

UNIVERZITET U BEOGRADU
BIOLOŠKI FAKULTET

Jelena M. Porobić

**Geometrijsko-morfometrijske analize glavenog
skeleta šakala (*Canis aureus*) i lisice (*Vulpes
vulpes*) sa područja Srbije: biogeografski aspekti
morfološke varijabilnosti**

doktorska disertacija

Beograd, 2017

UNIVERSITY OF BELGRADE
FACULTY OF BIOLOGY

Jelena M. Porobić

**Geometric-morphometric analyses of golden
jackal (*Canis aureus*) and red fox (*Vulpes vulpes*)
skulls from the territory of Serbia:
biogeographical aspects of morphological
variability**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2017

MENTORI:

dr Duško Ćirović, docent

Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet

dr Vida Jojić, viši naučni saradnik

Univerzitet u Beogradu – Institut za biološka istraživanja „Siniša Stanković“

ČLANOVI KOMISIJE:

dr Duško Ćirović, docent

Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet

dr Vida Jojić, viši naučni saradnik

Univerzitet u Beogradu – Institut za biološka istraživanja „Siniša Stanković“

dr Aleksandra Penezić, naučni saradnik

Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet

Datum odbrane:

Ova doktorska disertacija je urađena na Katedri za ekologiju i geografiju životinja Biološkog fakulteta Univerziteta u Beogradu i u Institutu za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ Univerziteta u Beogradu.

Veliku zahvalnost dugujem mentorima dr Dušku Ćiroviću i dr Vidi Jojić na ideji za ovu doktorsku disertaciju, ukazanom poverenju, zalaganju i pomoći tokom analiza materijala, pisanja teze i pri publikovanju radova.

Dr Aleksandri Penezić želim da se zahvalim na izdvojenom vremenu za pregled disertacije, kao i na svim savetima i sugestijama.

Hvala Aleksandri Momčilović i Milici Zeleniki na pomoći tokom pripreme uzoraka za fotografisanje.

Hvala Evi Kabaš i Dragani Predojević na pomoći i podršci.

Hvala mojim prijateljima što su uvek uz mene i što su bili tu i u svim teškim trenucima.

Hvala mojoj porodici na beskrajnoj podršci i što je uvek verovala u mene.

Ovo je i vaš uspeh.

Ovu doktorsku disertaciju posvećujem

Nadi i uspomeni na Mićana

Geometrijsko-morfometrijske analize glavenog skeleta šakala (*Canis aureus*) i lisice (*Vulpes vulpes*) sa područja Srbije: biogeografski aspekti morfološke varijabilnosti

REZIME

Metodama geometrijske morfometrije, analizirana je varijabilnost veličine i oblika ventralnog, dorzalnog i lateralnog kranijuma i mandibule subadultnih i adultnih šakala (*Canis aureus*) i lisice (*Vulpes vulpes*) iz tri biogeografske oblasti sa područja Srbije: panonske, planinsko-kotlinske i peripanonske. Kod obe uzrasne grupe, utvrđeno je odsustvo razlika u veličini i prisustvo razlika u obliku glavenog skeleta između šakala iz različitih biogeografskih oblasti. Na većoj geografskoj skali ventralni, a na manjoj lateralni kranijum se pokazao kao najinformativniji. Između lisica iz tri biogeografske oblasti nema razlika u veličini, ali postoje razlike u obliku glavenog skeleta, sa lateralnim kranijumom kao najinformativnijim. Oblik glavenog skeleta lisica varira duž gradijenata geografske širine i dužine, kao i u zavisnosti od udela agrarnih površina, za razliku od njegove veličine koja je uniformna. Promene oblika ventralnog i lateralnog kranijuma uslovljene razlikama u udelu agrarnih površina su u saglasnosti sa promenama oblika duž gradijenata geografske širine i dužine, kao i sa biogeografskim obrascima varijabilnosti oblika. Kod obe vrste, statička alometrija ne utiče na biogeografske obrasce varijabilnosti oblika glavenog skeleta. Polni dimorfizam u veličini glavenog skeleta je izraženiji kod lisica u odnosu na šakale. Kod šakala, polni dimorfizam u obliku najuočljiviji je na nivou ventralnog kranijuma i mandibule. Kod lisica, polni dimorfizam u obliku, detektovan na nivou svih kranijalnih perspektiva, najuočljiviji je na nivou lateralnog kranijuma. Kod obe vrste, razlike između polova u obliku baze lobanje su uslovljene razlikama u veličini, dok širi rostralni region i zigomatični lukovi kod mužjaka nisu u vezi sa promenama u veličini.

Ključne reči: Canidae, *Canis aureus*, *Vulpes vulpes*, geometrijska morfometrija, biogeografska oblast, veličina, oblik, glaveni skelet, polni dimorfizam, alometrija.

Naučna oblast: Ekologija

Uža naučna oblast: Ekologija sisara

UDK: [[591.4:57.018-022.5/-023]:[599.742.1+599.742.17]]:591.9(497.11)(043.3)

Geometric-morphometric analyses of golden jackal (*Canis aureus*) and red fox (*Vulpes vulpes*) skulls from the territory of Serbia: biogeographical aspects of morphological variability

ABSTRACT

Geometric morphometric approaches were employed to explore size and shape changes of ventral, dorsal and lateral cranium and mandible in subadults and adults of golden jackal (*Canis aureus*) and red fox (*Vulpes vulpes*) from three biogeographical areas in Serbia: pannonian, mountain-valley and peripannonian. In both age groups, absence of size, but presence of cranial and mandibular shape differences were found between jackals from different biogeographical areas. At larger geographic scale ventral cranium was the most informative, while at smaller geographic scale it was lateral cranium. There were no skull size differences among foxes from three biogeographical areas, whereas shape changes were detected, and lateral cranium was the most informative. While uniform considering size, the shape of red fox skulls varies in relation to latitude and longitude, as well as depending on proportion of agricultural habitats. Shape changes of ventral and lateral cranium related to the proportion of agricultural habitats correspond to those associated with latitudinal and longitudinal gradients resembling biogeographical patterns of shape changes. Static allometry does not influence biogeographical patterns of shape changes observed for both species. Skull size differences between the sexes were more pronounced in foxes than in jackals. In jackals, sexual shape dimorphism was the most obvious at the level of ventral cranium and mandible. In foxes, sexual dimorphism was also detected for cranial shape, and lateral cranium was the most informative. In both species, basicranial shape changes between the sexes are size-related, while the wider rostral and zygomatic regions in males are not associated with size differences.

Keywords: Canidae, *Canis aureus*, *Vulpes vulpes*, geometric morphometrics, biogeographical area, size, shape, skull, sexual dimorphism, allometry.

Scientific field: Ecology

Specific scientific field: Mammalian Ecology

UDC: [[591.4:57.018-022.5/-023]:[599.742.1+599.742.17]]:591.9(497.11)(043.3)

SADRŽAJ:

1. UVOD	1
1.1. Šakal (<i>Canis aureus</i>)	1
1.1.1. Areal	1
1.1.2. Ishrana	3
1.1.3. Populaciona ekologija	5
1.1.4. Morfološka varijabilnost.....	7
1.2. Lisica (<i>Vulpes vulpes</i>)	11
1.2.1. Areal	11
1.2.2. Ishrana	12
1.2.3. Populaciona ekologija	13
1.2.4. Morfološka varijabilnost.....	15
1.3. Biogeografski prikaz Srbije	19
1.3.1. Fizičko-geografske odlike	19
1.3.2. Klimatske karakteristike.....	19
1.3.3. Reljef	21
1.3.4. Hidrološke karakteristike.....	21
1.3.5. Visinske oblasti i biogeografski regioni	22
1.3.6. Agrarne površine	24
1.4. Geometrijska morfometrija	25
1.5. Glaveni skelet kao model sistem	27
2. CILJEVI STUDIJE	29
3. MATERIJAL I METODE	30
3.1. Biogeografske oblasti	30
3.2. Materijal i opis uzorka	32
3.3. Geometrijska morfometrija i statističke analize	41
3.3.1. Šakal	41
3.3.2. Lisica	44

4. REZULTATI	47
4.1. Šakal	47
4.1.1. Ventralni kranijum.....	47
4.1.2. Dorzalni kranijum.....	64
4.1.3. Lateralni kranijum	78
4.1.4. Mandibula.....	92
4.2. Lisica	107
4.2.1. Ventralni kranijum.....	107
4.2.2. Dorzalni kranijum.....	119
4.2.3. Lateralni kranijum	129
4.2.4. Mandibula.....	142
5. DISKUSIJA	152
5.1. Biogeografski aspekti varijabilnosti glavenog skeleta šakala i lisice	153
5.2. Polni dimorfizam glavenog skeleta šakala i lisice	163
5.3. Uticaj alometrije na biogeografske i obrasce polnog dimorfizma	170
6. ZAKLJUČCI	175
7. LITERATURA	178

1. UVOD

1.1. Šakal (*Canis aureus*)

1.1.1. Areal

U okviru porodice pasa (Canidae) tradicionalno se izdvajaju tri vrste šakala: zlatni (*Canis aureus* Linnaeus, 1758), crnoleđi (*C. mesomelas* Schreber, 1775) i prugasti (*C. adustus* Sundevall, 1847) (Wilson i Reeder, 2005). Zlatni šakal (u daljem tekstu šakal) se smatra jednom od najrasprostranjenijih vrsta porodice Canidae. Njegov areal (Slika 1) obuhvata centralnu Aziju sa Indijskim podkontinentom, južnu i jugoistočnu Aziju (Šri Lanka, Tajland, Mijanmar), delove Indo-Kine, Bliski istok (Turska, Sirija, Irak, Iran), severnu i severoistočnu Afriku i jugoistočnu Evropu (Kryštufek i sar., 1997; Jhala i Moehlman, 2004; Arnold i sar., 2012). Međutim, rezultati skorijih istraživanja ukazuju da populacije koje naseljavaju afrički kontinent ne pripadaju vrsti *C. aureus* nego su zasebna vrsta (*C. anthus* Cuvier, 1820) koja je u suštini srodnija vuku (Koepfli i sar., 2015). *C. mesomelas*, kao i *C. adustus* rasprostranjeni su isključivo na afričkom kontinentu.



Slika 1. Distribucija šakala (*Canis aureus*). Izvor: Jhala i Moehlman (2004). Afrički deo areala pripada novoopisanoj vrsti *C. anthus* (Koepfli i sar., 2015).

Areal šakala u Evropi je u poslednja dva veka bio veoma dinamičan. Od druge polovine XIX do sredine XX veka je bio znatno smanjen uništavanjem staništa i masovnim trovanjima koja su sprovedena prvenstveno u cilju smanjivanja brojnosti vukova (Milenković, 1983, 1987; Giannatos, 2004; Ćirović i sar., 2008; Arnold i sar., 2012). Međutim, u drugoj polovini XX veka dolazi do stalnog rasta brojnosti populacija i njihovog širenja prema centralnoj, zapadnoj i severnoj Evropi (Kryštufek i sar., 1997; Arnold i sar., 2012; Trouwborst i sar., 2015). Tokom poslednje dve decenije prve jedinke registrovane su i na teritoriji centralne i severne Evrope, odnosno u Slovačkoj, Poljskoj, Švajcarskoj, Belorusiji, Ukrajini, Danskoj, Holandiji, kao i u pribaltičkim republikama (Trouwborst i sar., 2015). Na osnovu rezultata genetičkih istraživanja, utvrđeno je da šakali sa severa Evrope vode poreklo od populacija iz jugoistočne Evrope i populacija sa Kavkaza (Rutkowski i sar., 2015).

Balkansko poluostrvo predstavlja centar distribucije šakala u Evropi (Kryštufek i sar., 1997; Arnold i sar., 2012; Šalek i sar., 2014). Međutim, na teritoriji Grčke njegova brojnost je smanjena, uglavnom usled uništavanja staništa, do nivoa da je stavljen na nacionalnu Crvenu Listu (Giannatos i sar., 2005). Ostatak teritorije Balkana okarakterisan je tendencijom povećanja njegove brojnosti. Nedavni nalazi ukazuju na postepeno povećanje brojnosti populacije šakala na Peloponezu (Migli i sar., 2014). Za Bugarsku je karakteristično najveće proširenje areala šakala u poslednjih dvadesetak godina (Demeter i Spassov, 1993; Markov, 2012; Markov i Lanszki, 2012). U Makedoniji i Albaniji ima status zaštićene vrste, dok je u Srbiji, Hrvatskoj, Bosni i Hercegovini, Crnoj Gori i Sloveniji lovna vrsta (Trouwborst i sar., 2015).

Na teritoriji Srbije, promene brojnosti šakala bile su slične kao i u ostatku Evrope. Nakon skoro potpunog odsustva (usled trovanja), u periodu posle II svetskog rata u Srbiji su ostale samo dve reliktno populacije šakala: u Sremu i u istočnoj Srbiji (Milenković, 1983, 1987; Kryštufek i sar., 1997). Osamdesetih godina prošlog veka počinje brzo da se povećava brojnost vrste, tako da trenutni areal obuhvata dve trećine teritorije Srbije (Milenković i Paunović, 2003; Ćirović i sar., 2008). Danas, najbrojnije populacije šakala nastanjuju regione Srema, Donjeg i Gornjeg Podunavlja, Negotinsku Krajinu, kao i oblasti oko Velike Morave i Timoka.

1.1.2. Ishrana

Za pripadnike reda Carnivora karakteristična je velika raznolikost njihove ishrane (McNab, 1989). Kao omnivorna i oportunistička vrsta (Giannatos, 2004; Sillero-Zubiri i sar., 2004), šakal se odlikuje veoma raznovrsnim tipom ishrane koja varira u zavisnosti od godišnjeg doba, geografske i klimatske regije (Lanszki i Heltai, 2002; Jhala i Moehlman, 2004; Borkowski i sar., 2011; Stoyanov, 2012; Bošković i sar., 2013a; Penezić i Ćirović, 2014; Lanszki i sar., 2015). Generalno, kod ove vrste mogu se izdvojiti dva osnovna izvora hrane: antropogeni izvori i glodari kao dominantan plen. Kao veoma prilagodljiva vrsta dostupnim izvorima hrane, u ishrani šakala preovladavaju antropogeni izvori hrane (Macdonald, 1979a; Giannatos i sar., 2010; Borkowski i sar., 2011; Raichev i sar., 2013; Ćirović i sar., 2014). Što se preferencije plena tiče, najzastupljeniji su prvenstveno sitni sisari, zatim beskičmenjaci, ostali kičmenjaci, ostaci uginulih/odstreljenih životinja (najčešće ungulata) i biljna hrana.

U Aziji, dominantni u ishrani su sitni sisari, biljna hrana, domaće i divlje vrste ungulata (Mukherjee i sar., 2004; Jaeger i sar., 2007; Majumder i sar., 2011; Mondal i sar., 2012). Na osnovu rezultata istraživanja ishrane šakala na Bliskom istoku, prevashodno u Izraelu, utvrđeno je da su lešine domaćih životinja bile dominantne. Takođe, sitni sisari, biljna hrana i beskičmenjaci su imali relativno visok udeo u ishrani (Lanszki i sar., 2010; Borkowski i sar., 2011).

Najviše istraživanja i podataka vezano za raznovrsnost ishrane šakala postoji sa područja Evrope, posebno sa Balkanskog poluostrva. Tip ishrane šakala u Bugarskoj varira u zavisnosti od sezone, geografske oblasti, kao i tipa staništa. U agroekosistemima glavni izvor hrane su pretežno leševi domaćih životinja, voluharice i zečevi, dok su u šumskim ekosistemima to divlje vrste ungulata. Plodovi voća su takođe zastupljeni u značajnijem kvalitativnom udelu (Kirkova i sar., 2011; Markov i Lanszki, 2012; Stoyanov, 2012; Raichev i sar., 2013). Generalno, u ishrani šakala sa teritorije Grčke najzastupljenije su domaće životinje i ptice, dok je udeo sitnih sisara, gmizavaca, vodozemaca, beskičmenjaka, kao i biljne hrane znatno manji (Lanszki i sar., 2009, 2015; Giannatos i sar., 2010). Prema rezultatima analiza ishrane juvenilnih i adultnih jedinki šakala u Grčkoj, utvrđeno je da su

dominantni izvori hrane domaće životinje, odnosno njihovi ostaci sa klaničnih deponija, zatim ptice (pretežno iz reda Anseriformes), dok su biljna hrana, glodari (vodena voluharica *Arvicola amphibius*, crni pacov *Rattus rattus*, sivi pacov *R. norvegicus*, poljski miševi iz roda *Apodemus*), gmizavci, vodozemci i beskičmenjaci takođe bili prisutni, ali u daleko manjoj meri. Imajući u vidu geografski položaj, odnosno blizinu morske obale, sa nešto više od 30% u ishrani su zastupljeni i akvatični organizmi (Lanszki i sar., 2009; Giannatos i sar., 2010). S obzirom da preferiraju otvorena staništa, u najvećem procentu u ishrani šakala sa teritorije Mađarske zastupljeni su sitni sisari i to najviše poljska voluharica *Microtus arvalis*, kao i miševi iz roda *Apodemus*, dok su domaće životinje, ostali kičmenjaci i beskičmenjaci bili slabo zastupljeni. Konzumacija biljne hrane varirala je u zavisnosti od sezonske dostupnosti. Takođe, u lovnim područjima Mađarske, karakterističnim po intenzivnom upravljanju, utvrđen je veći udeo divljih vrsta ungulata u ishrani, dok su unutar agroekosistema u svim sezonama divlje vrste ungulata imale minoran udeo (Lanszki i Heltai, 2002; Lanszki i sar., 2006, 2009, 2010, 2015). Ishrana šakala u Hrvatskoj razlikovala se u zavisnosti od geografske oblasti. U kontinentalnom delu, utvrđeno je da u ishrani preovlađuju ostaci krupne divljači, glodari i klanični otpad (Bošković i sar., 2010, 2013a,b). U mediteranskom području Hrvatske, najzastupljeniji u ishrani bili su krupni i sisari srednje veličine, biljna hrana, insekti i ptice, dok je jedna četvrtina hrane bila iz antropogenih izvora (Radović i Kovačić, 2010).

S obzirom na veliku sposobnost prilagođavanja dostupnim izvorima hrane, ishrana šakala na teritoriji Srbije prvenstveno varira u odnosu na godišnje doba, a manje u odnosu na analizirane lokalitete (Ćirović i sar., 2014; Penezić i Ćirović, 2015). Prema kategorijama u ishrani dominiraju ostaci domaćih vrsta ungulata (pretežno svinje), sitni sisari (pretežno voluharice), klanični otpad (ostaci živine) i biljna hrana, dok su drugi kičmenjaci i beskičmenjaci zastupljeni u malom procentu. Od divljači, sezonski je najzastupljenija srna, dok su u većem procentu prisutni i šakali, kao i kune. Tokom zimskog i prolećnog perioda, u ishrani dominira klanični otpad domaćih životinja, kao i u manjem procentu sitni sisari, za razliku od leta i jeseni kada su u ishrani najzastupljeniji sitni sisari, biljna hrana i beskičmenjaci (Penezić, 2016).

1.1.3. Populaciona ekologija

Reprodukcija – Šakal je monogamni predstavnik porodice pasa sa veoma izraženom teritorijalnošću (Moehlman, 1989; Jhala i Moehlman, 2004). Iako mu je socijalna organizacija veoma fleksibilna i zavisna od količine i distribucije dostupnih izvora hrane, najčešće živi u paru ili u grupi koja pored para mužjaka i ženke sa potomstvom obuhvata i potomke iz prethodnih okota. Između mužjaka i ženke nema striktno podele uloga, odnosno i ženke i mužjaci učestvuju u podizanju mladunaca, lovu i pronalaženju i/ili kovanju jazbina (Moehlman 1983, 1986, 1989). Do parenja dolazi najčešće jednom godišnje, mada na azijskom kontinentu može doći do tri parenja u toku dve i po godine. U zavisnosti od geografske zone i dostupnosti hranidbenih resursa period parenja, koćenja i veličina okota mogu znatno varirati.

U Evropi okot šakala najčešće broji od dva do 10 mladunaca (Giannatos, 2004). Za Aziju je karakterističan nešto manji okot (Moehlman, 1987). Bremenitost traje oko devet nedelja. Mladunci se rađaju zatvorenih očiju, da bi im se nakon desetak dana otvorile oči i počeli da rastu prvi zubi (Moehlman i Hofer, 1997). Period laktacije traje u proseku osam nedelja i za to vreme se mužjak sa jedinkama iz prošlogodišnjeg okota (tzv. pomagačima) stara o ženki (Moehlman, 1989). Mladunci oko pet meseci starosti stižu sposobnost da se samostalno prehranjuju. Ženke dostižu polnu zrelost nešto ranije od mužjaka (sa 11 meseci starosti), i najčešće se tada i odvajaju od roditelja. Deo potomaka koji duži period ostaje sa roditeljima (tzv. pomagači) imaju odloženu reprodukciju. Međutim, zahvaljujući njima znatno se povećava stopa preživljavanja mladunaca unutar grupe (Moehlman, 1983, 1986, 1989; Demeter i Spassov, 1993).

Brojnost i gustina populacija – Kao vrsta veoma prilagodljiva različitim tipovima staništa i dostupnim izvorima hrane, šakal je stalno prisutan u gotovo svim delovima svog areala. Najveće brojnosti populacija ove vrste vezane su za staništa bogata hranidbenim resursima na šta ukazuju primeri visokih brojnosti iz Azije. Minimalna procenjena brojnost šakala u Indiji je preko 80 000 jedinki (Jhala i Moehlman, 2004). Velika količina lako dostupne hrane na deponijama i lešine uginulih životinja (pretežno krava koje se smatraju svetim

životinjama) podržavaju ovako brojnu populaciju. Prema podacima sa Tajlanda, gustina populacije šakala varira između tri i četiri jedinke/km² (Wongpakam i sar., 2007), dok je na Bliskom istoku (Izrael) gustina znatno veća i kreće se čak između 12 i 24 jedinke/km² (Rinat i Ashkenazi, 2014).

Za većinu evropskih populacija šakala, karakteristično je konstantno povećanje brojnosti. Trend povećanja brojnosti pogotovo je izražen na Balkanskom poluostrvu i delovima jugoistočne Evrope (Arnold i sar., 2012). Prema rezultatima dosadašnjih istraživanja, najveće brojnosti procenjene su u Bugarskoj – 39 343 jedinke (Markov, 2012), Srbiji – 15 000 jedinki (Ćirović i sar., 2016), Mađarskoj – 8 786 jedinki (Csányi i sar., 2014) i Grčkoj – 1 500 jedinki (Migli i sar., 2014). Za Bosnu i Hercegovinu procenjena brojnost iznosi samo 200 do 300 jedinki (Trbojević i Malešević, 2014).

Primenom akustičnog monitoringa moguće je utvrditi prisustvo, prostorni raspored i gustine lokalnih populacija kod kanida sa izraženom teritorijalnošću, socijalnom strukturom i vokalizacijom (Harrington i Mech, 1982). Danas je ova bioakustična metoda ušla u široku upotrebu za utvrđivanje preferencije staništa, brojnosti i gustine lokalnih populacija šakala u Evropi (Giannatos i sar., 2005; Krofel, 2008; Šalek i sar., 2014). Prema rezultatima studije rađene na teritoriji Bugarske, Srbije, Hrvatske i Rumunije prosečna gustina populacije u regionu iznosi 0.6 grupa/10 km² (Šalek i sar., 2014). Procenjene su i gustine pojedinačno po državama: u Bugarskoj – 0.6 grupa/10 km², Srbiji – 1.1 grupa/10 km², Hrvatskoj – 0.9 grupa/10 km² i Rumuniji – 0.1 grupa/10 km².

Ista studija je registrovala veće gustine na staništima sa dominantnom žbunastom i travnatom vegetacijom, kao i u napuštenim ruralnim oblastima. Sa druge strane, prema podacima iz Grčke i Mađarske, do sada najveća procenjena gustina u Grčkoj bila je 0.5 grupa/10 km² (Giannatos i sar., 2005), a u Mađarskoj oko 0.2 grupe/10 km² (Szabó i sar., 2007).

Lovni pritisak ima široku primenu u kontroli brojnosti ove vrste kanida i predstavlja dominantan pristup u upravljanju lokalnim populacijama. To potvrđuje i činjenica da je u najvećem broju evropskih zemalja šakal u kategoriji lovnih vrsta (Trouwborst i sar., 2015). I pored visokog lovnog pritiska, u Srbiji je evidentan trend širenja areala vrste i povećanja njene brojnosti (Ćirović i sar., 2008) što se može objasniti socijalnom organizacijom

predstavnik roda *Canis* u kojoj dominantni par (mužjak i ženka) zauzima centralno mesto unutar svake grupe. Odstrel ženke ili mužjaka dominantnog para neposredno pre, posle ili tokom sezone parenja ima za rezultat razbijanje grupe na parove ili manje grupe što omogućava i stupanje u reproduktivne odnose većeg broja članova postojećeg čopora. Tako u suštini nekontrolisani lovni pritisak dovodi do neželjenog povećanja brojnosti i širenja areala vrste (Haber, 1996; Brainerd i sar., 2008; Mech, 2010; Murray i sar., 2010).

Stanište – Šakal, kao vrsta sa izuzetno širokim arealom, zastupljen je u gotovo svim klimatskim pojasevima i biomima, izuzev pustinjskih predela i široko rasprostranjenih šumskih ekosistema (Giannatos, 2004). Iako je prisutan i na nadmorskim visinama većim od 2000 m u Aziji (Prater, 1980; Katuwal i Dahal, 2013), prevashodno naseljava staništa do 500 m nadmorske visine. Dominantan je u brdsko-planinskim regionima, kao i u dolinama reka sa izraženom žbunastom, visokom travnatom vegetacijom, šikarama i šibljacima sa vlažnim klimatskim uslovima (Giannatos, 2004; Sillero-Zubiri i sar., 2004). S obzirom na konstantnu ekspanziju i širenje granica areala, šakali su se adaptirali na život u blizini ljudskih naselja i agroekosistema (Jhala i Moehlman, 2004; Šalek i sar., 2014). Povećanje brojnosti populacije šakala i širenje areala izraženo je i u Srbiji, pogotovo od kraja 80-ih godina prošlog veka (Milenković i Paunović, 2003) utvrđenim trasama, odnosno dolinom Morave, Timoka, Save, Tise, kao i u oblasti Podrinja (Ćirović i sar., 2008).

1.1.4. Morfološka varijabilnost

Jedna od osnovnih karakteristika vrste je zlatno-žuta boja krzna. Jedinke unutar populacije moguće je razlikovati na osnovu obeležja na grlu i grudima (Moehlman, 1983). Noge šakala su relativno duge i na svakoj šapi postoji po pet jastučića. Rep je kitnjast sa žućkasto-smeđim ili crnim vrhom. Taksonomskom karakteristikom vrste smatra se polumesečast izgled srednja dva jastučića na šapi koja su u svojoj osnovi spojena (Penezić, 2016). Detaljan opis različitih karakteristika telesne morfologije šakala sa teritorije Srbije dali su Ćirović i sar. (2006). Po veličini tela je između vuka i lisice. Dužina tela sa glavom u proseku iznosi 79.7 cm, a težina 11.46 kg. Uši su relativno male, prosečne dužine 7.85

cm, dok je rep dugačak 24.2 cm. Mužjaci su krupniji od ženki, sa prosečnom težinom od 12.1 kg u odnosu na prosečnu težinu ženki od 10.9 kg. Lobanja šakala je po građi slična lobanji vuka, ali je manja. Region njuške je niže postavljen, dok je facijalni region kraći. Karakteristično je da su zigomatični lukovi snažno razvijeni, sa širinom do 97.7 mm (Demeter i Spassov, 1993; Stoyanov, 2012). Zubna formula šakala karakteristična je za porodicu pasa (I 3/3, C 1/1, PM 4/4, M 2/3), sa izraženim poslednjim premolarom u gornjoj i prvim molarom u donjoj vilici (zubi razdirači). Lobanja je klinastog oblika, sa karakterističnim suženjem u oblasti zuba razdirača koji predstavljaju jednu od osnovnih morfoloških karakteristika reda Carnivora (Heptner i Naumov, 1967).

Šakal do sada nije bio u fokusu većeg broja studija morfološke varijabilnosti. Dosadašnje studije morfološke varijabilnosti šakala, bazirane na merenjima različitih kraniodentalnih karaktera, najviše su bile usmerene na ispitivanje međupopulacionih razlika (Kryštufek i Tvrtković, 1990; Demeter i Spassov, 1993; Van Valkenburgh i Wayne, 1994; Stoyanov, 2012; Koepfli i sar., 2015). Jedna od prvih studija ovog tipa bavila se poređenjem lobanja šakala iz Dalmacije sa lobanjama jedinki poreklom iz ostalih delova Balkanskog poluostrva, Male Azije, Kavkaza i Afrike (Kryštufek i Tvrtković, 1990). Prema rezultatima ovog istraživanja, a na osnovu analiziranih linearnih karaktera, utvrđeno je da lobanje dalmatinskih u odnosu na afričke šakale odlikuje širi rostralni, a uži interorbitalni region. Takođe, pomenuti autori ukazuju i na postojanje jasnih morfoloških razlika između dalmatinskih i šakala poreklom iz ostalih delova Balkanskog poluostrva i Afrike, kao i na morfološku sličnost između dalmatinskih i populacija iz Male Azije. Van Valkenburgh i Wayne (1994) sproveli su opsežnu morfometrijsku studiju populacija tri vrste šakala (*C. adustus*, *C. mesomelas* i *C. aureus*) unutar čitavih areala rasprostranjenja. Predmet ovog istraživanja, baziranog na kraniodentalnoj morfologiji, bile su četiri moguće manifestacije tzv. izmeštanja karaktera (engl. *character displacement*): razlike u veličini, razlike u obliku, smanjenje morfološke varijabilnosti i smanjenje veličine polnog dimorfizma. Potvrđujući prethodne rezultate Kryštufeka i Tvrtkovića (1990), kranimetrijska studija šakala iz Bugarske utvrdila je njihovu sličnost sa šakalima iz kontinentalnog dela Evrope i Male Azije, ali i postojanje bitnih morfoloških razlika između jedinki iz Bugarske i Dalmacije (Stoyanov, 2012). U svom istraživanju Koepfli i sar. (2015) su pored molekularno

genetičkih ispitivanja analizirali i kraniodentalne karakteristike šakala poreklom iz severne Afrike, istočne Afrike i Evroazije nakon čega su utvrdili postojanje razlika između šakala severne Afrike u odnosu na šakale istočne Afrike i Evroazije.

Polni dimorfizam, kao postojanje stalnih i stabilnih razlika u veličini, obliku i određenim kvalitativnim osobinama između polova i upadljiva karakteristika većine grupa sa odvojenim polovima (Urošević, 2012), predstavlja bitan izvor morfološke varijabilnosti. Fenomen polnog dimorfizma u veličini (engl. *sexual size dimorphism*, SSD) tela i njegovih morfoloških struktura ispitivan je u različitim zoološkim studijama (Andersson, 1994; Fairbairn i sar., 2007). Polni dimorfizam u obliku (engl. *sexual shape dimorphism*, SShD) bio je predmet manjeg broja zooloških istraživanja, iako može imati značajan uticaj na sveukupne razlike između polova (Hood, 2000; Cardini i Tongiorgi, 2003; Cardini i Elton, 2008; Blagojević i Milošević-Zlatanović, 2011).

Razlike u veličini među polovima izučavane su i u okviru reda Carnivora (Erlinge, 1979; Gliwicz, 1988, Lüps i Roper, 1988; Dayan i Simberloff, 1994; Gittleman i Van Valkenburgh, 1997; Johnson i Macdonald, 2001; Trbojević i Ćirović, 2016), pri čemu je utvrđeno da je ovaj fenomen izraženiji kod karnivornijih predstavnika ovog reda (Gittleman i Van Valkenburgh, 1997; Loy i sar., 2004). Porodica Canidae se generalno odlikuje slabo do umereno izraženim polnim dimorfizmom u veličini, sa mužjacima većim od ženki (Prestrud i Nilssen, 1995; Hillis, 1996; Milenković, 1997). Kod šakala, polni dimorfizam u veličini izučavan je na nivou morfologije tela i glavenog skeleta (Kryštufek i Tvrtković, 1990; Demeter i Spassov, 1993; Van Valkenburgh i Wayne, 1994; Stoyanov, 2012). U svim dosadašnjim studijama polnog dimorfizma u veličini telesnih i kraniodentalnih karaktera šakala utvrđeno je da su mužjaci krupniji od ženki (Kryštufek i Tvrtković, 1990; Demeter i Spassov, 1993; Van Valkenburgh i Wayne, 1994; Stoyanov, 2012). Kryštufek i Tvrtković (1990) ustanovili su da su lobanje mužjaka u proseku veće do 8.5% u odnosu na lobanje ženki, dok je studija koju su sprovedi Van Valkenburgh i Wayne (1994) pokazala da je nivo polnog dimorfizma u veličini varijabilan i da zavisi od lokaliteta. Stoyanov (2012) je takođe registrovao značajne razlike u veličini većine analiziranih linearnih karaktera kranijuma između mužjaka i ženki šakala iz Bugarske. Relativno nizak stepen polnog dimorfizma u veličini utvrđen je u svim navedenim studijama, što je inače karakteristično

za čitavu porodicu Canidae (Hildebrand, 1952; Prestrud i Nilssen, 1995; Gittleman i Van Valkenburgh, 1997). Razlike u obliku među polovima kod porodice Canidae bile su predmet manjeg broja studija (Schutz i sar., 2009; Milenković i sar., 2010).

Alometrija, kao povezanost promena u veličini sa promenama u obliku, važan je faktor koji može uticati na polni dimorfizam u obliku morfoloških struktura (Klingenberg, 1996; Gidaszewski i sar., 2009). U zavisnosti od izvora varijabilnosti veličine mogu se razlikovati tri osnovna tipa alometrije: ontogenetska alometrija kada promene u veličini usled rasta tokom ontogenije dovode do promena u obliku morfoloških struktura, evolucionarna alometrija kada razlike u veličini morfoloških struktura između taksona utiču na varijabilnost u njihovom obliku i statička alometrija kada varijabilnost u veličini među individuama iste ontogenetske kategorije dovodi do varijabilnosti u obliku morfoloških struktura (Cock, 1966; Gould, 1966; Cherverud, 1982a; Klingenberg i Zimmermann, 1992; Klingenberg, 2016).

Povezanost statičke alometrije sa polnim dimorfizmom u obliku kranijuma analizirana je u nekoliko ranijih studija koje su se bavile ovim fenomenom na nivou nekih predstavnika reda Carnivora, preciznije na nivou vrsta iz porodica Mustelidae i Canidae (Lynch i O' Sullivan, 1993; Lynch, 1996; Lynch i sar., 1996; Loy i sar., 2004; Schutz i sar., 2009; Hartová-Nentvichová i sar., 2010a).

1.2. Lisica (*Vulpes vulpes*)

1.2.1. Areal

U okviru porodice pasa (Canidae) postoji 21 vrsta lisica od kojih 12 pripada rodu *Vulpes* (Wilson i Reeder, 2005). Najkrupniji predstavnik roda *Vulpes* je riđa lisica (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758). Areal riđe lisice (u daljem tekstu lisice) obuhvata Aziju, Evropu, severnu Afriku, Severnu Ameriku i Australiju (Slika 2). Kao najzastupljenija karnivorna vrsta srednje veličine, zauzima areal ukupne površine oko 70 miliona km² (Wandeler i Lüps, 1993; Macdonald i Reynolds, 2004). U Severnu Ameriku je introdukovana tokom XVII veka gde se proširila na ceo kontinent osim pojasa uz obalu Pacifika na jugo-zapadu (Hall i Kelson, 1959; Banfield, 1974; Macdonald i Reynolds, 2004). Nešto kasnije, početkom XIX veka, introdukovana je i u Australiju, gde izuzev pustinjačkih područja naseljava ceo kontinent i ima status invazivne vrste (Lowe i sar., 2000; Macdonald i Reynolds, 2004).



Slika 2. Distribucija lisice (*Vulpes vulpes*). Izvor: Macdonald i Reynolds (2004).

Evropski deo areala obuhvata ceo evropski kontinent sa mediteranskim ostrvima (Kipar, Sicilija, Sardinija i Korzika), izuzev Islanda, Krita i nekih manjih ostrva (Mitchell-Jones i sar., 1999). Smanjenjem stope izlovljavanja, kao i programom vakcinacije protiv besnila od 80-ih godina prošlog veka došlo je do povećanja brojnosti i gustine lokalnih populacija (Kidawa i Kowalczyk, 2011). Kao izuzetno prilagodljiva vrsta adaptirana je na život u različitim tipovima staništa i klimata, pa se može naći u većini bioma. Najbrojnije populacije prisutne su u biomima stepa, šumostepa i mešovutih šuma Evroazije u okviru umerenog klimatskog pojasa (Lloyd, 1980). Širenje areala lisice posledica je i naseljavanja urbanih područja (Harris, 1977; MacDonald, 1987; Wandeler i Lüps, 1993). Prilagođavanjem na život u urbanim i suburbanim zonama došlo je do promena u načinu njene ishrane, ponašanja i aktivnosti (Gloor i sar., 2001).

Lisica je rasprostranjena na celoj teritoriji Srbije na svim nadmorskim visinama naseljavajući sve biogeografske zone, tipove ekosistema i staništa (Ćirović, 2000).

1.2.2. Ishrana

Iako spada u omnivorne vrste, u ishrani lisice dominiraju sitni glodari (pretežno voluharice *Microtinae* i miševi iz roda *Apodemus*), sitniji beskičmenjaci, ptice i plodovi voća (Jedrzejewski i Jedrzejewska, 1992; Kauhala i sar., 1998; Leckie i sar., 1998; Macdonald i Reynolds, 2004; Lanszki i sar., 2007; Hartová-Nentvichová i sar., 2010b; Pagh i sar., 2015). S obzirom da je odlikuje i širok areal rasprostranjenja, njena ishrana varira u zavisnosti od staništa, sezone i dostupne hrane (Cavallini i Volpi, 1995; Kidawa i Kowalczyk, 2011).

Na azijskom kontinentu, osnovnu hranu lisice predstavljaju sitni glodari (pretežno vrste roda *Microtus*), dok su od ptica uglavnom zastupljene vrste iz redova *Passeriformes*, *Galliformes* i *Anseriformes*. Sa sezonskim značajem u ishrani su takođe prisutni i sitni beskičmenjaci i biljna hrana (najčešće plodovi voća, vegetativni delovi biljaka i seme). U priobalnim područjima areala dominantnu hranu lisice čine ribe, bodljokošci i drugi akvatični organizmi (Heptner i Naumov, 1967). U Severnoj Americi ishrana varira u

zavisnosti od tipa staništa. Generalno su najzastupljeniji glodari iz rodova *Microtus* i *Peromyscus*, insekti, ptice (pretežno pernata divljač), ostaci uginulih životinja i plodovi voća (Heptner i Naumov, 1967).

Obrazac ishrane lisice u Evropi ne razlikuje se bitno od ostatka areala. Generalno, najveći udeo u ishrani čine sitni sisari (pretežno glodari), zatim ptice, kao i biljna hrana. Drugi izvori hrane poput gmizavaca, vodozemaca i insekata su u malom procentu zastupljeni u njenoj ishrani (Goldin i sar., 2003; Murdoch i sar., 2008; Hartová-Nentvichová i sar., 2010b; Kidawa i Kowalczyk, 2011). Insekti i plodovi voća više su prisutni u ishrani lisica iz južne i centralne Evrope u odnosu na severne delove kontinenta (Lanszki i sar., 2007), dok u gusto naseljenim delovima severne Evrope i Velike Britanije preovlađuju sitni sisari, ostaci uginulih životinja, kao i antropogeni izvori (Heptner i Naumov, 1967).

Tokom XX veka, vrsta se sve više širi u agrarne ekosisteme i urbana područja, što za posledicu ima i prilagođavanje dostupnim izvorima hrane antropogenog porekla u vidu organskog otpada sa deponija, iz kontejnera, klaničnog otpada, leševa domaćih vrsta unglata i životinja stradalih u saobraćajnim akcidentima (Contesse i sar., 2003; Yom-Tov i sar., 2003). Takođe, u poljoprivrednim predelima povećava se udeo biljne hrane u vidu plodova voća i povrća i semena gajenih ratarskih kultura (kukuruza, pšenice, suncokreta, itd.). U ishrani lisice na prostoru Srbije u svim sezonama dominantni su glodari. Osim njih značajan udeo u ishrani imaju ptice (pretežno pevačice), biljna hrana i lešine domaćih životinja (Ćirović, lična komunikacija).

1.2.3. Populaciona ekologija

Reprodukcija – Lisice se pare jednom godišnje. Iako prvenstveno formiraju monogamne parove, poligamija je prisutna usled preklapanja teritorija, kao i usled intenzivnijeg kretanja mužjaka tokom sezone parenja i u susedne teritorije. Sezona parenja je najčešće od decembra do februara, ali varira u zavisnosti od geografskog položaja (Macdonald i Reynolds, 2004). Kod populacija južnijih predela period parenja je od decembra do januara,

dok je za populacije umerenih oblasti taj period od januara do februara. U severnim zonama, sezona parenja pomerena je na period od februara do aprila.

Bremenitost traje između 49 i 58 dana, u proseku najčešće 52 dana (Heptner i Naumov, 1967). Obično se rađa četiri do šest mladunaca, najviše do 13. Veličina okota zavisi od gustine lokalne populacije i dostupnih izvora hrane (Elmeros i sar., 2003; Macdonald i Reynolds, 2004; Ruetter i Albert, 2010). Mladunci ostaju zatvorenih očiju tokom prve dve nedelje života. Period laktacije traje oko mesec i po dana i za to vreme mužjak snabdeva ženku hranom. Mladi po prvi put izlaze iz jazbine sa oko dva meseca starosti. Polnu zrelost stižu između devet i 10 meseci starosti nakon čega napuštaju roditeljsku teritoriju. U odgajanju mladunaca prvenstveno učestvuju ženke, mada ponekad mužjak i pojedinačne subadultne ženke iz prethodnog okota takođe pomažu (Macdonald, 1979b).

Brojnost i gustina populacija – Brojnost i gustina populacija lisice beleže značajan porast od 80-ih godina XX veka, usled smanjenja lovnog pritiska, kao i sprovođenja programa peroralne vakcinacije protiv besnila u velikom broju evropskih država. Prema procenama, Engleska sa Velsom broji oko 240 000 jedinki, dok je u Nemačkoj brojnost skoro utrostručena u periodu od dvadesetak godina i procenjuje se na čak 600 000 jedinki (Macdonald i Reynolds, 2004). Na azijskom kontinentu, gustina se povećava od severa ka jugu s obzirom na povoljnije klimatske uslove i dostupnost hranidbenih resursa. Velike gustine zabeležene su u oblasti Kavkaza, kao i u središnjem delu azijskog kontinenta (Heptner i Naumov, 1967), dok je za Severnu Ameriku na teritoriji Kanade gustina procenjena na jednu jedinku po km^2 . U oblasti Arktika gustina je veoma mala i procenjena na svega 0.1 jedinku po km^2 (Macdonald i Reynolds, 2004).

Gustina evropskih populacija znatno varira. U ruralnim oblastima Švajcarske utvrđena je gustina od tri jedinke po km^2 , dok se utvrđena gustina u Velikoj Britaniji kreće od jedne jedinke na 40 km^2 do 30 jedinki po km^2 u urbanim područjima. Na teritoriji Poljske gustina dostiže od 1.3-2 jedinke po km^2 (Goszczyński i sar., 2008). U zavisnosti od uslova staništa, prosečna gustina socijalnih grupa po km^2 varira od jedne u

agroekosistemima, do pet u suburbanim oblastima. U oblasti švajcarskih Alpa procenjena gustina je 0.37 socijalnih grupa po km² (Macdonald i Reynolds, 2004).

Stanište – Lisica naseljava širok opseg bioma, ekosistema i staništa. Populacije su rasprostranjene u oblasti tundri i tajgi na severu, preko šuma, stepa i pustinja, sve do Mediterana na jugu (Macdonald i Reynolds, 2004). Mogu se naći i u svim vertikalnim zonama, čak i u oblastima blizu granica večitog snega i leda, do 4 000 m nadmorske visine (Heptner i Naumov, 1967). Ipak, populacije sa najvećim brojnostima i gustinama nalaze se u oblastima umerenog klimata u zonama stepa, šumostepe i mešovitih šuma Evroazije (Lloyd, 1980). Tipično stanište evropske lisice su ekotoni - žbunasti predeli na ivicama šumskih područja. Značajno povećanje brojnosti karakteristično je i za agroekosisteme i velika urbana područja (Harris, 1981; Contesse i sar., 2003). U predgrađima sa izobiljem antropogenih izvora hrane površina njihove teritorije iznosi do 40 hektara, dok je opseg teritorije u industrijskim delovima gradova i trgovačkim centrima znatno veći i dostiže 90 hektara (Harris, 1986). Na teritoriji Srbije lisica naseljava sve tipove ekosistema i staništa (Ćirović, 2000).

1.2.4. Morfološka varijabilnost

Građa lisice je karakteristična za predstavnika porodice Canidae (Macdonald i Reynolds, 2004). Noge su relativno duge, a rep je kitnjast sa belim vrhom. Krzno na leđima je najčešće u osnovi riđe boje, a stomak je obojen u belo. Međutim, boja krzna se veoma menja u okviru areala - od tamnijih nijansi ka svetlijim idući u pravcu sever-jug. Noge i vrhovi ušiju su uvek crne boje. Masa, kao i dužina tela, shodno Bergmanovom pravilu, varira u skladu sa geografskom širinom. Dužina tela u okviru areala kreće se od 44 do 90 cm, dok je rep dugačak između 30 i 55 cm. Visina (do ramena) je uglavnom između 35 i 45 cm. Odrasle jedinice dostižu težinu od oko 10 kg, pri čemu težina adultnih mužjaka varira od šest do 10 kg, a težina adultnih ženki od pet do osam kg (Wandeler i Lüps, 1993; Macdonald i Reynolds, 2004). Lobanja je relativno izdužena, sa izraženom špicastom njuškom. Širina zigomatičnih lukova kod mužjaka iznosi od 64 do 87 mm, dok je kod ženki

od 64 do 70 mm. Kondilobazalna dužina kod mužjaka je od 125 do 165 mm, a kod ženki od 115 do 145 mm. Čeoni deo lobanje blago je izdignut u odnosu na nosne kosti. Dužina nosnih kostiju (*os nasale*) je u proseku od 1.2 do 1.5 puta kraća od maksimalne dužine lobanje (Novikov, 1956; Geptner i Naumov, 1967). Infraorbitalni otvor (*foramen infraorbitale*) je dosta izdužen. Strelasti greben (*crista sagitalis*) slabo je izražen, dok je potiljačni greben (*crista supraoccipitalis*) dobro razvijen mada ne kao kod drugih predstavnika reda Carnivora (Ćirović, 2000). Lisica ukupno ima 42 zuba. Zubna formula je karakteristična za porodicu pasa (I 3/3, C 1/1, PM 4/4, M 2/3), sa premolarima razdvojenim dijastemom, pri čemu se pri sklopljenoj vilici nalaze u okluziji (Novikov, 1956). Takođe, gornji očnjaci pri sklopljenim vilicama prelaze rub donje vilice što se smatra taksonomski bitnom karakteristikom za morfološku diferencijaciju u odnosu na druge predstavnike porodice pasa (Ćirović, 2000). Zubi razdirači su dobro razvijeni, pri čemu je dužina gornjih razdirača dva puta veća od najvećeg prečnika gornjeg očnjaka (Novikov, 1956; Geptner i Naumov, 1967).

Morfološka varijabilnost lisice izučavana je u velikom broju studija. Veći deo njih sproveden je u kontekstu geografske varijabilnosti, odnosno pojave razlika u morfološkim karakteristikama (mahom telesnim i kraniodentalnim) među populacijama duž manje ili veće geografske skale, a u nekim slučajevima pokrivajući i čitav holarktički deo areala. Istraživanja duž veće geografske skale utvrdila su da, u skladu sa Bergmanovim pravilom, kraniodentalne karakteristike variraju zavisno od geo-klimatskih faktora (Churcher, 1960; Davis, 1977; Meiri i sar., 2004; Szuma, 2008a), odnosno da su mereni karakteri bili većih dimenzija kod lisica koje naseljavaju severnije i hladnije oblasti u odnosu na one iz područja nižih geografskih širina i sa toplijom klimom. Ispitujući zavisnost između dužine lobanje i geografske širine kod 44 vrste karnivora, Meiri i sar. (2004) su ustanovili da kod 50% analiziranih vrsta postoji značajna pozitivna korelisanost dužine lobanje sa geografskom širinom, dok je značajna negativna korelacija utvrđena kod samo 11% analiziranih vrsta. Na osnovu ovih rezultata autori zaključuju da pojava Bergmanovog pravila kod karnivornih vrsta nije toliko česta kako je sugerisano u ranije objavljenim studijama. Međutim, analizirajući 21 dentalni karakter i kondilobazalnu dužinu lobanje kod 45 populacija lisice unutar čitavog Holarktika, Szuma (2008a) je utvrdila da postoje razlike

u analiziranim karakteristikama koje su u korelaciji sa gradijentom geografske širine, odnosno da u obe oblasti (Nearktika i Palearktika) veličina analiziranih karaktera varira u zavisnosti od geo-klimatskih faktora prateći Bergmanovo pravilo. Takođe, i u oblasti Nearktika i Palearktika lisice iz regiona simpatrije sa srodnim vrstama iz roda *Vulpes* odlikuje viši nivo polnog dimorfizma u veličini zuba u odnosu na lisice iz regiona alopatrije. Na osnovu ovih rezultata Szuma (2008a) izvodi zaključak da pored geo-klimatskih faktora na varijabilnost i polni dimorfizam u veličini zuba lisice mogu uticati i ekološki faktori poput kompeticije kako unutar same vrste, tako i između lisice i njoj srodnih vrsta iz roda *Vulpes*. Kraniodentalna varijabilnost lisice u zavisnosti od geografskih i klimatskih faktora ispitivana je i na nivou znatno manjih geografskih skala (Huson i Page, 1979, 1980; Fairley i Bruton, 1984; Simonsen i sar., 2003; Yom-Tov i Geffen, 2006; Yom-Tov i sar., 2007, 2013; Oishi i sar., 2010; Viranta i Kauhala, 2011). Kao što je već spomenuto, pored klimatskih faktora, kompeticija između lisice i njenih srodnika takođe može predstavljati značajan činilac u oblikovanju fenotipa zbog čega je uticaj ovog biotičkog faktora na morfološku varijabilnost lisice bio predmet nekoliko studija (Dayan i sar., 1989, 1992; Dayan i Simberloff, 2005; Viranta i Kauhala, 2011). Takođe, jedan broj autora je kod nekoliko karnivornih vrsta (uključujući i lisicu) pokazao da dostupnost hranidbenih resursa može uticati na morfološku diferenciranost u pogledu telesnih i kraniodentalnih osobina (Gortázar i sar., 2000; Meiri i sar., 2007; Yom-Tov i sar., 2003, 2007, 2013). Tako su studije koje su se bavile uticajem agrarnih površina, kao tipa staništa, na morfološku varijabilnost lisice pokazale da se populacije koje potiču sa poljoprivrednih staništa karakterišu većim dimenzijama tela (Gortázar i sar., 2000) i lobanja (Yom-Tov i sar., 2003, 2007, 2013) u odnosu na populacije nastanjene na drugim tipovima staništa. Ove razlike se objašnjavaju razlikama u dostupnosti hranidbenih resursa, odnosno obiljem hrane u agroekosistemima, prvenstveno sitnih glodara i gajenih kultura biljaka.

Predmet brojnih dosadašnjih morfometrijskih studija kod ove vrste bila je i varijabilnost glavenog skeleta u kontekstu fenomena polnog dimorfizma u veličini (Churcher, 1960; Huson i Page, 1979; Fairley i Bruton, 1984; Dayan i sar., 1989; Lynch, 1996; Ćirović, 2000; Simonsen i sar., 2003; Yom-Tov i sar., 2007; Szuma, 2008a,b; Hartová-Nentvichová i sar., 2010a; Viranta i Kauhala, 2011). Navedena istraživanja su

pokazala postojanje polnog dimorfizma u veličini lobanje, sa mužjacima krupnijim od ženki. Isti fenomen je prisutan i na nivou telesne morfologije, kao i u populacijama iz različitih geografskih oblasti. Takođe, analizirajući polni dimorfizam velikog broja kranijalnih osobina kod tri uzrasne klase lisica iz Republike Češke, Hartová-Nentvichová i sar. (2010a) su konstatovali prisustvo polnog dimorfizma u veličini kod svih ispitivanih uzrasnih kategorija. Nivoi polnog dimorfizma u veličini telesnih i kraniodentalnih karaktera detektovani unutar ove vrste slabo su ili umereno izraženi što predstavlja generalnu odliku predstavnika porodice pasa. Nasuprot polnom dimorfizmu u veličini, mali broj istraživanja bavio se polnim dimorfizmom u obliku lobanje na lisici kao model organizmu (Lynch, 1996; Hartová-Nentvichová i sar., 2010a). U svojoj studiji varijabilnosti oblika lobanje između adultnih mužjaka i ženki lisice iz severo-istočne Irske, Lynch (1996) je utvrdio da je varijabilnost uslovljena alometrijom zaslužna za više od polovine sveukupnih razlika među polovima. Hartová-Nentvichová i sar. (2010a) su analizirali polni dimorfizam u obliku kranijuma kod tri uzrasne klase (jedinke starosti od 6.5 do 12 meseci, jedinke starosti od 12.5 do 24 meseca i jedinke starosti od 24.5 meseca i starije) lisica iz Republike Češke pre i nakon korekcije efekta razlika u veličini. Kada je u analize bio uključen efekat razlika u veličini Hartová-Nentvichová i sar. (2010a) su ustanovili statistički značajne razlike u obliku između polova kod svih ispitivanih uzrasnih kategorija, dok su analize nakon korekcije ovog efekta pokazale statistički značajnu razliku u obliku između mužjaka i ženki samo kod srednje uzrasne kategorije. Bitno je istaći da je i kod lisice (Lynch, 1996; Hartová-Nentvichová i sar., 2010a), kao i kod ostalih predstavnika reda Carnivora (Lynch i O'Sullivan, 1993; Lynch i sar., 1996; Loy i sar., 2004; Schutz i sar., 2009), analizirana veza između statičke alometrije i polnog dimorfizma u obliku kranijuma.

1.3. Biogeografski prikaz Srbije

1.3.1. Fizičko-geografske odlike

Površina Srbije iznosi 88 361 km². Geografski je pozicionirana u jugoistočnoj Evropi, gde zauzima centralni položaj na Balkanskom poluostrvu. Severni deo teritorije (Vojvodina) predstavlja jugoistočne obode Panonske nizije tako da ne pripada balkanskom regionu. Reke Dunav i Sava čine granicu između severnog i centralnog dela Srbije, odnosno između panonske i balkanske ekoregije. Vojvodinu čini prostrani ravničarski predeo koji je rekama Dunavom, Savom i Tisom podeljen na tri regiona: Srem, Banat i Bačku. Centralni deo Srbije je u suštini prelazna zona između ravnica na severu i planinskih masiva u zapadnom, južnom i istočnom delu teritorije. Zapadnu granicu Srbije čini reka Drina i planinski venac tzv. unutrašnjih Dinarida. Na jugu granicu predstavljaju visoki masivi Prokletija i Šar planine, dok se na istoku ka Rumuniji i Bugarskoj pružaju Karpatsko-balkanske i Rodopske planine (Paunović, 2016).

1.3.2. Klimatske karakteristike

Na teritoriji Srbije mogu se izdvojiti dva osnovna tipa zonalne klime: umereno-kontinentalni i kontinentalni. Najveći deo njene teritorije je pod uticajem umereno-kontinentalne klime sa varijacijama u odnosu na lokalne karakteristike (RHMZ, 2017). Planinska klima zastupljena je u planinskim i visokoplaninskim predelima. U okviru ovih osnovnih tipova klime moguće je izdvojiti veći broj podtipova (Ducić i Radovanović, 2005). Na razlike u okviru osnovnih klimatskih tipova pored njihovih interakcija utiče i raznolikost reljefa, kao i tip geološke podloge i vegetacije (Stevanović i sar., 1995). Takođe, u značajne faktore uticaja na sinoptičke situacije koje odlikuju vreme i klimu Srbije ubrajaju se i Alpi, Sredozemno more, Đenovski zaliv, Panonska nizija, dolina Morave, kao i planinski sistemi Karpata i Rodopa i brdsko-planinski i kotlinski regioni. Kao posledica pretežno meridionalnog položaja kotlina reka i prisustva ravnice u severnom delu zemlje polarne vazdušne mase prodiru duboko na jug (RHMZ, 2017).

Iako dominantno zavisi od solarne radijacije, prosečna temperatura varira usled uticaja geografske širine, reljefa, ekspozicije i nadmorske visine. Prosečna godišnja temperatura vazduha opada u odnosu na visinski gradijent. Takođe, srednje mesečne temperature najtoplijeg i najhladnijeg meseca variraju u zavisnosti od visinske zone. Jul je najtopliji mesec, sa izmerenom srednjom mesečnom temperaturom od 11 do 22 °C, dok je januar najhladniji, sa srednjim mesečnim temperaturama u rasponu od -6 do 0 °C (RHMZ, 2017). Karakteristike reljefa i regionalni atmosferski procesi uslovljavaju neravnomernu raspodelu padavina, koja varira kako vremenski, tako i prostorno. Sa porastom nadmorske visine povećava se i godišnja suma padavina. Najveći deo teritorije (sever, jugozapad i istok) ima kontinentalni režim padavina koji karakterišu najveće padavine tokom juna i maja, dok su najmanje tokom februara i oktobra. Jugozapadne delove zemlje, zbog upliva mediteranske klime, karakteriše mediteranski tip padavina, sa najvećom precipitacijom u periodu novembar-januar i najmanjom tokom avgusta (RHMZ, 2017). Prosečna količina padavina za čitavu teritoriju Srbije iznosi 896 mm. Najveće padavine izmerene su u planinskom regionu jugozapadne Srbije, gde količine često prelaze i 1000 mm vodenog taloga. Sa najmanje kiše su predeli na severu (Vojvodina) i centralnom delu teritorije (Pomoravlje). Izmerene količine padavina ovde prosečno iznose ispod 600 mm. Umerene količine padavina karakterišu istok i jugoistok Srbije sa rasponom padavina od 600 do 850 mm (RHMZ, 2017). Snežni pokrivač se uobičajeno javlja u periodu od novembra do marta. U planinskim predelima preko 1000 m nadmorske visine snežne padavine i formiranje snežnog pokrivača se mogu javiti i u aprilu, odnosno oktobru. Samo na vrhovima preko 2000 m nadmorske visine, snežni pokrivač se može zadržati u maju-junu. Najveći broj dana sa snežnim padavinama i pokrivenosti tla snegom je u januaru. Čak 30-40% snežnih dana se registruje u ovom zimskom mesecu (RHMZ, 2017). Strujanje vazduha zavisi od različitih oblika reljefa, dok se na otvorenim terenima pravci vetra podudaraju sa preovlađujućim stanjima polja vazdušnog pritiska (Ducić i Radovanović, 2005). Brzina vetra je u direktnoj proporciji sa povećanjem nadmorske visine. Najdominantniji vetrovi na teritoriji Srbije su košava koja preovlađuje u zimskom periodu i etezija (gornjak) karakteristična za letnji period. Najviše tišina (dana bez vetra) ustanovljeno je tokom leta, a

najmanje u proleće. Najveće brzine vetrova izmerene su tokom zime i proleća (Ducić i Radovanović, 2005).

1.3.3. Reljef

Teritoriju Srbije karakteriše heterogenost po pitanju reljefa, ali se u makroreljefu mogu izdvojiti dve tektonske celine: panonski basen (ravničarski regioni Panonske nizije) i brdsko-planinska oblast centralnog područja zemlje (Marković, 1980). Panonski basen čine aluvijalne ravni i rečne terase duž velikih reka (Dunava i Tise), lesne zaravni nadmorske visine od 100 do 140 m (Banatska, Titelska, Telečka i Sremska) i brdsko-planinska uzvišenja, odnosno ostrvske planine (Fruška Gora i Vršачke planine). Brdsko-planinsku oblast centralnog područja zemlje čini pet planinskih masiva različite starosti: Rodopske planine (delovi Rodopskog sistema u severnoj, centralnoj i južnoj Srbiji koji su tokom tercijara izlomljeni na gromadne planine i kotline), Karpatske planine (mlađe venačne planine čiji južni venci dopiru do severoistočne Srbije i nastavljaju se na planine Balkanskog Sistema), Balkanski planinski sistem (mlađe venačne planine u istočnom i jugoistočnom delu Srbije), Dinarske planine (mlađe venačne planine Crne Gore i dela Metohije koji zauzimaju Prokletije sa ograncima zapadne Srbije, Starog Vlaha i Raške oblasti) i Skardo-pindska planinska masa (mlađe venačne planine koje obuhvataju Šarplaninu sa njenim ograncima, Koritnik i Paštrik na Kosovu i Metohiji).

1.3.4. Hidrološke karakteristike

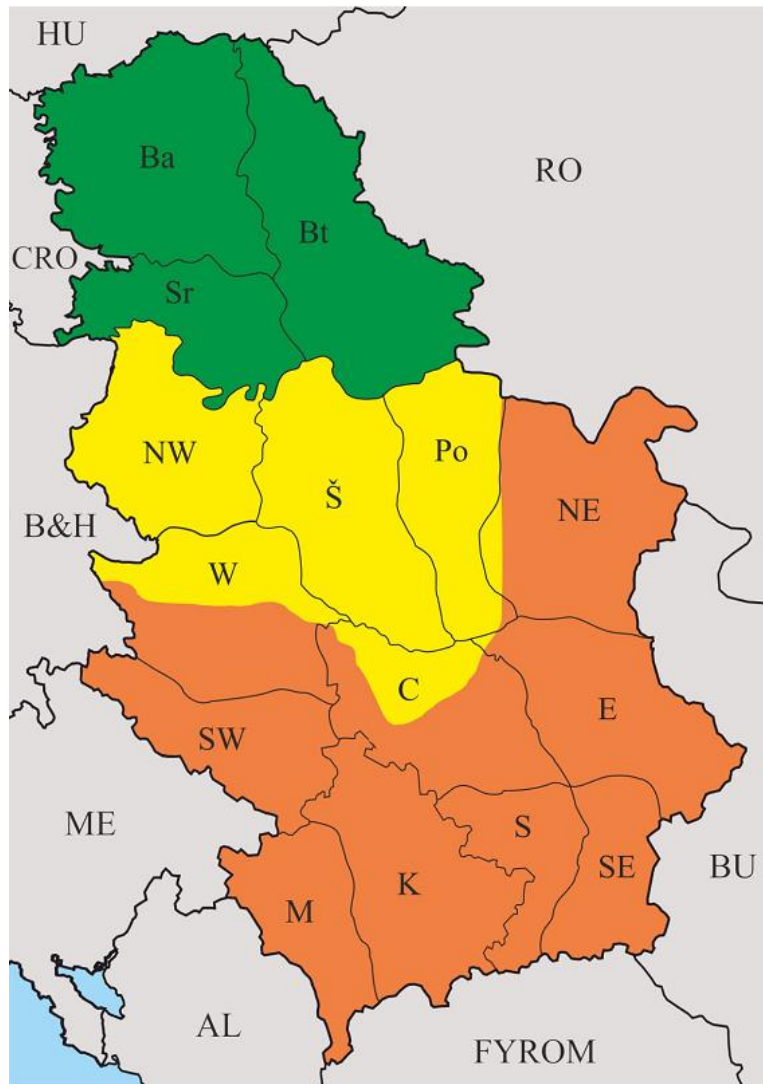
Na teritoriji Srbije, tekuće kopnene vode podeljene su u tri sliva: Crnomorski, Jadranski i Egejski (Stevanović i Vasić, 1995; Paunović, 2016). Crnomorski, kao najveći sliv na teritoriji Srbije (81 261 km²), čini hidrografska mreža Dunava (588 km) i njenih pritoka (Sava, Tisa, Begej, Tamiš, Velika Morava, Timok, Drina i veći broj manjih pritoka). Jadranskom slivu (4 500 km²) pripada hidrografska mreža Belog Drima, odnosno tekuće vode Šarsko-pinskog planinskog masiva i Metohije. Najmanji, Egejski sliv (2 650 km²) obuhvata reke Lepenac, Pčinju i Dragovišticu. Kada su u pitanju stajaće vode, u Srbiji

dominiraju veštačka jezera od kojih je najveće Đerdapsko (178 km²), potom Vlasinsko (16 km²), Perućac (12.4 km²) i Gazivode (11.9 km²). Od prirodnih jezera najveća su Belo (5.4 km²), Paličko (4.6 km²) i Ludoško (3.3 km²), a od bara Obedska i Carska. Pored jezera i bara, stajaćim vodama Srbije pripadaju močvare i ritovi (Petrovaradinski, Gardinovački, Pančevački), kao i tresave (Vlasinska, Daićka, Crvena bara).

1.3.5. Visinske oblasti i biogeografski regioni

Na osnovu visinskih profila, teritorija Srbije je podeljena na tri oblasti: panonsku, peripanonsku i planinsko-kotlinsku (Slika 3) (Marković, 1980; Tomović i sar., 2015). Panonska oblast zauzima deo Panonske nizije u severnom, ravničarskom delu Srbije (Vojvodini), nadmorske visine od 0 do 200 m. Peripanonska oblast obuhvata ravničarske i brdske delove peripanonske Srbije (Posavinu, Podrinje, Šumadiju, Pomoravlje, Stig i Braničevo), odnosno peripanonsku niziju i pobrđa na južnim obalama Save i Dunava i oko doline Velike Morave, nadmorske visine od 200 do 600 m. Planinsko-kotlinsku oblast čine Dinarski, Šarsko-pindski, Rodopski i Karpatsko-balkanski planinski venci, međusobno ispresecani rečnim dolinama u istočnoj, zapadnoj i južnoj Srbiji, nadmorske visine od 600 do 2 650 m. Panonsku oblast, odnosno ravničarski deo Srbije, odlikuje kontinentalni tip klime sa oštrim i hladnim zimama i suvim, toplim letima. Umereno-kontinentalna klima je tipična za peripanonsku oblast, odnosno područje pobrđa, dok veći deo planinsko-kotlinske oblasti, odnosno područja iznad 800 m nadmorske visine odlikuje planinska klima. Iako je ova podela bazirana na prvenstveno fizičko-geografskim karakteristikama, osnovne geografske oblasti, sa određenim rasporedom biotopa, oslikavaju i ekološke i predeone celine (Paunović, 2016), na osnovu kojih se relativno jasno diferenciraju specifičnosti kako flore (Stevanović, 1992; Stevanović i sar., 1995), tako i faune sisara (Savić i sar., 1995).

Takođe, na teritoriji Srbije se može razlikovati i 15 fizičko-geografskih (Marković, 1980), odnosno biogeografskih (Stevanović, 1992; Tomović i sar., 2015) regiona: Bačka, Banat, Srem, Pomoravlje, Šumadija, severozapadna Srbija, zapadna Srbija, jugozapadna Srbija, centralna Srbija, istočna Srbija, severoistočna Srbija, jugoistočna Srbija, južna Srbija, Kosovo i Metohija (Slika 3).



Slika 3. Visinske oblasti i biogeografski regioni Srbije. Visinske oblasti: zeleno – panonska, žuto – peripanonska, narandžasto – planinsko-kotlinska. Biogeografski regioni: Ba – Bačka, Bt – Banat, Sr – Srem, Po – Pomoravlje, Š – Šumadija, NW – severozapadna Srbija, W – zapadna Srbija, SW – jugozapadna Srbija, C – centralna Srbija, E – istočna Srbija, NE – severoistočna Srbija, SE – jugoistočna Srbija, S- južna Srbija, K – Kosovo, M – Metohija. Izvor: Tomović i sar. (2015).

1.3.6. Agrarne površine

Poljoprivredno zemljište se definiše kao proizvodno i ekonomski najvažnija kategorija zemljišta kao prirodnog bogatstva. Obradive poljoprivredne površine (okućnice, oranice i bašte, stalni zasadi i livade) se obrađuju i koriste za dobijanje biljnih i stočarskih proizvoda, a neobradive poljoprivredne površine (pašnjaci, ribnjaci, trstici i bare) koriste se za ispašu stoke, proizvodnju ribe i sakupljanje biljnih i animalnih proizvoda (Ševarlić, 2015). Prema definiciji Yom-Tov i sar. (2007), agrarna površina predstavlja oblast u kojoj je više od 50% teritorije obuhvaćeno uzgojem biljnih kultura i domaćih životinja.

Ukupna površina poljoprivrednog zemljišta u Republici Srbiji iznosi 3 861 447 ha, što predstavlja 49.8% njene teritorije. U svojoj studiji koja razmatra poljoprivredu i poljoprivredno zemljište u Republici Srbiji, a na osnovu Popisa poljoprivrede 2012. godine, Ševarlić (2015) analizira tzv. raspoloživo zemljište prema kategorijama i načinu korišćenja. Naime, raspoloživo zemljište predstavlja zbir površina koje čine: korišćeno poljoprivredno zemljište (okućnice, oranice i bašte, voćnjaci, vinogradi, rasadnici i ostali stalni zasadi, livade i pašnjaci), nekorišćeno poljoprivredno zemljište, površine pod šumom i ostalo zemljište (zemljište pod kućama, zgradama, travnjacima, ribnjaci, trstici, bare i neplodno zemljište). Zastupljenost ukupnog poljoprivrednog zemljišta (korišćenog i nekorišćenog) u ukupnoj teritoriji pojedinih regiona Srbije varira od svega 33.4% u regionu Južne i Istočne Srbije, preko 43.6% u regionu Šumadije i Zapadne Srbije, 45.9% u regionu Beograda, do 77.8% u regionu Vojvodine (Ševarlić, 2015).

1.4. Geometrijska morfometrija

Morfometrija, kao oblast morfologije, se bavi proučavanjima veličine i oblika morfoloških celina upotrebom statističkih metoda na osnovu podataka dobijenih merenjima (Rohlf, 1990). Unutar morfometrije mogu se razlikovati dva pristupa: tradicionalna (linearna) i geometrijska morfometrija. Tradicionalna morfometrija, kao stariji pristup, zasniva se na analizi lineranih distanci između specifičnih tačaka, njihovih odnosa i uglova koje zaklapaju (Oxnard, 1978; Reyment, 1996), dok je za geometrijsku morfometriju karakteristična analiza čitavih konstelacija specifičnih tačaka u dve ili tri ravni prostora (Rohlf, 2000; Adams i sar., 2004, 2013). Iako su oba morfometrijska pristupa podjednako primenljiva, problem definisanja dimenzija, redundantnost, problematika razdvajanja varijabilnosti oblika od varijabilnosti u veličini i nemogućnost vizuelnog prikaza varijabilnosti oblika svakako su nedostaci tradicionalnog morfometrijskog pristupa koji su razvojem geometrijske morfometrije prevaziđeni (Ivanović i Kalezić, 2009). Kao "oruđe" u studijama morfološke varijabilnosti, morfometrija (i tradicionalna i geometrijska) predstavlja spoj kvantifikovanih morfoloških podataka i niza statističkih multivarijantnih analiza za obradu tih podataka. Upravo kvantifikacija veličine i oblika morfoloških celina predstavlja osnovu za proučavanje niza bioloških fenomena koji su predmet najrazličitijih studija od najstarijih taksonomskih i ekoloških, preko genetičkih, do evolucionih istraživanja i studija evolucione biologije razvića kao najmlađih.

U geometrijskoj morfometriji, meru veličine date morfološke celine predstavlja veličina centroida (engl. *centroid size*, CS) koja se definiše kao mera disperzije specifičnih tačaka od središta date konstelacije, a izračunava se kao kvadratni koren sume kvadriranih rastojanja specifičnih tačaka od središta date konstelacije (Bookstein, 1991). Vrednost veličine centroida direktno zavisi od broja i rasporeda specifičnih tačaka zbog čega je smisleno porediti veličine centroida izračunate na osnovu identičnih konstelacija specifičnih tačaka. U geometrijskoj morfometriji, oblik morfološke celine se definiše kao sveukupnost geometrijske informacije koja ostaje nakon eliminisanja efekata veličine, položaja i orijentacije (Kendall, 1977; Dryden i Mardia, 1998; Klingenberg i Monteiro, 2005). Izdvajanje varijabli oblika postiže se primenom Generalizovane Prokrustove Analize

(engl. *Generalized Procrustes Analysis*, GPA), odnosno tzv. Prokrustovom superimpozicijom tokom koje se vrši skaliranje, translacija i rotacija konstelacija specifičnih tačaka i eliminišu razlike u njihovoj veličini, položaju i orijentaciji (Rohlf i Slice, 1990; Dryden i Mardia, 1998; Rohlf, 1999). Prokrustove koordinate, dobijene nakon Prokrustove superimpozicije, predstavljaju varijable oblika i polazni su podaci za dalje multivarijantne statističke analize varijabilnosti oblika. Takođe, Prokrustove koordinate nose informacije o ukupnoj varijabilnosti oblika koja uključuje alometrijsku (promene oblika kao rezultat razlika u veličini) i nealometrijsku komponentu (promene oblika kao rezultat delovanja svih ostalih faktora izuzev alometrije). Prokrustova distanca, kao linearna mera distance između konstelacija koje se porede, upotrebljava se u geometrijskoj morfometriji kao osnovna mera razlika u obliku (Bookstein, 1991).

Kao što je već spomenuto, geometrijska morfometrija pruža mogućnost nezavisnog analiziranja varijabilnosti veličine i oblika morfoloških celina primenom uni i multivarijantnih statističkih metoda, kao i mogućnost vizuelnog predstavljanja varijabilnosti oblika. Iako postoji više načina vizuelnog prikaza promena oblika u geometrijskoj morfometriji (Klingenberg, 2013), najčešće se koriste TPS deformacione mreže. Njihova upotreba se zasnova na metafori korišćenja tzv. idealno tanke beskonačne metalne ploče (engl. *Thin Plate Spline*, TPS) koja se nalazi između konstelacija specifičnih tačaka koje se porede i koja će se deformisati (istezati ili skraćivati) kako bi se odgovarajuće specifične tačke ovih dvaju konstelacija poklopile. Značajna prednost geometrijske u odnosu na tradicionalnu morfometriju je i mogućnost detektovanja i grafičkog predstavljanja čak i minimalnih promena oblika morfoloških celina (Klingenberg, 2002), što ovom pristupu daje prednost u uočavanju morfoloških specifičnosti i razlika i na malim geografskim skalama.

U okviru klase sisara, geometrijska morfometrija najveću primenu nalazi unutar reda glodara. Iako su metode geometrijske morfometrije sve prisutnije i u različitim biološkim studijama predstavnika reda Carnivora i porodice Canidae (Goswami, 2006a,b; Drake i Klingenberg, 2008, 2010; Meloro i sar., 2008; 2011; Schutz i sar., 2009; Slater i sar. 2009; Drake, 2011; Meloro i O'Higgins, 2011; Figueirido i sar., 2013; Martín-Serra i sar., 2014; Schmitt i Wallace, 2014; Drake i sar., 2015; Jones i sar., 2015), na nivou

pojedinačnih taksona *Canis aureus* i *Vulpes vulpes* dosadašnja istraživanja morfološke varijabilnosti bazirana su skoro isključivo na upotrebi tradicionalne morfometrije.

1.5. Glaveni skelet kao model sistem

Glaveni skelet sisara sačinjen je od kranijuma i mandibule (donje vilice) koji kao model sistemi imaju široku primenu u analizama morfološke varijabilnosti. Glaveni skelet ima značajnu ulogu u velikom broju funkcija kao što su potpora i zaštita mozgu i čulnim organima, ishrana, respiracija, vokalizacija, a u nekim slučajevima i uloga u kretanju i socijalnim aktivnostima. Raznolikost glavenog skeleta uslovljena je u velikoj meri karakteristikama ishrane, s obzirom na njegovu ulogu u pribavljanju, obradi i ingestiji hrane (Smith, 1993). Veliku ulogu u procesima ingestije i mehaničke obrade hrane ima mandibula, koja je i jedina pokretna komponenta na glavenom skeletu sisara (Russell i Thomason, 1993).

Kranijum sisara podeljen je na dva funkcionalna regiona: orofacijalni i neurokranijalni. Orofacijalni region obuhvata skeletne elemente koji okružuju nazalne, oralne i faringijalne kapsule. Neurokranijalni region čine skeletni elementi baze i krova lobanje koji okružuju mozak. U okviru orofacijalnog regiona mogu se izdvojiti facijalna i temporalna komponenta, dok se neurokranijalni region može podeliti na bazikranijalnu komponentu i komponentu krova lobanje (Willmore i sar., 2006). Na ventralnom kranijumu moguće je izdvojiti tri funkcionalna regiona: prednji facijalni (uloga u ishrani i potpori dela čulnih organa), bočni temporalni (uloga u ishrani, mastikatorna uloga) i zadnji bazikranijalni (potpora i zaštita mozgu i delu čulnih organa). Na dorzalnom kranijumu se takođe mogu razlikovati tri funkcionalna regiona (prednji facijalni, bočni temporalni i zadnji region krova lobanje), dok se iz lateralne perspektive kranijuma uočavaju sve četiri funkcionalne komponente (facijalna, temporalna, bazikranijalna i komponenta krova lobanje) (Moss, 1968; Cheverud, 1982b; Willmore i sar., 2006). Facijalni i temporalni region vode poreklo od ćelija nervne kreste, dok su krov lobanje i bazikranijalni region mezodermalnog porekla. Hormonalna regulacija, kao i rast pridruženih tkiva (moždano, mišićnog i dentalnog) u velikoj meri imaju uticaj na izgled i niz funkcija glavenog skeleta,

kao i na njegov rast i diferencijaciju (Moss, 1973; Herring i Lakars, 1981; Moore, 1981; Atchley i sar., 1984).

Kao i kranijum, i mandibula sisara predstavlja funkcionalno i razvojno složenu skeletnu strukturu. Prednji region mandibule (*corpus mandibulae*) daje potporu zubima, dok zadnji region (*ramus mandibulae*) artikuliše sa ostatkom lobanje i za njega se vezuju mišići bitni za pokretanje donje vilice. Prednji region mandibule čine alveolusi zuba, dok se na zadnjem regionu izdvaja centralni mezeterični deo i tri nastavka: koronoidni, kondilarni i angularni (Atchley i Hall, 1991; Atchley, 1993). Svi delovi mandibule poreklom su od ćelija nervne kreste koje tokom embrionalnog razvića migriraju u oblast prvog mandibularnog luka nakon čega formiraju tzv. mezenhimalne grupacije. Rastom, diferencijacijom i morfogenezom ćelija mezenhimalnih grupacija formiraju se različite komponente mandibule.

2. CILJEVI STUDIJE

Predmet ovog istraživanja je geometrijsko-morfometrijska analiza varijabilnosti veličine i oblika glavenog skeleta (kranijuma iz ventralne, dorzalne i lateralne perspektive i mandibule) šakala (*Canis aureus*) i lisice (*Vulpes vulpes*) sa teritorije Srbije, prvenstveno u kontekstu biogeografske varijabilnosti, ali i sa aspekta polnog dimorfizma i alometrije.

Za obe analizirane vrste definisana su tri osnovna cilja istraživanja:

1. Utvrditi razlike u veličini i obliku kranijuma i mandibule između jedinki različitih biogeografskih oblasti na teritoriji Srbije, kao i specifične biogeografske obrasce varijabilnosti veličine i oblika analiziranih morfoloških struktura.
2. Detektovati razlike u veličini i obliku kranijuma i mandibule između polova, proceniti nivoe polnog dimorfizma u veličini i obliku i opisati obrasce polnog dimorfizma u obliku.
3. Testirati uticaj alometrije na biogeografske obrasce varijabilnosti oblika kranijuma i mandibule, kao i postojanje alometrijske komponente polnog dimorfizma u obliku analiziranih morfoloških struktura.

3. MATERIJAL I METODE

3.1. Biogeografske oblasti

Za potrebe analiza biogeografskih aspekata varijabilnosti glavenog skeleta šakala i lisice sa područja Srbije korišćena je podela Srbije (Slika 3) na tri visinske oblasti i 15 biogeografskih regiona (Marković, 1980; Stevanović, 1992; Tomović i sar., 2015). Visinske oblasti predstavljaju kontinuirane orogeografske celine koje su definisane prvenstveno rasponom nadmorskih visina: panonska (0-200 mnv), peripanonska (200-600 mnv) i planinsko-kotlinska (600-2650 mnv). Istovremeno, navedene visinske oblasti oslikavaju dva velika kontinentalna (zono)bioma prisutna na prostoru Srbije (stepe u panonskoj oblasti i mešovite lišćarsko-četinarske šume u planinsko-kotlinskoj oblasti), kao i njihovu prelaznu zonu (peripanonska oblast) kao mozaičnost specifičnih ili široko rasprostranjenih lokalnih biotopa (Matvejev i Puncer, 1989).

Kao što je u uvodnom delu rečeno, areal šakala u poslednjih nekoliko decenija bio je veoma dinamičan. Poslednjih tri do četiri decenije vrsta se intezivno širila i rekolonizovala veći deo teritorije Srbije (Milenković i Paunović, 2003). Ne samo da su šakali krajem XX veka ponovo naselili prostore na kojima su istorijski beleženi, već su se proširili i na prostore za koje ne postoje literaturni podaci o njihovom prisustvu u bližoj ili daljoj prošlosti. Povećanje brojnosti šakala i širenje njegovog areala u Srbiji dešavalo se utvrđenim koridorima: dolinom Morave, Timoka, Save, Tise, kao i reke Drine (Ćirović i sar., 2008). Upravo stalan porast brojnosti i utvrđeni pravci širenja, kao specifičnosti šakala sa područja Srbije, predstavljaju činjenice koje podržavaju izvesne kritičke osvrte na primene dosadašnjih faunističkih i biogeografskih podela kao univerzalnih u studijama različitih elemenata faune Srbije (Ćetković, 1997, Paunović, 2016) i potrebu za izvesnim praktičnim pristupom ili modifikacijama koje moraju uvažiti specifičnosti populacija analiziranih taksona ili faune u celini (Paunović, 2016).

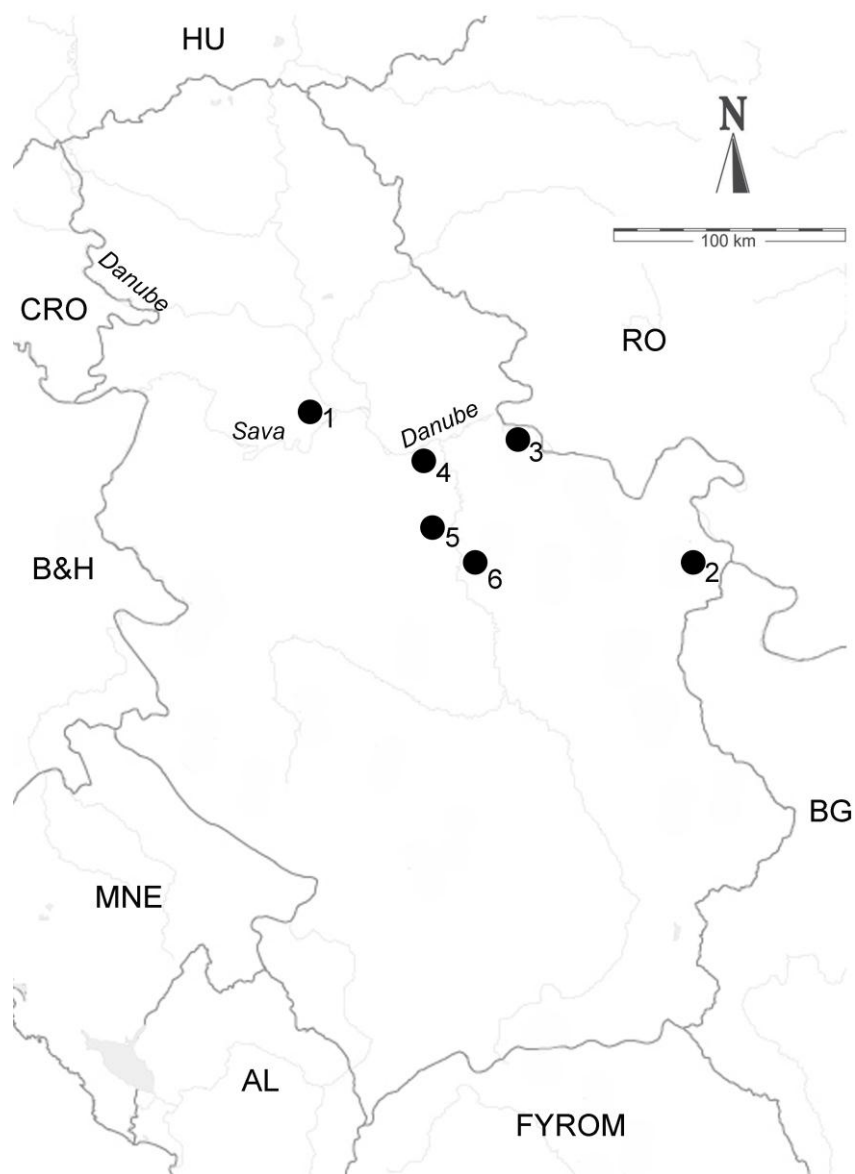
U vreme izrade ove doktorske disertacije šakali nisu bili prisutni u zapadnim i jugozapadnim delovima Srbije koji pripadaju planinsko-kotlinskoj oblasti. Stoga je materijal (lobanje) prikupljen samo iz istočnih delova planinsko-kotlinske oblasti.

Uzimajući u obzir dinamične promene areala i pravce širenja populacija šakala u Srbiji duž rečnih tokova i njihovih dolina (Ćirović i sar., 2008), čitavo područje donjeg toka Dunava na teritoriji Srbije (od ušća Peka pa do granice sa Bugarskom) i njegovih pritoka je uzeto kao deo planinsko-kotlinske oblasti. Stoga su lokaliteti sa područja čitave istočne Srbije grupisani u okviru ove oblasti. Šakali koji su se širili duž toka Morave pripadaju peripanonskoj oblasti zbog čega su lokaliteti iz centralne Srbije objedinjeni u okviru ove oblasti. Svi lokaliteti sa područja Vojvodine pripadaju panonskoj oblasti u okviru koje su i grupisani. Na ovaj način, uvažavajući specifičnosti brzih promena distribucije i pravaca širenja njegovih populacija, a za potrebe analiza biogeografskih aspekata morfološke varijabilnosti šakala sa područja Srbije, definisane su tri osnovne biogeografske oblasti: panonska (Vojvodina), planinsko-kotlinska (istočna Srbija) i peripanonska (centralna Srbija).

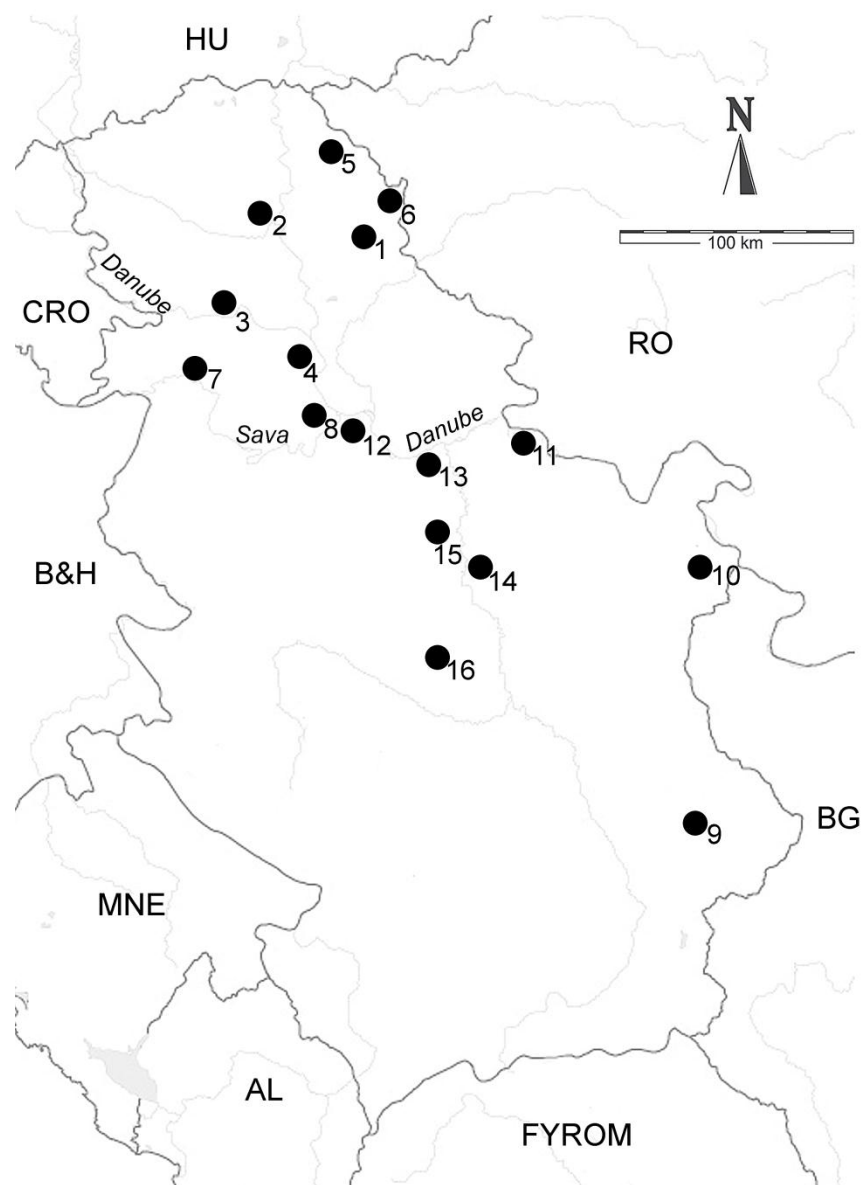
Isti obrazac po kome su lokaliteti šakala grupisani u biogeografske oblasti (Tabela 1, Slika 4) primenjen je i za analize biogeografskih aspekata morfološke varijabilnosti lisice sa područja Srbije (Tabela 2, Slika 5). Na taj način je bilo moguće komparativno pratiti ekogeografske efekte na obrasce morfološke varijabilnosti obe vrste koje su u prostornom smislu u simpatriji, a u ekološkom u kompeticiji. Sa vremenskog aspekta, lisica je oduvek naseljavala sve biogeografske regione sa područja Srbije, dok se šakal u ne tako davnoj prošlosti ponovo pojavio na njima. Takođe, veći geografski opseg analiziranih lokaliteta lisice (Slika 5) omogućio je i dodatnu analizu njene morfološke varijabilnosti duž gradijenata geografske širine i dužine, što za šakala, usled manjeg geografskog opsega analiziranih lokaliteta (Slika 4), nije bilo moguće uraditi. Zbog male veličine uzorka subadultnih i adultnih jedinki iz Vojvodine (Tabela 1) nije se mogla ispitati ni potencijalna veza između morfološke varijabilnosti šakala i različitog udela agrarnih površina unutar analiziranih biogeografskih oblasti.

3.2. Materijal i opis uzorka

Analizirano je ukupno 326 kranijuma i 324 mandibule šakala, odnosno 205 kranijuma i 197 mandibula lisice, sa različitih lokaliteta iz tri biogeografske oblasti Srbije: panonske (lokaliteti sa područja Vojvodine), planinsko-kotlinske (lokaliteti iz istočne Srbije) i peripanonske (lokaliteti iz centralne Srbije) (Slika 4, Slika 5). Svi primerci deo su osteološke zbirke Katedre za ekologiju i geografiju životinja Biološkog fakulteta Univerziteta u Beogradu. U saradnji sa lovačkim društvima materijal je prikupljan u okviru redovnog odstrela šakala (period od 2000-2011. godine) i lisica (period od 1992-2011. godine). Nakon dekapitacije životinja, sa glava je odstranjena koža i veći deo mišićne mase. Ovako pripremljene lobanje su potom čišćene pomoću nekrofagnih insekata iz porodice Dermestidae (*Dermestes* spp.) nakon čega su potapanjem 24 sata u 7-10% rastvor vodonik peroksida (H₂O₂) dezinfikovane i izbeljene (Savić, 1976). Analizama su obuhvaćene subadultne i adultne jedinke. Pored datuma odstrela, uzrasne kategorije određivane su i na osnovu stepena osifikacije kranijalnih sutura, zigomatične širine lobanje i istrošenosti zuba kod šakala (Lombaard, 1971; Gipson i sar., 2000), odnosno i na osnovu stepena osifikacije kranijalnih sutura, razvoja sagitalne kreste i istrošenosti zuba kod lisice (Harris, 1978; Ansorge, 1994; Roulichova i Anděra, 2007). Detaljan opis i pregled uzoraka obe vrste dat je u tabelama (Tabela 1, Tabela 2).



Slika 4. Geografska distribucija analiziranih populacija (lokaliteta) šakala (*Canis aureus* L.) sa područja Srbije: Vojvodina (1 – Surčin), istočna Srbija (2 – Negotin, 3 – Veliko Gradište), centralna Srbija (4 – Smederevo, 5 – Velika Plana 6 – Svilajnac).



Slika 5. Geografska distribucija analiziranih populacija (lokaliteta) lisice (*Vulpes vulpes* L.) sa područja Srbije: Vojvodina (1 – Banatski Dvor, 2 – Bečej, 3 – Futog, 4 – Inđija, 5 – Mokrin, 6 – Radojevo, 7 – Sremska Mitrovica, 8 – Surčin), istočna Srbija (9 – Bela Palanka, 10 – Negotin, 11 – Veliko Gradište), centralna Srbija (12 – Beograd, 13 – Smederevo, 14 – Svilajnac, 15 – Velika Plana, 16 – Županjevac). Izvor: Jojić i sar. (2017).

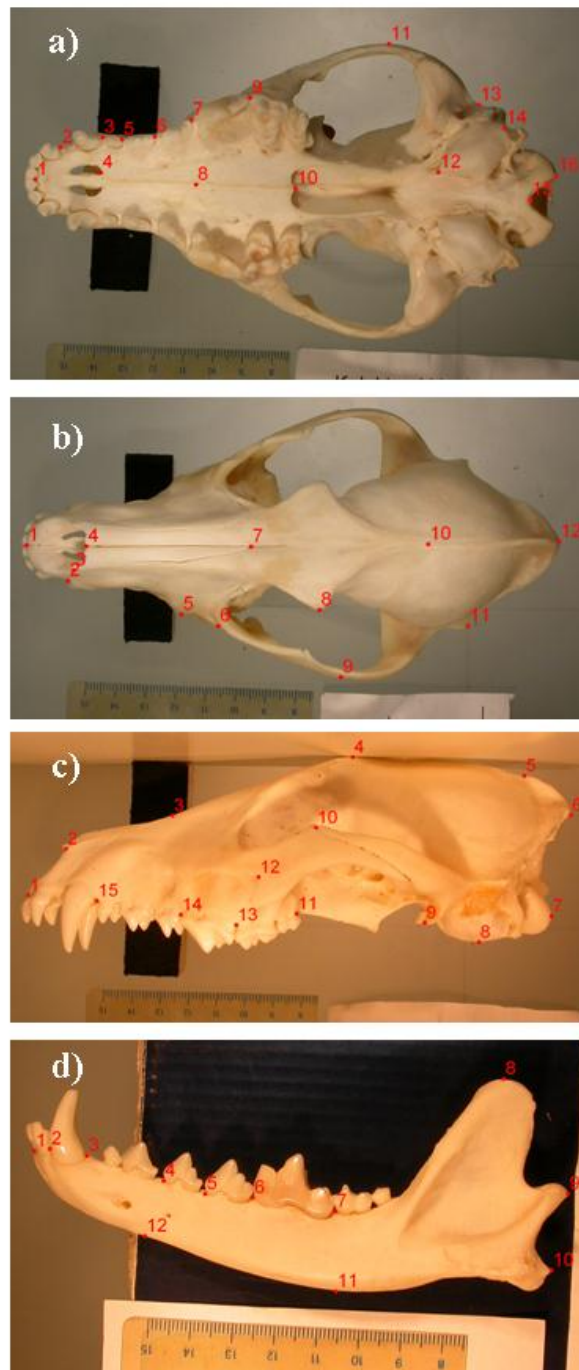
Tabela 1. Detaljan opis analiziranog uzorka šakala (*Canis aureus* L.).

Uzrasna kategorija	Lokalitet	Biogeografska oblast	Ženke	Mušjaci	Ukupno
Subadulti	1 – Surčin	Vojvodina	4	1	5
	2 – Negotin	istočna Srbija	2	3	5
	3 – Veliko Gradište		39	15	54
	4 – Smederevo	centralna Srbija	13	4	17
	5 – Velika Plana		1	3	4
	6 – Svilajnac		6	2	8
Adulti	1 – Surčin	Vojvodina	8	16	24
	2 – Negotin	istočna Srbija	3	12	15
	3 – Veliko Gradište		29	44	73
	4 – Smederevo	centralna Srbija	20	43	63
	5 – Velika Plana		8	18	26
	6 – Svilajnac		12	20	32

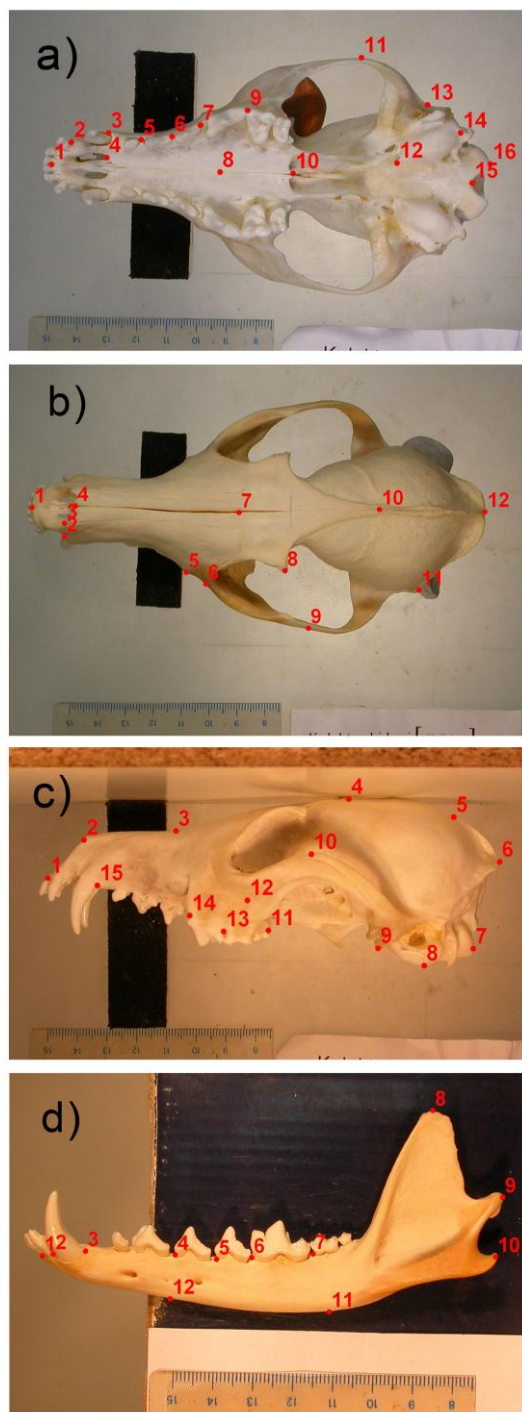
Tabela 2. Detaljan opis analiziranog uzorka lisice (*Vulpes vulpes* L.).

Uzrasna kategorija	Lokalitet	Biogeografska oblast	Ženke	Mužjaci	Ukupno
Subadulti	1 – Banatski Dvor	Vojvodina	2	2	4
	2 – Bečej		1	1	2
	3 – Futog		0	0	0
	4 – Inđija		3	1	4
	5 – Mokrin		2	5	7
	6 – Radojevo		1	1	2
	7 – Sremska Mitrovica		0	2	2
	8 – Surčin		13	5	18
	9 – Bela Palanka	istočna Srbija	0	0	0
	10 – Negotin		0	1	1
	11 – Veliko Gradište		4	1	5
	12 – Beograd	centralna Srbija	1	0	1
	13 – Smederevo		2	1	3
	14 – Svilajnac		4	0	4
	15 – Velika Plana		2	1	3
	16 – Županjevac		1	1	2
Adulti	1 – Banatski Dvor	Vojvodina	1	11	12
	2 – Bečej		2	2	4
	3 – Futog		2	1	3
	4 – Inđija		1	0	1
	5 – Mokrin		1	11	12
	6 – Radojevo		3	8	11
	7 – Sremska Mitrovica		0	4	4
	8 – Surčin		13	34	47
	9 – Bela Palanka	istočna Srbija	1	2	3
	10 – Negotin		2	6	8
	11 – Veliko Gradište		1	10	11
	12 – Beograd	centralna Srbija	0	5	5
	13 – Smederevo		0	7	7
	14 – Svilajnac		1	6	7
	15 – Velika Plana		3	6	9
	16 – Županjevac		2	1	3

Kranijumi su fotografisani u ventralnoj, dorzalnoj i lateralnoj perspektivi, a mandibule u lateralnom položaju i labijalnoj perspektivi digitalnim fotoaparatom Nikon COOLPIX 4500 u rezoluciji 2272 x 1520 piksela. Svi objekti bili su pod konstantnim uslovima tokom fotografisanja. Kranijumi su fiksirani pomoću plastelina čime je umanjena mogućnost greške pri njihovom postavljanju i fotografisanju. Lobanje i donje vilice su fotografisane zajedno sa lenjirom. Upotrebom programa TpsDig (Rohlf, 2015a,b) pozicionirane su dvodimenzionalne specifične tačke: 16 na ventralnom kranijumu, 12 na dorzalnom kranijumu i na mandibuli i 15 na lateralnom kranijumu (Slika 6, Slika 7). Pored specifičnih tačaka postavljenih na desnu polovinu kranijuma i desnu mandibulu, po dve tačke su pozicionirane i na lenjiru. Većina tačaka pripada po Bukštajnu tipu I i II (Bookstein, 1991). Anatomske definicije specifičnih tačaka za obe vrste date su u Tabeli 3.



Slika 6. Raspored specifičnih tačaka na a) ventralnom kranijumu b) dorzalnom kranijumu c) lateralnom kranijumu i d) mandibuli šakala (*Canis aureus* L.). Izvor: Momčilović (2012).



Slika 7. Raspored specifičnih tačaka na a) ventralnom kranijumu b) dorzalnom kranijumu c) lateralnom kranijumu i d) mandibuli lisice (*Vulpes vulpes* L.). Izvor: Zelenika (2012).

Tabela 3. Anatomske definicije specifičnih tačaka na kranijumu i mandibuli šakala i lisice.

Ventralni kranijum		Dorzalni kranijum	
1	Sutura premaksilarnih kostiju (anteriorno)	1	Sutura premaksilarnih kostiju (anteriorno)
2	Posteriorna ivica alveolusa trećeg sekutića	2	Tačka preseka očnjaka i ivice dorzalnog kranijuma (anteriorno)
3	Posteriorna ivica alveolusa očnjaka	3	Ivica nazalne kosti (anteriorno)
4	Posteriorna ivica <i>foramen incisive</i>	4	Sutura nazalnih kostiju (anteriorno)
5	Posteriorna ivica alveolusa prvog premolara	5	Posteriorna ivica infraorbitalnog foramena
6	Posteriorna ivica alveolusa drugog premolara	6	Prednja ivica zigomatičnog luka
7	Posteriorna ivica alveolusa trećeg premolara	7	Sutura između nazalne i frontalne kosti
8	Sutura između maksilarne kosti i nepca (medijalno)	8	Vrh postorbitalnog nastavka
9	Posteriorna ivica alveolusa četvrtog premolara (razdirača)	9	Donji spoj jugalne i skvamozne kosti
10	Ivica nepca (medio-posteriorno)	10	Sutura između frontalne i parijetalne kosti
11	Lateralna najizraženija tačka zigomatičnog luka	11	Vrh zigomatičnog nastavka skvamozne kosti (posteriorno)
12	Spoj timpanične bule i bazisfenoidne kosti	12	Posteriorno najizraženija tačka okcipitalne kosti
13	Tačka preseka zigomatičnog luka sa bazikranijumom		
14	Posteriorno najizraženija tačka timpanične bule		
15	Anteriorna ivica <i>foramen magnum</i>		
16	Lateralna ivica potiljačnog gležnja		

Lateralni kranijum		Mandibula	
1	Sutura premaksilarnih kostiju (anteriorno)	1	Simfiza dentalnih kostiju (anteriorno)
2	Sutura nazalnih kostiju (anteriorno)	2	Anteriorna ivica alveolusa očnjaka
3	Sutura između nazalne kosti i nazalne grane premaksilarne kosti	3	Posteriorna ivica alveolusa očnjaka
4	Temporalni greben	4	Anteriorna ivica alveolusa trećeg premolara
5	Sutura između parijetalne i interparijetalne kosti	5	Anteriorna ivica alveolusa četvrtog premolara
6	Posteriorno najizraženija tačka interparijetalne kosti	6	Anteriorna ivica alveolusa prvog molara (razdirača)
7	Najisturenija tačka potiljačnog gležnja	7	Posteriorna ivica alveolusa prvog molara (razdirača)
8	Vrh timpanične bule	8	Vrh koronoidnog nastavka
9	Vrh zigomatičnog nastavka skvamozne kosti (anteriorno)	9	Vrh kondilarnog nastavka (posteriorno)
10	Gornji spoj jugalne i skvamozne kosti	10	Vrh angularnog nastavka (posteriorno)
11	Posteriorna ivica maksilarne kosti	11	Najispupčenija tačka ventralne strane mandibule (posteriorno)
12	Najisturenija tačka na spoju maksilarne i jugalne kosti (posteriorno)	12	Teme pravog ugla trougla određenog tačkama 4, 11 i 12
13	Posteriorna ivica alveolusa četvrtog premolara (razdirača)		
14	Posteriorna ivica alveolusa trećeg premolara		
15	Posteriorna ivica alveolusa očnjaka		

3.3. Geometrijska morfometrija i statističke analize

Metodama geometrijske morfometrije (Bookstein, 1991; Rohlf i Marcus, 1993; Dryden i Mardia, 1998) analizirana je varijabilnost u veličini i obliku za svaku vrstu i morfološku strukturu ponaosob.

3.3.1. Šakal

Analizama je obuhvaćeno 93 subadultne i 233 adultne jedinke šakala.

Primenom Generalizovane Prokrustove analize (GPA), odnosno Prokrustovom superimpozicijom konfiguracija specifičnih tačaka, eliminisane su razlike u njihovoj veličini, položaju i orijentaciji (Rohlf i Slice, 1990; Dryden i Mardia, 1998; Rohlf, 1999) i za svaku jedinku izdvojene veličina centroida (CS) kao varijabla veličine i Prokrustove koordinate kao varijable oblika.

Analizama varijanse testirani su uticaji efekata pola, uzrasta i njihove interakcije na promene u veličini i obliku analiziranih morfoloških struktura. Za ispitivanje razlika u veličini korišćena je univarijantna analiza varijanse (ANOVA) i post hoc Tukey test za neizbalansirane uzorke sa veličinom centroida (CS) kao zavisnom varijablom, dok je testiranje razlika u obliku vršeno multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA) sa Prokrustovim koordinatama kao zavisnim varijablama. Nakon što su utvrđene statistički značajne razlike u veličini i obliku analiziranih morfoloških struktura između različitih uzrasnih kategorija, dalje analize rađene su odvojeno na subadultnim i adultnim jedinkama.

Unutar grupe subadulta i adulta primenom istih statističkih analiza (ANOVA i MANOVA) testirani su uticaji faktora pola, biogeografske oblasti i njihove interakcije na varijabilnost veličine i oblika, a kao preliminarna analiza biogeografske varijabilnosti oblika korišćena je Analiza glavnih komponenti (engl. *Principal Component Analysis*, PCA). Promene oblika, opisane prvom (PC1) i drugom (PC2) glavnom komponentom, grafički su prikazane u vidu TPS deformacionih mreža. Zbog male veličine uzorka (5 subadultnih i 24 adultne jedinke) populacija šakala iz Vojvodine je isključena iz daljih

analiza biogeografske varijabilnosti, polnog dimorfizma i alometrije koje su rađene odvojeno na subadultnim i adultnim jedinkama centralne i istočne Srbije.

Primenom ANOVA i MANOVA statističkih analiza testirani su uticaji efekata pola, biogeografske oblasti i njihove interakcije na promene u veličini i obliku analiziranih morfoloških struktura. Na osnovu matrice Prokrustovih distanci formiran je UPGMA (engl. *unweighted pair-group method using arithmetic average*) fenogram. Prokrustove distance su izračunate između oblika konsenzus konfiguracija za ženke i mužjake iz svake biogeografske oblasti. Kanonijskom diskriminantnom analizom (engl. *Canonical Variate Analysis*, CVA) dobijene su kanonijske ose, duž kojih je bilo moguće utvrditi razdvajanje analiziranih grupa. Svaka kanonijska osa opisuje određeni procenat razlika među grupama. Prva kanonijska osa (CV1) nosi najveće razlike među srednjim vrednostima analiziranih grupa, dok je drugom kanonijskom osom (CV2) opisan manji procenat razlika među grupama. Promene oblika duž izdvojenih kanonijskih osa grafički su prikazane u vidu TPS deformacionih mreža.

Radi kvantifikovanja nivoa razlika u veličini analiziranih morfoloških struktura između polova izračunat je standardni indeks polnog dimorfizma u veličini (I_{SSD}). Vrednost ovog indeksa dobijena je na osnovu prosečnih vrednosti veličine centroida (CS) prema formuli $I_{SSD} = \text{prosečna vrednost veličine većeg pola (mužjaka)}/\text{prosečna vrednost veličine manjeg pola (ženki)}$. Statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini procenjena je post hoc Tukey testom za neizbalansirane uzorke. Nivo razlika u ukupnoj varijabilnosti oblika analiziranih morfoloških struktura između polova izražen je preko indeksa polnog dimorfizma u obliku (I_{SShD}). Vrednost ovog indeksa predstavlja vrednost Prokrustove distance dobijene između konsenzus konfiguracija mužjaka i ženki (Cardini i Elton, 2008; Ljubisavljević i sar., 2010; Porobić i sar., 2016; Jojić i sar., 2017). Statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u obliku procenjena je permutacionim testom sa 10 000 permutacija (Good, 1994; Edgington, 1995), nasuprot nultoj hipotezi da između polova nema značajnih razlika u obliku. Takođe, važno je istaći da je indeks polnog dimorfizma u obliku izražen na nivou ukupne varijabilnosti oblika koju čine alometrijska i nealometrijska komponenta. Za dobijanje indeksa polnog dimorfizma u obliku i procenu njegove

statističke značajnosti, kao i za grafički prikaz promena oblika između polova korišćena je Diskriminantna funkcijska analiza (engl. *Discriminant Function Analysis*, DFA).

Primenom multivarijantne analize kovarijanse (MANCOVA), koristeći Prokrustove koordinate kao zavisno promenljive, pol kao faktor i logaritmovanu vrednost veličine centroida (lnCS) kao kovarijablu, procenjeno je da li između polova postoje razlike u pogledu promena oblika uslovljenih promenama veličine, tj. da li su nagibi alometrijskih prava mužjaka i ženki homogeni. Prisustvo efekta alometrije, kao i procenat njenog udela u ukupnoj varijabilnosti oblika utvrđeno je multivarijantnom regresijom Prokrustovih koordinata na lnCS. Statistička značajnost efekta alometrije u ukupnoj varijabilnosti oblika procenjena je permutacionim testom sa 10 000 permutacija (Good, 1994; Edington, 1995), nasuprot nultoj hipotezi o postojanju izometrijskog rasta, tj. da između promena u veličini i promena u obliku ne postoji povezanost. U slučaju kada su između polova utvrđene razlike u pogledu promena oblika uslovljenih promenama veličine, prilikom multivarijantne regresije kao varijable oblika korišćene su Prokrustove koordinate dobijene Generalizovanom Prokrustovom analizom svakog pola posebno, a u suprotnom korišćene su Prokrustove koordinate dobijene iz GPA objedinjenih polova. Promene oblika uslovljene alometrijom vizuelno su prikazane pomoću TPS deformacionih mreža.

Za analize varijanse (ANOVA i MANOVA), kovarijanse (MANCOVA) i konstruisanje UPGMA fenograma korišćen je program Statistica 5, (StatSoft Inc., 1997), dok su sve ostale geometrijsko morfometrijske (GPA) i statističke analize (PCA, CVA, DFA i multivarijantna regresija) urađene upotrebom programa MorphoJ (Klingenberg, 2011).

3.3.2. Lisica

Analizama je obuhvaćeno 58 subadultnih i 147 adultnih jedinki lisice.

Generalizovanom Prokrustovom analizom (GPA) eliminisane su razlike u veličini, položaju i orijentaciji konfiguracija specifičnih tačaka (Rohlf i Slice, 1990; Dryden i Mardia, 1998; Rohlf, 1999) i za svaku jedinku izdvojene veličina centroida (CS) kao varijabla veličine i Prokrustove koordinate kao varijable oblika.

Analizama varijanse testirani su uticaji efekata pola, uzrasta i njihove interakcije na promene u veličini i obliku analiziranih morfoloških struktura. Za testiranje razlika u veličini korišena je univarijantna analiza varijanse (ANOVA) i post hoc Tukey test za neizbalansirane uzorke sa veličinom centroida (CS) kao zavisnom varijablom, dok su razlike u obliku ispitivane multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA) sa Prokrustovim koordinatama kao zavisnim varijablama. Nakon što za analizirane morfološke strukture nisu utvrđene statistički značajne razlike u veličini između različitih uzrasnih kategorija istog pola, kao ni u obliku između različitih uzrasnih kategorija, dalje analize rađene su na objedinjenim subadultnim i adultnim jedinkama.

Primenom ANOVA i MANOVA statističkih analiza testirani su uticaji efekata pola, biogeografske oblasti i njihove interakcije na promene u veličini i obliku analiziranih morfoloških struktura. Na osnovu matrice Prokrustovih distanci formiran je UPGMA fenogram. Prokrustove distance izračunate su između konsenzus konfiguracija jedinki iz svake biogeografske oblasti. Kanonijskom diskriminantnom analizom (CVA) dobijene su kanonijske ose, duž kojih je moguće uočiti razdvajanje analiziranih biogeografskih oblasti i odgovarajuće promene oblika grafički prikazati u vidu TPS deformacionih mreža.

Nivo razlika u veličini analiziranih morfoloških struktura između polova izračunat je preko standardnog indeksa polnog dimorfizma u veličini (I_{SSD}). Vrednost ovog indeksa dobijena je na osnovu prosečnih vrednosti veličine centroida (CS) prema formuli $I_{SSD} = \text{prosečna vrednost veličine većeg pola (mužjaka)}/\text{prosečna vrednost veličine manjeg pola (ženki)}$. Statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini procenjena je post hoc Tukey testom za neizbalansirane uzorke. Nivo razlika u ukupnoj (alometrijska + nealometrijska komponenta) varijabilnosti oblika analiziranih morfoloških struktura između

polova izražen je preko indeksa polnog dimorfizma u obliku (I_{SSHd}). Vrednost ovog indeksa predstavlja vrednost Prokrustove distance dobijene između konsenzus konfiguracija mužjaka i ženki (Cardini i Elton, 2008; Ljubisavljević i sar., 2010; Porobić i sar., 2016; Jojić i sar., 2017). Statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u obliku procenjena je permutacionim testom sa 10 000 permutacija (Good, 1994; Edgington, 1995), nasuprot nultoj hipotezi da između polova nema značajnih razlika u obliku. Razlike u ukupnoj varijabilnosti oblika analiziranih morfoloških struktura između polova ilustrovane su u vidu TPS deformacionih mreža. Za izračunavanje indeksa polnog dimorfizma u obliku, procenu njegove statističke značajnosti, kao i za grafički prikaz promena oblika između polova korišćena je Diskriminantna funkcijska analiza (DFA).

Multivarijantnom analizom kovarijanse (MANCOVA), koristeći Prokrustove koordinate kao zavisno promenljive, pol kao faktor i logaritmovanu vrednost veličine centroida (lnCS) kao kovarijablu, utvrđeno je da li između polova postoje razlike u nagibima alometrijskih prava. Uticaj alometrije na promene oblika i njen udeo u ukupnoj varijabilnosti oblika ispitan je multivarijantnom regresijom Prokrustovih koordinata na lnCS. Statistička značajnost efekta alometrije procenjena je permutacionim testom sa 10 000 permutacija (Good, 1994; Edgington, 1995), polazeći od nulte hipoteze da između promena u veličini i promena u obliku nema korelacije. Promene oblika uslovljene alometrijom vizuelno su prikazane pomoću TPS deformacionih mreža.

Dalje statističke analize rađene su odvojeno na ženkama i mužjacima.

Linearnom regresijom logaritmovane vrednosti veličine centroida (lnCS) na geografsku širinu i geografsku dužinu ispitivana je zavisnost promena veličine u odnosu na oba geografska parametra, dok je multiplom multivarijantnom regresijom varijabli oblika (Prokrustovih koordinata) na geografsku širinu i geografsku dužinu ispitivana zavisnost promena oblika u odnosu na oba geografska parametra (Cáceres i sar., 2014; Meloro i sar., 2014; Jojić i sar., 2017). Navedenim analizama utvrđen je procenat ukupne varijabilnosti veličine i oblika uslovljen razlikama u geografskoj širini i dužini. Takođe, permutacionim testom sa 10 000 permutacija procenjena je i statistička značajnost zavisnosti promena veličine i oblika u odnosu na oba geografska parametra, a u vidu TPS deformacionih mreža vizuelno predstavljen obrazac promena oblika duž gradijenata geografske širine i dužine.

Prema definiciji Yom-Tov i sar. (2007), agrarna površina predstavlja oblast u kojoj je više od 50% teritorije obuhvaćeno uzgojem biljnih kultura i domaćih životinja. Manje od 50% teritorije centralne i istočne Srbije, odnosno više od 50% teritorije Vojvodine je obuhvaćeno uzgojem biljnih kultura i domaćih životinja (Ševarlić, 2015). Zavisnost promena veličine i oblika u odnosu na udeo agrarnih površina testirana je regresijom logaritmovane vrednosti veličine centroida ($\ln CS$), odnosno varijabli oblika (Prokrustovih koordinata), na proporciju agrarnih površina kodiranih kao indikator (engl. *dummy*) varijable, 0 za centralnu i istočnu Srbiju i 1 za Vojvodinu (Jojić i sar., 2017). Navedenom analizom utvrđen je procenat ukupne varijabilnosti veličine i oblika uslovljen razlikama u proporciji agrarnih površina. Statistička značajnost uticaja udela agrarnih površina na varijabilnost veličine i oblika procenjena je permutacionim testom sa 10 000 permutacija (Good, 1994) polazeći od nulte hipoteze da između promena u veličini, odnosno u obliku, i proporcije agrarnih površina nema korelacije. Promene oblika uslovljene razlikama u udelu agrarnih površina vizuelno su predstavljene u vidu TPS deformacionih mreža.

Za analize varijanse (ANOVA i MANOVA), kovarijanse (MANCOVA) i konstruisanje UPGMA fenograma korišćen je program Statistica 5, (StatSoft Inc., 1997), dok su sve ostale geometrijsko morfometrijske (GPA) i statističke analize (CVA, DFA, linearna i multivarijantna regresija) urađene upotrebom programa MorphoJ (Klingenberg, 2011).

4. REZULTATI

4.1. Šakal

4.1.1. Ventralni kranijum

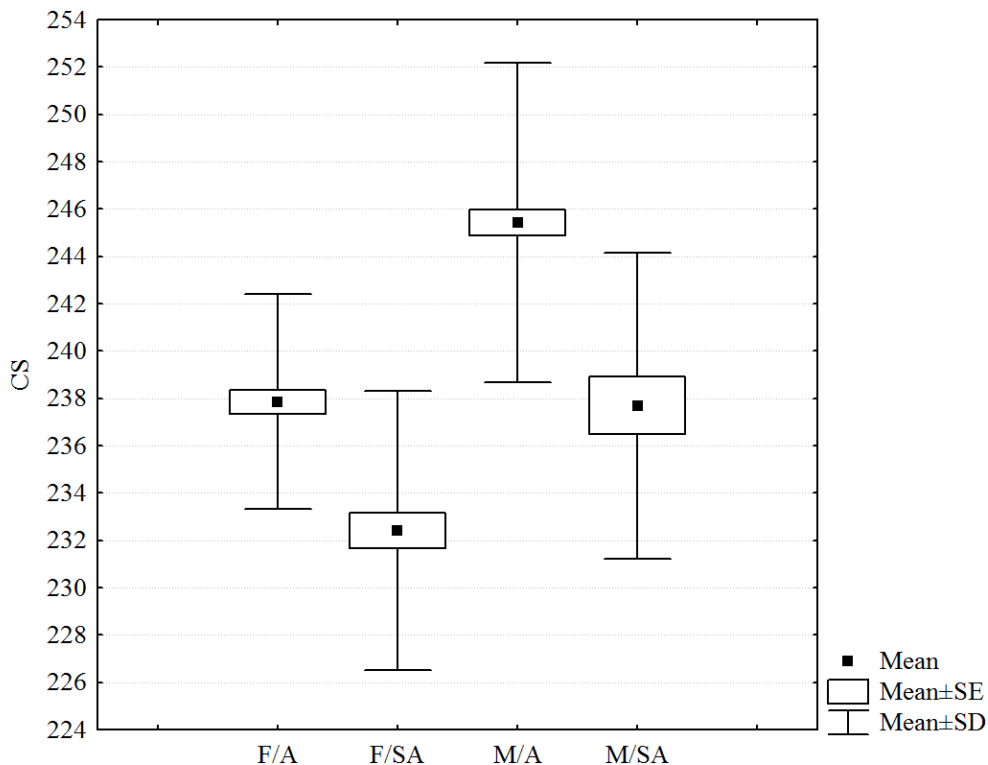
Analizirano je ukupno 325 ventralnih kranijuma.

Primenom Generalizovane Prokrustove analize (GPA) dobijene su varijable veličine i oblika ventralnog kranijuma, tj. za svaku jedinku je izračunata varijabla veličine (veličina centroida, CS) i izdvojene varijable oblika (32 Prokrustove koordinate).

Analiza varijanse (ANOVA) na nivou celog uzorka pokazala je statističku značajnost efekata pola i uzrasta na varijabilnost veličine ventralnog kranijuma, dok za efekat interakcije testiranih faktora nije dobijena statistički značajna vrednost (Tabela 4).

Tabela 4. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) ventralnog kranijuma šakala na nivou celog uzorka. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	2347.11	1	63.35	0.0000*
UZRAST	2457.89	1	66.34	0.0000*
POLxUZRAST	73.43	1	1.98	0.1602
Greška	11893.25	321		



Slika 8. Prosečne vrednosti (Mean), standardne greške (SE) i standardne devijacije (SD) veličine centroida (CS) ventralnog kranijuma ženki i mužjaka šakala različitih uzrasnih kategorija na nivou celog uzorka. F/A – adultne ženke, F/SA – subadultne ženke, M/A – adultni mužjaci, M/SA – subadultni mužjaci.

Na osnovu prosečnih vrednosti veličine centroida (CS) (Slika 8) utvrđeno je da se subadultne ženke odlikuju najmanjim ($CS_{mean} = 232.4139$), a adultni mužjaci najvećim ($CS_{mean} = 245.4159$) ventralnim kranijumima. Takođe, slične vrednosti prosečne veličine centroida dobijene su kod ženki adulta ($CS_{mean} = 237.8533$) i mužjaka subadulta ($CS_{mean} = 237.7034$) što je i potvrđeno Post hoc Tukey testom za neizbalansirane uzorke koji je pokazao statistički značajne razlike u srednjim vrednostima veličine centroida kod svih poređenja ($P < 0.01$), izuzev između adultnih ženki i subadultnih mužjaka ($P = 0.9997$).

Multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA) na nivou celog uzorka dobijene su statistički značajne vrednosti za faktore pola i uzrasta, dok je za interakciju testiranih faktora utvrđeno da ne utiče na varijabilnost oblika ventralnog kranijuma (Tabela 5).

Tabela 5. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika ventralnog kranijuma šakala na nivou celog uzorka. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.6859	28, 294	4.81	0.0000*
UZRAST	0.8319	28, 294	2.12	0.0011*
POLxUZRAST	0.9100	28, 294	1.04	0.4155

Nakon što su utvrđene statistički značajne razlike u veličini (Tabela 4, Slika 8) i obliku (Tabela 5) ventralnog kranijuma između različitih uzrasnih kategorija, dalje analize rađene su odvojeno na subadultnim i adultnim jedinkama.

Za subadultne jedinke, ANOVA nije pokazala značajnost nijednog od testiranih faktora (Tabela 6), dok je MANOVA utvrdila statistički značajne razlike u obliku ventralnog kranijuma jedinki iz različitih biogeografskih oblasti (Tabela 7). Za adultne jedinke, analizama varijanse (ANOVA i MANOVA) ustanovljene su statistički značajne razlike u veličini ventralnog kranijuma samo između mužjaka i ženki (Tabela 8), dok je za oblik ventralnog kranijuma utvrđeno da i pol i biogeografska oblast i njihova interakcija statistički značajno utiču na njegovu varijabilnost (Tabela 9).

Tabela 6. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) ventralnog kranijuma za subadultne jedinke šakala na nivou celog uzorka. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost.

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	139.68	1	3.70	0.0578
OBLAST	59.05	2	0.78	0.4610
POLxOBLAST	1.35	2	0.02	0.9823
Greška	3249.10	86		

Tabela 7. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika ventralnog kranijuma za nivou celog uzorka. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

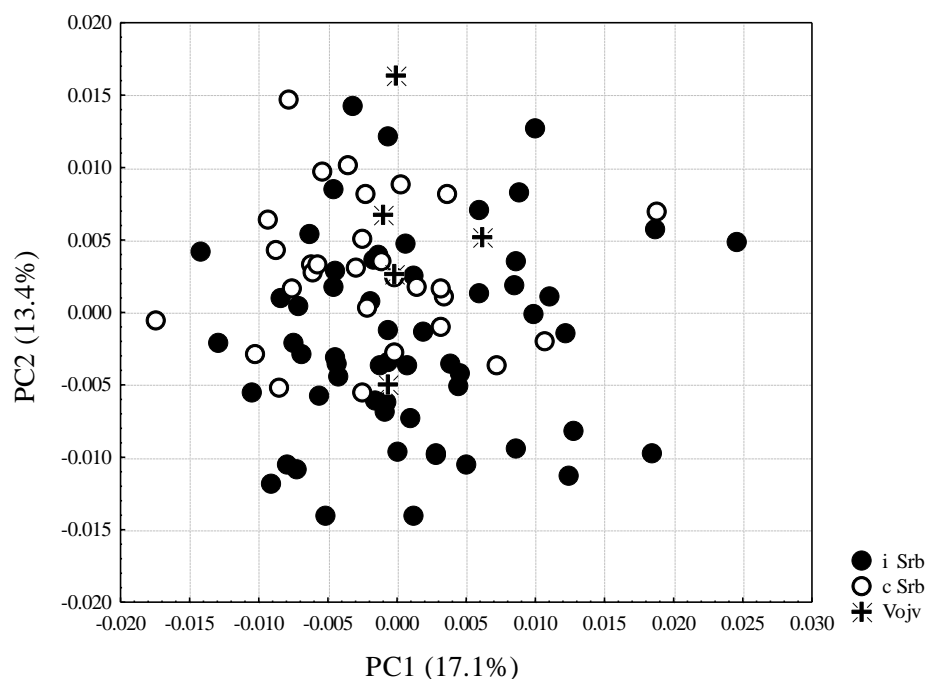
Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.6638	28, 59	1.07	0.4056
OBLAST	0.2969	56, 118	1.76	0.0054*
POLxOBLAST	0.4241	56, 118	1.14	0.2754

Tabela 8. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) ventralnog kranijuma za adultne jedinke šakala na nivou celog uzorka. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	1803.82	1	48.31	0.0000*
OBLAST	76.04	2	1.02	0.3628
POLxOBLAST	18.24	2	0.24	0.7835
Greška	8475.41	227		

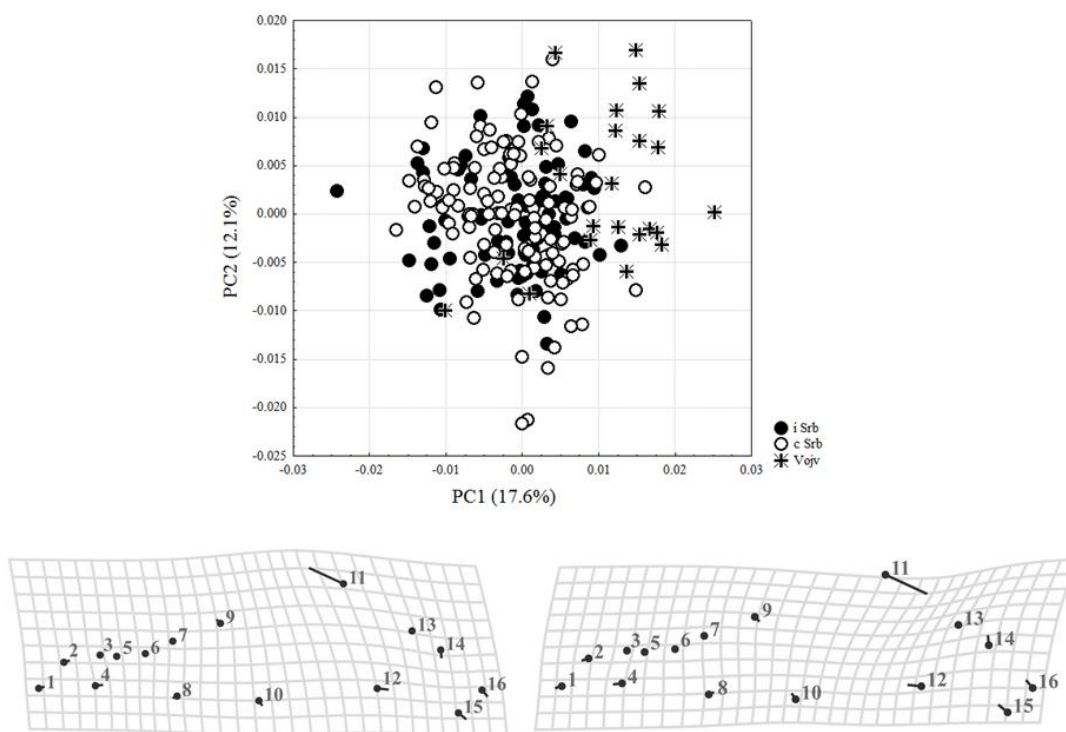
Tabela 9. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika ventralnog kranijuma za adultne jedinke šakala na nivou celog uzorka. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.6925	28, 200	3.17	0.0000*
OBLAST	0.4784	56, 400	3.18	0.0000*
POLxOBLAST	0.7033	56, 400	1.37	0.0456*



Slika 9. Analiza glavnih komponenti (PCA) varijabli oblika ventralnog kranijuma subadultnih jedinki šakala na nivou celog uzorka. i Srb – istočna Srbija, c Srb – centralna Srbija, Vojv – Vojvodina. Procenti varijabilnosti opisani glavnim komponentama (PC1 i PC2) dati su u zagradama.

Rezultati Analize glavnih komponenti (PCA) za subadultne jedinke (Slika 9) nisu pokazali jasno izdvajanje analiziranih biogeografskih oblasti u odnosu na obe glavne komponente, dok se na osnovu PCA za adulte (Slika 10) uočava grupisanje jedinki iz Vojvodine (panonska oblast) u pozitivnom delu prve glavne komponente (PC1), odnosno grupisanje jedinki iz istočne i centralne Srbije (planinsko-kotlinska i peripanonska oblast) u negativnom delu PC1 ose. Adultne jedinke iz Vojvodine u odnosu na adultne jedinke iz istočne i centralne Srbije odlikuje generalno uži ventralni kranijum, naročito na nivou bazikranijalnog regiona, zigomatičnih lukova i zadnjeg dela rostruma (Slika 10).



Slika 10. Analiza glavnih komponenti (PCA) varijabli oblika ventralnog kranijuma adultnih jedinki šakala na nivou celog uzorka. i Srb – istočna Srbija, c Srb – centralna Srbija, Vojv – Vojvodina. Procenti varijabilnosti opisani glavnim komponentama (PC1 i PC2) dati su u zagradama, a promene oblika duž PC1 ose uveličane su tri puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža.

Usled male veličine uzorka subadultnih i adultnih jedinki iz Vojvodine, šakali iz panonske oblasti su isključeni iz daljih analiza biogeografske varijabilnosti, polnog dimorfizma i alometrije.

Subadulti centralne i istočne Srbije (peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) – Analizom varijanse (ANOVA) utvrđene su statistički značajne razlike u veličini ventralnog kranijuma između subadultnih mužjaka i ženki, kao i odsustvo značajnog efekta biogeografske oblasti i njene interakcije sa polom na varijabilnost veličine (Tabela 10).

Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) je pokazala statističku značajnost efekata pola i biogeografske oblasti na varijabilnost oblika ventralnog kranijuma, ali odsustvo značajnosti njihove interakcije (Tabela 11).

Tabela 10. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) ventralnog kranijuma za subadultne jedinke šakala centralne i istočne Srbije. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

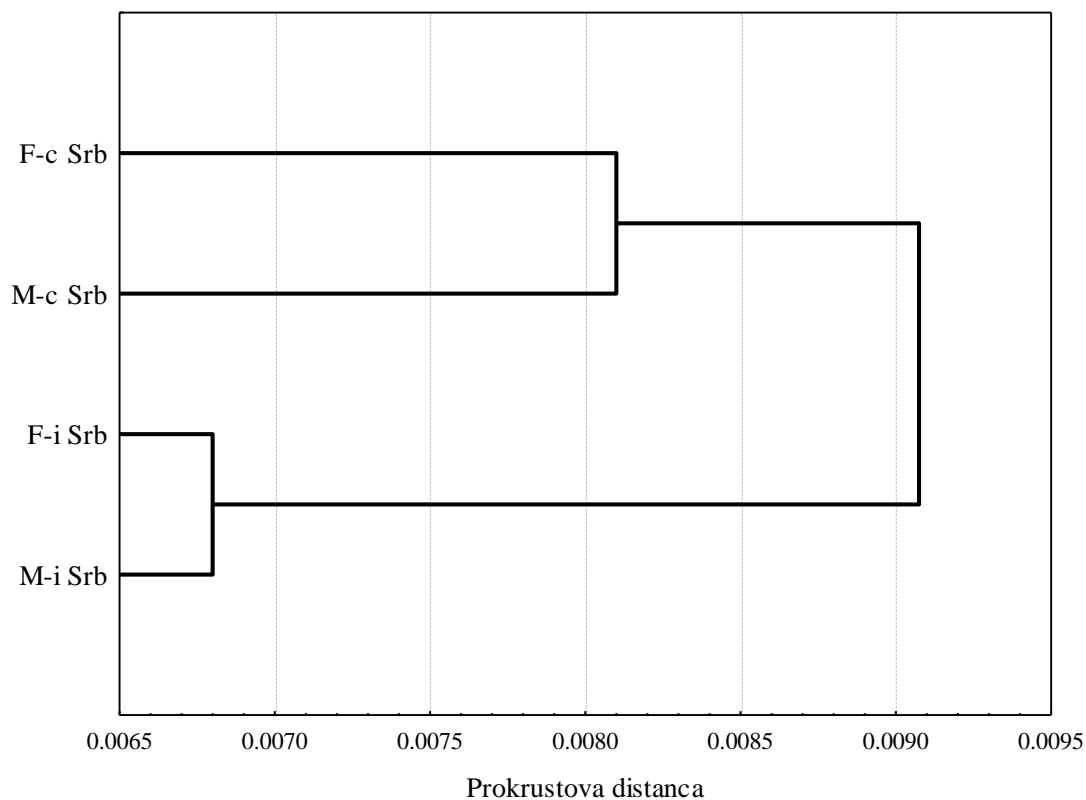
Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	450.14	1	11.84	0.0009*
OBLAST	14.00	1	0.37	0.5457
POLxOBLAST	0.16	1	0.00	0.9482
Greška	3156.06	83		

Tabela 11. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika ventralnog kranijuma za subadultne jedinke šakala centralne i istočne Srbije. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.4835	28, 56	2.14	0.0079*
OBLAST	0.4493	28, 56	2.45	0.0022*
POLxOBLAST	0.5481	28, 56	1.65	0.0559

Na Slici 11. predstavljen je UPGMA klaster fenogram konstruisan iz matrice Prokrustovih distanci izračunatih između srednjih oblika ženki i mužjaka iz svake biogeografske oblasti. Uočeno je da prvo dolazi do grupisanja među različitim polovima iz iste oblasti, a potom i do grupisanja dve biogeografske oblasti na osnovu čega se izvodi

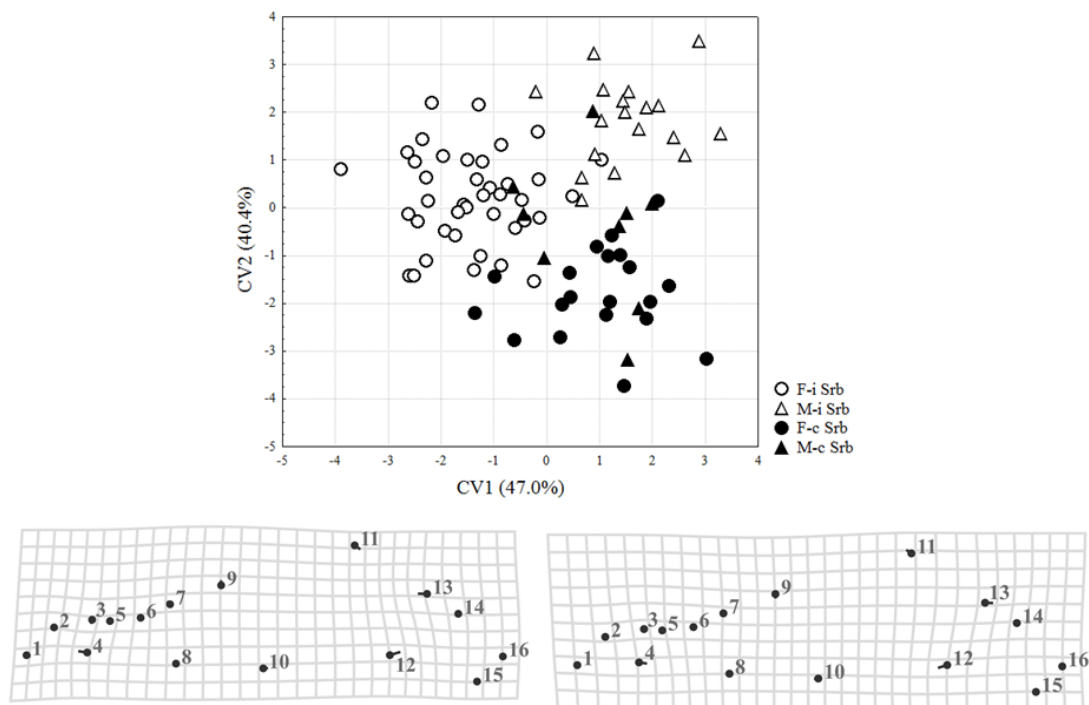
zaključak da su razlike u obliku ventralnog kranijuma između biogeografskih oblasti veće u odnosu na razlike u obliku ventralnog kranijuma među polovima.



Slika 11. Ventralni kranijum – UPGMA dijagram za subadultne mužjake i ženke šakala centralne i istočne Srbije. F-c Srb – ženke centralne Srbije, M-c Srb – mužjaci centralne Srbije, F-i Srb – ženke istočne Srbije, M-i Srb – mužjaci istočne Srbije.

Kanonijskom diskriminantnom analizom (CVA) utvrđene su i opisane razlike u obliku ventralnog kranijuma subadultnih mužjaka i ženki centralne i istočne Srbije (Slika 12). Duž CV1 ose (opisuje 47.0% razlika) dolazi do odvajanja subadultnih ženki istočne Srbije u odnosu na preostale tri grupe, dok se duž CV2 ose (opisuje 40.4% razlika) razdvajaju subadultne ženke centralne Srbije i subadultni mužjaci istočne Srbije. Najuočljivije promene oblika duž CV1 ose su u bazikranijalnom i temporalnom regionu ventralnog kranijuma. Kod svih subadultna, izuzev kod ženki iz istočne Srbije, postoji trend

blagog povećanja bazikranijalnog regiona, kao i pomeranje ka napred lateralno najjisturenije tačke zigomatičnog luka.



Slika 12. Kanonijska diskriminantna analiza (CVA) za subadultne mužjake i ženke šakala centralne i istočne Srbije. F-i Srb – ženke istočne Srbije, M-i Srb – mužjaci istočne Srbije, F-c Srb – ženke centralne Srbije, M-c Srb – mužjaci centralne Srbije. Procenti razlika u obliku ventralnog kranijuma opisani kanonijskim osama (CV1 i CV2) dati su u zagradama, a promene oblika duž CV1 ose uveličane su tri puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža.

Prosečne vrednosti veličine centroida (CSmean) za subadultne mužjake i ženke i vrednost indeksa polnog dimorfizma u veličini (I_{SSD}) ukazuju na male razlike u veličini ventralnog kranijuma između polova, tj. kod subadultnih jedinki ventralni kranijumi su za oko 2% veći kod mužjaka u odnosu na ženke (Tabela 12). Međutim, statistička značajnost

indeksa polnog dimorfizma u veličini za subadulte, dobijena post hoc Tukey testom za neizbalansirane uzorke, pokazuje da su iako male ove razlike statistički značajne. Nasuprot razlikama u veličini, kod subadultnih jedinki permutacioni test sa 10 000 permutacija nije pokazao statističku značajnost vrednosti indeksa polnog dimorfizma u obliku (Tabela 12).

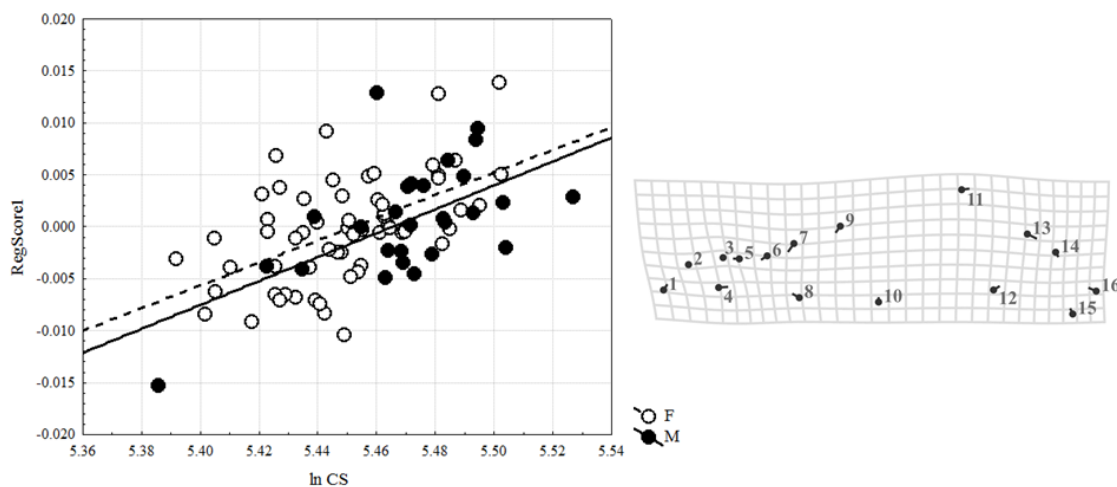
Tabela 12. Nivo polnog dimorfizma u veličini i obliku ventralnog kranijuma subadultnih jedinki šakala centralne i istočne Srbije. CSmean – prosečne vrednosti veličine centroida (CS) za mužjake i ženke, I_{SSD} – indeks polnog dimorfizma u veličini, I_{SShD} – indeks polnog dimorfizma u obliku, $P(I_{SSD})$ – statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini, $P(I_{SShD})$ – statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u obliku.

	pol	N	CSmean	I_{SSD}	$P(I_{SSD})$	I_{SShD}	$P(I_{SShD})$
subadulti	mužjaci	27	237.8624	1.0226	0.0024	0.0053	0.0955
	ženke	60	232.6145				

Rezultati multivarijantne analize kovarijanse (MANCOVA) za subadultne jedinke nisu pokazali statističku značajnost efekta interakcije između pola i logaritmovane vrednosti veličine centroida ($\ln CS$), tj. između subadultnih mužjaka i ženki nema razlika u nagibima alometrijskih prava (Tabela 13). Primenom multivarijantne regresije varijabli oblika na $\ln CS$ utvrđen je statistički značajan efekat alometrije ($P = 0.0165$). Alometrijom je opisano 2.40% ukupnih promena oblika ventralnog kranijuma subadultnih jedinki. Alometrijske promene oblika mogu se uočiti duž celog ventralnog kranijuma (Slika 13). Kod krupnijih subadultnih jedinki facijalni i bazikranijalni regioni su redukovani, dok su im zigomatični lukovi prošireniji lateralno zbog čega su im i kranijumi nešto širi.

Tabela 13. Multivarijantna analiza kovarijanse (MANCOVA) varijabli oblika ventralnog kranijuma subadultnih jedinki šakala centralne i istočne Srbije. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.6240	28, 56	1.20	0.2716
lnCS	0.4443	28, 56	2.50	0.0018*
POLxlnCS	0.6229	28, 56	1.21	0.2668



Slika 13. Alometrijske promene oblika ventralnog kranijuma (uveličane tri puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža) za subadultne ženke (F) i mužjake (M) šakala centralne i istočne Srbije.

Adulti centralne i istočne Srbije (peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) – Analizom varijanse (ANOVA) utvrđene su statistički značajne razlike u veličini ventralnog kranijuma između adultnih mužjaka i ženki, kao i odsustvo značajnih efekata biogeografske oblasti i interakcije pola i biogeografske oblasti na varijabilnost veličine (Tabela 14). Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) je pokazala statističku značajnost efekata pola i biogeografske oblasti na varijabilnost oblika ventralnog kranijuma, ali odsustvo značajnosti njihove interakcije (Tabela 15).

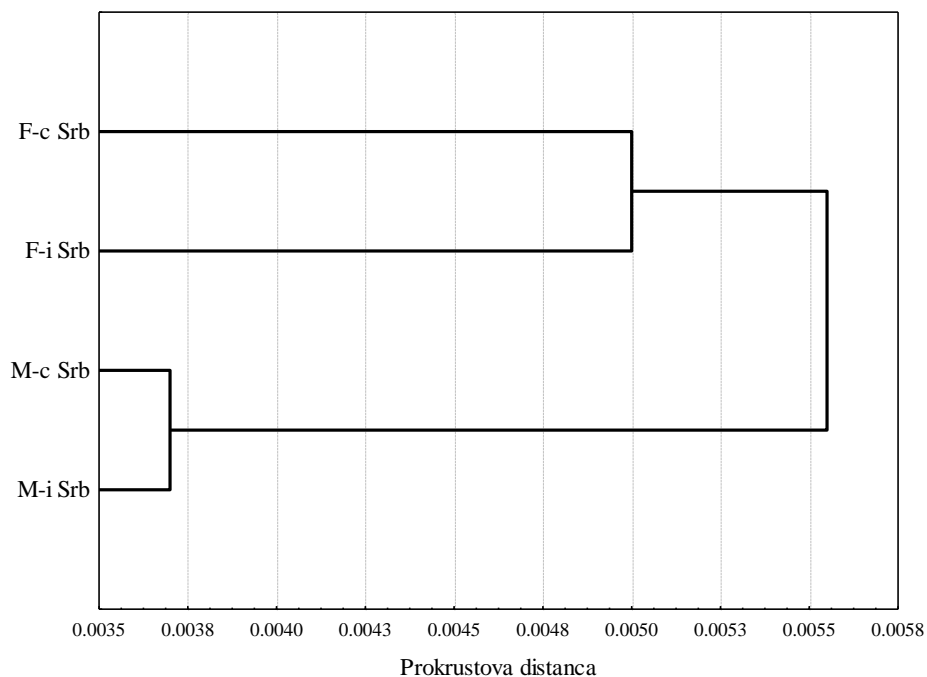
Tabela 14. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) ventralnog kranijuma za adultne jedinke šakala centralne i istočne Srbije. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	2742.84	1	77.85	0.0000*
OBLAST	49.41	1	1.40	0.2377
POLxOBLAST	15.25	1	0.43	0.5114
Greška	7222.90	205		

Tabela 15. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika ventralnog kranijuma za adultne jedinke šakala centralne i istočne Srbije. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.6520	28, 178	3.39	0.0000*
OBLAST	0.7803	28, 178	1.79	0.0128*
POLxOBLAST	0.8485	28, 178	1.13	0.3031

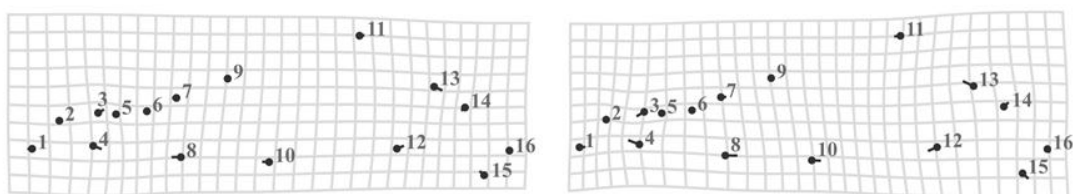
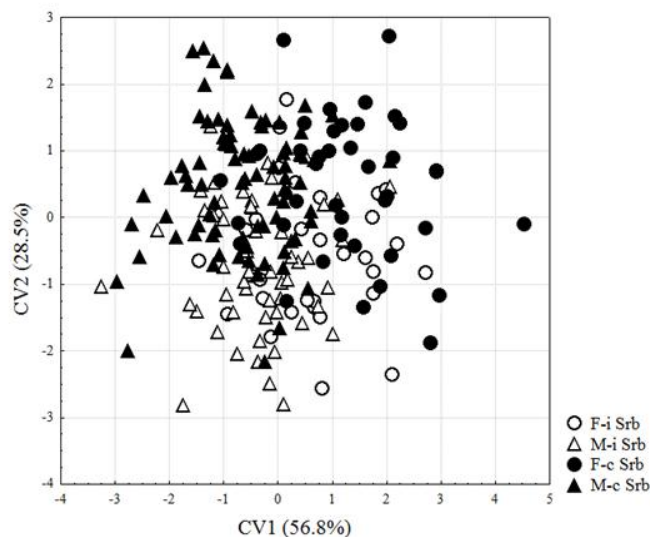
Na osnovu UPGMA fenograma (Slika 14) konstruisanog iz matrice Prokrustovih distanci izračunatih između srednjih oblika ženki i mužjaka iz svake biogeografske oblasti uočava se da se prvo grupišu isti polovi iz različitih biogeografskih oblasti što ukazuje na to da su razlike u obliku ventralnog kranijuma između polova veće u odnosu na razlike između biogeografskih oblasti.



Slika 14. Ventralni kranijum – UPGMA dijagram za adultne mužjake i ženke šakala centralne i istočne Srbije. F-c Srb – ženke centralne Srbije, M-c Srb – mužjaci centralne Srbije, F-i Srb – ženke istočne Srbije, M-i Srb – mužjaci istočne Srbije.

Na osnovu Kanonijske diskriminantne analize (CVA) primećena je tendencija razdvajanja polova duž CV1 ose (opisuje 56.8% razlika), dok duž CV2 ose (opisuje 28.5% razlika) nema jasnog odvajanja analiziranih grupa (Slika 15). Mužjaci (grupisani u negativnom delu CV1 ose) u odnosu na ženke (grupisane u pozitivnom delu CV1 ose) imaju širi prednji deo facijalnog regiona, redukovan bazikranijum i kraću maksilarnu kost.

Takođe, uočava se da kod njih dolazi i do pomeranja ka nazad posteriorne ivice alveolusa očnjaka, kao i lateralno najizraženije tačke zigomatičnog luka.



Slika 15. Kanonijska diskriminantna analiza (CVA) za adultne mužjake i ženke šakala centralne i istočne Srbije. F-i Srb – ženke istočne Srbije, M-i Srb – mužjaci istočne Srbije, F-c Srb – ženke centralne Srbije, M-c Srb – mužjaci centralne Srbije. Procenti razlika u obliku ventralnog kranijuma opisani kanonijskim osama (CV1 i CV2) dati su u zagradama, a promene oblika duž CV1 ose uveličane su tri puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža.

Prosečne vrednosti veličine centroida (CSmean) za adultne mužjake i ženke i vrednost indeksa polnog dimorfizma u veličini (I_{SSD}) ukazuju na male razlike u veličini ventralnog kranijuma između polova, tj. kod adultnih jedinki ventralni kranijumi su za oko

3% veći kod mužjaka u odnosu na ženke (Tabela 16). Post hoc Tukey testom za neizbalansirane uzorke dobijena je statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini. Takođe, za adultne jedinke permutacioni test sa 10 000 permutacija je pokazao i visoku statističku značajnost indeksa polnog dimorfizma u obliku (Tabela 16).

Tabela 16. Nivo polnog dimorfizma u veličini i obliku ventralnog kranijuma adultnih jedinki šakala centralne i istočne Srbije. CSmean – prosečne vrednosti veličine centroida (CS) za mužjake i ženke, I_{SSD} – indeks polnog dimorfizma u veličini, I_{SShD} – indeks polnog dimorfizma u obliku, $P(I_{SSD})$ – statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini, $P(I_{SShD})$ – statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u obliku.

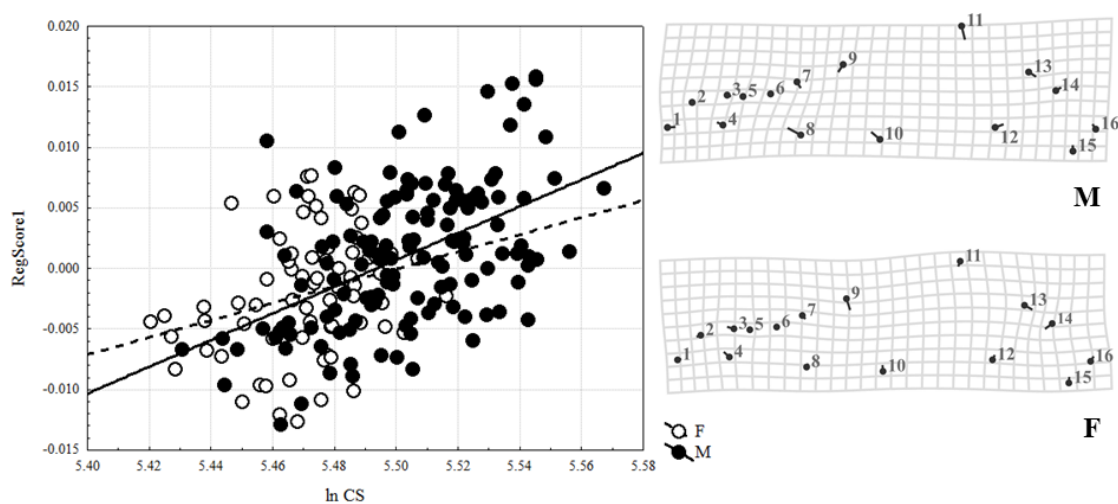
	pol	N	CSmean	I_{SSD}	$P(I_{SSD})$	I_{SShD}	$P(I_{SShD})$
adulti	mužjaci	137	245.5817	1.0322	0.0000	0.0047	< 0.0001
	ženke	72	237.9296				

Multivarijantnom analizom kovarijanse (MANCOVA) dobijena je statistički značajna interakcija pola i logaritmovane vrednosti veličine centroida (lnCS) što ukazuje na postojanje razlike u nagibima alometrijskih prava između mužjaka i ženki (Tabela 17).

Tabela 17. Multivarijantna analiza kovarijanse (MANCOVA) varijabli oblika ventralnog kranijuma adultnih jedinki šakala centralne i istočne Srbije. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (* $P < 0.05$).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.7419	28, 178	2.21	0.0010*
lnCS	0.6736	28, 178	3.08	0.0000*
POLxlnCS	0.7423	28, 178	2.21	0.0010*

Multivarijantnom regresijom varijabli oblika na lnCS (odvojeno za svaki pol) unutar grupe ženki nije utvrđen statistički značajan efekat alometrije ($P = 0.0662$), dok je kod mužjaka taj efekat značajan ($P < 0.0001$) i opisuje 3.22% ukupne varijabilnosti oblika. Sa povećanjem veličine adultnih jedinki, kod oba pola primetan je trend sužavanja maksilarne kosti i bazikranijuma. Međutim, za razliku od ženki, mužjake odlikuje i uži zadnji deo rostralnog regiona definisan tačkama 7, 8, 9 i 10, kao i sužavanje u oblasti zigomatičnih lukova (Slika 16).



Slika 16. Alometrijske promene oblika ventralnog kranijuma (uveličane tri puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža) za adultne ženke (F) i mužjake (M) šakala centralne i istočne Srbije.

4.1.2. Dorzalni kranijum

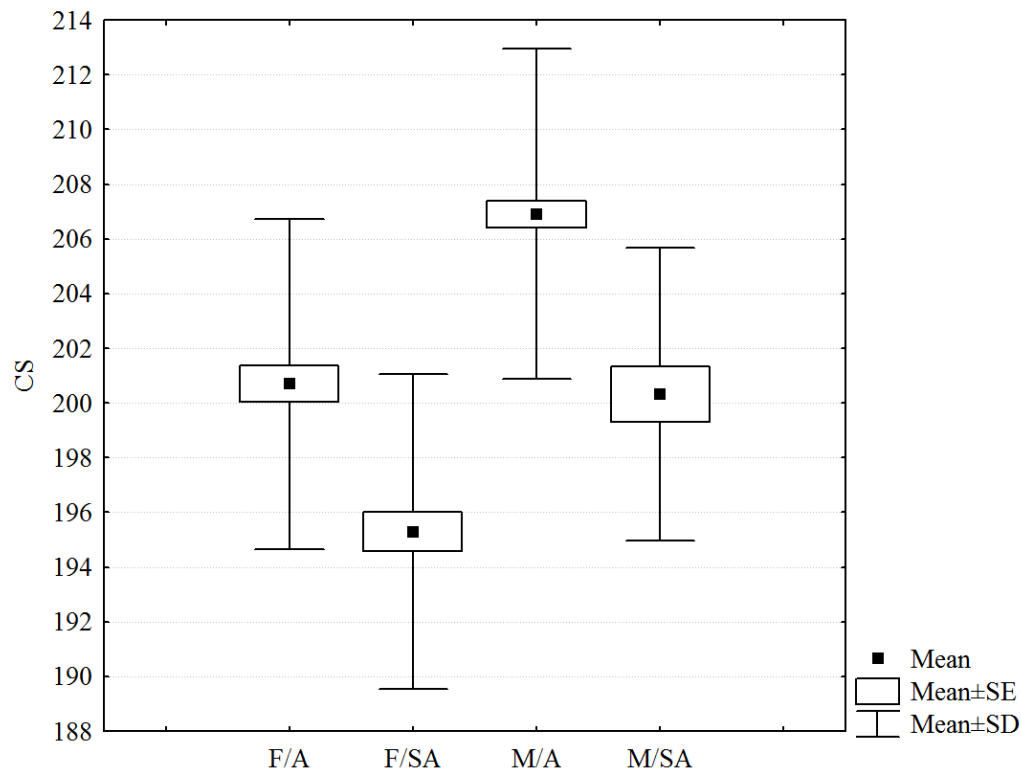
Analizirano je ukupno 326 dorzalnih kranijuma.

Primenom Generalizovane Prokrustove analize (GPA) dobijene su varijable veličine i oblika dorzalnog kranijuma, tj. za svaku jedinku je izračunata varijabla veličine (veličina centroida, CS) i izdvojene varijable oblika (24 Prokrustove koordinate).

Na nivou celog uzorka, varijabilnost veličine i oblika dorzalnog kranijuma procenjena je analizom varijanse (ANOVA) za veličinu, odnosno multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA) za oblik. ANOVA je pokazala statističku značajnost efekata pola i uzrasta, a odsustvo značajnosti interakcije testiranih faktora na varijabilnost veličine (Tabela 18).

Tabela 18. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) dorzalnog kranijuma šakala na nivou celog uzorka. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	1802.09	1	51.26	0.0000*
UZRAST	2059.29	1	58.58	0.0000*
POLxUZRAST	19.98	1	0.57	0.4514
Greška	11320.26	322		



Slika 17. Prosečne vrednosti (Mean), standardne greške (SE) i standardne devijacije (SD) veličine centroida (CS) dorzalnog kranijuma ženki i mužjaka šakala različitih uzrasnih kategorija na nivou celog uzorka. F/A – adultne ženke, F/SA – subadultne ženke, M/A – adultni mužjaci, M/SA – subadultni mužjaci.

Na osnovu prosečnih vrednosti veličine centroida (CS) (Slika 17) uočava se da subadultne ženke imaju najmanje ($CS_{\text{mean}} = 195.2850$), a adultni mužjaci najveće ($CS_{\text{mean}} = 206.9151$) dorzalne kranijume. Slične vrednosti prosečne veličine centroida dobijene su kod ženki adulta ($CS_{\text{mean}} = 200.7020$) i mužjaka subadulta ($CS_{\text{mean}} = 200.3142$). Post hoc Tukey test za neizbalansirane uzorke je pokazao statistički značajne razlike u srednjim vrednostima veličine centroida kod svih poređenja ($P < 0.01$), izuzev između adultnih ženki i subadultnih mužjaka ($P = 0.9949$).

Multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA) je utvrđeno da svi testirani faktori izuzev interakcije pola i uzrasta statistički značajno utiču na varijabilnost oblika dorzalnog kranijuma (Tabela 19).

Tabela 19. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika dorzalnog kranijuma šakala na nivou celog uzorka. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.8953	20, 303	1.77	0.0230*
UZRAST	0.8198	20, 303	3.33	0.0000*
POLxUZRAST	0.9519	20, 303	0.76	0.7553

Nakon što su utvrđene statistički značajne razlike u veličini (Tabela 18, Slika 17) i obliku (Tabela 19) dorzalnog kranijuma između različitih uzrasnih kategorija, dalje analize rađene su odvojeno na subadultnim i adultnim jedinkama.

Za subadultne jedinke, ANOVA nije pokazala značajnost nijednog od testiranih faktora (Tabela 20), dok je MANOVA utvrdila statistički značajne razlike u obliku dorzalnog kranijuma jedinki iz različitih biogeografskih oblasti (Tabela 21). Za adultne jedinke, analizama varijanse (ANOVA i MANOVA) ustanovljene su statistički značajne razlike u veličini dorzalnog kranijuma samo između mužjaka i ženki (Tabela 22), dok je za oblik dorzalnog kranijuma utvrđeno da biogeografska oblast i interakcija pola i biogeografske oblasti statistički značajno utiču na njegovu varijabilnost (Tabela 23).

Tabela 20. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) dorzalnog kranijuma za subadultne jedinke šakala na nivou celog uzorka. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost.

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	39.22	1	1.21	0.2737
OBLAST	79.20	2	1.23	0.2987
POLxOBLAST	51.94	2	0.80	0.4510
Greška	2811.64	87		

Tabela 21. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika dorzalnog kranijuma za subadultne jedinke šakala na nivou celog uzorka. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.7591	20, 68	1.08	0.3911
OBLAST	0.3499	40, 136	2.35	0.0001*
POLxOBLAST	0.4971	40, 136	1.42	0.0709

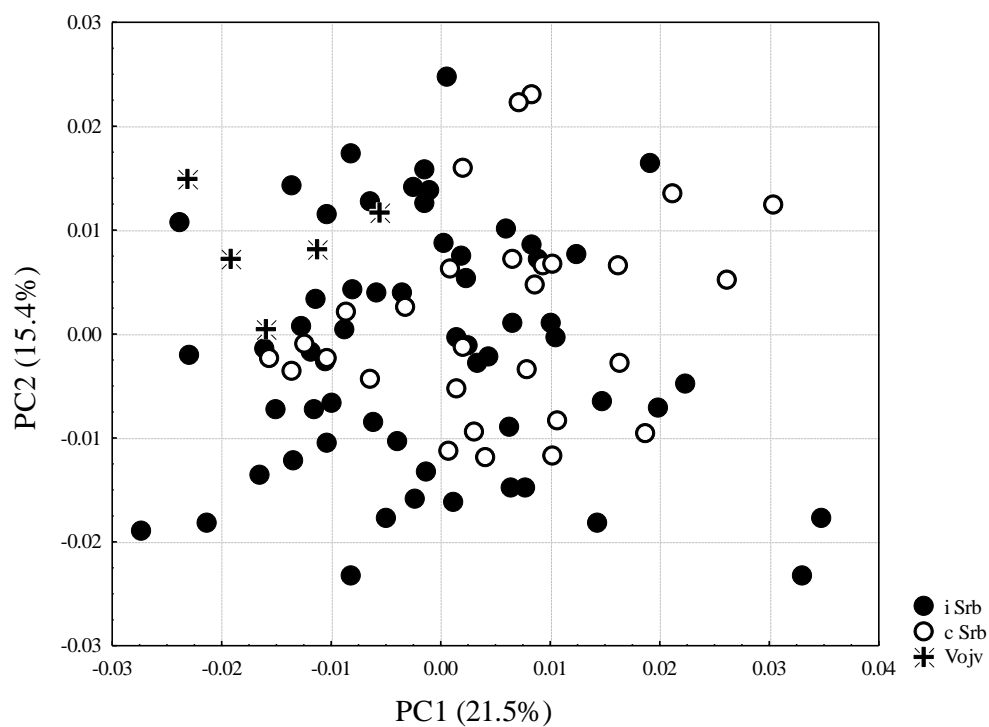
Tabela 22. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) dorzalnog kranijuma za adultne jedinke šakala na nivou celog uzorka. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	1243.22	1	33.88	0.0000*
OBLAST	66.87	2	0.91	0.4035
POLxOBLAST	8.17	2	0.11	0.8947
Greška	8329.60	227		

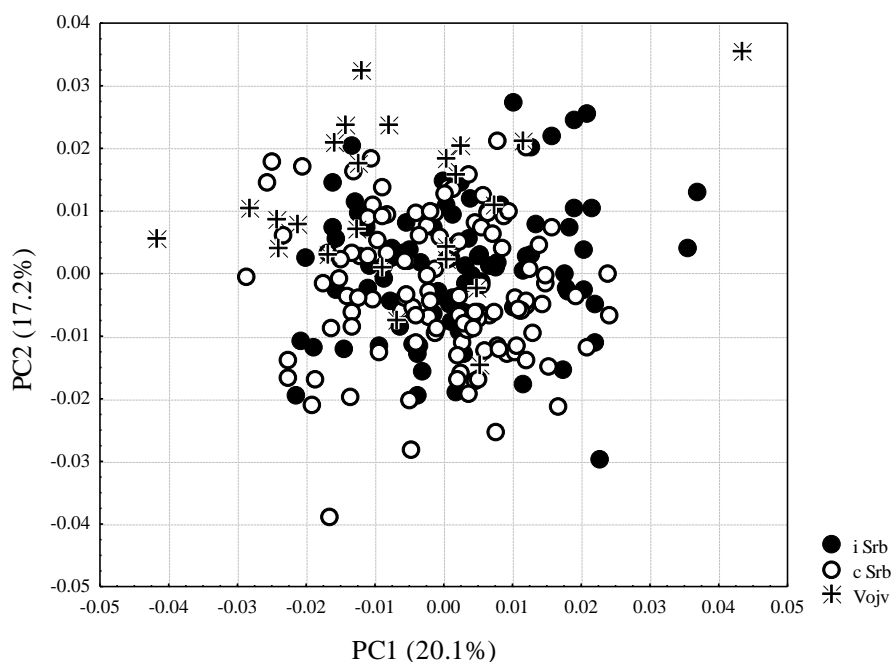
Tabela 23. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika dorzalnog kranijuma za adultne jedinke šakala na nivou celog uzorka. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.8991	20, 208	1.17	0.2860
OBLAST	0.5388	40, 416	3.77	0.0000*
POLxOBLAST	0.6932	40, 416	2.09	0.0002*

Analize glavnih komponenti (PCA) varijabli oblika dorzalnog kranijuma za subadultne (Slika 18) i adultne (Slika 19) jedinke nisu pokazale jasno izdvajanje analiziranih biogeografskih oblasti u odnosu na obe glavne komponente.



Slika 18. Analiza glavnih komponenti (PCA) varijabli oblika dorzalnog kranijuma subadultnih jedinki šakala na nivou celog uzorka. i Srb – istočna Srbija, c Srb – centralna Srbija, Vojv – Vojvodina. Procenti varijabilnosti opisani glavnim komponentama (PC1 i PC2) dati su u zagradama.



Slika 19. Analiza glavnih komponenti (PCA) varijabli oblika dorzalnog kranijuma adultnih jedinki šakala na nivou celog uzorka. i Srb – istočna Srbija, c Srb – centralna Srbija, Vojv – Vojvodina. Procenti varijabilnosti opisani glavnim komponentama (PC1 i PC2) dati su u zagradama.

Usled male veličine uzorka subadultnih i adultnih jedinki iz Vojvodine, šakali iz panonske oblasti su isključeni iz daljih analiza biogeografske varijabilnosti, polnog dimorfizma i alometrije.

Subadulti centralne i istočne Srbije (peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) – Analizom varijanse (ANOVA) utvrđene su statistički značajne razlike u veličini dorzalnog kranijuma između subadultnih mužjaka i ženki, kao i odsustvo značajnog efekta biogeografske oblasti i njene interakcije sa polom na varijabilnost veličine (Tabela 24). Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) je pokazala odsustvo statističke značajnosti svih testiranih faktora na varijabilnost oblika dorzalnog kranijuma (Tabela 25), zbog čega dalje analize biogeografske varijabilnosti oblika, polnog dimorfizma u obliku, kao i odnosa između alometrije i polnog dimorfizma u obliku dorzalnog kranijuma nisu radene.

Tabela 24. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) dorzalnog kranijuma za subadultne jedinke šakala centralne i istočne Srbije. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	463.99	1	14.32	0.0003*
OBLAST	0.00	1	0.00	0.9928
POLxOBLAST	0.01	1	0.00	0.9831
Greška	2722.30	84		

Tabela 25. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika dorzalnog kranijuma za subadultne jedinke šakala centralne i istočne Srbije. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost.

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.7327	20, 65	1.19	0.2951
OBLAST	0.6581	20, 65	1.69	0.0588
POLxOBLAST	0.7449	20, 65	1.11	0.3590

Prosečne vrednosti veličine centroida (CSmean) za subadultne mužjake i ženke i vrednost indeksa polnog dimorfizma u veličini (I_{SSD}) ukazuju na male razlike u veličini dorzalnog kranijuma između polova, tj. kod subadultnih jedinki dorzalni kranijumi su za oko 3% veći kod mužjaka u odnosu na ženke (Tabela 26). Međutim, statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini za subadulte, dobijena post hoc Tukey testom za neizbalansirane uzorke, pokazuje da su iako male ove razlike statistički značajne.

Tabela 26. Nivo polnog dimorfizma u veličini dorzalnog kranijuma subadultnih jedinki šakala centralne i istočne Srbije. CSmean – prosečne vrednosti veličine centroida (CS) za mužjake i ženke, I_{SSD} – indeks polnog dimorfizma u veličini, P(I_{SSD}) – statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini.

	pol	N	CSmean	I _{SSD}	P(I _{SSD})
subadulti	mužjaci	27	200.6426	1.0271	0.0010
	ženke	61	195.3445		

Adulti centralne i istočne Srbije (peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) – Analizom varijanse (ANOVA) utvrđene su statistički značajne razlike u veličini dorzalnog kranijuma između adultnih mužjaka i ženki, kao i odsustvo značajnih efekata biogeografske oblasti i interakcije pola i biogeografske oblasti na varijabilnost veličine (Tabela 27). Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) je pokazala statističku značajnost efekata pola, biogeografske oblasti i njihove interakcije na varijabilnost oblika dorzalnog kranijuma (Tabela 28).

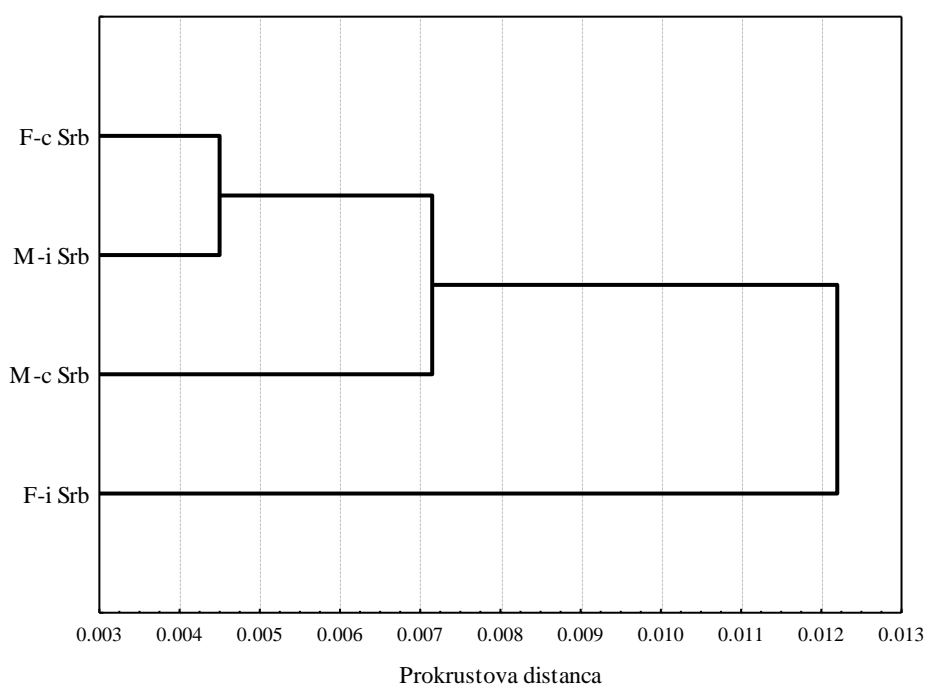
Tabela 27. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) dorzalnog kranijuma za adultne jedinke šakala centralne i istočne Srbije. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	1742.74	1	47.01	0.0000*
OBLAST	23.78	1	0.64	0.4241
POLxOBLAST	8.16	1	0.22	0.6394
Greška	7600.38	205		

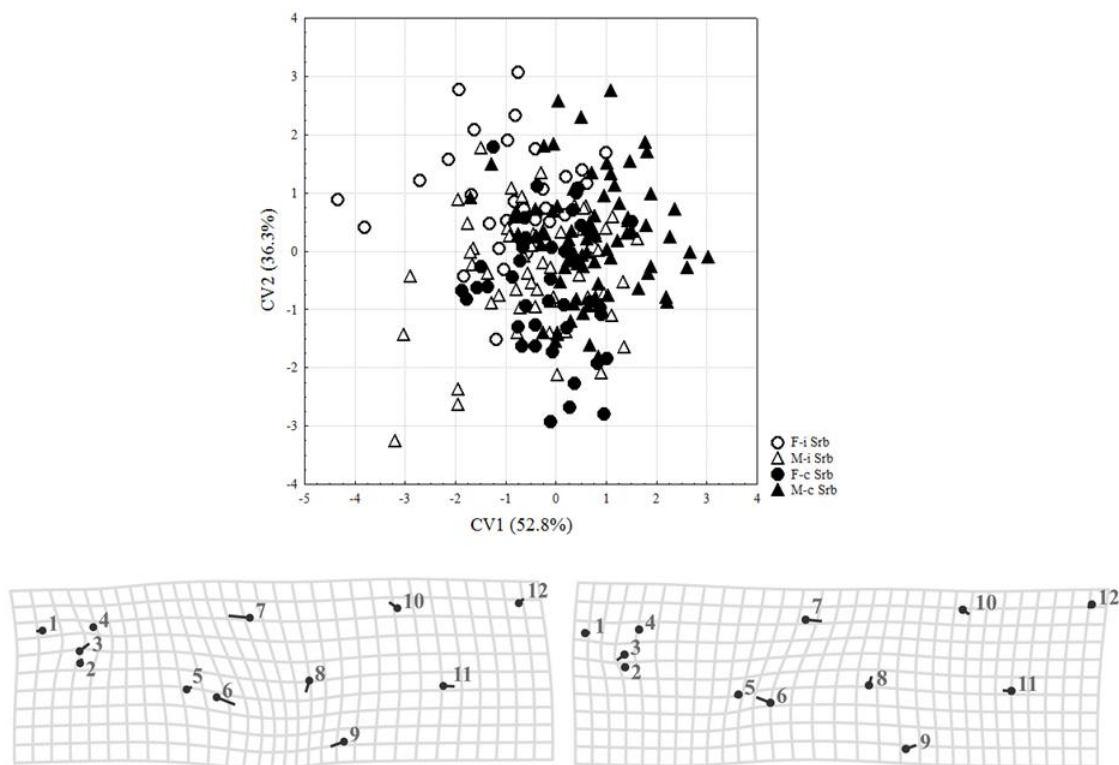
Tabela 28. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika dorzalnog kranijuma za adultne jedinke šakala centralne i istočne Srbije. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.8436	20, 186	1.72	0.0327*
OBLAST	0.7859	20, 186	2.53	0.0006*
POLxOBLAST	0.7831	20, 186	2.58	0.0005*

UPGMA klaster dijagram (Slika 20), kao i Kanonijska diskriminantna analiza (CVA) (Slika 21) nisu pokazali jasno grupisanje jedinki ni prema polu ni prema biogeografskoj oblasti. Međutim, u izvesnoj meri po CV1 osi (opisuje 52.8% razlika) primetno je razdvajanje mužjaka centralne Srbije od ženki istočne Srbije. Najuočljivije promene oblika između ove dve grupe obuhvataju nazalne (kraće i uže kod ženki istočne Srbije) i frontalne (duže i šire kod ženki istočne Srbije) kosti, kao i region zigomatičnih lukova (širi kod ženki istočne Srbije).



Slika 20. Dorzalni kranijum – UPGMA dijagram za adultne mužjake i ženke šakala centralne i istočne Srbije. F-c Srb – ženke centralne Srbije, M-c Srb – mužjaci centralne Srbije, F-i Srb – ženke istočne Srbije, M-i Srb – mužjaci istočne Srbije.



Slika 21. Kanonijska diskriminantna analiza (CVA) za adultne mužjake i ženke šakala centralne i istočne Srbije. F-i Srb – ženke istočne Srbije, M-i Srb – mužjaci istočne Srbije, F-c Srb – ženke centralne Srbije, M-c Srb – mužjaci centralne Srbije. Procenti razlika u obliku dorzalnog kranijuma opisani kanonijskim osama (CV1 i CV2) dati su u zagradama, a promene oblika duž CV1 ose uveličane su tri puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža.

Prosečne vrednosti veličine centroida (CSmean) za adultne mužjake i ženke i vrednost indeksa polnog dimorfizma u veličini (I_{SSD}) ukazuju na male razlike u veličini dorzalnog kranijuma između polova, tj. kod adultnih jedinki dorzalni kranijumi su za oko 3% veći kod mužjaka u odnosu na ženke (Tabela 29). Međutim, statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini za adulte, dobijena post hoc Tukey testom za neizbalansirane uzorke, pokazuje da su iako male ove razlike statistički značajne. Nasuprot

razlikama u veličini, kod adultnih jedinki permutacioni test sa 10 000 permutacija nije pokazao statističku značajnost vrednosti indeksa polnog dimorfizma u obliku (Tabela 29).

Tabela 29. Nivo polnog dimorfizma u veličini i obliku dorzalnog kranijuma adultnih jedinki šakala centralne i istočne Srbije. CSmean – prosečne vrednosti veličine centroida (CS) za mužjake i ženke, I_{SSD} – indeks polnog dimorfizma u veličini, I_{SShD} – indeks polnog dimorfizma u obliku, P(I_{SSD}) – statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini, P(I_{SShD}) – statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u obliku.

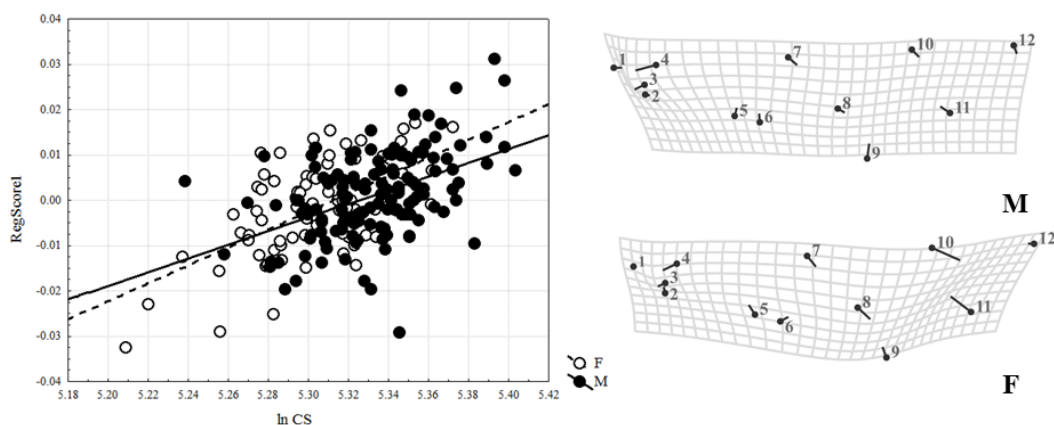
	pol	N	CSmean	I _{SSD}	P(I _{SSD})	I _{SShD}	P(I _{SShD})
adulti	mužjaci	137	207.0754	1.0310	0.0000	0.0048	0.1569
	ženke	72	200.8508				

Statistički značajna interakcija pola i logaritmovane vrednosti veličine centroida (lnCS) dobijena multivarijantnom analizom kovarijanse (MANCOVA) ukazuje da nagibi alometrijskih prava između polova nisu homogeni, odnosno da između adultnih mužjaka i ženki postoje razlike u alometrijskim promenama oblika dorzalnog kranijuma (Tabela 30).

Tabela 30. Multivarijantna analiza kovarijanse (MANCOVA) varijabli oblika dorzalnog kranijuma adultnih jedinki šakala centralne i istočne Srbije. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.8463	20, 186	1.69	0.0381*
OBLAST	0.6576	20, 186	4.84	0.0000*
POLxOBLAST	0.8459	20, 186	1.69	0.0373*

Statistički značajni efekti alometrije na ukupnu varijabilnost oblika dorzalnog kranijuma utvrđeni su kod oba pola ($P < 0.0001$). Kod ženki 6.10% ukupne varijabilnosti oblika dorzalnog kranijuma je posledica alometrijskih promena oblika, dok je kod mužjaka efekat alometrije manji i iznosi 2.84%. Alometrijske promene oblika приметne su duž celog dorzalnog kranijuma, slične su kod oba pola, ali su izraženije kod ženki u odnosu na mužjake, izuzev regiona prednjeg dela rostruma gde su promene izraženije kod mužjaka (Slika 22). Sa povećanjem veličine dolazi do skraćivanja prednjeg dela rostruma, izduživanja nazalnih kostiju, izduživanja i širenja frontalnih kostiju i sužavanja zigomatičnih lukova.



Slika 22. Alometrijske promene oblika dorzalnog kranijuma (uveličane tri puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža) za adultne ženke (F) i mužjake (M) šakala centralne i istočne Srbije.

4.1.3. Lateralni kranijum

Analizirano je ukupno 325 lateralnih kranijuma.

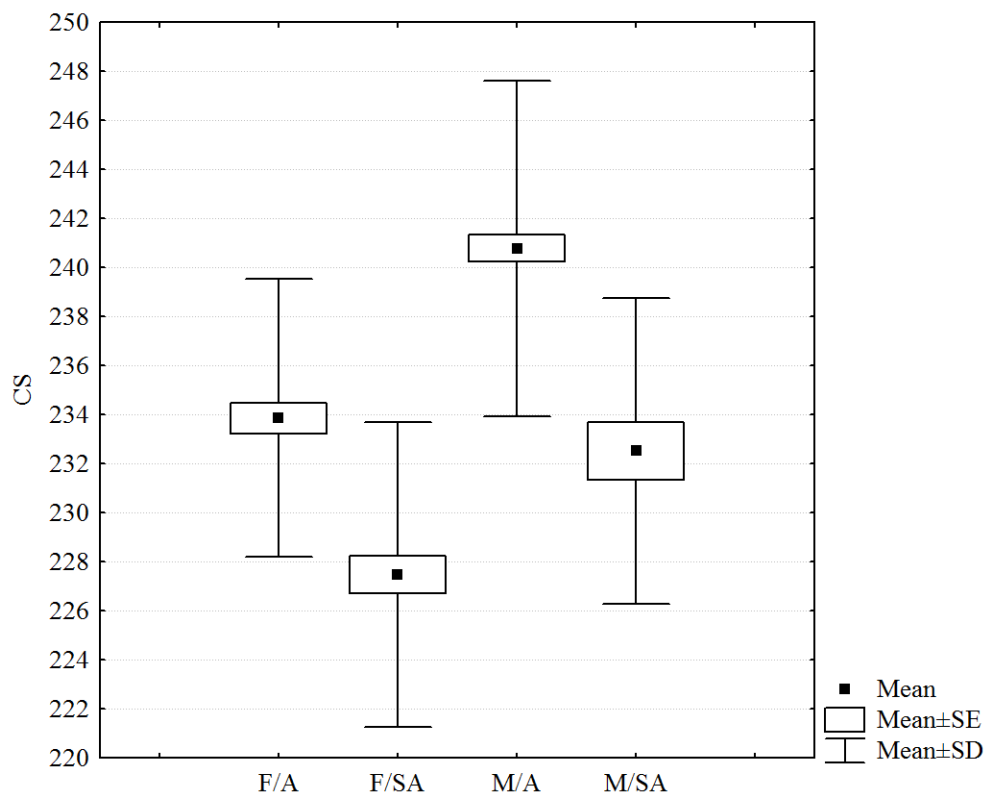
Generalizovanom Prokrustovom analizom (GPA) izdvojene su varijable veličine i varijable oblika lateralnog kranijuma, tj. za svaku jedinku je izračunata varijabla veličine (veličina centroida, CS) i izdvojene varijable oblika (30 Prokrustovih koordinata).

Analiza varijanse (ANOVA) na nivou celog uzorka (Tabela 31) pokazala je statističku značajnost uticaja pola i uzrasta kao i odsustvo statistički značajnog efekta interakcije analiziranih faktora na varijabilnost veličine lateralnog kranijuma.

Tabela 31. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) lateralnog kranijuma šakala na nivou celog uzorka. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	2038.68	1	49.83	0.0000*
UZRAST	3047.45	1	74.48	0.0000*
POLxUZRAST	50.98	1	1.25	0.2652
Greška	13133.58	321		

Na osnovu prosečnih vrednosti veličine centroida (CS) grafički predstavljenih na Slici 23. primećuje se da najmanje lateralne kranijume imaju subadultne ženke (CSmean = 227.4833), a najveće adultni mužjaci (CSmean = 240.7759). Slične vrednosti prosečne veličine centroida dobijene su kod adultnih ženki (CSmean = 233.8496) i subadultnih mužjaka (CSmean = 232.5182), što je i potvrđeno Post hoc Tukey testom za neizbalansirane uzorke koji je pokazao statistički značajne razlike u srednjim vrednostima veličine centroida kod svih poređenja (P < 0.05), izuzev između ženki adulta i mužjaka subadulta (P = 0.8641).



Slika 23. Prosečne vrednosti (Mean), standardne greške (SE) i standardne devijacije (SD) veličine centroida (CS) lateralnog kranijuma ženki i mužjaka šakala različitih uzrasnih kategorija na nivou celog uzorka. F/A – adultne ženke, F/SA – subadultne ženke, M/A – adultni mužjaci, M/SA – subadultni mužjaci.

Multivarijantnom analizom varijanse varijabli oblika (MANOVA) na nivou celog uzorka (Tabela 32) utvrđeni su statistički značajni efekti pola i uzrasta na varijabilnost oblika lateralnog kranijuma, dok efekat interakcije testiranih faktora nije statistički značajan.

Tabela 32. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika lateralnog kranijuma šakala na nivou celog uzorka. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.8450	26, 296	2.09	0.0019*
UZRAST	0.7214	26, 296	4.40	0.0000*
POLxUZRAST	0.9160	26, 296	1.04	0.4089

Nakon što su utvrđene statistički značajne razlike u veličini (Tabela 31, Slika 23) i obliku (Tabela 32) lateralnog kranijuma između različitih uzrasnih kategorija, dalje analize rađene su odvojeno na subadultnim i adultnim jedinkama.

Kod subadultnih jedinki na nivou celog uzorka, analizom varijanse (ANOVA) veličine centroida lateralnog kranijuma utvrđena je statistička značajnost efekta pola (Tabela 33), dok je multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) pokazala statistički značajne razlike u obliku lateralnog kranijuma između jedinki iz različitih biogeografskih oblasti (Tabela 34). Kod adultnih jedinki na nivou celog uzorka, analizom varijanse (ANOVA) takođe je utvrđen statistički značajan polni dimorfizam u veličini lateralnog kranijuma (Tabela 35), dok je multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) pokazala statističku značajnost i pola i biogeografske oblasti i njihove interakcije na varijabilnost oblika lateralnog kranijuma (Tabela 36).

Tabela 33. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) lateralnog kranijuma za subadultne jedinke šakala na nivou celog uzorka. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost.

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	184.06	1	4.75	0.0320*
OBLAST	87.59	2	1.13	0.3279
POLxOBLAST	3.39	2	0.04	0.9572
Greška	3373.01	87		

Tabela 34. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika lateralnog kranijuma za subadultne jedinke šakala na nivou celog uzorka. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

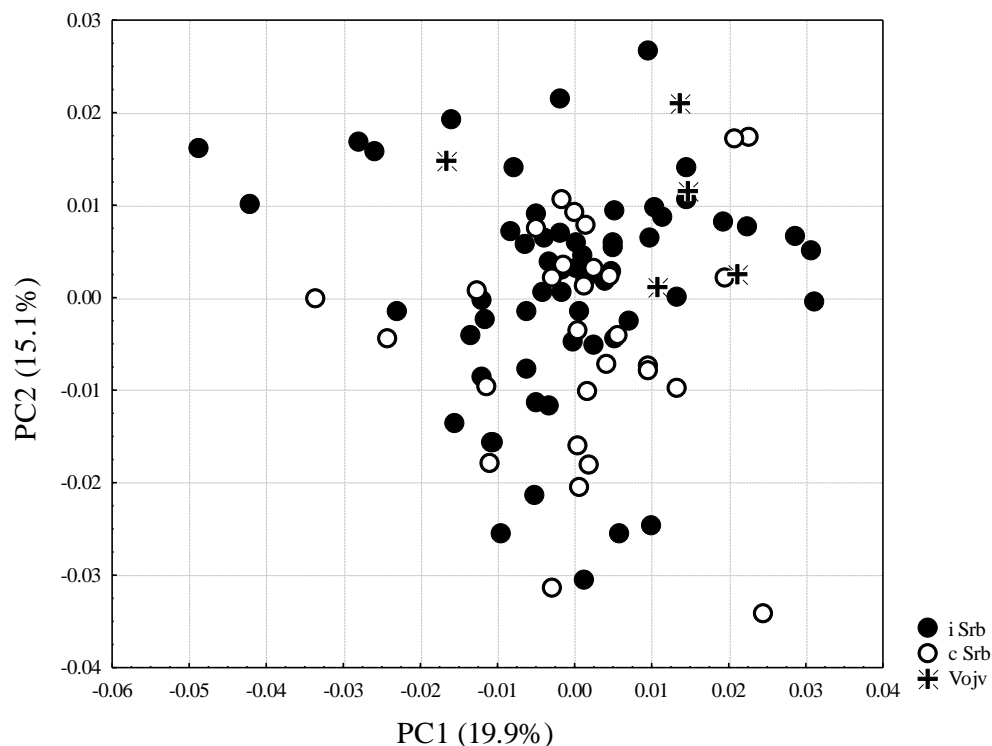
Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.7463	26, 62	0.81	0.7182
OBLAST	0.3537	52, 124	1.62	0.0152*
POLxOBLAST	0.4602	52, 124	1.13	0.2879

Tabela 35. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) lateralnog kranijuma za adultne jedinke šakala na nivou celog uzorka. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost.

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	1628.00	1	38.77	0.0000*
OBLAST	116.29	2	1.38	0.2525
POLxOBLAST	10.29	2	0.12	0.8848
Greška	9489.67	226		

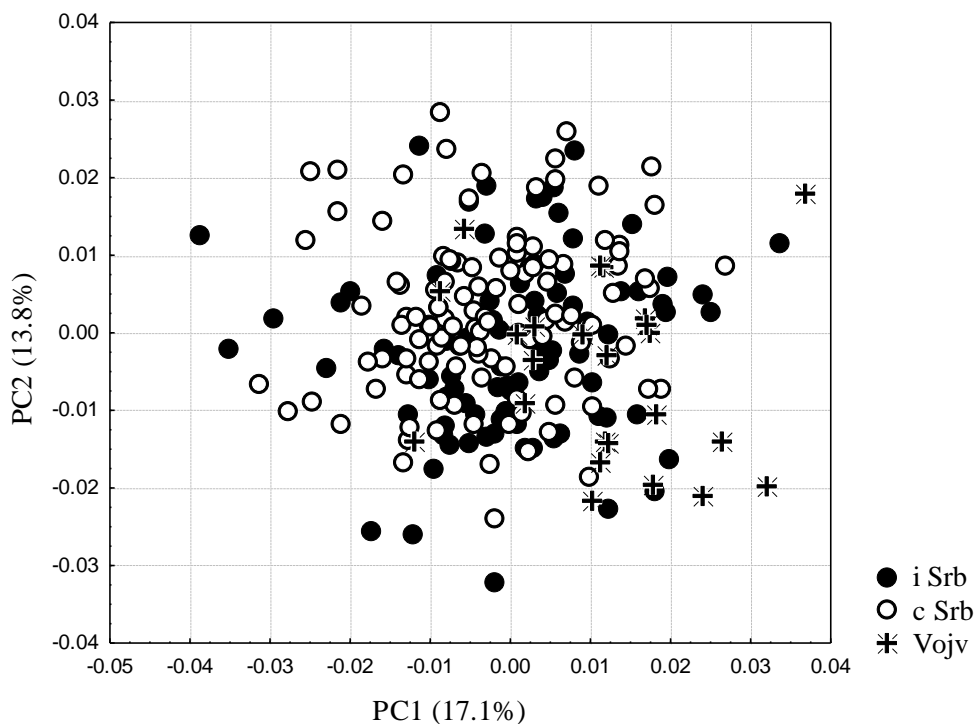
Tabela 36. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika lateralnog kranijuma za adultne jedinke šakala na nivou celog uzorka. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.7631	26, 201	2.40	0.0004*
OBLAST	0.5210	52, 402	2.98	0.0000*
POLxOBLAST	0.6993	52, 402	1.51	0.0159*



Slika 24. Analiza glavnih komponenti (PCA) varijabli oblika lateralnog kranijuma subadultnih jedinki šakala na nivou celog uzorka. i.Srb – istočna Srbija, c.Srb – centralna Srbija, Vojv – Vojvodina. Procenti varijabilnosti opisani glavnim komponentama (PC1 i PC2) dati su u zagradama.

Analize glavnih komponenti (PCA) varijabli oblika lateralnog kranijuma za subadultne (Slika 24) i adultne (Slika 25) jedinke nisu pokazale jasno izdvajanje analiziranih biogeografskih oblasti u odnosu na obe glavne komponente.



Slika 25. Analiza glavnih komponenti (PCA) varijabli oblika lateralnog kranijuma adultnih jedinki šakala na nivou celog uzorka. i Srb – istočna Srbija, c Srb – centralna Srbija, Vojv – Vojvodina. Procenti varijabilnosti opisani glavnim komponentama (PC1 i PC2) dati su u zagradama.

Usled male veličine uzorka subadultnih i adultnih jedinki iz Vojvodine, šakali iz panonske oblasti su isključeni iz daljih analiza biogeografske varijabilnosti, polnog dimorfizma i alometrije.

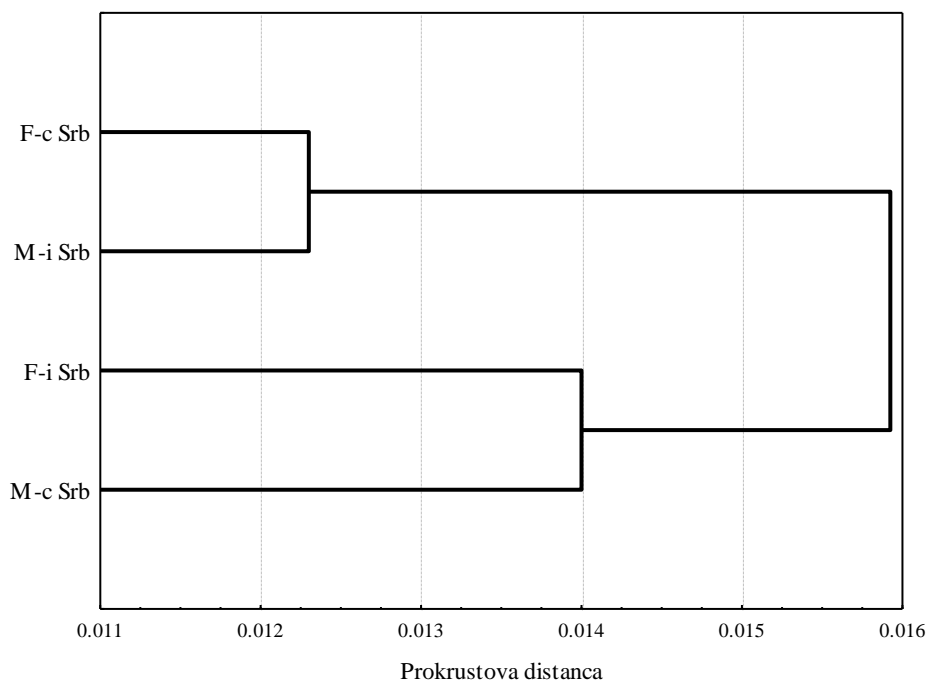
Subadulti centralne i istočne Srbije (peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) – Analizom varijanse (ANOVA) utvrđene su statistički značajne razlike u veličini lateralnog kranijuma između subadultnih mužjaka i ženki (Tabela 37). Iako su multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA) ustanovljene statistički značajne razlike u obliku lateralnog kranijuma između subadultnih jedinki iz centralne i istočne Srbije (Tabela 38), grupisanje jedinki unutar UPGMA klaster dijagrama (Slika 26) to ne pokazuje. Takođe, MANOVA je pokazala odsustvo statističke značajnosti efekta pola na varijabilnost oblika lateralnog kranijuma (Tabela 38) zbog čega dalje analize polnog dimorfizma u obliku, kao i odnosa između alometrije i polnog dimorfizma u obliku lateralnog kranijuma nisu rađene.

Tabela 37. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) lateralnog kranijuma za subadultne jedinke šakala centralne i istočne Srbije. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	388.17	1	10.05	0.0021*
OBLAST	28.81	1	0.75	0.3903
POLxOBLAST	0.07	1	0.00	0.9652
Greška	3245.86	84		

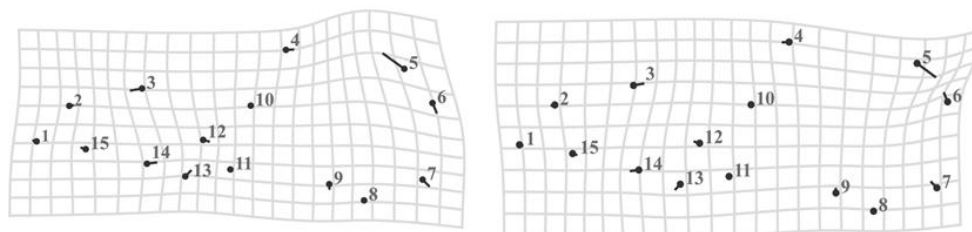
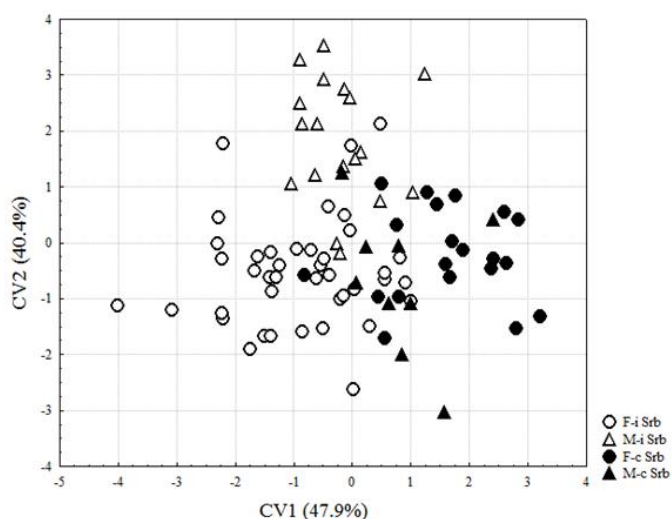
Tabela 38. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika lateralnog kranijuma za subadultne jedinke šakala centralne i istočne Srbije. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.7188	26, 59	0.89	0.6213
OBLAST	0.5232	26, 59	2.07	0.0109*
POLxOBLAST	0.6119	26, 59	1.44	0.1244



Slika 26. Lateralni kranijum – UPGMA dijagram za subadultne mužjake i ženke šakala centralne i istočne Srbije. F-c Srb – ženke centralne Srbije, M-c Srb – mužjaci centralne Srbije, F-i Srb – ženke istočne Srbije, M-i Srb – mužjaci istočne Srbije.

Međutim, na osnovu položaja jedinki u prostoru definisanom prvom (CV1) i drugom (CV2) kanonijskom osom (Slika 27) može se primetiti da duž CV1 ose (opisuje 47.9% razlika) postoji trend razdvajanja subadultnih jedinki iz centralne i istočne Srbije, odnosno peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti. Promene oblika duž CV1 ose izražene su u nazalnom, maksilarnom i interparijetalnom delu lateralnog kranijuma, pa subadultne jedinke iz istočne u odnosu na one iz centralne Srbije imaju kraće nazalne kosti, uži zadnji deo maksilarnih kostiju i veće interparijetalne kosti.



Slika 27. Kanonijska diskriminantna analiza (CVA) za subadultne mužjake i ženke šakala centralne i istočne Srbije. F-i Srb – ženke istočne Srbije, M-i Srb – mužjaci istočne Srbije, F-c Srb – ženke centralne Srbije, M-c Srb – mužjaci centralne Srbije. Procenti razlika u obliku lateralnog kranijuma opisani kanonijskim osama (CV1 i CV2) dati su u zagradama, a promene oblika duž CV1 ose uveličane su tri puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža.

Prosečne vrednosti veličine centroida (CSmean) za subadultne mužjake i ženke i vrednost indeksa polnog dimorfizma u veličini (I_{SSD}) ukazuju na male razlike u veličini lateralnog kranijuma između polova, tj. kod subadultnih jedinki lateralni kranijumi su za oko 2% veći kod mužjaka u odnosu na ženke (Tabela 39). Međutim, iako male ove razlike su statistički značajne.

Tabela 39. Nivo polnog dimorfizma u veličini lateralnog kranijuma subadultnih jedinki šakala centralne i istočne Srbije. CSmean – prosečne vrednosti veličine centroida (CS) za mužjake i ženke, I_{SSD} – indeks polnog dimorfizma u veličini, $P(I_{SSD})$ – statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini.

	pol	N	CSmean	I_{SSD}	$P(I_{SSD})$
subadulti	mužjaci	27	232.6374	1.0212	0.0053
	ženke	61	227.8163		

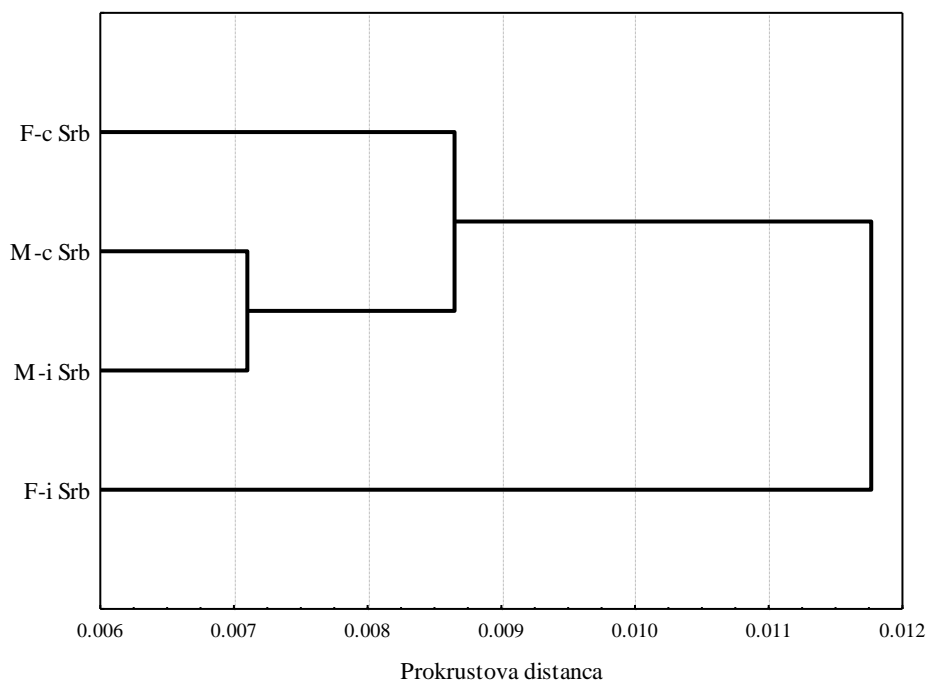
Adulti centralne i istočne Srbije (peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) – Analizom varijanse (ANOVA) utvrđene su statistički značajne razlike u veličini lateralnog kranijuma između adultnih mužjaka i ženki (Tabela 40). Slično kao kod subadulta, iako su multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA) ustanovljene statistički značajne razlike u obliku lateralnog kranijuma između jedinki iz centralne i istočne Srbije (Tabela 41), grupisanje jedinki unutar UPGMA klaster dijagrama (Slika 28) to ne pokazuje. Takođe, MANOVA je pokazala odsustvo statističke značajnosti efekta pola na varijabilnost oblika lateralnog kranijuma (Tabela 41) zbog čega dalje analize polnog dimorfizma u obliku, kao i odnosa između alometrije i polnog dimorfizma u obliku lateralnog kranijuma nisu rađene.

Tabela 40. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) lateralnog kranijuma za adultne jedinke šakala centralne i istočne Srbije. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	2207.26	1	54.00	0.0000*
OBLAST	80.93	1	1.98	0.1609
POLxOBLAST	9.33	1	0.23	0.6332
Greška	8338.87	204		

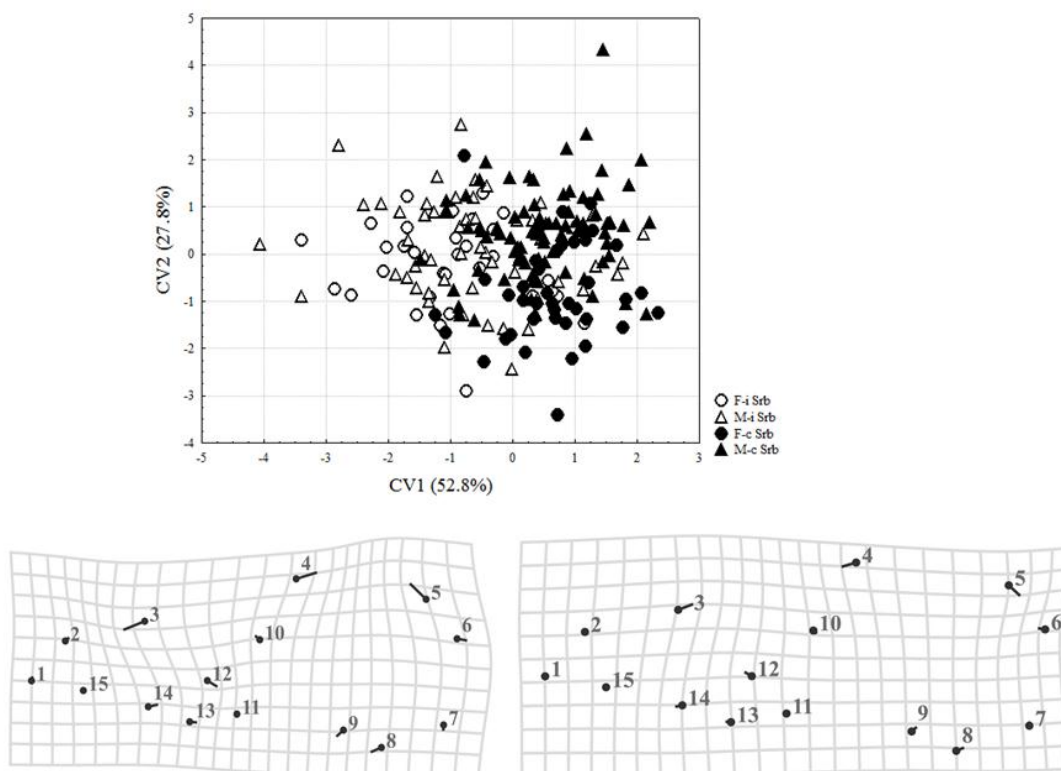
Tabela 41. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika lateralnog kranijuma za adultne jedinke šakala centralne i istočne Srbije. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.8303	26, 179	1.41	0.1019
OBLAST	0.7020	26, 179	2.92	0.0000*
POLxOBLAST	0.8436	26, 179	1.28	0.1793



Slika 28. Lateralni kranijum – UPGMA dijagram za adultne mužjake i ženke šakala centralne i istočne Srbije. F-c Srb – ženke centralne Srbije, M-c Srb – mužjaci centralne Srbije, F-i Srb – ženke istočne Srbije, M-i Srb – mužjaci istočne Srbije.

Međutim, na osnovu Kanonijske diskriminantne analize (CVA) primetan je trend grupisanja adultnih mužjaka i ženki iz istočne Srbije (planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) u negativnom delu CV1 ose, odnosno adultnih mužjaka i ženki iz centralne Srbije (peripanonske biogeografske oblasti) u pozitivnom delu CV1 ose (Slika 29). Adultne jedinke iz istočne Srbije u odnosu na one iz centralne Srbije imaju nešto kraće nazalne kosti i zigomatične lukove, veće interparijetalne kosti i generalno širi zadnji deo lateralnog kranijuma.



Slika 29. Kanonijska diskriminantna analiza (CVA) za adultne mužjake i ženke šakala centralne i istočne Srbije. F-i Srb – ženke istočne Srbije, M-i Srb – mužjaci istočne Srbije, F-c Srb – ženke centralne Srbije, M-c Srb – mužjaci centralne Srbije. Procenti razlika u obliku lateralnog kranijuma opisani kanonijskim osama (CV1 i CV2) dati su u zagradama, a promene oblika duž CV1 ose uveličane su tri puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža.

Prosečne vrednosti veličine centroida (CSmean) za adultne mužjake i ženke i vrednost indeksa polnog dimorfizma u veličini (I_{SSD}) ukazuju na male razlike u veličini lateralnog kranijuma između polova, tj. kod adultnih jedinki lateralni kranijumi su za oko 3% veći kod mužjaka u odnosu na ženke (Tabela 42). Post hoc Tukey testom za neizbalansirane uzorke utvrđena je statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini.

Tabela 42. Nivo polnog dimorfizma u veličini lateralnog kranijuma adultnih jedinki šakala centralne i istočne Srbije. CSmean – prosečne vrednosti veličine centroida (CS) za mužjake i ženke, I_{SSD} – indeks polnog dimorfizma u veličini, $P(I_{SSD})$ – statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini.

	pol	N	CSmean	I_{SSD}	$P(I_{SSD})$
adulti	mužjaci	136	240.8974	1.0295	0.0000
	ženke	72	234.0057		

4.1.4. Mandibula

Analizirano je ukupno 324 mandibule.

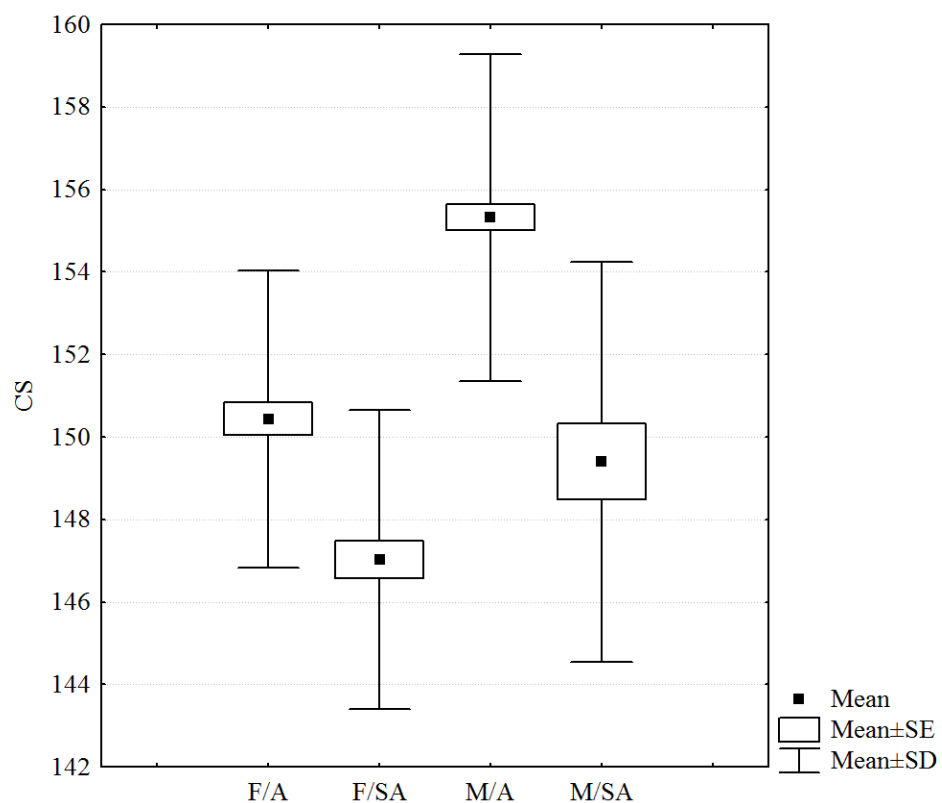
Primenom Generalizovane Prokrustove analize (GPA) dobijene su varijable veličine i oblika mandibule, tj. za svaku jedinku je izračunata varijabla veličine (veličina centroida, CS) i izdvojene varijable oblika (24 Prokrustove koordinate).

Analiza varijanse (ANOVA) na nivou celog uzorka (Tabela 43) pokazala je statističku značajnost uticaja pola i uzrasta, kao i njihove interakcije, na varijabilnost veličine mandibule.

Tabela 43. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) mandibule šakala na nivou celog uzorka. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	746.08	1	49.13	0.0000*
UZRAST	1237.32	1	81.48	0.0000*
POLxUZRAST	90.13	1	5.93	0.0154*
Greška	4859.38	320		

Na Slici 30. grafički su predstavljene prosečne vrednosti veličine centroida (CS) mandibule ženki i mužjaka različitih uzrasnih kategorija. Kao i u slučaju kranijuma, i ovdje je najmanja prosečna vrednost veličine centroida utvrđena kod suabdultnih ženki (CSmean = 147.0321), a najveća kod adultnih mužjaka (CSmean = 155.3234). Slične vrednosti prosečne veličine centroida dobijene su kod adultnih ženki (CSmean = 150.4396) i subadultnih mužjaka (CSmean = 149.3966), što je i potvrđeno Post hoc Tukey testom za neizbalansirane uzorke koji je pokazao statistički značajne razlike u srednjim vrednostima veličine centroida kod svih poređenja (P < 0.0001), izuzev između ženki adulta i mužjaka subadulta (P = 0.7485) i između subadultnih mužjaka i ženki (P = 0.1050).



Slika 30. Prosečne vrednosti (Mean), standardne greške (SE) i standardne devijacije (SD) veličine centroida (CS) mandibule ženki i mužjaka šakala različitih uzrasnih kategorija na nivou celog uzorka. F/A – adultne ženke, F/SA – subadultne ženke, M/A – adultni mužjaci, M/SA – subadultni mužjaci.

Multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA) utvrđen je statistički značajan efekat pola i uzrasta na varijabilnost oblika mandibule, dok efekat njihove interakcije nije pokazao statističku značajnost (Tabela 44).

Tabela 44. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika mandibule šakala na nivou celog uzorka. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.7524	20, 301	4.95	0.0000*
UZRAST	0.8143	20, 301	3.43	0.0000*
POLxUZRAST	0.9314	20, 301	1.11	0.3387

Nakon što su utvrđene statistički značajne razlike u veličini (Tabela 43, Slika 30) i obliku (Tabela 44) mandibule između različitih uzrasnih kategorija, dalje analize rađene su odvojeno na subadultnim i adultnim jedinkama.

Za subadultne jedinke, ANOVA nije pokazala značajnost nijednog od testiranih faktora (Tabela 45), dok je MANOVA utvrdila statistički značajne razlike u obliku mandibule između polova, kao i među jedinkama iz različitih biogeografskih oblasti (Tabela 46). Kod adultnih jedinki, analizom varijanse (ANOVA) utvrđen je statistički značajan polni dimorfizam u veličini mandibule (Tabela 47), dok je multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) pokazala statističku značajnost i pola i biogeografske oblasti na varijabilnost oblika mandibule (Tabela 48).

Tabela 45. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) mandibule za subadultne jedinke šakala na nivou celog uzorka. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	12.20	1	0.74	0.3918
OBLAST	42.93	2	1.30	0.2769
POLxOBLAST	7.13	2	0.22	0.8059
Greška	1416.57	86		

Tabela 46. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika mandibule za subadultne jedinke šakala na nivou celog uzorka. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

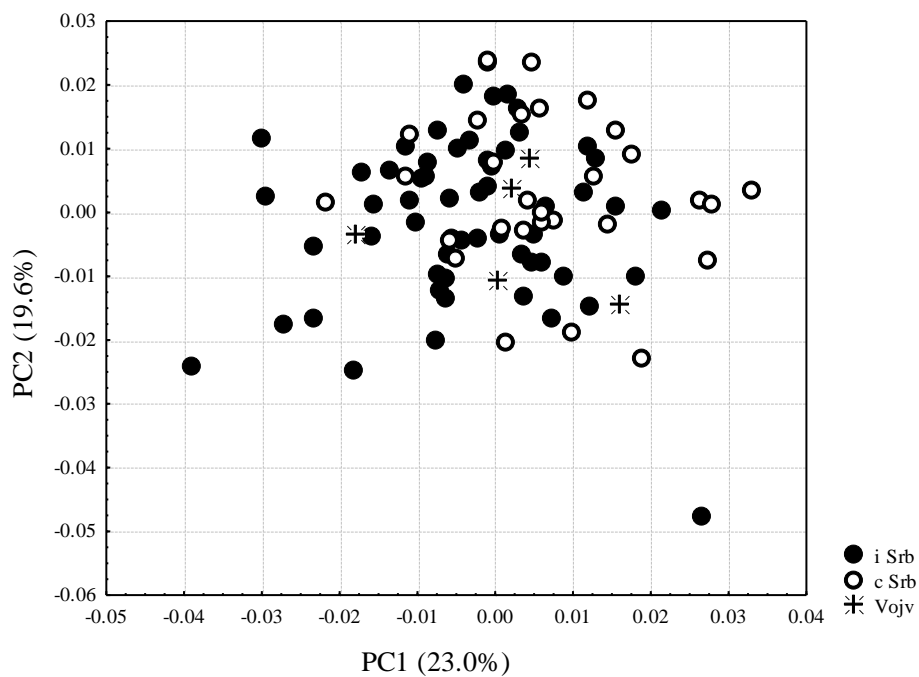
Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.5780	20, 67	2.45	0.0034*
OBLAST	0.3925	40, 134	2.00	0.0018*
POLxOBLAST	0.5444	40, 134	1.19	0.2305

Tabela 47. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) mandibule za adultne jedinke šakala na nivou celog uzorka. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	748.00	1	50.12	0.0000*
OBLAST	14.89	2	0.50	0.6078
POLxOBLAST	14.22	2	0.48	0.6216
Greška	3372.81	226		

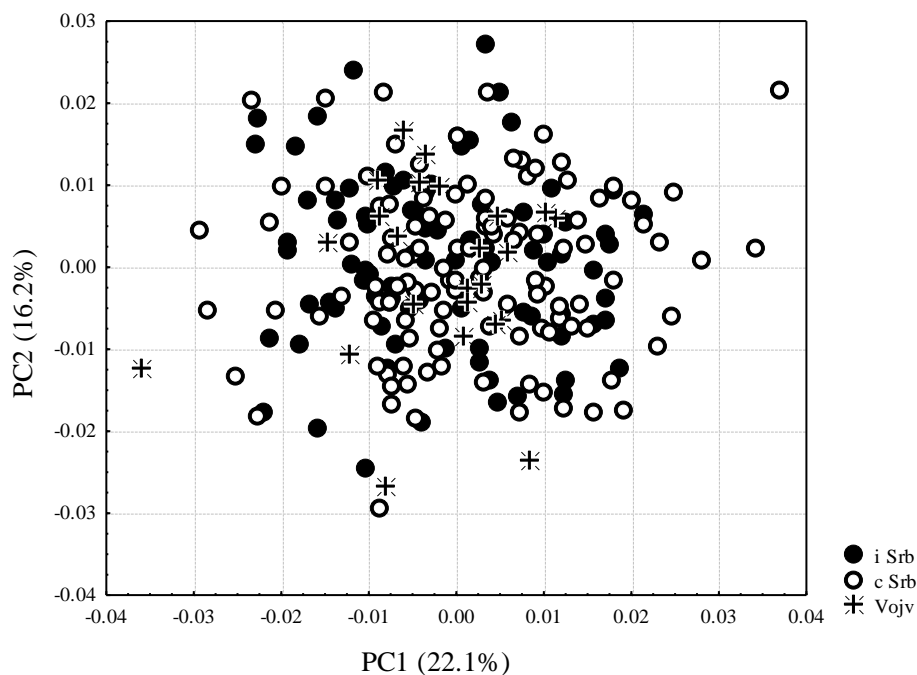
Tabela 48. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika mandibule za adultne jedinke šakala na nivou celog uzorka. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.7963	20, 207	2.65	0.0003*
OBLAST	0.6946	40, 414	2.07	0.0002*
POLxOBLAST	0.7997	40, 414	1.22	0.1709



Slika 31. Analiza glavnih komponenti (PCA) varijabli oblika mandibule subadultnih jedinki šakala na nivou celog uzorka. i Srb – istočna Srbija, c Srb – centralna Srbija, Vojv – Vojvodina. Procenti varijabilnosti opisani glavnim komponentama (PC1 i PC2) dati su u zagradama.

Analize glavnih komponenti (PCA) varijabli oblika mandibule za subadultne (Slika 31) i adultne (Slika 32) jedinke nisu pokazale jasno izdvajanje analiziranih biogeografskih oblasti u odnosu na obe glavne komponente.



Slika 32. Analiza glavnih komponenti (PCA) varijabli oblika mandibule adultnih jedinki šakala na nivou celog uzorka. i Srb – istočna Srbija, c Srb – centralna Srbija, Vojv – Vojvodina. Procenti varijabilnosti opisani glavnim komponentama (PC1 i PC2) dati su u zagradama.

Usled male veličine uzorka subadultnih i adultnih jedinki iz Vojvodine, šakali iz panonske oblasti su isključeni iz daljih analiza biogeografske varijabilnosti, polnog dimorfizma i alometrije.

Subadulti centralne i istočne Srbije (peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) – Analizom varijanse (ANOVA) utvrđene su statistički značajne razlike u veličini mandibule između subadultnih mužjaka i ženki, kao i odsustvo značajnog efekta biogeografske oblasti i njene interakcije sa polom na varijabilnost veličine (Tabela 49). Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) je pokazala da između subadultnih jedinki iz centralne i istočne Srbije postoje statistički značajne razlike u obliku mandibule, dok statistička značajnost efekta pola na varijabilnost oblika mandibule nije utvrđena (Tabela

50) zbog čega dalje analize polnog dimorfizma u obliku, kao i odnosa između alometrije i polnog dimorfizma u obliku mandibule nisu rađene.

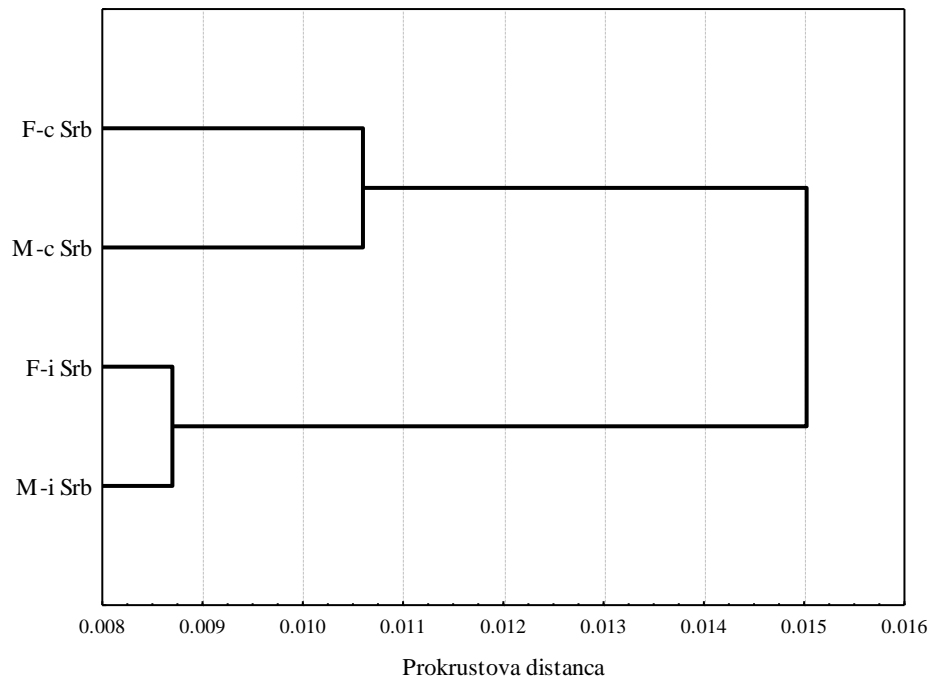
Tabela 49. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) mandibule za subadultne jedinke šakala centralne i istočne Srbije. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	98.62	1	6.03	0.0162*
OBLAST	7.55	1	0.46	0.4989
POLxOBLAST	0.05	1	0.00	0.9563
Greška	1358.05	83		

Tabela 50. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika mandibule za subadultne jedinke šakala centralne i istočne Srbije. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

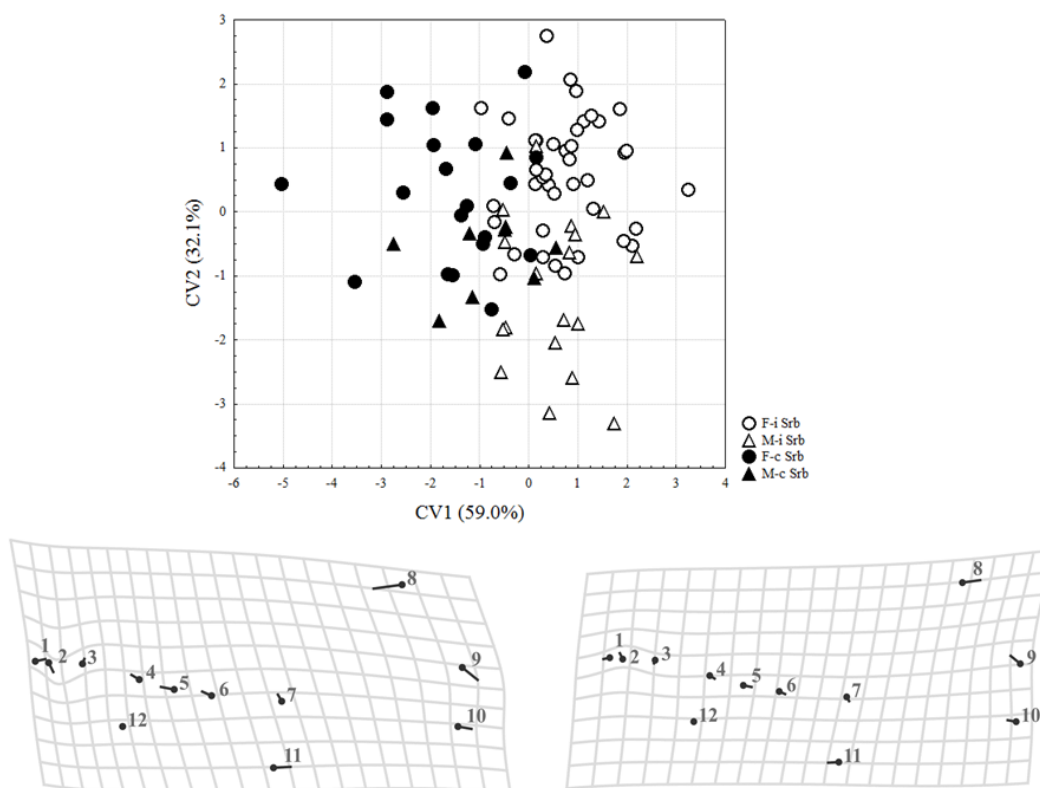
Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.6967	20, 64	1.37	0.1694
OBLAST	0.5705	20, 64	2.41	0.0042*
POLxOBLAST	0.8113	20, 64	0.74	0.7658

Grupisanje različitih polova iz iste biogeografske oblasti, a potom i grupisanje dve biogeografske oblasti uočljivo na UPGMA klaster dijagramu (Slika 33) potvrđuje prethodni rezultat MANOVA analize, tj. razlike u obliku mandibule veće su između subadultnih jedinki iz različitih biogeografskih oblasti nego između subadultnih jedinki različitog pola.



Slika 33. Mandibula – UPGMA dijagram za subadultne mužjake i ženke šakala centralne i istočne Srbije. F-c Srb – ženke centralne Srbije, M-c Srb – mužjaci centralne Srbije, F-i Srb – ženke istočne Srbije, M-i Srb – mužjaci istočne Srbije.

Takođe je i na osnovu grafičkog prikaza položaja subadultnih jedinki u odnosu na prvu (CV1) i drugu (CV2) kanonijsku osu (Slika 34) primetno razdvajanje mužjaka i ženki centralne Srbije (peripanonske biogeografske oblasti) u odnosu na mužjake i ženke istočne Srbije (planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) duž CV1 ose (opisuje 59.0% razlika). Promene oblika vidljive su duž cele mandibule. Subadultne jedinke iz centralne Srbije u odnosu na one iz istočne Srbije odlikuju mandibule izduženije u zadnjem delu (oblasti kondilarnog i angularnog nastavka), ali kraće u prednjem alveolarnom regionu.



Slika 34. Kanonijska diskriminantna analiza (CVA) za subadultne mužjake i ženke šakala centralne i istočne Srbije. F-i Srb – ženke istočne Srbije, M-i Srb – mužjaci istočne Srbije, F-c Srb – ženke centralne Srbije, M-c Srb – mužjaci centralne Srbije. Procenti razlika u obliku mandibule opisani kanonijskim osama (CV1 i CV2) dati su u zagradama, a promene oblika duž CV1 ose uveličane su tri puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža.

Prosečne vrednosti veličine centroida (CSmean) za subadultne mužjake i ženke i vrednost indeksa polnog dimorfizma u veličini (I_{SSD}) ukazuju na male razlike u veličini mandibule između polova, tj. kod subadultnih jedinki mandibule su za oko 2% veće kod mužjaka u odnosu na ženke (Tabela 51). Međutim, iako male ove razlike su statistički značajne.

Tabela 51. Nivo polnog dimorfizma u veličini mandibule subadultnih jedinki šakala centralne i istočne Srbije. CSmean – prosečne vrednosti veličine centroida (CS) za mužjake i ženke, I_{SSD} – indeks polnog dimorfizma u veličini, $P(I_{SSD})$ – statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini.

	pol	N	CSmean	I_{SSD}	$P(I_{SSD})$
subadulti	mužjaci	27	149.5721	1.0165	0.0292
	ženke	60	147.1494		

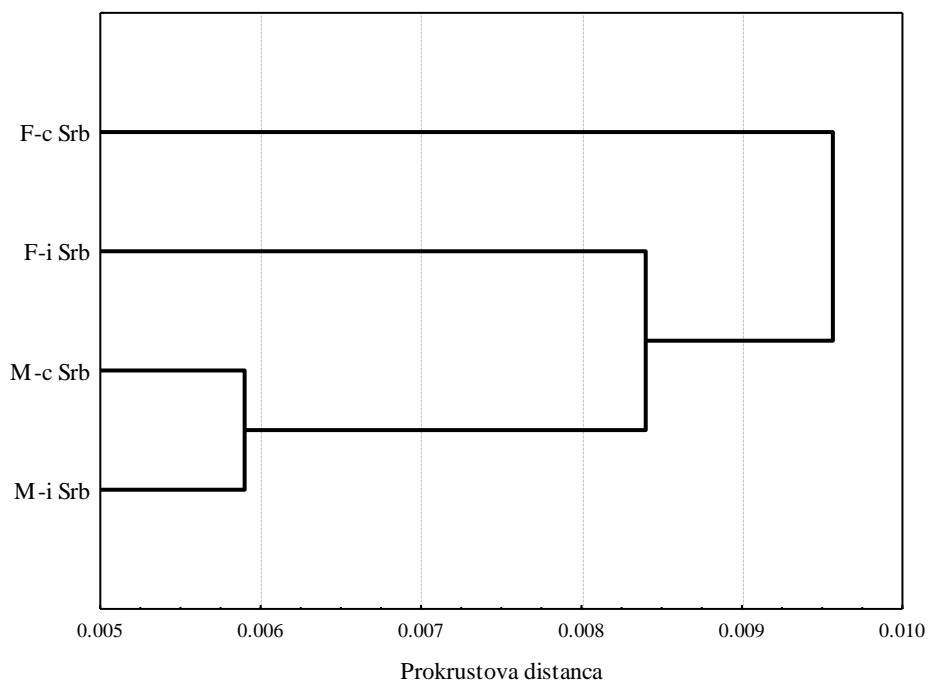
Adulti centralne i istočne Srbije (peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) – Analizom varijanse (ANOVA) utvrđene su statistički značajne razlike u veličini mandibule između adultnih mužjaka i ženki, kao i odsustvo značajnog efekta biogeografske oblasti i njene interakcije sa polom na varijabilnost veličine (Tabela 52). Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) je pokazala statističku značajnost polnog dimorfizma u obliku mandibule, ali i statistički značajne razlike u obliku mandibule između adultnih jedinki iz centralne i istočne Srbije (Tabela 53).

Tabela 52. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) mandibule za adultne jedinke šakala centralne i istočne Srbije. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (* $P < 0.05$).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	1158.75	1	77.22	0.0000*
OBLAST	13.07	1	0.87	0.3518
POLxOBLAST	12.27	1	0.82	0.3670
Greška	3061.33	204		

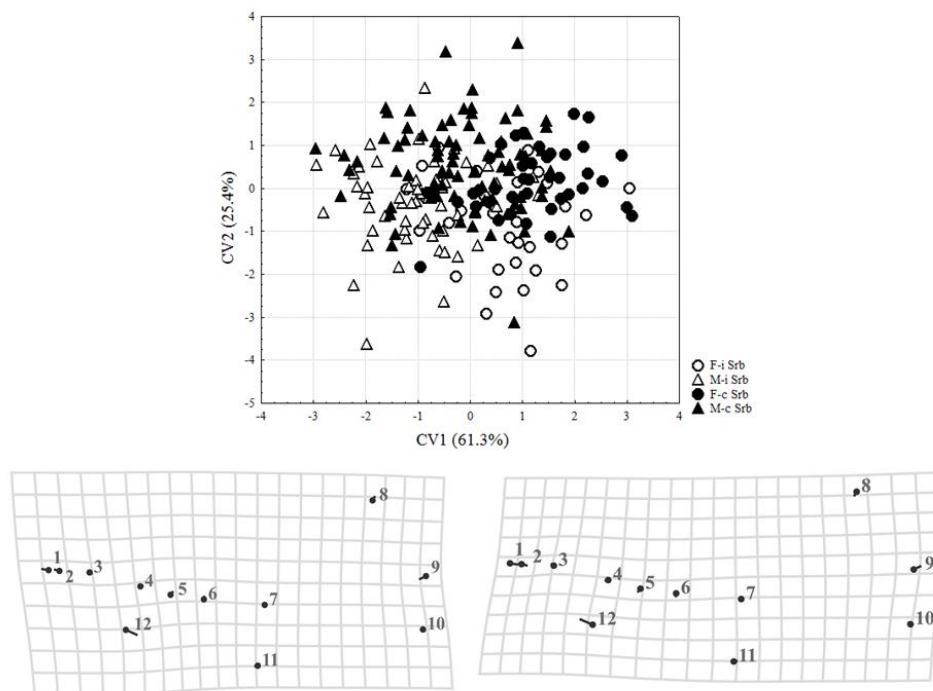
Tabela 53. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika mandibule za adultne jedinke šakala centralne i istočne Srbije. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.6344	20, 185	5.33	0.0000*
OBLAST	0.7561	20, 185	2.98	0.0001*
POLxOBLAST	0.8755	20, 185	1.32	0.1735



Slika 35. Mandibula – UPGMA dijagram za adultne mušjake i ženke šakala centralne i istočne Srbije. F-c Srb – ženke centralne Srbije, M-c Srb – mušjaci centralne Srbije, F-i Srb – ženke istočne Srbije, M-i Srb – mušjaci istočne Srbije.

Iako način grupisanja (prvobitno grupisanje mužjaka istočne i centralne Srbije, nakon čega im se priključuju ženke iz istočne i centralne Srbije) uočljiv na UPGMA klaster dijagramu (Slika 35) ukazuje na veće razlike u obliku mandibule između adultnih jedinki različitog pola nego između adultnih jedinki iz različitih biogeografskih oblasti, Kanonijska diskriminantna analiza (CVA) to i potvrđuje (Slika 36). Naime, duž CV1 ose (opisuje 61.3% razlika) prisutan je trend razdvajanja adultnih mužjaka i ženki. Međutim, uočene promene oblika između polova su slabo izražene i vidljive u ograničenim delovima mandibule. Mužjaci u odnosu na ženke imaju mandibule nešto duže u prednjem delu, ali kraće u nivou kondilarnog nastavka.



Slika 36. Kanonijska diskriminantna analiza (CVA) za adultne mužjake i ženke šakala centralne i istočne Srbije. F-i Srb – ženke istočne Srbije, M-i Srb – mužjaci istočne Srbije, F-c Srb – ženke centralne Srbije, M-c Srb – mužjaci centralne Srbije. Procenti razlika u obliku mandibule opisani kanonijskim osama (CV1 i CV2) dati su u zagradama, a promene oblika duž CV1 ose uveličane su tri puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža.

Prosečne vrednosti veličine centroida (CSmean) za adultne mužjake i ženke i vrednost indeksa polnog dimorfizma u veličini (I_{SSD}) ukazuju na male razlike u veličini mandibule između polova, tj. kod adultnih jedinki mandibule su za oko 3% veće kod mužjaka u odnosu na ženke (Tabela 54). Međutim, iako male ove razlike su statistički značajne. Takođe, u skladu sa prethodnim rezultatima varijabilnosti oblika mandibule između polova, kod adultnih jedinki permutacioni test sa 10 000 permutacija je pokazao i statističku značajnost vrednosti indeksa polnog dimorfizma u obliku mandibule (Tabela 54).

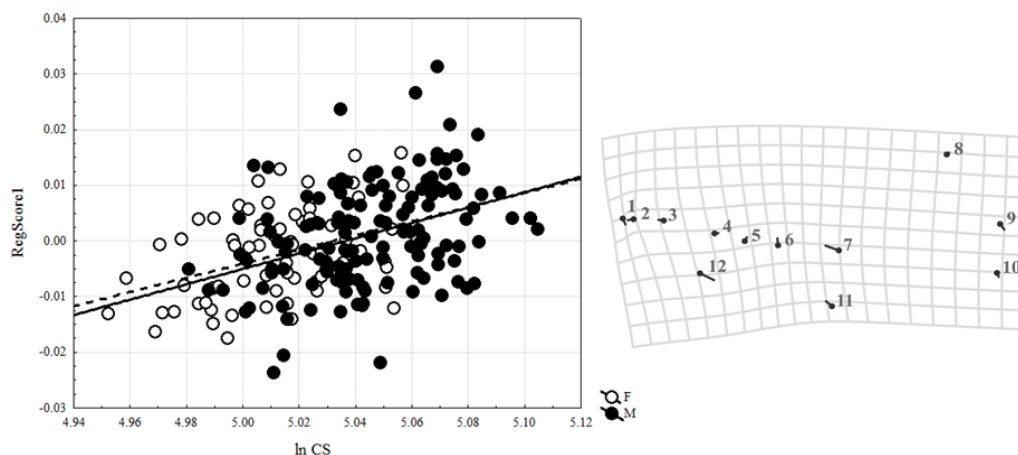
Tabela 54. Nivo polnog dimorfizma u veličini i obliku mandibule adultnih jedinki šakala centralne i istočne Srbije. CSmean – prosečne vrednosti veličine centroida (CS) za mužjake i ženke, I_{SSD} – indeks polnog dimorfizma u veličini, I_{SShD} – indeks polnog dimorfizma u obliku, $P(I_{SSD})$ – statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini, $P(I_{SShD})$ – statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u obliku.

	pol	N	CSmean	I_{SSD}	$P(I_{SSD})$	I_{SShD}	$P(I_{SShD})$
adulti	mužjaci	136	155.3895	1.0329	0.0000	0.0060	0.0105
	ženke	72	150.4373				

Multivarijantnom analizom kovarijanse (MANCOVA) nije utvrđena statistički značajna interakcija pola i logaritmovane vrednosti veličine centroida ($\ln CS$) što ukazuje na homogenost nagiba alometrijskih prava između polova (Tabela 55). Multivarijantnom regresijom varijabli oblika na $\ln CS$ (objedinjenih polova) dobijen je statistički značajan ($P = 0.0001$) efekat alometrije na ukupnu varijabilnost oblika mandibule i procenjeno da alometrija opisuje 2.18% ukupne varijabilnosti oblika. Najuočljivije alometrijske promene oblika prisutne su u prednjem (alveolarnom) regionu mandibule (Slika 37). Naime, sa povećanjem veličine primetno je njegovo skraćivanje i širenje.

Tabela 55. Multivarijantna analiza kovarijanse (MANCOVA) varijabli oblika mandibule adultnih jedinki šakala centralne i istočne Srbije. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.9125	20, 185	0.89	0.6044
lnCS	0.7318	20, 185	3.39	0.0000*
POLxlnCS	0.9116	20, 185	0.90	0.5910



Slika 37. Alometrijske promene oblika mandibule (uveličane tri puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža) za adultne ženke (F) i mužjake (M) šakala centralne i istočne Srbije.

4.2. Lisica

4.2.1. Ventralni kranijum

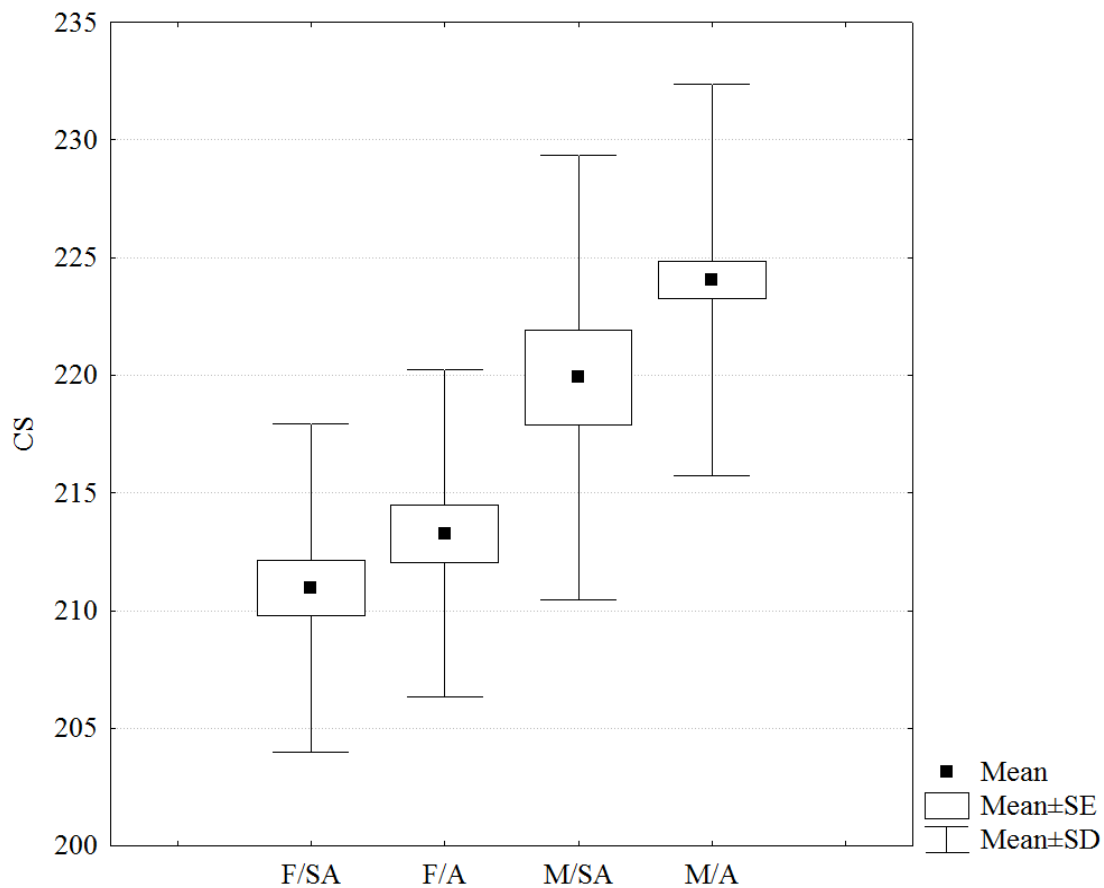
Analizirano je ukupno 205 ventralnih kranijuma.

Primenom Generalizovane Prokrustove analize (GPA) dobijene su varijable veličine i oblika ventralnog kranijuma, tj. za svaku jedinku je izračunata varijabla veličine (veličina centroida, CS) i izdvojene varijable oblika (32 Prokrustove koordinate).

Analiza varijanse (ANOVA) na nivou celog uzorka pokazala je statističku značajnost efekta pola i uzrasta, dok za interakciju testiranih faktora nije utvrđeno da statistički značajno utiče na varijabilnost veličine ventralnog kranijuma (Tabela 56).

Tabela 56. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) ventralnog kranijuma lisice. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	3472.06	1	53.87	0.0000*
UZRAST	372.39	1	5.78	0.0171*
POLxUZRAST	29.84	1	0.46	0.4970
Greška	12955.03	201		



Slika 38. Prosečne vrednosti (Mean), standardne greške (SE) i standardne devijacije (SD) veličine centroida (CS) ventralnog kranijuma ženki i mužjaka lisice različitih uzrasnih kategorija. F/SA – subadultne ženke, F/A – adultne ženke, M/SA – subadultni mužjaci, M/A – adultni mužjaci.

Na osnovu prosečnih vrednosti veličine centroida (CS) (Slika 38) utvrđeno je da se subadultne ženke odlikuju najmanjim ($CS_{mean} = 210.9497$), a adultni mužjaci najvećim ($CS_{mean} = 224.0566$) ventralnim kranijumima. Slične vrednosti prosečne veličine centroida dobijene su između subadultnih ženki i adultnih ženki ($CS_{mean} = 213.2679$), kao i između subadultnih mužjaka ($CS_{mean} = 219.9079$) i adultnih mužjaka, što je i potvrđeno Post hoc Tukey testom za neizbalansirane uzorke koji je pokazao statistički značajne razlike u srednjim vrednostima veličine centroida kod svih poređenja ($P < 0.05$), izuzev

između subadultnih i adultnih ženki ($P = 0.6440$) i između subadultnih i adultnih mužjaka ($P = 0.3163$).

Multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA) na nivou celog uzorka dobijena je statistički značajna vrednost za faktor pola, dok je za uzrast, kao i za interakciju pola i uzrasta utvrđeno da ne utiču na varijabilnost oblika ventralnog kranijuma (Tabela 57).

Tabela 57. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika ventralnog kranijuma lisice. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (* $P < 0.05$).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.7595	28, 174	1.97	0.0046*
UZRAST	0.8965	28, 174	0.72	0.8498
POLxUZRAST	0.8793	28, 174	0.85	0.6809

Nakon što nisu utvrđene statistički značajne razlike u veličini ventralnog kranijuma između različitih uzrasnih kategorija istog pola (Slika 38), kao ni u obliku ventralnog kranijuma između različitih uzrasnih kategorija (Tabela 57), dalje analize rađene su na objedinjenim subadultnim i adultnim jedinkama.

Analiza varijanse (ANOVA) pokazala je statističku značajnost efekta pola, dok za efekte biogeografske oblasti i interakcije testiranih faktora nije utvrđeno da statistički značajno utiču na varijabilnost veličine ventralnog kranijuma (Tabela 58). Multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA) dobijene su statistički značajne vrednosti za faktore pola i biogeografske oblasti, a za interakciju ovih faktora nije utvrđeno da utiče na varijabilnost oblika ventralnog kranijuma (Tabela 59).

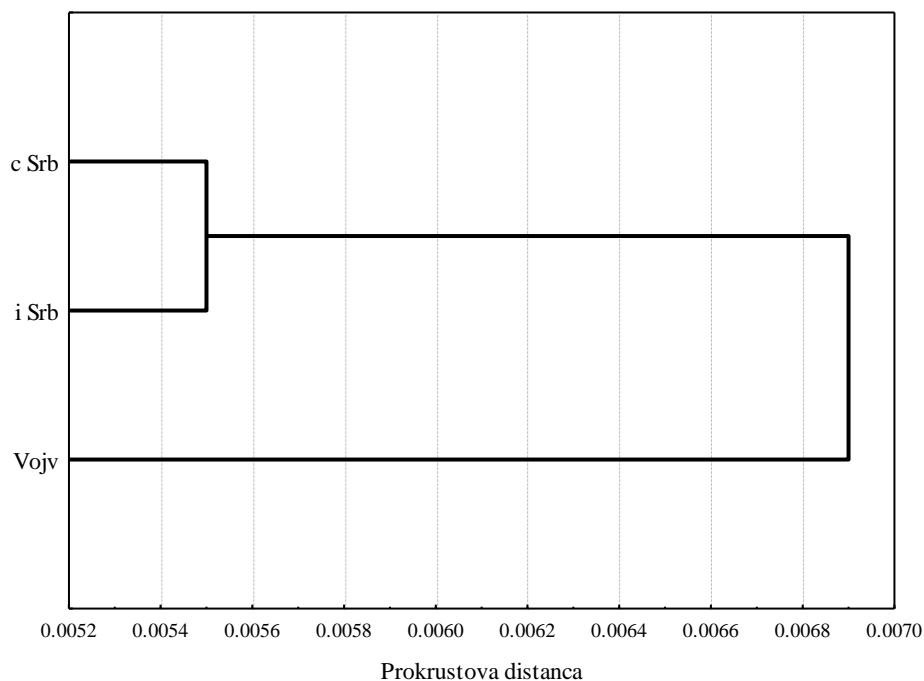
Tabela 58. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) ventralnog kranijuma lisice. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	4687.39	1	70.83	0.0000*
OBLAST	51.32	2	0.39	0.6791
POLxOBLAST	166.21	2	1.26	0.2871
Greška	13170.32	199		

Tabela 59. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika ventralnog kranijuma lisice. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.7248	28, 172	2.33	0.0005*
OBLAST	0.5136	56, 344	2.43	0.0000*
POLxOBLAST	0.7997	56, 344	0.73	0.9277

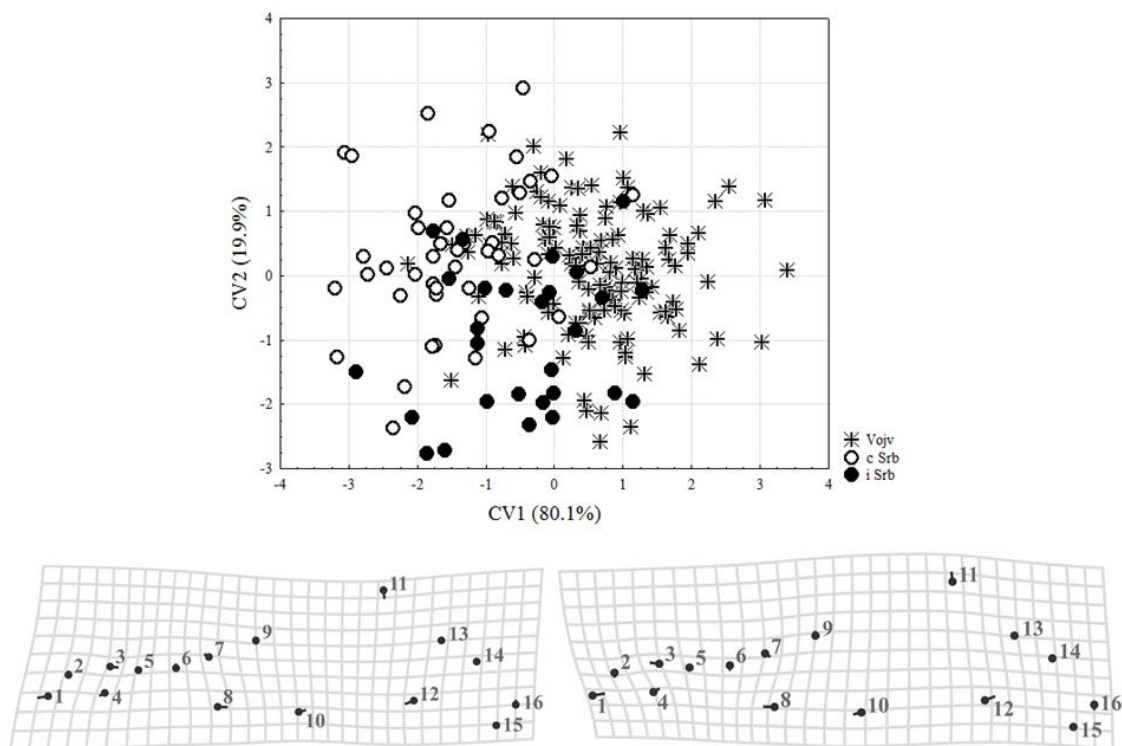
Na osnovu UPGMA klaster dijagrama (Slika 39) može se konstatovati da se prvo grupišu lisice iz centralne i istočne Srbije, odnosno da postoji veća sličnost u obliku ventralnog kranijuma između lisica centralne i istočne Srbije u odnosu na one iz Vojvodine.



Slika 39. Ventralni kranijum – UPGMA dijagram. Vojv – lisice Vojvodine, c Srb – lisice centralne Srbije, i Srb – lisice istočne Srbije.

Kanonijska diskriminantna analiza (CVA) je takođe pokazala da postoje određene razlike u obliku ventralnog kranijuma među liscama iz različitih biogeografskih oblasti (Slika 40). Naime, na osnovu grafičkog prikaza položaja jedinki u odnosu na CV1 osu (opisuje 80.1% razlika) primetan je trend razdvajanja lisica iz centralne i istočne Srbije (peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) u odnosu na lisice iz Vojvodine (panonske biogeografske oblasti). Najuočljivije razlike u obliku prisutne su na nivou facijalnog i temporalnog regiona. U odnosu na lisice centralne i istočne Srbije, jedinke iz Vojvodine odlikuju generalno robustniji ventralni kranijumi sa kraćim rostralnim i širim

zigomatičnim regionom. Takođe, imaju i kraće maksilarne kosti, nešto duže nepce, a posteriorna ivica alveolusa očnjaka im je pomerena ka napred.



Slika 40. Kanonijska diskriminantna analiza (CVA). Vojv – lisice Vojvodine, c Srb – lisice centralne Srbije, i Srb – lisice istočne Srbije. Procenti razlika u obliku ventralnog kranijuma opisani kanonijskim osama (CV1 i CV2) dati su u zagradama, a promene oblika duž CV1 ose uveličane su tri puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža.

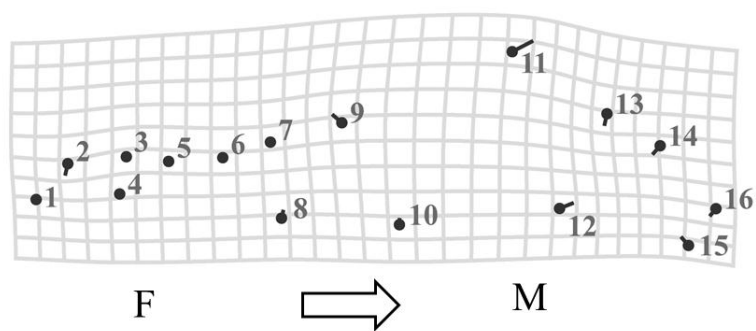
Pošto je MANOVA pokazala statistički značajne razlike u obliku ventralnog kranijuma i između polova (Tabele 57 i 59), važno je napomenuti da su CVA varijabli oblika za svaki pol posebno (rezultati nisu prikazani) pokazale identičan obrazac razdvajanja biogeografskih oblasti dobijen CVA varijabli oblika za objedinjene polove (Slika 40).

Na osnovu prosečnih vrednosti veličine centroida (CSmean) za mužjake i ženke i vrednosti indeksa polnog dimorfizma u veličini (I_{SSD}) utvrđeno je da su ventralni kranijumi za oko 5% veći kod mužjaka u odnosu na ženke (Tabela 60). Post hoc Tukey testom za neizbalansirane uzorke dobijena je statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini. Takođe, permutacioni test sa 10 000 permutacija je pokazao i statističku značajnost vrednosti indeksa polnog dimorfizma u obliku izračunatog na nivou ukupne varijabilnosti oblika (Tabela 60).

Tabela 60. Nivo polnog dimorfizma u veličini i obliku ventralnog kranijuma lisica. CSmean – prosečne vrednosti veličine centroida (CS) za mužjake i ženke, I_{SSD} – indeks polnog dimorfizma u veličini, I_{SShD} – indeks polnog dimorfizma u obliku, $P(I_{SSD})$ – statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini, $P(I_{SShD})$ – statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u obliku.

pol	N	CSmean	I_{SSD}	$P(I_{SSD})$	I_{SShD}	$P(I_{SShD})$
mužjaci	136	223.3855	1.0534	0.0000	0.0040	0.0286
ženke	69	212.0584				

Što se tiče samih promena oblika ventralnog kranijuma između polova uočenih na nivou ukupne varijabilnosti oblika (Slika 41), mužjaci u odnosu na ženke imaju redukovani region baze kranijuma i širi zadnji deo rostruma u nivou posteriorne ivice četvrtog premolara (razdirača). Takođe, ventralni kranijumi mužjaka su i širi u nivou zigomatičnih lukova koji su kod njih ne samo lateralno izraženiji, već i pomereni ka nazad.



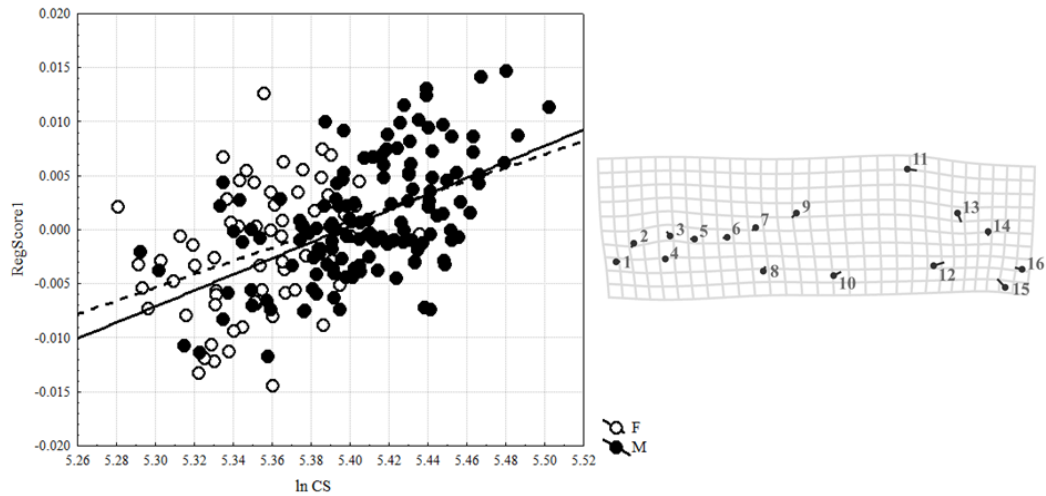
Slika 41. Promene oblika ventralnog kranijuma (uveličane 10 puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža) između ženki (F) i mužjaka (M) lisice na nivou ukupne varijabilnosti.

Multivarijantnom analizom kovarijanse (MANCOVA) nije dobijena statistički značajna interakcija efekta pola i logaritmovane vrednosti veličine centroida (lnCS) što ukazuje na homogenost nagiba alometrijskih prava između mužjaka i ženki (Tabela 61). Multivarijantnom regresijom varijabli oblika na lnCS (objedinjenih polova) utvrđen je statistički značajan efekat alometrije ($P < 0.0001$) i procenjeno da 2.12% ukupne varijabilnosti oblika ventralnog kranijuma čine promene oblika uslovljene razlikama u veličini, tj. alometrijom.

Tabela 61. Multivarijantna analiza kovarijanse (MANCOVA) varijabli oblika ventralnog kranijuma lisice. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (* $P < 0.05$).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.9288	28, 174	0.48	0.9886
lnCS	0.6673	28, 174	3.10	0.0000*
POLxlnCS	0.9292	28, 174	0.47	0.9892

Alometrijske promene oblika ventralnog kranijuma prikazane su na Slici 42. Sa povećanjem veličine bazikranijalni region se redukuje, dok se zadnji deo rostralnog regiona sužava, a nepce izdužuje. Takođe, kod krupnijih jedinki dolazi i do pomeranja lateralno naizraženije tačke zigomatičnog luka ka nazad.



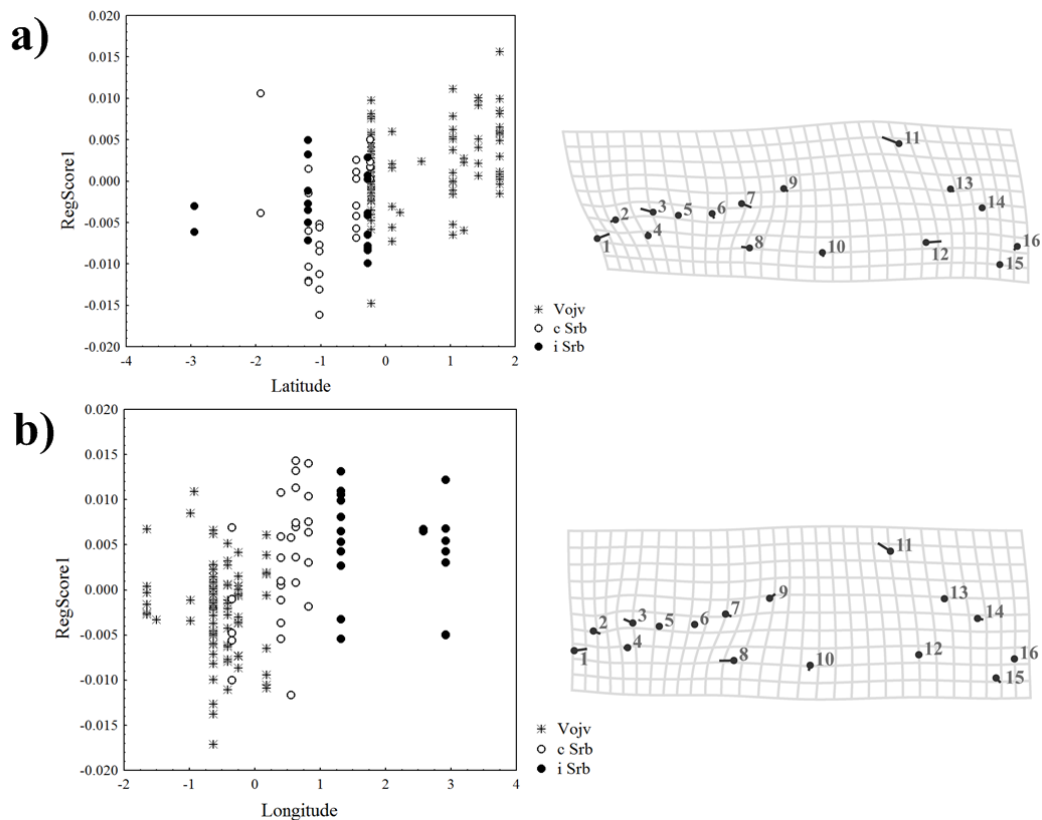
Slika 42. Alometrijske promene oblika ventralnog kranijuma (uveličane tri puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža) za ženke (F) i mužjake (M) lisice.

Tabela 62. Linearna i multipla multivarijantna regresija logaritmovane vrednosti veličine centroida (lnCS) i Prokrustovih koordinata na geografsku širinu (lat) i geografsku dužinu (long). Var% predstavlja procenat ukupne varijabilnosti veličine i oblika ventralnog kranijuma uslovljen razlikama u geografskoj širini i dužini. P – statistička značajnost (*P < 0.05) procenjena permutacionim testom sa sa 10 000 permutacija.

			Var%	P
ženke				
	veličina	lat	2.88	0.1640
	veličina	long	4.80	0.0745
	oblik	lat, long	3.99	0.1077
	oblik	lat	1.90	0.2086
	oblik	long	1.37	0.5028
mužjaci				
	veličina	lat	0.72	0.3243
	veličina	long	0.07	0.7591
	oblik	lat, long	2.92	0.0036*
	oblik	lat	2.01	0.0014*
	oblik	long	1.42	0.0239*

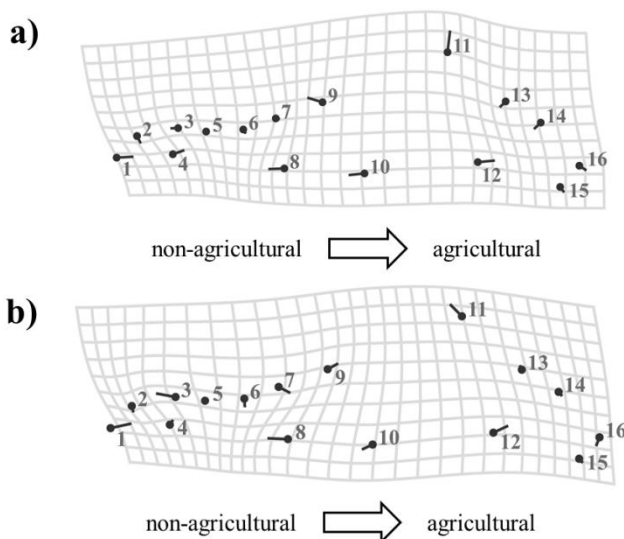
Unutar oba pola, linearnom regresijom logaritmovane vrednosti veličine centroida (lnCS) na geografsku širinu i geografsku dužinu utvrđeno je odsustvo statistički značajne zavisnosti promena veličine ventralnog kranijuma u odnosu na oba geografska parametra (Tabela 62). Multipla multivarijantna regresija varijabli oblika (Prokrustovih koordinata) na geografsku širinu i geografsku dužinu pokazala je nepostojanje statistički značajne zavisnosti promena oblika ventralnog kranijuma u odnosu na oba geografska parametra kod ženki, dok je kod mužjaka ustanovljena statistički značajna zavisnost varijabilnosti oblika ventralnog kranijuma u odnosu na oba geografska parametra (Tabela 62). Iako geografska širina u odnosu na geografsku dužinu opisuje nešto veći procenat ukupne varijabilnosti oblika, utvrđen je sličan obrazac promena oblika ventralnog kranijuma duž oba gradijenta

(Slika 43). Naime, u odnosu na mužjake iz istočne Srbije (najmanje geografske širine, najveće geografske dužine), mužjake iz Vojvodine (najveće geografske širine, najmanje geografske dužine) odlikuju generalno robustniji ventralni kranijumi sa kraćim rostralnim i širim zigomatičnim regionom. Takođe, imaju i kraće maksilarne kosti, nešto duže nepce, a posteriorna ivica alveolusa očnjaka im je pomerena ka napred.



Slika 43. Promene oblika ventralnog kranijuma mužjaka lisice zavisne od a) geografske širine i b) geografske dužine. Promene oblika (uveličane deset puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža) opisuju promene oblika ventralnog kranijuma između mužjaka iz istočne Srbije (najmanje geografske širine) i onih iz Vojvodine (najveće geografske širine), odnosno između mužjaka iz istočne Srbije (najveće geografske dužine) i onih iz Vojvodine (najmanje geografske dužine). Vojv – Vojvodina, c Srb – centralna Srbija, i Srb – istočna Srbija.

Regresijom logaritmovane vrednosti veličine centroida (lnCS) na proporciju agrarnih površina kodiranih kao indikator varijable, unutar oba pola utvrđeno je odsustvo statistički značajne povezanosti promena veličine ventralnog kranijuma u odnosu na udeo agrarnih površina (ženke: $P = 0.1430$; mužjaci: $P = 0.4346$). Nasuprot veličini, varijable oblika su bile statistički značajno korelisane sa proporcijom agrarnih površina (ženke: $P = 0.0191$; mužjaci: $P = 0.0001$). Razlikama u zastupljenosti poljoprivrednih površina opisano je 2.90% ukupnih promena oblika ventralnog kranijuma kod ženki, odnosno 2.74% kod mužjaka. Ženke iz Vojvodine (sa većim udelom agrarnih površina) u odnosu na ženke iz centralne i istočne Srbije (sa manjim udelom agrarnih površina) odlikuje širi kranijum u nivou zigomatičnih lukova, ali redukovani facijalni i bazikranijalni region (Slika 44a), dok kod mužjaka iz Vojvodine u odnosu na one iz centralne i istočne Srbije promene oblika ventralnog kranijuma (Slika 44b) odgovaraju prethodno opisanim promenama oblika povezanim sa povećanjem geografske širine i smanjenjem geografske dužine (Slika 43).



Slika 44. Promene oblika ventralnog kranijuma zavisne od proporcije agrarnih površina kod a) ženki i b) mužjaka lisice. Promene oblika (uveličane deset puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža) opisuju promene oblika ventralnog kranijuma između jedinki iz manje produktivnih oblasti (centralna i istočna Srbija) u odnosu na jedinke iz oblasti sa većim udelom poljoprivrednih površina (Vojvodina).

4.2.2. Dorzalni kranijum

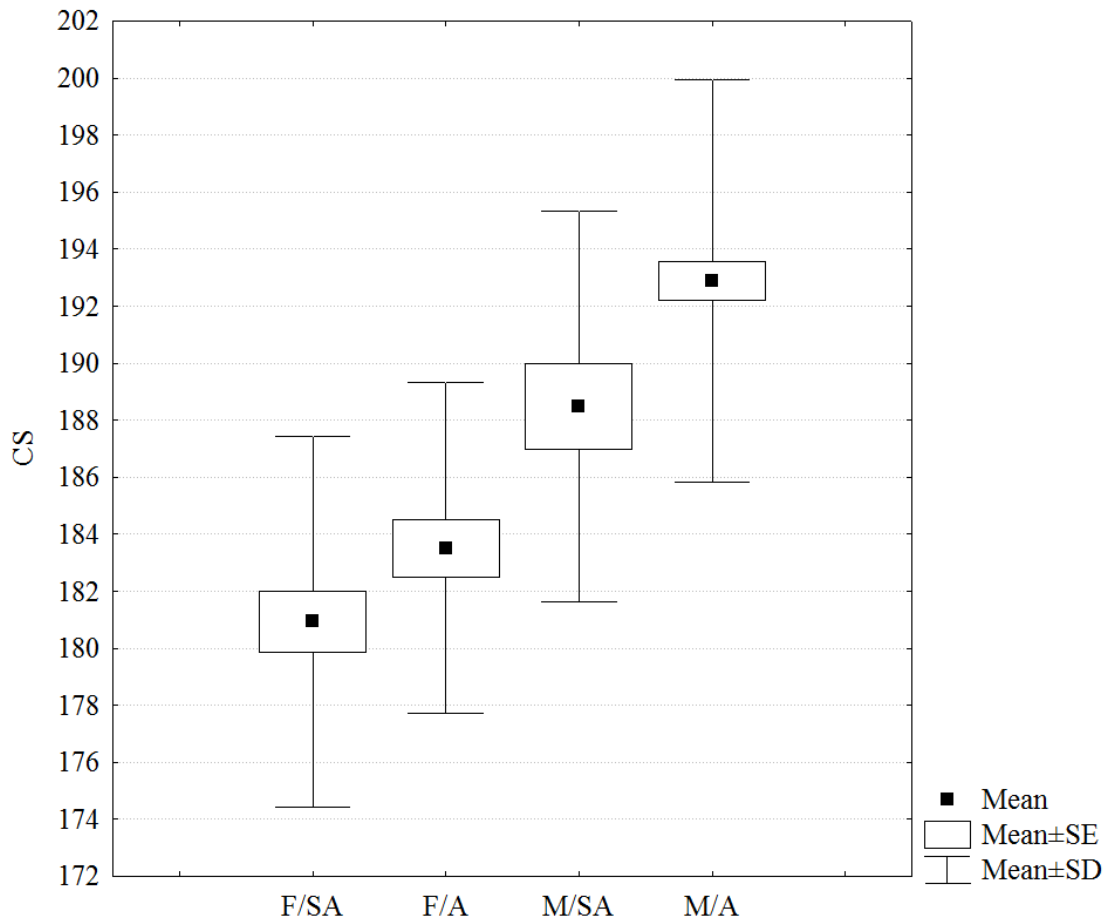
Analizirano je ukupno 204 dorzalnih kranijuma.

Primenom Generalizovane Prokrustove analize (GPA) dobijene su varijable veličine i oblika dorzalnog kranijuma, tj. za svaku jedinku je izračunata varijabla veličine (veličina centroida, CS) i izdvojene varijable oblika (24 Prokrustove koordinate).

Na nivou celog uzorka, varijabilnost veličine i oblika dorzalnog kranijuma procenjena je analizom varijanse (ANOVA) za veličinu, odnosno multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA) za oblik. ANOVA je pokazala statističku značajnost efekata pola i uzrasta, a odsustvo značajnosti interakcije testiranih faktora na varijabilnost veličine (Tabela 63).

Tabela 63. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) dorzalnog kranijuma lisice. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	2497.49	1	54.64	0.0000*
UZRAST	426.88	1	9.34	0.0025*
POLxUZRAST	28.90	1	0.63	0.4274
Greška	9141.90	200		



Slika 45. Prosečne vrednosti (Mean), standardne greške (SE) i standardne devijacije (SD) veličine centroida (CS) dorzalnog kranijuma ženki i mužjaka lisice različitih uzrasnih kategorija. F/SA – subadultne ženke, F/A – adultne ženke, M/SA – subadultni mužjaci, M/A – adultni mužjaci.

Na osnovu prosečnih vrednosti veličine centroida (CS) (Slika 45) utvrđeno je da se subadultne ženke odlikuju najmanjim ($CS_{mean} = 180.9373$), a adultni mužjaci najvećim ($CS_{mean} = 192.8866$) dorzalnim kranijumima. Slične vrednosti prosečne veličine centroida dobijene su između subadultnih ženki i adultnih ženki ($CS_{mean} = 183.5230$), kao i između subadultnih mužjaka ($CS_{mean} = 188.4820$) i adultnih mužjaka, što je i potvrđeno Post hoc Tukey testom za neizbalansirane uzorke koji je pokazao statistički značajne razlike u

srednjim vrednostima veličine centroida kod svih poređenja ($P < 0.01$), izuzev između subadultnih i adultnih ženki ($P = 0.4055$), između subadultnih i adultnih mužjaka ($P = 0.1495$) i između subadultnih mužjaka i adultnih ženki ($P = 0.0816$).

Multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA) na nivou celog uzorka dobijena je statistički značajna vrednost za faktor pola, dok je za faktor uzrasta, kao i za interakciju pola i uzrasta utvrđeno da ne utiču na varijabilnost oblika dorzalnog kranijuma (Tabela 64).

Tabela 64. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika dorzalnog kranijuma lisice. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (* $P < 0.05$).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.8019	20, 181	2.24	0.0029*
UZRAST	0.8816	20, 181	1.21	0.2463
POLxUZRAST	0.9066	20, 181	0.93	0.5468

Nakon što nisu utvrđene statistički značajne razlike u veličini dorzalnog kranijuma između različitih uzrasnih kategorija istog pola (Slika 45), kao ni u obliku dorzalnog kranijuma između različitih uzrasnih kategorija (Tabela 64), dalje analize rađene su na objedinjenim subadultnim i adultnim jedinkama.

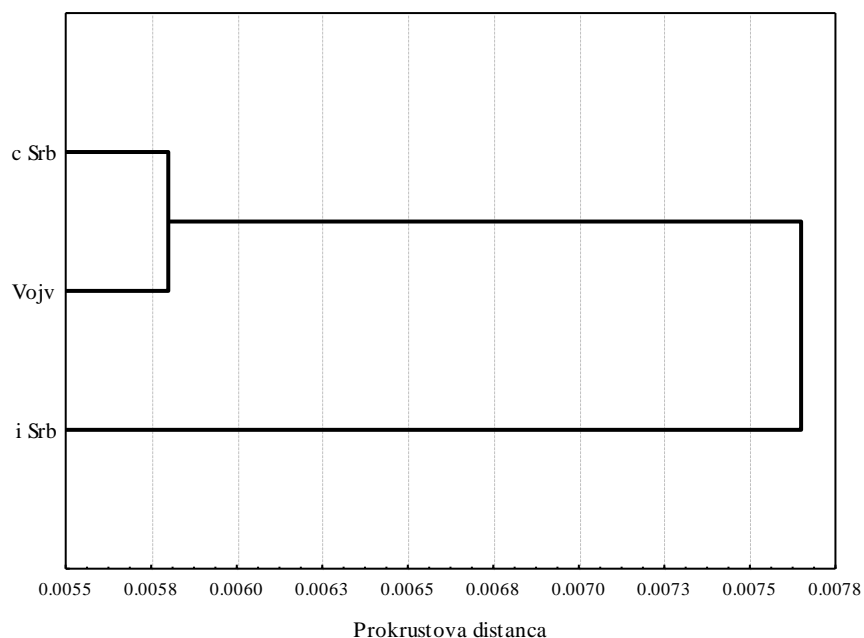
Analiza varijanse (ANOVA) pokazala je statističku značajnost efekta pola, dok za efekte biogeografske oblasti i interakcije testiranih faktora nije utvrđeno da statistički značajno utiču na varijabilnost veličine dorzalnog kranijuma (Tabela 65). Multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA) dobijene su statistički značajne vrednosti za faktore pola i biogeografske oblasti, a za interakciju ovih faktora nije utvrđeno da utiče na varijabilnost oblika dorzalnog kranijuma (Tabela 66).

Tabela 65. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) dorzalnog kranijuma lisice. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	3788.37	1	79.66	0.0000*
OBLAST	84.25	2	0.89	0.4140
POLxOBLAST	148.77	2	1.56	0.2118
Greška	9416.23	198		

Tabela 66. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika dorzalnog kranijuma lisice. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

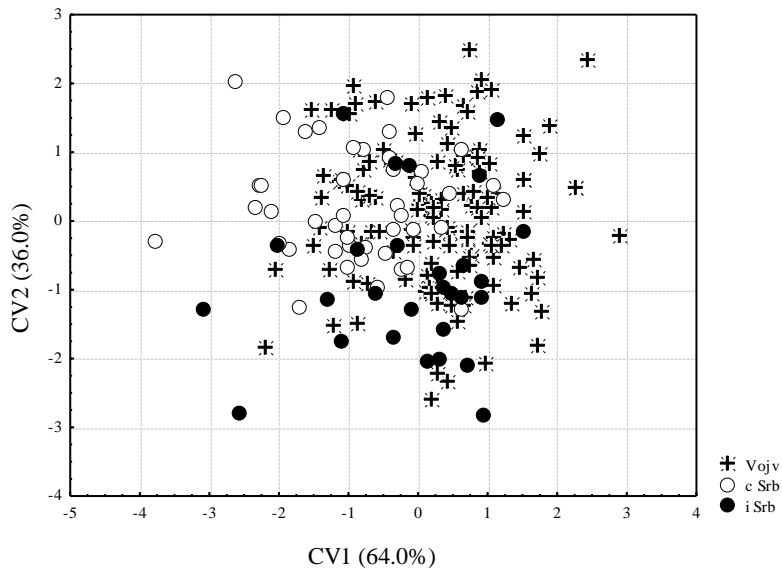
Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.8022	20, 179	2.21	0.0033*
OBLAST	0.7037	40, 358	1.72	0.0057*
POLxOBLAST	0.8247	40, 358	0.91	0.6374



Slika 46. Dorzalni kranijum – UPGMA dijagram. Vojv – lisice Vojvodine, c Srb – lisice centralne Srbije, i Srb – lisice istočne Srbije.

Na osnovu UPGMA klaster dijagrama (Slika 46) može se konstatovati da se prvo grupišu lisice iz centralne Srbije i Vojvodine, odnosno da postoji veća sličnost u obliku dorzalnog kranijuma između lisica centralne Srbije i Vojvodine u odnosu na one iz istočne Srbije. Međutim, Kanonijskom diskriminantnom analizom (CVA) varijabli oblika dorzalnog kranijuma nije dobijeno jasno razdvajanje lisica iz različitih biogeografskih oblasti (Slika 47).

Pošto je MANOVA pokazala statistički značajne razlike u obliku dorzalnog kranijuma i između polova (Tabele 64 i 66), važno je napomenuti da je položaj biogeografskih oblasti u odnosu na prvu (CV1) i drugu (CV2) kanonijsku osu nakon CVA varijabli oblika za svaki pol posebno (rezultati nisu prikazani) u potpunosti odgovarao položaju biogeografskih oblasti dobijenom nakon CVA varijabli oblika za objedinjene polove (Slika 47).

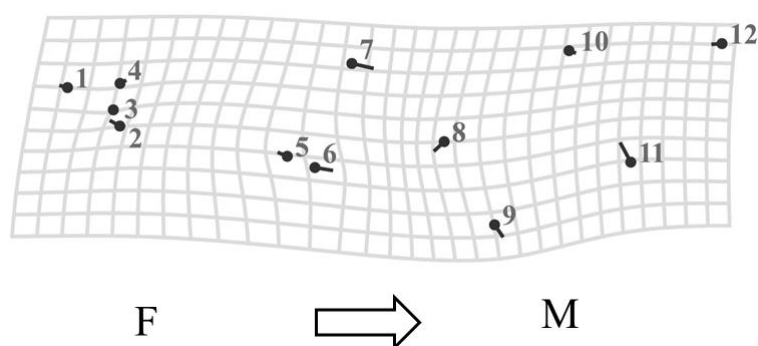


Slika 47. Kanonijska diskriminantna analiza (CVA). Vojv – lisice Vojvodine, c Srb – lisice centralne Srbije, i Srb – lisice istočne Srbije. Procenti razlika u obliku dorzalnog kranijuma opisani kanonijskim osama (CV1 i CV2) dati su u zagradama.

Na osnovu prosečnih vrednosti veličine centroida (CSmean) za mužjake i ženke i vrednosti indeksa polnog dimorfizma u veličini (I_{SSD}) utvrđeno je da su dorzalni kranijumi za oko 5% veći kod mužjaka u odnosu na ženke (Tabela 67). Post hoc Tukey testom za neizbalansirane uzorke dobijena je statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini. Takođe, permutacioni test sa 10 000 permutacija je pokazao i statističku značajnost vrednosti indeksa polnog dimorfizma u obliku izračunatog na nivou ukupne varijabilnosti oblika (Tabela 67).

Tabela 67. Nivo polnog dimorfizma u veličini i obliku dorzalnog kranijuma lisica. CSmean – prosečne vrednosti veličine centroida (CS) za mužjake i ženke, I_{SSD} – indeks polnog dimorfizma u veličini, I_{SShD} – indeks polnog dimorfizma u obliku, $P(I_{SSD})$ – statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini, $P(I_{SShD})$ – statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u obliku.

pol	N	CSmean	I_{SSD}	$P(I_{SSD})$	I_{SShD}	$P(I_{SShD})$
mužjaci	135	192.2015	1.0550	0.0000	0.0054	0.0387
ženke	69	182.1739				



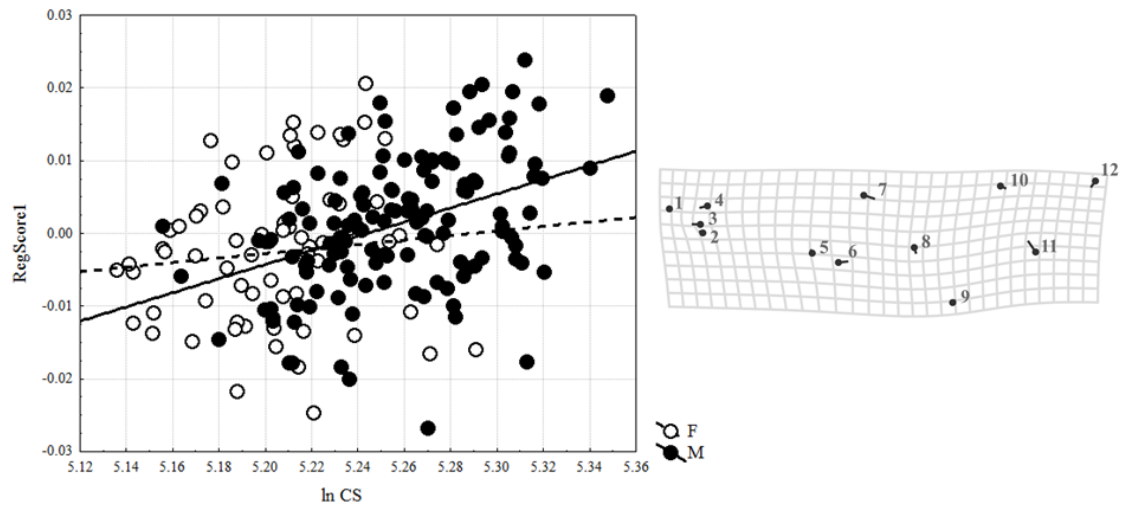
Slika 48. Promene oblika dorzalnog kranijuma (uveličane 10 puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža) između ženki (F) i mužjaka (M) lisice na nivou ukupne varijabilnosti.

Promene oblika između polova na nivou ukupne varijabilnosti oblika dorzalnog kranijuma prikazane su na Slici 48. U odnosu na ženke dorzalni kranijumi mužjaka su širi u nivou zigomatičnih lukova koji su kod njih ne samo lateralno izraženiji, već nešto kraći i pomereni ka nazad. Takođe, mužjaci imaju i izduženiji rostralni region naročito u oblasti nazalnih kostiju.

Multivarijantnom analizom kovarijanse (MANCOVA) nije dobijena statistički značajna interakcija efekta pola i logaritmovane vrednosti veličine centroida (lnCS) što ukazuje da između mužjaka i ženki nema značajnih razlika u nagibima alometrijskih prava (Tabela 68). Multivarijantnom regresijom varijabli oblika na lnCS (objedinjenih polova) utvrđen je statistički značajan efekat alometrije ($P = 0.0002$) i procenjeno da 1.68% ukupne varijabilnosti oblika dorzalnog kranijuma čine promene oblika uslovljene razlikama u veličini, tj. alometrijom. Alometrijske pomene oblika dorzalnog kranijuma prikazane su na Slici 49. Sa povećanjem veličine zadnji deo dorzalnog kranijuma se redukuje, a rostralni region se izdužuje.

Tabela 68. Multivarijantna analiza kovarijanse (MANCOVA) varijabli oblika dorzalnog kranijuma lisice. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (* $P < 0.05$).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.8553	20, 181	1.53	0.0753
lnCS	0.8057	20, 181	2.18	0.0037*
POLxlnCS	0.8555	20, 181	1.53	0.0764



Slika 49. Alometrijske promene oblika dorzalnog kranijuma (uveličane tri puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža) za ženke (F) i mužjake (M) lisice.

Tabela 69. Linearna i multipla multivarijantna regresija logaritmovane vrednosti veličine centroida (lnCS) i Prokrustovih koordinata na geografsku širinu (lat) i geografsku dužinu (long). Var% predstavlja procenat ukupne varijabilnosti veličine i oblika dorzalnog kranijuma uslovljen razlikama u geografskoj širini i dužini. P – statistička značajnost (*P < 0.05) procenjena permutacionim testom sa sa 10 000 permutacija.

			Var%	P
ženke				
	veličina	lat	0.64	0.5136
	veličina	long	6.05	0.0389*
	oblik	lat, long	3.53	0.2288
	oblik	lat	2.02	0.1793
	oblik	long	1.45	0.4548
mužjaci				
	veličina	lat	0.43	0.4458
	veličina	long	0.29	0.5272
	oblik	lat, long	1.55	0.3968
	oblik	lat	0.62	0.6157
	oblik	long	0.80	0.3659

Linearnom regresijom logaritmovane vrednosti veličine centroida (lnCS) na geografsku širinu i geografsku dužinu utvrđeno je odsustvo statistički značajne zavisnosti varijabilnosti veličine dorzalnog kranijuma u odnosu na oba geografska parametra, izuzev marginalne značajnosti kod ženki u odnosu na geografsku dužinu (Tabela 69). Takođe, multipla multivarijantna regresija varijabli oblika (Prokrustovih koordinata) na geografsku širinu i geografsku dužinu pokazala je nepostojanje statistički značajne zavisnosti promena oblika dorzalnog kranijuma u odnosu na oba geografska parametra kod oba pola (Tabela 69).

Regresijom varijabli veličine (logaritmovane vrednosti veličine centroida, lnCS) i oblika (Prokrustovih koordinata) na proporciju agrarnih površina kodiranih kao indikator varijable, unutar oba pola utvrđeno je odsustvo statistički značajne povezanosti promena veličine (ženke: $P = 0.0811$; mušjaci: $P = 0.5416$) i oblika (ženke: $P = 0.1881$; mušjaci: $P = 0.6479$) dorzalnog kranijuma u odnosu na udeo agrarnih površina.

4.2.3. Lateralni kranijum

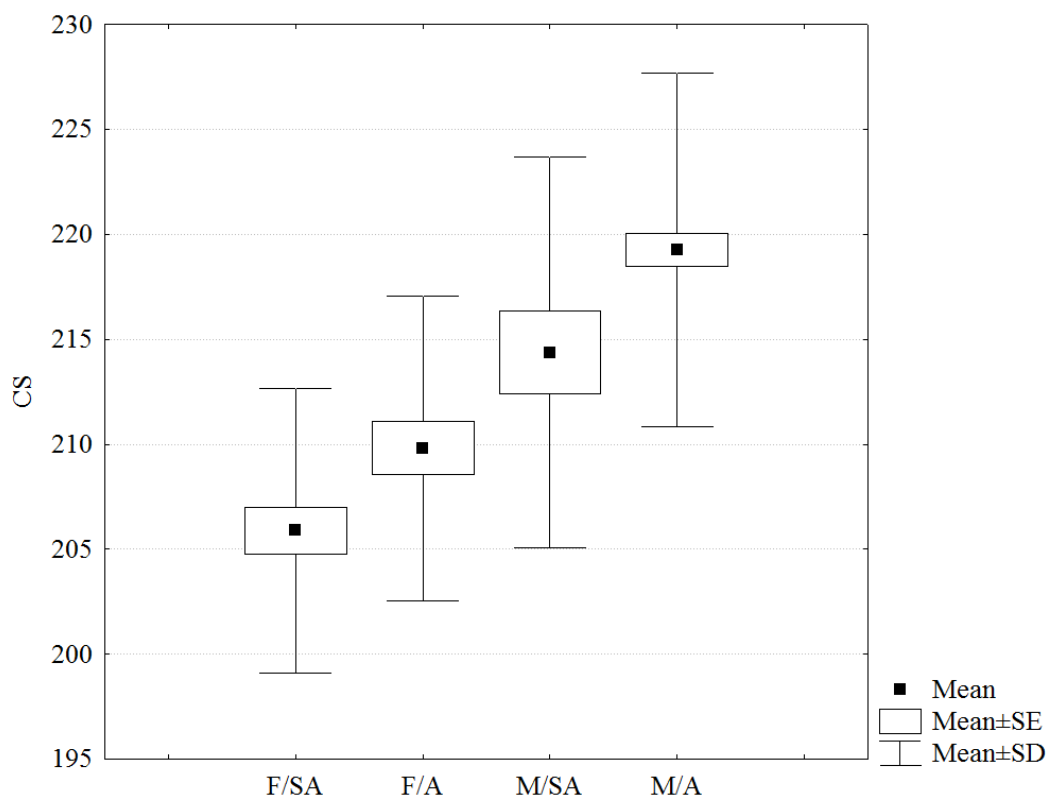
Analizirano je ukupno 204 lateralnih kranijuma.

Primenom Generalizovane Prokrustove analize (GPA) dobijene su varijable veličine i oblika lateralnog kranijuma, tj. za svaku jedinku je izračunata varijabla veličine (veličina centroida, CS) i izdvojene varijable oblika (30 Prokrustovih koordinata).

Analiza varijanse (ANOVA) na nivou celog uzorka pokazala je statističku značajnost efekata pola i uzrasta, dok za interakciju testiranih faktora nije utvrđeno da statistički značajno utiče na varijabilnost veličine lateralnog kranijuma (Tabela 70).

Tabela 70. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) lateralnog kranijuma lisice. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (* $P < 0.05$).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	2869.41	1	44.03	0.0000*
UZRAST	693.17	1	10.64	0.0013*
POLxUZRAST	8.45	1	0.13	0.7191
Greška	13032.81	200		



Slika 50. Prosečne vrednosti (Mean), standardne greške (SE) i standardne devijacije (SD) veličine centroida (CS) lateralnog kranijuma ženki i mužjaka lisice različitih uzrasnih kategorija. F/SA – subadultne ženke, F/A – adultne ženke, M/SA – subadultni mužjaci, M/A – adultni mužjaci.

Na osnovu prosečnih vrednosti veličine centroida (CS) (Slika 50) utvrđeno je da se subadultne ženke odlikuju najmanjim ($CS_{mean} = 205.8793$), a adultni mužjaci najvećim ($CS_{mean} = 219.2712$) lateralnim kranijumima. Slične vrednosti prosečne veličine centroida dobijene su između subadultnih ženki i adultnih ženki ($CS_{mean} = 209.8051$), kao i između subadultnih mužjaka ($CS_{mean} = 214.3709$) i adultnih mužjaka, što je i potvrđeno Post hoc Tukey testom za neizbalansirane uzorke koji je pokazao statistički značajne razlike u srednjim vrednostima veličine centroida kod svih poređenja ($P < 0.01$), izuzev između subadultnih i adultnih ženki ($P = 0.1973$), između subadultnih i adultnih mužjaka ($P = 0.1830$) i između subadultnih mužjaka i adultnih ženki ($P = 0.2384$).

Multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA) na nivou celog uzorka utvrđene su statistički značajne razlike u obliku lateralnog kranijuma između polova, dok za uzrast i interakciju pola i uzrasta nisu dobijeni statistički značajni efekti na varijabilnost oblika lateralnog kranijuma (Tabela 71).

Tabela 71. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika lateralnog kranijuma lisice. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.8094	26, 175	1.59	0.0439*
UZRAST	0.8785	26, 175	0.93	0.5654
POLxUZRAST	0.8448	26, 175	1.24	0.2108

Nakon što nisu utvrđene statistički značajne razlike u veličini lateralnog kranijuma između različitih uzrasnih kategorija istog pola (Slika 50), kao ni u obliku lateralnog kranijuma između različitih uzrasnih kategorija (Tabela 71), dalje analize rađene su na objedinjenim subadultnim i adultnim jedinkama.

Analiza varijanse (ANOVA) pokazala je statističku značajnost efekta pola, dok za efekte biogeografske oblasti i interakcije testiranih faktora nije utvrđeno da statistički značajno utiču na varijabilnost veličine lateralnog kranijuma (Tabela 72). Multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA) dobijene su statistički značajne vrednosti za faktore pola i biogeografske oblasti, a za interakciju ovih faktora nije utvrđeno da utiče na varijabilnost oblika lateralnog kranijuma (Tabela 73).

Tabela 72. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) lateralnog kranijuma lisice. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

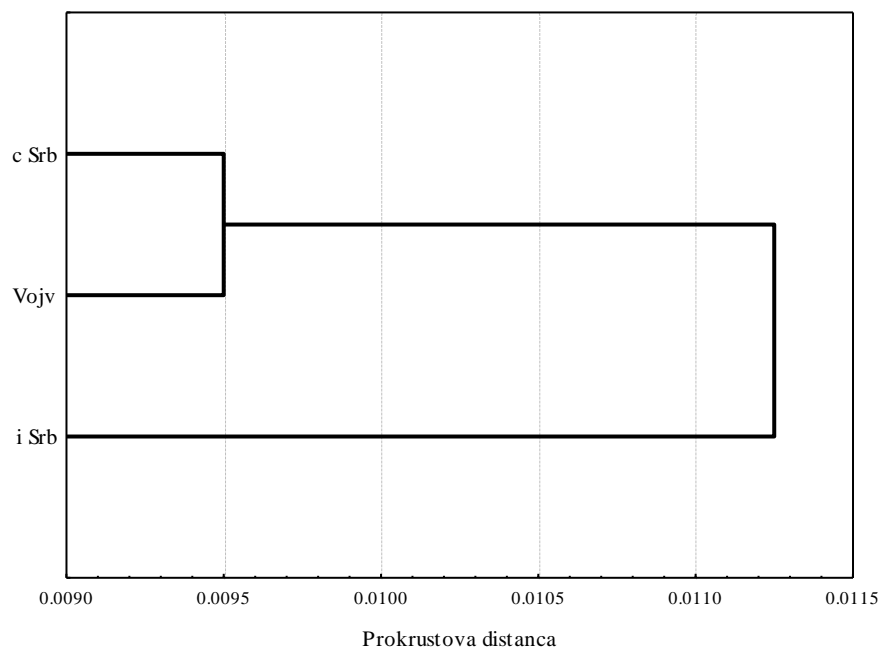
Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	4300.95	1	63.06	0.0000*
OBLAST	37.82	2	0.28	0.7582
POLxOBLAST	213.51	2	1.57	0.2116
Greška	13503.60	198		

Tabela 73. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika lateralnog kranijuma lisice. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.8023	26, 173	1.64	0.0335*
OBLAST	0.5987	52, 346	1.95	0.0003*
POLxOBLAST	0.7522	52, 346	1.02	0.4451

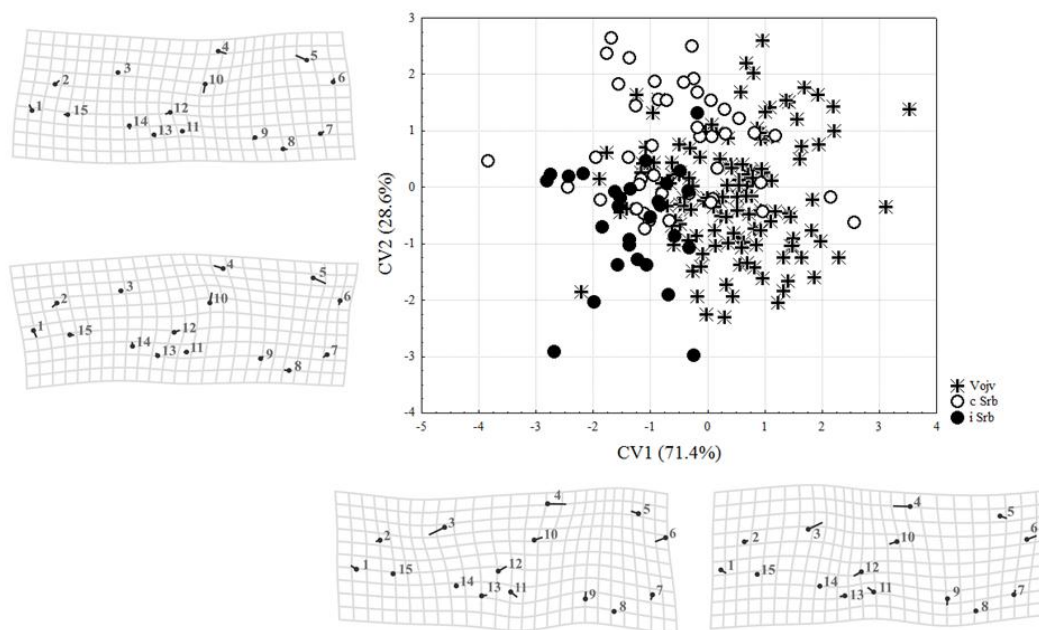
Na osnovu UPGMA klaster dijagrama (Slika 51) ustanovljeno je da se prvo grupišu lisice iz centralne Srbije i Vojvodine, odnosno da postoji veća sličnost u obliku lateralnog kranijuma između lisica iz centralne Srbije i Vojvodine u odnosu na one iz istočne Srbije. Međutim, na osnovu grafičkog prikaza položaja jedinki u odnosu na prvu (CV1) i drugu (CV2) kanonijsku osu (Slika 52) primetan je trend razdvajanja lisica iz centralne i istočne Srbije (peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) u odnosu na lisice iz Vojvodine (panonske biogeografske oblasti) duž CV1 ose (opisuje 71.4% razlika), kao i trend razdvajanja lisica iz centralne Srbije (peripanonske biogeografske oblasti) u odnosu na jedinke iz istočne Srbije (planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) duž CV2 ose

(opisuje 28.6% razlika). U odnosu na lisice centralne i istočne Srbije (raspoređene u negativnom delu CV1 ose), jedinke iz Vojvodine (raspoređene u pozitivnom delu CV1 ose) odlikuje generalno robustniji zadnji deo lateralnog kranijuma, kraći rostralni i širi zigomatični region. Takođe, lisice iz Vojvodine imaju duže nazalne i kraće maksilarne kosti. Promene oblika duž CV2 ose najviše su izražene u prednjem delu rostralnog regiona, kao i u regionima temporalnog grebena, frontalnih i parijetalnih kostiju i zigomatičnih lukova. Za jedinke iz centralne Srbije (raspoređene u pozitivnom delu CV2 ose) u odnosu na jedinke iz istočne Srbije (raspoređene u negativnom delu CV2 ose) karakteristično je podizanje prednjeg dela rostralnog regiona, pomeranje temporalnog grebena ka nazad, skraćivanje regiona frontalnih i parijetalnih kostiju i spuštanje i izduživanje zigomatičnih lukova.



Slika 51. Lateralni kranijum – UPGMA dijagram. Vojv – lisice Vojvodine, c Srb – lisice centralne Srbije, i Srb – lisice istočne Srbije.

Pošto je MANOVA pokazala statistički značajne razlike u obliku lateralnog kranijuma i između polova (Tabele 71 i 73), važno je napomenuti da su CVA varijabli oblika za svaki pol posebno (rezultati nisu prikazani) pokazale identičan obrazac razdvajanja biogeografskih oblasti dobijen CVA varijabli oblika za objedinjene polove (Slika 52).



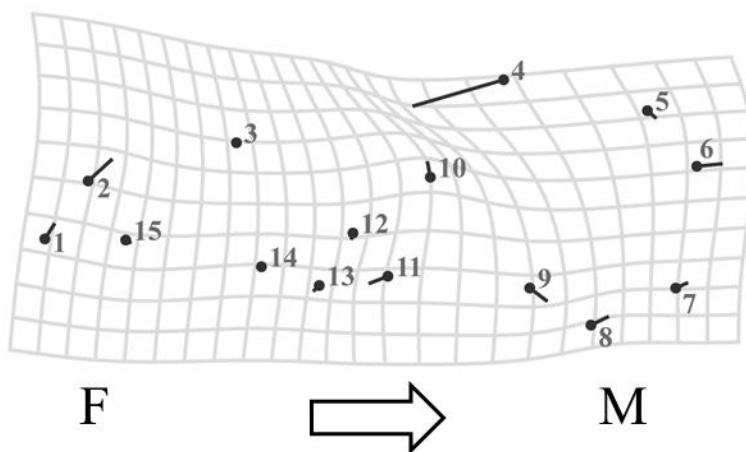
Slika 52. Kanonijska diskriminantna analiza (CVA). Vojv – lisice Vojvodine, c Srb – lisice centralne Srbije, i Srb – lisice istočne Srbije. Procenti razlika u obliku lateralnog kranijuma opisani kanonijskim osama (CV1 i CV2) dati su u zagradama, a promene oblika duž CV1 i CV2 ose uveličane su tri puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža.

Na osnovu prosečnih vrednosti veličine centroida (CSmean) za mužjake i ženke i vrednosti indeksa polnog dimorfizma u veličini (I_{SSD}) utvrđeno je da su lateralni kranijumi za oko 5% veći kod mužjaka u odnosu na ženke (Tabela 74). Post hoc Tukey testom za neizbalansirane uzorke dobijena je statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini. Takođe, permutacioni test sa 10 000 permutacija je pokazao i statističku značajnost

vrednosti indeksa polnog dimorfizma u obliku izračunatog na nivou ukupne varijabilnosti oblika (Tabela 74).

Tabela 74. Nivo polnog dimorfizma u veličini i obliku lateralnog kranijuma lisica. CSmean – prosečne vrednosti veličine centroida (CS) za mužjake i ženke, I_{SSD} – indeks polnog dimorfizma u veličini, I_{SShD} – indeks polnog dimorfizma u obliku, $P(I_{SSD})$ – statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini, $P(I_{SShD})$ – statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u obliku.

pol	N	CSmean	I_{SSD}	$P(I_{SSD})$	I_{SShD}	$P(I_{SShD})$
mužjaci	135	218.4727	1.0516	0.0000	0.0131	<0.0001
ženke	69	207.7569				



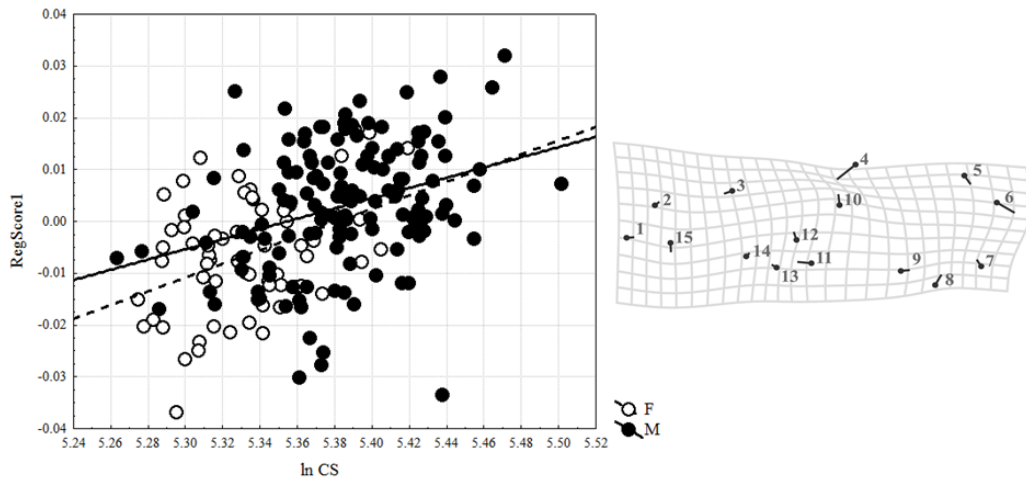
Slika 53. Promene oblika lateralnog kranijuma (uveličane 10 puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža) između ženki (F) i mužjaka (M) lisice na nivou ukupne varijabilnosti.

Promene oblika između polova na nivou ukupne varijabilnosti oblika lateralnog kranijuma prikazane su na Slici 53. Mužjaci u odnosu na ženke imaju generalno robustniji zadnji deo lateralnog kranijuma, nešto kraći rostrum (u regionu maksilarnih kostiju) koji je istovremeno i podignut u svom prednjem delu. Takođe, zigomatičnih lukovi su im izdignutiji i pomereni ka nazad.

Multivarijantnom analizom kovarijanse (MANCOVA) nije dobijena statistički značajna interakcija efekta pola i logaritmovane vrednosti veličine centroida (lnCS) što ukazuje da između mužjaka i ženki nema značajnih razlika u nagibima alometrijskih prava (Tabela 75). Multivarijantnom regresijom varijabli oblika na lnCS (objedinjenih polova) utvrđen je statistički značajan efekat alometrije ($P < 0.0001$) i procenjeno da 2.60% ukupne varijabilnosti oblika lateralnog kranijuma čine promene oblika uslovljene razlikama u veličini, tj. alometrijom. Alometrijske pomene oblika lateralnog kranijuma prikazane su na Slici 54. Sa povećanjem veličine zadnji deo lateralnog kranijuma se sužava i izdužuje, prednji deo rostralnog regiona se proširuje, maksilarne kosti se skraćuju, a zigomatični lukovi izdižu i pomeraju ka nazad.

Tabela 75. Multivarijantna analiza kovarijanse (MANCOVA) varijabli oblika lateralnog kranijuma lisice. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (* $P < 0.05$).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.9018	26, 175	0.73	0.8233
lnCS	0.5866	26, 175	4.74	0.0000*
POLxlnCS	0.9018	26, 175	0.73	0.8230



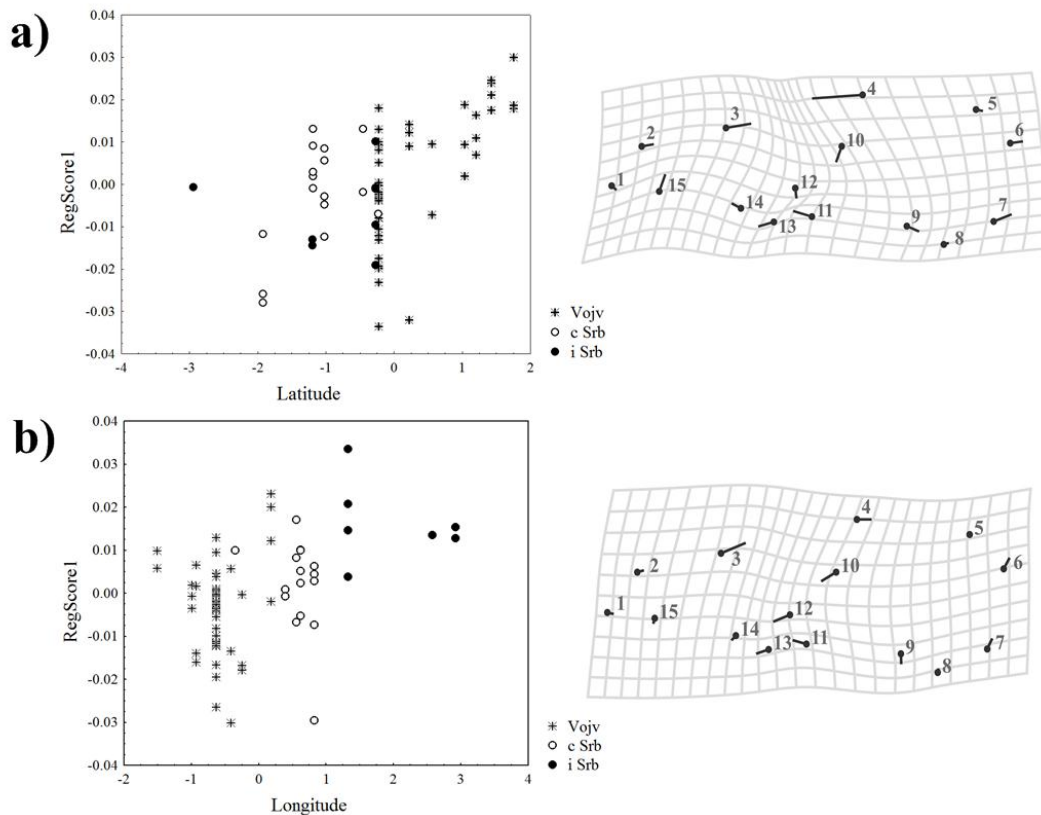
Slika 54. Alometrijske promene oblika lateralnog kranijuma (uveličane tri puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža) za ženke (F) i mužjake (M) lisice.

Tabela 76. Linearna i multipla multivarijantna regresija logaritmovane vrednosti veličine centroida (lnCS) i Prokrustovih koordinata na geografsku širinu (lat) i geografsku dužinu (long). Var% predstavlja procenat ukupne varijabilnosti veličine i oblika lateralnog kranijuma uslovljen razlikama u geografskoj širini i dužini. P – statistička značajnost (*P < 0.05) procenjena permutacionim testom sa sa 10 000 permutacija.

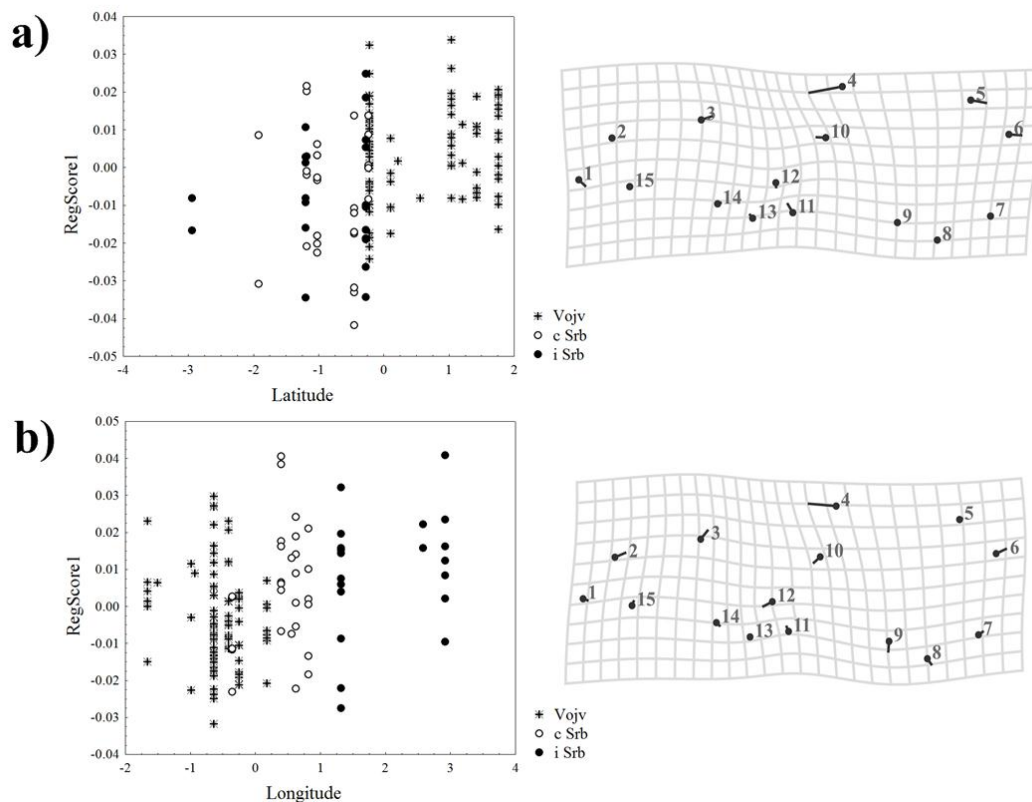
			Var%	P
ženke				
	veličina	lat	3.39	0.1268
	veličina	long	4.57	0.0775
	oblik	lat, long	9.46	0.0000*
	oblik	lat	5.01	0.0010*
	oblik	long	2.80	0.0449*
mužjaci				
	veličina	lat	0.06	0.7797
	veličina	long	0.20	0.6058
	oblik	lat, long	2.58	0.0297*
	oblik	lat	1.60	0.0287*
	oblik	long	1.58	0.0316*

Unutar oba pola, linearnom regresijom logaritmovane vrednosti veličine centroida (lnCS) na geografsku širinu i geografsku dužinu utvrđeno je odsustvo statistički značajne zavisnosti promena veličine lateralnog kranijuma u odnosu na oba geografska parametra (Tabela 76). Multipla multivarijantna regresija varijabli oblika (Prokrustovih koordinata) na geografsku širinu i geografsku dužinu pokazala je postojanje statistički značajne zavisnosti promena oblika lateralnog kranijuma u odnosu na oba geografska parametra kod oba pola (Tabela 76). Iako geografska širina u odnosu na geografsku dužinu opisuje nešto veći procenat ukupne varijabilnosti oblika, unutar oba pola utvrđen je sličan obrazac promena oblika ventralnog kranijuma duž oba gradijenta (Slike 55 i 56). Naime, u odnosu na

mužjake i ženke iz istočne Srbije (najmanje geografske širine, najveće geografske dužine), mužjake i ženke iz Vojvodine (najveće geografske širine, najmanje geografske dužine) odlikuju generalno robustniji zadnji deo lateralnog kranijuma, kraći rostralni i širi zigomatični region. Takođe, lisice iz Vojvodine imaju duže nazalne i kraće maksilarne kosti (Slike 55 i 56).



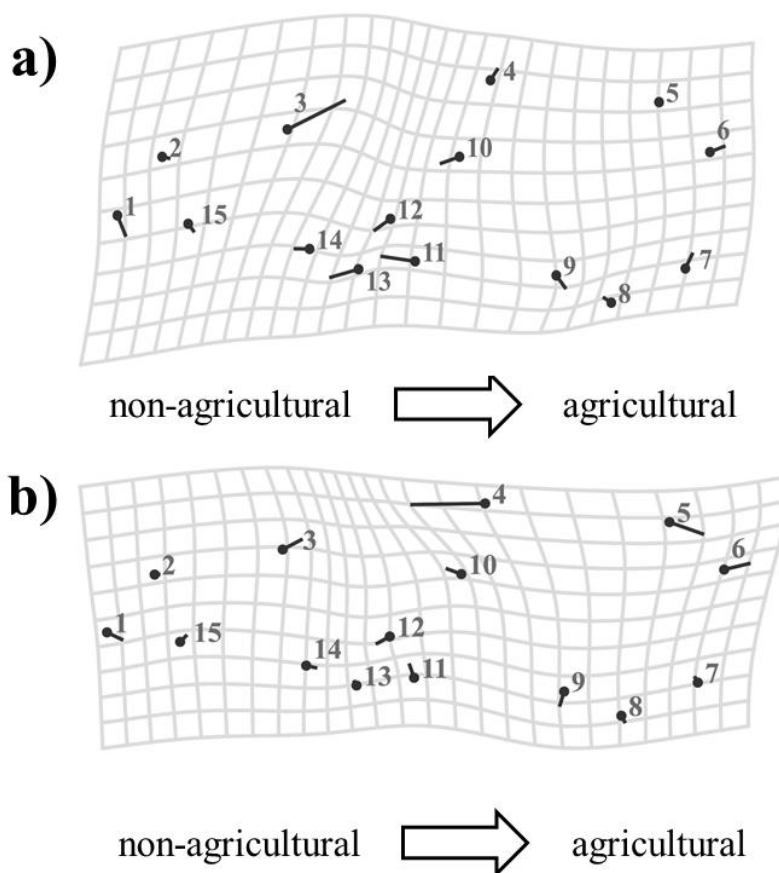
Slika 55. Promene oblika lateralnog kranijuma ženki lisice zavisne od a) geografske širine i b) geografske dužine. Promene oblika (uveličane deset puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža) opisuju promene oblika lateralnog kranijuma između ženki iz istočne Srbije (najmanje geografske širine) i onih iz Vojvodine (najveće geografske širine), odnosno između ženki iz istočne Srbije (najveće geografske dužine) i onih iz Vojvodine (najmanje geografske dužine). Vojv – Vojvodina, c Srb –centralna Srbija, i Srb – istočna Srbija.



Slika 56. Promene oblika lateralnog kranijuma mužjaka lisice zavisne od a) geografske širine i b) geografske dužine. Promene oblika (uveličane deset puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža) opisuju promene oblika lateralnog kranijuma između mužjaka iz istočne Srbije (najmanje geografske širine) i onih iz Vojvodine (najveće geografske širine), odnosno između mužjaka iz istočne Srbije (najveće geografske dužine) i onih iz Vojvodine (najmanje geografske dužine). Vojv – Vojvodina, c Srb – centralna Srbija, i Srb – istočna Srbija.

Regresijom logaritmovane vrednosti veličine centroida (lnCS) na proporciju agrarnih površina kodiranih kao indikator varijable, unutar oba pola utvrđeno je odsustvo statistički značajne povezanosti promena veličine lateralnog kranijuma u odnosu na udeo agrarnih površina (ženke: $P = 0.1298$; mužjaci: $P = 0.3390$). Nasuprot veličini, varijable oblika su bile statistički značajno korelisane sa proporcijom agrarnih površina (ženke: $P =$

0.0372; mužjaci: $P = 0.0020$). Razlikama u zastupljenosti poljoprivrednih površina opisano je 2.91% ukupnih promena oblika lateralnog kranijuma kod ženki, odnosno 2.48% kod mužjaka. Kod oba pola, promene oblika lateralnog kranijuma jedinki iz Vojvodine (sa većim udelom agrarnih površina) u odnosu na one iz centralne i istočne Srbije (sa manjim udelom agrarnih površina) (Slika 57) odgovaraju prethodno opisanim promenama oblika povezanim sa povećanjem geografske širine i smanjenjem geografske dužine (Slike 55 i 56).



Slika 57. Promene oblika lateralnog kranijuma zavisne od proporcije agrarnih površina kod a) ženki i b) mužjaka lisice. Promene oblika (uveličane deset puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža) opisuju promene oblika lateralnog kranijuma između jedinki iz manje produktivnih oblasti (centralna i istočna Srbija) u odnosu na jedinke iz oblasti sa većim udelom poljoprivrednih površina (Vojvodina).

4.2.4. Mandibula

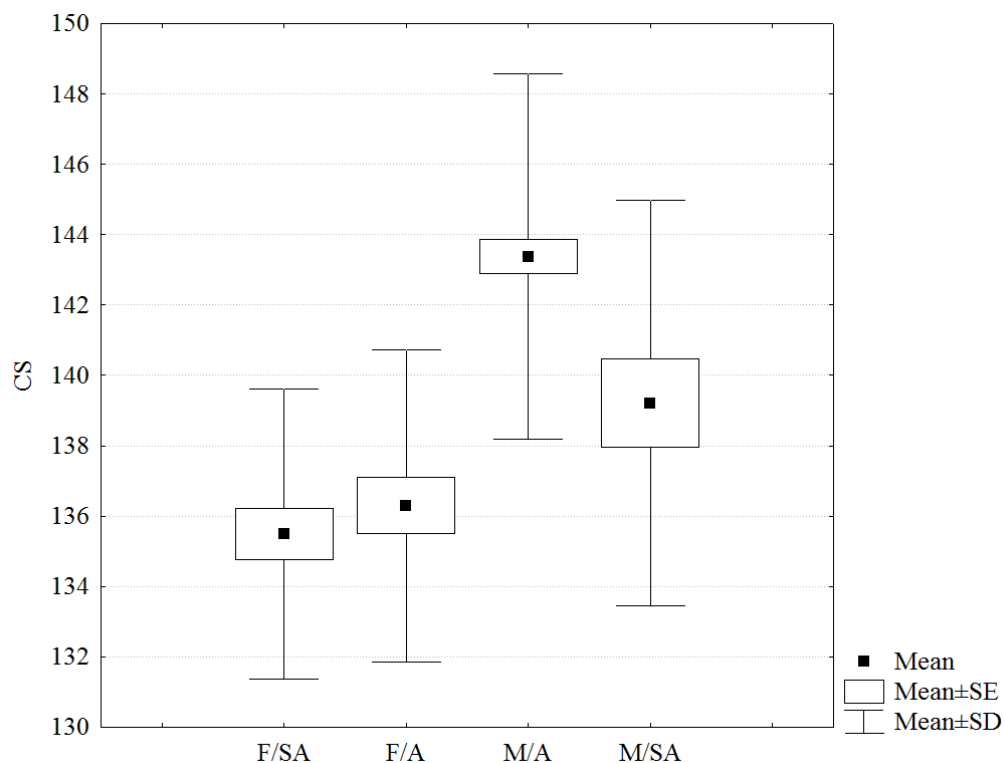
Analizirano je ukupno 197 mandibula.

Primenom Generalizovane Prokrustove analize (GPA) dobijene su varijable veličine i oblika mandibule, tj. za svaku jedinku je izračunata varijabla veličine (veličina centroida, CS) i izdvojene varijable oblika (24 Prokrustove koordinate).

Analiza varijanse (ANOVA) na nivou celog uzorka pokazala je statističku značajnost efekata pola i uzrasta, dok je za interakciju testiranih faktora utvrđeno da statistički značajno ne utiče na varijabilnost veličine mandibule (Tabela 77).

Tabela 77. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) mandibule lisice. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	979.26	1	39.39	0.0000*
UZRAST	206.63	1	8.31	0.0044*
POLxUZRAST	95.01	1	3.82	0.0520
Greška	4798.57	193		



Slika 58. Prosečne vrednosti (Mean), standardne greške (SE) i standardne devijacije (SD) veličine centroida (CS) mandibule ženki i mužjaka lisice različitih uzrasnih kategorija. F/SA – subadultne ženke, F/A – adultne ženke, M/SA – subadultni mužjaci, M/A – adultni mužjaci.

Na osnovu prosečnih vrednosti veličine centroida (CS) (Slika 58) utvrđeno je da se subadultne ženke odlikuju najmanjim ($CS_{\text{mean}} = 135.4973$), a adultni mužjaci najvećim ($CS_{\text{mean}} = 143.3778$) mandibulama. Slične vrednosti prosečne veličine centroida dobijene su između subadultnih ženki i adultnih ženki ($CS_{\text{mean}} = 136.2958$). Kod subadultnih mužjaka CS_{mean} iznosi 139.2153. Post hoc Tukey test za neizbalansirane uzorke je pokazao statistički značajne razlike u srednjim vrednostima veličine centroida kod svih poređenja ($P < 0.05$), izuzev između subadultnih i adultnih ženki ($P = 0.9223$), između subadultnih ženki i mužjaka ($P = 0.0740$) i između adultnih ženki i subadultnih mužjaka ($P = 0.2292$).

Multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA) na nivou celog uzorka utvrđeno je odsustvo statističke značajnosti za efekat pola, uzrasta i njihove interakcije na varijabilnost oblika mandibule (Tabela 78).

Tabela 78. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika mandibule lisice. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.8820	20, 174	1.16	0.2912
UZRAST	0.9074	20, 174	0.89	0.6027
POLxUZRAST	0.8836	20, 174	1.15	0.3077

Nakon što nisu utvrđene statistički značajne razlike u veličini mandibule između različitih uzrasnih kategorija istog pola (Slika 58), kao ni u obliku mandibule između različitih uzrasnih kategorija (Tabela 78), dalje analize rađene su na objedinjenim subadultnim i adultnim jedinkama.

Analiza varijanse (ANOVA) pokazala je statističku značajnost efekta pola, dok za efekte biogeografske oblasti i interakcije testiranih faktora nije utvrđeno da statistički značajno utiču na varijabilnost veličine mandibule (Tabela 79). Multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA) dobijena je statistički značajna vrednost za faktor biogeografske oblasti, dok za pol nije utvrđeno da utiče na varijabilnost oblika mandibule (Tabela 80) zbog čega dalje analize polnog dimorfizma u obliku, kao i odnosa između alometrije i polnog dimorfizma u obliku mandibule nisu rađene.

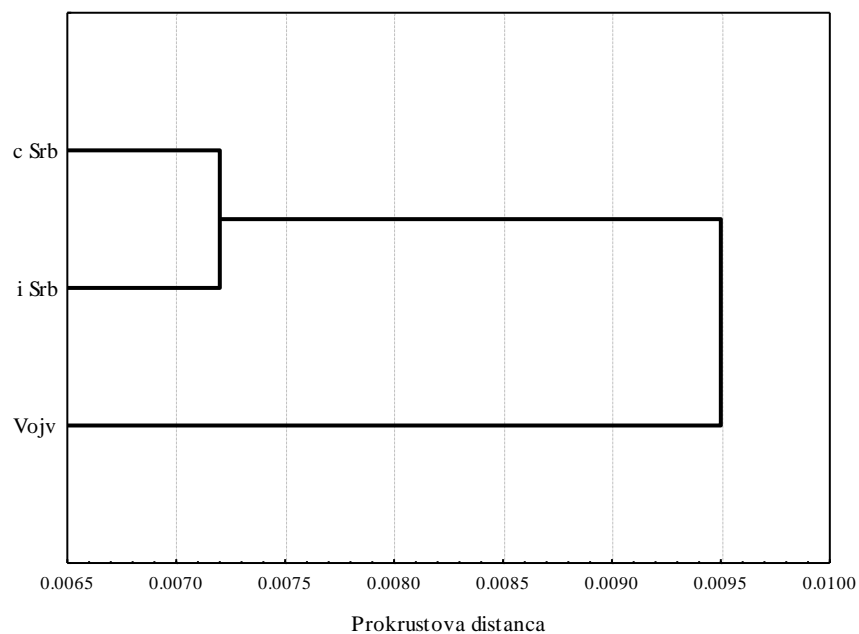
Tabela 79. Analiza varijanse (ANOVA) veličine centroida (CS) mandibule lisice. SS – suma kvadrata, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

Efekat	SS	d.f.	F	P
POL	1637.88	1	62.21	0.0000*
OBLAST	29.01	2	0.55	0.5774
POLxOBLAST	49.26	2	0.94	0.3942
Greška	5028.62	191		

Tabela 80. Multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) varijabli oblika mandibule lisice. λ_{Wilks} – vrednosti Wilks' Lambda testa, d.f. – stepeni slobode, F – F vrednosti, P – statistička značajnost (*P < 0.05).

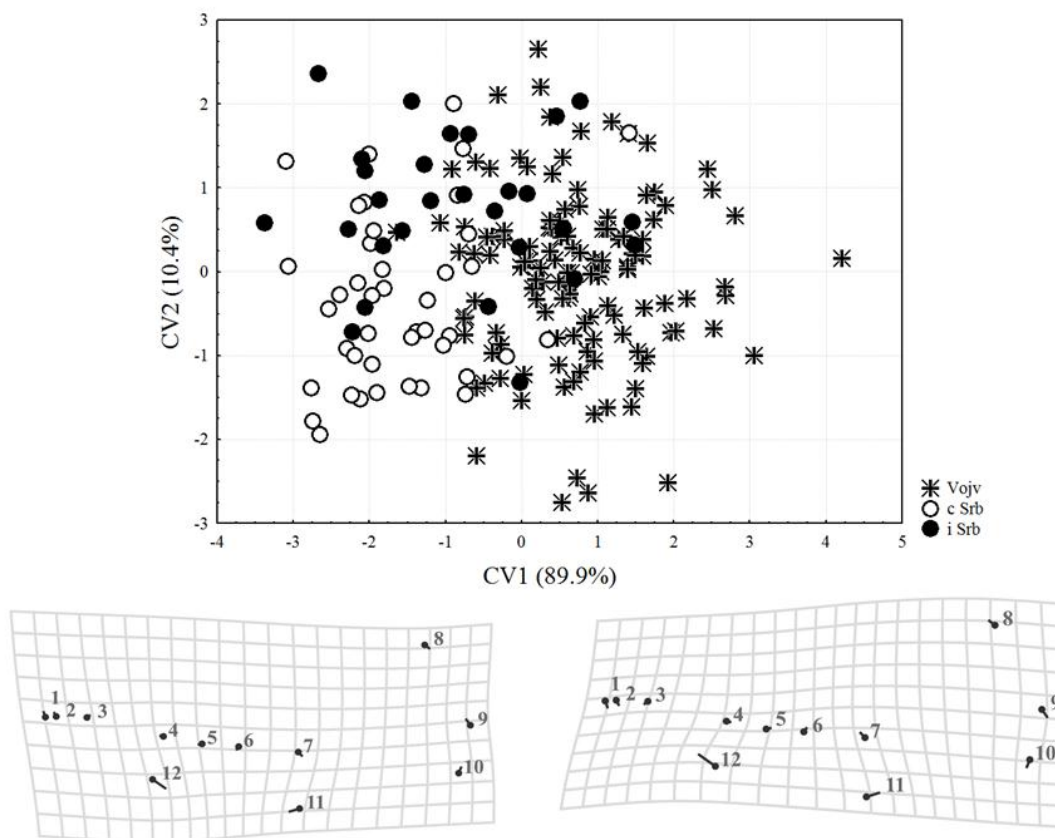
Efekat	λ_{Wilks}	d.f.	F	P
POL	0.8458	20, 172	1.57	0.0657
OBLAST	0.5031	40, 344	3.52	0.0000*
POLxOBLAST	0.8152	40, 344	0.92	0.6040

Na osnovu UPGMA klaster dijagrama (Slika 59) može se konstatovati da se prvo grupišu lisice iz centralne i istočne Srbije, odnosno da postoji veća sličnost u obliku mandibule između lisica iz centralne i istočne Srbije u odnosu na one iz Vojvodine.



Slika 59. Mandibula – UPGMA dijagram. Vojv – lisice Vojvodine, c Srb – lisice centralne Srbije, i Srb – lisice istočne Srbije.

Kanonijska diskriminantna analiza (CVA) je takođe pokazala da postoje razlike u obliku mandibule među lisicama iz različitih biogeografskih oblasti (Slika 60). Naime, na osnovu grafičkog prikaza položaja jedinki u odnosu na prvu (CV1) kanonijsku osu (opisuje 89.9% razlika) primetan je trend razdvajanja lisica iz centralne i istočne Srbije (peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) u odnosu na lisice iz Vojvodine (panonske biogeografske oblasti). Za jedinke iz Vojvodine u odnosu na jedinke iz centralne i istočne Srbije karakteristično je generalno širenje zadnjeg dela mandibule (oblast koronoidnog, kondilarnog i angularnog nastavka) i sužavanje prednjeg alveolarnog regiona.



Slika 60. Kanonijska diskriminantna analiza (CVA). Vojv – lisice Vojvodine, c Srb – lisice centralne Srbije, i Srb – lisice istočne Srbije. Procenti razlika u obliku mandibule opisani kanonijskim osama (CV1 i CV2) dati su u zagradama, a promene oblika duž CV1 ose uveličane su tri puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža.

Na osnovu prosečnih vrednosti veličine centroida (CSmean) za mužjake i ženke i vrednosti indeksa polnog dimorfizma u veličini (I_{SSD}) utvrđeno je da su mandibule za oko 5% veće kod mužjaka u odnosu na ženke (Tabela 81). Post hoc Tukey testom za neizbalansirane uzorke dobijena je statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini.

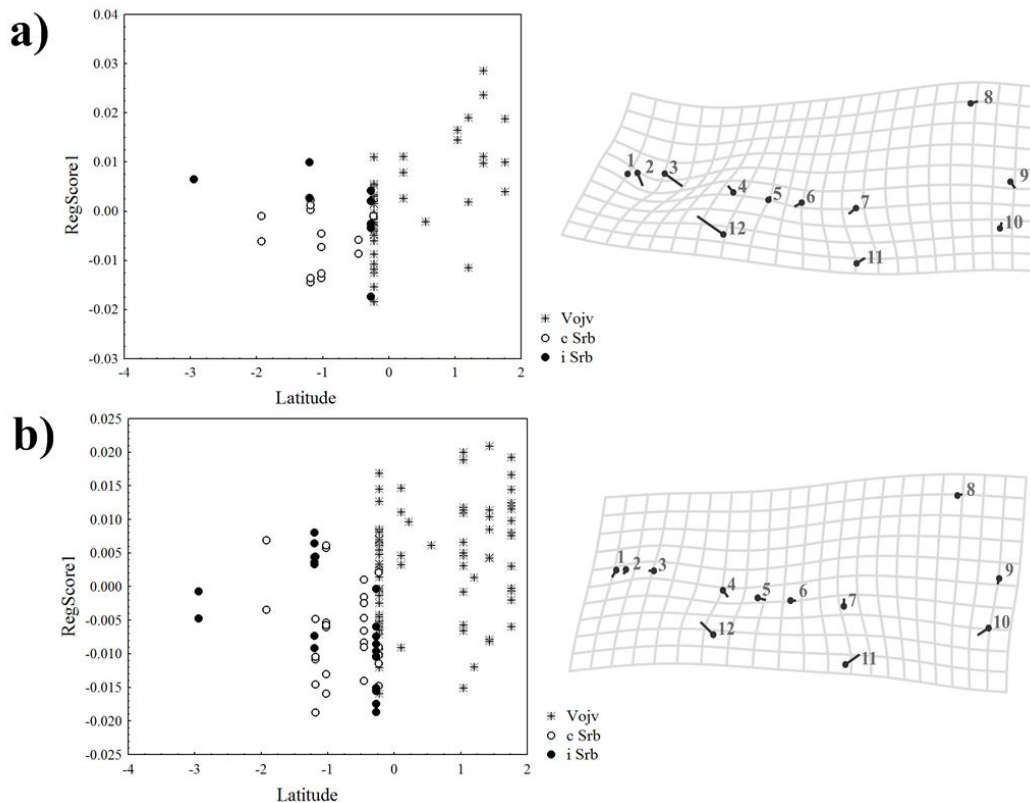
Tabela 81. Nivo polnog dimorfizma u veličini mandibule lisica. CSmean – prosečne vrednosti veličine centroida (CS) za mužjake i ženke, I_{SSD} – indeks polnog dimorfizma u veličini, $P(I_{SSD})$ – statistička značajnost indeksa polnog dimorfizma u veličini.

pol	N	CSmean	I_{SSD}	$P(I_{SSD})$
mužjaci	133	142.7206	1.0503	0.0000
ženke	64	135.8841		

Unutar oba pola, linearnom regresijom logaritmovane vrednosti veličine centroida ($\ln CS$) na geografsku širinu i geografsku dužinu utvrđeno je odsustvo statistički značajne zavisnosti promena veličine mandibule u odnosu na oba geografska parametra (Tabela 82). Multipla multivarijantna regresija varijabli oblika (Prokrustovih koordinata) na geografsku širinu i geografsku dužinu pokazala je nepostojanje statistički značajne zavisnosti promena oblika mandibule u odnosu na geografsku dužinu kod oba pola. Takođe, unutar oba pola, utvrđeno je da oblik mandibule statistički značajno varira duž gradijenta geografske širine. Iako kod ženki u odnosu na mužjake geografska širina opisuje nešto veći procenat ukupne varijabilnosti oblika (Tabela 82), ženke i mužjaci pokazuju sličan obrazac promena oblika mandibule duž gradijenta ovog geografskog parametra (Slika 61). Naime, u odnosu na jedinke iz istočne Srbije (najmanje geografske širine), za lisice iz Vojvodine (najveće geografske širine) karakterističan je nešto širi zadnji deo mandibule u oblastima koronoidnog, kondilarnog i angularnog nastavka i sužen prednji alveolarni region.

Tabela 82. Linearna i multipla multivarijantna regresija logaritmovane vrednosti veličine centroida (lnCS) i Prokrustovih koordinata na geografsku širinu (lat) i geografsku dužinu (long). Var% predstavlja procenat ukupne varijabilnosti veličine i oblika mandibule uslovljen razlikama u geografskoj širini i dužini. P – statistička značajnost (*P < 0.05) procenjena permutacionim testom sa sa 10 000 permutacija.

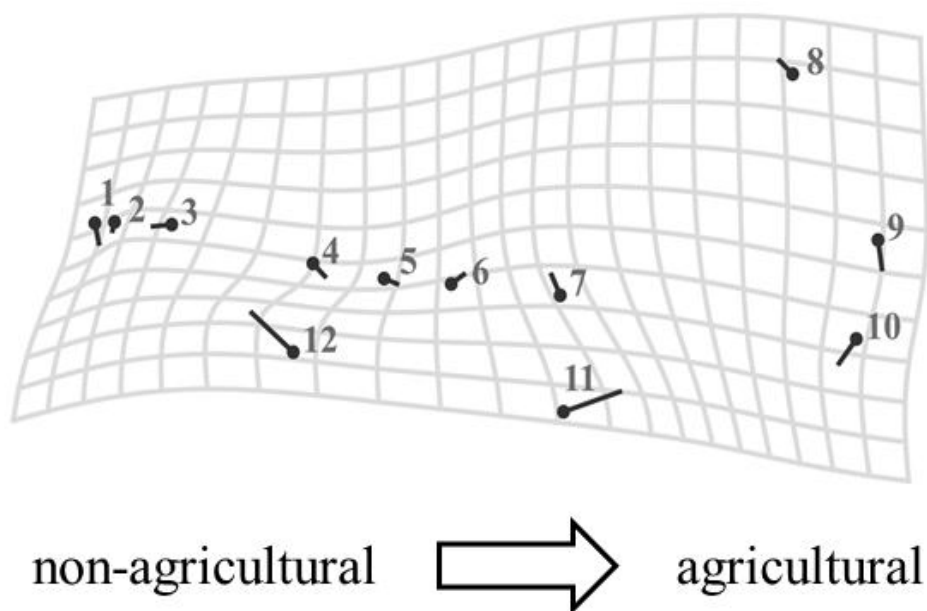
			Var%	P
ženke				
	veličina	lat	0.59	0.5395
	veličina	long	3.89	0.1149
	oblik	lat, long	5.88	0.0179*
	oblik	lat	3.34	0.0279*
	oblik	long	0.97	0.8012
mužjaci				
	veličina	lat	0.37	0.4901
	veličina	long	0.29	0.5442
	oblik	lat, long	2.30	0.0811
	oblik	lat	1.65	0.0299*
	oblik	long	1.17	0.1282



Slika 61. Promene oblika mandibule zavisne od geografske širine kod a) ženki i b) mužjaka lisice. Promene oblika (uveličane deset puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža) opisuju promene oblika mandibule između jedinki iz istočne Srbije (najmanje geografske širine) i onih iz Vojvodine (najveće geografske širine). Vojv – Vojvodina, c Srb – centralna Srbije, i Srb – istočna Srbija.

Regresijom logaritmovane vrednosti veličine centroida (lnCS) na proporciju agrarnih površina kodiranih kao indikator varijable, unutar oba pola utvrđeno je odsustvo statistički značajne povezanosti promena veličine mandibule u odnosu na udeo agrarnih površina (ženke: $P = 0.4335$; mužjaci: $P = 0.2297$). Nasuprot ženkama kod kojih nije ustanovljena statistički značajna povezanost promena oblika mandibule u odnosu na proporciju agrarnih površina ($P = 0.1067$), kod mužjaka varijable oblika mandibule su bile statistički značajno korelisane sa proporcijom agrarnih površina ($P = 0.0001$). Unutar grupe mužjaka razlikama u zastupljenosti poljoprivrednih površina opisano je 3.13% ukupnih

promena oblika mandibule. Kod mužjaka iz Vojvodine (sa većim udelom agrarnih površina) u odnosu na one iz centralne i istočne Srbije (sa manjim udelom agrarnih površina) promene oblika mandibule (Slika 62) odgovaraju prethodno opisanim promenama oblika povezanim sa povećanjem geografske širine (Slika 61b). Potrebno je naglasiti da unutar grupe mužjaka promene oblika mandibule zavise od proporcije agrarnih površina su nešto izraženije od promena oblika duž gradijenta geografske širine na šta ukazuje i manji procenat (1.65%) ukupne varijabilnosti oblika mandibule uslovljen ovim geografskim parametrom (Tabela 82).



Slika 62. Promene oblika mandibule zavisne od proporcije agrarnih površina kod mužjaka lisice. Promene oblika (uveličane deset puta i grafički prikazane u vidu TPS deformacionih mreža) opisuju promene oblika mandibule između mužjaka iz manje produktivnih oblasti (centralna i istočna Srbija) u odnosu na one iz oblasti sa većim udelom poljoprivrednih površina (Vojvodina).

5. DISKUSIJA

Najveći broj dosadašnjih studija morfološke varijabilnosti šakala zasnovan je na deskriptivnim i univarijantnim statističkim analizama pojedinačnih telesnih i kraniodentalnih osobina i eventualno njihovih odnosa (Kryštufek i Tvrtković, 1990; Demeter i Spassov, 1993; Van Valkenburgh i Wayne, 1994). Dva istraživanja bila su bazirana na multivarijantnim statističkim analizama većeg broja kraniodentalnih osobina primenom metoda tradicionalne morfometrije (Stoyanov 2012; Koepfli i sar., 2015), dok studija varijabilnosti glavenog skeleta šakala Porobić i sar. (2016) predstavlja prvo geometrijsko-morfometrijsko istraživanje ove kanide.

Za razliku od šakala, istraživanja morfološke varijabilnosti lisice su brojnija, a pored starijih studija zasnovanih na deskriptivnim i univarijantnim statističkim analizama pojedinačnih telesnih i kraniodentalnih osobina i eventualno njihovih odnosa (Churcher, 1960; Davis, 1977; Fairley i Bruton, 1984; Dayan i sar., 1989, 1992; Cavallini, 1995; Gortázar i sar., 2000; Simonsen i sar., 2003), postoji i značajan broj onih baziranih na multivarijantnim statističkim analizama većeg broja kraniodentalnih osobina primenom metoda tradicionalne morfometrije (Huson i Page, 1979, 1980; Lynch, 1996; Ćirović, 2000; Yom-Tov i Geffen, 2006; Yom-Tov i sar., 2007, 2013; Szuma, 2008a,b; Hartová-Nentvichová i sar., 2010a; Oishi i sar., 2010; Viranta i Kauhala, 2011). Prvo, i za sada jedino, istraživanje varijabilnosti glavenog skeleta lisice primenom metoda geometrijske morfometrije je nedavno publikovana studija Jojić i sar. (2017).

Takođe, potrebno je naglasiti da su i šakal i lisica bili predmet većeg broja geometrijsko-morfometrijskih studija, ali samo u okviru viših taksonomskih kategorija (Goswami, 2006a,b; Meloro i sar., 2008; 2011; Slater i sar. 2009; Drake i Klingenberg, 2010; Meloro i O'Higgins, 2011; Figueirido i sar., 2013; Martín-Serra i sar., 2014; Jones i sar., 2015).

Primenom metoda geometrijske morfometrije analizirana je varijabilnost veličine i oblika glavenog skeleta (kranijuma iz ventralne, dorzalne i lateralne perspektive i mandibule) subadultnih i adultnih jedinki šakala (*C. aureus*) iz tri biogeografske oblasti na teritoriji Srbije: panonske (Vojvodina), planinsko-kotlinske (istočna Srbija) i peripanonske

(centralna Srbija). Nakon što su utvrđene statistički značajne razlike u veličini i obliku analiziranih morfoloških struktura između različitih uzrasnih kategorija (Tabele 4, 5, 18, 19, 31, 32, 43 i 44), varijabilnost veličine i oblika glavenog skeleta šakala sa teritorije Srbije u kontekstu biogeografske varijabilnosti, ali i sa aspekta polnog dimorfizma i alometrije, analizirana je i razmatrana odvojeno na subadultnim i adultnim jedinkama.

Primenom metoda geometrijske morfometrije analizirana je varijabilnost veličine i oblika glavenog skeleta (kranijuma iz ventralne, dorzalne i lateralne perspektive i mandibule) subadultnih i adultnih jedinki lisice (*V. vulpes*) iz tri biogeografske oblasti na teritoriji Srbije: panonske (Vojvodina), planinsko-kotlinske (istočna Srbija) i peripanonske (centralna Srbija). Nakon što za analizirane morfološke strukture nisu utvrđene statistički značajne razlike u veličini između različitih uzrasnih kategorija istog pola (Slike 38, 45, 50 i 58), kao ni u obliku između različitih uzrasnih kategorija (Tabele 57, 64, 71 i 78), varijabilnost veličine i oblika glavenog skeleta lisice sa teritorije Srbije u kontekstu biogeografske varijabilnosti, ali i sa aspekta polnog dimorfizma i alometrije, analizirana je i razmatrana na objedinjenim subadultnim i adultnim jedinkama.

5.1. Biogeografski aspekti varijabilnosti glavenog skeleta šakala i lisice

Biogeografski aspekti varijabilnosti glavenog skeleta šakala – Kod subadultnih, kao i kod adultnih jedinki, nisu dobijene statistički značajne razlike u veličini analiziranih morfoloških struktura između šakala iz panonske, planinsko-kotlinske i peripanonske oblasti (Tabele 6, 8, 20, 22, 33, 35, 45 i 47). Iako su kod obe uzrasne kategorije ustanovljene statistički značajne razlike u obliku sve tri analizirane perspektive kranijuma i mandibule šakala iz tri biogeografske oblasti na teritoriji Srbije (Tabele 7, 9, 21, 23, 34, 36, 46 i 48), samo je na nivou ventralnog kranijuma adultnih jedinki bilo moguće utvrditi izdvajanje šakala iz Vojvodine u odnosu na one iz istočne i centralne Srbije i opisati biogeografski obrazac varijabilnosti oblika. Naime, na osnovu Analize glavnih komponenti (PCA) varijabli oblika ventralnog kranijuma adultnih jedinki (Slika 10) uočeno je da jedinke iz Vojvodine (panonska oblast) u odnosu na jedinke iz istočne i centralne Srbije (planinsko-kotlinske i peripanonske oblasti) odlikuje uži ventralni kranijum u nivou

bazikranijalnog i temporalnog regiona, kao i u zadnjem delu rostruma. Međutim, usled male veličine uzorka subadultnih i adultnih jedinki iz Vojvodine, šakali iz panonske oblasti su isključeni iz daljih analiza biogeografske varijabilnosti.

Kod subadultnih, kao i kod adultnih jedinki, analizom varijabilnosti veličine kranijuma i mandibule nisu dobijene statistički značajne razlike između šakala iz istočne i centralne Srbije (Tabele 10, 14, 24, 27, 37, 40, 49 i 52). Za razliku od veličine, kod obe uzrasne kategorije utvrđene su statistički značajne razlike između šakala iz istočne i centralne Srbije u obliku mandibule i svih analiziranih perspektiva kranijuma (Tabele 11, 15, 28, 38, 41, 50 i 53), izuzev dorzalnog kranijuma subadultnih jedinki (Tabela 25). Međutim, daljim multivarijantnim analizama varijabli oblika analiziranih morfoloških struktura detektovane su razlike između šakala sa područja istočne i centralne Srbije na nivou lateralnog kranijuma i mandibule kod subadultnih jedinki (Slike 27 i 34), odnosno samo na nivou lateralnog kranijuma kod adultnih jedinki (Slika 29). Takođe, na osnovu grafičkog prikaza varijabilnosti oblika lateralnog kranijuma između šakala iz istočne i centralne Srbije uočeno je da su promene oblika izraženije kod adultnih u odnosu na subadultne jedinke, ali da obe uzrasne kategorije pokazuju identičan biogeografski obrazac varijabilnosti oblika (Slike 27 i 29). Generalno, šakale iz istočne (planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) u odnosu na one iz centralne Srbije (peripanonske biogeografske oblasti) odlikuju kraće nazalne kosti i zigomatični lukovi, uži zadnji deo maksilarnih kostiju, veće interparijetalne kosti i širi zadnji deo lateralnog kranijuma. Takođe, kraće mandibule u zadnjem delu (oblast kondilarnog i angularnog nastavka), a izduženije u prednjem (alveolarnom) regionu su karakteristike koje odvajaju subadulte planinsko-kotlinske od subadulte peripanonske biogeografske oblasti (Slika 34).

Odsustvo razlika u veličini analiziranih morfoloških struktura između šakala iz različitih biogeografskih oblasti Srbije i slabo izražena biogeografska varijabilnost oblika glavenog skeleta u skladu je sa rezultatima prethodno objavljenih studija morfološke varijabilnosti evropskog šakala (Kryštufek i Tvrčković, 1990; Stoyanov, 2012). Naime, ranijim istraživanjima utvrđena je međupopulaciona sličnost u morfologiji kranijuma evropskog šakala, izuzev glavenih skeleta dalmatinskih šakala koji se morfološki jasno mogu razlikovati od ostalih populacija. Pored niskog nivoa morfološke varijabilnosti,

Zachos i sar. (2009) su registrovali i nizak nivo genetičke varijabilnosti ove vrste u Srbiji. Analizirajući genetičku raznovrsnost šakala sa šest lokaliteta (Surčin –Vojvodina, Veliko Gradište i Negotin – istočna Srbija, Smederevo, Velika Plana i Svilajnac – centralna Srbija), Zachos i sar. (2009) nisu detektovali diferencijaciju na osnovu mitohondrijalne DNK, dok je varijabilnost na nivou osam nuklearnih mikrosatelitnih lokusa bila veoma niska. Takođe, u istoj studiji nisu utvrđene genetičke razlike između populacija šakala iz Vojvodine (Surčina, odnosno Srema) i istočne Srbije (Negotina) koje su u literaturnim podacima označene kao reliktno populacije šakala u Srbiji ostale nakon skoro potpunog nestanka ove vrste u periodu posle II svetskog rata (Milenković, 1983, 1987; Kryštufek i sar., 1997).

Međutim, rezultati varijabilnosti oblika glavenog skeleta predstavljeni u ovom istraživanju ukazuju na činjenicu da se ventralni kranijumi šakala iz Vojvodine u odnosu na one iz istočne i centralne Srbije u određenoj meri razlikuju. Varijabilnost skeletnih struktura taksona poreklom iz prirodnih populacija ne mora uvek odražavati razlike na genetičkom nivou, već može predstavljati plastični odgovor na različite uticaje sredine (Renaud i sar., 2010; Jojić i sar., 2012a). Upravo razlike u abiotičkim i biotičkim karakteristikama staništa između panonske, peripanonske i planinsko-kotlinske oblasti mogu uticati i na uočenu biogeografsku varijabilnost na morfološkom nivou. Populacije šakala iz istočne Srbije (planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) pripadaju kontinentalno rasprostranjenom biomu evropskih mešovitih pretežno listopadnih šuma, dok populacije šakala iz Vojvodine (panonske biogeografske oblasti) pripadaju evropskom biomu stepa. Lokaliteti iz centralne Srbije iz peripanonske biogeografske oblasti u suštini predstavljaju prelaznu zonu ova dva široko rasprostranjena (zono)bioma. U vegetacijskom pogledu evropski biomi stepa i mešovitih šuma se bitno razlikuju u tipu dominantno rasprostranjenih ekosistema. U biomu stepa to su u prošlosti bili otvoreni stepski ekosistemi koji su predstavljali osnovni predeoni "matriks" koji je mozaično "prošaran" lokalnim močvarama i okolnim vlažnim staništima različitog tipa i relativno malim šumskim fragmentima koji su uglavnom bili galerijskog tipa. Bivše stepe su danas većinom transformisane u poljoprivredno zemljište (kao uostalom i veći deo močvarnih staništa i galerijskih šuma), tako da se na prostoru bivših stepa ovaj tip ekosistema može sresti samo

u malim lokalno prisutnim fragmentima u dominantnom agrokulturnom predelu. Sa druge strane, biom evropskih mešovitih šuma karakteriše veća ili manja dominacija šumskih ekosistema mešovitog lišćarsko-četinarskog tipa koji u Srbiji južno od Save i Dunava predstavlja dominantan predeoni "matriks".

Pored razlika u obliku ventralnog kranijuma uočenih između šakala sa teritorije Srbije severno i južno od Dunava i Save, i na manjoj geografskoj skali, odnosno između šakala iz istočne i centralne Srbije detektovane su razlike u obliku lateralnog kranijuma. Kao što je već spomenuto, populacije šakala iz centralne i istočne Srbije (peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) pripadaju evropskom biomu mešovitih pretežno listopadnih šuma, sa manjim ili većim razlikama zastupljenosti šumskih ekosistema i drugih tipova lokalno rasprostranjenih bioma u prostoru (Matvejev i Puncer, 1989). Iako peripanonska i planinsko-kotlinska biogeografska oblast pripadaju istom evropskom biomu, razlikuju se po pokrivenosti predela šumskom vegetacijom pri čemu peripanonska biogeografska oblast praktično predstavlja prelaznu zonu sa manjim udelom šumskih ekosistema u odnosu na planinsko-kotlinsku oblast. Dodatno, ovaj prostor (posebno Mačva i Pomoravlje) je tokom poslednjih nekoliko vekova bio pod snažnim antropogenim uticajem, tako da su prirodna vegetacija i staništa očuvani samo u okviru predela kojima dominiraju ljudi (engl. *human dominated landscapes*). U kombinaciji sa mobilnošću i oportunističkom u ishrani analizirane vrste, ali i u kombinaciji sa odsustvom prirodnih barijera između centralne i istočne Srbije, mogućnost da se utvrđena međupopulaciona varijabilnost može pripisati razlikama u sredinskim faktorima je malo verovatna. Međutim, u oblasti istočne Srbije populacije šakala su najranije uspostavljene i sa ovog područja šakali nikada nisu u potpunosti nestali, a populacija iz Negotina predstavlja reliktnu populaciju ove vrste na teritoriji Srbije (Milenković, 1983, 1987; Kryštufek i sar., 1997; Čirović i sar., 2008). Pored toga, blizina reke Dunav, kao pravac kolonizacije šakala u Evropi (Zachos i sar., 2009), svakako je važna biogeografska karakteristika koja može imati uticaja na varijabilnost populacija ove oblasti. Morfologija glavenog skeleta sisara, kao razvojno i funkcionalno kompleksne i visoko integrisane strukture (Hallgrímsson i sar., 2007), predstavlja odraz svih mogućih uticaja kojima je dati organizam izložen tokom prenatalnog i postnatalnog životnog perioda (Blagojević i Milošević-Zlatanović, 2011).

Pored svih prethodno navedenih faktora (genetičkih, epigenetičkih, ekoloških i istorijskih) i aspekti socijalnog ponašanja predstavnika familije Canidae, poput teritorijalnosti i tzv. zavičajnosti (Milenković, 1997), predstavljaju dodatne faktore koji bi mogli samostalno, ali i kroz sinergistička dejstva sa drugim faktorima, uticati na fenotipsku varijabilnost, uključujući i varijabilnost oblika glavenog skeleta (Milenković i sar., 2010; Porobić i sar., 2016).

Na osnovu rezultata ove, kao i studije genetičke varijabilnosti šakala sa teritorije Srbije (Zachos i sar., 2009), može se zaključiti da je odsustvo većih razlika između šakala iz različitih biogeografskih oblasti Srbije, kako na morfološkom, tako i na genetičkom nivou, najverovatnije posledica značajnog širenja areala vrste na Balkanu od 80-ih godina prošlog veka (Milenković i Paunović, 2003), što ukazuje na snažan efekat osnivača (engl. *founder effect*) u novonastalim populacijama (Zachos i sar., 2009; Milenković i Paunović, 2003; Porobić i sar., 2016).

Biogeografski aspekti varijabilnosti glavenog skeleta lisice – Analize biogeografske varijabilnosti veličine glavenog skeleta su pokazale da između lisica iz panonske, planinsko-kotlinske i peripanonske oblasti ne postoje statistički značajne razlike u veličini analiziranih morfoloških struktura (Tabele 58, 65, 72 i 79). Za razliku od veličine, između lisica iz tri biogeografske oblasti na teritoriji Srbije je utvrđeno postojanje statistički značajnih razlika u obliku analiziranih morfoloških struktura (Tabele 59, 66, 73 i 80). Međutim, daljim multivarijantnim analizama varijabli oblika detektovane su manje ili veće razlike između lisica iz panonske, planinsko-kotlinske i peripanonske biogeografske oblasti na nivou svih analiziranih morfoloških struktura (Slike 40, 52 i 60), izuzev dorzalnog kranijuma (Slika 47). Naime, na osnovu Kanonijske diskriminantne analize (CVA) varijabli oblika ventralnog kranijuma, lateralnog kranijuma i mandibule uočeno je razdvajanje jedinki iz panonske u odnosu na jedinke iz planinsko-kotlinske i peripanonske oblasti duž CV1 ose (Slike 40, 52 i 60). Činjenica da je trend međusobnog razdvajanja lisica iz planinsko-kotlinske i peripanonske oblasti prisutan samo na nivou lateralnog kranijuma duž CV2 ose (Slika 52) izdvaja lateralni kranijum kao najinformativniji u pogledu biogeografske varijabilnosti oblika glavenog skeleta lisice sa područja Srbije. Jedinke iz

Vojvodine (panonske oblasti) u odnosu na jedinke iz istočne i centralne Srbije (planinsko-kotlinske i peripanonske oblasti) odlikuje generalno robustniji kranijum sa kraćim rostralnim i širim zigomatičnim regionom, dužim nazalnim, a kraćim maksilarnim kostima, nešto dužim nepcem i posteriornom ivicom alveolusa očnjaka pomerenom ka napred (Slike 40 i 52). Takođe, njihove mandibule su generalno šire u zadnjem, a uže u prednjem regionu (Slika 60). Što se tiče razlika između lisica iz istočne i centralne Srbije uočljivih samo na nivou lateralnog kranijuma (Slika 52), jedinke iz peripanonske u odnosu na jedinke iz planinsko-kotlinske biogeografske oblasti imaju podignut prednji deo rostralnog regiona, temporalni greben pomeren ka nazad, skraćen region frontalnih i parijetalnih kostiju i spuštene i izdužene zigomatične lukove.

Daljim analizama varijabilnosti veličine kranijuma i mandibule mužjaka i ženki lisica duž gradijenata geografske širine i dužine, nisu detektovane statistički značajne razlike u veličini analiziranih morfoloških struktura (Tabele 62, 76 i 82), izuzev statistički značajne zavisnosti između veličine dorzalnog kranijuma ženki i geografske dužine (Tabela 69). Na osnovu srednjih vrednosti sedam kranijalnih mera, Huson i Page (1979) su utvrdili da lisice iz Velsa imaju nešto veće kranijume u odnosu na lisice iz jugoistočne Engleske. Takođe, ispitivanjem varijabilnosti veličine tela lisica u oblasti centralne Italije registrovano je da, iako na maloj teritoriji (površine 75 x 52 km), postoje razlike u njihovim telesnim dimenzijama (Cavallini, 1995). Simonsen i sar. (2003) su takođe na nivou male geografske skale registrovali razlike u veličini pojedinačnih kranijalnih osobina lisica sa područja Danske, odnosno ustanovili da se relativno izolovana populacija iz Kopenhagena razlikuje u odnosu na ostale ispitivane populacije. Međutim, u skladu sa rezultatima ove studije, ispitivanje temporalne i geografske varijabilnosti veličine lobanje lisice na teritoriji Austrije je pokazalo da na manjoj geografskoj skali odsustvuju statistički značajne korelacije između veličine i geografske širine i dužine (Yom-Tov i sar., 2013).

Za razliku od veličine, statistički značajna zavisnost promena oblika duž gradijenta geografske širine ustanovljena je na nivou ventralnog kranijuma mužjaka (Tabela 62) i lateralnog kranijuma i mandibule oba pola (Tabele 76 i 82), dok je statistički značajna zavisnost promena oblika duž gradijenta geografske dužine utvrđena za ventralni kranijum mužjaka (Tabela 62) i lateralni kranijum oba pola (Tabela 76). I za ventralni kranijum

mužjaka i za lateralni kranijum oba pola ustanovljen je nešto veći procenat ukupne varijabilnosti oblika uslovljen razlikama u geografskoj širini u odnosu na udeo ukupne varijabilnosti oblika opisan razlikama u geografskoj dužini (Tabele 62 i 76). Takođe, na nivou i ventralnog i lateralnog kranijuma duž oba gradijenta prisutan je sličan obrazac promena oblika (Slike 43, 55 i 56) koji u velikoj meri odgovara biogeografskom obrascu varijabilnosti oblika ventralnog i lateralnog kranijuma između jedinki iz panonske u odnosu na jedinke iz planinsko-kotlinske i peripanonske oblasti duž CV1 ose (Slike 40 i 52). Slično rezultatima ove studije, na osnovu multivarijantne analize šest kranijalnih karaktera, Huson i Page (1980) su pokazali da na relativno malom geografskom području (površine oko 180 x 70 km) postoje razlike između lisica iz šest okruga Velsa.

Postojanje morfoloških razlika na nivou glavenog skeleta između populacija lisica unutar relativno malih geografskih područja može biti posledica različitih ekoloških, ali i genetičkih (kao što je ograničen protok gena) faktora (Simonsen i sar., 2003). Što se tiče genetičke varijabilnosti lisica sa teritorije Srbije, do sada je sprovedena jedna takva studija kojom su bile obuhvaćene samo jedinke sa područja Vojvodine. Naime, analizirajući genetičku raznovrsnost lisica sa pet lokaliteta u Vojvodini (Surčin, Bečej, Banatski Dvor, Radojevo i Mokrin), Kirschning i sar. (2007) nisu detektovali njihovu diferencijaciju na osnovu mitohondrijalne DNK, niti su ustanovili vezu između njihove genetičke strukture i velikih reka Dunava i Tise kao potencijalnih migratornih barijera. Isti autori zaključuju da, pošto lisice mogu prelaziti mostove preko reka i plivati, Dunav i Tisa kao prirodne barijere ne moraju uticati na smanjenje protoka gena među ispitivanim populacijama i da je moguće da će primena neke preciznije molekularne tehnike u budućnosti pružiti bolji uvid u genetičku strukturu populacija lisica sa teritorije Srbije kao relativno malog geografskog područja (Kirschning i sar., 2007). U skladu sa ovim zaključcima su i oni izvedeni na osnovu analize mitohondrijalne DNK lisica iz kontinentalnog dela Hrvatske za koje je takođe utvrđen nizak nivo diferencijacije među populacijama iz centralnog i istočnog dela države (Galov i sar., 2014). Međutim, na osnovu devet mikrosatelitnih lokusa, studija genetičke varijabilnosti šest populacija lisice sa teritorije severoistočne Poljske je pored niskog do umerenog nivoa genetičke diferencijacije ustanovila i značajnu vezu između genetičkih distanci i proporcije većih vodenih i površina pod šumom u smislu da ovi tipovi

staništa mogu uticati na putanje širenja analizirane vrste (Mullins i sar., 2014). Ono što je važno naglasiti je da Kirschning i sar. (2007) nisu analizirali lisice sa teritorije Srbije južno od Dunava i Save, odnosno sa područja istočne i centralne Srbije, koje su pored lisica iz Vojvodine bile predmet ove studije. Zbog toga, a kako to ističu Jojić i sar. (2017), bez sveobuhvatnog i detaljnijeg genetičkog istraživanja populacija lisice sa područja cele Srbije, uticaj genetičke diferencijacije ne može biti zanemaren kao mogući faktor morfološke diferencijacije registrovane u ovoj studiji na nivou oblika glavenog skeleta.

Kada je u pitanju varijabilnost veličine tela i kranijuma lisice, nekoliko autora je registrovalo povećanje telesnih i kranijalnih mera kod lisica iz agrarnih područja i zaključilo da je porast njihovih dimenzija u direktnoj korelaciji sa udelom hranidbenih resursa na staništu (Gortázar i sar., 2000; Meiri i sar., 2007; Yom-Tov i sar., 2003, 2007, 2013). Agrarna površina predstavlja oblast u kojoj je više od 50% teritorije obuhvaćeno uzgojem biljnih kultura i domaćih životinja (Yom-Tov i sar., 2007). U ovoj studiji nije utvrđena statistički značajna zavisnost veličine svih analiziranih morfoloških struktura mužjaka i ženki lisica od udela poljoprivrednih površina kao tipa staništa. Prema tome, obilje hrane u agroekosistemima koji zauzimaju skoro 80% teritorije Vojvodine (panonske biogeografske oblasti), odnosno manja količina hrane prisutna u regionima centralne i istočne Srbije (peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) u kojima je manje od 50% teritorije obuhvaćeno agrarnim površinama (Ševarlić, 2015), ne utiče na povećanje veličine glavenog skeleta lisica iz Vojvodine, odnosno na smanjenje kod lisica iz centralne i istočne Srbije.

Međutim, razlike u proporciji poljoprivrednog zemljišta između Vojvodine (panonske biogeografske oblasti) i centralne i istočne Srbije (peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) statistički značajno utiču na oblik ventralnog i lateralnog kranijuma oba pola, kao i na oblik mandibule mužjaka lisica na teritoriji Srbije. Ženke iz panonske (sa većim udelom agrarnih površina) u odnosu na ženke iz peripanonske i planinsko-kotlinske oblasti (sa manjim udelom agrarnih površina) odlikuje širi kranijum u nivou zigomatičnih lukova, ali redukovan facijalni i bazikranijalni region (Slika 44a), dok kod mužjaka promene oblika ventralnog kranijuma uslovljene razlikama u udelu agrarnih površina (Slika 44b) odgovaraju promenama oblika povezanim sa povećanjem geografske

širine i smanjenjem geografske dužine (Slika 43). Na nivou lateralnog kranijuma, kod oba pola, promene oblika uslovljene razlikama u udelu agrarnih površina (Slika 57) odgovaraju promenama oblika povezanim sa povećanjem geografske širine i smanjenjem geografske dužine (Slike 55 i 56). Takođe, obrazac promena oblika mandibule mužjaka uslovljen razlikama u udelu agrarnih površina (Slika 62) odgovara obrascu promena oblika mandibule mužjaka povezanih sa povećanjem geografske širine (Slika 61b). Za razliku od centralne i istočne Srbije (peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) u kojima je manje od 50% teritorije obuhvaćeno agrarnim površinama, u regionu Vojvodine (panonske biogeografske oblasti) preovlađuje poljoprivredno zemljište na oko 80% njene teritorije (Ševarlić, 2015). Ova oblast na severu Srbije tokom proteklih 150-200 godina je bila prekrivena močvarama, ritovima i šumostepama koje danas postoje samo u fragmentima (Ćirović, 2000; Kirschning i sar., 2007). Pored veće količine, lisice koje naseljavaju agroekosisteme konzumiraju i raznovrsniju hranu jer su im dostupni i izvori antropogenog porekla u vidu organskog otpada sa deponija, iz kontejnera, klaničnog otpada i leševa domaćih vrsta unglata (Yom-tov i sar., 2003). Variranje abiotičkih i biotičkih karakteristika staništa u zavisnosti od reljefa, klime, vegetacionog pokrivača, kao i dostupnosti hranidbenih resursa između Vojvodine (panonske biogeografske oblasti) sa jedne, i centralne i istočne Srbije (peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) sa druge strane, može uticati na razlike u ishrani lisice na teritoriji Srbije. Imajući u vidu činjenice da je varijabilnost oblika kranijuma iz ventralne i lateralne perspektive uslovljena razlikama u udelu agrarnih površina u saglasnosti sa promenama oblika duž gradjenata geografske širine i dužine, i da su razlike u obliku kranijuma najuočljivije na nivou facijalnog i temporalnog regiona sa primarnom funkcijom u ishrani, uočene promene oblika glavenog skeleta lisica iz različitih biogeografskih oblasti Srbije su najverovatnije povezane sa njihovim različitim režimima ishrane (Jojić i sar., 2017).

Biogeografska varijabilnost glavenog skeleta šakala i lisice u komparativnom kontekstu - Uniformnost primenjene metodologije na oba analizirana taksona ogleda se u sledećim činjenicama: izbor istog obrasca po kome su lokaliteti grupisani u biogeografske oblasti, izbor istih specifičnih tačaka na analiziranim morfološkim strukturama (Slike 6 i 7)

i izbor istih statističkih analiza, izuzev analiza zavisnosti promena veličine i oblika glavenog skeleta od gradijenata geografske širine i dužine, kao i od udela agrarnih površina unutar biogeografskih oblasti. Naime, usled relativno male geografske udaljenosti analiziranih lokaliteta, nije bilo moguće ispitati zavisnost promena veličine i oblika glavenog skeleta šakala duž gradijenata geografske širine i dužine, a zbog male veličine uzorka subadultnih i adultnih jedinki iz Vojvodine i njihovog isključenja iz daljih analiza nije bilo moguće ispitati potencijalne razlike u veličini i obliku glavenog skeleta šakala uslovljene razlikama u udelu agrarnih površina unutar biogeografskih oblasti.

Uniformnost primenjene metodologije omogućila je uporedno praćenje ekogeografskih efekata na obrasce varijabilnosti veličine i oblika glavenog skeleta obe vrste koje su u prostornom smislu u simpatriji, a u ekološkom u kompeticiji. I abiotički faktori poput klime i biotički poput kompeticije mogu simultano uticati na interspecijsku morfološku varijabilnost predstavnika porodice pasa (Bubadué i sar., 2016). Međutim, imajući u vidu činjenicu da je lisica oduvek naseljavala sve biogeografske regione sa područja Srbije, dok se šakal u ne tako davnoj prošlosti ponovo pojavio na njima, njihovi kompetitorski odnosi se mogu smatrati nerelevantnim sa aspekta uticaja na morfološku varijabilnost. Za oba analizirana taksona utvrđeno je odsustvo biogeografske varijabilnosti veličine glavenog skeleta. Kao što je već spomenuto, od analiziranih morfoloških struktura ventralni kranijum se pokazao kao najinformativniji kada je biogeografska varijabilnost oblika glavenog skeleta šakala analizirana na većoj geografskoj skali, odnosno između šakala iz panonske u odnosu na šakale iz peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti. Međutim, na manjoj geografskoj skali, tj. između šakala iz peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti, najuočljivije razlike u obliku su detektovane na nivou lateralnog kranijuma. Takođe, lateralni kranijum je i najinformativniji u pogledu biogeografske varijabilnosti oblika glavenog skeleta lisice sa područja Srbije. Slično rezultatima ovog istraživanja, metodama geometrijske morfometrije je analizirana varijabilnost oblika ventralnog, dorzalnog i lateralnog kranijuma i mandibule između dinarsko-balkanske i karpatske populacije vuka (*C. lupus*) i utvrđeno da su međupopulacione razlike u obliku kranijuma bile najizraženije na nivou lateralnog kranijuma (Jojić, lična komunikacija; Milenković i sar., 2010). Takođe, preliminarna

geometrijsko-morfometrijska studija varijabilnosti oblika ventralnog, dorzalnog i lateralnog kranijuma i mandibule šakala pokazala je statistički značajne razlike u obliku glavenog skeleta između dve reliktno populacije, Srema i Negotina, samo za lateralni kranijum (Jojić i sar., 2012b).

U okviru mandibule se mogu razlikovati dva razvojno-funkcionalna regiona: prednji koga čine alveolusi zuba, i zadnji region centralnog mezeteričnog dela sa tri nastavka (Atchley i Hall, 1991; Atchley, 1993). Na ventralnom kranijumu moguće je izdvojiti tri funkcionalna regiona: prednji facijalni, bočni temporalni i zadnji bazikranijalni. Na dorzalnog kranijumu se takođe mogu razlikovati tri funkcionalna regiona: prednji facijalni, bočni temporalni i zadnji region krova lobanje, dok se iz lateralne perspektive kranijuma uočavaju sve četiri funkcionalne komponente: facijalna, temporalna, bazikranijalna i komponenta krova lobanje (Moss, 1968; Cheverud, 1982b; Willmore i sar., 2006). Facijalni i temporalni region vode poreklo od ćelija nervne kreste, dok su krov lobanje i bazikranijalni region mezodermalnog porekla. Kompleksnost glavenog skeleta u pogledu razvića i funkcije (Hallgrímsson i sar., 2007), odnosno u pogledu broja i prirode razvojnih i funkcionalnih regiona koji su prisutni u okviru ventralnog, dorzalnog i lateralnog kranijuma (Willmore i sar., 2006), ali i na nivou mandibule, predstavlja najverovatnije objašnjenje zašto različite morfološke strukture analizirane u ovoj studiji, odnosno kranijumi iz različitih perspektiva i mandibula, pokazuju različit stepen informativnosti u pogledu varijabilnosti oblika sa aspekta biogeografskih razlika.

5.2. Polni dimorfizam glavenog skeleta šakala i lisice

Primenom metoda geometrijske morfometrije analiziran je i polni dimorfizam u veličini i obliku glavenog skeleta (kranijuma iz ventralne, dorzalne i lateralne perspektive i mandibule) subadultnih i adultnih jedinki šakala iz dve biogeografske oblasti na teritoriji Srbije (planinsko-kotlinske i peripanonske), odnosno objedinjenih subadultnih i adultnih jedinki lisice iz tri biogeografske oblasti na teritoriji Srbije (panonske, planinsko-kotlinske i peripanonske).

Polni dimorfizam u veličini glavenog skeleta šakala i lisice – Kod obe uzrasne grupe šakala analize varijabilnosti veličine pokazale su statistički značajne razlike u veličini glavenog skeleta među polovima (Tabele 10, 12, 14, 16, 24, 26, 27, 29, 37, 39, 40, 42, 49, 51, 52 i 54), pri čemu su analizirane morfološke strukture bile većih dimenzija kod mužjaka u odnosu na ženke (Tabele 12, 16, 26, 29, 39, 42, 51 i 54). U svim dosadašnjim studijama polnog dimorfizma u veličini telesnih i kraniodentalnih karaktera šakala utvrđeno je da su mužjaci krupniji od ženki (Kryštufek i Tvrtković, 1990; Demeter i Spassov, 1993; Van Valkenburgh i Wayne, 1994; Stoyanov, 2012; Porobić i sar., 2016). Takođe, na osnovu indeksa polnog dimorfizma u veličini (I_{SSD}) (Tabele 12, 16, 26, 29, 39, 42, 51 i 54), za sve analizirane perspektive kranijuma i mandibulu, ustanovljeno je da su razlike u veličini između mužjaka i ženki niskog stepena i da je polni dimorfizam u veličini izraženiji u grupi adultnih jedinki. Unutar grupe subadultnih jedinki mužjaci su u proseku bili za oko 2% veći u odnosu na ženke, dok je u grupi adulta ova razlika u veličini bila nešto više izražena, sa mužjacima za oko 3% većim u odnosu na ženke. Nizak nivo polnog dimorfizma u veličini glavenog skeleta šakala sa područja Srbije u skladu je sa ranije procenjenim nivoom polnog dimorfizma u veličini kraniodentalnih osobina ove vrste. Naime, Van Valkenburgh i Wayne (1994) su kod sve tri vrste šakala (*C. adustus*, *C. mesomelas* i *C. aureus*) ustanovili da razlika između mužjaka i ženki u proseku iznosi svega 4%. U istoj studiji za *C. aureus* sa područja Irana, Turske, Jordana, Izraela, Grčke i Male Azije utvrđeno je da je odnos između mužjaka i ženki za dužinu lobanje, iako statistički neznačajan, takođe iznosio 4% (Van Valkenburgh i Wayne, 1994).

U skladu sa ranije objavljenim studijama polnog dimorfizma u veličini kraniodentalnih osobina lisice (Huson i Page, 1979; Fairley i Bruton, 1984; Dayan i sar., 1989; Lynch, 1996; Ćirović, 2000; Simonsen i sar., 2003; Yom-Tov i sar., 2007; Szuma, 2008a,b; Hartová-Nentvichová i sar., 2010a; Viranta i Kauhala, 2011), analize varijabilnosti veličine glavenog skeleta lisice sa područja Srbije pokazale su statistički značajne razlike među polovima (Tabele 58, 60, 65, 67, 72, 74, 79 i 81). Takođe, utvrđeno je da su analizirane morfološke strukture za oko 5% veće kod mužjaka u odnosu na ženke (Tabele 60, 67, 74 i 81). Na osnovu tradicionalno-morfometrijske analize 41 kraniodentalnog karaktera lisica iz Vojvodine, Ćirović (2000) je takođe utvrdio da su

glaveni skeleti za oko 5% veći kod mužjaka u odnosu na ženke. Pored toga, prethodna istraživanja su pokazala da nivo polnog dimorfizma u veličini glavenog skeleta lisice može varirati u zavisnosti od geografske oblasti. Tako se na osnovu prosečnih vrednosti za mužjake i ženke i procenjenih indeksa polnog dimorfizma u veličini osobina glavenog skeleta može uočiti da su glaveni skeleti mužjaka u odnosu na ženke veći 5-6% u jugoistočnoj Engleskoj, odnosno 5-7% u Velsu (Huson i Page, 1979), 3% u Izraelu, odnosno 6% u Arabiji (Dayan i sar., 1989). Takođe, u ranijim studijama baziranim na tradicionalno-morfometrijskom pristupu, utvrđeno je da su skoro sve analizirane kraniodentalne osobine veće kod mužjaka u odnosu na ženke, izuzev postorbitalne konstrikcije za koju je registrovano da je veća kod ženki (Huson i Page, 1979; Fairley i Bruton, 1984; Lynch, 1996; Hartová-Nentvichová i sar., 2010a; Viranta i Kauhala, 2011).

Polni dimorfizam i njegova evolucija najčešće se objašnjavaju mehanizmima delovanja seksualne selekcije (Darwin, 1874), pri čemu se polni dimorfizam posmatra kao adaptivni odgovor mužjaka i ženki na njihove različite reproduktivne uloge (Greenwood i Adams, 1987; Andersson, 1994; Short i Balaban, 1994). U skladu sa prethodno rečenim, fenomen polnog dimorfizma u veličini, sa mužjacima krupnijim od ženki, može se objasniti kompetitivnom prednošću veličine tela u ritualnim borbama mužjaka za teritoriju i/ili ženke. Pored ove, postoji i hipoteza prema kojoj se polni dimorfizam i njegova evolucija objašnjavaju mehanizmima delovanja prirodne selekcije (Darwin, 1874), pri čemu se polnim dimorfizmom, kao adaptivnim odgovorom mužjaka i ženki na različite ekološke niše, smanjuje kompeticija za resurse između polova.

Polni dimorfizam u veličini kod karnivornih vrsta najčešće se objašnjava delovanjem seksualne selekcije, odnosno kompetitivnom prednošću krupnijih u odnosu na sitnije mužjake tokom ispoljavanja borbenih i upozoravajućih oblika ponašanja (Erlinge, 1979; Lüps i Roper, 1988; Holmes i Powell, 1994; Gittleman i Van Valkenburgh, 1997; Meiri i sar., 2005). U odnosu na ostale familije unutar reda Carnivora, kod predstavnika porodice pasa polni dimorfizam u veličini kraniodentalnih osobina se manifestuje u manjoj meri (Van Valkenburgh i Wayne, 1994; Gittleman i Van Valkenburgh, 1997; Van Valkenburgh i Sacco, 2002; Schutz i sar., 2009). Poređenjem linearnih karaktera tela i glavenog skeleta utvrđeno je da su ženke iz porodice pasa 3-4% manje od mužjaka

(Hildebrand, 1952; Prestrud i Nilssen, 1995; Gittleman i Van Valkenburgh, 1997). Generalno, za porodicu Canidae karakterističan je slab do umeren polni dimorfizam u veličini koji se objašnjava nedostatkom izražene kompeticije između mužjaka tokom perioda parenja (Bekoff i sar., 1981). Podela uloga između polova, sa mužjacima više specijalizovanim za lov, a ženkama za brigu o mladuncima, može pružiti objašnjenje za evoluciju polnog dimorfizma kod vukova (Hillis, 1996, Milenković i sar., 2010). Pored toga, tip ishrane, odnosno intenzitet karnivornosti, može uticati na nivo polnog dimorfizma u veličini kod nekih predstavnika unutar reda Carnivora. Tako je unutar porodice Mustelidae utvrđen manji stepen polnog dimorfizma kod manje karnivornih vrsta (Moors, 1980; Loy i sar., 2004).

Rezultati ove studije takođe ukazuju na nizak nivo polnog dimorfizma u veličini glavenog skeleta analiziranih vrsta porodice Canidae sa mužjacima većim od ženki, za 3% kod šakala, odnosno 5% kod lisice. Pored toga, zahvaljujući uniformnosti primenjene metodologije moguće je i porediti nivoe polnog dimorfizma između ova dva taksona i zaključiti da je polni dimorfizam u veličini glavenog skeleta izraženiji kod lisice u odnosu na šakala. U pogledu ishrane i šakal i lisica predstavljaju omnivorne i oportunističke vrste (Cavallini i Volpi, 1995; Giannatos, 2004; Sillero-Zubiri i sar., 2004). Međutim, relativno mali procenat zastupljenosti plena u ishrani šakala (Ćirović i sar., 2014, 2016; Penezić i Ćirović, 2015; Penezić, 2016) ukazuje na mogućnost da je šakal u većoj meri oportun u odnosu na lisicu, zbog čega se intenzitet karnivornosti i njegov eventualni uticaj na detektovane razlike u nivou polnog dimorfizma u veličini glavenog skeleta između analiziranih taksona mogu razmatrati. U pogledu socijalne organizacije, šakali u odnosu na lisice su fleksibilniji. Naime, iako socijalna organizacija šakala zavisi od količine i distribucije dostupnih izvora hrane, par mužjaka i ženki sa potomstvom i jednim brojem jedinki iz prethodnog okota čini osnovnu jedinicu njihovog društva (Jhala i Moehlman, 2004). Sa druge strane, socijalna organizacija lisice nije jasno izražena. Iako je registrovano da mužjak i pojedine subadultne ženke iz prethodnog okota mogu pomagati ženki u odgajanju okota (Macdonald i Reynolds, 2004), kod lisice nema jasno izražene strukture grupe koja se sastoji od roditeljskog para (monogamija) i više pomagača iz prethodnog okota. Za šakala nije karakteristična podela uloga među mužjacima i ženkama u

aktivnostima lova, odbrane teritorije, potrage za hranom. Takođe, mužjaci i ženke šakala podjednako doprinose gajenju potomaka (Jhala i Moehlman, 2004), dok kod lisica u odgajanju mladih uglavnom učestvuje samo ženka (Macdonald i Reynolds, 2004). Shodno svemu prethodno navedenom, male razlike između polova u veličini glavenog skeleta kod šakala najverovatnije su posledica monogamnog sistema reprodukcije i učešća mužjaka u brizi za potomstvo (Moehlman, 1987; Stoyanov, 2012). Međutim, omnivorno i oportunističko ponašanje šakala po pitanju ishrane, kao i odsustvo podele uloga među polovima i u ostalim aktivnostima pored brige za potomstvo, ne mogu biti zanemareni kao faktori koji doprinose niskom stepenu polnog dimorfizma kod ove vrste. Nešto viši nivo polnog dimorfizma u veličini glavenog skeleta kod lisice u odnosu na šakala može biti posledica njene izraženije karnivornosti, ali i prisustva podele uloga između polova, naročito u pogledu odgajanja mladih kojim se kod lisice prvenstveno i u najvećoj meri bavi ženka.

Polni dimorfizam u obliku glavenog skeleta šakala i lisice – Analizama varijabilnosti oblika glavenog skeleta između mužjaka i ženki šakala unutar grupe subadultnih jedinki ustanovljen je statistički značajan polni dimorfizam u obliku samo na nivou ventralnog kranijuma (Tabela 11). Unutar grupe adultnih jedinki statistički značajan polni dimorfizam u obliku utvrđen je na nivou svih analiziranih morfoloških struktura (Tabele 15, 28 i 53), izuzev lateralnog kranijuma (Tabela 41). Međutim, permutacioni test sa 10 000 permutacija pokazao je statističku značajnost vrednosti indeksa polnog dimorfizma u obliku samo za ventralni kranijum i mandibulu adultnih šakala (Tabele 16 i 54). Rezultati ovog istraživanja su pokazali da je za razliku od polnog dimorfizma u veličini koji je prisutan u obe uzrasne kategorije, polni dimorfizam u obliku uočljiv samo u grupi adultnih šakala i da su kranijum iz ventralne perspektive i mandibula najinformativnije morfološke strukture kada su razlike u obliku glavenog skeleta između mužjaka i ženki u pitanju. Takođe, preliminarnom geometrijsko-morfometrijskom analizom polnog dimorfizma u obliku ventralnog i dorzalnog kranijuma adultnih šakala sa područja Srbije utvrđene su statistički značajne razlike u obliku glavenog skeleta između polova samo za ventralni kranijum (Jojić i sar., 2014a). Različit nivo informativnosti različitih kranijalnih perspektiva u pogledu polnog

dimorfizma u obliku navodi i Loy i sar. (2004) u svojoj geometrijsko-morfometrijskoj studiji polnog dimorfizma glavenog skeleta dve vrste iz porodice Mustelidae, *Martes foina* i *M. martes*. Naime, kod *M. foina* ventralni kranijum se izdvaja kao informativniji, dok je kod *M. martes* kranijum iz dorzalne perspektive bio informativniji (Loy i sar., 2004).

Polni dimorfizam u obliku glavenog skeleta adultnih jedinki šakala detektovan je na nivou ukupne varijabilnosti oblika koja uključuje obe komponente, alometrijsku i nealometrijsku. Razlike u obliku ventralnog kranijuma adultnih mužjaka u odnosu na adultne ženke, iako slabo izražene prisutne su u svim glavenim regionima, odnosno u facijalnom, temporalnom i bazikranijalnom regionu (Slika 15). Adultne mužjake u odnosu na ženke odlikuje proširen prednji deo facijalnog regiona i redukovani bazikranijum, kraća maksilarna kost, kao i posteriorna ivica alveolusa očnjaka i lateralno najistaknutija tačka zigomatičnog luka pomerene ka nazad. Na nivou mandibule promene oblika između polova su slabije izražene i vidljive u ograničenim delovima, a za adultne mužjake u odnosu na ženke karakteristične su mandibule nešto duže u prednjem alveolarnom delu, ali kraće u nivou kondilarnog nastavka (Slika 36). Kao što je već spomenuto, veći broj prethodnih istraživanja bavio se polnim dimorfizmom u veličini pojedinačnih osobina glavenog skeleta šakala i eventualno njihovih odnosa (Kryštufek i Tvrtković, 1990; Demeter i Spassov, 1993; Van Valkenburgh i Wayne, 1994). Prvo istraživanje polnog dimorfizma glavenog skeleta šakala bazirano na primeni multivarijantnih statističkih analiza sproveo je Stoyanov (2012) primenom metoda tradicionalne morfometrije. Međutim, prvu studiju polnog dimorfizma u obliku glavenog skeleta šakala sprovedli su Porobić i sar. (2016) koji su primenom metoda geometrijske morfometrije procenili nivo polnog dimorfizma i opisali obrazac promena oblika ventralnog kranijuma između mužjaka i ženki. Poredeći rezultate svog istraživanja sa relevantnim studijama, isti autori navode da je donekle sličan obrazac promena oblika glavenog skeleta među polovima utvrđen i kod nekih drugih predstavnika porodice Canidae (Porobić i sar., 2016). Tako su geometrijsko-morfometrijskom analizom polnog dimorfizma u obliku ventralnog kranijuma i pelvisa dve vrste sive lisice, *Urocyon littoralis* i *U. cinereoargenteus*, Schutz i sar. (2009) ustanovili odsustvo statistički značajnog polnog dimorfizma u obliku ventralnog kranijuma kod obe vrste, ali su primetili da na nivou ventralnog kranijuma analizirane vrste pokazuju podudarnost obrazaca

promena oblika među polovima. Naime, kod obe vrste roda *Urocyon* kranijumi mužjaka u odnosu na kranijume ženki su izduženiji i širi u rostralnom regionu, sa širim i nešto dužim premaksilarnim kostima, širim nepcem i zigomatičnim regionom. Anteriorno-posteriorno pomeranje zigomatičnih lukova pored studije Porobić i sar. (2016) opisano je i kao jedna od najznačajnijih razlika u obliku lateralnog kranijuma između mužjaka i ženki vuka (*C. lupus*) (Milenković i sar., 2010).

Analizama varijabilnosti oblika glavenog skeleta lisice sa područja Srbije ustanovljen je statistički značajan polni dimorfizam u obliku na nivou svih analiziranih morfoloških struktura (Tabele 59, 66, i 73), izuzev mandibule (Tabela 80). Takođe, permutacioni test sa 10 000 permutacija potvrdio je statističku značajnost vrednosti indeksa polnog dimorfizma u obliku ventralnog, dorzalnog i lateralnog kranijuma (Tabele 60, 67, i 74). Polni dimorfizam u obliku glavenog skeleta lisica detektovan je na nivou ukupne varijabilnosti oblika koja uključuje obe komponente, alometrijsku i nealometrijsku. Generalno, mužjake u odnosu na ženke odlikuju širi kranijumi u oblasti zigomatičnih lukova koji su istovremeno pomereni ka nazad (Slike 41, 48 i 53) i podignuti (Slika 53), dok im je bazikranijalni region redukovan (Slike 41 i 53). Prednji deo rostralnog regiona im je takođe podignut (Slika 53), dok im je zadnji deo rostralnog regiona proširen u nivou posteriorne ivice četvrtog premolara (razdirača) (Slike 41 i 53). Takođe, lateralni kranijum, za koji je utvrđena visoko statistički značajna i najveća vrednost razlika u obliku između ženki i mužjaka lisice (Tabela 74), pokazao se kao najinformativniji u pogledu polnog dimorfizma u obliku glavenog skeleta lisice.

Polni dimorfizam glavenog skeleta lisice bio je predmet prethodnih, isključivo tradicionalno-morfometrijskih studija (Huson i Page, 1979; Fairley i Bruton, 1984; Dayan i sar., 1989; Lynch, 1996; Ćirović, 2000; Simonsen i sar., 2003; Yom-Tov i sar., 2007; Hartová-Nentvichová i sar., 2010a). Među ovim istraživanjima dominiraju ona bazirana na deskriptivnim i univarijantnim statističkim analizama kojima je bilo moguće utvrditi prisustvo polnog dimorfizma u veličini pojedinačnih kranijalnih osobina i eventualno njihovih odnosa. Prisustvo polnog dimorfizma u obliku glavenog skeleta lisice na osnovu multivarijantnih statističkih analiza poput Analize glavnih komponenti (PCA) i Diskriminantne funkcijske analize (DFA) većeg broja linearnih kranijalnih osobina

utvrđeno je u svega dve studije (Lynch, 1996; Hartová-Nentvichová i sar., 2010a). Tako je Lynch (1996), na osnovu PCA i DFA 11 linearnih kranimetrijskih karaktera, detektovao visok nivo razlika među polovima lisica iz severo-istočne Irske, dok su kombinacijom istih multivarijantnih statističkih analiza 20 linearnih karaktera kranijuma, Hartová-Nentvichová i sar. (2010a) utvrdili prisustvo polnog dimorfizma u obliku unutar svake od tri uzrasne kategorije lisica sa područja Češke.

U komparativnom kontekstu, i kod šakala i kod lisice, rezultati ovog istraživanja ukazuju na dorzalni kranijum kao najmanje informativan u pogledu razlika u obliku između polova. I geometrijsko-morfometrijska studija glavenog skeleta *M. foina*, sa aspekta polnog dimorfizma u obliku, izdvaja ventralni kranijum kao informativniji od kranijuma iz dorzalne perspektive (Loy i sar., 2004). Slične rezultate predstavio je i Urošević (2012) nakon geometrijsko-morfometrijske analize polnog dimorfizma glavenog skeleta 14 vrsta lacertidnih guštera pokazavši da su kod čak 12 analiziranih vrsta indeksi polnog dimorfizma u obliku za ventralni kranijum bili većih vrednosti nego za dorzalni. Za razliku od dorzalnog kranijuma, strukture ventralnog kranijuma su najviše povezane sa funkcijama hvatanja i ingestije plena i borbe između mužjaka zbog čega oblik ventralnog kranijuma može biti podložniji dejstvu prirodne selekcije (ekološka divergenca niše između polova) i seksualne selekcije (kroz reproduktivni uspeh mužjaka jačeg zagrižaja) (Herrel i sar., 1999, 2007; Verwaijen i sar., 2002; Ljubisavljević i sar., 2010, 2011; Urošević, 2012). U skladu sa prethodno navedenim, manja povezanost struktura dorzalnog kranijuma sa funkcijama ishrane i borbe između mužjaka i manja podložnost oblika dorzalnog kranijuma delovanjima prirodne i seksualne selekcije, mogu pružiti objašnjenje i za najmanji stepen njegove informativnosti u pogledu polnog dimorfizma u obliku utvrđen i kod šakala i kod lisice.

5.3. Uticaj alometrije na biogeografske i obrasce polnog dimorfizma

Primenom metoda geometrijske morfometrije analiziran je i uticaj alometrije na utvrđene biogeografske obrasce varijabilnosti oblika glavenog skeleta (kranijuma iz ventralne, dorzalne i lateralne perspektive i mandibule) subadultnih i adultnih jedinki

šakala, odnosno objedinjenih subadultnih i adultnih jedinki lisice, iz tri biogeografske oblasti na teritoriji Srbije (panonske, planinsko-kotlinske i peripanonske).

Primenom metoda geometrijske morfometrije analiziran je i uticaj alometrije na obrasce polnog dimorfizma u obliku glavenog skeleta (kranijuma iz ventralne, dorzalne i lateralne perspektive i mandibule) subadultnih i adultnih jedinki šakala iz dve biogeografske oblasti na teritoriji Srbije (planinsko-kotlinske i peripanonske), odnosno objedinjenih subadultnih i adultnih jedinki lisice iz tri biogeografske oblasti na teritoriji Srbije (panonske, planinsko-kotlinske i peripanonske).

Imajući u vidu činjenice da je povezanost promena u veličini sa promenama u obliku glavenog skeleta analizirana odvojeno na subadultnim i adultnim jedinkama šakala, odnosno na objedinjenim subadultnim i adultnim jedinkama lisice između kojih prethodno nisu utvrđene statistički značajne razlike u obliku analiziranih morfoloških struktura (Tabele 57, 64, 71 i 78), u ovoj studiji analiziran je i razmatran uticaj statičke alometrije.

Uticaj alometrije na biogeografske obrasce varijabilnosti oblika glavenog skeleta šakala i lisice – Odsustvo statistički značajnih razlika u veličini kranijuma i mandibule između šakala iste uzrasne kategorije iz panonske (Vojvodina), planinsko-kotlinske (istočna Srbija) i peripanonske (centralna Srbija) oblasti (Tabele 6, 8, 20, 22, 33, 35, 45 i 47), odnosno planinsko-kotlinske (istočna Srbija) i peripanonske (centralna Srbija) oblasti (Tabele 10, 14, 24, 27, 37, 40, 49 i 52), isključuje mogućnost uticaja statičke alometrije na utvrđene biogeografske obrasce varijabilnosti oblika analiziranih morfoloških struktura.

Odsustvo statistički značajnih razlika u veličini kranijuma i mandibule između lisica iz panonske (Vojvodina), planinsko-kotlinske (istočna Srbija) i peripanonske (centralna Srbija) oblasti (Tabele 58, 65, 72 i 79) isključuje mogućnost uticaja statičke alometrije na utvrđene biogeografske obrasce varijabilnosti oblika analiziranih morfoloških struktura.

Uticaj alometrije na obrasce polnog dimorfizma u obliku glavenog skeleta šakala i lisice – Iako je u ovoj studiji utvrđen statistički značajan polni dimorfizam u veličini svih analiziranih morfoloških struktura kod obe uzrasne kategorije šakala (Tabele 10, 12, 14, 16, 24, 26, 27, 29, 37, 39, 40, 42, 49, 51, 52 i 54), statistički značajan polni dimorfizam u

obliku ustanovljen je kod subadultnih jedinki samo na nivou ventralnog kranijuma (Tabela 11), odnosno kod adultnih jedinki na nivou svih analiziranih morfoloških struktura (Tabele 15, 28 i 53), izuzev lateralnog kranijuma (Tabela 41). Navedeni rezultati ukazuju na eventualnu povezanost statičke alometrije sa polnim dimorfizmom u obliku ventralnog kranijuma subadulta, odnosno ventralnog i dorzalnog kranijuma i mandibule adulta. Međutim, za ventralni kranijum subadulta i mandibulu adulta utvrđena je homogenost nagiba alometrijskih prava između polova (Tabele 13 i 55), odnosno mužjaci i ženke pokazuju sličan trend zavisnosti promena oblika od promena u veličini. Drugačije rečeno, za ventralni kranijum subadulta i mandibulu adulta je ustanovljeno da polni dimorfizam u obliku nije povezan sa razlikama u veličini između polova. Nasuprot njima, razlike u nagibima alometrijskih prava između mužjaka i ženki adultnih šakala utvrđene za ventralni (Tabela 17) i dorzalni kranijum (Tabela 30) ukazuju na postojanje alometrijske komponente polnog dimorfizma u obliku ovih morfoloških struktura. Da na nivou različitih telesnih regiona polni dimorfizam u obliku može ili ne mora biti povezan sa razlikama u veličini između polova pokazala je geometrijsko-morfometrijska studija polnog dimorfizma u obliku ventralnog kranijuma i pelvisa adultnih jedinki dve vrste sive lisice, *Urocyon littoralis* i *U. cinereoargenteus* (Schutz i sar., 2009). Naime, za razliku od *U. cinereoargenteus* kod koje je utvrđeno da polni dimorfizam u obliku ventralnog kranijuma, ali i pelvisa, nije povezan sa razlikama u veličini između polova, kod vrste *U. littoralis* za polni dimorfizam u obliku pelvisa, ali ne i ventralnog kranijuma, je ustanovljeno prisustvo alometrijske komponente što autori, između ostalog, tumače i različitim funkcijama ventralnog kranijuma i pelvisa i razlikama u delovanju seksualne selekcije na analizirane telesne regione (Schutz i sar., 2009). Međutim, da se i funkcionalno sličnije morfološke strukture, poput ventralnog i dorzalnog kranijuma, mogu razlikovati u pogledu prisustva/odsustva alometrijske komponente polnog dimorfizma u obliku utvrđeno je kod jedne vrste lacertidnih guštera, *Algyroides nigropunctatus* (Ljubisavljević i sar., 2011; Urošević, 2012).

Generalno, od svih analiziranih morfoloških struktura samo je za ventralni kranijum adultnih šakala utvrđeno istovremeno prisustvo statistički značajne vrednosti indeksa polnog dimorfizma u obliku na osnovu permutacionog testa sa 10 000 permutacija (Tabela

16) i alometrijske komponente polnog dimorfizma u obliku (Tabela 17). Kod oba pola adultnih šakala sa povećanjem veličine facijalni i bazikranijalni region se redukuje, a zadnji deo rostralnog regiona sužava (Slika 16). Međutim, kod mužjaka, za razliku od ženki, sa povećanjem veličine dolazi i do skraćivanja maksilarne kosti i sužavanja ventralnog kranijuma u oblasti zigomatičnih lukova. Na osnovu razlika između promena oblika uočenih na nivou ukupne varijabilnosti oblika ventralnog kranijuma između polova (Slika 15) i promena oblika ventralnog kranijuma uočenih na nivou alometrijske komponente za mužjake i ženke (Slika 16) može se pretpostaviti da su neki drugi nealometrijski faktori, a ne razlike u veličini među polovima, uključeni u generisanje polnog dimorfizma u obliku ove morfološke strukture (Porobić i sar., 2016).

Statistički značajan polni dimorfizam u veličini glavenog skeleta lisice utvrđen je na nivou svih analiziranih morfoloških struktura (Tabele 58, 60, 65, 67, 72, 74, 79 i 81). Takođe, statistički značajan polni dimorfizam u obliku ustanovljen je na nivou svih analiziranih morfoloških struktura (Tabele 59, 66, i 73), izuzev mandibule (Tabela 80). Navedeni rezultati ukazuju na eventualnu povezanost statičke alometrije sa polnim dimorfizmom u obliku ventralnog, dorzalnog i lateralnog kranijuma. Međutim, za sve tri perspektive kranijuma utvrđena je homogenost nagiba alometrijskih prava između polova (Tabele 61, 68 i 75), odnosno mužjaci i ženke pokazuju sličan trend zavisnosti promena oblika od promena u veličini, tj. polni dimorfizam u obliku kranijuma nije povezan sa razlikama u veličini između polova. Da polni dimorfizam u obliku ventralnog kranijuma nije povezan sa razlikama u veličini između polova pokazala je i geometrijsko-morfometrijska studija adultnih jedinki dve vrste sive lisice, *Urocyon littoralis* i *U. cinereoargenteus* (Schutz i sar., 2009). Naime, za obe vrste je utvrđena homogenost nagiba alometrijskih prava između polova, odnosno odsustvo alometrijske komponente polnog dimorfizma u obliku ventralnog kranijuma.

U komparativnom kontekstu, na nivou ukupne i alometrijske komponente varijabilnosti oblika ventralnog kranijuma adultnih šakala (Slike 15 i 16) i lisice (Slike 41 i 42), uočava se da mužjaci u odnosu na ženke imaju redukovani bazikranijalni region. Redukciju baze lobanje kod mužjaka u odnosu na ženke na nivou ukupne varijabilnosti oblika ventralnog kranijuma utvrdio je i Urošević (2012) u svojoj geometrijsko-

morfometrijskoj studiji lacertidnih guštera. Inače, redukcija bazikranijuma sa porastom veličine, predstavlja uobičajeni ontogenetski obrazac promena oblika kranijuma kod tetrapodnih kičmenjaka (Emerson i Bramble, 1993), uključujući i sisare (Cardini i Polly, 2013). U geometrijsko-morfometrijskim studijama varijabilnosti oblika ventralnog kranijuma sisara, redukcija baze lobanje se uočava kao uobičajena promena oblika uslovljena statičkom alometrijom, od sitnih glodara (Jojić i sar., 2014b; Klenovšek i Jojić, 2016), preko slepih miševa (Budinski i sar., 2015), do vrsta analiziranih u ovoj studiji (Porobić i sar., 2016; Jojić i sar., 2017). Iz tog razloga, razlike između polova u obliku kranijuma vezane za bazu lobanje, a prisutne na nivou ukupne varijabilnosti oblika ventralnog kranijuma šakala i lisice, su najverovatnije uslovljene razlikama u veličini. Međutim, širi rostralni region i zigomatični lukovi kod mužjaka u odnosu na ženke, kao razlike među polovima uočljive na nivou ukupne varijabilnosti ventralnog kranijuma šakala i lisice (Slike 15 i 41), ali ne i na nivou njegove alometrijske komponente (Slike 16 i 42), najverovatnije nisu u vezi sa promenama u veličini.

6. ZAKLJUČCI

- Između subadultnih i adultnih jedinki šakala su utvrđene statistički značajne razlike u veličini i obliku glavenog skeleta.
- Kod subadultnih, kao i kod adultnih jedinki, nisu dobijene statistički značajne razlike u veličini glavenog skeleta između šakala iz panonske, planinsko-kotlinske i peripanonske oblasti. Kod obe uzrasne kategorije ustanovljene su statistički značajne razlike u obliku glavenog skeleta šakala iz tri biogeografske oblasti sa područja Srbije. Samo je na nivou oblika ventralnog kranijuma adultnih jedinki bilo moguće utvrditi izdvajanje šakala iz panonske u odnosu na one iz planinsko-kotlinske i peripanonske oblasti.
- Kod subadultnih, kao i kod adultnih jedinki, nisu dobijene statistički značajne razlike u veličini glavenog skeleta između šakala planinsko-kotlinske i peripanonske oblasti, dok se lateralni kranijum izdvojio kao najinformativniji u pogledu biogeografske varijabilnosti oblika na manjoj geografskoj skali.
- Kod obe uzrasne kategorije šakala utvrđeno je odsustvo uticaja statičke alometrije na utvrđene biogeografske obrasce varijabilnosti oblika glavenog skeleta.
- Razlike u abiotičkim i biotičkim karakteristikama staništa između panonske, peripanonske i planinsko-kotlinske oblasti mogu uticati na uočenu biogeografsku varijabilnost šakala na morfološkom nivou. Pored genetičkih, epigenetičkih i ekoloških faktora i istorijski, kao i aspekti socijalnog ponašanja, predstavljaju dodatne faktore koji bi mogli samostalno, ali i sinergistički, uticati na varijabilnost oblika glavenog skeleta šakala.
- Odsustvo većih razlika između šakala iz različitih biogeografskih oblasti Srbije, kako na morfološkom, tako i na genetičkom nivou, je najverovatnije posledica značajnog širenja areala vrste na Balkanu od 80-ih godina prošlog veka, što ukazuje na snažan efekat osnivača u novonastalim populacijama.

- Između subadultnih i adultnih jedinki istog pola lisice nisu utvrđene statistički značajne razlike u veličini glavenog skeleta. Između različitih uzrasnih kategorija lisice nisu utvrđene statistički značajne razlike u obliku glavenog skeleta.
- Između lisica iz tri biogeografske oblasti sa područja Srbije nema razlika u veličini, ali postoje statistički značajne razlike u obliku glavenog skeleta.
- Iako su multivarijantnim analizama varijabli oblika detektovane manje ili veće razlike između lisica iz panonske, planinsko-kotlinske i peripanonske oblasti na nivou svih analiziranih morfoloških struktura (izuzev dorzalnog kranijuma), lateralni kranijum se izdvojio kao najinformativniji u pogledu biogeografske varijabilnosti oblika glavenog skeleta lisice sa područja Srbije.
- Statička alometrije ne utiče na utvrđene biogeografske obrasce varijabilnosti oblika glavenog skeleta lisice.
- Kod lisica, oblik svih analiziranih struktura, izuzev dorzalnog kranijuma, varira duž gradijenata geografske širine i dužine, kao i u zavisnosti od udela agrarnih površina, za razliku od veličine koja je uniformna.
- Promene oblika ventralnog i lateralnog kranijuma lisica uslovljene razlikama u udelu agrarnih površina su u saglasnosti sa promenama oblika duž gradijenata geografske širine i dužine, kao i sa biogeografskim obrascima varijabilnosti oblika.
- Variranje abiotičkih i biotičkih karakteristika staništa u zavisnosti od reljefa, klime, vegetacionog pokrivača, kao i dostupnosti hranidbenih resursa između Vojvodine (panonske biogeografske oblasti) sa jedne, i centralne i istočne Srbije (peripanonske i planinsko-kotlinske biogeografske oblasti) sa druge strane, može uticati na razlike u ishrani lisice na teritoriji Srbije. Imajući u vidu činjenicu da su razlike u obliku najuočljivije na nivou facijalnog i temporalnog regiona sa primarnom funkcijom u ishrani, uočene promene oblika glavenog skeleta lisica iz različitih biogeografskih oblasti Srbije su najverovatnije povezane sa njihovim različitim režimima ishrane.

- Kod subadultnih, kao i kod adultnih jedinki šakala utvrđen je statistički značajan polni dimorfizam u veličini glavenog skeleta, sa mužjacima većim u odnosu na ženke za 2% kod subadultnih, odnosno 3% kod adultnih jedinki. Kod lisica je takođe utvrđen statistički značajan polni dimorfizam u veličini glavenog skeleta, sa mužjacima većim u odnosu na ženke za 5%.
- Male razlike između polova u veličini glavenog skeleta kod šakala najverovatnije su posledica monogamnog sistema reprodukcije i učešća mužjaka u brizi za potomstvo. Međutim, omnivorno i oportunističko ponašanje šakala po pitanju ishrane, kao i odsustvo podele uloga među polovima i u ostalim aktivnostima pored brige za potomstvo, ne mogu biti zanemareni kao faktori koji doprinose niskom stepenu polnog dimorfizma kod ove vrste.
- Nešto viši nivo polnog dimorfizma u veličini glavenog skeleta kod lisice može biti posledica njene izraženije karnivornosti, ali i prisustva podele uloga između polova, naročito u pogledu odgajanja mladih kojim se kod lisice prvenstveno i u najvećoj meri bavi ženka.
- Kod šakala, polni dimorfizam u obliku glavenog skeleta uočljiviji je u grupi adultnih jedinki, a najinformativnije strukture su kranijum iz ventralne perspektive i mandibula. Kod lisica, statistički značajan polni dimorfizam u obliku utvrđen je na nivou svih analiziranih struktura (izuzev mandibule), a lateralni kranijum se pokazao kao najinformativniji.
- Za ventralni kranijum subadulta i mandibulu adulta šakala je ustanovljeno da polni dimorfizam u obliku nije povezan sa razlikama u veličini između polova, dok je za ventralni i dorzalni kranijum adultnih šakala utvrđeno postojanje alometrijske komponente polnog dimorfizma u obliku. Za sve tri perspektive kranijuma lisice utvrđeno je da polni dimorfizam u obliku nije povezan sa razlikama u veličini između polova.
- I kod šakala i kod lisice, razlike u obliku bazikranijuma među polovima su najverovatnije uslovljene razlikama u veličini, dok širi rostralni region i zigomatični lukovi kod mužjaka u odnosu na ženke najverovatnije nisu u vezi sa promenama u veličini.

7. LITERATURA

- Adams, D.C., Rohlf, F.J., Slice, D.E., 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the "revolution". *Italian Journal of Zoology* 71, 5–16.
- Adams, D.C., Rohlf, F.J., Slice, D.E., 2013. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy* 24, 7–14.
- Andersson, M., 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Ansorge, H., 1994. Intrapopular skull variability in the red fox, *Vulpes vulpes* (Mammalia: Carnivora: Canidae). *Zoologische Abhandlungen aus dem staatlichen Museum für Tierkunde in Dresden* 48, 103–123.
- Arnold, J., Humer, A., Heltai, M., Murariu, D., Spassov, N., Hackländer, K., 2012. Current status and distribution of golden jackals *Canis aureus* in Europe. *Mammal Review* 42, 1–11.
- Atchley, W.R., 1993. Genetic and developmental aspects of variability in the mammalian mandible. In: Hanken, J., Hall, B.K. (Eds.), *The skull*. Volume 1. Development. University of Chicago Press, Chicago, 207–247.
- Atchley, W.R., Hall, B.K., 1991. A model for development and evolution of complex morphological structures. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 66, 101–157.
- Atchley, W.R., Herring, S.W., Riska, B., Plummer, A., 1984. Effects of the muscular dysgenesis gene on developmental stability in the mouse mandible. *Journal of Craniofacial Genetics and Developmental Biology* 4, 179–189.
- Banfield, A.W.F., 1974. *The Mammals of Canada*. University of Toronto Press, Toronto and Buffalo.
- Bekoff, M., Diamond, J., Mitton, J.B., 1981. Life-history patterns and sociality in canids: body size, reproduction, and behavior. *Oecologia* 50, 386–390.
- Blagojević, M., Milošević-Zlatanović, S., 2011. Sexual shape dimorphism in Serbian roe deer (*Capreolus capreolus* L.). *Mammalian Biology* 76, 735–740.

- Bookstein, F.L., 1991. Morphometric Tools for Landmark Data. Cambridge University Press, Cambridge.
- Borkowski, J., Zalewski, A., Manor, R., 2011. Diet composition of golden jackals in Israel. *Annales Zoologici Fennici* 48, 108–118.
- Bošković, I., Florijančić, T., Pintur, K., Beck, R., Jelkić, D., 2010. Feeding of a golden jackal in the Eastern Croatian area. Proceeding of 45th Croatian and 5th International Symposium of Agriculture, Fisheries, Game Management and Beekeeping, Opatija, Croatia, 968–972.
- Bošković, I., Florijančić, T., Šperanda, M., Šprem, N., Ozimec, S., Degmečić, D., 2013a. Sezonski aspekti hranidbe čaglja (*Canis aureus* L.) u istočnoj Hrvatskoj. XX međunarodno savjetovanje Krmiva 2013. Opatija, Hrvatska, 155–156.
- Bošković, I., Šperanda, M., Florijančić, T., Šprem, N., Ozimec, S., Degmečić, D., Jelkić, D., 2013b. Dietary habits of the golden jackal (*Canis aureus* L.) in the Eastern Croatia. *Agriculturae Conspectus Scientificus* 78, 245–248.
- Brainerd, S.M., Andren, H., Bangs, E.E., Bradley, E.H., Fontaine, J.A., Hall, W., Iliopoulos, Y., Jimenez, M.D., Jozwiak, E.A., Liberg, O., Mack, C.M., Meier, T.J., Niemeyer, C.C., Pedersen, H.C., Sand, H., Schultz, R.N., Smith, D.W., Wabakken, P., Wydeven, AP., 2008. The effects of breeder loss on wolves. *Journal of Wildlife Management* 72, 89–98.
- Bubadué, J., Càceres, N., dos Santos Carvalho, R., Meloro, C., 2016. Ecogeographical variation in skull shape of South-American canids: abiotic or biotic processes? *Evolutionary Biology* 43, 145–149.
- Budinski, I., Jojić, V., Jovanović, V. M., Bjelić-Čabrilo, O., Paunović, M., Vujošević, M., 2015. Cranial variation of the greater horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum* (Chiroptera: Rhinolophidae) from the central Balkans. *Zoologische Anzeiger* 254, 8–14.
- Cáceres, N., Meloro, C., Carotenuto, F., Passaro, F., Sponchiado, J., Melo, G.L., Raia, P., 2014. Ecogeographical variation in skull shape of capuchin monkeys. *Journal of Biogeography* 41, 501–512.

- Cardini, A., Tongiorgi, P., 2003. Yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*) 'in the shape space' (Rodentia, Sciuridae): sexual dimorphism, growth and allometry of the mandible. *Zoomorphology* 122, 11–23.
- Cardini, A., Elton, S., 2008. Variation in guenon skulls (II): sexual dimorphism. *Journal of Human Evolution* 54, 638–647.
- Cardini, A., Polly, P. D., 2013. Larger mammals have longer faces because of size-related constraints on skull form. *Nature Communications* 4, 2458.
- Cavallini, P., 1995. Variation in the body size of the red fox. *Annales Zoologici Fennici* 32, 421–427.
- Cavallini, P., Volpi, T., 1995. Biases in the analysis of the diet of the red fox *Vulpes vulpes*. *Wildlife Biology* 1, 243–248.
- Ćetković, A., 1997. Biogeografsko-ekološka analiza faune socijalnih osa potporodice Vespinae (Vespidae, Hymenoptera) sa područja prethodne Jugoslavije (SFRJ). Magistarska teza, Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd.
- Cheverud, J.M., 1982a. Relationships among ontogenetic, static, and evolutionary allometry. *American Journal of Physical Anthropology* 59, 139–149.
- Cheverud, J.M., 1982b. Phenotypic, genetic and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution* 36, 499–516.
- Churcher, C.H., 1960. Cranial variation in the North American red fox. *Journal of Mammalogy* 41, 349–360.
- Ćirović, D., 2000. Morfološki varijabilitet i biogeografski status populacija lisice (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758) na području Vojvodine. Magistarska teza, Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd.
- Ćirović, D., Milenković, M., Paunović, M., 2006. Morphometry of the golden jackal *Canis aureus* from Serbia. 80 Jahrestagung, Kiel, Germany, 9.
- Ćirović, D., Milenković, M., Paunović, M., Penezić, A., 2008. Aktuelno rasprostranjenje i faktori širenja šakala (*Canis aureus* L. 1758) u Srbiji. Međunarodno savetovanje o krupnim zverima i tragačima po krvi, Žagubica, Lovački savez Srbije, 93–102.

- Ćirović, D., Penezić, A., Milenković, M., Paunović, M., 2014. Winter diet composition of the golden jackal (*Canis aureus* L., 1758) in Serbia. *Mammalian Biology* 79, 132–137.
- Ćirović, D., Penezić, A., Krofel, M., 2016. Jackals as cleaners: Ecosystem services provided by a mesocarnivore in human-dominated landscapes. *Biological Conservation* 199, 51–55.
- Cock, A.G., 1966. Genetical aspects of metrical growth and form in animals. *The Quarterly Review of Biology* 41, 131–190.
- Contesse, P., Hegglin, D., Gloor, S., Bontadina, F., Deplazes, P., 2003. The diet of urban foxes (*Vulpes vulpes*) and the availability of atropogenic food in the city of Zurich, Switzerland. *Mammalian Biology* 69, 81–95.
- Csányi, S., Tóth, K., Kovács, I., Schally, G., 2014. Vadgazdálkodási Adattár-2013/2014. vadászati év, Országos Vadgazdálkodási Adattár, Gödöllo, 48.
- Darwin, C., 1874. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. 2nd edn. John Murray, London.
- Davis, S., 1977. Size variation of the fox, *Vulpes vulpes* in the palearctic region today, and in Israel during the late Quaternary. *Journal of Zoology* 182, 343–351.
- Dayan, T., Simberloff, D., 1994. Character displacement, sexual size dimorphism, and morphological variation among British and Irish mustelids. *Ecology* 75, 1063–1073.
- Dayan, T., Simberloff, D., 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters* 8, 875–894.
- Dayan, T., Tchernov, E., Yom-Tov, Y., Simberloff, D., 1989. Ecological character displacement in Saharo-Arabian *Vulpes*: outfoxing Bergmann's rule. *Oikos* 55, 263–272.
- Dayan, T., Simberloff, D., Tchernov, E., Yom-Tov, Y., 1992. Canine carnassials: character displacement in the wolves, jackals and foxes of Israel. *Biological Journal of the Linnean. Society* 45, 315–331.
- Demeter, A., Spassov, N., 1993. *Canis aureus* Linnaeus, 1758 – Schakal, Goldschakal. In: Stubbe, M., Krapp, F. (Eds.), *Handbuch der Säugetiere Europas*. AULA Verlag, Wiesbaden, 107–138.

- Drake, A.G, 2011. Dispelling dog dogma: an investigation of heterochrony in dogs using 3D geometric morphometric analysis of skull shape. *Evolution and Development* 13, 204–213.
- Drake, A.G, Klingenberg, C.P., 2008. The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. *Proceedings of the Royal Society of London. B. Biological Sciences* 275, 71–76.
- Drake, A.G, Klingenberg, C.P., 2010. Large-scale diversification of skull shape in domestic dogs: disparity and modularity. *American Naturalist* 175, 289–301.
- Drake, A.G., Coquerelle, M., Colombeau, G., 2015. 3D morphometric analysis of fossil canid skulls contradicts the suggested domestication of dogs during the late Paleolithic. *Scientific Reports* 5, 8299.
- Dryden, I.L., Mardia, K.V., 1998. *Statistical Shape Analysis*. John Wiley and Sons, New York.
- Ducić, V., Radovanović, M., 2005. *Klima Srbije*. Zavod za udžbenike i nastavna sredstva, Beograd.
- Edgington, E.S., 1995. *Randomization Tests*. Marcel Dekker, New York, NY.
- Elmeros, M., Pedersen, V., Wincent, T., 2003. Placental scars counts and litter size estimations in ranched red foxes (*Vulpes vulpes*). *Mammalian Biology* 68, 391–393.
- Emerson, S.B., Bramble, D.M., 1993. Scaling, allometry and skull design. In: Hanken, J., Hall, B.K. (Eds.), *The Skull. Functional and Evolutionary Mechanisms*, vol. 3. The University of Chicago Press, Chicago, 384–421.
- Erlinge, S., 1979. Adaptive significance of sexual dimorphism in weasels. *Oikos* 33, 233–245.
- Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., Szekely, T., 2007. *Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. Oxford University Press, Oxford.
- Fairley, J.S., Bruton, T., 1984. Some observations on a collection of fox skulls from north-east Ireland. *Irish Naturalists' Journal* 21, 349–351.
- Figuerido, B., Tseng, Z.J., Martín-Serra, A., 2013. Skull shape evolution in durophagous carnivorans. *Evolution* 67, 1975–1993.

- Galov, A., Sindičić, M., Andreanszky, T., Čurković, S., Deždek, D., Slavica, A., Hartl, G.B., Krueger, B. 2014. High genetic diversity and low population structure in red foxes (*Vulpes vulpes*) from Croatia. *Mammalian Biology* 79, 77– 80.
- Geptner, V.G., Naumov, N.P., 1967. Mlekošitajušije Sovetskogo Sojuza. Nauka, Moskva.
- Giannatos, G., 2004. Population Status and Conservation Action Plan for the Golden Jackal (*Canis aureus*) in Greece. WWF Greece, Athens.
- Giannatos, G., Marinos, Y., Maragou, P., Catsadorakis, G., 2005. The status of the golden jackal (*Canis aureus* L.) in Greece. *Belgian Journal of Zoology* 135, 145–149.
- Giannatos, G., Karypidou, A., Legakis, A., Polymeni, R., 2010. Golden jackal (*Canis aureus* L.) diet in Southern Greece. *Mammalian Biology* 75, 227–232.
- Gidaszewski, N.A., Baylac, M., Klingenberg, C.P., 2009. Evolution of sexual dimorphism of wing shape in the *Drosophila melanogaster* subgroup. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 110.
- Gipson, P.S., Warren, B.B., Ronald, M.N., Mech, L.D., 2000. Accuracy and precision of estimating age of grey wolves by tooth wear. *Journal of Wildlife Management* 64, 752–758.
- Gittleman, J.L., Van Valkenburgh, B., 1997. Sexual dimorphism in the canines and skulls of carnivores: effects of size, phylogeny and behavioral ecology. *Journal of Zoology* 242, 97–119.
- Gliwicz, J., 1988. Sexual dimorphism in small mustelids: body diameter limitation. *Oikos* 53, 411–414.
- Gloor, S., Bontadina, F., Hegglin, D., Deplazes, P., Breitenmoser, U., 2001. The rise of urban fox populations in Switzerland. *Mammalian Biology* 66, 155–164.
- Goldin, B., Hromada, M., Surmacki, A., Tryjanowski, P., 2003. Habitat use and diet of the red fox *Vulpes vulpes* in an agricultural landscape in Poland. *Mammalian Biology* 49, 191–200.
- Good, P., 1994. *Permutation Test: A Practical Guide to Resampling Methods for Testing Hypotheses*. Springer-Verlag, New York.

- Gortázar, C., Travaini, A., Delibes, M., 2000. Habitat related microgeographic body size variation in two Mediterranean populations of red fox (*Vulpes vulpes*). *Journal of Zoology* 250, 335–338.
- Goswami, A. 2006a. Morphological integration in the carnivoran skull. *Evolution* 60, 169–183.
- Goswami, A. 2006b. Cranial modularity shifts during mammalian evolution. *American Naturalist* 168, 270–280.
- Goszczyński, J., Misirowska, M., Juszko, S., 2008. Changes in the density and spatial distribution of red fox dens and cub numbers in central Poland following rabies vaccination. *Acta Theriologica* 53, 121–127.
- Gould, S.J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews* 41, 587–640.
- Greenwood, P.J., Adams, J., 1987. *The Ecology of Sex*. Edward Arnold, London.
- Haber, G.C., 1996. Biological, conservation, and ethical implications of exploiting and controlling wolves. *Conservation Biology* 10, 1068–1081.
- Hall, E.R., Kelson K.R., 1959. *The Mammals of North America*. 2 vols. Ronald Press, New York.
- Hallgrímsson, B., Lieberman, D.E., Young, N.M., Parsons, T., Wat, S., 2007. Evolution of covariance in the mammalian skull. In: Hall, B.K., Lieberman, D.E. (Eds.), *Novartis foundation symposium - tinkering: The microevolution of development*. Wiley-Liss, New York, 284, 164-184.
- Harrington, F.H., Mech, L.D., 1982. An analysis of howling response parameters useful for wolf pack censusing. *Journal of Wildlife Management* 46, 686–693.
- Harris, S., 1977. Distribution, habitat utilization and age structure of a suburban fox (*Vulpes vulpes*) population. *Mammal Review* 7, 25–39.
- Harris, S., 1978. Age determination in the red fox (*Vulpes vulpes*) an evaluation of technique efficiency as applied to a sample of suburban foxes. *Journal of Zoology* 184, 91–117.

- Harris, S., 1981. An estimation of the number of foxes (*Vulpes vulpes* L. 1758) in the city of Bristol, and some possible factors affecting their distribution. *Journal of Applied Ecology* 18, 445–465.
- Harris, S., 1986. *Urban Foxes*. 18 Anley Road, London W14 0BY: Whittet Books Ltd.
- Hartová-Nentvichová, M., Anděra, M., Hart, V., 2010a. Sexual dimorphism of cranial measurements in the red fox *Vulpes vulpes* (Canidae, Carnivora) from the Czech Republic. *Folia Zoologica* 59, 285–294.
- Hartová-Nentvichová, M., Šálek, M., Červený, J., Koubek, P. 2010b. Variation in the diet of the red fox (*Vulpes vulpes*) in mountain habitats: Effects of altitude and season. *Mammalian Biology* 75, 334–340.
- Heptner, V.G., Naumov, N.P., 1967. *Mammals of the Soviet Union, Volume II Part 1a*. Vysshaya Shkola Publishers, Moscow.
- Herrel, A., Spithoven, L., Van Damme, R., De Vree, F., 1999. Sexual dimorphism of head size in *Gallotia galloti*; testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Functional Ecology* 13, 289–297.
- Herrel, A., McBrayer, L.D., Larson, P.M., 2007. Functional basis for intersexual differences in bite force in the lizard *Anolis carolinensis*. *Biological Journal of the Linnean Society* 91, 111–119.
- Herring, S.W., Lakars, T.C., 1981. Craniofacial development in the absence of muscle contraction. *Journal of Craniofacial Genetics and Developmental Biology* 1, 341–357.
- Hildebrand, M., 1952. An analysis of body proportions in the Canidae. *The American Journal of Anatomy* 90, 217–256.
- Hillis, T., 1996. Sexual dimorphism in wolves (*Canis lupus*) of the Keewatin District, Northwest Territories, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 74, 721–725.
- Holmes, T., Powell, R.A., 1994. Morphology, ecology and the evolution of sexual dimorphism in North American *Martes*. In: Buskirk, S.W., Harestad, A.S., Raphael, M.G., Powell, R.A. (Eds.), *Martens, sables, and fishers: biology and conservation*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, New York, 72–84.

- Hood, C.S., 2000. Geometric morphometric approaches to the study of sexual size dimorphism in mammals. *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy* 11, 77–90.
- Huson, L.W., Page, R.J.C., 1979. A comparison of fox skulls from Wales and South-East England. *Journal of Zoology* 187, 465–470.
- Huson, L.W., Page, R.J.C., 1980. Multivariate geographical variation of the red fox (*Vulpes vulpes*) in Wales. *Journal of Zoology* 191, 453–459.
- Ivanović, A., Kalezić, M., 2009. Evolucionarna morfologija. Teorijske postavke i geometrijska morfometrija. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd.
- Jaeger, M.M., Haque, E., Sultana, P., Bruggers, R.L., 2007. Daytime cover, diet and space-use of golden jackal (*Canis aureus*) in agro-ecosystems of Bangladesh. *Mammalia* 71, 1–10.
- Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B., 1992. Foraging and diet of the red fox *Vulpes vulpes* in relation to variable food resources in Bialowieza National Park, Poland. *Ecography* 15, 212–220.
- Jhala, Y.V., Moehlman, P.D., 2004. Golden Jackal *Canis aureus* Linnaeus, 1758, In: Sillero-Zubiri, C., Hoffman, M., Macdonald, D.W. (Eds), *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Canid Specialist Group. Gland, Switzerland and Cambridge, UK, 156–161.
- Johnson, D.D.P, Macdonald, D.W., 2001. Why are group-living badgers (*Meles meles*) sexually dimorphic? *Journal of Zoology* 255, 199–204.
- Jojić, V., Nenadović, J., Blagojević, J., Paunović, M., Cvetković, D., Vujošević, M., 2012a. Phenetic relationships among four *Apodemus* species (Rodentia, Muridae) inferred from skull variation. *Zoologische Anzeiger* 251, 26–37.
- Jojić, V., Momčilović, A., Porobić, J., Ćirović, D. 2012b. Population differentiation based on geometric morphometric analyses of the golden jackal (*Canis aureus*) skull from two different habitats in Serbia. 4th Congress of the Ecologists of the Republic of Macedonia with international participation, Ohrid, Macedonia, 48.
- Jojić, V., Porobić, J., Ćirović, D., 2014a. Skull variability of the golden jackal (*Canis aureus*) from the territory of Serbia: insights from geometric morphometric data. First International Jackal Symposium, Veliko Gradište, Serbia, 22.

- Jojić, V., Bugarski-Stanojević, V., Blagojević, J., Vujošević, M., 2014b. Discrimination of the sibling species *Apodemus flavicollis* and *A. sylvaticus* (Rodentia, Muridae). *Zoologische Anzeiger* 253, 261–269.
- Jojić, V., Porobić, J., Čirović, D., 2017. Cranial variability of the Serbian red fox. *Zoologischer Anzeiger* 267, 41–48.
- Jones, K.E., Smaers, J.B., Goswami, A., 2015. Impact of the terrestrial-aquatic transition on disparity and rates of evolution in the carnivoran skull. *BMC Evolutionary Biology* 15, 8.
- Katuwal, H.B., Dahal, S., 2013. Golden jackals in human dominated landscapes of the Manaslu Conservation Area, Nepal. *Vertebrate Zoology* 63, 329–334.
- Kauhala, K., Laukkanen, P., Von Rége, I., 1998. Summer food composition and food niche overlap of the raccoon dog, red fox and badger in Finland. *Ecography* 21, 457–463.
- Kendall, D.G., 1977. The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability* 9, 428–430.
- Kidawa, D., Kowalczyk, R., 2011. The effect of sex, age, season and habitat on diet of the red fox *Vulpes vulpes* in northeastern Poland. *Acta Theriologica* 56, 209–218.
- Kirkova, Z., Raychev, E., Georgieva, D., 2011. Studies on feeding habits and parasitological status of red fox, golden jackal, wild cat and stone marten in Sredna gora, Bulgaria. *Journal of Life Sciences* 5, 264–270.
- Kirschning, J., Zachos, F.E., Čirović, D., Radović, I.T., Hmwe, S.S., Hartl, G.B., 2007. Population genetic analysis of Serbian red foxes (*Vulpes vulpes*) by means of mitochondrial control region sequences. *Biochemical Genetics* 45, 409–420.
- Klenovšek, T., Jojić, V., 2016. Modularity and cranial integration across ontogenetic stages in Martino's vole, *Dinaromys bogdanovi*. *Contributions to Zoology* 85, 275–289.
- Klingenberg, C.P., 1996. Multivariate allometry. In: Marcus, L.F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G.J.P., Slice, D.E. (Eds.), *Advances in Morphometrics*. Plenum Press, New York, 23–49.
- Klingenberg, C.P., 2002. Morphometrics and the role of the phenotype in studies of the evolution of developmental mechanisms. *Gene* 287, 3–10.
- Klingenberg, C.P., 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11, 353–357.

- Klingenberg, C.P., 2013. Visualizations in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing shape changes. *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy* 24, 15–24.
- Klingenberg, C.P., 2016. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development Genes and Evolution* 226, 113–137.
- Klingenberg, C.P., Zimmermann, M., 1992. Static, ontogenetic, and evolutionary allometry: a multivariate comparison in nine species of water striders. *American Naturalist* 140, 601–620.
- Klingenberg, C.P., Monteiro, L.R., 2005. Distances and directions in multidimensional shape spaces: implications for morphometric applications. *Systematic Biology* 54, 678–688.
- Koepfli, K.P., Pollinger, J., Godinho, R., Robinson, J., Lea, A., Hendricks, S., Schweizer, R.M., Thalmann, O., Silva, P., Fan, Z., Yurchenko, A.A., Dobrynin, P., Makunin, A., Cahill, J.A., Shapiro, B., Álvares, F., Brito, J.C., Geffen, E., Leonard, J.A., Helgen, K.M., Johnson, W.E., O'Brien, S.J., Van Valkenburgh, B., Wayne, R.K., 2015. Genome-wide evidence reveals that African and Eurasian golden jackals are distinct species. *Current Biology* 25, 2158–2165.
- Krofel, M., 2008. Survey of golden jackals (*Canis aureus* L.) in Northern Dalmatia, Croatia: preliminary results. *Natura Croatica* 17, 259–264.
- Kryštufek, B., Tvrtković, N., 1990. Variability and identity of the jackals (*Canis aureus*) of Dalmatia. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 91, 7–25.
- Kryštufek, B., Murariu, D., Kurtonur, C., 1997. Present distribution of the golden jackal *Canis aureus* in the Balkans and adjacent regions. *Mammal Review* 27, 109–114.
- Lanszki, J., Heltai, M., 2002. Feeding habits of golden jackal and red fox in south western Hungary during winter and spring. *Mammalian Biology* 67, 129–136.
- Lanszki, J., Heltai, M., Szabo, L., 2006. Feeding habits and trophic niche overlap between sympatric golden jackal (*Canis aureus*) and red fox (*Vulpes vulpes*) in the Pannonian ecoregion (Hungary). *Canadian Journal of Zoology* 84, 1647–1656.

- Lanszki, J., Zalewski, A., Horváth, G., 2007. Comparison of red fox *Vulpes vulpes* and pine marten *Martes martes* food habits in a deciduous forest in Hungary. *Wildlife Biology* 13, 258–271.
- Lanszki, J., Giannatos, G., Heltai, M., Legakis, A., 2009. Diet composition of golden jackals during cub-rearing season in Mediterranean marshland in Greece. *Mammalian Biology* 74, 72–75.
- Lanszki, J., Giannatos, G., Dolev, A., Bino, G., Heltai, M., 2010. Late autumn trophic flexibility of the golden jackal *Canis aureus*. *Acta Theriologica* 55, 361–370.
- Lanszki, J., Kurys, A., Helatai, M., Csanyi, S., Ács, K., 2015. Diet composition of the golden jackal in an area of intensive big game management. *Annales Zoologici Fennici* 52, 243–255.
- Leckie, F.M., Thirgood, S., May, R., Redpath, S., 1998. Variation in the diet of red foxes on Scottish moorland in relation to prey abundance. *Ecography* 21, 599–604.
- Ljubisavljević, K., Urošević, A., Aleksić, I., Ivanović, A., 2010. Sexual dimorphism of skull shape in a lacertid lizard species (*Podarcis* spp., *Dalmatolacerta* sp., *Dinarolacerta* sp.) revealed by geometric morphometrics. *Zoology* 113, 168–174.
- Ljubisavljević, K., Polović, L, Urošević, A., Ivanović, A., 2011. Patterns of morphological variation in the skull and cephalic scales of the lacertid lizard *Algyroides nigropunctatus*. *Herpetological Journal* 21, 65–72.
- Lloyd, H.G., 1980. *The Red Fox*. Batsford, London.
- Lombaard, D., 1971. Age determination and growth curves in the black-backed jackal. *Annals of the Transvaal Museum* 27, 135–169.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., De Poorter, M., 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN).
- Loy, A., Spinosi, O., Carlini, R., 2004. Cranial morphology of *Martes foina* and *M. martes* (Mammalia, Carnivora, Mustelidae): The role of size and shape in sexual dimorphism and interspecific differentiation. *Italian Journal of Zoology* 71, 27–34.

- Lüps, P., Roper, T.J., 1988. Tooth size in the European badger (*Meles meles*) with special reference to sexual dimorphism, diet and intraspecific aggression. *Acta Theriologica* 33, 21–33.
- Lynch, J.M., 1996. Sexual dimorphism in cranial size and shape among red foxes (*Vulpes vulpes*) from north east Ireland. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 96B, 21–26.
- Lynch, J.M., O' Sullivan, W.M., 1993. Cranial form and sexual dimorphism in the Irish otter (*Lutra lutra*). *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 93B, 97–105.
- Lynch, J.M., Conroy, J.W.H., Kitchener, A.C., Jefferies, D.J., Hayden, T.H., 1996. Variation in cranial form and sexual dimorphism among five European populations of the otter (*Lutra lutra*). *Journal of Zoology* 238, 81–96.
- Macdonald, D.W., 1979a. The flexible social system of the golden jackal, *Canis aureus*. *Behaviour Ecology and Sociobiology* 5, 17–38.
- Macdonald, D.W., 1979b. “Helpers” in fox society. *Nature* 282, 69–71.
- Macdonald, D., 1987. *Running with the Fox*. Unwin Hyman, London.
- Macdonald, D.W., Reynolds, J., 2004. Red fox *Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758. In: Sillero-Zubiri, C., Hoffman, M., Macdonald, D.W. (Eds.), *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Canid Specialist Group. Gland, Switzerland and Cambridge, UK, 129–136.
- Majumder, A., Sankar, K., Qureshi, Q., Basu, S., 2011. Food habits and temporal activity patterns of the golden jackal *Canis aureus* and the jungle cat *Felis chaus* in Pench Tiger Reserve, Madhya Pradesh, India. *Journal of Threatened Taxa* 3, 2221–2225.
- Markov, G., 2012. Golden jackal (*Canis aureus* L.) in Bulgaria: What is going on? *Acta Zoologica Bulgarica* 4, 67–71.
- Markov, G., Lanszki, J., 2012. Diet composition of the golden jackal *Canis aureus* in an agricultural environment. *Folia Zoologica* 61, 44–48.
- Marković, J. Đ. 1980. *Regionalna geografija SFR Jugoslavije*. Građevinska knjiga, Beograd.

- Martín-Serra, A., Figueirido B., Palmqvist P., 2014. A three-dimensional analysis of the morphological evolution and locomotor behaviour of the carnivoran hind limb. *BMC Evolutionary Biology* 14, 129.
- Matvejev, S.D, Puncer, J.J., 1989. Predeli Jugoslavije – Karta bioma i njihova zaštita. Prirodnjački muzej, Beograd. Posebna izdanja.
- McNab, B.K., 1989. Basal rate of metabolism, body size and food habits in the order Carnivora. In: Gittleman, J.L. (Ed.), *Carnivore behaviour, ecology and evolution*. Chapman and Hall limited, London, 335–354.
- Mech, L.D., 2010. Consideration for developing wolf harvesting regulations in the contiguous United States. *Journal of Wildlife Management* 74, 1421–1424.
- Meiri, S., Dayan, T., Simberloff, D., 2004. Carnivores, biases and Bergmann's rule. *Biological Journal of the Linnean Society* 81, 579–588.
- Meiri, S., Dayan, T., Simberloff, D., 2005. Variability and sexual size dimorphism in carnivores: testing the niche variation hypothesis. *Ecology* 86, 1432–1440.
- Meiri, S., Yom-Tov, Y., Geffen, E., 2007. What determines conformity to Bergmann's rule? *Global Ecology and Biogeography* 16, 788–794.
- Meloro, C., O'Higgins, P., 2011. Ecological adaptations of mandibular form in fissiped Carnivora. *Journal of Mammalian Evolution* 18, 185–200.
- Meloro, C., Raia, P., Piras, P., Barbera, C., O'Higgins, P., 2008. The shape of the mandibular corpus in large fissiped carnivores: allometry, function and phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society* 154, 832–845.
- Meloro, C., Raia, P., Carotenuto, F., Cobb, S.N., 2011. Phylogenetic signal, function and integration in the subunits of the carnivoran mandible. *Evolutionary Biology* 38, 465–475.
- Meloro, C., Cáceres, N., Carotenuto, F., Passaro, F., Sponchiado, J., Melo, G.L., Raia, P., 2014. Ecogeographical variation in skull morphometry of howler monkeys (Primates: Atelidae). *Zoologischer Anzeiger* 253, 345–359.
- Migli, D., Petridou, M., Giannatos, G., Maragou, P., 2014. Current golden jackal status in Greece – from a low population point to an ongoing recovery. *First International Jackal Symposium, Veliko Gradište, Serbia*, 46.

- Milenković, M., 1983. Jackal *Canis aureus* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Canidae) in Eastern Serbia. Proceedings on the Fauna of SR Serbia 2, 257–262.
- Milenković, M., 1987. The distribution of the jackal *Canis aureus* Linnaeus 1758 (Mammalia, Canidae) in Yugoslavia. Proceedings on the fauna of SR Serbia 4, 233–248.
- Milenković, M., 1997. Taksonomsko-biogeografski status i ekološko-privredni značaj vuka (*Canis lupus* Linnaeus 1758) u Jugoslaviji. Doktorska disertacija, Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd.
- Milenković, M., Paunović, M., 2003. Phenomenon of golden jackal (*Canis aureus* Linnaeus, 1758) expansion in Serbia. Proceedings of the Carpathian Workshop on Large Carnivores Conservation. Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. Brasov, Romania.
- Milenković, M., Jojić Šipetić, V., Blagojević, J., Tatović, S., Vujošević, M., 2010. Skull variation in Dinaric-Balkan and Carpathian gray wolf populations revealed by geometric morphometric approaches. Journal of Mammalogy 91, 376–386.
- Mitchell-Jones, A.J., Amori, G., Bogdanowitz, W., Kryštufek, B., Reijnders, P.J.H., Spitzenberger, F., Stubbe, M., Thissen, J.B.M., Vohralík, V., Zima, J., 1999. The Atlas of European Mammals. Poyser Ltd., London.
- Moehlman, P.D., 1983. Socioecology of silverbacked and golden jackals (*Canis mesomelas* and *Canis aureus*). In: Eisenberg, J.F., Kleiman, D.G. (Eds.), Advances in the study of mammalian behavior. Special Publication No. 7. The American Society of Mammalogists, 423–453.
- Moehlman, P.D., 1986. Ecology of cooperation in canids. In: Rubenstein, D.I., Wrangam, R.W. (Eds.), Ecological aspects of social evolution. Princeton University Press, Princeton, New York, 64–86.
- Moehlman, P.D., 1987. Social Organization in Jackals: The complex social system of jackals allows the successful rearing of very dependent young. American Scientist 75, 366–375.

- Moehlman, P.D., 1989. Intraspecific variation in canid social systems. In: Gittleman, J.L. (Ed.), *Carnivore behavior, ecology and evolution*. Cornell University Press, Ithaca, New York, 143–163.
- Moehlman, P.D., Hofer, H., 1997. Cooperative breeding, reproductive suppression, and body mass in canid. In: Solomon, N.G., French, J.A. (Eds.), *Cooperative breeding in mammals*. Cambridge University Press, Cambridge, 76–128.
- Momčilović, A., 2012. Morfološka varijabilnost šakala (*Canis aureus*) sa područja Srbije: Geometrijsko-morfometrijska analiza kranijuma i mandibule. Master rad, Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd.
- Mondal, P.C.K., Sankar, K., Qureshi, Q., 2012. Food habits of golden jackal (*Canis aureus*) and striped hyena (*Hyaena hyaena*) in Sariska Tiger Reserve, Western India. *World Journal of Zoology* 7, 106–112.
- Moore, W., 1981. *The Mammalian Skull*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Moors, P.J., 1980. Sexual dimorphism in the body size of mustelids (Carnivora): the roles of food habits and breeding systems. *Oikos* 34, 147–158.
- Moss, M.L., 1968. The primacy of functional matrices in orofacial growth. *Dental Practitioner and Dental Record* 19, 65–73.
- Moss, M.L., 1973. A functional cranial analysis of primate craniofacial growth. In: *Craniofacial biology of the primates. Symposium IVth International Congress on Primatology*. Karger, Basel, Vol.3., pp. 191–208.
- Mukherjee, S., Goyal, S.P., Johnsingh, A.J.T., Leite Pitmen, M.R.P., 2004. The importance of rodents in the diet of jungle cat (*Felis chaus*), caracal (*Caracal caracal*) and golden jackal (*Canis aureus*) in Sariska Tiger Reserve, Rajasthan, India. *Journal of Zoology* 262, 405–411.
- Mullins, J., McDevitt, A.D., Kowalczyk, R., Ruczyńska, I., Górny, M., Wójcik, J.M., 2014. The influence of habitat structure on genetic differentiation in red fox populations in north-eastern Poland. *Acta Theriologica* 59, 367–376.
- Murdoch, J.D., Munkhzul, T., Buyadelger, S., Reading, R.P., Sillero-Zubiri, C., 2008. Seasonal food habits of corsac and red foxes in Mongolia and the potential for competition. *Mammalian Biology* 75, 36–44.

- Murray, D.L., Smith, D.W., Bangs, E.E., Mack, C., Oakleaf, J.K., Fontaine, J., Boyd, D., Jiminez, M., Niemeyer, C., Meier, T.J., Stahler, D., Holyan, J., Asher, V.J., 2010. Death from anthropogenic causes is partially compensatory in recovering wolf populations. *Biological Conservation* 143, 2514–2524.
- Novikov, G.A., 1956. Hišnije mlekopitajušije fauni SSSR. AN SSSR, Moskva Lenjingrad.
- Oishi, T., Uruguchi, K., Abramov, A.V., Masuda, R., 2010. Geographical variations of the skull in the red fox *Vulpes vulpes* on the Japanese Islands: an exception to Bergmann's rule. *Zoological Science* 27, 939–945.
- Oxnard, C.E., 1978. On biologist's view of morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9, 219–241.
- Pagh, S., Tjørnløv, R.S., Olesen, C.R., Chriel, M., 2015. The diet of Danish red foxes (*Vulpes vulpes*) in relation to a changing agricultural ecosystem. A historical perspective. *Mammal Research* 60, 319–329.
- Paunović, M., 2016. Rasprostranjenje, ekologija i centri diverziteta slepih miševa (Mammalia, Chiroptera) u Srbiji. Doktorska disertacija, Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd.
- Penezić, A., 2016. Ishrana šakala (*Canis aureus* L. 1758) na teritoriji Srbije. Doktorska disertacija, Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd.
- Penezić, A., Ćirović, D., 2014. Seasonal variation of the golden jackals feeding habits in Serbia. First International Jackal Symposium, Veliko Gradište, Serbia, 34.
- Penezić, A., Ćirović, D., 2015. Diet of adult and juvenile golden jackals (*Canis aureus*) during cubs dependency stage. *Balkan Journal of Wildlife Research* 2, 27–32.
- Porobić, J., Ćirović, D., Jojić, V., 2016. Cranial variability of the Serbian golden jackal: Geographic variation, sexual dimorphism and allometry. *Zoologischer Anzeiger* 261, 38–47.
- Prater, S.H., 1980. The Book of Indian Animals. Bombay Natural History Society, Oxford University Press, Bombay, India.
- Prestrud, P., Nilssen, K., 1995. Growth, size, and sexual dimorphism in arctic foxes. *Journal of Mammalogy* 76, 522–530.

- Radović, A., Kovačić, D., 2010. Diet composition of the golden jackal (*Canis aureus* L.) on the Pelješac Peninsula, Dalmatia, Croatia. *Periodicum Biologorum* 112, 219–224.
- Raichev, E.G., Tsunoda, H., Newman, C., Masuda, R., Georgiev, D.M., Kaneko, Y., 2013. The reliance of the golden jackal (*Canis aureus*) on anthropogenic foods in winter in Central Bulgaria. *Mammal Study* 38, 19–27.
- Renaud, S., Auffray, J.-C., de la Porte, S., 2010. Epigenetic effects of the mouse mandible: common features and discrepancies in remodeling due to muscular dystrophy and response to food consistency. *BMC Evolutionary Biology* 10, 28.
- Reyment, R.A., 1996. An idiosyncratic history of early morphometrics. In: Marcus L.F., Corti M., Loy A., Naylor G.J.P., Slice D.E. (Eds.), *Advances in Morphometrics*. Plenum Press, New York, 15–22.
- RHMZ, 2017. Osnovne klimatske karakteristike na teritoriji Srbije (standardni normalni period 1961–1990.). Republički hidrometeorološki zavod Srbije, 6.2.2017. http://www.hidmet.gov.rs/podaci/meteorologija/ciril/Klima_Srbije.pdf.
- Rinat, Z., Ashkenazi, E. 2014. Israel's Jackal Population Surges as Landfills Prove Rich Source of Food. *Haaretz*, 2.1.2014. <http://www.haaretz.com/israel-news/.premium-1.566597>.
- Rohlf, F.J., 1990. Morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21, 299–316.
- Rohlf, F.J., 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *Journal of Classification* 16, 197–223.
- Rohlf, F.J., 2000. On the use of shape space to compare morphometric methods. *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy* 11, 9–25.
- Rohlf, F.J., 2015a. TPS Dig version 2.18 Ecology and Evolution, SUNY at stony Brook. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Rohlf, F.J., 2015b. The tps series of software. *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy* 26, 9–12.
- Rohlf, F.J., Slice, D., 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39, 40–59.

- Rohlf, F.J., Marcus, L.F., 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution* 8, 129–132.
- Roulichova, J., Anděra, M., 2007. Age determination in the red fox (*Vulpes vulpes*): a comparative study. *Lynx* 38, 55–71.
- Ruette, S., Albert, M., 2010. Reproduction of the red fox *Vulpes vulpes* in western France: does staining improve estimation of litter size from placental scar count. *European Journal of Wildlife Research* 57, 555–564.
- Russell, A.P., Thomason, J.J., 1993. Mechanical analysis of the mammalian head skeleton. In: Hanken, J., Hall, B.K. (Eds.), *The skull. Volume 3. Functional and Evolutionary Mechanisms*. University of Chicago Press, Chicago, 345–383.
- Rutkowski, R., Krofel, M., Giannatos, G., Ćirović, D., Männil, P., Volokh, A.M., Lanszki, J., Heltai, M., Szabó, L., Banea, O.C., Yavruyan, E., Hayrapetyan, V., Kopaliani, N., Miliou, A., Tryfonopoulos, G.A., Lymberakis, P., Penezić, A., Pakeltytė, G., Suchecka, E., Bogdanowicz, W., 2015. A European concern? Genetic structure and expansion of golden jackals (*Canis aureus*) in Europe and the Caucasus. *PLoS ONE* 10, e0141236.
- Šálek, M., Červinka, J., Banea, O.C., Krofel, M., Ćirović, D., Selanec, I., Penezić, A., Grill, S., Riegert, J., 2014. Population densities and habitat use of the golden jackal (*Canis aureus*) in farmlands across the Balkan Peninsula. *European Journal of Wildlife Research* 60, 193–200.
- Savić, I., 1976. Preparacija osteološkog materijala pomoću insekata. *Savremena Biologija* 26, 27–29.
- Savić, I.R., Paunović, M., Milenković, M., Stamenković, S., 1995. Diverzitet faune sisara (Mammalia) Jugoslavije, sa pregledom vrsta od međunarodnog značaja. U: Stevanović, V., Vasić, V. (Ed.), *Biodiverzitet Jugoslavije sa pregledom vrsta od međunarodnog značaja*. Biološki fakultet i Ecolibri, Beograd, 517–554.
- Schmitt, E., Wallace, S., 2014. Shape change and variation in the cranial morphology of wild canids (*Canis lupus*, *Canis latrans*, *Canis rufus*) compared to domestic dogs (*Canis familiaris*) using geometric morphometrics. *International Journal of Osteoarchaeology* 24, 42–50.

- Schutz, H., Polly, P.D., Krieger, J.D., Guralnick, R.P., 2009. Differential sexual dimorphism: size and shape in the cranium and pelvis of grey foxes (*Urocyon*). *Biological Journal of the Linnean Society* 96, 339–353.
- Ševarlić, M., 2015. Poljoprivreda u Republici Srbiji. Popis poljoprivrede 2012. Poljoprivredno zemljište. Republički zavod za statistiku, Beograd.
- Short, R.V., Balaban, E., 1994. *The Differences Between the Sexes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sillero-Zubiri, C., Hoffmann, M., Macdonald, D.W., 2004. *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. Status survey and Conservation Action Plan, second edition*. IUCN/SSC Canid Specialist Group. Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Simonsen, V., Pertoldi, C., Madsen, A.B., Loeschcke, V., 2003. Genetic differentiation of foxes (*Vulpes vulpes*) analysed by means of craniometry and isozymes. *Journal for Nature Conservation* 11, 109–116.
- Slater, G.J., Dumont, E.R., Van Valkenburgh, B., 2009. Implications of predatory specialization for cranial form and function in canids. *Journal of Zoology* 278, 181–188.
- Smith, K.K., 1993. The form of the feeding apparatus in terrestrial vertebrates: Studies of adaptation and constraint. In: Hanken, J., Hall B.K. (Eds.), *The skull. Volume 3. Functional and Evolutionary Mechanisms*. University of Chicago Press, Chicago, 150–196.
- StatSoft Inc., 1997. *Statistica for Windows (Computer Program Manual)*. Tulsa. OK. USA.
- Stevanović, V., 1992. Floristička podela teritorije Srbije sa pregledom viših horiona i odgovarajućih flornih elemenata. U: Sarić, R. (Ed.), *Flora Srbije 1*. Srpska akademija nauka i umetnosti, Beograd, 47–56.
- Stevanović, V., Vasić, V., 1995. Biodiverzitet Jugoslavije sa pregledom vrsta od međunarodnog značaja. *Biološki fakultet i Ecolibri*, Beograd.
- Stevanović, V., Jovanović, S., Lakušić, D., Niketić, M., 1995. Diverzitet vaskularne flore Jugoslavije sa pregledom vrsta od međunarodnog značaja. U: Stevanović, V., Vasić, V. (Ed.), *Biodiverzitet Jugoslavije sa pregledom vrsta od međunarodnog značaja*. Biološki fakultet i Ecolibri, Beograd, 183–217.

- Stoyanov, S., 2012. Golden jackal (*Canis aureus*) in Bulgaria. Current status, distribution, demography and diet. International symposium on hunting “Modern aspects of sustainable management of game population”, Zemun–Belgrade, Serbia, 22–24.
- Szabó, L., Heltai, M., Lanszki, J., Szücs, E., 2007. An indigenous predator, the golden jackal (*Canis aureus* L.1758) spreading like an invasive species in Hungary. Bulletin of University of Agricultural Sciences and Veterinary Medicine Cluj–Napoca. Animal Science and Biotechnologies 64, 230–235.
- Szuma, E., 2008a. Evolutionary and climatic factors affecting tooth size in the red fox *Vulpes vulpes* in the Holarctic. Acta Theriologica 53, 289–332.
- Szuma, E., 2008b. Geography of sexual dimorphism in the tooth size of the red fox *Vulpes vulpes* (Mammalia, Carnivora). Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 46, 73–81.
- Tomović, Lj., Urošević, A. Ajtić, R., Krizmanić, I., Simović, A., Labus, N., Jović, D., Krstić, M., Đorđević, S., Anđelković, M., Golubović, A., Džukić, G., 2015. Contribution to the knowledge of distribution of Colubrid snakes in Serbia. Ecologica Montenegrina 2, 162–186.
- Trbojević, I., Malešević, D., 2014. Distribution and status of golden jackal *Canis aureus* in Bosnia and Herzegovina. First International Jackal Symposium, Veliko Gradište, Serbia, 52.
- Trbojević, I., Ćirović, D., 2016. Sexual dimorphism and population differentiation of the wolf (*Canis lupus*) based on morphometry in the Central Balkans. North-Western Journal of Zoology 12, 349–355.
- Trouwborst, A., Krofel, M., Linnell, J.D., 2015. Legal implications of range expansions in a terrestrial carnivore: the case of the golden jackal (*Canis aureus*) in Europe. Biodiversity and Conservation 24, 2593–2610.
- Urošević, A., 2012. Polni dimorfizam glavenog skeleta lacertidnih guštera. Doktorska disertacija, Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd.
- Van Valkenburgh, B., Wayne, R.K., 1994. Shape divergence associated with size convergence in sympatric East African jackals. Ecology 75, 1567–1581.

- Van Valkenburgh, B., Sacco, T., 2002. Sexual dimorphism, social behavior and intrasexual competition in large Pleistocene carnivorans. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22, 164–169.
- Verwaijen, D., Van Damme, R., Herrel, A., 2002. Relationships between head size, bite force, prey handling efficiency and diet in two sympatric lacertid lizards. *Functional Ecology* 16, 842–850.
- Viranta, S., Kauhala, K., 2011. Increased carnivory in Finnish red fox females – adaptation to a new competitor? *Annales Zoologici Fennici* 48, 17–28.
- Wandeler, A., Lüps, P., 1993. *Vulpes vulpes* Rotfuchs. In: Niethammer, J., Krapp, F. (Eds.), *Handbuch der Säugetiere Europas*. AULA – Verlag, Wiesbaden, 139–194.
- Willmore, K.E., Leamy, L., Hallgrímsson, B., 2006. Effects of developmental and functional interactions on mouse cranial variability through late ontogeny. *Evolution and Development* 8, 550–567.
- Wilson, D.E., Reeder, D.M., 2005. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, 3rd ed. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Wongpakam, K., Yodsiri, S., Chanaboon, T., Khoomgratok, S., Pramual, P., 2007. Status of *Canis aureus* Linnaeus in cultural forest in Maha Sarakham province, Thailand. *KKU Research Journal* 12, 244–248.
- Yom-Tov, Y., Geffen, E., 2006. Geographic variation in body size: The effects of ambient temperature and precipitation. *Oecologia* 148, 213–218.
- Yom-Tov, Y., Yom-Tov, S., Baagøe, H., 2003. Increase of skull size in the red fox (*Vulpes vulpes*) and Eurasian badger (*Meles meles*) in Denmark during the twentieth century: an effect of improved diet? *Evolutionary Ecology Research* 5, 1037–1048.
- Yom-Tov, Y., Yom-Tov, S., Barreiro, J., Blanco, J.C., 2007. Body size of the red fox *Vulpes vulpes* in Spain: the effect of agriculture. *Biological Journal of the Linnean Society* 90, 729–734.
- Yom-Tov, Y., Yom-Tov, S., Zachos, F.E., 2013. Temporal and geographical variation in skull size of the red fox (*Vulpes vulpes*) and the Eurasian badger (*Meles meles*) in Austria. *Biological Journal of the Linnean Society* 108, 579–585.

- Zachos, F.E., Ćirović, D., Kirschning, J., Otto, M., Hartl, G.B., Petersen, B., Honnen, A.C., 2009. Genetic variability, differentiation, and founder effect in golden jackals (*Canis aureus*) from Serbia as revealed by mitochondrial DNA and nuclear microsatellite loci. *Biochemical Genetics* 47, 241–250.
- Zelenika, M., 2012. Geometrijsko-morfometrijska analiza kranijuma i mandibule dve populacije lisice (*Vulpes vulpes*) sa područja Srbije. Master rad, Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd.

BIOGRAFIJA AUTORA

Jelena M. Porobić rođena je 10.04.1984. godine u Beogradu, gde je završila Osnovnu školu „Vladislav Ribnikar“ i potom upisala i završila Petu beogradsku gimnaziju. Biološki fakultet Univerziteta u Beogradu upisala je školske 2003/2004. godine (studijska grupa Ekologija i zaštita životne sredine). Studije je završila 2010. godine, sa prosečnom ocenom 8,31. Diplomski rad pod naslovom „Fauna pećinskih kolembola i paukova“ odbranila je sa ocenom 10.

Školske 2011/2012. godine upisala je doktorske studije (studijski program Ekologija, modul Ekologija životinja i biogeografija) na Biološkom fakultetu Univerziteta u Beogradu. Rezultate svog dosadašnjeg istraživačkog rada objavila je u okviru dva naučna rada u časopisima međunarodnog značaja i dva kongresna saopštenja prezentovana na skupovima međunarodnog značaja.

Прилог 1.

Изјава о ауторству

Потписани-а Јелена М. Поробић

број индекса Е3003/2011

Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

Геометријско – морфометријске анализе главног скелета шакала (*Canis aureus*)

и лисице (*Vulpes vulpes*) са подручја Србије: биогеографски аспекти морфолошке

варијабилности

- 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, 03.07.2017.

Јелена Поробић

Прилог 2.

Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора Јелена М. Поробић

Број индекса Е3003/2011

Студијски програм Екологија животиња и биогеографија

Наслов рада Геометријско-морфометријске анализе главног скелета шакала (*Canis aureus*) и лисице (*Vulpes vulpes*) са подручја Србије: биогеографски аспекти морфолошке варијабилности

Ментори др Душко Ћировић, доцент Биолошког факултета Универзитета у Београду

др Вида Јојић, виши научни сарадник Института за биолошка истраживања "Синиша Станковић" Универзитета у Београду

Потписани/а Јелена М. Поробић

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.

У Београду, 03.07.2017.

Потпис докторанда

Јелена Поробић

Прилог 3.

Изјава о коришћењу

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

Геометријско-морфометријске анализе главног скелета шакала (*Canis aureus*) и лисице (*Vulpes vulpes*) са подручја Србије: биогеографски аспекти морфолошке варијабилности

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

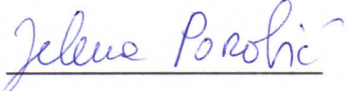
5. Ауторство – без прераде

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, 03.07.2017.


Jelena Petrovic

1. Ауторство - Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце, чак и у комерцијалне сврхе. Ово је најслободнија од свих лиценци.
2. Ауторство – некомерцијално. Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела.
3. Ауторство - некомерцијално – без прераде. Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела. У односу на све остале лиценце, овом лиценцом се ограничава највећи обим права коришћења дела.
4. Ауторство - некомерцијално – делити под истим условима. Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада.
5. Ауторство – без прераде. Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела.
6. Ауторство - делити под истим условима. Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада. Слична је софтверским лиценцама, односно лиценцама отвореног кода.