizini akvatičnih i semiakvatičnih biotopa, kao i vrtove, vinograde, voćnjake, parkove, i slična antropogena i urbana staništa. Prepoznatljiva karakteristika su im jastučasta proširenja na vrhovima prstiju, koja im omogućavaju kretanje po drveću i različitom biljnom zelenilu. Imaju malo telo, i zahvaljujući dugim zadnjim ekstremitetima u odnosu na telo spadaju u dobre skakače. Dan provode sakrivene među lišćem drveća ili u žbunovima, a najaktivnije su u sumrak i noću kada se spuštaju na zemlju radi lova. Kao i većina evropskih vrsta, hiberniraju u periodu od septembra do aprila. Reprodukција počinje ubrzo nakon hibernacije krajem aprila ili početkom maja.

Bufo viridis (Laurenti, 1768)- zelena krastača

Bufo viridis predstavlja politopičnu vrstu, koja naseljava centralnu i južnu Evropu, sever Afrike, Bliski istok kao i neke delove centralne Azije (AmphibiaWeb, 2019). Rasprostranjena je na celokupnoj teritoriji Srbije (Vukov i sar., 2013). Živi u vlažnim šumskim područjima najčešće u žbunju daleko od vodenih basena, ali se nalazi i u sušnim stepama, polupustinjama i pustinjama. Terestrična je vrsta, veoma tolerantna na isušivanje (podnosi temperature i do +40 °C kao i gubitak do 50 % vode), aktivna je obično noću. U vodene ekosisteme dolazi samo tokom perioda parenja koje se odvija u različitim vodenim ekosistemima. Reprodukcijski period počinje u februaru i traje do jula, ali može da varira u zavisnosti geografske širine i nadmorske visine. Hibernacija je najčešće na kopnu, a period hibernacije je, kao i period reprodukcije, jako varijabilan, dok u toplijim i južnim krajevima može i da odsustvuje (Gasc i sar, 1997; Sillero i sar, 2014).

Pelophylax kl. esculentus (Linneus, 1758)- zelena žaba

Ova vrsta naseljava delove zapadne i centralne Evrope kao i delove Evro-azije, severna granica areala se pruža duž Francuske, Danske, Poljske i Estonije dok južna granica zahvata sever Italije, Hrvatsku i prolazi kroz Srbije i Bugarske (AmphibiaWeb, 2019). U našoj zemlji je prisutna u severnim, severozapadnim, severoistočnim, centralnim i istočnim delovima teritorije (Vukov i sar., 2013). Predstavlja hibrid vrsta *P. ridibundus* i *P. lessonae* (Berger, 1968). Zbog specifičnog načina reprodukcije koji je vezan za roditeljske vrste uz ime ove vrste dodaje se i "klepton- kradljivac" (Dubois i Günther, 1982). Po morfološkoj građi zelena žaba intermedijerna u odnosu na roditeljske vrste (Krizmanić, 2008). Semiakvatična je i najveći deo života provodi u vodi ili pored nje, i može se naći u plavnim oblastima uz reke, kanale, jarkove, u barama i močvarama, ali i u antropogenim staništima (Krizmanić i Ivanović, 2010). Samo hladne oligotrofne vode i vode bez vegetacije kao i vodeni ekosistemi na većim nadmorskim visinama (u srednjem i višem pobrđu) nisu naseljene ovim taksonom. Iako je dobro prilagođena akvatičnoj sredini, pokazuje i dobre skakačke sposobnosti. Može biti aktivna preko dana, ali i tokom sumraka i noći. Hibernacija može biti u vodi ili pored nje i odvija se u zavisnosti od spoljašnje temperature od septembra ili novembra do marta odnosno maja (Holenweg i Reyer, 2000). Reproductivni period je od aprila do juna. Reprodukcijski period odvija se u prisustvu jedne ili obe roditeljske vrste. Tokom parenja jedinke ne napuštaju vodu. Mužjaci postaju polno zreli nakon drugog, a ženke posle trećeg prezimljavanja (Berger, 1968).

Rana graeca (Boulenger, 1891)- grčka žaba

Ova vrsta se može naći samo u sedam evropskih zemalja (Srbija, Bosna i Hercegovina, Severna Makedonija, Crna Gora, Albanija, Bugarska i Grčka) (Gasc i sar, 1997). U Srbiji je ima u zapadnim, jugozapadnim, južnim, centralnim, istočnim i severoistočnim delovima, kao i na Kosovu i Metohiji. Živi u blizini hladnijih reka i potoka u višim predelima, u okviru umerenih šuma, brdskih i planinskih pašnjaka. Ne naseljava oblasti ispod 200 metara nadmorske visine (Vukov i sar., 2013). Jedinke ove vrste kao i ostale mrke žabe dobro skaču i plivaju. Aktivna je preko dana. Hibernira od oktobra do februara nakon čega ubrzo počinje i period reprodukcije. Polna zrelost nastupa nakon treće hibernacije (Asimkopoulos i sar., 1990; Urošević i sar., 2018).

Rana dalmatina (Bonaparte, 1840)- šumska žaba

Široko je rasprostranjena u Evropi i na teritoriji Srbije (AmphibiaWeb, 2019; Vukov i sar., 2013). Jedinke pretežno naseljavaju listopadne šume hrasta, bukve, graba i jasena, gde se obično sakrivaju u vlažnom sloju lišća, dok u vodi borave samo tokom perioda reprodukcije. Ova vrsta spada u dobre skakače sa jako snažnim zadnjim ekstremitetima. Aktivna je tokom sumraka i u jutarnjem delu dana. U hibernaciju ulazi tokom septembra ili oktobra, a iz hibernacije se budi tokom februara ili marta. Mužjaci hiberniraju na dnu vodenih površina, dok ženke više preferiraju skrovita mesta u zemlji. *Rana dalmatina* spada u vrste sa eksplozivnim načinom reprodukcije za koji je

karakterističan kratak period razmnožavanja i počinje u rano proleće. Polnu zrelost jedinke stižu nakon dve do tri godine života (Gasc i sar, 1997; AmphibiaWeb 2019).

Rana temporaria (Linnaeus, 1758)- žaba travnjača ili livadska žaba

Travnjača naseljava Veliku Britaniju, veliki deo Evrope i u severozapadnu Aziju. U Evropi je široko rasprostranjena, osim na krajnjem jugu (Pirinejsko i Apeninsko poluostrvo kao i južni delo Balkanskog poluostrva) (AmphibiaWeb, 2019). U Srbiji je ima u severozapadnim, zapadnim, jugozapadnim, jugoistočnim, delovima kao i na jugu Kosova i Metohije i nekim delovima Banata, istočne i severoistočne Srbije (Vukov i sar., 2013). Izuzetno je otporna na niske temperature te se nalazi i u hladnim arktičkim predelima u Skandinaviji i predstavlja vrstu koja se prostire najsevernije od svih vodozemaca u tom regionu. Pretežno živi u vlažnim i močvarnim staništima, ali nije stalno vezana za vodu. U našoj zemlji pretežno naseljava planinske krajeve (Kalezić i sar, 2015). Snažni zadnji ekstremiteti žabe ove vrste omogućavaju joj dobar skok. Parenje počinje vrlo rano u proleće (februar/mart), ponekad u severnim arealima i na visokim planinama može biti i kasnije (maj ili jun). U hibernaciju ulazi krajem oktobra, početkom novembra. U tu svrhu žabe travnjače biraju manje vodene basene dubine do 50 cm (Kuzmin, 1999; Gasc i sar, 1997).

Pelobates syriacus (Boettger, 1889)- sirijska ili istočna češnjarka

Ova vrsta nastanjuje Balkansko poluostrvo na zapadu dok se na istoku areal prostire do Kaspijskog mora (AmphibiaWeb, 2019). Areal u Srbiji je mali i obuhvata sliv Velike Morave, sliv Dunava u Banatu i delove istočne Srbije (Kladovo) (Vukov i sar., 2013). Za nju su karakteristična šumovita, stepska i polupustinjska peskovita i kamenita staništa. Jedinke su aktivne noću, kao i kod vrste *Pelobates fuscus*, a preko dana žive skrivene u podlozi i rupama (Kalezić i sar, 2015). Na metatarzalnom zglobu zadnjih nogu sa unutrašnje strane nalazi se orožnati kožni nabor koji služi za kopanje. Takođe se kao i jedinke *Pelobates fuscus* kreću u kratkim i slabim skokovima ili hodanjem. *P. fuscus* i *P. syriacus* se razlikuju u učestalosti napuštanja skloništa i vremenu koje provode van skloništa. Tokom noći jedinke *P. syriacus* prelaze veće distance u odnosu na *P. fuscus*, ali jedinke *P. fuscus* mnogo češće napuštaju svoja skloništa i time više vremena provode u kopanju nego jedinke *P. syriacus* (Székely i sar., 2010). Hibernacija je na kopnu, gde ukopane provode zimu. Razmnožavanje traje od februara do sredine maja, i odvija se u stalnim vodama. Tokom visokih letnjih temperatura, moguća je i pojava estivacije (Džukić i sar, 2005).

Pelobates fuscus (Laurenti, 1768)- obična češnjarka

Jedinke ove vrste žive u istočnoj, srednjoj i jugoistočnoj Evropi, i zapadnoj Aziji (AmphibiaWeb, 2019). U Srbiji se može naći u severnim delovima (Bačka, Banat i Srem), u slivu Velike Morave i na krajnjem istoku severoistočne Srbije (Vukov i sar., 2013). Naseljava planine i ravnice, gde bira staništa sa rastresitim i peskovitim zemljištem. Obično se preko dana ukopava u zemljište pomoću snažnih, lopatastih zadebljanja oštih ivica na unutrašnjoj strani zadnjih nogu. Mogu se naći i skrivene između kamenja. Jedinke ove vrste su aktivne noću kada izlaze u potrazi za hranom, dok u vodu zalaze samo u periodu parenja. Uglavnom se kreću u kratkim i slabim skokovima ili hodanjem (Crottini i sar, 2007). Ova vrsta pripada grupi vrsta sa eksplozivnim razmnožavanjem, koje počinje rano u proleće (kraj marta, početak aprila) i kratko traje. Hibernacija počinje od septembra ili oktobra i traje do marta. Jedinke se tokom hibernacije ukopavaju u zemlju u dubinu čak i do 2 metra (Sillero i sar, 2014).

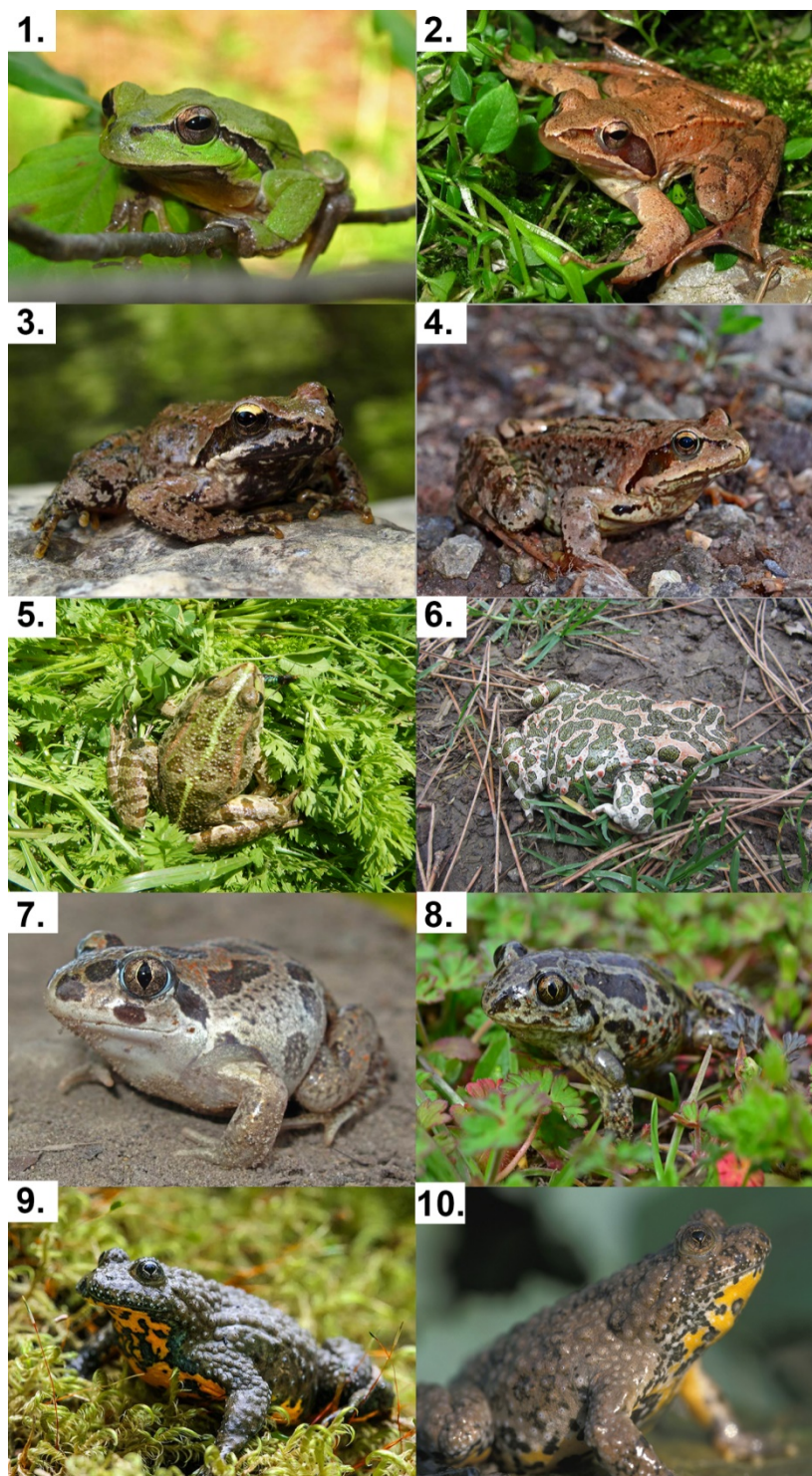
Bombina bombina (Linnaeus, 1761)- crvenotrbi mukač

Ova vrsta kao naseljava centralni i istočni deo Evrope. Granice rasprostranjenja idu od Nemačke i severa Austrije na zapadu, Srbije, Bugarske, Rumunije i zapadne Turske na istoku, južni delovi Švedske čine severnu granicu, dok na jugu do planinskih krajeva Balkanskog poluostrva (Kuzmin i sar, 2008). U našoj zemlji je ima u Vojvodini, u slivu Dunava, Velike i Južne Morave (Vukov i sar.,

2013). Staništa koje preferira su stepe, prelazi stepa i šuma, kao i mešovite šume. U tim staništima obično se nalazi u delovima obraslim vegetacijom, žbunju, šikarama kao i poplavnim područjima. *B. bombina* se može naći i na otvorenim staništima, kao što su kanali za navodnjavanje. U južnim delovima svog aerala rasprostranjenosti često je prisutna u rekama, potocima kao i drugim stalnim vodenim basenima. Crvenotrbi mukač dosta vremena provodi u vodi ili u njenoj blizini (Kalezić i sar, 2015). Nasuprot jedinki vrste *B. variegata* preferira čiste vode. Jedinke ove vrste su aktivne tokom dana ali i u sumrak. Hiberniraju na kopnu ili u vodi. Period hibrenacije traje od septembra-oktobra pa do kraja marta početak aprila. Spadaju u grupu vrsta sa dužim periodom razmnožavanja koji počinje najčešće od maja i traje do kraja leta (Gasc i sar, 1997).

Bombina variegata (Linnaeus, 1758)- žutotrbi mukač

Ova vrsta je rasprostranjena u centralnoj i južnoj Evropi, zapadna granica rasprostranjenosti se pruža duž Nemačke i Francuske, dok na severu duž Nemačke, Češke, južnih delova Poljske, Rumunije i istočnih delova Bugarske (AmphibiaWeb, 2019). U Srbiji se areal prostire do teritorije Vojvodine na severu, sa izuzetkom Fruške Gore (Vukov i sar., 2013). *Bombina variegata* živi uglavnom na uzvišenim područjima, brdima, podnožju planina u listopadnim i mešovitim šumama, šikarama i livadama, poplavnim područjima, travnjacima. Može se naći u jezerima, barama, močvarama, rekama i izvorima. Ova vrsta opstaje i u jako zagađenim vodama. Hibernacija počinje krajem septembra ili početkom oktobra i traje do kraja marta (Sillero i sar, 2014). Jedinke hiberniraju u rupama ili zavučene ispod kamenja. Reprodukcijski počinje 5-10 dana nakon ulaska u vodu i traje do kraja avgusta. U isto vreme se u močvarama često mogu naći uzorci i odraslih i punoglavaca koji su u procesu metamorfoze (Reyer i Barandun, 1997).



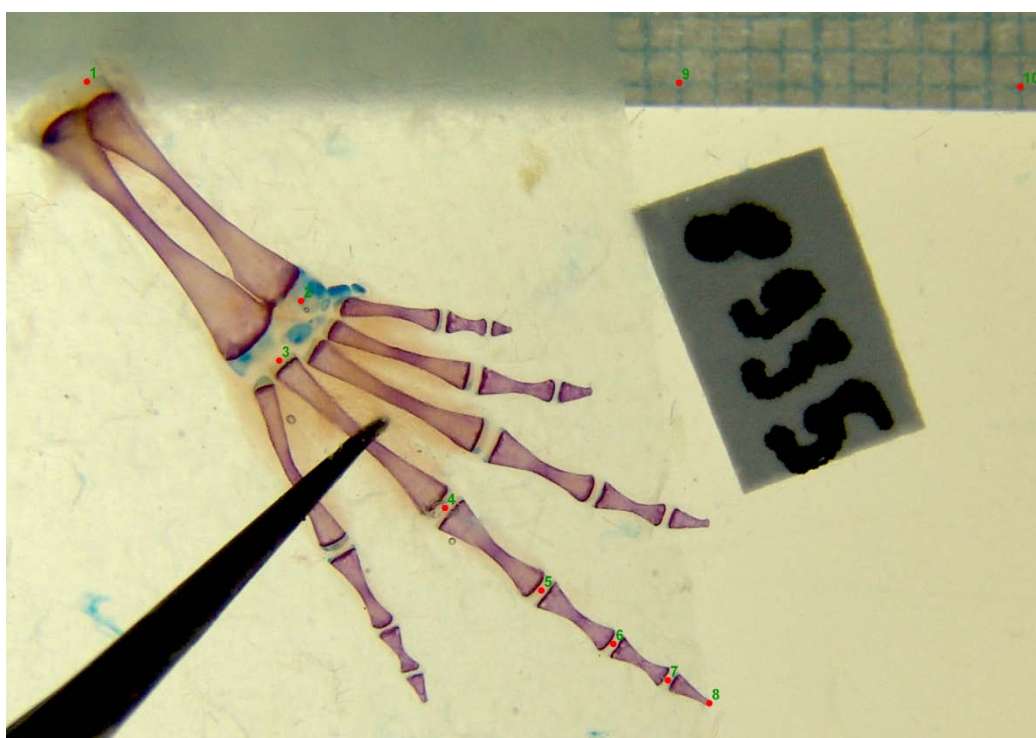
Slika 2. Vrste: **1.** *Hyla arborea*, **2.** *Rana dalmatina*, **3.** *Rana graeca*, **4.** *Rana temporaria*, **5.** *Pelophylax* kl. *esculentus*, **6.** *Bufo viridis*, **7.** *Pelobates syriacus* **8.** *Pelobates fuscus*, **9.** *Bombina bombina*, **10.** *Bombina variegata* (fotografije: Aleksandar Urošević)

3.2. PRIPREMA SKELETA: PROSVETLJIVANJE MEKOG TKIVA, DIFERENCIJALNO BOJENJE I ODREĐIVANJE DUŽINE SKELETNIH ELEMENATA

Uzorci jedniki su čuvani u 75% etanolu. Jedinke su posle kratke rehidracije prvo prošle mehaničko uklanjanje mišića i kože. Skeleti su rehidratirani serijom alkohola različite koncentracije (50% i 30%) do destilovane vode. Za bojenje skeleta i hrskavice korišćena je metoda diferencijalnog bojenja prema Dingerkus i Uhler (1977). Bojenje hrskavice je urađeno plavom

bojom Alcian blue u rastvoru sirćetne kiseline. Nakon toga su skeleti prošli proceduru prosvetljavanja mekog tkiva tripsinom (Trypsine TYPE2 S), a potom prebačeni u 0,5% rastvor kalijum hidroksida (KOH) i 3% vodonik-peroksida (H₂O₂) i držani pod lampom kako bi svetlost pojačala dejstvo vodonik-peroksida. Poslednji korak je bojenje kostiju Alizarin Red S u rastvoru kalijum-hidroksida. Tako obojeni skeleti su sačuvani u glicerinu sa timolom (Dingerkus i Uhler, 1977).

Za analizu morfološke varijabilnosti skeletnih elemenata, odnosno za utvrđivanje razlika između polova i između lokomotornih tipova, korišćene su dužine dobijene merenjem pomoću nonijusa (sa preciznošću od 0,01mm). Dužine skeletnih elemenata korišćene za analizu obrazaca i nivoa morfološke integracije su dobijene na osnovu fotografija ekstremiteta sa skalom u milimetrima, napravljene digitalnim foto-aparatom Sony DSC F828 (rezolucija 8,0 MP, Sony Corp., Tokyo, Japan) (Slika 3). Za dobijanje maksimalne dužine korišćena je desna strana prednjih i zadnjih ekstremiteta. Ekstremiteti jedinki su slikani uronjeni u glicerin i prekriveni sa staklenim poklopcem kako bi se umanjio efekat paralakse (Hallgrímsson i sar., 2002).



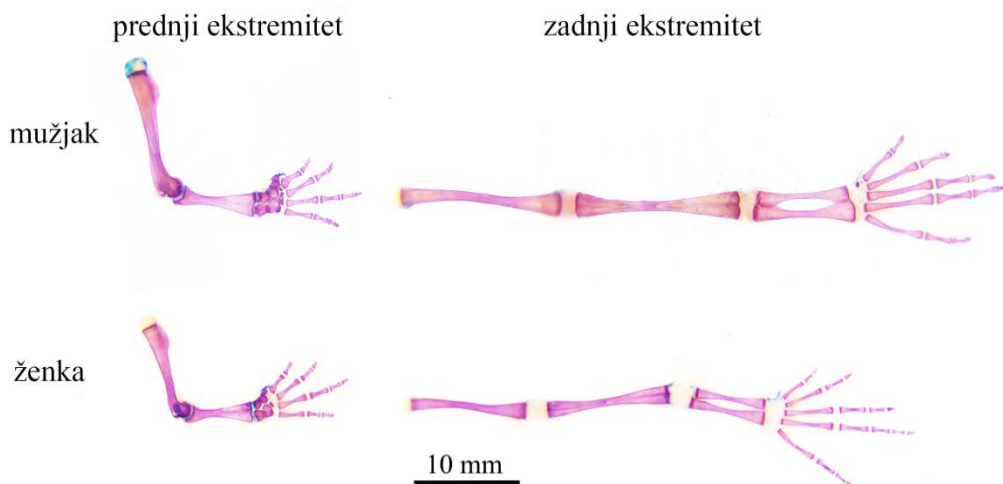
Slika 3. Skeletni element sa tačkama (autopodijum vrste *Bombina variegata*)

Pozicioniranje odabranih tačaka koje predstavljaju krajnje tačke normalne na uzdužnu osu svakog analiziranog elementa urađeno je u programu TpsDig2 (Rohlf, 2001) (Slika 3). Dimenzije elemenata ekstremiteta su izračunate kao Euklidove distance između odabranih parova tačaka u programu Tmorphgen6 IMP (Sheets, 2001). Skeletni elementi koji su oštećeni ili deformisani nisu dalje korišćeni za analize.

3.3. ANALIZA POLNOG DIMORFIZMA

U analizi intraspecijske varijabilnosti ekstremiteta korišćeno je 127 mužjaka i 91 ženka devet taksona bezrepih vodozemaca, koje pripadaju u pet familija (*Hyla arborea* (fam. Hylidae), *Rana dalmatina* (fam. Ranidae), *Rana graeca* (fam. Ranidae), *Rana temporaria* (fam. Ranidae), *Pelophylax kl. esculentus* (fam. Ranidae), *Bufo viridis* (fam. Bufonidae), *Pelobates syriacus* (fam. Pelobatidae), *Pelobates fuscus* (fam. Pelobatidae), *Bombina bombina* (fam. Bombinatoridae), *Bombina variegata* (fam. Bombinatoridae)). Osobine koje su korišćene u analizi polnog dimorfizma

su: ukupna dužina tela (*eng. snout-vent-length- SVL*), koja obuhvata dužinu od vrha glave do kloake; humerus (H), radioulna (R), distalni deo prednjih ekstremiteta (*eng. distal forelimb part- DF*) koji obuhvata dužinu od radiokarpalnog zgloba do vrha trećeg prsta, femur (F), tibiofibula (T) i distalni deo zadnjih ekstremiteta (*eng. distal hindlimb part- DH*), koji obuhvata dužinu od tibiotarznog zgloba do vrha četvrtog prsta, širina sakralnog pršljena (*eng. sacral width- SW*) i dužina sakralnog pršljena (*eng. sacral diapophyseal expansion- DE*) (Slika 5). Ukupne dužine prednjih i zadnjih ekstremiteta dobijene su kao zbir dužina njihovih segmenata.



Slika 4. Ekstremiteti vrste *Bombina bombina* (preuzeto od Petrović i sar., 2017a).

Sve varijable su logaritmovane kako bi vrednosti postigle normalnu distribuciju (Kolmogorov-Smirnov test, $p < 0,01$). Analiza varijanse (One-way ANOVA) je korišćena za ispitivanje razlika u elementima ekstremiteta i karličnog pojasa između polova, kao i za ispitivanje razlika u veličini tela. S obzirom da se polovi mogu razlikovati pre svega u veličini, zbog boljeg sagledavanja intraspezijske varijabilnosti ekstremiteta, bilo je neophodno odvojiti veličinu i oblik. Da bi se odvojeno analizirale razlike između polova vezane za oblik i veličinu, izračunata je geometrijska sredina svih varijabli za svaku jedinku. Regresijom svake varijable na geometrijsku sredinu dobijeni su reziduali koji predstavljaju osobine oslobođene uticaja veličine (Kaliontzopoulou i sar., 2010). Zbog nemogućnosti da se u potpunosti isključi uticaj veličine na oblik, analizirano je da li su razlike u obliku između polova vezane za razlike u veličini korišćenjem testa za utvrđivanje homogenosti regresionih kriva (*eng. Homogeneity of slope test*). Varijable koje predstavljaju oblik postavljene su kao zavisne varijable, a mera koja predstavlja veličinu postavljena je kao kovarijabla. Značajna interakcija pol*veličina ukazuje da se polovi razlikuju u odnosu veličine i oblika, tj. da su promene oblika vezane za veličinu različite kod mužjaka i ženki. Zbog višestrukog poređenja urađena je i Bonferroni korekcija. Za statističku značajnost je uzeta p vrednost od 0,05. Sve analize urađene su u programu STATISTICA 10.

3.4. ANALIZA MORFOLOŠKE VARIJABILNOSTI LOKOMOTORNIH TIPOVA

Za analizu morfološke varijabilnosti elemenata ekstremiteta u kontekstu lokomotornih tipova korišćeno je 217 odraslih jedinki (125 mužjaka i 92 ženke) koje pripadaju sledećim vrstama: *Hyla arborea*, *Pelophylax kl. esculentus*, *Rana graeca*, *Rana temporaria*, *Rana dalmatina*, *Bombina variegata*, *Bufo viridis*, *Pelobates fuscus*, *Pelobates syriacus*. Korišćeni su sledeći elementi: ukupna dužina tela (SVL), humerus (H), radioulna (R), distalni deo prednjih ekstremiteta (DF), femur (F), tibiofibula (T) i distalni deo zadnjih ekstremiteta (DH), širina sakralnog pršljena (SW) i dužina sakralnog pršljena (DE) (Slika 5). Takođe, korišćena je ukupna dužina prednjeg ekstremiteta (*eng. forelimb length- FL*), zbir dužina elemenata humerus, radioulna i distalni deo prednjeg

ekstremiteta) i ukupna dužina zadnjeg ekstremiteta (*eng. hindlimb length- HL*, zbir dužina elemenata femur, tibiofibula i distalni deo zadnjeg ekstremiteta).

Da bi se uočile razlike između lokomotornih grupa, analizirani su odnosi između:

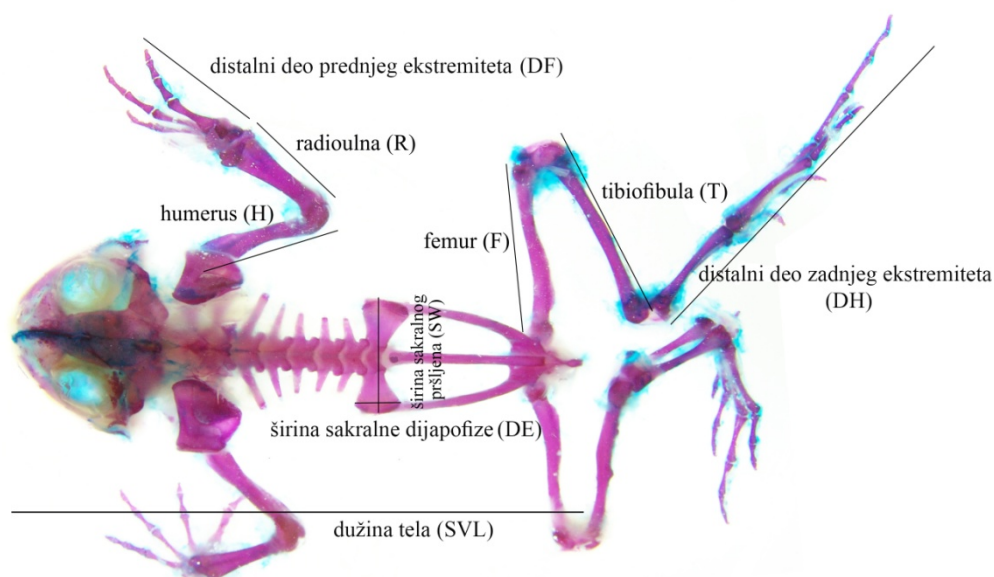
1) osnovnih strukturnih delova: ukupna dužina tela (SVL), ukupna dužina prednjih ekstremiteta (FL), ukupna dužina zadnjih ekstremiteta (HL), širina sakralnog pršljena (SW) i dužina sakralnog pršljena (DE), i

2) elemenata prednjih i zadnjih ekstremiteta: humerus (H), radiolna (R), distalni deo prednjih ekstremiteta (DF), femur (F), tibiofibula (T) i distalni deo zadnjih ekstremiteta (DH) (Slika 4).

Na osnovu ukupne dužine zadnjih ekstremiteta, odnosa femura i tibiofibule, kao i prema tome da li se vrste odlikuju većim ili manjim sposobnostima skakanja, bezrepi vodozemci se mogu svrstati u dva osnovna lokomotorna tipa: skakači (vrste čiji je skok veći od deset dužina tela) i hodači (vrste čiji je skok manji od deset dužina tela) (Zug, 1972). Pripadnost vrste određenom lokomotornom tipu je izvršena na osnovu ovog kriterijuma i usaglašena sa literaturnim podacima (Zug, 1985; Gomes i sar., 2009; Reilly i Jorgensen, 2011; Jorgensen i Reilly, 2013; Enriquez-Urzelai i sar., 2015).

Tabela 2. Podela vrsta na lokomotorne tipove

Skakači	N	Hodači	n
<i>Hyla arborea</i>	30	<i>Bombina variegata</i>	30
<i>Pelophylax kl. esculentus</i>	25	<i>Bufo viridis</i>	18
<i>Rana graeca</i>	18	<i>Pelobates fuscus</i>	28
<i>Rana temporaria</i>	21	<i>Pelobates syriacus</i>	22
<i>Rana dalmatina</i>	25		



Slika 5. Izgled obojenog skeleta sa analiziranim osobinama prednjih i zadnjih ekstremiteta i sakralnog pršljena (preuzeto od Petrović i sar., 2017b).

Zbog izraženog polnog dimorfizma kod bezrepih vodozemaca, urađena je preliminarna analiza varijanse, dvofaktorska ANOVA (faktori pol i vrsta), koja je pokazala da su razlike između vrsta izraženije od razlika između polova (vrednosti za osnovne strukturne osobine: za vrstu $F_{32,728} = 183,75$; za pol $F_{4,197} = 15,97$; vrednosti za elemente ekstremiteta: za vrstu $F_{40,949} = 115,76$ i za pol $F_{5,217} = 19,11$). Na ovaj način omogućeno je grupisanje polova, čime je povećan broj jedinki za dalje analize i maksimizirane su razlike između lokomotornih tipova.

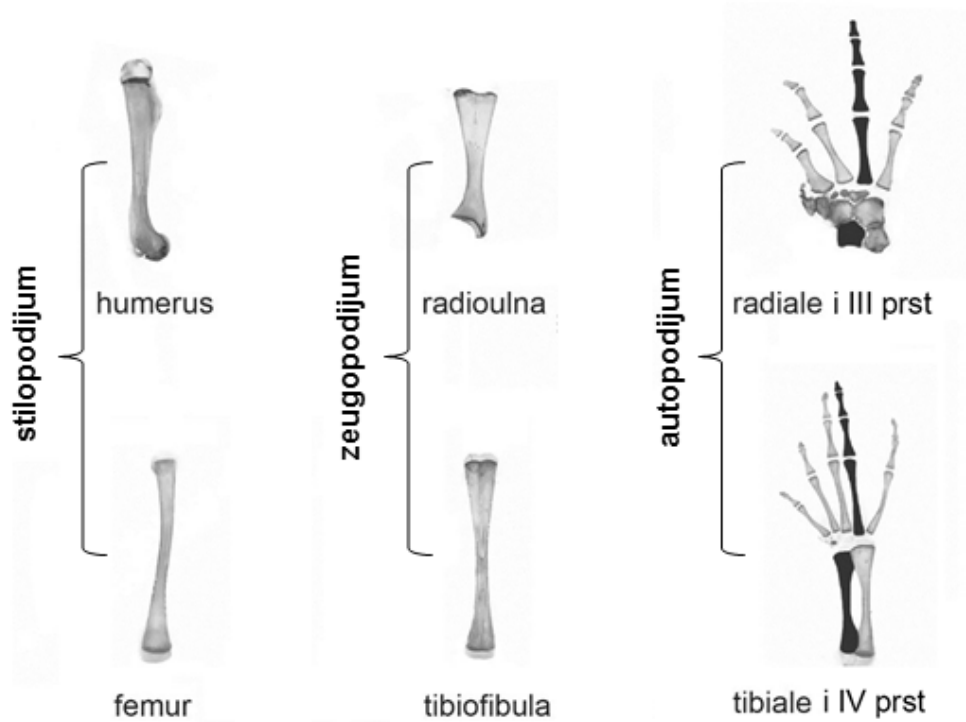
S obzirom da filogenetski bliže vrste mogu biti sličnije u načinu kretanja odnosno lokomotornom tipu, odabrane su vrste sa različitim filogenetskim položajem za isti lokomotorni tip (Tabela 2). Takođe, analiziran je uticaj filogenije pomoću programa PDAP (*eng.* Phenotypic Diversity Analysis Program) kako bi se utvrdilo da li navedene morfometrijske osobine pokazuju filogenetski signal, tačnije, da li su filogenetski bliže vrste i morfološki sličnije (Garland i Ives, 2000; Lapointe i Garland, 2001). Pošto je analiza pokazala da ne postoji značajan filogenetski signal, podaci nisu transformisani.

Za analizu varijabilnosti i razlika u proporcijama skeletnih elemenata između lokomotornih tipova korišćena je analiza glavnih komponenti (PCA) i linearna diskriminantna analiza (LDA) prema Baur i Leuenberger (2011) u programu R (R Development Core Team, 2013). Pre analize varijabilnosti i razlika u proporcijama skeletnih elemenata, podaci su korigovani za veličinu (Baur i Leuenberger, 2011). Prvi korak podrazumeva izračunavanje mere veličine izometrije (*eng.* *isosize*) koja predstavlja geometrijsku sredinu svih analiziranih osobina. Drugi korak je dobijanje varijabli oblika odnosno morfoloških osobina oslobođenih od veličine. Nakon toga, izvršena je analiza glavnih komponenti i linearna diskriminantna analiza koje se odnose isključivo na razlike u proporcijama izračunate preko kovarijacionih matrica varijabli oblika. Takođe, izračunati su neki dodatni parametri koji ukazuju na varijacionu strukturu analiziranih podataka: PCA spektar proporcija (*eng.* *PCA ratio spectrum*), alometrijski spektar proporcija, LDA spektar proporcija, parametar δ . PCA spektar proporcija je urađen kako bi se dobila informacija o glavnim i najznačajnijim proporcijama i međusobnim vezama između elemenata ekstremiteta, koje doprinose razdvajanju lokotornih tipova. Pozicija varijabli duž PCA spektra proporcija pokazuje koliko svaka osobina doprinosi sveukupnoj varijabilnosti i razdvajanju lokomotornih tipova u odnosu na druge varijable. Proporcije između varijabli koje se nalaze na suprotnim krajevima spektra imaju veći značaj u objašnjavanju prisutne varijabilnosti, tačnije značajnije su za određeni lokomotorni tip, od proporcija varijabli koje leže blizu jedna drugoj u datom spektru.

Za procenu količine alometrije u podacima, prvo je grafički predstavljen odnos između varijable veličine (*eng.* *isosize*) i svake PCA ose varijabli oblika, za utvrđivanje korelacije oblika sa veličinom. Takođe, izračunat je alometrijski spektar proporcija prema Jolicoeur i Mosimann (1960) koristeći metodu najmanjih kvadrata. Razlike između lokomotornih tipova su kvantifikovane pomoću linearne diskriminantne analize (LDA ekstraktor proporcija), koja omogućava ekstrakciju proporcija koje su najoptimalnije za razlikovanje određenih lokomotornih tipova. Parametar δ pokazuje koliko je varjabilnost između lokomotornih tipova posledica razlika u obliku, a koliko razlika u veličini. Vrednosti bliže nuli, ukazuju na visok uticaj oblika na razdvajanje lokomornih tipova i obrnuto, vredosti parametra δ oko jedan ukazuju da su razlike između lokomotrnih tipova više vezane za veličinu.

3.5. ANALIZA MORFOLOŠKE INTEGRACIJE

Za analizu morfološke intergacije korišćeni su sledeći elementi prednjih i zadnjih ekstremiteta: stilopodijum (humerus, femur), zeugopodijum (radioulna, tibiofibula), autopodijum (radiale, metakarpalne kosti III prsta-tibiale, metatarzalne kosti IV prsta). (Slika 6).



Slika 6. Analizirani elementi prednjih i zadnjih ekstremiteta (*Bombina bombina*).

S obzirom da je cilj disertacije bio utvrđivanje razlika u obrascima integracije elemenata ekstremiteta pod uticajem lokomotornih zahteva, osnovne dužine su korigovane za ostale faktore koji mogu uticati na varijabilnost (Marroig i Cheverud, 2004), prvenstveno za pol i populaciju. Razlike vezane za veličinu, pol, populaciju i vrstu su korigovane, jer svi navedeni faktori mogu takođe uticati na razlike u nivou i obrascima integracija između različitih osobina (Marroig i Cheverud, 2004). Korekcija za polni dimorfizam je urađena tako što je vrednost razlike između polova za svaku osobinu dodata polu koji ima manju vrednost te osobine (Lewton, 2012; Tomašević Kolarov i sar., 2017). Isti princip je korišćen i u slučaju razlika između populacija iste vrste u pogledu analiziranih osobina (vrednost razlike između populacija je dodavana populaciji sa nižom vrednošću date osobine). Pošto variranje u dužini tela može uticati na razlike u nivou i obrascima integracija između različitih osobina, osnovni podaci su korigovani i za razlike u veličini (Marroig i Cheverud, 2004; Rolian, 2009). Korišćena je metoda Leonarts (2000):

$$Y_{i*} = Y_i (X_0/X_i)^b,$$

gde je Y_{i*} -korigovana osobina date jedinke, Y_i -vrednost date osobine za jedinku, X_0 - srednja vrednost veličine za vrstu, X_i - geometrijska sredina svih osobina date jedinke, b - koeficijent alometrije za svaku osobinu. Ovako korigovane osobine su dodatno skalirane srednjom vrednošću geometrijske sredine za svaku vrstu i takve korišćene za sve dalje analize.

3.5.1. Obrasci korelacija

Za poređenje korelacione strukture elemenata ekstremiteta između vrsta napravljene su korelacione matrice svih osobina (8×8) korišćenjem Pirsonovih korelacionih koeficijenata. Mantelov test (sa 1000 ponavljanja) je korišćen sa ciljem da se utvrdi da li su analizirane matrice međusobno sličnije nego slučajno generisane matrice (Mantel, 1967). Dve matrice se smatraju statistički značajno sličnim ukoliko je dobijena korelacija iznad 95% od slučajno generisanih korelacija (Marroig i Cheverud, 2001).

3.5.2. Parcijalne korelacije

Za detaljnije informacije o korelisanosti pojedinačnih elemenata ekstremiteta izračunate su parcijalne korelacije. Parcijalne korelacije predstavljaju korelaciju između dve osobine sa isključenim uticajem ostalih osobina iz korelacione matrice. Izračunavanje parcijalnih korelacija urađeno je na osnovim vrednostima koje nisu korigovane za veličinu (već samo korigovane za pol i populaciju) po preporuci Magwene (2001) jer sama procedura dobijanja parcijalnih korelacija podrazumeva procenu veličine (Lawler, 2008). Statistička značajnost parcijalnih korelacija je izračunata je na osnovu formule:

$$EED = -N \ln (1 - \rho_{2ij}^2 \{K\}),$$

gde je EED-koeficijent ivičnog isključenja (*eng. edge exclusion deviance*), gde je N broj jedinki u uzorku, i $\rho_{2ij}^2 \{K\}$ parcijalni korelacioni koeficijenti između osobina i i j (Magwene, 2001). Dve osobine su uslovno nezavisne kada je vrednost EED manja od 3,84 (što odgovara statističkoj značajnosti nivoa $p=0,05$, $df=1$ preuzeto iz tablice χ^2 distribucije) (Magwene, 2001). Apsolutne vrednosti parcijalnih korelacija korišćene su za poređenje korelisanosti osobina različitih razvojnih i funkcionalnih modula tj. za izračunavanje prosečnih korelacija elemenata unutar ekstremiteta (unutar prednjih (humerus- radioulna, humerus- radiale, humerus- III prst, radioulna- radiale, radioulna- III prst, radiale- III prst) i unutar zadnjih (femur- tibiofibula, femur- tibiale, femur- III prst, tibiofibular- tibiale, tibiofibula- III prst, tibiale- III prst)), zatim svih ne-homologih elemenata (humerus-radioulna, humerus- radiale, humerus- III prst, humerus- tibiofibula, humerus- tibiale, humerus- III prst, radioulna- radiale, radioulna- III prst, radioulna- femur, radioulna- tibiale, radioulna- III prst, radiale- III prst, radiale- femur, radiale- tibiofibula, radiale- III prst, III prst- femur, III prst- tibiofibula, III prst- tibiale, femur- tibiofibula, femur- tibiale, femur- IV prst) i samo homologih (humerus- femur, radioulna- tibiofibula, radiale- tibiale, III prst šake- IV prst stopala)).

3.5.3. Indeks integracije

Nivo morfološke integracije je procenjen na osnovu indeksa integracije, koji je izračunat na osnovu varijansi sopstvenih vrednosti (*engl. variance of eigenvalues, VE*) za svaku vrstu (Wagner, 1984). Da bi se smanjila moguća greška u proceni varijabilnosti i kovariranja, korišćena je korekcija za malu veličinu uzorka (Cheverud, 1989; Tomašević Kolarov, 2013):

$$E(V(\lambda)) = (M-1)/N,$$

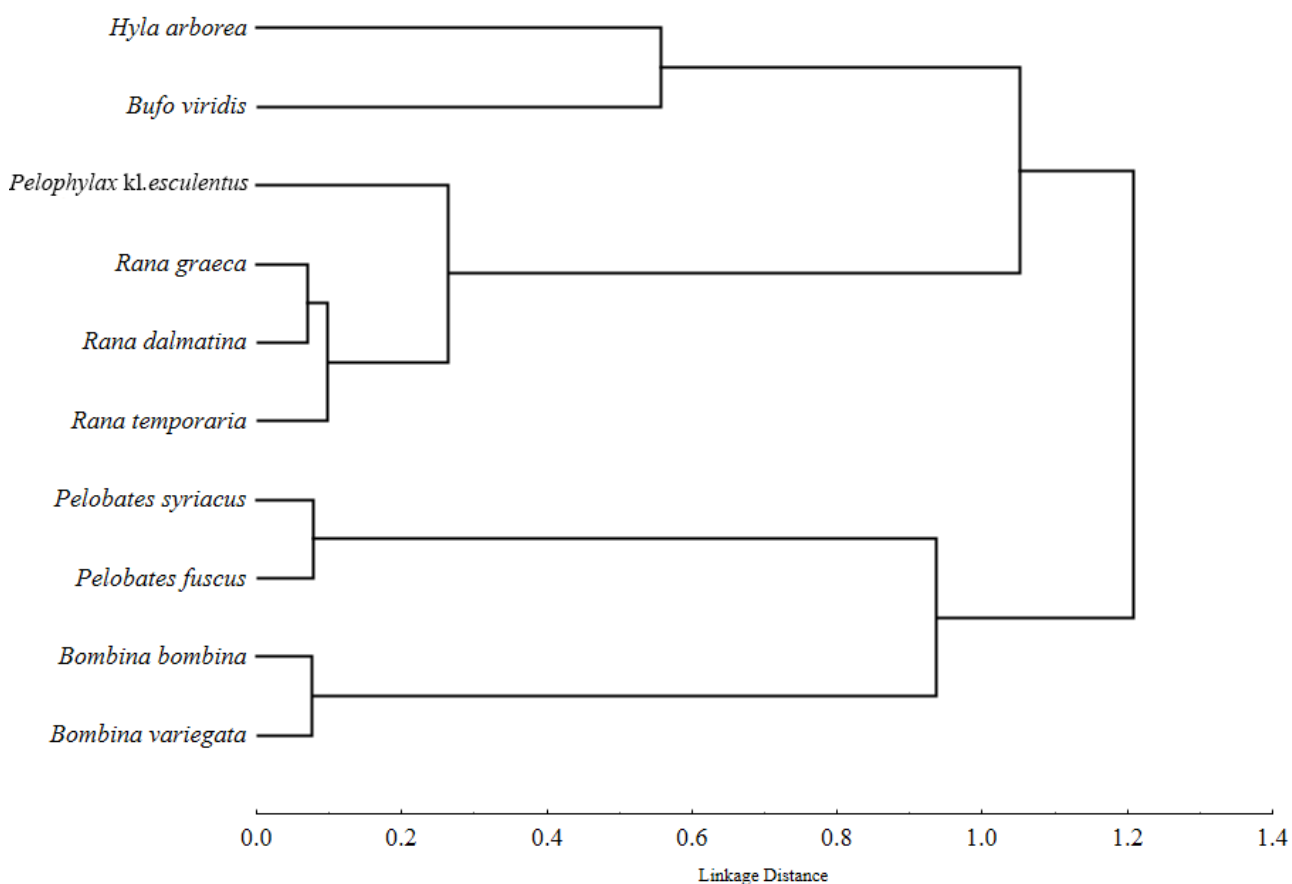
gde je M broj osobina, N broj jedinki u uzorku, i $E(V(\lambda))$ očekivana varijansa sopstvenih vrednosti VE (Wagner, 1984; Cheverud, 1989). Visoke vrednosti varijansi sopstvenih vrednosti (VE) ukazuju na visok stepen korelacija između osobina, jer se najveći deo variranja može objasniti jednom ili sa samo nekoliko sopstvenih vrednosti. Niske vrednosti varijansi sopstvenih vrednosti ukazuju na jednaku raspodelu varijanse, odnosno nizak stepen korelacija između osobina (Pavlicev i sar., 2009).

Za poređenje indeksa integracije između dve vrste, varijanse sopstvenih vrednosti su izračunate preko ponovnog uzorkovanja sa ponavljanjem (1000 ponavljanja) (Manly, 1991). Za

izračunavanje p vrednosti je uzet broj ponavljanja u kojima vrsta sa manjom VE prevazilazi vrstu sa većim originalnim VE. Svi proračuni su urađeni u programu PopTools 2.62 CSIRO, Canberra (Hood, 2004).

3.5.4. Filogenija, ekologija i morfološke distance

Za analiziranje veze između obrazaca korelacije ekstremiteta, filogenetskih veza, ekološke i morfološke sličnosti između analiziranih vrsta bezrepih vodozemaca, korišćene su matrice korelacija koje su poređene Mantelovim testom. Matrica korelacione sličnosti ekstremiteta je dobijena korišćenjem korelacionih koeficijenta dobijenih poređenjem matrica između vrsta. S obzirom da filogenetski bliske vrste mogu da pokazuju sličan obrazac korelacije elemenata ekstremiteta konstruisana je i filogenetska matrica na osnovu distanci između svakog para vrsta prema filogenetskom stablu autora Pyron i Wiens (2011) (Slika 7). Poređenjem filogenetske matrice i matrice korelacione sličnosti, analiziran je odnos filogenetskih veza i korelacione strukture ekstremiteta, da bi se izmerio stepen u kome su obrasci korelacija ekstremiteta filogenetski strukturirani.



Slika 7. Klaster dijagram na osnovu filogenetskih distanci prema Pyron i Wiens, 2011.

Matrica ekološke sličnosti je konstruisana na osnovu preklapanja u načinu korišćenja staništa između vrsta. Korišćenje staništa je predstavljeno u obliku različitih načina kretanja koji su zastupljeni kod analiziranih vrsta: hodanje, skakanje, skakutanje, trčanje, penjanje, plivanje i kopanje. Svakoj vrsti su dodeljene procentualne vrednosti za svaku kategoriju u zavisnosti od udela datog načina kretanja u odnosu na sve-ukupnu lokomociju date vrste pri čemu su korišćeni različiti izvori (Trochet i sar., 2014, Amphibian Web, 2019 i lično zapažanje). Procentualne vrednosti zastupljenosti različitih načina korišćenja staništa su date su u Tabeli 3 i korišćene su za dobijanje matrice ekološke sličnosti između analiziranih vrsta bezrepih vodozemaca. Za svaki par vrsta,

izračunata je sličnost u načinu korišćenja staništa, i to kao zbir vrednosti u svim kategorijama, gde je vrednost za svaku pojedinačnu kategoriju dobijena kao kvadratni koren proizvoda ekološke vrednosti za svaki par vrsta (Marroig i Cheverud, 2004; Tomašević Kolarov, 2013). Vrednosti u matrici ekološke sličnosti imaju opseg od 0 do 1. Matrica ekološke sličnosti je poređena sa matricom korelacione sličnosti da bi se dobile informacije o vezi između korelacione strukturiranosti i načina korišćenja staništa tj. kretanja. S obzirom da filogenetski bliske vrste mogu biti sličnije u načinu kretanja, testiran je uticaj filogenije na matricu ekološke sličnosti. Korišćen je Mantleov test sa tri matrice za analizu povezanosti matrice korelacione sličnosti, matrice ekološke sličnosti i matrice filogenetskih distanci (Dow i Chverud, 1985; Marroig i Cheverud, 2001). Matrica morfološke sličnosti sadrži Mahalanobisove udaljenosti između analiziranih vrsta izračunatih pomoću kanonijske diskriminantne analize. Ova matrica je poređena sa matricom korelacione sličnosti ekstremiteta kako bi se utvrdilo da li variranje u obrascima korelacija ekstremiteta između vrsta odgovaraju udaljenostima između njihovih srednjih vrednosti. Matrica morfološke sličnosti je takođe upoređena sa matricom filogenetskih distanci i matricom ekološke sličnosti.

Tabela 3. Ekološke vrednosti upotrebe staništa izražene preko načina lokomocije kod analiziranih vrsta bezrepih vodozemaca.

	Hodanje	Skakanje	Skakutanje	Trčanje	Penjanje	Plivanje	Kopanje
<i>H. arborea</i>	0	0,3	0	0	0,5	0,2	0
<i>R. dalmatina</i>	0	0,6	0	0	0	0,4	0
<i>R. graeca</i>	0	0,5	0	0	0	0,5	0
<i>R. temporaria</i>	0,2	0,6	0	0	0	0,2	0
<i>P. kl. esculentus</i>	0	0,4	0	0	0	0,6	0
<i>B. viridis</i>	0,6	0	0,2	0,1	0	0	0,1
<i>P. syriacus</i>	0,4	0	0,05	0,05	0	0,1	0,4
<i>P. fuscus</i>	0,4	0	0,05	0,05	0	0,1	0,4
<i>B. bombina</i>	0,1	0	0,2	0	0	0,7	0
<i>B. variegata</i>	0,1	0	0,3	0	0	0,6	0

4. REZULTATI

4.1. POLNI DIMORFIZAM

Rezultati ove teze vezani za polni dimorfizam publikovani su u radu Petrović i sar., 2017a. Srednje vrednosti za veličinu tela i prednje ekstremitete, kao i za zadnje ekstremitete i elemente karličnog pojasa date su u tabelama (Tabele 4-9 za apsolutne logaritmovane vrednosti i Tabele 10 i 11 za korigovane vrednosti).

Rezultati ANOVA testa su pokazali značajne intraspecijske razlike u veličini tela kod pet vrsta. Kod vrsta: *Hyla arborea*, *Rana dalmatina* i *Pelobates fuscus* su ženke imale veće telo u odnosu na mužjake (Tabela 4), dok je kod *Bombina variegata* i *Pelophylax kl. esculentus* uočen obrnut obrazac, odnosno mužjaci su imali veće telo od ženki (Tabela 6). Kod vrsta *Bufoetes viridis*, *Rana temporaria*, *Rana graeca* and *Pelobates syriacus* nije uočena razlika u veličini (Tabela 8). S obzirom da postoje tri različita obrasca polnog dimorfizma kod analiziranih vrsta, rezultati su predstavljeni za svaku grupu posebno.

4.1.1. Vrste kod kojih su ženke veći pol

Variranje apsolutnih vrednosti

Kada su poređene apsolutne vrednosti analiziranih osobina evidentiran je veliki broj značajnih razlika između mužjaka i ženki. Srednje vrednosti osobina za vrste kod kojih su ženke veći pol su prikazane u Tabelama 4 i 5. Ženke vrste *H. arborea* imale su značajno veće vrednosti za skoro sve osobine (humerus, radioulnu i ukupnu dužinu prednjih ekstremiteta, femur, tibiofibulu, distalni deo zadnjih ekstremiteta i ukupnu dužinu zadnjih ekstremiteta, kao i širinu sakralnog pršljena). Kod vrste *R. dalmatina* ženke su imale veće sledeće osobine: humerus, distalni deo prednjih ekstremiteta, ukupnu dužinu prednjih ekstremiteta, tibiofibulu, distalni deo zadnjih ekstremiteta, kao i širinu i dužinu sakralnog pršljena. Ženke *P. fuscus*, imale su veće vrednosti za dužinu distalnog dela prednjih ekstremiteta, ukupnu dužinu prednjih ekstremiteta, femur i širinu sakralnog pršljena.

Variranje osobina korigovanih za veličinu

Poređenjem osobina korigovanih za veličinu veliki broj razlika između polova se smanjio i izgubio u slučaju vrste *P. fuscus* (Tabela 10 i 11). Razlike između polova kod *H. arborea* su sada uočene samo za humerus, pri čemu su mužjaci imali veće vrednosti (Tabela 10). Takođe, mužjaci *R. dalmatina* su pokazali veće vrednosti za radioulnu, ukupnu dužinu prednjih ekstremiteta i femur (Tabela 10 i 11). Test homogenosti nagiba je pokazao značajnu alometriju za radioulnu kod ove vrste. Ženke *R. dalmatina* su imale značajno veće vrednosti za širinu sakralnog pršljena. Kod *P. fuscus* nije bilo značajnih intraspecijskih razlika poređenjem korigovanih osobina (Tabela 10 i 11).

4.1.2. Vrste kod kojih su mužjaci veći pol

Variranje apsolutnih vrednosti

Veliki broj osobina pokazuje polni dimorfizam u apsolutnim vrednostima i to sa većim vrednostima kod mužjaka (Tabela 6 i 7). Mužjaci *B. variegata* imali su veće vrednosti za humerus, radioulnu, ukupnu dužinu prednjih ekstremiteta, femur, tibiofibulu, distalni deo zadnjih ekstremiteta i ukupnu dužinu zadnjih ekstremiteta. Kod *P. kl. esculentus*, mužjaci su imali veće vrednosti za humerus, radioulnu, ukupnu dužinu prednjih ekstremiteta, femur i širinu i dužinu sakralnog pršljena.

Variranje osobina korigovanih za veličinu

Poređenjem osobina korigovanih za veličinu, potvrđene su razlike kod *B. variegata* za humerus, distalni deo prednjih ekstremiteta i femur u zadnjim ekstremitetima (Tabela 10 i 11). Mužjaci su

imali veći humerus i femur, dok su ženke imale veći distalni deo prednjih ekstremiteta (Tabela 10). Kod vrste *P. kl. esculentus* ženke su imale veći distalni deo prednjih ekstremiteta kao i distalni deo zadnjih ekstremiteta (Tabela 10 i 11). Test homogenosti nagiba pokazao je značajnu alometriju za distalni deo prednjih ekstremiteta kod ženki.

4.1.3. Vrste kod kojih nisu uočene razlike u veličini između polova

Variranje apsolutnih vrednosti kod vrsta kod kojih nema razlika u veličini tela (Tabele 8 i 9). Kod vrste *Bufo viridis* su na apsolutnim vrednostima uočene samo razlike u veličini sakralnog pršljena, pri čemu su ženke imale veće vrednosti ovih osobina. Kod preostalih vrsta: *R. temporaria*, *R. graeca* and *P. syriacus* nisu prisutne razlike između polova.

Variranje osobina korigovanih za veličinu

Međutim, analizom korigovanih osobina, mušjaci *Bufo viridis* su imali veće elemente prednjih ekstremiteta humerus i radiolnu, dok su ženke imale veće vrednosti za širinu sakralne dijapofize (Tabele 10 i 11). Test homogenosti nagiba pokazao je alometrijske promene za humerus kod mušjaka, kao i za sakralnu dijapofizu kod ženki. Ženke vrste *Rana temporaria* su imale veće vrednosti za distalni deo prednjih ekstremiteta (Tabela 10). Rezultati kod vrste *Rana graeca* su pokazali da mušjaci imaju veći humerus i radiolnu, dok su ženke imale veći distalni deo prednjih ekstremiteta (Tabela 10). Test homogenosti nagiba pokazao je značajnu alometriju za radiolnu. Kod vrste *Pelobates syriacus* nisu prisutne razlike između polova ni na korigovanim osobinama (Tabela 10 i 11).

Tabela 4. Srednje apsolutne vrednosti (SV) sa standardnom greškom (SE) za veličinu tela (izosize) i elemente prednjih ekstremiteta vrsta kod kojih su ženke veći pol: humerus (H), radioulna (R), distalni deo prednjih ekstremiteta (DF) i ukupna dužina prednjih ekstremiteta (FL); M- mušjaci, Ž- ženke; p- statistička značajnost ANOVA testa (preuzeto iz Petrović i sar., 2017a).

Vrsta	Pol	Izosize			H			R			DF			FL		
		SV	SE	p	SV	SE	p	SV	SE	P	SV	SE	p	SV	SE	p
<i>Pelobates fuscus</i>	M	-0,080	-0,008	0,026	1,125	0,006	0,342	0,882	0,005	2,092	1,126	0,005	0,006	1,536	0,004	0,037
	Ž	-0,005	-0,024		1,149	0,011		0,896	0,017		1,170	0,010		1,566	0,010	
<i>Hyla arborea</i>	M	-0,284	0,016	0,013	1,029	0,007	0,018	0,807	0,008	0,002	1,113	0,008	0,063	1,478	0,007	0,009
	Ž	-0,177	0,024		1,073	0,010		0,868	0,009		1,156	0,012		1,526	0,010	
<i>Rana dalmatina</i>	M	0,023	0,020	0,002	1,205	0,010	0,001	1,034	0,007	0,087	1,169	0,009	0,027	1,619	0,008	0,002
	Ž	0,157	0,010		1,251	0,005		1,062	0,008		1,217	0,003		1,662	0,004	

Tabela 5. Srednje apsolutne vrednosti (SV) sa standardnom greškom (SE) za elemente zadnjih ekstremiteta vrsta kod kojih su ženke veći pol: femur (F), tibiofibula (TF), distalni deo zadnjih ekstremiteta (DH), ukupna dužina zadnjih ekstremiteta (HL), i za osobine karličnog pojasa: širina sakralnog pršljena (SW), i veličina sakralne dijapofize (DE); M- mušjaci, Ž- ženke; p- statistička značajnost ANOVA testa (preuzeto iz Petrović i sar., 2017a).

vrsta	pol	F			T			DH			HL			SW			DE		
		SV	SE	p	SV	SE	p	SV	SE	p	SV	SE	p	SV	SE	p	SV	SE	p
<i>Pelobates fuscus</i>	M	1,289	0,005	0,029	1,215	0,005	0,059	1,502	0,004	0,194	1,830	0,004	0,062	0,912	0,005	0,002	1,025	0,009	0,437
	Ž	1,324	0,010		1,247	0,010		1,526	0,011		1,859	0,010		0,968	0,011		1,059	0,016	
<i>Hyla arborea</i>	M	1,271	0,007	0,010	1,280	0,007	0,014	1,442	0,006	0,014	1,816	0,006	0,010	0,864	0,008	0,029	0,437	0,011	0,777
	Ž	1,321	0,011		1,329	0,012		1,482	0,009		1,861	0,010		0,921	0,016		0,470	0,021	
<i>Rana dalmatina</i>	M	1,453	0,009	0,165	1,516	0,009	0,005	1,658	0,009	0,009	2,028	0,009	0,002	0,961	0,010	0,031	0,238	0,018	0,001
	Ž	1,496	0,004		1,582	0,005		1,717	0,002		2,085	0,003		1,059	0,004		0,308	0,010	

Tabela 6. Srednje apsolutne vrednosti (SV) sa standardnom greškom (SE) za veličinu tela (izosize) i elemente prednjih ekstremiteta vrsta kod kojih su mušjaci veći pol: humerus (H), radioulna (R), distalni deo prednjih ekstremiteta (DF) i ukupna dužina prednjih ekstremiteta (FL); M- mušjaci, Ž- ženke; p- statistička značajnost ANOVA testa (preuzeto iz Petrović i sar., 2017a).

Vrsta	pol	Isize			H			R			DF			FL		
		SV	SE	p	SV	SE	p	SV	SE	P	SV	SE	p	SV	SE	p
<i>Bombina variegata</i>	M	-0,291	0,016	0,009	1,046	0,013	0,001	0,816	0,008	0,003	0,989	0,008	0,702	1,439	0,008	0,003
	Ž	-0,402	0,023		0,940	0,014		0,755	0,009		0,984	0,009		1,381	0,010	
<i>Pelophylax kl. esculentus</i>	M	0,215	0,022	0,000	1,291	0,011	0,020	1,048	0,008	0,009	1,265	0,011	0,160	1,692	0,010	0,026
	Ž	-0,041	0,093		1,168	0,041		0,906	0,046		1,191	0,032		1,584	0,038	

Tabela 7. Srednje apsolutne vrednosti (SV) sa standardnom greškom (SE) za elemente zadnjih ekstremiteta vrsta kod kojih su mušjaci veći pol: femur (F), tibiofibula (TF), distalni deo zadnjih ekstremiteta (DH), ukupna dužina zadnjih ekstremiteta (HL), i za osobine karličnog pojasa: širina sakralnog pršljena (SW), i veličina sakralne dijapofize (DE); M- mušjaci, Ž- ženke; p- statistička značajnost ANOVA testa (preuzeto iz Petrović i sar., 2017a).

Vrsta	pol	F			T			DH			HL			SW			DE		
		SV	SE	p	SV	SE	p	SV	SE	p	SV	SE	p	SV	SE	p	SV	SE	P
<i>Bombina variegata</i>	M	1,195	0,006	0,002	1,168	0,008	0,003	1,426	0,006	0,002	1,756	0,006	0,002	0,896	0,006	0,557	0,743	0,016	1,079
	Ž	1,131	0,012		1,109	0,010		1,373	0,010		1,699	0,010		0,873	0,015		0,727	0,018	
<i>Pelophylax kl. esculentus</i>	M	1,519	0,010	0,047	1,559	0,010	0,054	1,734	0,009	0,109	2,092	0,009	0,072	1,109	0,011	0,037	0,367	0,014	0,008
	Ž	1,417	0,039		1,459	0,041		1,645	0,040		1,996	0,040		0,982	0,050		0,198	0,047	

Tabela 8. Srednje apsolutne vrednosti (SV) sa standardnom greškom (SE) za veličinu tela (izosize) i elemente prednjih ekstremiteta vrsta kod kojih nema razlika u veličini tela kod polova: humerus (H), radioulna (R), distalni deo prednjih ekstremiteta (DF) i ukupna dužina prednjih ekstremiteta (FL); M- mušjaci, Ž- ženke; p- statistička značajnost ANOVA testa (preuzeto iz Petrović i sar., 2017a).

Vrsta	Pol	Isize			H			R			DF			FL		
		SV	SE	p	SV	SE	p	SV	SE	p	SV	SE	P	SV	SE	p
<i>Pelobates syriacus</i>	M	0,019	0,054	0,923	1,183	0,028	1,240	0,918	0,027	1,996	1,177	0,026	0,910	1,586	0,027	0,879
	Ž	0,103	0,040		1,215	0,019		0,943	0,017		1,205	0,018		1,615	0,018	
<i>Bufo viridis</i>	M	0,248	0,016	0,158	1,348	0,006	1,545	1,106	0,005	2,289	1,277	0,007	0,217	1,732	0,005	0,908
	Ž	0,298	0,013		1,357	0,007		1,109	0,008		1,296	0,006		1,743	0,006	
<i>Rana graeca</i>	M	0,134	0,022	0,815	1,280	0,011	1,722	1,031	0,006	1,897	1,221	0,010	0,254	1,667	0,009	0,500
	Ž	0,178	0,049		1,276	0,020		1,030	0,019		1,265	0,019		1,681	0,019	
<i>Rana temporaria</i>	M	0,245	0,030	0,531	1,318	0,014	0,950	1,070	0,012	0,969	1,263	0,018	0,256	1,707	0,014	1,120
	Ž	0,282	0,046		1,319	0,019		1,069	0,021		1,322	0,018		1,729	0,018	

Tabela 9. Srednje apsolutne vrednosti (SV) sa standardnom greškom (SE) za elemente zadnjih ekstremiteta vrsta kod kojih nema razlika u veličini tela kod polova: femur (F), tibiofibula (TF), distalni deo zadnjih ekstremiteta (DH), ukupna dužina zadnjih ekstremiteta (HL), i za osobine karličnog pojasa: širina sakralnog pršljena (SW), i veličina sakralne dijapofize (DE); M- mušjaci, Ž- ženke; p- statistička značajnost ANOVA testa (preuzeto iz Petrović i sar., 2017a).

Vrsta	Pol	F			T			DH			HL			SW			DE		
		SV	SE	p	SV	SE	p	SV	SE	p	SV	SE	P	SV	SE	p	SV	SE	p
<i>Pelobates syriacus</i>	M	1,348	0,023	0,878	1,292	0,024	0,794	1,528	0,024	1,234	1,878	0,024	1,142	0,981	0,019	0,887	0,983	0,021	0,700
	Ž	1,388	0,019		1,333	0,017		1,562	0,015		1,916	0,017		1,016	0,017		1,045	0,021	
<i>Bufo viridis</i>	M	1,409	0,007	0,177	1,406	0,007	0,770	1,656	0,007	0,977	1,984	0,007	0,915	1,174	0,010	0,038	0,771	0,015	0,023
	Ž	1,432	0,006		1,415	0,007		1,666	0,005		1,995	0,007		1,214	0,005		0,837	0,006	
<i>Rana graeca</i>	M	1,513	0,008	0,589	1,580	0,007	0,975	1,698	0,009	0,541	2,081	0,008	0,733	1,018	0,010	0,620	0,288	0,022	0,612
	Ž	1,534	0,018		1,601	0,017		1,712	0,020		2,099	0,018		1,048	0,029		0,312	0,042	
<i>Rana temporaria</i>	M	1,530	0,014	0,458	1,572	0,014	0,412	1,750	0,015	0,971	2,105	0,014	0,451	1,112	0,013	0,864	0,400	0,013	1,053
	Ž	1,549	0,019		1,593	0,019		1,768	0,019		2,125	0,019		1,107	0,027		0,368	0,031	

Tabela 10. Srednje logaritmovane vrednosti i standardna greška korigovanih osobina prednjih ekstremiteta: humerus (H), radioulna (R), distalni deo prednjih ekstremiteta (DF) i ukupna dužina prednjih ekstremiteta (FL); M- mušjaci, Ž- ženke; p- statistička značajnost ANOVA testa (preuzeto iz Petrović i sar., 2017a).

Vrsta	pol	H			R			DF			FL		
		SV	greška	p	SV	greška	p	SV	greška	P	SV	greška	P
<i>Bombina variegata</i>	M	-0,036	0,017	0,001	-0,046	0,017	0,291	-0,128	0,017	0,010	-0,073	0,006	0,228
	Ž	-0,169	0,011		-0,075	0,016		-0,029	0,014		-0,095	0,006	
<i>Bufo viridis</i>	M	0,121	0,004	0,005	0,083	0,008	0,042	-0,004	0,011	1,354	0,063	0,005	0,027
	Ž	0,091	0,005		0,041	0,009		-0,011	0,011		0,039	0,005	
<i>Pelobates fuscus</i>	M	-0,066	0,010	0,449	-0,105	0,008	0,368	-0,025	0,013	1,095	-0,062	0,007	1,112
	Ž	-0,086	0,010		-0,148	0,025		0,001	0,018		-0,068	0,004	
<i>Pelobates syriacus</i>	M	-0,032	0,011	0,510	-0,121	0,012	0,466	-0,007	0,015	1,085	-0,046	0,010	0,870
	Ž	-0,041	0,007		-0,147	0,011		-0,026	0,010		-0,062	0,005	
<i>Hyla arborea</i>	M	-0,082	0,006	0,004	-0,073	0,007	0,188	0,149	0,008	0,747	0,010	0,003	0,723
	Ž	-0,087	0,008		-0,041	0,012		0,142	0,018		0,013	0,008	
<i>Pelophylax kl. esculentus</i>	M	0,022	0,008	0,430	-0,017	0,011	0,071	0,002	0,008	0,027	0,003	0,004	1,346
	Ž	-0,005	0,012		-0,088	0,022		0,087	0,028		0,010	0,009	
<i>Rana graeca</i>	M	0,078	0,006	0,002	0,024	0,009	0,044	-0,019	0,008	0,025	0,027	0,003	0,875
	Ž	0,024	0,007		-0,023	0,010		0,038	0,014		0,015	0,007	
<i>Rana temporaria</i>	M	0,053	0,010	0,218	0,003	0,016	0,523	-0,034	0,020	0,035	0,008	0,005	0,712
	Ž	0,021	0,007		-0,035	0,020		0,064	0,020		0,022	0,009	
<i>Rana dalmatina</i>	M	0,016	0,011	0,353	0,142	0,007	0,002	-0,029	0,012	0,990	0,028	0,005	0,002
	Ž	-0,011	0,008		0,072	0,013		-0,051	0,007		-0,009	0,004	

Tabela 11. Srednje logaritmovane vrednosti i standardna greška korigovanih osobina zadnjih ekstremiteta: femur (F), tibiofibula (TF), distalni deo zadnjih ekstremiteta (DH), ukupna dužina zadnjih ekstremiteta (HL), i karličnog pojasa: širina sakralnog pršljena (SW) i veličina sakralne dijapofize (DE); M- mušjaci, Ž- ženke; p- statistička značajnost ANOVA testa (preuzeto iz Petrović i sar., 2017a).

vrsta	pol	F			T			DH			HL			SW			DE		
		SV	greška	p	SV	greška	p	SV	greška	P	SV	greška	P	SV	greška	P	SV	greška	p
<i>Bombina variegata</i>	M	-0,119	0,007	0,014	-0,183	0,008	0,396	-0,066	0,009	2,082	-0,113	0,005	0,165	0,053	0,011	0,078	0,653	0,024	0,565
	Ž	-0,157	0,007		-0,209	0,008		-0,077	0,014		-0,135	0,008		0,109	0,017		0,725	0,031	
<i>Bufo viridis</i>	M	-0,165	0,007	0,717	-0,175	0,007	0,283	-0,075	0,006	0,162	-0,128	0,004	0,078	0,152	0,014	0,137	0,176	0,021	0,020
	Ž	-0,161	0,005		-0,202	0,009		-0,101	0,007		-0,152	0,006		0,196	0,006		0,278	0,012	
<i>Pelobates fuscus</i>	M	-0,114	0,006	1,749	-0,287	0,006	1,577	-0,102	0,005	0,168	-0,155	0,004	0,843	-0,122	0,012	0,066	1,089	0,016	0,889
	Ž	-0,109	0,005		-0,289	0,004		-0,122	0,005		-0,163	0,003		-0,068	0,013		1,093	0,019	
<i>Pelobates syriacus</i>	M	-0,077	0,006	2,328	-0,209	0,011	2,036	-0,142	0,008	1,372	-0,143	0,006	1,985	-0,062	0,027	0,900	0,894	0,018	0,593
	Ž	-0,069	0,008		-0,199	0,007		-0,147	0,006		-0,140	0,003		-0,066	0,011		0,951	0,019	
<i>Hyla arborea</i>	M	0,050	0,004	2,531	0,068	0,005	1,839	-0,037	0,006	1,746	0,015	0,004	0,891	-0,030	0,009	0,793	-0,059	0,017	1,539
	Ž	0,058	0,009		0,073	0,009		-0,050	0,009		0,014	0,008		-0,005	0,016		-0,091	0,030	
<i>Pelophylax kl. esculentus</i>	M	0,122	0,006	1,748	0,210	0,007	0,389	0,138	0,009	0,047	0,153	0,006	0,073	0,037	0,012	0,653	-0,720	0,022	0,055
	Ž	0,142	0,017		0,237	0,009		0,188	0,009		0,188	0,008		-0,001	0,028		-0,854	0,032	
<i>Rana graeca</i>	M	0,188	0,005	1,408	0,341	0,008	0,801	0,136	0,007	1,996	0,210	0,005	1,613	-0,092	0,008	0,747	-0,821	0,032	1,696
	Ž	0,192	0,009		0,346	0,015		0,123	0,013		0,207	0,010		-0,067	0,030		-0,809	0,049	
<i>Rana temporaria</i>	M	0,115	0,005	2,256	0,210	0,008	1,775	0,143	0,010	2,056	0,153	0,006	1,983	0,013	0,012	0,486	-0,676	0,026	0,183
	Ž	0,123	0,009		0,223	0,009		0,149	0,010		0,161	0,007		-0,035	0,025		-0,785	0,034	
<i>Rana dalmatina</i>	M	0,162	0,005	0,003	0,304	0,004	0,272	0,154	0,004	0,867	0,198	0,003	2,311	-0,113	0,013	0,002	-0,826	0,025	1,405
	Ž	0,125	0,005		0,322	0,007		0,155	0,007		0,195	0,004		-0,021	0,006		-0,799	0,014	

4.2. LOKOMOTORNI TIPOVI

Rezultati iz ove teze vezani za morfološku varijabilnost lokomotornih tipova publikovani su u radu Petrović i sar., 2017b.

Srednje vrednosti dužine tela, strukturnih delova ekstremiteta kao i svih elemenata prednjih i zadnjih ekstremiteta, korigovanih za veličinu date su u Tabeli 12.

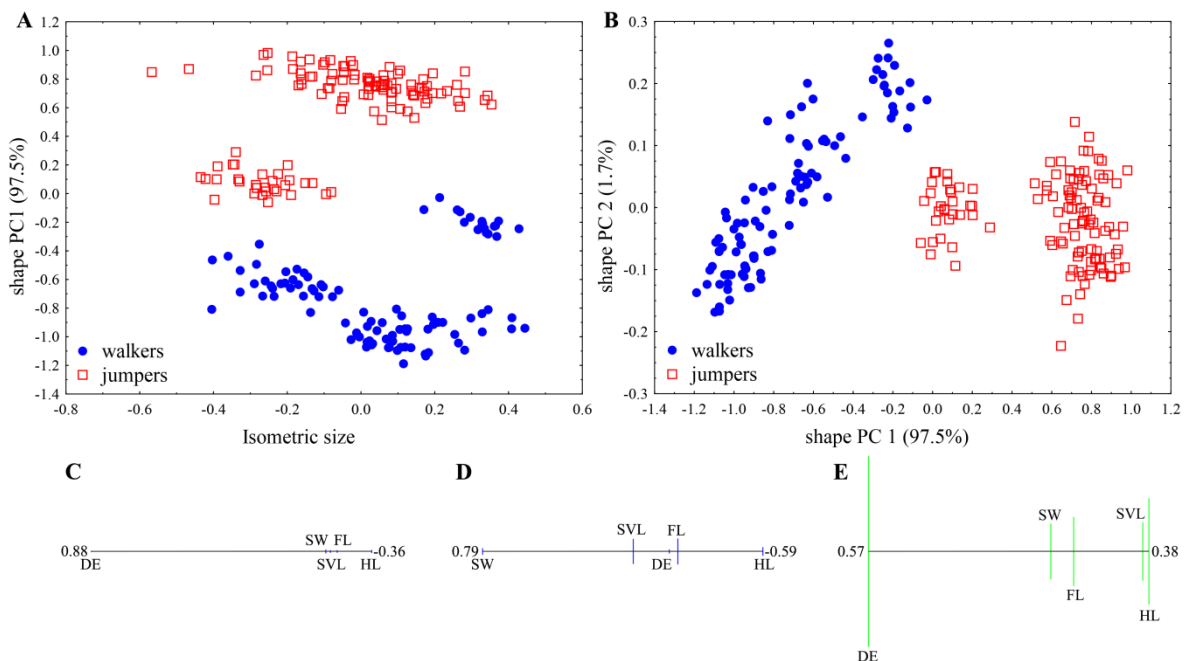
4.2.1. Strukturni delovi

Analiza glavnih komponenti (PCA) je urađena na osobinama korigovanim za veličinu. Prve dve komponente opisuju 99,16% ukupne varijabilnosti (Slika 8A i 8B). Kao što se sa slike može videti, lokomotorni tipovi se razlikuju po prvoj PC osi koja nosi 97,5% varijabilnosti. Na osnovu PCA spektra proporcija, većina varijabilnosti je opisana odnosom između veličine sakralne dijapofize i dužine zadnjih ekstremiteta (DE/HL), jer su ove dve osobine pozicionirane na suprotnim krajevima spektra (Slika 8 C). Druga PC osa opisuje svega 1,66% varijabilnosti, a osobine koje najviše doprinose razdvajanju po ovoj osi su širina sakralnog pršljena i dužina zadnjih ekstremiteta (SW/HL) (Slika 8 D). Poređenjem izometrijske varijabilnosti između analiziranih lokomotornih tipova, utvrđeno je manje ili veće preklapanje. Međutim, jednofaktorska analiza varijanse (one-way ANOVA) je pokazala statistički značajne razlike u veličini (*eng. izosize*) između lokomotornih tipova ($p < 0,001$), pri čemu su veće vrednosti bile prisutne kod hodača. Sve jedinice su pravilno klasifikovane u diskriminantnoj analizi na osnovu izometrijske veličine i prve glavne komponente oblika (*izosize*×PCA1) (Slika 8A).

Tabela 12. Srednje vrednosti dužine tela i svih analiziranih osobina sa standardnom greškom.

Osnovni strukturni delovi: ukupna dužina tela (SVL), ukupna dužina prednjih ekstremiteta (FL), ukupna dužina zadnjih ekstremiteta (HL), širina sakralnog pršljena (SW), dužina sakralnog pršljena (DE), humerus (H), radioulna (R), distalni deo prednjih ekstremiteta (DF), femur (F), tibiofibula (T) i distalni deo zadnjih ekstremiteta (DH) (preuzeto iz Petrović i sar., 2017b).

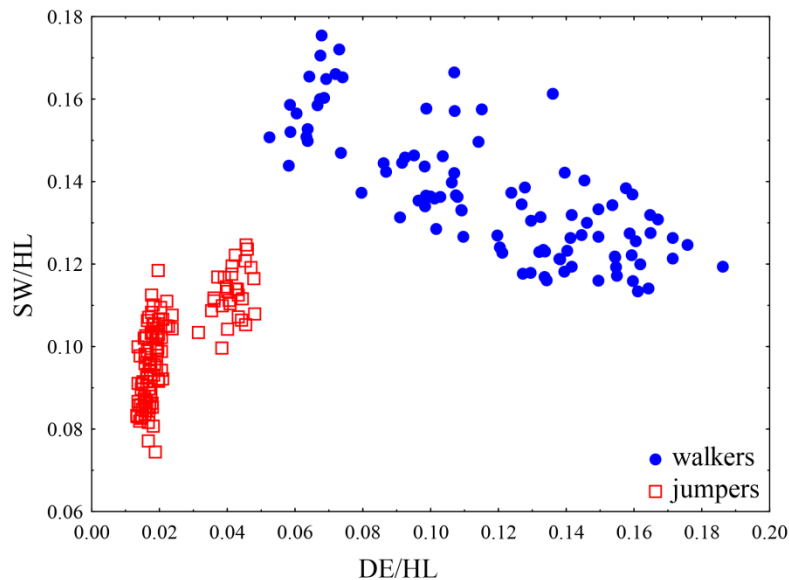
osobine	Lokomotorni tipovi					
	Skakači			Hodači		
SVL	63,40	±	1,33	56,05	±	1,15
HL	107,31	±	2,44	72,69	±	1,71
FL	43,19	±	0,81	37,34	±	1,06
SW	10,53	±	0,22	10,00	±	0,30
DE	2,29	±	0,04	8,41	±	0,28
Elementi prednjih i zadnjih ekstremiteta						
osobine	Lokomotorni tipovi					
	Skakači			Hodači		
H	16,78	±	0,37	14,82	±	0,46
R	9,93	±	0,20	8,44	±	0,24
DF	16,47	±	0,27	14,09	±	0,37
F	28,91	±	0,60	20,53	±	0,49
T	32,27	±	0,76	18,60	±	0,47
DH	46,12	±	1,09	33,59	±	0,77



Slika 8. Analiza varijabilnosti u ukupnim dužinama ekstremiteta sa osobinama sakralnog pršljena kod dva lokomotorna tipa: skakača i hodača. **A.** Položaj jedinki u morfološkom prostoru definisanom izometrijskom veličinom i prvom glavnom komponentom. **B.** Položaj jedinki u morfološkom prostoru definisanom prvim dvema glavnim komponentama (PC osa 1 i PC osa 2). **C.** PCA spektar odnosa za prvu glavnu komponentu **D.** PCA spektar odnosa za drugu glavnu komponentu. **E.** PCA spektar alometrijskih odnosa; vertikalne linije na spektru imaju 68% interval poverenja dobijen na osnovu 1000 ponavljanja. SVL: ukupna dužina tela; HL: dužina zadnjih ekstremiteta; FL: dužina prednjih ekstremiteta; SW: širina sakralnog pršljena; DE: dužina sakralne dijapofize (preuzeto iz Petrović i sar., 2017b).

Da bi se ispitalo prisustvo alometrije u analiziranim podacima, izometrijska veličina (*eng. izosize*) postavljena je na prvu glavnu komponentu oblika (PC osa 1) da bi se videlo koliko je snažna korelacija između oblika i veličine (Baur and Leuenberger, 2011). Druga glavna komponenta oblika nije korišćena za procenu alometrije zbog malog procenta varijabilnosti koji opisuje (PC osa 2=1,7%). Korelisanost prve PC ose oblika sa izometrijskom veličinom nije bila značajna ($r = -0,107$, $p > 0,05$), što ukazuje na mali uticaj veličine na celokupnu varijabilnost podataka. Na osnovu spektra alometrijskih proporcija uočeno je da odnos dužine sakralne dijapofize i dužine zadnjih ekstremiteta najviše doprinosi variranju koje je povezano sa veličinom.

Optimalne proporcije osobina koje najbolje opisuju razlike između lokomotornih tipova su odnos širine sakralne dijapofize i dužine zadnjih ekstremiteta, i odnos širine sakralnog pršljena i dužine zadnjih ekstremiteta. Na diskriminaciju između lokomotornih tipova nisu značajno uticale razlike u veličini, već su razlike vezane za promene u obliku (za DE/HL $d = 0,096$; za SW/HL $d = 0,197$). Na osnovu ove dve proporcije sve vrste su pravilno razdvojene u linearnoj diskriminantnoj analizi (Slika 9). Jednofaktorska ANOVA je pokazala da hodači imaju veće vrednosti za odnos DE/HL ($p < 0,001$), što proističe iz većih vrednosti za širinu sakralne dijapofize i kratkih zadnjih ekstremiteta kod ove grupe u odnosu na skakače. Kod skakača su, sa druge strane, sakralne dijapofize manje, a zadnji ekstremiteti duži. Srednja vrednosti odnosa (SW/HL) je značajno manja kod hodača u odnosu na skakače (jednofaktorska ANOVA, $p < 0,001$), prvenstveno zbog širine sakralnog pršljena koji je kod hodača manji. Standardna distanca za odnos DE/HL je bila 4,97, dok je za SW/HL 2,14.

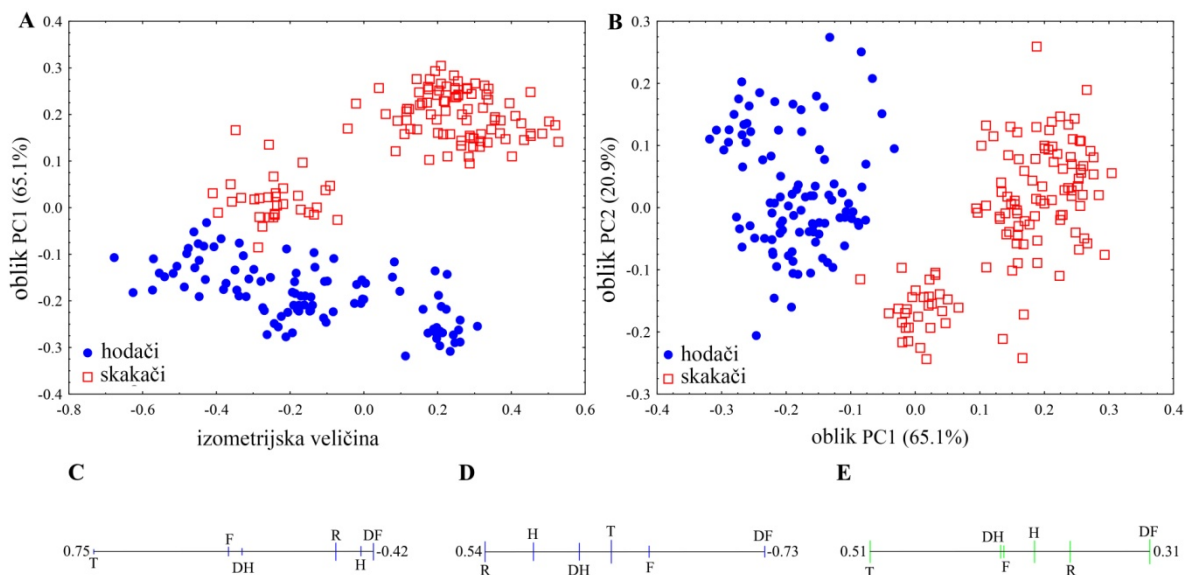


Slika 9. Položaj jedinki u morfološkom prostoru definisanom odnosima osobina koji najviše doprinose razdvajanju lokomotornih tipova. DE/HL: širina sakralne dijapofize i dužina zadnjih ekstremiteta; SW/HL: širina sakralnog pršljena i dužina zadnjih ekstremiteta (preuzeto iz Petrović i sar., 2017b).

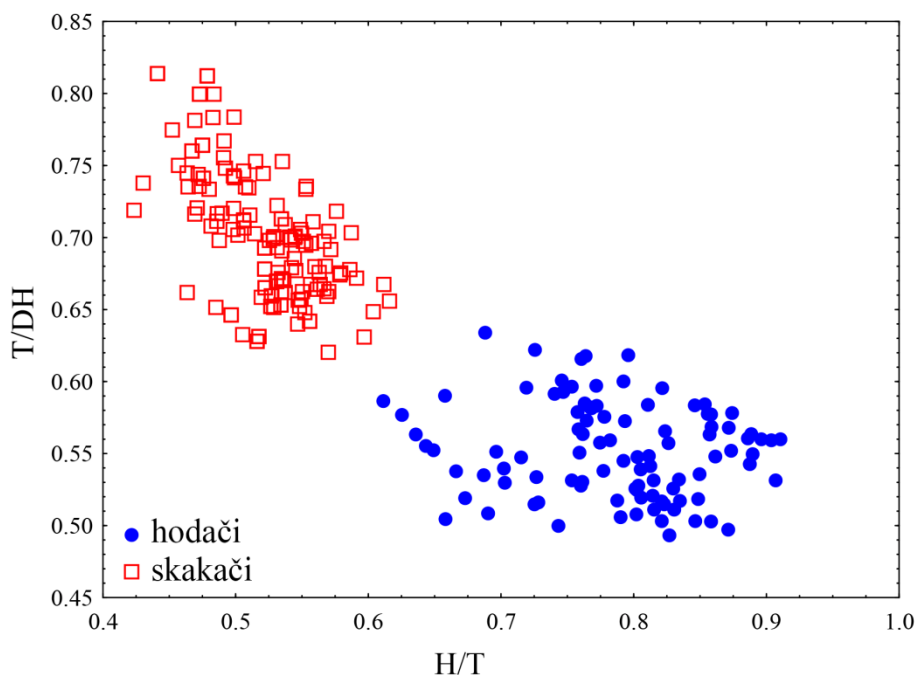
4.2.2. Razlike u proporciji elemenata prednjih i zadnjih ekstremiteta

Srednje vrednosti elemenata prednjih i zadnjih ekstremiteta date su u tabeli (Tabela 2). Prva komponenta oblika (PC osa 1) opisuje 65,15% varijabilnosti (Slika 10 A and 10 B). Razdvajanje lokomotivnih tipova po prvoj osi je uglavnom definisano proporcijom između dužine tibiofibule i dužine šake tj. distalnog dela prednjeg ekstremiteta (T/DF). Takođe, i ostali segmenti prednjih ekstremiteta (humerus i radioulna) doprinose diferenciranju lokomotivnih grupa u morfološkom prostoru (Slika 10 C). Druga glavna komponenta oblika (PC osa 2) opisuje 20,19% varijabilnosti, a razdvajanje po ovoj osi najviše doprinosi odnos dužina radioulna i šake tj. distalnog dela prednjeg ekstremiteta (R/DF) (Slika 10 D).

Jednofaktorska ANOVA test je pokazao statistički značajne razlike između lokomotivnih tipova u pogledu izometrijske veličine ($p < 0,001$), pri čemu su veće vrednosti uočene kod skakača. Na osnovu izometrijske veličine i prve glavne komponente oblika (PC1), 95.81% jedinki svih vrsta je korektno klasifikovano prema lokomotivnom tipu (100% kod hodača, kod skakača 92.91%), osim jedinki vrste *Hyla arborea*. Alometrijski spektar proporcija je pokazao da odnos između dužine tibiofibule i distalnog dela prednjih ekstremiteta (T/DF) nosi najviše alometrije. Pošto korelacije između izometrijske veličine i prve i druge glavne komponente oblika (PC osa 1 i PC osa 2) ukazuju na prisustvo i jačinu alometrije, dobijene vrednosti: $r = 0,556$, $p < 0,05$ i $r = 0,269$, $p < 0,05$ govore na umeren uticaj alometrije u analiziranim podacima i alometrijskog odnosa između tibiofibule i distalnog dela prednjih ekstremiteta. Proporcije koje najbolje opisuju lokomotorne tipove su: humerus/tibiofibula (H/T), i tibiofibula/distalni deo zadnjih ekstremiteta (T/DH) (Slika 11), pri čemu razlike u ovim osobinama između hodača i skakača nisu značajno povezane sa veličinom, već isključivo predstavljaju razlike u obliku ($d = 0,160$, $d = 0,256$, sa standardnim distancama 5,83 and 3,23). Linearna diskriminantna analiza je pokazala da je na osnovu ovih proporcija pravilno klasifikovano 98,98% jedinki kod hodača i 100% kod skakača.



Slika 10. Analiza varijabilnosti elemenata ekstremiteta kod dva lokomotorna tipa: skakača i hodača. **A.** Položaj jedinki u morfološkom prostoru definisanom izometrijskom veličinom i prvom glavnom komponentom. **B.** Položaj jedinki u morfološkom prostoru definisanom prvim dvama glavnim komponentama (PC osa 1 i PC osa 2). **C.** PCA spektar odnosa za prvu glavnu komponentu **D.** PCA spektar odnosa za drugu glavnu komponentu. **E.** PCA spektar alometrisjkih odnosa; vertikalne linije na spektru imaju 68% interval poverenja dobijen na osnovu 1000 ponavljanja. Humerus (H), radioulna (R), distalni deo prednjih ekstremiteta (DF), femur (F), tibiofibula (T) i distalni deo zadnjih ekstremiteta (DH) (preuzeto iz Petrović i sar., 2017b).



Slika 11. Položaj jedinki u morfološkom prostoru definisanom odnosima osobina koji najviše doprinose razdvajanju lokomotornih grupa. H/T: dužina humerusa i dužina tibiofibule; T/DH: dužina tibiofibule i dužina distalnog dela zadnjih ekstremiteta (preuzeto iz Petrović i sar., 2017b).

4.3. MORFOLOŠKA INTEGRACIJA

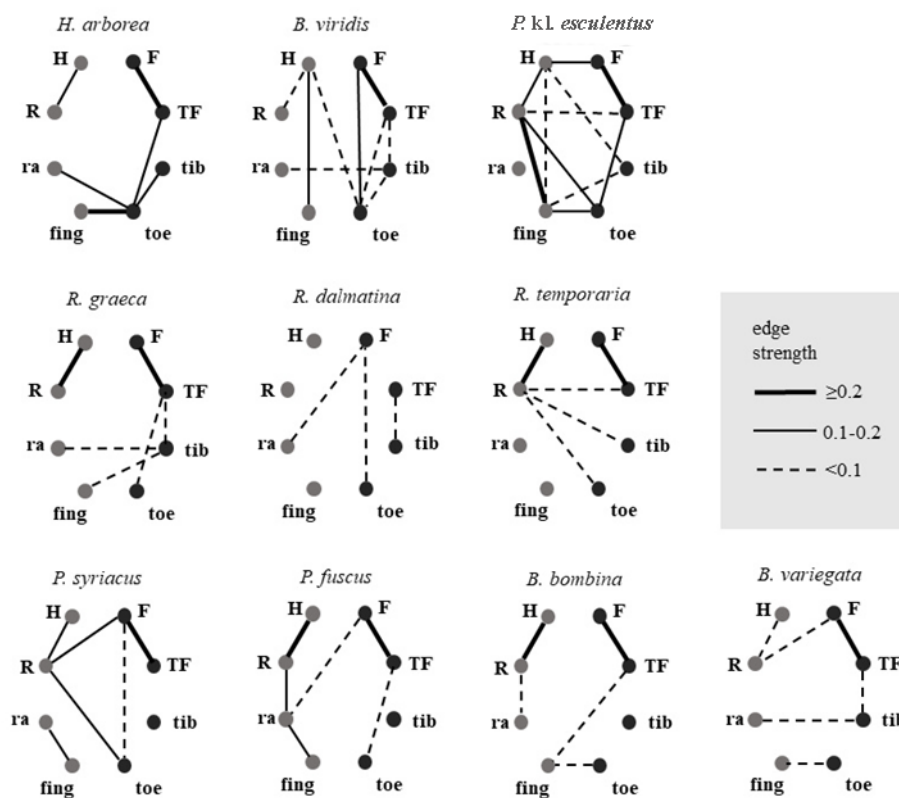
Ponovljivost matrica kod svih vrsta je visoka sa vrednostima u opsegu 0,91-0,96. Matrice korelacija svih vrsta su pokazale značajnu sličnost u 91% poređenja (Tabela 13). Najmanji stepen sličnosti je dobijen između vrsta *P. fuscus* i *B. bombina* (0,40), zatim *B. viridis* i *B. variegata* (0,42), *P. esculentus* i *P. syriacus* (0,46). Najveći stepen sličnosti dobijen je za vrste *P. syriacus* i *R. graeca* (0,85), *P. kl. esculentus* i *R. graeca* (0,84), *H. arborea* i *P. kl. esculentus* (0,84), kao i *H. arborea* i *B. variegata* (0,81). Vrsta *B. viridis* pokazala je najmanji stepen sličnosti sa drugim vrstama. Vrste koje imaju najveći broj značajnih korelacija su: *H. arborea*, *R. graeca*, *P. syriacus* i *P. fuscus*. Korelacije matrica između vrsta u okviru istog roda bile su visoke (Tabela 13).

Tabela 13. Matrice korelacija za svaki par vrsta. U dijagonali su vrednosti koje predstavljaju ponovljivost matrice za svaku vrstu. Pirsonovi koeficijenti matičnih korelacija se nalaze ispod dijagonale, a odgovarajuće p vrednosti se nalaze iznad dijagonale. Označene vrednosti predstavljaju statistički značajna poređenja sa 1000 permutacija.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>H. arborea</i> (1)	0,95	0,008	0,000	0,000	0,000	0,004	0,001	0,006	0,0001	0,000
<i>B. viridis</i> (2)	0,525	0,95	0,029	0,006	0,486	0,116	0,015	0,006	0,0079	0,026
<i>P. kl. esculentus</i> (3)	0,836	0,428	0,96	0,000	0,000	0,002	0,000	0,003	0,000	0,000
<i>R. graeca</i> (4)	0,799	0,545	0,841	0,95	0,001	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>R. dalmatina</i> (5)	0,62	0,135	0,703	0,635	0,95	0,104	0,000	0,023	0,018	0,001
<i>R. temporaria</i> (6)	0,589	0,311	0,591	0,649	0,309	0,95	0,007	0,008	0,000	0,040
<i>P. syriacus</i> (7)	0,635	0,465	0,716	0,846	0,646	0,502	0,95	0,000	0,0025	0,002
<i>P. fuscus</i> (8)	0,525	0,508	0,544	0,712	0,421	0,511	0,703	0,91	0,0339	0,069
<i>B. bombina</i> (9)	0,729	0,5	0,777	0,682	0,444	0,68	0,528	0,400	0,95	0,0000
<i>B. variegata</i> (10)	0,813	0,424	0,746	0,616	0,585	0,388	0,554	0,349	0,616	0,96

4.3.1. Parcijalne korelacije

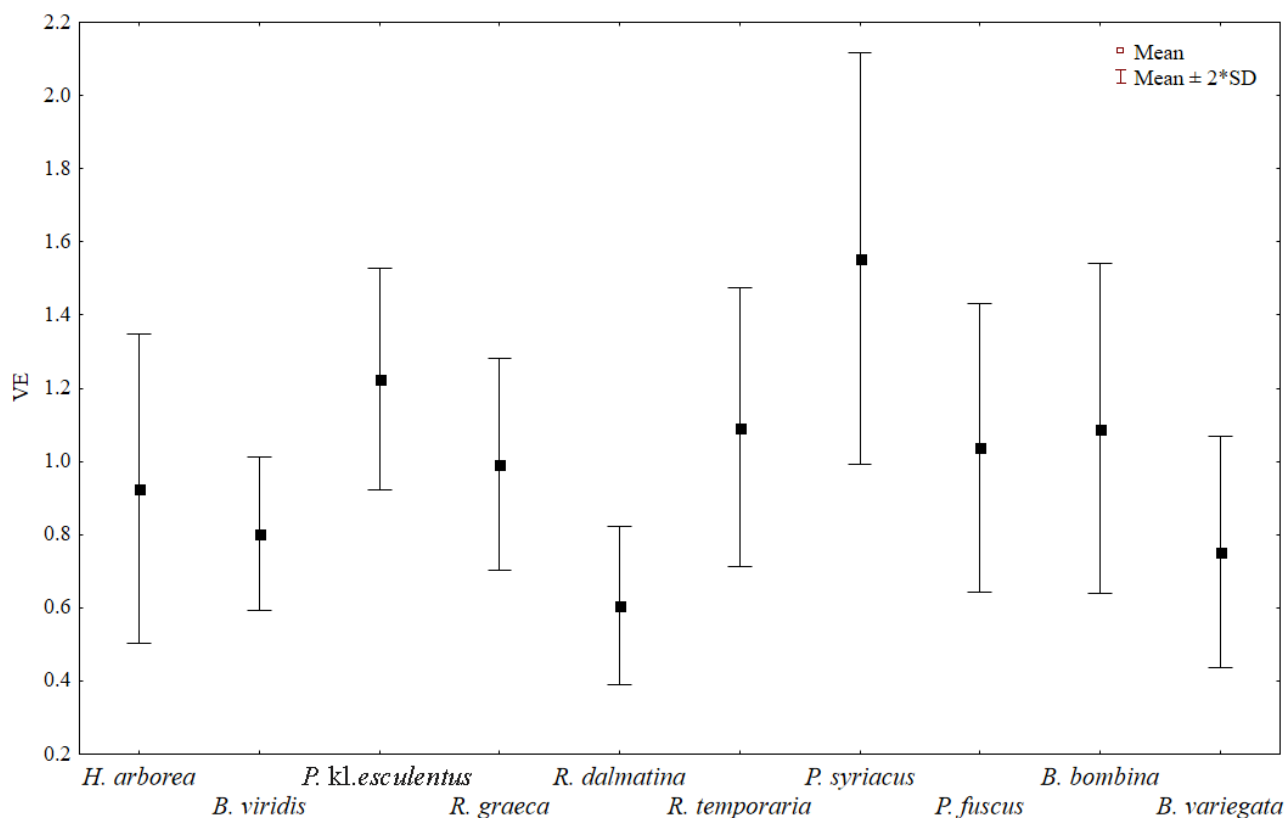
Vrste sa najmanjim brojem značajnih korelacija su *R. dalmatina* (10,71%), zatim *B. bombina* i *R. temporaria* (17,85%). *Pelophylax kl. esculentus* ima najveći broj značajnih korelacija (39,28%) (Slika 12). Na osnovu parcijalnih korelacija se mogu uočiti dva obrasca: korelacija elemenata unutar ekstremiteta, koja je uglavnom zasnovana na jakoj vezi između humerusa i radioulne u prednjim ekstremitetima kod skoro svih vrsta. Drugi obrazac koji se uočava je kovariranje između distalnih homologih elemenata prednjih i zadnjih ekstremiteta, koji je najizraženiji kod više akvatičnih vrsta kao što su: *B. bombina*, *B. variegata* i *P. kl. esculentus*, ali takođe i kod arborealne vrste *H. arborea*. Takođe se može izdvojiti i jaka korelacija između humerusa i femura kod vrste *P. esculentus*. Prosečne parcijalne korelacije su pokazale da je kod većine vrsta prisutno veće kovariranje unutar ekstremiteta (0,20-0,32) nego između ekstremiteta (0,13-0,26) (Tabela 14). Izuzetak su vrste *B. variegata* i *P. kl. esculentus*, koje su pokazale nešto veće kovariranje između (0,25 i 0,37) u odnosu na kovariranje unutar ekstremiteta (0,22 i 0,31). Zbog boljeg sagledavanja kovariranja ekstremiteta, prikazani su i odnosi prosečnih parcijalnih korelacija u Tabeli 14. Varijansa sopstvenih vrednosti (VE) je korišćena za procenu sveukupne korelacije ekstremiteta. Indeks integracije za svaku vrstu prikazan je na slici 13. Značajne razlike između vrsta uočene su u 71% poređenja. Najveći indeks integracije uočen je kod vrste *P. syriacus* (1,5), a najniži kod *R. dalmatina* (0,6).



Slika 12. Značajne parcijalne korelacije elemenata prednjih i zadnjih ekstremiteta ($p < 0,05$).

Tabela 14. Prosečne parcijalne korelacije i odnosi prosečnih parcijalnih korelacija.

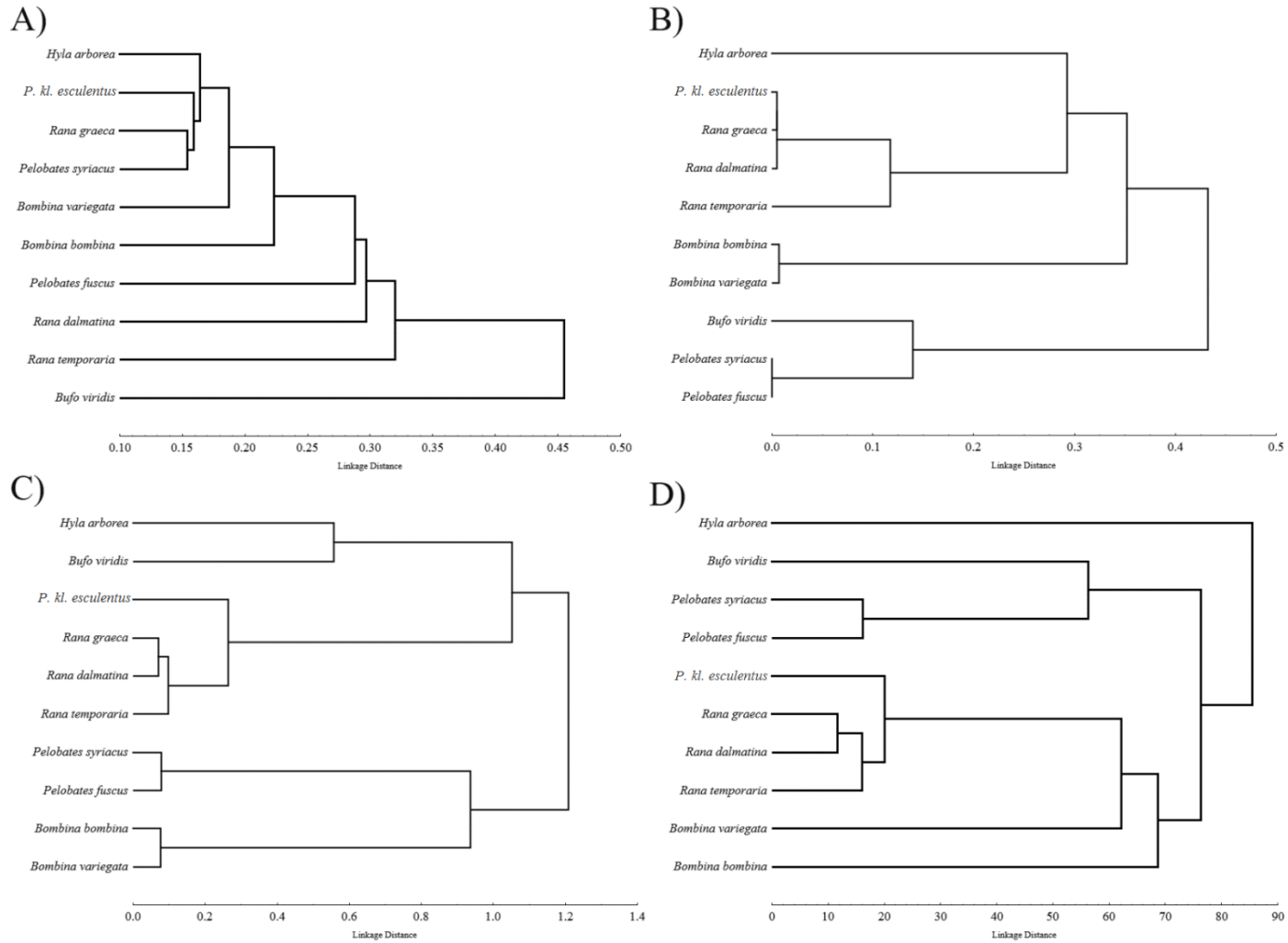
	u okviru ekstremiteta	između ekstremiteta	između homologih	prednji ekstremiteti/homologi	zadnji ekstremiteti/homologi
<i>H. arborea</i>	0,29	0,24	0,26	0,83	1,46
<i>B. viridis</i>	0,32	0,13	0,16	1,50	2,57
<i>P. kl. esculentus</i>	0,31	0,26	0,37	1,00	0,66
<i>R. graeca</i>	0,25	0,16	0,19	0,95	1,64
<i>R. dalmatina</i>	0,20	0,16	0,20	1,02	0,99
<i>R. temporaria</i>	0,28	0,22	0,20	1,35	1,46
<i>P. syriacus</i>	0,30	0,19	0,16	1,81	2,01
<i>P. fuscus</i>	0,28	0,15	0,16	2,06	1,47
<i>B. bombina</i>	0,25	0,13	0,16	1,56	1,54
<i>B. variaegata</i>	0,22	0,15	0,25	0,66	1,16



Slika 13. Grafički prikaz varijanse sopstvenih vrednosti (VE) izračunate putem ponovnog uzorkovanja sa ponavljanjem, za sve vrste. Kvadrat predstavlja srednju vrednost ponovno uzimanog uzorka, sa opsegom koji čini 95% standardne devijacije srednje vrednosti.

4.3.2. Filogenija, ekologija i morfološke distance

Klaster dijagrami konstruisani na osnovu korelacione matrice, matrice ekoloških sličnosti, filogenetskih distanci, i morfoloških distanci dati su na slici 14. Na osnovu Mantelovog testa korelaciona matrica ekstremiteta i ekološka matrica nisu bile statistički značajne ($r=0,25$, $p=0,08$). Takođe, korelaciona matrica ekstremiteta nije bila značajno korelisana sa matricom morfoloških distanci ($r= -0,20$, $p=0,19$), kao ni sa matricom filogenetskih distanci ($r= -0,04$, $p=0,70$). Sa druge strane, matrica filogenetskih distanci je pokazala značajnu korelaciju sa matricom ekoloških sličnosti ($r= -0,60$, $p=0,0001$). Matrica morfoloških distanci je bila značajno korelisana sa filogenetskom matricom ($r= -0,59$, $p=0,001$) i ekološkom matricom ($r= -0,71$, $p=0,001$).



Slika 14. Klaster dijagrami na osnovu: korelacione matrice sličnosti (A), matrice ekoloških sličnosti (B), filogenetskih distanci (C), i morfoloških distanci (D).

5. DISKUSIJA

Rezultati ove studije su pokazali da različite uloge ekstremiteta u lokomociji i reprodukciji oblikuju inter- i intraspecijsku varijabilnost bezrepih vodozemaca. Razlike u veličini i obliku humerusa i radioulnae kao funkcijski najvažnijih elemenata u amplexu su potvrdili da na morfološku varijabilnost prednjih ekstremiteta veliki uticaj imaju selekcionni pritisci koji su vezani za njihovu ulogu u reprodukciji. Sa druge strane razlike između polova u elementima zadnjih ekstremiteta skoro da nisu uočene, što bi moglo da ukaže na postojanje ograničenja u nastanku intraspecijske varijabilnosti u zadnjim ekstremitetima, verovatno zbog jakih biomehaničkih zahteva visoko specijalizovane lokomocije (Petrović i sar., 2017a). Poređenjem morfološke varijabilnosti dva lokomotorna tipa, skakača i hodača, uočena je uska veza između lokomotornih zahteva i varijabilnosti proksimalnih i medijalnih elemenata prednjih i zadnjih ekstremiteta, kao i osobina sakralnog pršljena (Petrović i sar., 2017b). Uticaj lokomocije se u velikoj meri odražava na korelaciju strukturu ekstremiteta bezrepih vodozemaca, kao rezultat delovanja prirodne selekcije, pre svega kroz specijalizacije za skok, a zatim i kroz druge lokomotorne aktivnosti koje su povezane sa različitim preferencama vrsta prema tipu staništa i načinu života. Razlike između vrsta u sposobnostima skakanja i načinu kretanja u uskoj su vezi sa razlikama u dužinama skeletnih elemenata. Međutim, pored postojanja veze između filogenetske istorije vrsta i ekoloških preferenci, nije utvrđen značajan uticaj filogenetskih odnosa vrsta na nivo i obrasce korelacija ekstremiteta.

5.1. POLNI DIMORFIZAM

Intraspecijske razlike predstavljaju rezultat evolucionih pritisaka koji su povezani sa adaptacijama organizama na različite uslove sredine, pre svega kroz reprodukciju, a koji deluju različito na mužjake i ženke i dovode do razlika u veličini i obliku morfoloških osobina između polova (Shine, 1979). Sagledavanje intraspecijskih razlika različitih morfoloških osobina može ukazati na selekzione mehanizme koji dovode do nastanka i održanja varijabilnosti unutar vrsta (Butler i Losos, 2002). Rezultati ove studije ukazuju na različit obrazac polnog dimorfizma u veličini i obliku ispitivanih osobina, koji je u skladu sa prethodnim istraživanjima (Shine, 1979, 1989; Duellman i Trueb, 1994; Lee, 2001; Monnet i Cherry, 2002; Nali i sar., 2014). Najveći deo varijabilnosti je povezan sa prednjim ekstremitetima, dok se samo manji deo razlika odnosi na zadnje ekstremitete i osobine sakralnog pršljena.

5.1.1. Polni dimorfizam u veličini tela

Razlike između polova u veličini tela predstavljaju jedan od intenzivno proučavanih vidova polnog dimorfizma, pogotovu kod bezrepih vodozemaca (Shine, 1979; Woolbright, 1983; Monnet i Cherry 2002; Kupfer, 2007; Han i Fu, 2013; Zhang i Lu, 2013). U ovoj studiji su uočeni različiti obrasci polnog dimorfizma u veličini tela koji obuhvataju vrste kod kojih su ženke veće, zatim vrste kod kojih su mužjaci veći, kao i vrste kod kojih ne postoje razlike u veličini tela između polova. Ženke vrsta *Pelobates fuscus*, *Hyla arborea* i *Rana dalmatina* su imale veće telo i duže delove prednjih i zadnjih ekstremiteta u poređenju sa mužjacima. Polni dimorfizam u sličnom obimu je potvrđen u studijama Monnet i Cherry (2002), kao i Liao (2013). U studiji Székely i Nemes (2002) je takođe zabeleženo veće telo kod ženki *Pelobates fuscus*. Ženke vrsta *Pelobates syriacus*, *Rana graeca* i *Rana temporaria* su takođe bile veće u odnosu na mužjake, međutim ove razlike nisu bile značajne. Polni dimorfizam u korist ženki koji podrazumeva veće telo kod ovog pola, predstavlja najčešći obrazac polnog dimorfizma kod Anura, koji se uglavnom objašnjava selekcijom za fekunditet. Selekcija za fekunditet se zasniva na pozitivnoj korelaciji između fekunditeta (broja jaja) i veličine tela kod ženki, koja se postiže većom stopom rasta i odlaganjem polnog sazrevanja (Crump, 1974; Andersson, 1994; Monnet i Cherry, 2002; Liao i Lu, 2009 b; Lu i Liao, 2011; Liao i sar., 2012; Liao i Chen, 2012). Odlaganje reprodukcije, tačnije odlaganje vremena kada se energetska ulaganja prebacuju sa somatskog rasta na

reprodukciju, je povezano sa razlikama u uzrasnim strukturama polova. Ženke su pretežno stariji pol (Monnet i Cherry, 2002). Selekcija za fekunditet je kod vrsta sa eksplozivnim razmnožavanjem više izražena, odnosno izbor za veću ženku je verovatno izraženiji kod ovakvih vrsta u poređenju sa vrstama koje imaju produžen period razmnožavanja (Nali i sar., 2014).

Sa druge strane mužjaci *Bombina variegata* i *Pelophylax* kl. *esculentus* imaju veće telo u poređenju sa ženkama, što predstavlja ređi oblik polnog dimorfizma kod bezrepih vodozemaca (Shine, 1979). Rezultati iz ove studije su u skladu sa prethodnim studijama za vrstu *B. variegata* (Radojčić i sar., 2002; Di Cerbo i Biancardi, 2012), dok je za vrstu *P. kl. esculentus* uočen obrnut obrazac u odnosu na prethodnu studiju (Krizmanić, 2008). Kao glavno objašnjenje za veće telo kod mužjaka navodi se veći reproduktivni uspeh, pre svega zbog prednosti u direktnim borbama mužjaka, ili/i tokom dozivanja ženki (Shine, 1979; Woolbright, 1983; Katsikaros i Shine, 1997; Lodé i Le Jackues, 2003), što je i potvrđeno u nekim studijama (Howard, 1984; Katsikaros i Shine, 1997). Pored intraseksualne kompeticije, izbor krupnijih mužjaka od strane ženki (eng. "female choice") takođe može uticati pozitivno na veličinu mužjaka (Lips, 2005).

5.1.2. Polni dimorfizam u dužini ekstremiteta i osobinama sakralnog pršljena

Obrasci variranja apsolutnih dužina prednjih, zadnjih ekstremiteta i sakralnog pršljena prate variranje u veličini tela. Skoro sve navedene osobine su bile statistički značajno veće kod pola koji je imao i veće telo. Pa tako kod vrsta gde su ženke imale veće vrednosti za dužinu tela, i dužine većine delova prednjih i zadnjih ekstremiteta i sakralnog pršljena su veće kod ovog pola. Veće telo je praćeno većim femurom i tibiofibulom kod obe vrste iz roda *Pelobates*, što je takođe zabeleženo u rezultatima prethodnih studija (Ugurtas i sar., 2002). Sa druge strane, mužjaci imaju duže delove ekstremiteta i sakralnog pršljena kod vrsta gde su oni veći pol. Kod mužjaka vrste *B. variegata* je potvrđeno veće telo sa većim vrednostima za humerus, tibiofibulu i distalni deo prednjih ekstremiteta (Radojčić i sar., 2002; Di Cerbo i Biancardi, 2012). Međutim, korigovanjem vrednosti dužina prednjih i zadnjih ekstremiteta i sakralnog pršljena za dužinu tela, dobijamo potpuno drugačiji obrazac variranja između polova. Mužjaci većine vrsta se karakterišu dužim proksimalnim delovima (humerus i radioulna) i kraćim distalnim delovima prednjih ekstremiteta, dok se ženke karakterišu kraćim proksimalnim i dužim distalnim elementima ekstremiteta. Moguće je da intraspecijske razlike u proporciji elemenata unutar ekstremiteta, a ne u ukupnoj dužini ukazuju na očuvanje optimalne dužine prednjih ekstremiteta pre svega zbog njihove funkcije u lokomociji i reprodukciji. Za neke osobine uočen je i značajan uticaj alometrije. Alometrijski rast za humerus i radioulnu kod mužjaka ukazuje da su ove osobine pod jačim selektivnim pritiskom nego kod ženki. Emerson (1991) je istakla funkcijske aspekte humerusa i radioulnu u amplexusu. Ovi elementi kod mužjaka imaju važnu ulogu prilikom čvrstog držanja za ženke (Howard i Kluge, 1985). U prilog ovim rezultatima idu i rezultati različitih studija koje su utvrdile postojanje polnog dimorfizma u mišićima prednjih ekstremiteta kod Anura. Mišići uključeni u amplexus (*m. pectoralis*, *m. coracoradialis*, *m. coracobrachialis*, *m. flexor carpi radialis*, *m. extensor carpi radialis*, *m. sterno radialis* i *m. abductor indicus longus*) su imali veću masu kod mužjaka u poređenju sa masom ovih mišića kod ženki (Oka i sar., 1984; Yekta i Blackburn, 1992; Peters i Aulner, 2000; Lee, 2001; Clark i Peters, 2006). Pored intraspecijskih razlika u prednjim ekstremitetima, u ovoj studiji skoro da nisu uočene intraspecijske razlike u elementima zadnjih ekstremiteta i osobinama sakralnog pršljena. Studije koje su ispitivale vezu morfologije i lokomocije kod bezrepih vodozemaca istakle su upravo biomehaničku ulogu zadnjih ekstremiteta i karličnog pojasa u različitim načinima kretanja (Emerson, 1976; Jorgensen i Reilly, 2013). Imajući u vidu da je lokomocija presudna za preživljavanje, sve ove osobine koje su uključene u kretanje, pod jakim su uticajem selekcionih pritisaka (kroz biomehaničke zahteve) koji su prisutni kod oba pola. Intraspecijske razlike vezane za zadnje ekstremitete uočene su jedino kod vrsta *B. variegata* i *R. dalmatina*. Polni

dimorfizam u zadnjim ekstremitetima obično je prisutan kod vrsta kod kojih postoji direktna kompeticija između mužjaka. Smatra se da mužjaci sa dužim ekstremitetima mogu imati prednost u amplexusu ili tokom pronalaženja ženki (Wells, 1979; Halliday, 1982; Lee i Corrales, 2002; Herrel i sar., 2012). Duži zadnji ekstremiteti kod mužjaka *B. variegata* se mogu objasniti reproduktivnim ponašanjem. Pokretljivost se generalno smatra važnom osobinom u kompeticiji za ženku. Duži zadnji ekstremiteti takođe mogu biti povezani i sa teritorijalnim ponašanjem specifičnim za pol. U tom kontekstu je važno pomenuti da, iako se mužjaci *B. variegata* nisu smatrali teritorijalnim, Szimura (1993) i Seidel (1999) su opisali da jedan broj mužjaka ove vrste ispoljava teritorijalno ponašanje specifično za pol, proizvodeći talase u vodi zadnjim ekstremitetima, koji verovatno imaju ulogu da oteraju druge mužjake sa njihove teritorije.

Ženke vrsta *B. variegata* i *R. dalmatina* su imale veće vrednosti za osobine sakralnog pršljena. Uočena alometrija za ove osobine ukazuje na delovanje selekcije, s obzirom da se širi karlični pojas može povezati sa većim prostorom za skladištenje jaja, a samim tim i sa većim fekunditetom. Zanimljivo je pomenuti da *R. dalmatina* predstavlja vrstu sa eksplozivnim načinom razmnožavanja, gde su ženke pod jakim selektivnim pritiskom za fekunditet zbog ograničenog i kratkog perioda za reprodukciju (Nali i sar., 2014). Međutim, ovaj trend nije zabeležen kod ostalih vrsta sa eksplozivnim načinom razmnožavanja (*R. temporaria* i *B. viridis*), a druga vrsta kod koje je utvrđeno alometrijsko variranje osobina sakralnog pršljena *B. variegata* ima produženi način reprodukcije. Neophodne su dalje studije, sa većim brojem vrsta, kako bi se utvrdio tačan mehanizam za nastanak dimorfizma u osobinama karličnog pojasa.

5.2. LOKOMOTORNI TIPOVI

Lokomotivna je usko povezana sa različitim ekološkim aspektima kao što su pronalaženje hrane, bekstvo od predatora i očuvanje energije (Dickinson i sar., 2000). Međutim, i pored brojnih primera lokomotivnih adaptacija, selekcionih pritisci koji dovode varijabilnosti u lokomotivnim performansama, kao i do morfološke varijabilnosti kod bezrepih vodozemaca još uvek su nedovoljno proučeni (Garland i Losos, 1994). Poznato je da su promene postkranijalnog skeleta povezane sa skakanjem, pri čemu je osnovni plan građe skeleta parnih ekstremiteta i pojaseva današnjih vrsta bezrepih vodozemaca filogenetski očuvan, a evolucija ograničena opštom skeletnom građom (Wake, 1997). Dosadašnje studije koje su se bavile vezom lokomotivne i morfologije kod Anura isticale su osobine zadnjih ekstremiteta i karličnog pojasa kao glavne karakteristike za definisanje načina lokomotivne i lokomotivnog tipa, dok prednji ekstremiteti i njihovi elementi do sada nisu bili analizirani u ovom kontekstu. Pošto složene veze između pojedinih morfoloških struktura određuju lokomotivne performanse, u ovoj studiji su pored ukupnih dužina, korišćeni odnosi elemenata prednjih i zadnjih ekstremiteta za dobijanje informacija o strukturnim i funkcijskim osobinama lokomotivnog sistema.

Analizom osnovnih strukturnih delova je utvrđena povezanost ukupne dužine prednjih i zadnjih ekstremiteta i sakralnog pršljena sa dužinom tela u zavisnosti od načina kretanja. Veza između veličine i oblika tela sa lokomotivnim tipovima je potvrđena, sa značajno većim uticajem oblika od veličine. Gomes i sar., 2009 su potvrdili da variranje u performansama nije povezano sa veličinom tela, i istakli da bi telesna masa, više nego dužina tela mogla biti povezana sa sposobnošću skakanja, jer teže životinje zahtevaju više sile za skok od lakših, bez obzira na dužinu tela. Pored toga, performanse skakanja u odnosu na dužinu tela opadaju sa povećanjem veličine (Emerson, 1978; Zug, 1978). S obzirom da neke familije bezrepih vodozemaca pokazuju veći disparitet u veličini tela, a manji diverzitet u načinu lokomotivne, smatra se da je veličina tela evoluciono odvojena od načina lokomotivne (Enriquez-Urzelai i sar., 2015). Mada se uloga veličine tela u mnogim ekološkim zahtevima ne može zanemariti (Moen i Wiens 2009; Collar i sar., 2011). Na osnovu analize oblika, pokazano je da odnos

između veličine sakralne dijapofize i dužine zadnjih ekstremiteta (DE/HL), kao i odnos širine sakralnog pršljena i dužine zadnjih ekstremiteta (SW/HL) najviše doprinosi razdvajanju lokomotornih tipova (skakača i hodača). Skakači se karakterišu dugim zadnji ekstremitetima i uskim sakralnim pršljenom, dok hodači imaju kraće zadnje ekstremitete i široki sakralni pršljen. Duži zadnji ekstremiteti kod skakača utiču ne samo na povećanje skakačkih sposobnosti već predstavljaju prednost u kretanju kroz kompleksno raspoređenu vegetaciju, što je posebno značajno za arborealne vrste kakva je *Hyla arborea*. Jorgensen i Reilly (2013) su pokazali da širina sakralne dijapofize, širina sakralnog pršljena i dužina karličnog pojasa opisuju 65% varijabilnosti u filomorfološkom prostoru skeleta Anura. Iako je u ovoj studiji uočeno razdvajanje lokomotornih tipova u morfološkom prostoru, u okviru grupe skakača je *H. arborea* blago odvojena od ostalih vrsta. *Hyla arborea*, pored dobrih skakačkih sposobnosti, koristi i penjanje kao način kretanja, koje dodatno utiče na morfološke osobine. Ono što ovu vrstu odvaja od ostalih skakača je šira sakralna dijapofiza, koja omogućava veću pokretljivost karličnog pojasa prilikom penjanja (Emerson, 1979).

S obzirom da svaki deo ekstremiteta ima posebnu biomehaničku ulogu, a veza između pojedinih elemenata određuje njihovu funkciju, u ovoj studiji je analiziran odnos između proksimalnih, medijalnih i distalnih delova ekstremiteta u kontekstu specifičnih lokomotornih tipova (skakača i hodača). Prema predhodnim studijama, odnos tibiofibule i femura (TF/F) je imao najveći značaj u opisivanju lokomotornih tipova. Ovaj odnos svakako ima najvažniju biomehaničku ulogu u lokomociji bezrepih vodozemaca (Enriquez-Urzelai i sar., 2015; Zug, 1972; Choi i sar., 2003). Odnos dužine femura i tibiofibule u velikoj meri određuje performanse kretanja (Emerson, 1982). Povećanje dužine tibiofibule u odnosu na femur najviše doprinosi povećanju brzine skoka, ali i poboljšanju drugih performansi (Zug, 1972; Choi i sar., 2003). Ove karakteristike takođe utiču na efikasnost plivanja stvaranjem veće pokretačke sile tokom kretanja kroz vodu. Sa druge strane, duži femur u odnosu na tibiofibulu omogućava veću snagu prilikom pokreta. Ovakv odnos elemenata je karakterističan za fosorijalne vrste koje kopaju zadnjim ekstremitetima (Zug, 1972; Emerson, 1976; Gomes i sar., 2009). U studiji Sanger i sar. (2013) je utvrđeno da različit odnos između femura i tibiofibule između lokomotornih tipova nastaje rano u ontogeniji, još tokom metamorfoze ili u juvenilnom stadijumu (Harrington i sar., 2013; Vera i Ponsa, 2014). Takođe, razvoj femura i tibiofibule je regulisan različitim genima (*Hox 10* i *Hoxa 11*), pri čemu razlike u ekspresiji ovih gena dovode do razlika između vrsta sa različitom lokomocijom (Handrigan i Wasseburg, 2007). Prednji ekstremiteti kod skakača učestvuju i u završnoj fazi skakanja (tokom doskoka), pri čemu imaju ulogu da smanje i ublaže silu koja je nastala u zadnjim ekstremitetima (Nauwelaerts i Aerts, 2006). Kod vrsta koji su dobri skakači deo sile prilikom doskoka se prenosi i na grudni pojas (fam. Ranidae) (Didde i Rivera, 2019). Kod hodača, koji se kreću u kratkim skokovima, prednji ekstremiteti imaju ulogu u odbacivanju tela prilikom prve faze skoka. Prednji ekstremiteti, slično zadnjim u ovom slučaju funkcionišu kao sistem poluga, pri čemu humerus povećava silu kojom prednji ekstremiteti deluju na podlogu, i podižu telo u odgovarajući položaj za kratak skok karakterističan za hodače (Reilly i sar., 2015). Rezultati iz ove studije su istakli odnose između humerusa i tibiofibule (H/T), i tibiofibule i distalnog dela zadnjih ekstremiteta (T/DH). Morfološka varijabilnost elemenata prednjih ekstremiteta, do sada nije analizirana u kontekstu lokomocije, međutim rezultati iz ove studije pokazuju da, pre svega humerus u korelaciji sa tibiofibulom ima važnu ulogu u definisanju morfologije lokomotornih tipova kod Anura. Različiti obrasci morfoloških veza unutar i između elemenata ekstremiteta kod skakača i hodača u velikoj meri oslikavaju zahteve različitih načina kretanja. Poređenjem morfološke varijabilnosti u kontekstu različitih lokomotornih tipova u ovoj studiji potvrđen je važan uticaj zadnjih ekstremiteta, i istaknut uticaj prednjih ekstremiteta, osobina sakralnog pršljena kao i njihove veze sa zadnjim ekstremitetima. Ovi rezultati predstavljaju dobar početak za dalja istraživanja korelacija između serijski homologih elemenata prednjih i zadnjih ekstremiteta u kontekstu biomehaničkih zahteva i efikasnosti lokomocije. S obzirom da su prednji i zadnji ekstremiteti prošli kroz značajnu reorganizaciju tokom evolucije

Anura, postavlja se pitanje da li zajednički razvojni programi serijski homologih struktura ograničavaju integraciju unutar ekstremiteta ili se u nekoj meri poklapaju sa biomehaničkim zahtevima lokomocije.

5.3. OBRASCI MORFOLOŠKE INTEGRACIJE

Serijski homologe strukture, kao što su ekstremiteti kičmenjaka imaju zajedničke razvojne i genetičke faktore koji regulišu njihov razvoj i rast. Iako kovarijacija između homologih struktura ograničava produkciju morfološke varijabilnosti, postoji velika raznovrsnost u morfologiji ekstremiteta sa različitim funkcijskim odnosima između elemenata prednjih i zadnjih ekstremiteta (Young i Hallgrímsson, 2005). Klade sa vrstama koje poseduju veliki broj različitih lokomotornih adaptacija, poput bezrepih vodozemaca, predstavljaju dobar primer za testiranje odnosa između adaptacije, odnosno funkcije i morfološke integracije. Ako na integraciju pre svega utiču funkcionalni zahtevi, onda je integracija najviše izražena upravo u onim strukturama gde je selekcija najjača, i obrnuto, morfološka integracija je manja između struktura gde nema jakih selekcionih pritisaka. Međutim, kada je integracija primarno regulisana genetičkim i razvojnim ograničenjima, onda je prisutna između struktura sa zajedničkim genetičkim i razvojnim faktorima, bez obzira na njihovu funkciju. Poređenjem korelacija elemenata ekstremiteta kod Anura dobijen je sličan obrazac morfološke integracije kod svih vrsta. Generalno, vrste su pokazale značajno jače korelacije između elemenata unutar ekstremiteta nego između homologih elemenata prednjih i zadnjih ekstremiteta. Ovi rezultati su u skladu sa studijom Young i Hallgrímsson (2005), u kojoj je potvrđeno da je morfološka i funkcijska divergencija prednjih i zadnjih ekstremiteta različitih taksona povezana sa smanjenim kovariranjem između ekstremiteta. Young i Hallgrímsson (2005) su dobili da je veći stepen funkcionalne divergencije kod slepih miševa povezan sa opadanjem korelacija elemenata između ekstremiteta. Uočeni obrazac integracije kod bezrepih vodozemaca se može povezati sa razvojnim i funkcionalnim osobinama ekstremiteta kod ove grupe. Kod Anura postoji razlika u relativnom vremenu pojave prednjih i zadnjih ekstremiteta. U toku razvoja, zadnji ekstremiteti se prvi pojavljuju u odnosu na prednje ekstremitete (Duellman i Trueb, 1994). Takođe, ekstremiteti imaju i različite biološke uloge tokom života jedinki. Razlike u funkciji prednjih i zadnjih ekstremiteta Anura su veoma izražene. Uloga zadnjih ekstremiteta je prvenstveno u generisanju energije potrebne za skok, dok je uloga prednjih održavanje ravnoteže prilikom doskoka i ublažavanja posledica kontakta sa podlogom u završnoj fazi skoka (Nauwelaerts i Aerts, 2006). Zbog toga se zadnji ekstremiteti smatraju visoko specijalizovanim za izvođenje skokova, dok prednji pored uloge u završnoj fazi skoka, imaju ulogu u brojnim drugim funkcijama, kao što su reprodukcija, hvatanje i manipulacija plenom (Duellman i Trueb, 1994; Valdez i Nishikawa, 1997). Zbog navedenih razlika u vremenu pojave i različite biološke uloge prednjih i zadnjih ekstremiteta kod bezrepih vodozemaca, može se očekivati disocijacija ili razdvajanje između serijski i funkcionalno homologih elemenata ekstremiteta, koja predstavlja odgovor na različite selekzione pritiske koji postoje na prednjim i zadnjim ekstremitetima. Visok nivo kovariranja između funkcijiski povezanih elemenata potvrđen je analizom parcijalnih korelacija. Najjače korelacije su uočene između proksimalnih elemenata: humerus i radioulna, kao i između femura i tibiofibule. Navedene korelacije odražavaju biomehaničke uloge ovih delova ekstremiteta koji predstavljaju sisteme poluga. Duža tibiofibula u odnosu na femur direktno utiče na povećanje skakačkih sposobnosti (Choi i sar., 2003). Suprotno ovome, kod fosorijalnih vrsta, femur je kraći od tibiofibule, što povećava snagu koja nastaje u mišićima tokom kopanja (Emerson, 1976). Kraći femur, takođe poboljšava kretanje u kratkim skokovima i lakše promene pravca tokom kretanja (Emerson, 1976; Wells, 2010). Postojanje veće korelacije unutar ekstremiteta posebno između proksimalnih elemenata, i smanjena korelacija između ekstremiteta predstavlja rezultat delovanja funkcijskih zahteva na integraciju Anura, nasuprot razvojnim ograničenjima. Bell i sar. (2011), ukazuju na usku vezu između funkcijske specijalizacije i morfološke integracije, pri čemu integracija između serijski homologih elemenata opada kod taksona sa ekstremno različitim funkcijama između prednjih i zadnjih ekstremiteta. U slučaju bezrepih vodozemaca bi se

moglo zaključiti da je specijalizacija ekstremiteta praćena promenama u obrazcu morfološke integracije u skladu sa selekcionim pritiscima koji deluju na prednje i zadnje ekstremitete odvojeno.

Nezavisnost matrice korelacionih sličnosti i filogenetskih distanci ispitivanih vrsta ukazuje da promene u korelacijama nisu pod uticajem filogenetskih odnosa. Suprotno ovome morfološke promene u srednjim vrednostima osobina su strogo pod uticajem filogenetske istorije, na šta ukazuje znaćajna korelacija između Mahalanobisovih i filogenetskih distanci. Postojanje znaćajne korelacije između matrice korelacionih sličnosti sa matricom ekoloških sličnosti potvrđuje da lokomocija, kao i stanište u nekoj meri utiću na korelacione veze između elemenata ekstremiteta. Prema Vidal-García i sar. (2017), morfologija ekstremiteta bezrepih vodozemaca nije pod uticajem jakih filogenetskih ogranićenja za razliku od lobanje, već je u velikoj meri posledica razlićitih ekoloških zahteva koji se ispoljavaju kroz selekzione pritiske.

Iako su parcijalne korelacije potvrdile jaće veze elemenata unutar ekstremiteta, kod vrsta *Hyla arborea* i *Pelophylax kl. esculentus* se mogu uoćiti i jake korelacije pojedinih homologih elemenata. Adaptacije na arborealni naćin života kod *H. arborea* ukljućuju složene promene u skeletnim elementima i muskulaturi distalnog dela prednjih ekstremiteta (Manzano i sar., 2008), koje može biti povezano sa drugaćijim obrascem integracije prednjih ekstremiteta. Sa druge strane, *Pelophylax kl. esculentus* predstavlja semiakvatićnu vrstu, koja veći deo života provodi u vodi. S obzirom da plivanje zahteva sinhronizovano pokretanje prednjih i zadnjih ekstremiteta (Nauwelaerts i sar., 2007), veća korelacija između homologih elemenata ekstremiteta kod ove vrste može biti povezana sa adaptacijom na akvatićnu sredinu, kroz paralelne selekzione pritiske koji deluju podjednako na oba ekstremiteta. Ono što je zanimljivo kod ove vrste je da je pored akvatićne, dobro prilagoćena i terestrićnoj sredini, odnosno skakanju. Postavlja se pitanje na koji naćin je ova vrsta morfološki prilagoćava na dve razlićite sredine, i da li postoji kompromis između performansi u skokovima i plivanju (Nauwelaerts i sar., 2007).

Generalno, ova studija ukazuje na zajednićki obrazac morfološke integracije, koji se zasniva na funkciji ekstremiteta u visoko specijalizovanom kretanju bezrepih vodozemaca, na šta ukazuje veća korelacija elemenata unutar ekstremiteta. Dominantne korelacije između biomehanićki vaćznih elemenata: humerusa i radioulne, kao i tibiofibule i femura potvrđuju da fukcijski zahtevi za efiksnom lokomocijom usmeravaju integraciju ekstremiteta Anura.

6. ZAKLJUČCI

1. Odnosi morfoloških osobina koji najbolje definišu lokomotorne tipove su odnosi između osobina karličnog pojasa i dužine zadnjih ekstremiteta u osnovnim strukturama, kao i odnosi tibiofibule i femura i tibiofibule i humerusa u analizi pojedinačnih elemenata.
2. Poređenjem morfološke varijabilnosti u kontekstu različitih lokomotornih tipova u ovoj studiji potvrđen je važan uticaj zadnjih ekstremiteta, i istaknut uticaj proksimalnog i medijalnog dela prednjih ekstremiteta, osobina sakralnog pršljena kao i njihove veze sa zadnjim ekstremitetima u kretanju i definisanju morfologije lokomotornih tipova Anura.
Različiti obrasci morfoloških veza unutar i između elemenata ekstremiteta kod skakača i hodača u velikoj meri oslikavaju zahteve različitih načina kretanja.
3. Bezrepi vodozemci pokazuju različite obrazce polnog dimorfizma u veličini i obliku ispitivanih osobina u skladu sa prethodnim studijama, pri čemu se najveći deo varijabilnosti odnosi na prednje ekstremitete.
4. Neznatne razlike koje se odnose na zadnje ekstremitete i osobine sakralnog pršljena, ukazuju na postojanje ograničenja u nastanku intraspecijske varijabilnosti u zadnjim ekstremitetima kod bezrepih vodozemaca, pre svega zbog jakih biomehaničkih zahteva visoko specijalizovane lokomocije.
5. Obrazac integracije kod bezrepih vodozemaca pokazuje da lokomocija ima najveći uticaj na korelacionu strukturu ekstremiteta bezrepih vodozemaca, pre svega kroz specijalizaciju za skok, a zatim i kroz druge lokomotorne aktivnosti koje su u uskoj vezi sa tipom staništa koje vrste preferiraju, dok, sa druge strane, nije bilo značajnog uticaja filogenetskih odnosa.

7. LITERATURA

- AmphibiaWeb. 2019. <<http://amphibiaweb.org>> University of California, Berkeley, CA, USA. 26 Jun 2019.
- Andersson M. (1994). *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Arantes, Í. C., Vasconcellos, M. M., Boas, T. C. V., Veludo, L. B. A., Colli, G. R. (2015). Sexual dimorphism, growth, and longevity of two toad species (Anura, Bufonidae) in a neotropical savanna. *Copeia*, 103(2), 329-342.
- Arnold, E. N., Barton, J. A., Ovenden, D. W. (1992). Reptiles i Amphibians of Britain and Europe-Field Guide.
- Arnold, S. J. (1983). Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 23(2), 347-361.
- Asimkopoulos, B., Sofianidou, T. S., Schneider, H. (1990). Reproductive and calling behavior of the Greek frog *Rana graeca* (Amphibia: Anura) in Greece. *Zoologischer Anzeiger*, 225(3-4), 133-143.
- Badyaev, A. V., Foresman, K. R. (2000). Extreme environmental change and evolution: stress-induced morphological variation is strongly concordant with patterns of evolutionary divergence in shrew mandibles. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1441), 371-377.
- Báez, A. M., Nicoli, L. (2004). A new look at an old frog: the Jurassic Notobatrachus Reig from Patagonia. *Ameghiniana*, 41(3), 257-270.
- Baur, H., Leuenberger, C. (2011). Analysis of ratios in multivariate morphometry. *Systematic Biology*, 60(6), 813-825.
- Bell, E., Andres, B., Goswami, A. (2011). Integration and dissociation of limb elements in flying vertebrates: a comparison of pterosaurs, birds and bats. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(12), 2586-2599.
- Bell, R. C., Zamudio, K. R. (2012). Sexual dichromatism in frogs: natural selection, sexual selection and unexpected diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1748), 4687-4693.
- Berger, L. (1968). Morphology of the F1 generation of various crosses within *Rana esculenta*-complex. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 13(13), 301-324.
- Blain, H. A., Lózano-Fernández, I., Böhme, G. (2015). Variation in the ilium of central European water frogs *Pelophylax* (Amphibia, Ranidae) and its implications for species-level identification of fragmentary anuran fossils. *Zoological Studies*, 54(1), 5.
- Bolker, J. A. (2000). Modularity in development and why it matters to evo-devo. *American Zoologist*, 40(5), 770-776.
- Butler, M. A., King, A. A. (2004). Phylogenetic comparative analysis: a modeling approach for adaptive evolution. *The American Naturalist*, 164(6), 683-695.
- Calow, L. J., Alexander, R. M. (1973). A mechanical analysis of a hind leg of a frog (*Rana temporaria*). *Journal of Zoology*, 171(3), 293-321.
- Cheverud, J. M. (1982). Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution*, 36(3), 499-516.
- Cheverud, J. M. (1990). The evolution of morphological variation patterns. *Evolutionary Innovations. The University of Chicago Press, Chicago*, 133-145.
- Cheverud, J. M. (1995). Morphological integration in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) cranium. *The American Naturalist*, 145(1), 63-89.
- Cheverud, J. M. (1996). Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *American Zoologist*, 36(1), 44-50.
- Cheverud, J. M., Wagner, G. P., Dow, M. M. (1989). Methods for the comparative analysis of variation patterns. *Systematic Zoology*, 38(3), 201-213.

- Choi, I., Shim, J. H., Ricklefs, R. E. (2003). Morphometric relationships of take-off speed in anuran amphibians. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology*, 299(2), 99-102.
- Clark, D. L., Peters, S. E. (2006). Isometric contractile properties of sexually dimorphic forelimb muscles in the marine toad *Bufo marinus* Linnaeus 1758: functional analysis and implications for amplexus. *Journal of Experimental Biology*, 209(17), 3448-3456.
- Collar, D. C., Schulte I. I., J. A., Losos, J. B. (2011). Evolution of extreme body size disparity in monitor lizards (*Varanus*). *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 65(9), 2664-2680.
- Crottini, A., Andreone, F., Kosuch, J., Borkin, L. J., Litvinchuk, S. N., Eggert, C., Veith, M. (2007). Fossorial but widespread: the phylogeography of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*), and the role of the Po Valley as a major source of genetic variability. *Molecular Ecology*, 16(13), 2734-2754.
- Crump, M. L. (1974). Reproductive Strategies in a Tropical Anuran Community. *Miscellaneous publications*.
- Darwin, C. (1859). On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.
- Di Cerbo, A. R., Biancardi, C. M. (2012). Are there real sexual morphometric differences in yellow-bellied toads (*Bombina* spp.; Bombinatoridae)? *Amphibia-Reptilia*, 33(2), 171-183.
- Dickinson, M. H., Farley, C. T., Full, R. J., Koehl, M. A. R., Kram, R., Lehman, S. (2000). How animals move: an integrative view. *Science*, 288(5463), 100-106.
- Didde, R. D., Rivera, G. (2019). Patterns of fluctuating asymmetry in the limbs of anurans. *Journal of Morphology*, 280(4), 587-592.
- Dingerkus, G., Uhler, L. D. (1977). Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology*, 52(4), 229-232.
- Dow, M. M., Cheverud, J. M. (1985). Comparison of distance matrices in studies of population structure and genetic microdifferentiation: quadratic assignment. *American Journal of Physical Anthropology*, 68(3), 367-373.
- Dubois, A., Günther, R. (1982). Klepton and synklepton: two new evolutionary systematics categories in zoology. *Zoolgy Jahrbücher Systematics*, 109(2), 290-305.
- Duellman, W. E., Trueb, L. (1994). *Biology of amphibians*. JHU press.
- Džukić, G., Beškov, V., Sidorovska, V., Kalezić, L. (2005). Historical and contemporary ranges of the spadefoot toads *Pelobates* spp. (Amphibia: Anura) in the Balkan Peninsula. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 48(1-2), 1-9.
- Eble, G. J. (2005). Morphological modularity and macroevolution: conceptual and empirical aspects. *Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems*, 221-239.
- Emerson, S. B. (1976). Burrowing in frogs. *Journal of Morphology*, 149(4), 437-458.
- Emerson, S. B. (1978). Allometry and jumping in frogs: helping the twain to meet. *Evolution*, 32(3), 551-564.
- Emerson, S. B. (1979). The ilio-sacral articulation in frogs: form and function. *Biological Journal of the Linnean Society*, 11(2), 153-168.
- Emerson, S. B. (1982). Frog postcranial morphology: identification of a functional complex. *Copeia*, 603-613.
- Emerson, S. B. (1991). A biomechanical perspective on the use of forelimb length as a measure of sexual selection in frogs. *Journal of Evolutionary Biology*, 4(4), 671-678.
- Enriquez-Urzelai, U., Montori, A., Llorente, G. A., Kaliontzopoulou, A. (2015). Locomotor mode and the evolution of the hindlimb in western Mediterranean anurans. *Evolutionary Biology*, 42(2), 199-209.

- Fabrezi, M., Emerson, S. B. (2003). Parallelism and convergence in anuran fangs. *Journal of Zoology*, 260(1), 41-51.
- Fairbairn, D. J. (1990). Factors influencing sexual size dimorphism in temperate waterstriders. *The American Naturalist*, 136(1), 61-86.
- Fairbairn, D. J. (1997). Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 659-687.
- Gans, C., Parsons, T. S. (1966). On the origin of the jumping mechanism in frogs. *Evolution*, 20(1), 92-99.
- Garland Jr, T., Losos, J. B. (1994). Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*, 240-302.
- Garland, Jr, T., Ives, A. R. (2000). Using the past to predict the present: confidence intervals for regression equations in phylogenetic comparative methods. *The American Naturalist*, 155(3), 346-364.
- Garland, K., Marcy, A., Sherratt, E., i Weisbecker, V. (2017). Out on a limb: bandicoot limb co-variation suggests complex impacts of development and adaptation on marsupial forelimb evolution. *Evolution & Development*, 19(2), 69-84.
- Gasc, J. P., Cabela, A., Crnobrnja-Isailovic, J., Dolmen, D., Grossenbacher, K., Haffner, P., Lescure, J., Martens, H., Martinez Rica, J. P., Maurin, H., Oliveira, M. E., Sofianidou, T. S., Vaith, M., Zuiderwijk, A. (1997) . *Atlas of amphibians and reptiles in Europe*, Bonn, Germany: Societas Europaea Herpetologica and Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Gillis, G. B. (2007). The role of hind limb flexor muscles during swimming in the toad, *Bufo marinus*. *Zoology*, 110(1), 28-40.
- Gomes, F. R., Rezende, E. L., Grizante, M. B., Navas, C. A. (2009). The evolution of jumping performance in anurans: morphological correlates and ecological implications. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(5), 1088-1097.
- Goswami, A., Polly, P. D. (2010). Methods for studying morphological integration and modularity. *The Paleontological Society Papers*, 16, 213-243.
- Hallgrímsson, B., Hall, B. K. (2005). Variation and variability: central concepts in biology. In *Variation* (pp. 1-7). Academic Press.
- Hallgrímsson, B., Jamniczky, H., Young, N. M., Rolian, C., Parsons, T. E., Boughner, J. C., Marcucio, R. S. (2009). Deciphering the palimpsest: studying the relationship between morphological integration and phenotypic covariation. *Evolutionary Biology*, 36(4), 355-376.
- Hallgrímsson, B., Willmore, K., Hall, B. K. (2002). Canalization, developmental stability, and morphological integration in primate limbs. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 119(S35), 131-158.
- Halliday, T. (1982). *Sexual strategy*. University of Chicago Press.
- Han, X., Fu, J. (2013). Does life history shape sexual size dimorphism in anurans? A comparative analysis. *BMC Evolutionary Biology*, 13(1), 27.
- Handrigan, G. R., Wassersug, R. J. (2007). The anuran Bauplan: a review of the adaptive, developmental, and genetic underpinnings of frog and tadpole morphology. *Biological Reviews*, 82(1), 1-25.
- Harrington, S. M., Harrison, L. B., Sheil, C. A. (2013). Ossification sequence heterochrony among amphibians. *Evolution & Development*, 15(5), 344-364.
- Hendry, C. R., Guiher, T. J., Pyron, R. A. (2014). Ecological divergence and sexual selection drive sexual size dimorphism in new world pitvipers (Serpentes: Viperidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 27(4), 760-771.

- Herrel, A., Gonwouo, L. N., Fokam, E. B., Ngundu, W. I., Bonneaud, C. (2012). Intersexual differences in body shape and locomotor performance in the aquatic frog, *Xenopus tropicalis*. *Journal of Zoology*, 287(4), 311-316.
- Holenweg, A. K., Reyer, H. U. (2000). Hibernation behavior of *Rana lessonae* and *R. esculenta* in their natural habitat. *Oecologia*, 123(1), 41-47.
- Hood, G. M. (2004). PopTools: 2.6. 2.
- Hopkins, M. J. (2011). How species longevity, intraspecific morphological variation, and geographic range size are related: a comparison using Late Cambrian trilobites. *Evolution*, 65(11), 3253-3273.
- Howard, R. D. (1984). Alternative mating behaviors of young male bullfrogs. *American Zoologist*, 24(2), 397-406
- Howard, R. D., Kluge, A. G. (1985). Proximate mechanisms of sexual selection in wood frogs. *Evolution*, 39(2), 260-277.
- Hudson, C. M., Brown, G. P., Shine, R. (2016). Athletic anurans: the impact of morphology, ecology and evolution on climbing ability in invasive cane toads. *Biological Journal of the Linnean Society*, 119(4), 992-999.
- Ivanović, A., Kalezić, M. L. (2013). Evolucionarna morfologija: teorijske postavke i geometrijska morfometrija. II izdanje. *Biološki fakultet, Beograd*.
- James, R. S., Wilson, R. S. (2008). Explosive jumping: extreme morphological and physiological specializations of Australian rocket frogs (*Litoria nasuta*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 81(2), 176-185.
- Jenkins Jr, F. A., Shubin, N. H. (1998). *Prosalirus bitis* and the anuran caudopelvic mechanism. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(3), 495-510.
- Jolicoeur, P., Mosimann, J. E. (1960). Size and shape variation in the painted turtle. A principal component analysis. *Growth*, 24(4), 339-354.
- Jorgensen, M. E., Reilly, S. M. (2013). Phylogenetic patterns of skeletal morphometrics and pelvic traits in relation to locomotor mode in frogs. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(5), 929-943.
- Kalezić, M. L., Crnobrnja, J., Đorović, A., Džukić, G. (1992). Sexual size difference in *Triturus* newts: geographical variation in Yugoslav populations. *Alytes*, 10(2), 63-80.
- Kalezić, M., Tomović, Lj., Džukić G. (2015). Crvena knjiga faune Srbije I- Vodozemci. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu i Institut za zaštitu prirode Srbije, Beograd, 2015.
- Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A., Llorente, G. A. (2010). Intraspecific ecomorphological variation: linear and geometric morphometrics reveal habitat-related patterns within *Podarcis bocagei* wall lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(6), 1234-1244.
- Kamath, A., Sreekar, R. (2016). Morphology, ecology, and behaviour of *Hylarana intermedia*, a Western Ghats frog. *Acta Herpetologica*, 11(1), 15-20.
- Katsikaros, K., Shine, R. (1997). Sexual dimorphism in the tusked frog, *Adelotus brevis* (Anura: Myobatrachidae): the roles of natural and sexual selection. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60(1), 39-51.
- Kelly, E. M., Sears, K. E. (2011). Limb specialization in living marsupial and eutherian mammals: constraints on mammalian limb evolution. *Journal of Mammalogy*, 92(5), 1038-1049.
- Klingenberg, C. P. (2004). Integration, modules, and development. *Phenotypic integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes*, 213-230.
- Klingenberg, C. P. (2005). Developmental constraints, modules, and evolvability. In *Variation* (Eds. Hallgrímsson, B., Hall, B. K.), pp. 219-247, Academic Press.
- Klingenberg, C. P. (2008). Morphological integration and developmental modularity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 115-132.

- Klingenberg, C. P. (2010). Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. *Nature Reviews Genetics*, 11(9), 623.
- Kraus, F. (2008). Remarkable case of anuran sexual size dimorphism: *Platymantis rhipiphalcus* is a junior synonym of *Platymantis boulengeri*. *Journal of Herpetology*, 42(4), 637-644.
- Krizmanić, I. I. (2008). Basic morphological characteristics of the *Rana (Pelophylax) synklepton esculenta* complex in relation to legal regulations in Serbia. *Archives of Biological Sciences (Serbia)* 60, 629–639.
- Krizmanić, I. I., Ivanović, A. T. (2010). Population systems of the *Pelophylax esculentus* complex in the southern part of its range. *Folia Zoologica*, 59(3), 215.
- Kupfer, A. (2007). Sexual size dimorphism in amphibians: an overview. *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*, 5, 50-60.
- Kuzmin, S. L. (1999). *The Amphibians of the Former Soviet Union*. Pensoft, Sofia-Moscow.
- Kuzmin, S. L., Pupina, A., Pupins, M., Trakimas, G. (2008). Northern border of the distribution of the red-bellied toad *Bombina bombina*. *Zeitschrift für Feldherpetologie*, 15(2), 215-228.
- Lailvaux, S. P., Irschick, D. J. (2006). No evidence for female association with high-performance males in the green anole lizard, *Anolis carolinensis*. *Ethology*, 112(7), 707-715.
- Lailvaux, S. P., Irschick, D. J. (2007). The evolution of performance-based male fighting ability in Caribbean Anolis lizards. *The American Naturalist*, 170(4), 573-586.
- Lande, R. (1980). Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. *Evolution*, 34(2), 292-305.
- Lande, R., Arnold, S. J. (1983). The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*, 37(6), 1210-1226.
- Lapointe, F. J., Garland, Jr, T. (2001). A generalized permutation model for the analysis of cross-species data. *Journal of Classification*, 18(1), 109-127.
- Lawler, R. R. (2008). Morphological integration and natural selection in the postcranium of wild Verreaux's sifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*). *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 136(2), 204-213.
- Lee, J. C. (2001). Evolution of a secondary sexual dimorphism in the toad, *Bufo marinus*. *Copeia*, 2001(4), 928-935.
- Lee, J. C., Corrales, A. D. (2002). Sexual dimorphism in hind-limb muscle mass is associated with male reproductive success in *Bufo marinus*. *Journal of Herpetology*, 36(3), 502-505.
- Lewton, K. L. (2012). Evolvability of the primate pelvic girdle. *Evolutionary Biology*, 39(1), 126-139.
- Liao, W. B., Chen, W. (2012). Inverse Rensch's rule in a frog with female-biased sexual size dimorphism. *Naturwissenschaften*, 99(5), 427-431.
- Liao, W. B., Liu, W. C., Merilä, J. (2015). Andrew meets Rensch: sexual size dimorphism and the inverse of Rensch's rule in Andrew's toad (*Bufo andrewsi*). *Oecologia*, 177(2), 389-399.
- Liao, W. B., Lu, X. (2009). Male mate choice in the Andrew's toad *Bufo andrewsi*: a preference for larger females. *Journal of Ethology*, 27(3), 413-417.
- Liao, W. B., Wu, Q. G., Barrett, K. (2012). Evolution of sexual dimorphism in the forelimb muscles of Andrew's toad (*Bufo andrewsi*) in response to putative sexual selection. *Animal Biology*, 62(1), 83-93.
- Liao, W. B., Zeng, Y., Yang, J. D. (2013). Sexual size dimorphism in anurans: roles of mating system and habitat types. *Frontiers in Zoology*, 10(1), 65.
- Lindenfors, P., Gittleman, J. L., Jones, K. E. (2007). Sexual size dimorphism in mammals. In "Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism" (Eds D. J. Fairbairn, W. U. Blanckenhorn, and T. Székely.) pp. 16-26, Oxford University Press, New York.

- Lips, K. R. (2005). Quantification of selection and male reproductive success in *Hyla calypsa*, a Neotropical treefrog. *Ecology and Evolution in the Tropics*, 215-226.
- Lleonart, J., Salat, J., Torres, G. J. (2000). Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *Journal of Theoretical Biology*, 205(1), 85-93.
- Losos, J. B. (2011). Convergence, adaptation, and constraints. *Evolution*, 65, 1827-1840.
- Losos, J. B. (2017). *The Princeton guide to evolution*. Princeton University Press.
- Lu, X., Liao, W. B. (2011). Proximate mechanisms leading to large male-mating advantage in the Andrew's toad, *Bufo andrewsi*. *Behaviour*, 148(9-10), 1087-1102.
- Magwene, P. M. (2001). New tools for studying integration and modularity. *Evolution*, 55(9), 1734-1745.
- Manly, B. J. F. (1991). Randomisation and Monte Carlo methods in biology. Chapman and Hall, London.
- Mantel, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27(2), 209-220.
- Manzano, A. S., Abdala, V., Herrel, A. (2008). Morphology and function of the forelimb in arboreal frogs: specializations for grasping ability?. *Journal of Anatomy*, 213(3), 296-307.
- Marroig, G., Cheverud, J. M. (2001). A comparison of phenotypic variation and covariation patterns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of New World monkeys. *Evolution*, 55(12), 2576-2600.
- Marroig, G., Cheverud, J. M. (2004). Cranial evolution in sakis (Pithecia, Platyrrhini) I: interspecific differentiation and allometric patterns. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 125(3), 266-278.
- Marroig, G., Cheverud, J. M. (2005). Size as a line of least evolutionary resistance: diet and adaptive morphological radiation in New World monkeys. *Evolution*, 59(5), 1128-1142.
- Marshall, A. M. (1920). *The frog: an introduction to anatomy, histology, and embryology*. Macmillan.
- Martín-Serra, A., Figueirido, B., Pérez-Claros, J. A., Palmqvist, P. (2015). Patterns of morphological integration in the appendicular skeleton of mammalian carnivores. *Evolution*, 69(2), 321-340.
- McKittrick, M. C. (1993). Phylogenetic constraint in evolutionary theory: has it any explanatory power?. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 307-330.
- Miles, D. B., Snell, H. L., Snell, H. M. (2001). Intrapopulation variation in endurance of Galapagos lava lizards (*Microlophus albemarlensis*): evidence for an interaction between natural and sexual selection. *Evolutionary Ecology Research*, 3(7), 795-804.
- Moen, D. S., Wiens, J. J. (2009). Phylogenetic evidence for competitively driven divergence: body-size evolution in Caribbean treefrogs (Hylidae: Osteopilus). *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 63(1), 195-214.
- Monnet, J. M., Cherry, M. I. (2002). Sexual size dimorphism in anurans. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1507), 2301-2307.
- Monteiro, L. R., Nogueira, M. R. (2010). Adaptive radiations, ecological specialization, and the evolutionary integration of complex morphological structures. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 64(3), 724-744.
- Müller, G. B. (2007). Evo-devo: extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews Genetics*, 8(12), 943.
- Nali, R. C., Zamudio, K. R., Haddad, C. F., Prado, C. P. (2014). Size-dependent selective mechanisms on males and females and the evolution of sexual size dimorphism in frogs. *The American Naturalist*, 184(6), 727-740.
- Nauwelaerts, S., Aerts, P. (2006). Take-off and landing forces in jumping frogs. *Journal of Experimental Biology*, 209(1), 66-77.

- Nauwelaerts, S., Ramsay, J., Aerts, P. (2007). Morphological correlates of aquatic and terrestrial locomotion in a semi-aquatic frog, *Rana esculenta*: no evidence for a design conflict. *Journal of Anatomy*, 210(3), 304-317.
- Oka, Y., Ohtani, R., Satou, M., Ueda, K. (1984). Sexually dimorphic muscles in the forelimb of the Japanese toad, *Bufo japonicus*. *Journal of Morphology*, 180(3), 297-308.
- Olson, E. C., Miller, R. L. (1958). *Morphological Integration*. Chicago University.
- Pavlicev, M., Cheverud, J. M., Wagner, G. P. (2009). Measuring morphological integration using eigenvalue variance. *Evolutionary Biology*, 36(1), 157-170.
- Peters, S. E., Aulner, D. A. (2000). Sexual dimorphism in forelimb muscles of the bullfrog, *Rana catesbeiana*: a functional analysis of isometric contractile properties. *Journal of Experimental Biology*, 203(23), 3639-3654.
- Peterson, C. C., Husak, J. F. (2006). Locomotor performance and sexual selection: individual variation in sprint speed of collared lizards (*Crotaphytus collaris*). *Copeia*, 2006(2), 216-224.
- Petrović, T. G., Vukov, T. D., Kolarov, N. T. (2017a). Sexual dimorphism in size and shape of traits related to locomotion in nine anuran species from Serbia and Montenegro. *Folia Zoologica*, 66(1), 11-21.
- Petrović, T. G., Vukov, T. D., Kolarov, N. T. (2017b). Morphometric ratio analyses: Locomotor mode in anurans. *Comptes rendus biologiques*, 340(4), 250-257.
- Pigliucci, M. (2003). Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. *Ecology Letters*, 6(3), 265-272.
- Ponssa, M. L., Brusquetti, F., Souza, F. L. (2011). Osteology and intraspecific variation of *Leptodactylus podicipinus* (Anura: Leptodactylidae), with comments on the relationship between osteology and reproductive modes. *Journal of Herpetology*, 45(1), 79-94.
- Pyron, R. A., Wiens, J. J. (2011). A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61(2), 543-583.
- Quiroga, L. B., Sanabria, E. A., Marangoni, F. (2015). Sexual size dimorphism and age in *Odontophrynus cf. barrioi* (Anura: Odontophrynidae) from the Monte Desert, Argentina. *Journal of Herpetology*, 49(4), 627-632.
- Radojčić, J. M., Cvetković, D. D., Tomović, L. M., Džukić, G. V. (2002). Sexual dimorphism in fire-bellied toads *Bombina* spp. from the central Balkans. *Folia Zoologica*, 51, 129-140.
- Rage, J. C., Roček, Z. (1989). Redescription of *Triadobatrachus massinoti* (Piveteau, 1936) an anuran amphibian from the early Triassic. *Palaeontographica A*, 206(1-3), 1-16.
- Reilly, S. M., Jorgensen, M. E. (2011). The evolution of jumping in frogs: morphological evidence for the basal anuran locomotor condition and the radiation of locomotor systems in crown group anurans. *Journal of Morphology*, 272(2), 149-168.
- Reilly, S., Essner Jr, R., Wren, S., Easton, L., Bishop, P. J. (2015). Movement patterns in leiopelmatid frogs: insights into the locomotor repertoire of basal anurans. *Behavioural Processes*, 121, 43-53.
- Reyer, H. U., Barandun, J. (1997). Reproductive ecology of *Bombina variegata*: characterisation of spawning ponds. *Amphibia-Reptilia*, 18(2), 143-154.
- Rieppel, O. (2005). Modules, kinds, and homology. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 304(1), 18-27.
- Rohlf, F. J. (2001). TPSDig2: a program for landmark development and analysis. See <https://life.bio.sunysb.edu/morph/>.
- Rolian, C. (2009). Integration and evolvability in primate hands and feet. *Evolutionary Biology*, 36(1), 100-117.

- Ruvinsky, I., Gibson-Brown, J. J. (2000). Genetic and developmental bases of serial homology in vertebrate limb evolution. *Development*, 127(24), 5233-5244.
- Sanger, T. J., Sherratt, E., McGlothlin, J. W., Brodie, E., Losos, J. B., Abzhanov, A. (2013). Convergent evolution of sexual dimorphism in skull shape using distinct developmental strategies. *Evolution*, 67, 2180-2193.
- Schmidt, M., Fischer, M. S. (2009). Morphological integration in mammalian limb proportions: dissociation between function and development. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 63(3), 749-766.
- Seidel, B. (1999). Water-wave communication between territorial male *Bombina variegata*. *Journal of Herpetology*, 457-462.
- Sheets, H.D. 2000. Integrated morphometrics package (IMP). Dostupno na: <http://www2.canisius.edu/~sheets>.
- Shine, R. (1978). Sexual size dimorphism and male combat in snakes. *Oecologia*, 33(3), 269-277.
- Shine, R. (1979). Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia*, 297-306.
- Shine, R. (1988). The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *The American Naturalist*, 131(1), 124-131.
- Shine, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, 64(4), 419-461.
- Shine, R. (1990). Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *The American Naturalist*, 135(2), 278-283.
- Shine, R. (1991). Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *The American Naturalist*, 138(1), 103-122.
- Shubin, N. H., Jenkins Jr, F. A. (1995). An early Jurassic jumping frog. *Nature*, 377(6544), 49.
- Sillero, N., J. Campos, A. Bonardi, C. Corti, R. Creemers, P. A., Crochet, Crnobrnja Isailović, J., Denoël, M., Ficetola, G. F., Gonçalves, J., Kuzmin, S., Lymberakis, P., de Pous, P., Rodríguez, A., Sindaco, R., Speybroeck, J., Toxopeus, B., Vieites, D. R., Vences, M., (2014). Updated distribution and biogeography of amphibians and reptiles of Europe. *Amphibia-Reptilia*, 35, 1-31.
- Stamps, J. A. (1983). Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality. *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*, 169-204.
- Streicher, J. W., Sheehy, C. M., Flores-Villela, O., Campbell, J. A. (2012). Morphological variation in a polychromatic population of Chiricahua leopard frogs (*Lithobates chiricahuensis*) from Durango, Mexico. *Journal of Herpetology*, 46(3), 387-392.
- Székely, D., Cogălniceanu, D., Székely, P., Denoël, M. (2017). Out of the ground: two coexisting fossorial toad species differ in their emergence and movement patterns. *Zoology*, 121, 49-55.
- Székely, P., Cogălniceanu, D., Tudor, M. (2010). Effect of habitat drying on the development of the Eastern spadefoot toad (*Pelobates syriacus*) tadpoles. *Amphibia-Reptilia*, 31(3), 425-434.
- Székely, P., Nemes, S., (2002). Sex ratio and sexual dimorphism in a population of *Pelobates fuscus* from Transylvania, Romania. *Zeitschrift fuer Feldherpetologie*, 9(2), 211-216.
- Szymura, J. M. (1993). Analysis of hybrid zones with *Bombina*. *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*, 261-289.
- Team, R. C. (2013). R development core team. *RA Lang Environ Stat Comput*, 55, 275-286.
- Tomašević Kolarov, N. (2013). Evolucija ekstremiteta velikih mrmoljaka (*Triturus cristatus complex*, Salamandridae, Caudata). University of Belgrade, Faculty of Biology, 1-111.
- Tomašević Kolarov, N., Cvijanović, M., Denoël, M., Ivanović, A. (2017). Morphological integration and alternative life history strategies: A case study in a facultatively paedomorphic newt.

- Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 328(8), 737-748.
- Tomašević Kolarov, N., Ivanović, A., Kalezić, M. L. (2011). Morphological integration and ontogenetic niche shift: a study of crested newt limbs. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 316(4), 296-305.
- Trivers, R. L. (1976). Sexual selection and resource-accurring abilities in *Anolis garmani*. *Evolution*, 30(2), 253-269.
- Trochet, A., Moulherat, S., Calvez, O., Stevens, V. M., Clobert, J., Schmeller, D. S. (2014). A database of life-history traits of European amphibians. *Biodiversity Data Journal*, 2014(2), e4123.
- Ugurtas, I. H., Ljubisavljević, K., Sidorovska, V., Kalezić, M. L., Džukić, G. (2002). Morphological differentiation of eastern spadefoot toad (*Pelobates syriacus*) populations. *Israel Journal of Zoology*, 48(1), 13-32.
- Urošević, A., Tomović, L., Krizmanić, I., Anđelković, M. Z., Golubović, A., Maričić, M., Ajtić, R., Ćorović, J., Čubrić, T., Tomašević Kolarov, N., Cvijanović, M., Vukov, T., Jovanović, B., Vučić, T., Ajduković, M., Tot, I., Nadaždin, B., Labus, N., Džukić, G. (2018). Distribution and diversity of brown frogs (*Rana* spp., Anura, Amphibia) in Serbia. *Bulletin of the Natural History Museum*, 11, 227-245.
- Valdez, C. M., Nishikawa, K. C. (1997). Sensory modulation and behavioral choice during feeding in the Australian frog, *Cyclorana novaehollandiae*. *Journal of Comparative Physiology A*, 180(3), 187-202.
- Van Valen, L. (1965). Morphological variation and width of ecological niche. *The American Naturalist*, 99(908), 377-390.
- Van Valen, L. (1974). Molecular evolution as predicted by natural selection. *Journal of Molecular Evolution*, 3(2), 89-101.
- Vera, M. C., Ponssa, M. L. (2014). Skeletogenesis in anurans: cranial and postcranial development in metamorphic and postmetamorphic stages of *Leptodactylus bufonius* (Anura: Leptodactylidae). *Acta Zoologica*, 95(1), 44-62.
- Verrell, P. A., Halliday, T. R., Griffiths, M. L. (1986). The annual reproductive cycle of the smooth newt (*Triturus vulgaris*) in England. *Journal of Zoology*, 210(1), 101-119.
- Vidal-García, M., Keogh, J. S. (2017). Phylogenetic conservatism in skulls and evolutionary lability in limbs-morphological evolution across an ancient frog radiation is shaped by diet, locomotion and burrowing. *BMC Evolutionary Biology*, 17(1), 165.
- Vukov, T., Kalezić, M. L., Tomović, Lj., Krizmanić, I., Jović, D., Labus, N., Džukić, G. (2013) Amphibians in Serbia - Distribution and diversity patterns. *Bulletin of the Natural History Museum*, 6, 90-112.
- Vukov, T., Krstičić, J., Petrović, T., Tomašević Kolarov, N. (2018). Patterns of cranial sexual dimorphism in the yellow-bellied toad (*Bombina variegata*, Bombinatoridae). *North-Western Journal of Zoology*, 14(1), 44-49.
- Wagner, G. P. (1984). On the eigenvalue distribution of genetic and phenotypic dispersion matrices: evidence for a nonrandom organization of quantitative character variation. *Journal of Mathematical Biology*, 21(1), 77-95.
- Wagner, G. P., Altenberg, L. (1996). Perspective: complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution*, 50(3), 967-976.
- Wagner, G. P., Pavlicev, M., Cheverud, J. M. (2007). The road to modularity. *Nature Reviews Genetics*, 8(12), 921.
- Wake, M. H. (1997). Amphibian locomotion in evolutionary time. *Zoology* 100, 141-151.
- Wells, K. D. (1979). Reproductive behavior and male mating success in a neotropical toad, *Bufo typhonius*. *Biotropica*, 301-307.

- Wells, K. D. (2010). *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago Press.
- Wells, K. D., Schwartz, J. J. (2007). The behavioral ecology of anuran communication. In *Hearing and sound communication in amphibians* (pp. 44-86). Springer, New York, NY.
- Willmore, K. E., Young, N. M., Richtsmeier, J. T. (2007). Phenotypic variability: its components, measurement and underlying developmental processes. *Evolutionary Biology*, 34(3-4), 99-120.
- Winther, R. G. (2001). Varieties of modules: kinds, levels, origins, and behaviors. *Journal of Experimental Zoology*, 291(2), 116-129.
- Woolbright, L. L. (1983). Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibia. *The American Naturalist*, 121(1), 110-119.
- Yekta, N., Blackburn, D. G. (1992). Sexual dimorphism in mass and protein content of the forelimb muscles of the northern leopard frog, *Rana pipiens*. *Canadian Journal of Zoology*, 70(4), 670-674.
- Young, N. M., Hallgrímsson, B. (2005). Serial homology and the evolution of mammalian limb covariation structure. *Evolution*, 59(12), 2691-2704.
- Young, N. M., Wagner, G. P., Hallgrímsson, B. (2010). Development and the evolvability of human limbs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(8), 3400-3405.
- Zhang, L., Lu, X. (2013). Sexual size dimorphism in anurans: ontogenetic determination revealed by an across-species comparison. *Evolutionary Biology*, 40(1), 84-91.
- Zug, G. R. (1972). Anuran locomotion: structure and function. I. Preliminary observations on relation between jumping and osteometrics of appendicular and postaxial skeleton. *Copeia*, 613-624.
- Zug, G. R. (1978). Anuran Locomotion: structure and Function, 2: Jumping Performance of Semiaquatic, Terrestrial, and Arboreal Frogs (No. 276). Smithsonian Institution Press.
- Zug, G. R. (1985). Anuran locomotion: fatigue and jumping performance. *Herpetologica*, 43 (2), 188-194.

BIOGRAFIJA AUTORA

Tamara G. Petrović rođena je 21. aprila 1988. godine u Pirotu, gde je završila osnovnu i srednju školu. Prirodno-matematički fakultet Univerziteta u Kragujevcu upisala je 2007/2008 godine, na studijskoj grupi Ekologija. Osnovne akademske studije završila je 2010 godine. Iste godine je upisala master studije biologije. Master rad pod nazivom „Procena uticaja na životnu sredinu u Opštini Pirot“ odbranila je 2012. godine pod mentorstvom Dr Snežane Simić, redovnog profesora Prirodno-matematičkog fakulteta u Kragujevcu. Školske 2014/2015. godine upisala je doktorske studije na Biološkom fakultetu Univerziteta u Beogradu, na studijskom programu Biologija, modul Morfologija, sistematika i filogenija životinja. Eksperimentalni deo doktorske teze urađen je u okviru odeljenja za Evolucionu biologiju pod mentorstvom Dr Nataše Tomašević Kolarov, naučnog saradnika Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“, Instituta od nacionalnog značaja za Republiku Srbiju, Univerziteta u Beogradu. Od 2017. godine zaposlena je kao istraživač pripravnik u Odeljenju za fiziologiju Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“. U zvanje istraživač saradnik izabrana je 2018. godine.

Tamara Petrović je do sada objavila 8 bibliografskih jedinica: 6 radova u časopisima međunarodnog značaja i 2 kongresna saopštenja na skupovima međunarodnog značaja.

Прилог 1.

Изјава о ауторству

Потписани-а _____ Тамара Петровић _____

број индекса _____ Б3045/2014 _____

Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

Морфолошка варијабилност и обрасци корелација елемената екстремитета

безрепих водоземаца (Anura, Amphibia)

- 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/ла ауторска права и користио интелектуалну својину других лица.

Потпис докторанда

У Београду, _____

 _____

Прилог 2.

Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора Тамара Петровић

Број индекса Б3045/2014

Студијски програм Морфологија, систематика и филогенија животиња

Наслов рада Морфолошка варијабилност и обрасци корелација елемената екстремитета безрепих водоземаца (Anura, Amphibia)

Ментор др Наташа Томашевић Коларов, научни сарадник, Института за Биолошка истраживања “Синиша Станковић”, Институт од националног значаја за Републику Србију, Универзитет у Београду

др Имре Кризманић, доцент Биолошког факултета, Универзитета у Београду

Потписани/а Тамара Петровић

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, _____



Прилог 3.

Изјава о коришћењу

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

Морфолошка варијабилност и обрасци корелација елемената екстремитета
безрепих водоземаца (Anura, Amphibia)

која је моје ауторско дело.

Дисертацију са свим прилозима предао/ла 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/ла.

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, _____

—  —

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.