

UNIVERZITET U BEOGRADU

BIOLOŠKI FAKULTET

Ivana B. Janković

**MORFOLOŠKA I GENETIČKA  
VARIJABILNOST IZOFILOIDNIH ZVONČICA  
GRUPE "*VERSICOLOR*" KOMPLEKSA  
*CAMPANULA PYRAMIDALIS*  
(*CAMPANULACEAE*)**

doktorska disertacija

Beograd, 2017.

UNIVERSITY OF BELGRADE

FACULTY OF BIOLOGY

Ivana B. Janković

**MORPHOLOGICAL AND GENETIC  
VARIABILITY OF ISOPHYLLOID  
BELLFLOWERS FROM THE GROUP  
"VERSICOLOR" OF THE *CAMPANULA  
PYRAMIDALIS* COMPLEX  
(CAMPANULACEAE)**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2017.

**Morfološka i genetička varijabilnost izofiloidnih zvončića grupe "*Versicolor*"  
kompleksa *Campanula pyramidalis* (Campanulaceae)**

**Sažetak:**—Kompleks *Campanula pyramidalis* čine blisko srodni i morfološki slični taksoni široko rasprostranjeni na Balkanskom polustrvu, sa malim delom areala na jugu Apenina. Pored tipične vrste *C. pyramidalis*, koja je morfološki i molekularno jasno izdiferencirana i izdvojena u grupu "*Pyramidalis*", prema rezultatima najnovije filogenetske studije u ovaj kompleks spadaju i vrste *C. austroadriatica*, *C. secundiflora* i *C. versicolor*, koje su objedinjene u grupu "*Versicolor*". Kako odnos populacija iz kontinentalnog dela Crne Gore sa populacijama vrsta *C. austroadriatica* i *C. secundiflora* nije prethodnim studijama razrešen, kao i činjenica da se u vezu sa *C. versicolor* dovodi 19 taksona, ukazuje na potrebu detaljnijeg istraživanja grupe "*Versicolor*".

Genetička i morfološka varijabilnost je analizirana na osnovu velikog broja sakupljenih populacija sa čitavog areala grupe "*Versicolor*". Horološki i ekološki podaci su prikupljeni obradom literaturnih podataka, revizijom herbarskog materijala i terenskim istraživanjima.

Rezultati ove sveobuhvatne studije su pokazali jasnu morfološku, genetičku i fitogeografsku diferencijaciju unutar grupe "*Versicolor*". Molekularne analize (SSR) su pokazale visok stepen izdiferenciranosti analiziranih vrsta *C. austroadriatica*, *C. secundiflora* i *C. versicolor* unutar koje su izdvojene dve podvrste *C. versicolor* subsp. *plasonii* i *C. versicolor* subsp. *tenorei*, dok su populacije iz kontinentalnog dela Crne Gore izdvojene u novu vrstu *C. montenegrina*. Ovo je podržano morfometrijskim i fitogeografskim analizama. Na osnovu dobijenih rezultata predložen je novi preliminarni taksonomski koncept čitavog kompleksa *C. pyramidalis*, sa ključem za identifikaciju i opisima taksona, podacima o tipskim primercima, rasprostranjenju i staništima svih analiziranih taksona.

**Ključne reči:** Campanulaceae; *Campanula pyramidalis* kompleks; grupa "*Versicolor*"; genetička varijabilnost; horologija; mikrosateliti; morfološka varijabilnost; taksonomska revizija.

**Naučna oblast:** Ekologija

**Uža naučna oblast:** Ekologija, biogeografija i zaštita životne sredine

**UDK broj:** 582.998.3:[581.961+575.2+581.4/.15](043.3)

**Morphological and genetic variability of isophylloid bellflowers from the group  
"Versicolor" of the *Campanula pyramidalis* complex (Campanulaceae)**

**Abstract:**—*Campanula pyramidalis* complex comprises closely related and morphologically similar taxa widely distributed on the Balkan Peninsula, with a small part of the area in the southern Apennines. Apart from the typical *C. pyramidalis*, which is morphologically and molecularly clearly differentiated and segregated in the "Pyramidalis" group, according to the latest phylogenetic study this complex includes also the species *C. austroadriatica*, *C. secundiflora* and *C. versicolor*. These three species belong to the "Versicolor" group. As the relationships between the populations from the continental part of Montenegro and populations of *C. austroadriatica* and *C. secundiflora* have not been resolved in previous studies, as well as the fact that 19 taxa can be related to *C. versicolor*, points to the need for more detailed research of the "Versicolor" group.

The genetic and morphological variability was analyzed on the basis of a large number of populations collected from the entire area of the "Versicolor" group. Chorological and ecological data were collected by processing the literature data, as well as on the revisions of herbarium materials and field investigations.

The results of this comprehensive study showed clear morphological, genetic and phytogeographic differentiation within the "Versicolor" group. Molecular analysis (SSR) showed a high level of differentiation of the analyzed species *C. austroadriatica*, *C. secundiflora* and *C. versicolor*, which is supported by morphometric and phytogeographic analysis. Within *C. versicolor* two subspecies are distinguished, *C. versicolor* subsp. *plasonii* and *C. versicolor* subsp. *tenorei*, while the populations from the continental part of Montenegro are segregated into a new species *C. montenegrina*. On the basis of the obtained results a new preliminary taxonomic concept of the entire *C. pyramidalis* complex is provided, with a key for the identification and descriptions of analyzed taxa, data on type specimens, distribution and their habitats.

**Key words:** Campanulaceae; *Campanula pyramidalis* complex; "Versicolor" group; genetic variability; chorology; microsatellite; morphological variability; taxonomic revision.

**Scientific field:** Ecology

**Field of scientific specialization:** Ecology, biogeography and environmental protection

**UDK number:** 582.998.3:[581.961+575.2+581.4/.15](043.3)

**Podaci o mentoru i članovima komisije:**

**Mentor:**

**Dr Dmitar Lakušić**

redovni profesor, Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet

**Članovi komisije:**

**Dr Zlatko Liber**

redovni profesor, Sveučilište u Zagrebu – Prirodoslovno-matematički fakultet

**Dr Nevena Kuzmanović**

naučni saradnik, Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet

**Datum odbrane:**

## *Zahvalnica*

Doktorska disertacija je realizovana u okviru projekta Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja Republike Srbije br. 173030 – "Biodiverzitet biljnog sveta Srbije i Balkanskog poluostrva – procena, održivo korišćenje i zaštita."

Veliko hvala mom dragom mentoru Prof Dr Dmitru Lakušiću, koji me je uveo u svet *Campanula*. Hvala mu na podršci, prelepim terenima, razumevanju i savetima ne samo prilikom rada na tezi nego i tokom mog naučnog i nastavnog rada. Prof Dr Zlatku Liberu i Dr Neveni Kuzmanović mnogo hvala na učinjenoj časti da budu komisija za ocenu moje doktorske disertacije. Veliku zahvalnost dugujem Neveni i za pomoći u terenskom radu, kao i za svete i pomoć u rešavanju različitih problema i oblikovanju ove doktorske disertacije.

Neizmerno hvala svim članovima Katedre za ekologiju i geografiju biljaka koji su mi i tokom izrade diplomskog rada kao i doktorske disertacije pomogli i u terenskom radu, pronalaženju literature, savetima i rešavanju raznih problema sa kojima sam se susrela tokom mog dosadašnjeg rada.

Dragim prijateljima i kolegama Jovani, Jeleni, Sneži, Evi, Sanji, Kseniji, Veri, Nadi, Tijani, Aleksandri i Urošu ogromno hvala kako i na pomoći tako i na društvu, bodrenju i pozitivnoj energiji.

Prof Dr Zlatku Liberu hvala i za mogućnost da se molekularne analize sprovedu u molekularnoj laboratoriji Botaničkog zavoda, Prirodoslovno-matematičkog fakulteta, Sveučilišta u Zagrebu. Zahvaljujem Dr Ivanu Radosavljeviću na pomoći tokom laboratorijskog rada, a Prof Dr Zlatku Šatoviću veliko hvala na obuci za statističku obradu podataka mikrosatelitnih lokusa, kao i savetima prilikom tumačenja rezultata.

Veliku zahvalnost dugujem kolegama koji su mi pomogli u terenskom radu, sakupljanju materijala, sugestijama i savetima: Zoranu Nikolovu (Skopje), Mihailu Jovićeвиću (Podgorica), Romeu di Pietru (Rim), Marjanu Niketiću (Beograd), Sandru Bogdanoviću, Sanji Kovačić (Zagreb), Zoltanu Barini (Budimpešta), Boštjanu Surini (Rijeka), Bojanu Zlatkoviću (Niš) i Siniši Škondrić (Banja Luka). Hvala svim drugim dragim ljudima koji su bili uz mene i pomogli mi pri izradi doktorske disertacije.

Hvala i mojim najbližima – mami, tati, sestri i zetu koji su me podržavali u svemu. Posebno hvala mom vereniku Nikoli na neizmernoj podršci, strpljenju i ljubavi, kao i pomoći prilikom terenskog rada.

## SADRŽAJ

<b>1. UVOD</b> .....	1
1.1. Porodica zvončica (Campanulaceae).....	1
1.2. Rod <i>Campanula</i> L.....	14
1.3. Izofiloidni zvončici.....	19
1.4. Kompleks vrsta <i>Campanula pyramidalis</i> .....	21
<b>2. CILJEVI RADA</b> .....	30
<b>3. MATERIJAL I METODE</b> .....	31
3.1 Biljni materijal .....	31
3.1.1 Biljni materijal za molekularna istraživanja.....	36
3.1.2 Biljni materijal za morfometrijsku analizu .....	41
3.2. Metode analize biljnog materijala .....	45
3.2.1. Izolacija DNK i genotipizacija mikrosatelitnih lokusa.....	45
3.2.2. Izrada preparata za analizu morfoloških karaktera .....	48
3.3. Analiza i statistička obrada podataka .....	51
3.3.1 Analiza i statistička obrada podataka mikrosatelitnih lokusa .....	51
3.3.2 Analiza i statistička obrada morfometrijskih podataka .....	54
3.4. Horologija, ekologija i opisi analiziranih taksona.....	56
<b>4. REZULTATI</b> .....	58
4.1. Genotipizacija mikrosatelita.....	58
4.2. Varijabilnost unutar filogenetske podgrupe I.....	60
4.2.1. Genetička varijabilnost unutar filogeneske podgrupe I.....	60
4.2.2. Morfološka varijabilnost populacija filogenetske podgrupe I.....	68
4.2.3. Bioklimatski parametri staništa populacija areala filogenetske podgrupe I.....	79
4.3. Varijabilnost populacija unutar filogenetske podgrupe II .....	84
4.3.1. Genetička varijabilnost populacija unutar filogenetske podgrupe II .....	84
4.3.2. Morfološka varijabilnost populacija filogenetske podgrupe II .....	94
4.3.3. Bioklimatski parametri staništa populacija areala filogenetske podgrupe II .....	104
4.4. Varijabilnost grupe " <i>Versicolor</i> " kompleksa <i>C. pyramidalis</i> .....	109
4.4.1. Genetička varijabilnost grupe " <i>Versicolor</i> " kompleksa <i>C. pyramidalis</i> .....	109
4.4.2. Morfološka varijabilnost grupe " <i>Versicolor</i> " kompleksa <i>C. pyramidalis</i> .....	118

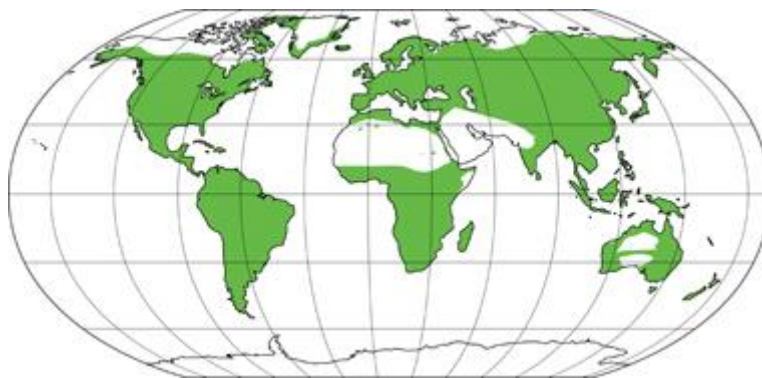
4.4.3. Bioklimatski parametri staništa populacija areala grupe „ <i>Versicolor</i> “ .....	127
4.5. Preliminarni taksonomski koncept kompleksa <i>C. pyramidalis</i> .....	129
5.4.1. Ključ za identifikaciju taksona kompleksa <i>Campanula pyramidalis</i> .....	130
(1) <i>Campanula austroadriatica</i> .....	132
(2) <i>Campanula montenegrina</i> .....	140
(3) <i>Campanula secundiflora</i> .....	147
(4) <i>Campanula versicolor</i> .....	152
(4a) <i>Campanula versicolor</i> subsp. <i>versicolor</i> .....	159
(4b) <i>Campanula versicolor</i> subsp. <i>plasonii</i> .....	166
(4c) <i>Campanula versicolor</i> subsp. <i>tenorei</i> .....	174
<b>5. DISKUSIJA</b> .....	179
5.1. Odnosi u okviru filogenetske podgrupe I .....	180
5.1.1. Genetička varijabilnost populacija filogenetske podgrupe I .....	180
5.1.2. Morfološka varijabilnost populacija filogenetske podgrupe I .....	182
5.1.3. Varijabilnost bioklimatskih parametara staništa populacija filogenetske podgrupe I .....	184
5.2. Odnosi unutar filogenetske podgrupe II .....	186
5.2.1. Genetička varijabilnost populacija filogenetske podgrupe II .....	186
5.2.2. Morfološka varijabilnost filogenetske podgrupe II .....	188
5.2.3. Varijabilnost bioklimatskih parametara staništa populacija filogenetske podgrupe II .....	190
5.3. Genetička struktura i morfološka diferencijacija grupe " <i>Versicolor</i> " .....	191
5.4. Razmatranja preliminarnog taksonomskog koncepta .....	196
<b>6. ZAKLJUČCI</b> .....	202
<b>7. LITERATURA</b> .....	206
<b>8. PRILOZI</b> .....	223



## 1. UVOD

### 1.1. Porodica zvončica (Campanulaceae)

Porodica Campanulaceae Jussieu (1789) ima kosmopolitsko rasprostranjenje, s obzirom da se vrste ove porodice mogu naći na svim kontinentima i mnogim ostrvima, od tropskih do polarnih oblasti (slika 1)(Cosner i sar. 2004, Lammers 2007, Lammers 2007a, Antonelli 2008). Regioni gde nisu zabeleženi pripadnici ove porodice su oni koji se odlikuju ekstremnim klimatskim uslovima kao što su Sahara, Arabijsko poluostrvo, centralna Australija, severni delovi Aljaske i Kanade, centralni Grenland i Antarktik. Centri distribucije i diverziteta se nalaze u mediteranskom području, istočnoj Aziji i Južnoj Africi (Shulkina 1978, Hong 1995, Kolakovsky 1995, Eddie 1997).



**Slika 1.** – Distribucija porodice Campanulaceae s.lat. (prisustvo obojeno zelenom bojom; preuzeto sa:

[http://www.thecompositahut.com/www\\_tch/images/webcurso\\_spv/mapas/campanulaceae.jpg](http://www.thecompositahut.com/www_tch/images/webcurso_spv/mapas/campanulaceae.jpg))

Vrste ove porodice su uglavnom višegodišnje, ređe jednogodišnje ili dvogodišnje, zeljaste biljke, zeljaste ili drvenaste lijanje, pahikaulne biljke, polužbunovi, žbunovi ili drveće do 15 m visine (Lammers 2007). Glavne sinapomorfne karakteristike ove porodice su: (1) mlečni kanali i sekretorne ćelije koje luče mlečni sok, (2) epigini cvetovi tj. cvetovi sa podcvetnim plodnikom i (3) prašnici koji su bazom srasli za disk na vršnom delu plodnika (Judd i sar. 2002, Antonelli 2008). Postoje i druge karakteristike koje omogućavaju lako prepoznavanje pripadnika ove porodice, a to su karakteristike čašice i krunice. Čašica je sinsepalna, sa 3 do 10, najčešće 5 čašičnih zubaca i donjim delom je srasla sa plodnikom formirajući hipancijum. Ponekad se između svih čašičnih zubaca javljaju "nastavci", koji se zovu apendiksi. Krunica je sinpetalna, obično bele ili ljubičaste boje, radijalne ili bilateralne

simetrije, sa 3 do 10, najčešće 5 latica (Obradović 1974, Lammers 2007). Cvetovi se odlikuju "sekundarnom prezentacijom polena" (eng. secondary pollen presentation) (Cosner i sar. 2004, Antonelli 2008) odnosno specifičnim mehanizmom oprašivanja pri čemu je polen izložen na drugim strukturama cveta, a ne na anterama prašnika (Fan 2015). Sekundarna prezentacija polena kod cvetova porodice Campanulaceae je korelisana sa protandrijom (Nyman 1992, Yeo 1993, Cosner i sar. 2004, Lammers 2007), što znači da prašnici sazrevaju pre otvaranja cveta i žiga tučka, a polen se lepi za dlake na stubu tučka (Nyman 1992, Yeo 1993, Gustafsson i Bremer 1995).

Prema poslednjem sveobuhvatnom popisu taksona, porodica Campanulaceae, shvaćena u širem smislu, obuhvata 84 roda sa 2319 vrsta, 319 podvrsta i 27 hibrida podeljenih na pet potporodica (Lammers 2007a):

- **Campanuloideae** Burnett – 50 rodova
- **Cyphioideae** Walp. – 3 roda
- **Lobelioideae** Burnett – 29 rodova
- **Cyphocarpoideae** Miers – 1 rod
- **Nemacladoideae** Lammers – 1 rod

Prema shvatanjima nekih botaničara porodica Campanulaceae, shvaćena u užem smislu, obuhvata samo rodove koji su nedvosmisleno pripadnici potporodice Campanuloideae (Shetler i Morin 1986, Kolakovsky 1994, Takhtajan 1997, Cosner i sar. 2004). Predstavnicima potporodice Campanuloideae su u najvećem broju prisutni u umerenim regionima Starog Sveta (Shulkina i sar. 2003).

Postoje značajne razlike u klasifikacijama i definisanjima okvira porodice, potporodica i tribusa (Shulkina i sar. 2003). Podela porodice Campanulaceae (tabela 1) i definisanje rodova dosta varira od autora do autora. Broj vrsta i rodova zavisi i od toga da li se porodica posmatra u užem ili širem smislu. Taksonomski probelmi u okviru porodice Campanulaceae mogu se objasniti činjenicom da su prethodne podele bile pre geografske nego biološke. Sistematski koncepti porodice Campanulaceae se značajno razlikuju u Florama SSSR-a (Fedorov 1957), Evrope (Fedorov i Kovanda 1976), Turske (Damboldt 1976) i Kine (Hong 1983).

Prve tri potporodice odnosno Campanuloideae, Cyphioideae i Lobelioideae se javljaju u najranijim klasifikacijama, ponekad definisane kao tribusi (Bentham 1876), ali češće kao potporodice (Schönland 1894).

Druge dve potporodice odnosno Cyphocarpoideae i Nemacladoideae potiču od podele potporodice Cyphioideae. Tradicionalno su se u potporodicu Cyphioideae uključivali rodovi *Cyphia* P.J.Bergius, *Cyphocarpus* Miers, *Nemacladus* Nutt. i *Parishella* A.Gray (Schönland 1894), kao i rod *Pseudonemacladus* McVaugh koji je kasnije izdvojen iz roda *Nemacladus* (McVaugh 1943). Međutim, Bentham (1875) ističe da rodovi *Cyphia*, *Cyphocarpus* i *Nemacladus* ne predstavljaju prirodnu grupu, ali da je tehnički bilo lakše da se ovi mali rodovi zajedno grupišu u isti tribus odnosno potporodicu Cyphioideae nego u odvojene tribuse. Takođe, navedeni rodovi ne predstavljaju grupu monofiletskog porekla, pa ih Lammers (1998) izdvaja u zasebne potporodice: **Cyphioideae** (*Cyphia*), **Cyphocarpoideae** (*Cyphocarpus*) i **Nemacladoideae** Lammers (*Nemacladus*, *Parishella* i *Pseudonemacladus*).

Potporodice nisu podjednako rasprostranjene odnosno razlikuju se u veličini areala. Potporodica **Cyphioideae** je rasprostranjena u južnoj Africi, **Cyphocarpoideae** u Južnoj Americi (centralni Čileu), dok je potporodica **Nemacladoideae** u jugozapadnom delu Severne Amerike. Potporodice **Campanuloideae** i **Lobelioideae** imaju šire areale, koji se slabo preklapaju. Najveći broj taksona potporodice Campanuloideae naseljava umerenu zonu sa centrom diverziteta na području od Mediterana do Kavkaza, dok Lobelioideae naseljavaju tropsku i subtropsku zonu sa centrom diverziteta na Andima u Južnoj Americi (Lammers 2007, 2007a). Južni deo Afrike je jedini region koji se odlikuje značajnim brojem taksona iz obe veće potporodice – Campanuloideae i Lobelioideae, kao i iz potporodice Cyphioideae (Lammers 2007a).

Schönland (1894) i Takhtajan (1980) su smatrali da porodica Campanulaceae u najširem smislu obuhvata i rodove *Pentaphragma* Wall. ex G.Don i *Sphenoclea* Gaertn. pozicioniranih unutar zasebnih tribusa **Pentaphragmeae** i **Sphenocleae** u okviru potporodice Campanuloideae. Takhtajan (1980) je smatrao je da su ispravno uključeni u porodicu Campanulaceae uprkos njihovim morfološkim specifičnostima i izolovanosti u odnosu na ostale taksonove ove porodice. Molekularne analize su pokazale da porodica Campanulaceae shvaćena u širem smislu predstavlja monofiletsku grupu u koju ne spadaju rodovi *Pentaphragma* i *Sphenoclea* (Cosner i sar. 1994, Gustafsson i Bremer 1995, Gustafsson i sar. 1996, Bremer i Gustafsson 1997, Kårehed i sar. 1999, Lundberg i Bremer 2003). Ovi

rodovi su prethodno i svrstani u zasebne monotipske porodice **Pentaphragmataceae** (Airy-Shaw 1941) i **Sphenocleaceae** (Wagenitz 1964, Cronquist 1981).

De Candolle (1830) je objavio prvu monografiju porodice Campanulaceae s.str. u koju je uključio 21 rod sa 234 vrste. Njegova klasifikacija je bila bazirana pre svega na načinu otvaranja ploda, a porodicu je podeli na dva podtribusa:

- (1) Subtribus I = tribus **Wahlenbergieae** – plod se otvara apikalno;
- (2) Subtribus II = tribus **Campanuleae** – plod se otvara lateralno.

Kasnije de Candolle (1839) menja rang ovim podtribusima, izdvajajući ih u posebne tribuse, i definiše i treći tribus **Merciereae** koji obuhvata samo rod *Merciera* Alph. DC. koji se odlikuje plodnikom sa samo četiri semena zametka (de Candolle 1839) od kojih se samo jedan ili dva razvijaju u seme (Lammers 2007). Ostali taksoni koji pripadaju drugim tribusima porodice Campanulaceae se odlikuju velikim brojem semenih zametaka. Sveobuhvatna monografija porodice Campanulaceae de Candolle-a (1830) je obezbedila dobru osnovu za sva buduća istraživanja (Shulkina i sar. 2003).

Schöland (1894) u okviru potporodice Campanuloideae izdvaja tri tribusa – **Campanuloideae**, **Pentaphragmeae** i **Sphenocleae**. Međutim, kao što je već napomenuto ovo je jedno od najširih shvatanja porodice s obzirom da obuhvata i tribuse Pentaphragmaeae i Sphenocleae, za koje je pokazano da zauzimaju posebna mesta van porodice Campanulaceae (Airy-Shaw 1941, Wagenitz 1964, Cronquist 1981, Cosner i sar. 1994, Gustafsson i Bremer 1995, Gustafsson i sar. 1996, Bremer i Gustafsson 1997, Kårehed i sar. 1999, Lundberg i Bremer 2003). U okviru tribusa Campanuloideae, Schöland (1894) izdvaja tri podtribusa, pri čemu je podelu izvršio na osnovu načina otvaranja ploda, poziciji plodnika i poziciji oplodnih listića u odnosu na prašnike i čašične zupce:

- (1) **Campanulineae** - plod kapsula koja se lateralno otvara, ređe je plod bobica (*Canarina* L.), podcvetan plodnik, položaj oplodnih listića plodnika se poklapa sa položajem prašnika i čašičnih zubaca;

- (2) **Wahlenberginae** - plod kapsula koja se otvara apikalno ili poklopcem, ređe je plod bobica (*Campanumaea*), podcvetan ili sredcvetan plodnik, ređe nadcvetan; položaj oplodnih listića je isti kao kod prethodne grupe;

(3) **Platycodinae** - podcvetan ili sredcvetan plodnik, čašični zupci i oplodni listići plodnika su naizmenično raspoređeni, dok se položaj prašnika poklapa sa položajem čašičnih zubaca.

Fedorov (1957) u Flori SSSR-a vrši podelu na dve potporodice (1) **Sphenocleideae** i (2) **Campanuloideae**, sa 8 tribusa: Campanuleae, Edrajantheae, Jasioneae, Michauxieae, Ostrowskieae, Peracarpeae, Phyteumateae i Wahlenbergieae.

Kolakovsky (1987, 1994) predlaže podelu na osnovu unutrašnje građe ploda, međutim njegova podela obuhvata samo zvončice sa područja Starog svega. Porodicu deli na 4 potporodice: **Prismatocarpoideae**, **Canarinoideae**, **Wahlenbergioideae** i **Campanuloideae**, i ukupno 22 tribusa.

Takhtajan (1980) je prvobitno široko definisao porodicu Campanulaceae u koju je pored potporodice **Campanuloideae** svrstavao i potporodice **Cyphioideae**, **Lobelioideae**, pa čak i **Pentaphragmatoideae** i **Sphenocleideae**. Međutim, kasnije Takhtajan (1997) uže definiše porodicu i deli je na 4 potporodice sa ukupno 18 tribusa: **Cyananthoideae**, **Ostrowskioideae**, **Canarinoideae** i **Campanuloideae**. Porodice Cyphiaceae, Lobeliaceae, Cyphocarpaceae, Nemacladaceae, Pentaphragmataceae i Sphenocleaceae je smatrao srodnim porodici Campanulaceae, iako ih je u prvobitnoj klasifikaciji tretirao kao potporodice. Njegova novija podela je bazirana pre svega na strukturi ploda, morfologiji polena, poziciji plodnika i prisustvu apendiksa između čašičnih zubaca (Takhtajan 1997). U poslednjoj klasifikaciji koju je dao, Takhtajan (2009) jedino Pentaphragmataceae i Sphenocleaceae ostavlja kao zasebne porodice, dok ostale porodice tretira kao potporodice unutar Campanulaceae, tako da ih ukupno izdvaja osam: **Campanuloideae**, **Canarinoideae**, **Cyananthoideae**, **Cyphioideae**, **Cyphocarpoideae**, **Lobelioideae**, **Nemacladoideae** i **Ostrowskioideae**.

Sve prethodno navedene klasifikacije su generalno bile korisne za florističke radove tokom XX veka kada je većina istraživanja bila regionalnog karaktera (Eddie i sar. 2003). Istraživanja porodice Campanulaceae su bila ograničena na manje grupe i geografski ograničena odnosno rađena su na manjim geografskim područjima, a sama porodica ima skoro kosmopolitsko rasprostranjenje. Usled toga nije bilo moguće odrediti koji karakteri definišu porodicu niti dati jedinstvenu klasifikaciju porodice (Eddie 1997).

**Tabela 1.** – Podela porodice Campanulaceae.

de Candolle (1830)	de Candolle (1839)	Schöland (1894)
podtribus: <b>Subtribus I</b> <b>Subtribus II</b>	tribus: <b>Campanuleae</b> <b>Wahlenbergiae</b> <b>Merciereae</b>	podporodica: <b>Lobelioideae</b> <b>Cyphioideae</b> <b>Campanuloideae</b> tribus: <b>Pentaphragmeae</b> <b>Sphenocleae</b> <b>Campanuleae</b> podtribus: <b>Campanulineae</b> <b>Platycodinae</b> <b>Wahlenberginae</b>
Fedorov (1952)	Kolakovsky (1987)	Tahtajan (2009)
podporodica: <b>Shenocleoideae</b> <b>Campanuloideae</b> tribus: <b>Campanuleae</b> <b>Edrajantheae</b> <b>Jasioneae</b> <b>Michauxieae</b> <b>Ostrowskieae</b> <b>Peracarpeae</b> <b>Phyteumateae</b> <b>Wahlenbergiae</b>	podporodica: <b>Campanuloideae</b> <b>Canarinoideae</b> <b>Prismatocarpoideae</b> <b>Wahlenbergioideae</b>	podporodica: <b>Campanuloideae</b> <b>Campanuloideae</b> <b>Canarinoideae</b> <b>Canarinoideae</b> <b>Cyananthoideae</b> <b>Cyphioideae</b> <b>Cyphocarpoideae</b> <b>Lobelioideae</b> <b>Nemacladoideae</b> <b>Ostrowskioideae</b>

Razlike između rodova su diskretne i bazirane na skupu karaktera koji se najbolje uočavaju na živim biljkama. Pored toga, trebalo bi imati u vidu da se pripadnici ove porodice odlikuju i značajnim stepenom fenotipske plastičnosti (Eddie i sar. 2003).

Morfologija polenovih zrna je još jedan od morfoloških karaktera koji je detaljnije proučavan unutar ove porodice. Avetisyan (1948, 1967, 1973, 1986) se prvi bavio morfologijom polena i na osnovu tipa otvaranja polena dao šematski prikaz evolucije polena u porodici Campanulaceae. U tropskim regionima tipičan je kolpatni i kolporatni tip polena, dok je u umerenim regionima poratni. Avetisyan-ova istraživanja su proširili još neki naučnici, pre svega Dunbar (1973, 1973a, 1973b, 1975, 1975a, 1981, 1984) i Dunbar i Wallentinus (1976), a zatim i Morin (1987), Nowicke i saradnici (1992) i Moris i Lammers (1997).

Karakteristi semena su bili slabo korišćeni u sistematici porodice Campanulaceae zato što se smatralo da nisu taksonomski bitni karakteri (Shetler i Morin 1986, Alçitepe 2010). Uglavnom su karakteri semena bili neki od dodatnih morfoloških karaktera u opisu vrsta ili u identifikacionim ključevima. Ne postoji sveobuhvatna studija morfologije semena za celu porodicu Camapnulaceae (Shetler i Morin 1986, Alçitepe 2010). Morfologija semena i to pre svega morfologija semenjače je istražena unutar pojedinih grupa ili rodova porodice Campanulaceae ili u okviru pojedinih geografskih regiona — 17 vrsta roda *Campanula* iz Evrope (Geslot 1980), vrste roda *Wahlenbergia* s.lat. iz južne Afrike i sa Madagaskara (Thulin 1975), Severna Amerika (Shetler i Morin 1986), Indija (Haridasan i Mukherjee 1988), vrste sekcije *Quinqueloculares* iz Turske (Alçitepe 2010).

Životne forme i obrasci rasta mogu biti taksonomski značajne karakteristike ukoliko su stabilni. Vegetativne karaktere koje su Shulkina i saradnici (2003) istraživali su karakteri mladica i njihovog načina rasta. Utvrdili su da postoje dva grupe zvončića odnosno dva evolucionarna pravca unutar porodice zvončića, koje verovatno reflektuju razlike nastale kod predačkih taksona usled naseljavanja različitih tipova staništa. Jedna grupa ima izdužene internoduse i epikotil, naspramne listove, simpodijalno grananje i sezonsku ritmičnost rasta, sa periodom dormancije. Druga grupa ima kraće internoduse i epikotil koji se ne vidi, spiralan lisni rapored, simpodijalno i monopodijalno grananje i kontinuirano rastu. Ova podela je dobro korelisana sa morfologijom polenskih zrna, grupama koje su dobijene molekularnim analizama (Eddie i sar. 2003) kao i klasifikacijom prema de Candolle-u (1830). Smatra se da bi u budućim istraživanjima više pažnje trebalo posvetiti i vegetativnim karakteristikama (Shulkina i sar. 2003).

Srodne vrste uglavnom imaju kvantitativne razlike morfoloških i anatomskih karaktera, ređe i kvalitativne razlike, jer nisu još dovoljno morfološki izdiferencirane. Stoga morfološki karakteri nisu dovoljni za razumevanje odnosa unutar taksonomski komplikovanih grupa i neophondo je uključiti i dodatna istraživanja kao što su molekularna, citološko-kariološka i biogeografska. Zahvaljujući molekularnim istraživanjima moguće je rekonstruisati filogenetska stabla i bolje razumeti evoluciju različitih taksona, a samim tim formirati adekvatniji i tačniji sistem klasifikacije.

Međutim, razumevanje filogenetičkih odnosa unutar porodice Campanulaceae otežano je time što ne postoji opšteprihvaćena klasifikacija porodice. Činjenica da ne postoji usaglašeno mišljenje po pitanju toga koje kombinacije morfoloških karaktera

definišu rodove, dovela je do toga da je pogodnije mnoge taksonne priključiti većim rodovima *Campanula*, *Asyneuma* ili *Wahlenbergia*, nego ih izdvojiti u zasebne rodove. Takođe, nisu uzimani u obzir drugi karakteri kao recimo citiloški i palinološki, koji bi možda dali drugačiju uvid u odvajanje rodova unutar porodice Campanulaceae (Eddie i sar. 2003).

Filogenetske studije porodice Campanulaceae su bazirane na različitim genetičkim markerima (Cosner 1993, Cosner i sar. 1994, Eddie 1997, Eddie i sar. 2003, Cosner 2004, Roquet i sar. 2008, Cellinese i sar. 2009, Haberle i sar. 2009, Roquet i sar. 2009, Mansion i sar. 2012, Crowl i sar. 2014). Ova filogenetska istraživanja porodice su obuhvatala različite taksonne: neke grupe zvončića nisu bile uključene u filogenetska istraživanja, a neke grupe zvončića su bile manje zastupljene. Uglavnom su taksoni iz Severne Amerike ili predstavnici sa Južne hemisfere manje bili zastupljeni u filogenijama čitave porodice, ali su oni zasebno istraživani (Prebble i sar. 2011, Wendling i sar. 2015).

Prva obimnija filogenetska studija porodice Campanulaceae s.str. urađena je od strane Eddie i saradnika (2003) na osnovu ITS (eng. "internal transcribed spacer") sekvenci jedarne ribozomalne DNK, u koju je uključeno 93 vrste iz 32 roda. Topologija filogenetskog stabla ukazuje na postojanje dve glavne grupe taksona (eng. "alliance"). Ove dve glavne grupe se podudaraju sa podelom porodice Campanulaceae prema tipu polena (Avetisyan 1967, Dunbar 1975, Dunbar i Wallentinus 1976) tako da su im na osnovu tipa polena i dodeljena imena (Eddie i sar. 2003): (1) kolpatno/kolporatna grupa i (2) poratna grupa.

**Kolpatno/kolporatna grupa** obuhvata rodove: *Campanumoea* Blume, *Canarina* L., *Codonopsis* Wall., *Cyananthus*, *Leptocodon* Lem. i *Platycodon* A. DC. (Eddie i sar. 2003) što potvrđuje koncept Thulin-a (1975) prema kome bi rodovi sa koplratnim ili kolporatnim polenom trebalo da se uključe u tribus Platycodoneae. Iako u radu Eddie-a i saradnika (2003) nije naglašeno, verovatno su Thulin-ov koncept (1975) kao i činjenica da se gore navedeni rodovi grupišu oko roda *Platycodon* razlog zbog kog se rodovi kolpatno/kolporatne grupe nazivaju platikodonoidnim. Kolpatno/kolporatna grupa je sestrinska monofiletska grupa ostatku porodice Campanulaceae (Eddie i sar. 2003), što su pokazala i kasnija istraživanja (Cosner i sar. 2004, Roquet i sar. 2009). Smatra se da je do odvajanja ove grupe došlo tokom kasnog oligocena i kasnog miocena, pre 37.4–23.5 miliona godina (Roquet i sar. 2009). Taksoni ove grupe su pretežno rasprostranjeni u tropskim i subtropskim predelima, od Japana, Koreje, reke Usuri, zapadnih Himalaja preko



jugoistočne Azije, do Filipina, Indonezije i Nove Gvineje. Jedini izuzetak je rod *Canarina* rasprostranjen u istočnoj Africi i Makaroneziji. Centar diverziteta platikodonoidne grupe je između istočnog dela Himalaja i jugozapadne Kine (Eddie i sar. 2003). Smatra se da su kolpatni rodovi tropskih regiona (npr. *Campanumoea*, *Canarina*, *Codonopsis*, *Cyananthus* i *Leptocodon*) najprimitivniji rodovi zvončica na osnovu karakteristika ploda i mehanizma njegovog otvaranja, morfologije cveta i ploda, diploidnog broja hromozoma i geografske distribucije (Eddie 1984). Ovo je jedina klada koja obuhvata taksone kod kojih je plod bobica (*Canarina*, *Campanumoea* i *Cyclocodon*) (Eddie i sar. 2003).

**Poratna grupa** je brojnija od kolpatno/kolporatne i obuhvata taksone koji su uglavnom rasprostranjeni u umerenim regionima. Podeljena je na dve glavne klade kampanuloidnu i valenbergioidnu (Eddie i sar. 2003) što je u skladu sa sa ranije definisanim tribusima – Campanulineae i Wahlenberginae de Candolle-ove klasifikacije (1830).

**Kampanuloidni rodovi** su rasprostranjeni pretežno na Severnoj hemisferi i grupišu se u dve klade – ***Campanula* s.str.** i ***Rapunculus*** (Eddie i sar. 2003). Dihotomija kampanuloida se uočava i u drugim filogenetskim studijama (Roquet i sar. 2008, Haberle i sar. 2009, Roquet i sar. 2009, Crowl i sar. 2014). Roquet i saradnici (2009) pretpostavljaju da su se ove dve klade razvile i evoluirale u istočnom Mediteranu, tj. *Rapunculus* klada u Anatoliji, a *Campanula* s. str. klada na Balkanskom poluostrvu. Ovi regioni se odlikuju velikim brojem taksona i visokim stepenom endemizma, što se može objasniti kompleksnom istorijom tokom kasnog neogena kad je orogenska aktivnost bila intezivna. Ponavljali su se događaji alopatričke diverzifikacije praćeni širenjem areala, a zatim izolacijom što je uslovalo formiranje endemita. Odigralo se i nekoliko nezavisnih migracija u Makaroneziju i Severnu Ameriku (Roquet i sar. 2009).

***Rapunculus* klada** osim pojedinih taksona iz roda *Campanula* obuhvata i rodove *Adenophora* Fisch., *Asyneuma* Griseb. & Schenk, *Campanulastrum* Small (*Campanula americana* L.), *Githopsis* Nutt., *Hanabusaya* Nakai, *Heterocodon* Nutt., *Legousia* Durand, *Petromarula* Vent. ex R. Hedw., *Physoplexis* Schur, *Phyteuma* L. i *Triodanis* Raf.. To je grupa koja je heterogena i na morfološkom i na citološkom nivou, ali se svi taksoni odlikuju nedostatkom apendiksa između čašičnih zubaca (Eddie i sar. 2003, Haberle i sar. 2009). Plodovi čahure se otvaraju medijalno ili apikalno. Postoji par izuzetaka sa čaurama koje se otvaraju bazalnim porama, kod rodova *Adenophora* i *Hanabusaya* i taksona roda *Campanula* iz sekcije *Heterophylla* (Witasek) Fed. (Eddie i sar. 2003).

Značajan diverzitet životnih formi, oblika cvetova, tipova nektarija, reproduktivnih sistema i broja hromozoma, kao i tipova staništa koje naseljavaju pripadnici *Rapunculus* klade ukazuju na visok stepen diverzifikacije sa snažnim uticajem prirodne selekcije na oblik i strukturu cveta i oprašivanje (Roquet i sar. 2008). Geografski je najšire rasprostranjena grupa u odnosu na druge grupe porodice Campanulaceae, a centar diverziteta je u mediteranskom regionu. Rana radijacija *Rapunculus* grupe širom severne hemisfere zajedno sa procesima Alpske orogneze i variranjem nivoa Mediteranskog mora može da bude objašnjenje značajnih razlika među podgrupama unutar ove velike heterogne grupe zvončica, i visokog stepena endemizam (Eddie i sar. 2003).

Iako ne formiraju monofiletsku grupu, sve severnoameričke vrste pripadaju ovoj kladi (Haberle i sar. 2009) osim vrste *Campanula chamissonis* sa Aleutskih ostrva koja pripada *Campanula* s.str. kladi (Eddie i sar. 2003, Wendling i sar. 2011). Wendling i saradnici (2011) pretpostavljaju da su vrste roda *Campanula* kolonizovale Severnu Ameriku pet puta preko Beringovog kopnenog mosta tj. severnog Pacifika i/ili severnog Atlantika tokom srednjeg i kasnog Tercijara i Kvartara.

***Campanula* s.str. klada** je rasprostranjena u Evroaziji i severnoj Africi (Haberle i sar. 2009). Ovoj kladi osim taksona iz roda *Campanula* pripadaju i rodovi: *Azorina* Feer, *Diosphaera* Feer, *Diosphaera* Feer, *Edraianthus* (A. DC.) A. DC., *Feeria* Buser, *Michauxia* L'Hér. i *Trachelium* L. Vrste koje su morfološki specifične i dobro okarakterisane izdvojene su u male ili monotipske rodove (npr. *Azorina*, *Diosphaera*, *Edraianthus*, *Feeria* i *Michauxia*) (Eddie i sar. 2003). Taksoni koji pripadaju ovoj kladi uglavnom imaju apendikse između čašičnih zubaca, a čahure se otvaraju bazalnim porama. Izuzetak su *Feeria angustifolia* (Schousb.) Buser i rod *Edraianthus* sa apikalnim otvaranjem čahura.

Rod *Edraianthus* je prvobitno bio pozicioniran unutar valenbergoidne grupe zbog apikalnog otvaranja plodova (de Candolle 1830, Schöland 1889, Takhtajan 1987). Fedorov (1957) je prvi ovaj rod prebacio u kampanuloidnu grupu i to u zaseban tribus Edraiantheae zbog morfološke specifičnosti ovog roda. Kolakovsky (1982, 1995) je na osnovu proučavanja unutrašnje građe plodova pokazao da se plodovi taksona iz rodova *Edraianthus* i *Campanula* otvaraju pomoću specijalnog tkiva - aksikorna. Isti je mehanizam otvaranja, ali je razlika u tome što kod roda *Campanula* aksikorn otvara bočne pore, a kod roda *Edraianthus* apikalne pore. Mehanizam otvaranja ploda *Edraianthus*-a se ustvari razlikuje od ostalih vrsta sa apikalnim otvaranjem čahura (Shulkina i sar. 2003). Cvast *Edraianthus*a je

apikalna i okružena braktejom (Lakušić 1973) tako da se semena bolje rasejavaju iz apikalnih otvora nego iz bočnih (Shukina i sar. 2003).

Sva do sad publikovana filogenetska stabla ukazuju na polifiliju ili parafiliju ove klade (Eddie i sar. 2003, Roquet i sar. 2008, Cellinese i sar. 2009, Roquet i sar. 2009, Park i sar. 2009, Borsch i sar. 2009). Predloženo je nekoliko rešenja kako bi se ustanovila monofilija roda *Campanula* (Roquet i sar. 2008), ukoliko ne postane opšteprihvaćeno da rodovi ne moraju da budu monofiletski što je jedna od najproblematičnijih tema taksonoma u poslednje vreme (Brummitt 2006). Prvo rešenje je da klade *Campanula* s.str. i *Rapunculus*, kao i prelazna grupa zajedno predstavljaju rod *Campanula*. Lako bi se razlikovali od valenbergoidnih i platikodonoidnih vrsta prema podcvetnom plodniku i lateralnom otvaranju ploda (izuzetak bi bio rod *Edraianthus*). Drugo rešenje je da samo klada *Campanula* s.str. predstavlja rod *Campanula*, a sve vrste van ove klade da se pregrupišu u druge rodove. Treće rešenje je da se cela porodica podeli na brojne manje rodove po uzoru na taksonomski tretman predložen od strane Kolakovsky-og (1994)(Roquet i sar. 2008), i da početna morfološka karakteristika za diferencijaciju bude način otvaranja čahura (Park i sar. 2006). Međutim, za drugi i treći predlog problem bi bilo formiranje ključa za razlikovanje rodova na osnovu morfologije (Roquet i sar. 2008).

**Valenbergoidni rodovi** su u filogenetskim studijama porodice Campanulaceae uglavnom predstavljeni sa malim brojem predstavnika. Eddie i saradnici (2003) su od valenbergoida u filogenetsku studiju uključili rodove *Craterocapsa* Hilliard & B.L. Burt, *Roella* L. i *Wahlenbergia* Roth. Relativno kasno je sprovedena prva obimnija filogenetska studija 51 taksona iz roda *Wahlenbergia* (Prebble i sar. 2011), koji je drugi najbrojniji rod unutar porodice Campanulaceae s.str. (Haberle i sar. 2009). Rod *Wahlenbergia* obuhvata 260 vrsta koje su pretežno rasprostranjene na Južnoj hemisferi (Haberle i sar. 2009). Sve filogenetske studije su pokazale da je rod *Wahlenbergia* polifiletskog porekla (Eddie i sar. 2003, Cellinese i sar. 2009, Haberle i sar. 2009, Roquet i sar. 2009, Crowl i sar. 2014). Evropska vrsta *Wahlenbergia hederacea* Rchb. je srodna sa kampanuloidnim rodom *Jasione* L. (Eddie i sar. 2003, Cellinese i sar. 2009, Haberle i sar. 2009, Prebble i sar. 2011, Crowl i sar. 2014), što je krajnje iznenađujuće, jer se ona smatrala tipičnom valenbergoidnom vrstom (Eddie i sar. 2003). Položaj *Jasione* i *Wahlenbergia hederacea* unutar porodice Campanulaceae ostao je do danas nerazrešen.

Roquet i saradnici (2009) smatraju da se razdvajanje valenbergioida i kampanuloida odigralo tokom srednjeg miocena, pre 16-16.7 miliona godina, i to u području zapadnog Mediterana i Anatolije. Prebble i saradnici (2011) smatraju da se razdvajanje odigralo mnogo ranije, pre 29.6 miliona godina, a da su se naknadno proširili iz južne Afrike u Australaziju pre 4.8 miliona godina. Širenje iz Australije na Novi Zeland se poklapa sa pravcima zapadnih vetrova i okeanskih struja (Prebble i sar. 2011). Izolacija vrsta na ostrvima Huan Fernandez, Novom Zelandu, Maskarenskim ostrvima, ostrvu Sveta Jelena i ostrvu Asension ukazuje na to da se rana radijacija roda odigrala tokom fragmentisanja Gondvane (Eddie 1984).

Postoje i manje klade, rodovi i taksoni koje Eddie i saradnici (2003) označavaju kao prelazni zato što se nisu pozicionirali unutar dve glavne klade odnosno nisu unutar kampanuloidne ni valenbergioidne klade. Prema različitim filogenetskim studijama uglavnom su isti rodovi i taksoni ispadali van ove dve glavne klade porodice Campanulaceae kao što su npr. rodovi *Jasione*, *Musschia* Dumort. i *Gadellia* Shulkina. Odnos tih rodova i taksona iz dve glavne klade ostaje nerazjašnjen i zahteva detaljnija istraživanja. Crowl i saradnici (2014) smatraju da su tokom kasnog eocena brzo divergirali rodovi *Jasione*, *Musschia* i *Gadellia*.

Rodovi *Musschia* i *Gadellia* su sestrinski rodovi (Borsch i sar. 2009). Međutim, na morfološkom nivou ova dva roda se dosta razlikuju, a i geografski su udaljeni. *Musschia* je rod koji je endemičan za Madeiru, dok je *Gadellia* monotipski rod endemičan za Kavkaz (Eddie i sar. 2003). Rod *Gadellia* je opisala Shulkina (1979) izdvajanjem vrste *Campanula lactiflora* (Shulkina 1979, Eddie i sar. 2003, Borsch i sar. 2009). Srodne vrste koje se sa ova dva roda grupišu u filogenetskim stablima su vrste iz sekcije *Pterophyllum* Damboldt *Campanula peregrina* L. (Eddie i sar. 2003, Cellinese i sar. 2009, Haberle i sar. 2009, Roquet i sar. 2009), *Campanula primulifolia* Brot. (Eddie i sar. 2003, Roquet i sar. 2008 i 2009) i *Campanula alata* Desf. Na morfološkom nivou ove tri vrste formiraju homogenu prirodnu grupu. Buduća istraživanja će verovatno pokazati da bi trebalo *Musschia*, *Gadellia* i *Campanula* sekcija *Pterophyllum* integrisati u monofiletsku grupu (Trias-Blasi i sar. 2011).

Rod *Jasione* spada u kampanuloide po Eddie-u i saradnicima (2003), iako bi prema apikalnom otvaranju plodova pre trebalo da bude klasifikovan u valenbergioide - tretman koji je prethodno de Candolle predložio uključivši rod *Jasione* u tribus Wahlenbergieae (de Candolle 1830), a Schöland (1889) u podtribus Wahlenberginae. Međutim, više morfoloških

sličnosti ima sa kampanuloidnim vrstama, kao što je obojen polen, slični režnjevi tučka kao kod roda *Adenophora* (Sales i sar. 2002) i tip cvasti kao kod kampanuloidnih roda *Phyteuma* i vrste *Campanula jacquinii* (Sieber) A.DC. (Haberle i sar. 2009). Takođe, to je rod koji je pretežno rasprostranjen u Mediteranu sa jednom centralnoevropskom vrstom (Lammers 2007), a Mediteran je centar diverziteta kampanuloidne grupe (Eddie i sar. 2003). Rod *Jasione* je monofiletskog porekla (Sales i sar. 2002). Međutim, položaj roda *Jasione* u odnosu na druge rodove i klade porodice Campanulaceae s.str. ostaje nerazjašnjen (Sales i sar. 2002, Borsch i sar. 2009). Prema Roquet-u i saradnicima (2008) taj rod je "out" grupa, dok prema Borsch-u i saradnicima (2009) spada u *Campanula* s.str. kladu. Najčešće se pozicionira u posebnoj kladi sa vrstom *Wahlenbergia hederacea* (Eddie i sar. 2003, Cellinese i sar. 2009, Haberle i sar. 2009, Prebble i sar. 2011, Roquet i sar. 2009, Crowl i sar. 2014).

Porodica Campanulaceae s.lat. je monofiletskog porekla (Eddie i sar. 2003, Shulkina i sar. 2003). U južnom delu Poljske su nađena fosilizovana semena iz perioda ranog srednjeg Miocena (pre oko 16 miliona godina). Semena pripadaju izumrloj vrsti, koju su nazvali *Campanula paleopyramidalis* s obzirom da imaju mrežastu teksturu sličnu teksturi semena recentne vrste *Campanula pyramidalis* L. (Lancucka-Srodoniowa 1977). Starost ovih semena poslužila je za kalibraciju pri rekonstrukciji vremenskih okvira evolucije porodice Campanulaceae ili roda *Campanula* s.lat. (Roquet i sar. 2009, Crowl i sar. 2014, Mansion i sar. 2012, Olesen i sar. 2012, Jones i sar. 2017)

Radi boljeg sagledavanja odnosa unutar porodice rađena su i kariološka istraživanja (Kovanda 1966, Gadella 1964). Trenutno postoje podaci o brojevima hromozoma za 415 taksona porodice Campanulaceae s. str.. Broj hromozma varira od  $n = 6-21$ ,  $23-30$ ,  $32$ ,  $34-36$ ,  $40$ ,  $45$ ,  $48$ ,  $51$  i  $52$  (Gadella 1966, Lammers 1992). Najzastupljeniji broj hromozoma koji je prisutan je  $n = 17$  i to u obliku diploida  $2n = 34$  kod 42%, a kod 13% u obliku tetraploida  $4n = 68$  i heksaploida  $6n = 102$  (Lammers 2007).

## 1.2. Rod *Campanula* L.

Rod *Campanula* je opisao Carl Linnaeus (1753: 163) u svojoj publikaciji "*Species Plantarum*", gde pored opisa roda daje i opise za 34 vrste roda *Campanula*. Međutim, u svojoj drugoj publikaciji "*Genera plantarum*" (1754: 77) Linnaeus je naznačio da su opisi preuzeti iz Tournefort-ove publikacije "*Éléments de botanique*" (Tournefort 1694). Kasnije je ustanovljeno da je Tournefort dao opis roda na osnovu primerka vrste *Campanula latifolia*, tako da je lektotip imena *C. latifolia* (LINN-HL 221-29) istovremeno određen i za tip roda (Hitchcock i Green 1930).

Vrste roda *Campanula* su jednogodišnje, dvogodišnje ili višegodišnje zeljaste biljke (Damboldt 1978, Lammers 2007), polužbunaste, (polu)uspravne, rozetaste ili jastučaste forme (Kovačić 2006). Listovi su celi, naizmenično raspoređeni, ređe naspramni, po ivici celi ili nazubljeni, bez zalistaka, sedeći ili sa peteljka (Obradović 1974, Kovačić 2006). Cvetovi su dvopolni, radijalno simetrični i skupljeni u grozdaste, metličaste, klasaste ili glavičaste terminalne cvasti ili su pojedinačni. Čašica ima pet čašičnih zubaca između kojih ponekad postoje nastavci (apendiksi). Krunica je plava ili ljubičasta, ređe blede žuta, građena od pet latica koje su delimično srasle bazalnim delom, dok su im gornji delovi slobodni i trouglastog do kopljastog oblika. Oblik krunice je zvonasta, levkast ili skoro cevast (Obradović 1974). Postoji velika varijabilnost u položaju cvetova i njihovom grupisanju, kao i u obliku i veličini krunice (Yeo 1993). Prašnika ima pet, nisu srasli, imaju trouglasto proširene baze filamenata koji formiraju kupolu iznad plodnika (Roquet i sar. 2008). Plodnik je podcvetan, tro- do petolokularan sa puno semenih zametaka. Stubić tučka je u gornjem delu dlakav, a žig na vrhu tučka je podeljen na tri do pet delova (Obradović 1974). Čahura se otvara bazalnim, medijalnim ili subapikalnim porama ili valvama. Semena su mnogobrojna i sitna (Lammers 2007). Razmnožavaju se i vegetativno (Ančev 2013). Većina predstavnika roda *Campanula* se odlikuje protandričnim cvetovima i sekundarnom prezentacijom polena (Antonelli 2008, Cosner i sar. 2004, Nyman 1992, Lammers 2007, Yeo 1993). Dok je cvet u fazi pupoljka antere formiraju cilindar oko nezrelog tučka. Antere obično sazrevaju i pucaju dok je pupoljak blago zatvoren ili pred otvaranje. Polen se lepi za dlake na gornjoj polovini tučka (Nymann 1992), a samim tim i na spoljašnji deo režnjeva žiga koji nisu receptivni za polen. Unutrašnja strana režnjeva žiga je receptivna za polen. Dok je cvet u fazi pupoljka unutrašnji delovi režnjeva žiga tučka su priljubljeni jedan uz drugi (Yeo 1993) čime su zaštićeni od samooprašivanja prilikom pucanja antera. Blago izduživanje donjih delova tučka potpomaže skupljanje polena na dlakama na stubu tučka

(Nyman 1992, Yeo 1993, Gustafsson i Bremer 1995). Dlake se nazivaju polen-sakupljajuće dlake (eng. "pollen collecting hairs"). Sa otvaranjem cveta antere uvenu i udalje se od tučka (Nymann 1992), a na vrhu tučka se otvara žig koji ima režnjeva koliko i oplodnih listića plodnika (Lammers 2007). Dlake se uvraćaju ka unutra i polen otpada sa tučka i na taj način se sprečava samooprašivanje (Shetler 1979). Cvetovi su entomofilni. Najčešći oprašivači su solitarne pčele i to pre svega iz porodica Andrenidae i Megachilidae, dok su na većim nadmorskim visinama češći oprašivači bumbari i pčele iz porodice Melittidae (Blionis i Vokou 2001).

Rod *Campanula* je najbrojniji rod porodice Campanulaceae (Shulkina i sar. 2003, Park i sar. 2006, Roquet i sar. 2008). Procenjuje se da obuhvata između 300 i 450 vrsta (Kovačić 2004), koje su rasprostranjenije od Arktika i umerene zone severne hemisfere, na jug do istočne Afrike, južne Azije i severnog Meksika (Lammers 2007 i 2007a). Nastanjuju različite tipove staništa: šume, livade, pustinje, klifove, tresetišta, ali pre svega stepska i planinska staništa (Fedorov 1957, Kovačić 2004, Roquet i sar. 2008). Mnogi taksoni su orografski, edafski i mikroklimatski visoko specijalizovani (Kovačić 2004).

Najveći diverzitet ovog roda je u jugozapadnoj Aziji i Evropi, dok je u Severnoj Americi i Africi značajno manji (Jones i sar. 2017). Centar diverziteta ovog roda je Mediteran sa oko 250 vrsta (Geslot 1984), pri čemu se najveći broj endemita javlja u području istočnog Mediterana (Phitos 1964 i 1965), u okolojadranskom području i Balkanskom poluostrvu (Kovačić 2004), kao i na Kavkazu (Gagnidze 2005). Prema Flori Evrope za Balkansko poluostrvo je zabeleženo 93 vrste i podvrste roda *Campanula* od čega su 63 endemični taksoni (Fedorov i Kovanda 1976). Rod *Campanula* je jedan od najznačajnijih rodova koji doprinose florističkom diverzitetu Holarktika (Jones i sar. 2017).

Zbog vrlo varijabilnih morfoloških karaktera taksona iz roda *Campanula* nedovoljno su jasno definisane morfološke granice između taksona. Takođe, postoji veliki broj opisanih vrsta infraspecijskih taksona (podvrsta, varijeteta, podvarijeteta, formi i podformi). Prvi klasifikacioni sistemi roda su uglavnom bili geografski ograničeni i bazirani na nekoliko morfoloških karaktera (Kovačić 2004, Roquet i sar. 2008). Mnogi autori su pokušali da formiraju opšteprihvaćen klasifikacioni sistem roda *Campanula* (de Candolle 1830, Boissier 1875, Fiori 1927, Fedorov 1957, Gadella 1964, Podlech 1965, Damboldt 1978, Kovanda 1970, 1977, Geslot 1984, Kolakovsky 1992), ali je to dovelo samo do još veće konfuzije.

Kao i u slučaju porodice Campanulaceae, i za rod *Campanula* važi da od de Candolle-ove monografije (De Candolle 1830) nije bilo taksonomske studije koja je obuhvatila ceo rod. De Candolle (1830) je podelio rod *Campanula* na dve velike sekcije pri čemu je pri odabiru kriterijuma za klasifikovanje najveći značaj pridavao prisustvu ili odsustvu apendiksa između čašičnih zubaca. Sekcija **Medium** (A. DC.) Boiss. se odlikuje prisustvom apendiksa, dok sekcija **Eucodon** nema apendikse.

Boissier (1875) deli rod na dve sekcije i to na osnovu načina otvaranja ploda kao i položaju otvora. Sekcija **Rapunculus** Boiss. se odlikuje bočnim porama, pukotinama i zaliscima koji su postavljene pri vrhu, a retko na sredini. Sekcija **Medium** se odlikuje bazalnim porama ili valvama i obuhvata podsekcije **Quinqueloculares** (pet žigova i petooki plodnik) i **Triloculares** (tri žiga i trooki plodnik). Klasifikacije koje su date u Flori SSSR-a (Fedorov 1957), Flori Evrope (Fedorov i Kovanda 1976) i Flori Turske (Damboldt 1976; 1978) se baziraju na Boissier-ovoj (1875) klasifikaciji. Iako je Fedorov (1957) načelno prihvatio Boissier-ovu podelu, njegov klasifikacioni sistem se razlikuje u tome što je sekcije dalje podelio na veliki broj subsekcija i serija. Lammers (2007a) smatra da je najbolji klasifikacioni sistem koji je predložen od strane Damboldt-a (1976, 1978) u Flori Turske. Prema toj klasifikaciji rod *Campanula* je podeljen na 6 podrodova, a oni su dalje podeljeni na sekcije (tabela 2).

U florama se sledi i klasifikacija prema Nyman-u (1879) iz "*Conspectus Florae Europaeae 2*". Nyman (1879) je rod podelio na tri grupe bez definisanja ranga: **Media**, **Campanulastra** i **Rapunculi** koje odgovaraju Boissier-ovim subsekcijama **Quinqueloculares** i **Triloculares** i sekciji **Rapunculus** iz "*Flora Orientalis 3*" (1875). Nyman-ova klasifikacija je značajna jer obuhvata evropske vrste koje nisu uključene u Boissier-ovu klasifikaciju (Gadella 1964).

Gadella (1964) je predložio klasifikacioni sistem baziran na više morfoloških karakterata u kombinaciji sa citološkim karakteristikama (broj hromozoma, veličina genoma i veličina hromozoma). Prema ovom klasifikacionom sistemu rod *Campanula* je podeljen na sedam grupa. Međutim, taj sistem ne obuhvata sve vrste, jer samo za 40–50% vrsta postoje i citološki podaci.



Tabela 2. – Podela roda *Campanula*.

De Candolle (1830)	Boissier (1875)	
sekcija: <i>Medium</i> <i>Eucodon</i>	sekcija: <i>Rapunculus</i> <i>Medium</i> podsekcija: <i>Quinqueloculares</i> <i>Triloculares</i>	
Fedorov (1956)	Fedorov & Kovanda (1976)	Damboldt (1978)
sekcija: <i>Medium</i> podsekcija: <i>Annuae</i> <i>Cordifoliae</i> <i>Dasystigma</i> <i>Dictyocalyx</i> <i>Eucodon</i> <i>Heterophylla</i> <i>Hypopolion</i> <i>Involucratae</i> <i>Latilimbus</i> <i>Oreocodon</i> <i>Phasidianthe</i> <i>Quinqueloculares</i> <i>Rupestres</i> <i>Scapiflorae</i> <i>Spinulosae</i> <i>Symphyandriformes</i> <i>Trigonophyllon</i> <i>Triloculares</i> <i>Tulipella</i> sekcija: <i>Rapunculus</i> podsekcija: <i>Campanulastrum</i> <i>Melanocalyx</i> <i>Odontocalyx</i> <i>Rotula</i>	sekcija: <i>Campanula</i> <i>Rapunculus</i>	podrod: <i>Campanula</i> sekcija: <i>Dictyocalyx</i> <i>Elatae</i> <i>Involucratae</i> <i>Latilimbus</i> <i>Platysperma</i> <i>Quinqueloculares</i> <i>Rupestres</i> <i>Saxicolae</i> <i>Scapiflorae</i> <i>Sibiricae</i> <i>Spicatae</i> <i>Symphyandriformes</i> <i>Tracheliopsis</i> podrod: <i>Brachycodonia</i> <i>Megalocalyx</i> <i>Roucela</i> <i>Sicyodon</i> <i>Rapunculus</i> sekcija: <i>Alaria</i> <i>Pterophyllum</i> <i>Rapunculus</i>

Dodatni problemi su nastali segregacijom morfološki specifičnih "graničnih" vrsta u zasebne, uglavnom monotipske rodove (npr. *C. zoyssii* Wulf. = rod *Favratia* Feer, *C. vidalii* Wats. = rod *Azorina*, *C. macrostyla* Boiss. et Heldr. = rod *Sicyocodon* (Feer) Damboldt (Feer 1890); *C. americana* L. = rod *Campanulastrum* (Small 1903); *C. erinus* L. i *C. drabafolia* Sibth. et Sm. = *Roucela* (Dumortier 1822)).

Veliki broj filogenetskih studija je pokazalo da je rod *Campanula* polifiletskog ili parafiletskog porekla (Eddie i sar. 2003, Park i sar. 2006, Cellinese i sar. 2009, Haberle i sar. 2009, Roquet i sar. 2008, Roquet i sar. 2009, Borsch i sar. 2009, Mansion i sar. 2012).

Poslednje tri decenije se često rade parcijalna istraživanja roda *Campanula*, odnosno istražuju se manje grupe srodnih taksona, kao što su agregati i kompleksi, koji su morfološki, citološki, kariološki i biogeografski dobro definisani (Kovanda i Ančev, 1989, Runemark i Phitos 1996, Nikolov 2005, Kovačić 2006, Cupido i sar. 2011, Cano-Maqueda i Talavera 2011, Lakušić i sar. 2013, Škondrić 2014, Škondrić i sar. 2014), a i na filogenetskim stablima obično formiraju statistički dobro podržane monofiletske klade. Pri tome se takve grupe podvrgavaju multidisciplinarnim analizama (Eddie i sar. 2003), i poredе tradicionalne sisteme klasifikacije sa rezultatima molekularnih i statističkih analiza. To je omogućilo razrešavanje taksonomskih problema između evolucijski srodnih i geografsko bliskih grupa i taksona (Kovačić 2004), a dovelo je i do toga da je nekim taksonima promenjen taksonomski status ili su prebačeni u drugi rod ili vrstu (Lakušić i Conti 2004, Stefanović i sar. 2009, Škondrić i sar. 2004, Frajman i Schneeweiss 2009, Ronikier i Zalewska-Galosz 2014). Iako su sprovedena mnoga sistematska istraživanja, danas i dalje ne postoji jedna opšteprihvaćena i zadovoljavajuća klasifikacija roda (Kovačić 2004, Lammers 2007a).

Balkansko poluostrvo i okolojadransko područje se odlikuje velikim diverzitetom roda *Campanula*. Na Balkanskom poluostrvu predstavnici ovog roda rastu na različitim staništima, od obala mora do vrhova najviših planina (Kovačić 2004). Pretpostavlja se da na Balkanskom poluostrvu ima značajan broj kriptičnih taksona koji su zbog svoje morfološke sličnosti identifikovani kao jedna vrsta (npr. *C. austroadriatica* D.Lakušić & Kovačić identifikovana kao *C. pyramidalis* (Lakušić i sar. 2013)). Takođe, postoje i zapostavljeni taksoni koji su prethodno bili tretirani kao sinonimi prihvaćenih taksona, ali su reafirmisani posle detaljnog istraživanja (*C. cichoracea* Smith tretirana kao *C. lingulata* Waldst. & Kit. (Škondrić i sar. 2014) i *C. orbelica* Pančić tretirana kao *C. alpina* Jacq. (Ronikier i Zalewska-

Galosz, 2014)). Takođe, uprkos viševjekovnim istraživanjima Balkanskog poluostrva i dalje se pronalaze i opisuju nove vrste i podvrste unutar roda *Campanula* (Bogdanović i sar. 2014a, Bogdanović i sar. 2014b, Bogdanović i sar. 2015). Sve ovo ukazuje na to da rod *Campanula* na Balkanskom poluostrvu još uvek nije proučen na zadovoljavajući način.

### 1.3. Izofiloidni zvončići

Izofiloidni zvončići (eng. "isophylloid") (Eddie i sar. 2003, Eddie i Kovačić 2004) predstavljaju grupu zvončića koji su zbog svoje morfološke specifičnosti izdvojeni iz podsekcije *Isophylla* Damboldt (1965a). Podsekcija *Isophylla* obuhvata jednakolisne odnosno izofilne zvončiće, koji se odlikuju bubrežastim do srcastim donjim listovima kao i listovima stabla, jasno izraženim lisnim drškama, uspravnim čahurama sa bazalnim porama, okruglastim do jajastim semenima sa usko grebenastom semenjačom, dok apendiksi između čašičnih zubaca nisu prisutni (Damboldt 1965a). Ova podsekcija predstavlja grupu reliktnih, tercijarnih šizo-endemita koji su pretežno rasprostranjeni u submediteranskoj zoni planina jadranskog priobalja (Kovačić i Nikolić 2006). Damboldt (1965a) je izofilne zvončiće tretirao kao paralelnu razvojnu liniju sa većom i rasprostranjenijom grupom zvončića, koji su označeni kao heterofilni zvončići. Heterofilni zvončići pripadaju sekciji *Heterophylla* (Witasek) Tzvelev (podsekcija *Heterophylla* (Witasek) Fed. prema Fedorov-u 1957) unutar koje se posebno ističe kompleks *Rotundifolia* sensu Kovanda (1970). Osnovna razlika između te dve razvojne linije je nepostojanje odnosno postojanje heterofilije. Istraživanja su pokazala da značajne razlike postoje i u građi cvetova (Kovačić 2006).

Izofiloidni zvončići morfološki predstavljaju prelaznu grupu između izofilnih i heterofilnih zvončića (Kovačić 2006). Morfološke karakteristike koje izofiloidni zvončići dele sa izofilnim su koturasta krunica (izuzetak je vrsta *Campanula tommasiniana* W. D. J. Koch), uspravne čahure i trouglasti do duguljasto jajasti čašični zupci, kao i slična distribucija, fenologija, ekologija i broj hromozoma ( $n = 34$ ). Sa heterofilnim vrstama dele morfološke karaktere kao što su heterofilija i postojanje sterilnih bočnih izdanaka. Heterofilija je kod izofiloidnih vrsta uglavnom previđena, jer se donji listovi obično sasuse pre perioda cvetanja (Kovačić 2006, Kovačić i Nikolić 2006).

Grupi izofiloidnih zvončića pripada kompleks *Campanula pyramidalis* (Eddie i sar. 2003). Pored ovog kompleksa, "jezgro" izofiloidnih zvončića čine predstavnici *C. waldsteiniana* agregata (Park i sar. 2006, Kovačić 2006, Liber i sar. 2008, Mansion i sar. 2012).

*Campanula waldsteiniana* agregat obuhvata dve vrste, *C. tommasiniana* Koch ex F.W.Schultz (stenoendemit planine Učka) i *C. waldsteiniana* Roem. & Schult (endemit velebitskog masiva)(Geslot 1984). *Campanula tommasiniana* ima usko levkast oblik krunice, dok se *C. waldsteiniana* odlikuje široko zvonastom krunicom. Bez obzira na izražene morfološke razlike u obliku krunice, uvek se smatralo da su srodne što je i potvrđeno filogenetskim studijama (Park i sar. 2006, Mansion i sar. 2012). U prilog tome ide i činjenica da se ukrštanjem ove dve vrste formiraju fertilni hibridi (Damboldt 1965). *Campanula waldsteiniana* agregat je izdvojen iz grupe *Isophylla*, jer se odlikuje jasnom heterofilijom, izraženom teksturom semenjače i prezimljavanjem u obliku prizemnih lisnih pupoljaka kao pripadnici podsekcije *Heterophylla*, a ne "zimskih" listova kao pripadnici grupe *Isophylla* (Kovačić 2006).

Izofiloidna grupa zvončica predstavlja taksonomski i evoluciono nekonzistentnu grupu taksona, tako da je definisanje okvira grupe problematično (Park i sar. 2006, Kovačić i Liber 2008). Prema različitim filogenetskim istraživanjima još neke vrste su se pozicionirale unutar klade sa kompleksom *C. pyramidalis* i *C. waldsteiniana* agregatom. Na prvom mestu su to reliktno vrste, koje nemaju bliskih srodnika: karpatski paleoendemit *C. carpatica* Jacq. (Eddie i sar. 2003, Kovačić 2006, Roquet i sar 2008, Liber i sar. 2008, Borsch i sar. 2009, Haberle i sar. 2009, Crowl i sar. 2014, Mansion i sar. 2012), endemit italijanskih Dolomita *C. morettiana* Rchb. (Park i sar. 2006, Mansion i sar. 2012), i insubrijska vrsta *C. raineri* Perpentini (Park i sar. 2006, Mansion i sar. 2012). Vrste čija je srodnost sa "jezgrom" izofiloidnih zvončica diskutabilna su *C. zoyzii* Wulfen (Park i sar. 2006, Kovačić i Nikolić 2006), *C. serrata* (Kit.) Hendrych (Mansion i sar. 2012), *C. pulla* L. (Park i sar. 2006, Mansion i sar. 2012), pa čak i tipična izofilna vrsta *C. isophylla* Moretti (Kovačić 2006).

Na morfološkom nivou izofiloidne vrste imaju različito pozicioniran otvor ploda. Tako da, ukoliko se prati široko prihvaćena klasifikacija prema Boissier-u (1875), gde se izdvajaju sekcija *Rapunculus* sa vršnim porama i sekcija *Campanula* sa bazalnim porama, izofiloidne vrste pripadaju različitim sekcijama (Park i sar. 2006). Prema klasifikaciji Boissier-a (1875) vrste *C. raineri*, *C. carpatica*, *C. zoyzii* pripadaju sekciji *Rapunculus*, a ostale izofiloidne vrste pripadaju *Campanula* sekciji. Unutar *Campanula* sekcije su pozicionirani i heterofilni zvončići odnosno podsekcija *Heterophylla* (Fedorov 1957). Takođe, "jezgro" izofiloidnih zvončica formira monofiletsku kladu sa podgrupom heterofilnih zvončica. Zbog toga je možda "heterofiloidni" adekvatniji naziv za ovu grupu zvončica (Kovačić 2006).

Veza izofiloidnih zvončića sa drugim zvončićima ostaje do danas nedovoljno razjašnjena (Kovačić 2006, Park i sar. 2006).

#### 1.4. Kompleks vrsta *Campanula pyramidalis*

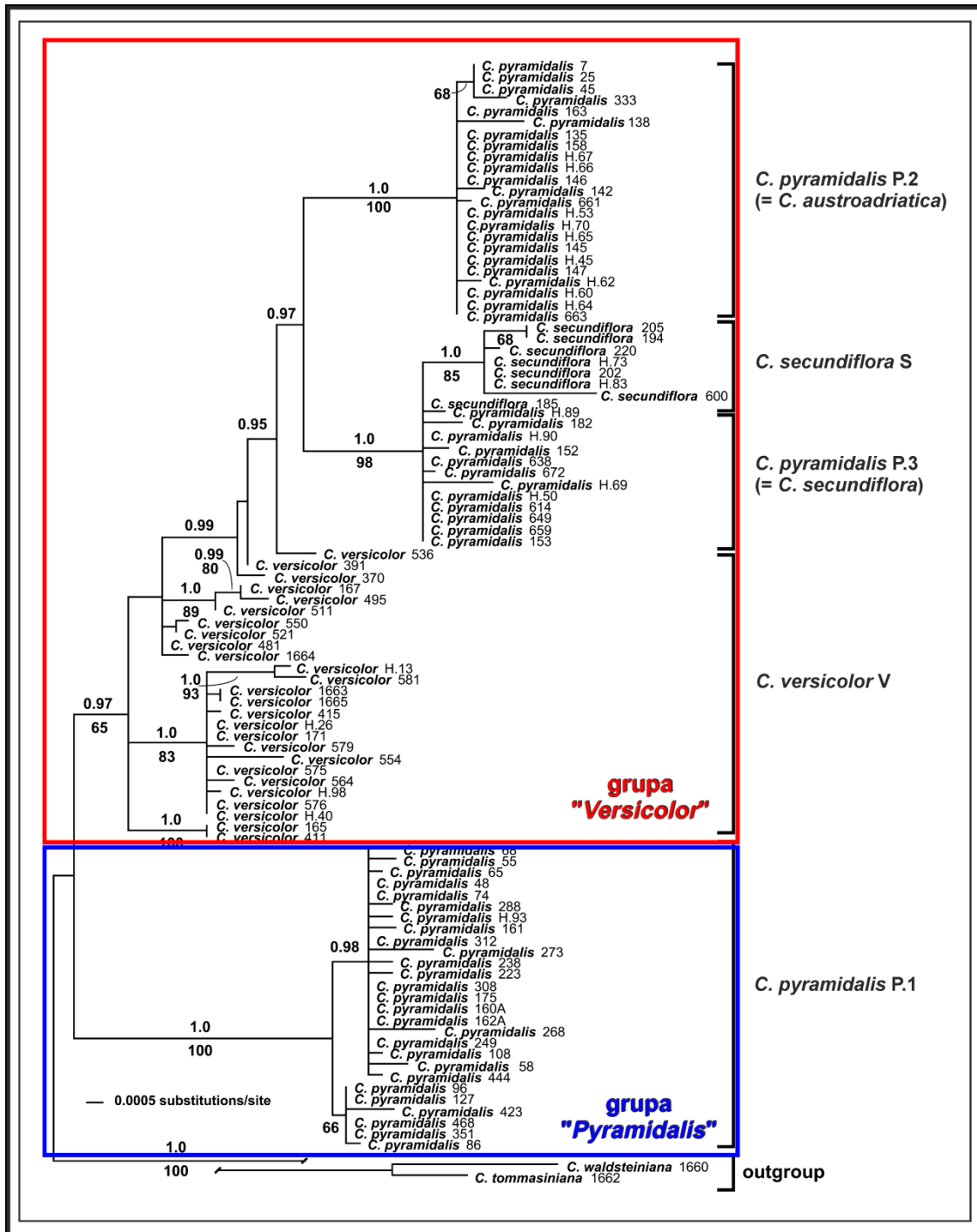
Kompleks *Campanula pyramidalis* (Lakušić i sar. 2013) je prvobitno bio definisan kao *Pyramidalis* agregat (Geslot 1984), a nešto kasnije kao subsekcija *Pyramidalis* (Kolakovosky 1992). Ovaj kompleks obuhvata tri opšteprihvaćene vrste: *C. pyramidalis* L. (1753: 164), *C. secundiflora* Vis. & Pančić (1862: 20) i *C. versicolor* Andrews (1804: 396) (Fedorov i Kovanda 1976, Geslot 1984, Lakušić i sar. 2013), koje su blisko srodne i morfološki slične (Lakušić i sar. 2013). Međutim, nedavna istraživanja, koja su bazirana kako na klasičnim morfološkim i fitogeografskim, tako i na savremenim molekularnim analizama, su ukazala na postojanje još jedne vrste unutar kompleksa, koja je opisana pod imenom *Campanula austroadriatica* D.Lakušić & Kovačić (u Lakušić i sar. 2013: 519)

Areal kompleksa se proteže od Tršćanskog zaliva (Italija) na severo-zapadu do južne Grčke, a na istoku do planine Konjevaska u jugozapadnoj Bugarskoj. Jedan mali deo areala se nalazi u submediteransko-mediteranskom području južnog dela Apeninskog poluostrva odnosno u regionima Apulija i Bazilikata (Lakušić i sar. 2013). Najjužniji lokalitet se nalazi na ostrvu Kitera (Strid i Tan 1966, Yannitsaros 2004) između Peloponeza i Krita.

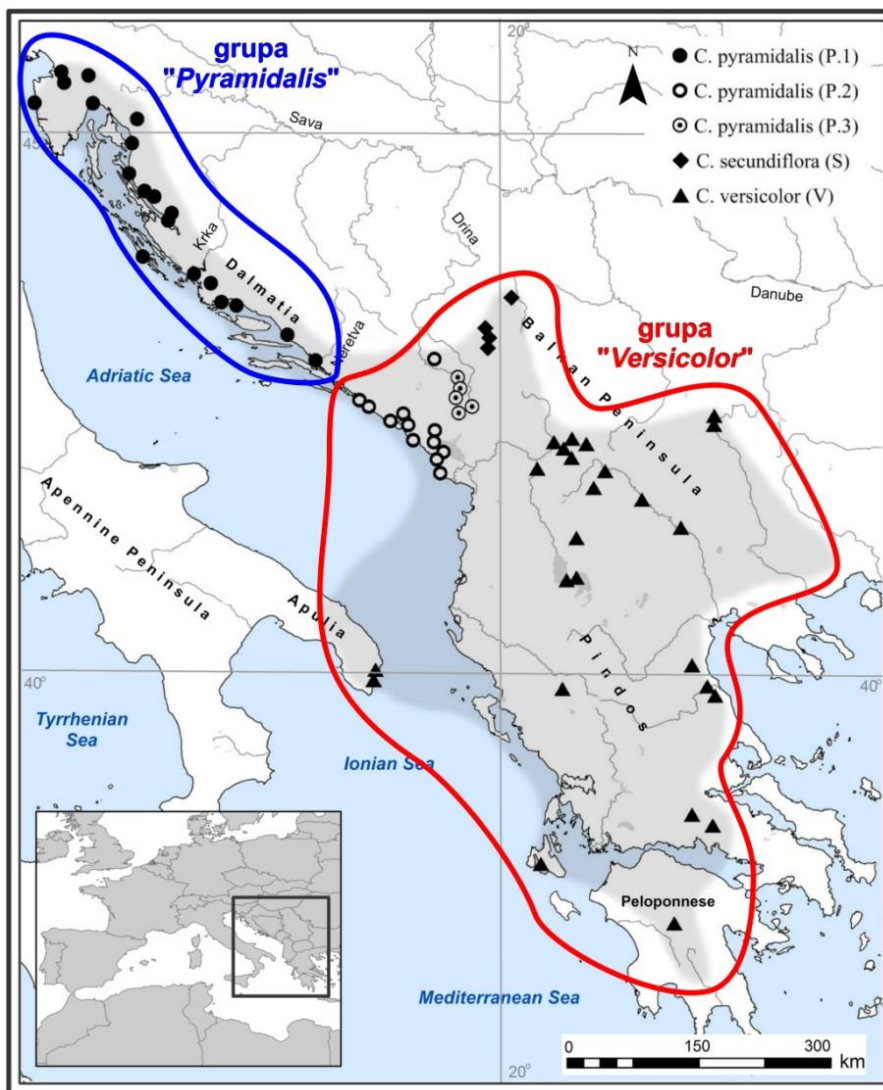
Vrste ovog kompleksa se odlikuju pre svega slabo izraženom heterofilijom listova, koja se ogleda u tome da listovi idući od baze ka vrhu stabljike imaju sve kraću lisnu dršku, dok baza lista postepeno prelazi iz srcaste u klinastu. To su dvo- do višegodišnje bijke, sa jakim, zadebljalim rizomom, uspravnim do lučno savijenim ustajućim stabljikama visine od 40 do 200 cm, sitno nazubljenim listovima, metličastim cvastima i sa ljubičastom zvonasto-zvezdastom krunicom usečenom do 2/3 na pet klinasto-trouglastih latica.

Kompleks *C. pyramidalis* je monofiletskog porekla (Park i sar. 2006, Liber i sar. 2008). Filogenetske studije i porodice i roda zvončića su iz kompleksa *C. pyramidalis* uglavnom uključivale samo vrstu *C. pyramidalis* (Eddie i sar. 2003, Haberle i sar. 2009, Roquet i sar. 2008, 2009), ređe dve vrste *C. pyramidalis* i *C. versicolor* (Borsch i sar. 2009, Mansion i sar. 2012, Crowl i sar. 2014) ili samo *C. versicolor* (Jones i sar. 207).

Lakušić i saradnici (2013) su prvi sproveli detaljnu filogenetsku studiju kompleksa *Campanula pyramidalis*, baziranu na sekvencama tri nekodirajuća hloroplastna regiona (*psbA-trnH*, *psbZ-trnfM* i *trnG-trnS*) kao i na ITS sekvencama jedarne ribozomalne DNK. Rezultati su pokazali da na molekularnom nivou unutar ovog kompleksa postoje četiri razvojne linije odnosno filogenetske klade, koje se delimično podudaraju sa opšteprihvaćenim taksonomskim konceptom ovog kompleksa (Fedorov i Kovanda 1976, Geslot 1984, Lammers 2007). *Campanula pyramidalis* u širem smislu predstavlja polifiletsku grupu, koja obuhvata tri razvojne linije (slika 2). Jedna razvojna linija (**P.1**) predstavlja tipičnu vrstu *C. pyramidalis*, koja je rasprostranjena duž severne i centralno-istočne jadranske obale do kanjona i delte reke Neretve (slika 3). Druga razvojna linija (**P.2**) je opisana kao nova vrsta *C. austroadriatica*, koja je rasprostranjena od kanjona Neretve duž južne jadranske obale do severozapadne Albanije. Populacije vrste *C. austroadriatica* su u Crnoj Gori tradicionalno bile identifikovane kao *C. pyramidalis* od strane mnogih istraživača flore Balkanskog poluostrva (npr. Rohlena 1942), a postoje i mnogi herbarski primerci koji to potvrđuju. Retko je identifikovana kao *C. versicolor* (Černjavski i sar. 1949). Treća razvojna linija (**S+P.3**) je ostala nerazjašnjena i ona obuhvata populacije vrste *C. secundiflora* (**S**) iz jugozapadne Srbije kao i populacije iz kontinentalnog dela Crne Gore (**P.3**), koje su takođe tradicionalno bile identifikovane kao *C. pyramidalis* (npr. Rohlena 1942) i postoje i herbarski primerci iz ovog područja Crne Gore koji to potvrđuju. Vrsti *C. versicolor* odgovara četvrta razvojna linija (**V**)(slika 2).



Slika 2. – "Majority-rule" konsenzus stablo na osnovu kombinovanih podataka tri nekodirajuća hloroplastna regiona (*psbA-trnH*, *psbZ-trnM* i *trnG-trnS*) i ITS sekvencama jedarne ribozomalne DNK (preuzeto iz Lakušić i sar. 2013: figura 4; modifikovano).



**Slika 3.** – Distribucija razvojnih linija kompleksa *C. pyramidalis* (preuzeto iz Lakušić i sar. 2013: figura 1; modifikovano)

Iako su vrste ovog kompleksa na morfološkom nivou jako slične, ipak mogu da se razlikuju dve grupe vrsta: grupa "*Pyramidalis*" i grupa "*Versicolor*". Ove dve grupe su i na molekularnom nivou dobro izdiferencirane (slika 2).

Grupa "*Pyramidalis*" obuhvata tipičnu vrstu *Campanula pyramidalis* Linnaeus (1753: 164) — lektotip (D. Lakušić & S. Bogdanović određen u Lakušić i sar. 2013: 517)(LINN 221.12). *Campanula pyramidalis* se odlikuje specifičnim habitusom i morfološki se lako razlikuje od ostalih vrsta kompleksa. Karakteriše se jednom snažnom, uspravnom, uskom cvetnom stabljikom visine do 200 cm, velikim brojem cvetova, vertikalnim rizomom i kratkim, trouglastim čašičnim zupcima, koji su obično povijeni unazad. Rasprostranjena je



uglavnom u mediteranskoj, ređe submediteranskoj zoni severne i centralno-istočne jadranske obale do doline i delte reke Neretve (slika 3). Ova vrsta se odlikuje i dvogodišnjim životnim ciklusom i monokarpijom (Lakušić i sar. 2013). *Campanula pyramidalis* je poznata pod nazivom "Chimney bell-flower" (eng.). To je jedna od najstarijih dokumentovanih hortikulturnih biljaka (Parkinson 1692, Pignatti 1982). Danas je naturalizovana u Velikoj Britaniji, na Kanalskim ostrvima (ostrvo Gernzi = eng. Guernsey), u Francuskoj i severnoj Italiji na zidovima i starim istorijskim zgradama (Pignatti 1982, Gelsot 1984). U severoistočnu Italiju je verovatno unešena kao ukrasna biljka tokom srednjeg veka. Pretpostavlja se i da je više puta unešena sa istarskim kamenom, koji se koristio za izgradnju venecijanskih palata (Pignatti 1982). Na osnovu literaturinih podataka i pregledanjem herbarskih primeraka utvrđeno je da su populacije južnije od doline i delte reke Neretve bile identifikovane kao *C. pyramidalis* (Rohlena 1942) ili kao *C. versicolor* (Černjavski, Grebenščikov i Pavlović 1949). Kasnijim istraživanjima je pokazano da su one i na molekularnom (Lakušić i sar. 2013) i na morfološkom nivou (Janković i Lakušić 2011) zasebna grupa populacija, koja je opisana kao nova vrsta *C. austroadriatica* (Lakušić i sar. 2013).

Grupa "**Versicolor**" obuhvata ostale vrste kompleksa – *C. austroadriatica*, *C. secundiflora* i *C. versicolor*. Ova grupa se karakteriše jednom ili više visećih, povijenih ili ustajućih nerazgranatih cvetnih stabljika visine do 150 cm, zadebljalim, odrvenjenim razgranatim rizomom i dugačkim klinastim ili usko-trouglastim čašičnim zupcima. Ima širi areal od grupe "*Pyramidalis*", koji se proteže u centralnom i južnom delu Balkanskog poluostrva kao i u jugoističnom delu Apeninskog poluostrva. Takođe, veći je i raspon nadmorskih visina, od par metara do oko 1500 m, na kojima se mogu naći populacije ove grupe. Rasprostranjena je ne samo u mediteranskoj zoni, već i dublje u kontinentu.

***Campanula austroadriatica*** je nedavno izdvojena i novoopisana vrsta, iz tradicionalno široko shvaćene vrste *C. pyramidalis*. *Campanula austroadriatica* se odlikuje brojnim cvetnim stabljikama koje polaze sa debelog, krtog, odrvenjenog rizoma, kao i užim i dužim čašičnim zupcima ( 3.5 – 5 – 9 (–14) mm), dok se tipična *C. pyramidalis* odlikuje jednom cvetnom stabljikom, vertikalnim rizomom i troglastim, kraćim čašičnim zupcima (( 1.9 – 3 – 5 (– 9) mm). Delta i dolina reke Neretve predstavlja diskretnu geografsku granicu između areala tipične *C. pyramidalis* i *C. austroadriatica*. Međutim, nije dovoljno istraženo gde je granica između populacija *C. austroadriatica* i populacija iz kontinentalnog

dela Crne Gore, koje pripadaju zasebnoj filogenetskoj razvojnoj liniji (P.3). Na osnovu trenutnih podataka severna granica *C. austroadriatica* se proteže duž linije Plužine-Šavnik-Nikšić-Podgorica-Ulcinj (Lakušić i sar. 2013).

***Campanula secundiflora*** je vrsta koja je dugo vremena bila poznata samo sa klasičnog nalazišta u klisuri reke Panjice između Arilja i Ivanjice (Stevanović 1981), blizu sela Dobrače. Ovu vrstu je otkrio Josif Pančić, koji ju je opisao uz pomoć italijanskog botaničara Roberta Vizijanija (Visiani i Pančić 1862). U jugozapadnoj Srbiji je prisutna na planinama Jadovnik, Ozren i Kamena Gora, u kanjonu Mileševke, u kanjonu Lima između Brodareva i Bijelog Polja (Lazarević i sar. 2013), u kanjonu Mrčkovačke reke blizu Brodareva (herbarijumski podatak: Niketić, M. 23.08.2011 BEOU), dok je u Crnoj Gori konstantovana relativno skoro u severoistočnom delu u Đalovića klisuri (klisura reke Bistrice)(Janković i sar. 2014). Stevanović (1981) ističe da je ova vrsta izrazit paleostenoenemita tercijarne starosti. Reliktnost se ogleda u tome da ima izolovan položaj unutar klasifikacionog sistema roda *Campanula* u Srbiji. U Evropi se tretira kao globalno ugrožena vrsta (IUCN status E od eng. "endangered" = "ugrožena" prema Walter i Gillett 1998: 111), a u Srbiji je striktno zaštićena vrsta (Lazarević i sar. 2013). Takođe, kao evropska vrsta koja je ograničena samo na jednu državu tretira se kao "target" vrsta ili "vrsta evropskog interesa" (Ozinga i Schaminée 2005).

Populacije iz kontinentalnog dela Crne Gore su tradicionalno bile identifikovane kao *C. pyramidalis* (Rohlena 1942). Osim toga, u nekoliko herbarskih zbirki (BEO, BEOU, BM, BP, MNHN i W) su pronađeni primerci sa područja kontinentalnog dela Crne Gore, kao i iz severozapadne Albanije u blizini granice sa Crnom Gorom, koji su bili identifikovani kao *C. pyramidalis* ili *C. versicolor*. Prema rezultatima filogenetske studije Lakušić i saradnika (2013) populacije iz kontinentalnog dela Crne Gore su srodnije sa populacijama vrste *C. secundiflora* sa kojom predstavljaju zasebnu filogenetsku razvojnu liniju (P.3 + S)(Lakušić i sar. 2013: figura 2; slika 4A). Takođe, prilikom razmatranja vegetacije JI Dinarida, kada je između ostalog opisano nekoliko novih sintaksona za Prokletijski sektor (područje od Sinjajevine i Moračkih planina na severozapadu do Šarsko-Pinskog sistema na jugoistoku), Radomir Lakušić (1970) navodi *C. pyramidalis* subsp. *subalpina* Lakušić prov. (1970: 338) u spisku karakterističnih vrsta reda *Amphoricarpalia*, sveze *Amphoricarpion bertiscei*, kao i zajednice *Campanulo-Amphoricarpium bertiscei* sa Sinjajevine. Međutim, kasnije za Moračke planine navodi *C. secundiflora* subsp. *montenegrina* (Lakušić i Pulević 1980). Verovatno se ove

dve podvrste odnose na populacije istog taksona, ali Radomiru Lakušiću nisu bili jasni srodnički odnosi tih populacija sa vrstama *C. secundiflora* i *C. austroadriatica* koja je tad bila definisana kao *C. pyramidalis*. Radovi gde R. Lakušić spominje ove podvrste su vegetacijski radovi, a ne taksonomski, tako da je verovatno ovime samo istakao njihovu specifičnost, ali bez detaljnih istraživanja. Pored toga, R. Lakušić izdvaja i podvrstu *C. secundiflora* subsp. *limensis* iz kanjona Lima (Lakušić i Redžić 1989). Prilikom izdvajanja ove tri podvrste nisu dati ni dijagnoza ni opis tako da se smatraju „golim imenima“ (lat. *nomen nudum*), koji nisu validno publikovana (ICN član 38.1).

***Campanula versicolor*** ima najširi areal u odnosu na ostale vrste kompleksa *C. pyramidalis*. Rasprostranjena je od južne Srbije na jug preko Makedonije i Albanije do juga Peloponeza i ostrva Kitira (Strid i Tan 1996) u Grčkoj. U Bugarskoj je registrovana samo u jugozapadnom delu u dolini reke Strume na Konjevskoj planini između Zemena i Raždavice (Ančev 1984, Asenov 2009), na Zemenskoj planini – Silni vrh (Asenov 2009). Manji deo areala se nalazi u južnoj Italiji u regijama Apulija i Bazilikata (Fedorov 1976, Conti i sar. 2005). Može se reći da ima amfijadransko rasprostranjenje (Pignatti 1982). Ovu vrstu je otkrio engleski botaničar John Sibthorp, tokom svog prvog putovanja po Grčkoj i Maloj Aziji u periodu od 1786. do 1787. godine. Međutim, Sibthorp nije stigao da objavi svoje otkriće, jer je preminuo 1796. godine. Na osnovu biljke koja je uzgajana iz semena koja je profesor Sibthorp doneo u Englesku (Andrews 1804), Henry Charls Andrews je prvi dao kratak opis i crtež vrste *C. versicolor* (Andrews 1804: t. 396).

Opisano je 16 taksona na nivou vrsta, podvrsta, varijeteta, podvarijeteta i formi, koji se prema savremenoj florističkoj i taksonomskoj literaturi smatraju sinonimima vrste *C. versicolor* (Govaerts i Lammers 2006, Lammers 2007a). Jedino se za vrstu *C. plasonii* Formanek (1899: 155) navodi da taksonomski status nije razrešen (Govaerts i Lammers 2006), dok C. Vandas (1909) smatra ovu vrstu sinonimom *C. versicolor*. Nomenklatureni tipovi za imena koja se vezuju uz *C. versicolor*, kao i dodatne napomene su dati u poglavlju 5.4.

Dodatno, nedavno opisani taksoni iz Albanije (Meyer 2011) *Campanula korabensis* F.K.Mey. (2011: 149), *C. korabensis* F.K.Mey. subsp. *bicajensis* F.K.Mey. (2011: 150) i *Campanula longipetiolata* F.K.Mey. (2011: 151) su dovedeni u vezu sa *C. versicolor*, na osnovu opisa iz protologa, tipskih materijala, kao i ličnih opažanja. Zbog toga su i ova tri taksona uključena u ovo istraživanje.

1. *Campanula planiflora* Willdenow (1809: 210), *non C. planiflora* Lamarck (1785: 580)
2. *Campanula willdenowiana* Schultes (u Roemer & Shultes 1819: 107)

*Campanula planiflora* nije legitimno ime (lat. *nom. illeg.*)(ICN član 53.1) s obzirom da je ranije pod tim imenom opisana druga vrsta zvončica (Lamarck 1785). Zbog toga Schultes (1819) predlaže ime *C. willdenowiana* za ovaj takson (Janković i sar. 2017).

3. *Campanula corymbosa* Tenore (1811: 15), *non C. corymbosa* Desf. (1808: 139)
4. *Campanula tenorei* Moretti (1824: 19)
5. *Campanula rosanoi* Tenore (1827: 205)
6. *Campanula versicolor* var. *rosanii* (Ten.) Nyman (1879: 480)
7. *Campanula thomasii* in Candolle (1830: 309)

*Campanula corymbosa* Ten. nije legitimno ime (lat. *nom. illeg.*)(ICN član 53.1) s obzirom da je epitet *corymbosa* ranije već bio iskorišćen od strane Desfontaines-a (1808) za opisivanje druge vrste zvončica. Zbog toga Moretti (1824) menja ime ove vrste u *C. tenorei* (Janković i sar. 2017).

8. *Campanula verticillata* (1826: 92)

Ovo ime se pogrešno navodi da je objavljeno od strane Gussone-a 1862. godine (Janković i sar. 2017) i tretira se kao sinonim od *C. versicolor* (Govaerts i Lammers 2006).

9. *Campanula versicolor* var. *thessala* Boissier (1875: 915)

10. *Campanula versicolor* var. *tomentella* Halácsy (1892: 372)
11. *Campanula versicolor* var. *thessala* Boissier (1875: 915) f. *tomentella* Halácsy (1902: 263)

12. *Campanula plasonii* Formánek (1899: 155)

Status ove vrste se trenutno smatra nerazrešenim, odnosno nije ni prihvaćena niti je definisana kao sinonim neke opšteprihvaćene vrste (Govaerts i Lammers 2006), iako je Vandas (1909) navodi kao sinonim od *C. versicolor*.

13. *Campanula versicolor* subsp. *thessala* Boissier (1875: 915) subvar. *lancifolia* Bornmüller (1925: 2)

14. *Campanula mrkvickana* Velenovský (1905: 44–45)
15. *Campanula versicolor* f. *mrkvickana* (Velenovský) Hayek (1930: 543)

16. *C. versicolor* f. *matkae* Nikolov (2005: 62)

Ova forma *C. versicolor* f. *matkae* nije validno publikovana, jer je opisana u okviru magistarske teze koja se ne smatra efektivnom publikacijom (ICN član 29.1).

Na filogenetskom stablu baziranom na sekvencama tri hloroplastna regiona uočava se podela između severnih (Bugarska, južna Srbija i Makedonija) i južnih (Grčka i Italija) populacija vrste *C. versicolor* (Lakušić i sar. 2013: figura 2). Takođe, postoji podela između istočnih i zapadnih populacija koja se uočava na filogenetskom stablu baziranom na sekvencama ITS regiona jedarne ribozomalne DNK (Lakušić i sar. 2013: figura 3). Pet taksona koji prema savremenoj florističkoj i taksonomskoj literaturi sinonimizirani sa *C. versicolor*, uključeni su u filogenetsku studiju — *C. tenorei*, *C. mrkvickana*, *C. versicolor* var. *tomentella*, *C. versicolor* var. *thessala* i *C. versicolor* f. *matkae*. Međutim, ni podele sever-jug i istok-zapad ni navedeni taksoni nisu bili podržani rezultatima filogenetske studije. Jedino vrsta *C. plasonii* čiji status nije razjašnjen (Govaerts i Lammers 2006), pripada dobro podržanoj subkladi (BS 100%) unutar razvojne linije vrste *C. versicolor* (V) (Lakušić i sar. 2013: figura 4).

## 2. CILJEVI RADA

Kompleks *Campanula pyramidalis* predstavlja grupu blisko srodnih i morfološki sličnih taksona. Činjenica da je posle detaljnih molekularnih i morfoloških istraživanja pokazano da unutar kompleksa postoji još jedna "dobra" vrsta – *Campanula austroadriatica*, da odnos populacija iz kontinentalnog dela Crne Gore sa populacijama vrsta *C. austroadriatica* i *C. secundiflora* nije razrešen, kao i to da se u vezu sa *C. versicolor* dovodi 19 taksona, ukazuje nam na potrebu detaljnijeg istraživanja kompleksa i njegove taksonomske revizije.

Pošto je tipična *C. pyramidalis* morfološki, molekularno i geografski jasno izdiferencirana, i njen odnos sa ostalim vrstama kompleksa je u potpunosti razrešen, ciljevi ove doktorske disertacije su usmereni ka boljem razumevanju ostalih taksona kompleksa koji su obuhvaćeni grupom "*Versicolor*" – *C. austroadriatica*, *C. secundiflora* s.lat. i *C. versicolor*.

Osnovni ciljevi ove doktorske disertacije su:

- Utvrđivanje stepena genetičke varijabilnosti molekularnim metodama odnosno analiziranjem mikrosatelitnih lokusa;
- Utvrđivanje morfološke varijabilnosti karaktera vegetativnih (listovi, stabljike) i reproduktivnih (cvetovi) organa ispitivanih taksona;
- Taksonomska revizija grupe "*Versicolor*" odnosno ispitivanje da li su dobijeni rezultati u skladu sa tradicionalnim taksonomskim konceptima i geografskim obrascima rasprostranjenja ispitivanih taksona.
- Definisane areala taksona grupe "*Versicolor*" kompleksa na osnovu dostupnih literaturnih i herbarskih podataka kao i terenskih istraživanja;
- Utvrđivanje osnovnih karakteristika staništa ispitivanih taksona, uključujući podatke o tipu vegetacije i/ili zajednice, nadmorskoj visini, nagibu terena, geološkoj i pedološkoj podlozi i klimi.

### 3. MATERIJAL I METODE

#### 3.1 Biljni materijal

Za potrebe ove doktorske disertacije populacioni uzorci ispitivanih taksona grupe "*Versicolor*" kompleksa *Campanula pyramidalis* sakupljeni su sa prirodnih staništa centralnog i južnog dela areala kompleksa *C. pyramidalis*, odnosno od južne Hrvatske na zapadu, do jugozapadne Bugarske na istoku, i od jugozapadne Srbije na severu do južnog dela Peloponeza na jugu (slika 5 i 6). Takođe, sakupljen je materijal i iz populacija sa Apeninskog poluostrva odnosno iz jugoistočne Italije. Populacija su uglavnom uzorkovane i za morfometrijska i molekularna istraživanja. U nekim populacijama nije bilo dovoljno jedinki u cvetu, tako da te populacije nisu uključene u morfometrijska istraživanja.

Iz svake analizirane populacije nekoliko jedinki je herbarizovano, zavedeno pod jedinstvenim herbarskim brojem (vaučer broj) i deponovano u Herbarijumu Instituta za botaniku Biološkog fakulteta Univerziteta u Beogradu (BEOU, Thiers 2017).

U okviru grupe "*Versicolor*" formirane su dve podgrupe populacija koje se uočavaju na filogenetskom stablu (Lakušić i sar. 2013: figura 2; slika 4A) tako da su imenovane kao filogenetska podgrupa I i filogenetska podgrupa II. Uzorak analiziran u ovoj studiji je obimniji, pogotovo u slučaju vrste *C. versicolor*, u odnosu na uzorak analiziran u filogenetskoj studiji sprovedenoj od strane Lakušić i saradnika (2013). Međutim, trebalo bi imati u vidu da je velika većina populacija koja je uključena u filogenetsku studiju, uključena i u ovo istraživanje tako da su na pojedinim mestima naglašene i razvojne linije dobijene u filogenetskoj studiji Lakušić i saradnika (2013).

Radi lakše interpretacije rezultata i diskusije, istraživanim taksonima su dodeljena neformalna imena, bez taksonomskog ranga, koja ustvari predstavljaju epitete taksona, koji su uključeni u ovo istraživanje (tabela 3).

**Filogenetska podgrupa I** obuhvata populacije iz severozapadnog dela areala grupe "*Versicolor*", odnosno populacije iz Hrvatske, Crne Gore, jugozapadne Srbije i severne i severozapadne Albanije (slika 4B). Prema rezultatima filogenetske studije ovoj podgrupi pripadaju taksoni *C. austroadriatica* i *C. secundiflora* s.l. (Lakušić i sar. 2013). Vrsta *C. austroadriatica* uključuje populacije iz mediteransko-submediteranskog regiona južne Hrvatske, južne Crne Gore i severozapadne Albanije. Njima je u ovoj studiji dodeljeno

neformalno ime *austroadratica*. U okviru široko shvaćene vrste *C. secundiflora* s.l., pored tipične podvrste *C. secundiflora* subsp. *secundiflora*, iz kanjona Panjice (jugozapadna Srbija), izdvojene su još dve podvrste: *C. secundiflora* subsp. *montenegrina* sa vrha Stožac Moračkih planina (severni deo centralne Crne Gore)(Lakušić i Pulević 1980) i *C. secundiflora* subsp. *limensis* iz kanjona Lima između Prijepolja i Bijelog Polja (jugozapadna Srbija i severoistočna Crna Gora)(Lakušić i Redžić 1989). Međutim, imena ove dve podvrste su "gola imena" (lat. *nomen nudum*)(ICN član 38.1) s obzirom da autori nisu dali ni opise ni dijagnoze. Kako su te dve podvrste nevalidno opisane, autonomno se ne može uspostaviti (ne postoji tipična podvrsta *C. secundiflora* subsp. *secundiflora*). U skladu sa time populaciji iz kanjona Panjice je dodeljeno neformalno ime *secundiflora*.

U cilju ispitivanja statusa taksona *C. secundiflora* subsp. *montenegrina*, nevalidno opisanog od strane Lakušić i Pulević (1980), urađena su genetička i morfološka istraživanja manjeg broja populacija, a rezultati su objavljeni u radu Janković i saradnika (2016) gde je opisana nova vrsta *C. montenegrina* I.Janković & D.Lakušić (u Janković i sar. 2016: 77). Rezultati objavljeni u tom radu predstavljaju deo rezultata ove teze, ali su naknadno prikupljene i dodatne populacije sa ciljem boljeg sagledavanja odnosa unutar grupe „*Versicolor*“. U skladu sa rezultatima rada Janković i saradnika (2016), neformalno ime *montenegrina* je dodeljeno populacijama iz kontinentalnog dela Crne Gore (Moračke planine, Sinjajevina, Prokletije i kanjon Morače i njenih pritoka).

Populacija iz kanjona Lima je na osnovu rezultata filogenetske studije Lakušić i saradnika (2013), kao i rezultatima Janković i saradnika (2016) blisko srodna populacijama iz kanjona Mileševke i sa planine Jadovnik. Ovim populacijama je dodeljeno neformalno ime *limensis*.

Cilj istraživanja genetičke i morfološke varijabilnosti filogenetske podgrupe I je da se na proširenom populacionom uzorku utvrde i bolje sagledaju odnosi *montenegrina* i *limensis* populacija sa *austroadratica* i *secundiflora* populacijama, odnosno da se provere statusi taksona koje su prepoznali u svojim istraživanjima Lakušić (1970) i Janković i saradnici (2016).

**Filogenetska podgrupa II** je formirana u cilju razrešavanja taksonomskih odnosa unutar vrste *C. versicolor*. Obuhvata populacije iz jugozapadne Bugarske, južne Srbije, Makedonije, južne i zapadne Albanije, Grčke i jugoistočne Italije (slika 4B).

Populacijama vrste *C. versicolor* je dodeljeno neformalno ime *versicolor* sa izuzetkom populacija sa klasičnih nalazišta specijskih i infraspecijskih taksona, čija se imena prema



modernoj florističkoj i taksonomskoj literaturi (npr. Lammers 2007a, Govaerts i Lammers 2006) tretiraju kao nevažeca ili nerazrešena imena ili sinonimi vrste *C. versicolor*. U cilju ispitivanja taksonomskog statusa ovih taksona ustanovljenih u prethodnim tretmanima (Tenore 1811, Boissier 1875, Halácsy 1892, Formánek 1899, Velenovsky 1905, Nikolov 2005), njihovim populacijama su dodeljena neformalna imena u skladu sa specijskim ili infraspecijskim epitetom:

**matkae** = *C. versicolor* f. *matkae* (Matka, Treska, severna Makedonija)

**mrkvickana** = *C. mrkvickana* (Zemen, jugozapadna Bugarska)

**plasonii** = *C. plasonii* (Demir kapija, jugoistočna Makedonija)

**tenorei** = *C. tenorei* (jugoistočna Italija)

**thessala** = *C. versicolor* var. *thessala* (Olimp, istočna Grčka)

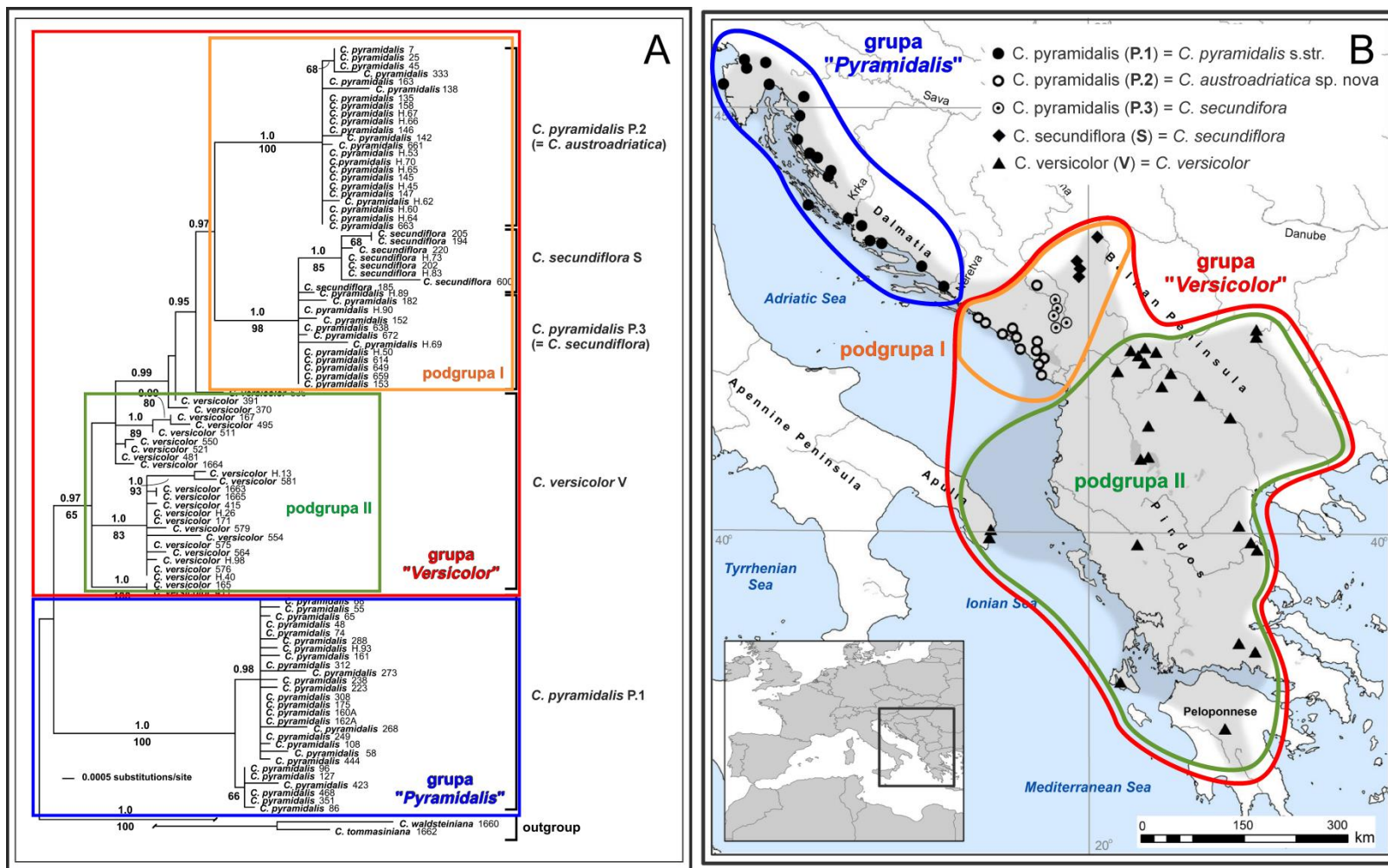
**tomentella** = *C. versicolor* var. *tomentella* (Olimp, istočna Grčka)

Populacijama sa klasičnih nalazišta nedavno opisanih taksona iz Albanije: *C. korabensis* F.K.Mey. (Korab, Radomir), *C. korabensis* F.K.Mey. subsp. *bicajensis* F.K.Mey. (Gjalica e Lumes, Bicaj) i *C. longipetiolata* F.K.Mey. (Tal von Luzat) su dodeljena neformalna imena *korabensis*, *longipetiolata* i *bicajensis*. Vrsta *C. longipetiolata* je uzorkovana samo za molekularna istraživanja.

Vrsta *C. planiflora* ( $\equiv$  *C. willdenowiana*) nije uključena u analize s obzirom da se u protolozima (Willdenow 1809, Roemer i Shultes 1819) ovih vrsta ne navodi klasično nalazište. *Campanula verticillata* nije uključena u analizu s obzirom da je ovo pogrešan navod (Janković i sar. 2017).

**Tabela 3.** – Pregled neformalnih imena taksona definisanih u ovom istraživanju (pripadnost analiziranih populacija odgovarajućem taksonu i razvojnoj liniji po Lakušić i sradnicima (2013) je prikazano u tabelama 4 i 5, kao i na slikama 5 i 6)

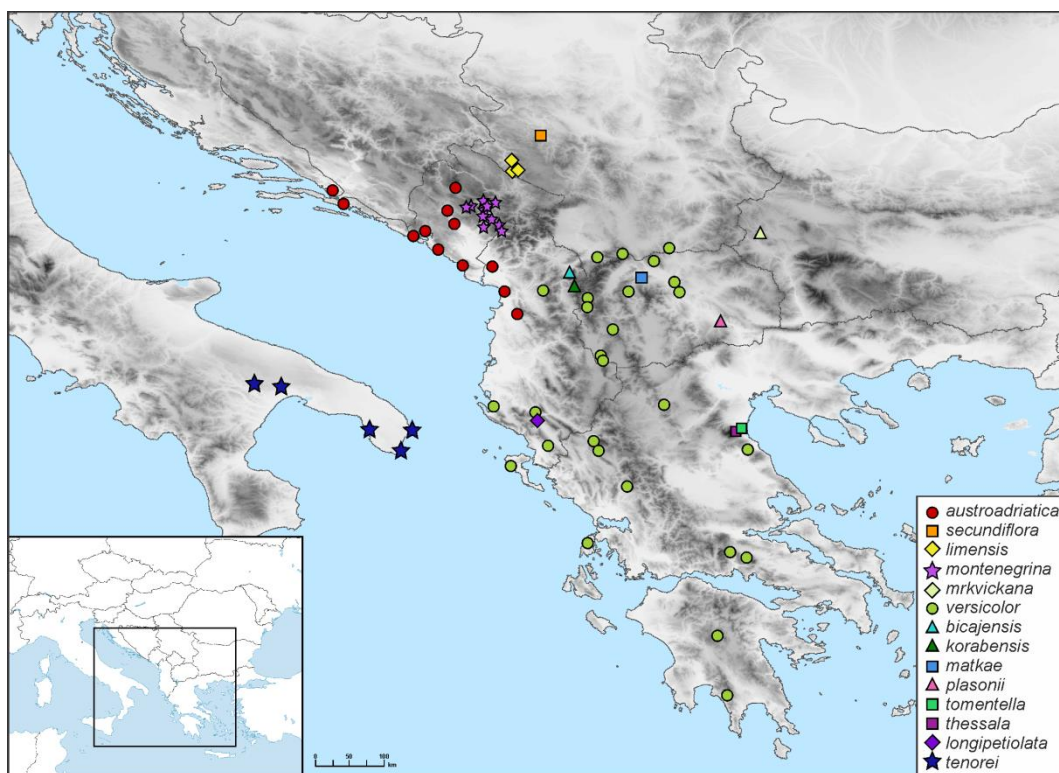
	neformalna imena taksona	razvojna linija po Lakušić i sar. (2013)	Priznati taksoni prema Euro+Med PlantBase, Meyer 2011., Lakušić i sar. 2013. i Janković i sar. 2016.
<b>filogenetska podgrupa I</b>			
1.	<i>austroadriatica</i>	P.2	<i>C. austroadriatica</i>
2.	<i>montenegrina</i>	P.3	<i>C. montenegrina</i>
3.	<i>secundiflora</i>	S	<i>C. secundiflora</i>
4.	<i>limensis</i>	S	
<b>filogenetska podgrupa II</b>			
5.	<i>versicolor</i>	V	<i>C. versicolor</i>
6.	<i>mrkvickana</i>	V	
7.	<i>matkae</i>	V	
8.	<i>plasonii</i>	V	
9.	<i>thomentella</i>	V	
10.	<i>thessala</i>	V	
11.	<i>tenorei</i>	V	
12.	<i>longipetiolata</i>		<i>C. longipetiolata</i>
13.	<i>korabensis</i>		<i>C. korabensis</i>
14.	<i>bicajensis</i>		<i>C. korabensis</i> subsp. <i>bicajensis</i>



Slika 4. – (A) Filogenetska podela i (B) geografska distribucija filogenetskih podgrupa grupe "Versicolor" kompleksa *C. pyramidalis* (filogenetsko stablo i geografska distribucija analiziranih populacija preuzeti iz Lakušić i saradnika 2013: figure 1 i 2; modifikovano).

### 3.1.1 Biljni materijal za molekularna istraživanja

Za istraživanje genetičkog diverziteta na osnovu mikrosatelitnih markera uzorkovano je po 6 do 30 jedinki iz 68 populacija (slika 5, tabela 4). Ukupno je analizirano 1030 jedinki — 363 jedinki iz 27 populacija filogenetske podgrupe I i 667 jedinki iz 41 populacije filogenetske podgrupe II. Uzorkovani su listovi rozete i/ili stabla tako da su listovi svake jedinke stavljeni u posebnu filter kesicu da ne bi došlo do kontaminacije uzorka jedne jedinke listovima drugih jedinki. Zatim su filter kesice sa uzorcima jedne populacije upakovane zajedno u plastičnu zip kesu u koju je dodat silika gel.



**Slika 5.** –Populacije grupe "*Versicolor*" kompleksa *C. pyramidalis* koje su sakupljene za molekularna istraživanja. Populacije su obeležene na osnovu neformalnih imena taksona koja su data u tabeli 4.

**Tabela 4.** – Populacije grupe "*Versicolor*" kompleksa *C. pyramidalis* sakupljene za molekularna istraživanja.

(\* "golo ime" = lat. *nomen nudum* (ICN član 38.1); \*\* nije validno publikovano ime = lat. *nomen invalidum* (ICN član 29.1))

red. br.	takson	neformalna imena taksona	razvojna linija po Lakušić i sar. (2013)	vaučer broj (BEOU)	država	lokalitet	sublokalitet	nadmorska visina
<b>Filogenetska podgrupa I</b>								
1.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	40082	Hrvatska	Neretva	Opuzen	20 m
2.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	40083	Hrvatska	Pelješac	Mali Ston	6 m
3.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	40085	Crna Gora	Herceg Novi	tvrđava	35 m
4.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	40086	Crna Gora	Risan	Sopot	35 m
5.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	35170	Crna Gora	Nikšić	Studenačke glavice	649 m
6.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	40090	Crna Gora	Danilovgrad		150 m
7.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	40087	Crna Gora	Budva		7 m
8.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	40088	Crna Gora	Bar		140 m
9.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	46508	Albanija	Skadarsko jezero	Rozafa tvrđava	10 m
10.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	40068	Albanija	Lezhë		15 m
11.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	40067	Albanija	Krujë		550 m
12.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	39004	Crna Gora	Durmitor	kanjon Komarnice	1038 m
13.	<i>C. montenegrina</i>	<i>montenegrina</i>	P.3	35057	Crna Gora	Sinjajevina, Torna	Katunine	1488 m
14.	<i>C. montenegrina</i>	<i>montenegrina</i>	P.3	35166	Crna Gora	Moračke planine	Bojovića bare	1598 m
15.	<i>C. montenegrina</i>	<i>montenegrina</i>	P.3	35167	Crna Gora	Moračke planine	Rovačka Korita	1612 m
16.	<i>C. montenegrina</i>	<i>montenegrina</i>	P.3	35116	Crna Gora	Kolašin	Bakovića klisura	926 m

red. br.	takson	neformalna imena taksona	razvojna linija po Lakušić i sar. (2013)	vaučer broj (BEOU)	država	lokalitet	sublokalitet	nadmo-rska visina
17.	<i>C. montenegrina</i>	<i>montenegrina</i>	P.3	26622	Crna Gora	kanjon Morače	Crkvine	975 m
18.	<i>C. montenegrina</i>	<i>montenegrina</i>	P.3	35164	Crna Gora	kanjon Morače	manastir Morača	313 m
19.	<i>C. montenegrina</i>	<i>montenegrina</i>	P.3	26620	Crna Gora	kanjon Morače	Platije	355 m
20.	<i>C. montenegrina</i>	<i>montenegrina</i>	P.3	35168	Crna Gora	Lijeva Rijeka	Lopate	1050 m
21.	<i>C. montenegrina</i>	<i>montenegrina</i>	P.3	35172	Crna Gora	Mala Rijeka	Klopot	328 m
22.	<i>C. montenegrina</i>	<i>montenegrina</i>	P.3	27259	Crna Gora	Kučke Prokletije	Šitorak-Bigeze	1846 m
23.	<i>C. montenegrina</i>	<i>montenegrina</i>	P.3	46510	Albanija	Selce		616 m
24.	<i>C. secundiflora</i>	<i>secundiflora</i>	S	25034	Srbija	klisura Panjice	Dobrače	516 m
25.	<i>C. secundiflora</i> subsp. <i>limensis</i> *	<i>limensis</i>	S	33954	Srbija	kanjon Mileševke		700 m
26.	<i>C. secundiflora</i> subsp. <i>limensis</i>	<i>limensis</i>	S	16192	Srbija	Jadovnik	Stijene	1570 m
27.	<i>C. secundiflora</i> subsp. <i>limensis</i>	<i>limensis</i>	S	34977	Srbija	kanjon Lima	man. Davidovica	550 m
<b>Filogenetska podgrupa II</b>								
28.	<i>C. mrkvikana</i>	<i>mrkvikana</i>	V	30450	Bugarska	Zemen		750 m
29.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40040	Srbija	Preševo		590 m
30.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	28087	Srbija (Kosovo)	Prizren	Dušanov Grad	500 m
31.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	33143	Srbija (Kosovo)	Šar planina	Gotovuša	1080 m
32.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	NHMR 1094	Albanija	Đalica		500 m

red. br.	takson	neformalna imena taksona	razvojna linija po Lakušić i sar. (2013)	vaučer broj (BEOU)	država	lokalitet	sublokalitet	nadmo-rska visina
33.	<i>C. korabensis</i> subsp. <i>bicajensis</i>	<i>bicajensis</i>	V	46507	Albanija	Malji i Đaljices e Ljumes	Shija klisura	526 m
34.	<i>C. korabensis</i>	<i>korabensis</i>	V	46501	Albanija	Korab	Radomir	1467 m
35.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	42620	Albanija	Lezhë	Kurbnesh	789 m
36.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	37599	Makedonija	Skopska Crna Gora	Ostruga	1250 m
37.	<i>C. versicolor</i> f. <i>matkae</i> **	<i>matkae</i>	V	37606	Makedonija	klisura Treske	Matka	355 m
38.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	37605	Makedonija	Katlanovo	Katlanovska banja	945 m
39.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	37596	Makedonija	Veles	jezero Mladost	250 m
40.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	37601	Makedonija	jezero Kozjak	Zdunje	530 m
41.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	33441	Makedonija	reka Radika	klisura Beriç	850 m
42.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	30785	Makedonija	Bistra	Galičnik	1450 m
43.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	29700	Makedonija	Ilinska planina		1869 m
44.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	27924	Makedonija	Ohrid	Peštani	700 m
45.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	37614	Makedonija	Galičica	Baba	1750 m
46.	<i>C. plasonii</i>	<i>versicolor</i>	V	37593	Makedonija	Demir Kapija		190 m
47.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	39009	Grčka	Oros Askion		580 m
48.	<i>C. versicolor</i> subsp. <i>tomentella</i>	<i>tomentella</i>	V	40042	Grčka	Olimp	Prionia	680 m
49.	<i>C. versicolor</i> subsp. <i>thessala</i>	<i>thessala</i>	V	40043	Grčka	Olimp	Prionia	1077 m
50.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	28150	Grčka	reka Pineios	Tempi klisura	50 m
51.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	28090	Grčka	Giona	Gravia-Amfissa	850 m

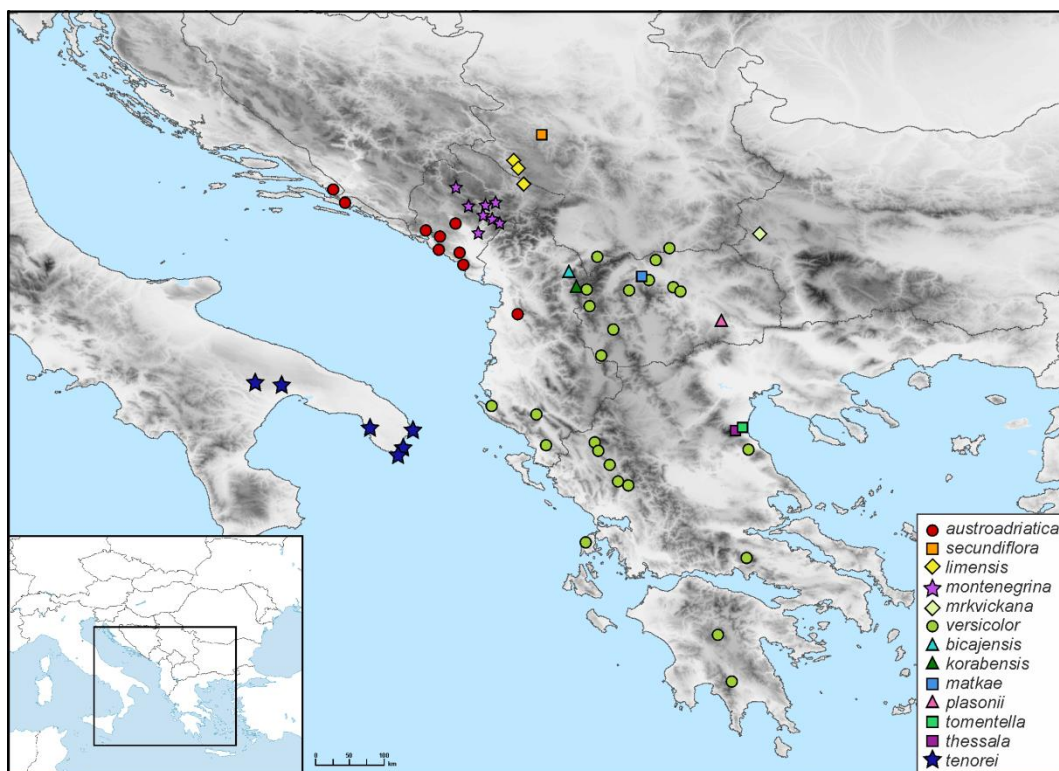
red. br.	takson	neformalna imena taksona	razvojna linija po Lakušić i sar. (2013)	vaučer broj (BEOU)	država	lokalitet	sublokalitet	nadmo-rska visina
52.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40045	Grčka	Parnas		1546 m
53.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40052	Grčka	Alonistaina		1160 m
54.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40049	Grčka	Mavrovouni		1700 m
55.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	44458	Grčka	Lefkada	Exanthia	602 m
56.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40055	Grčka	Tzoumerka		1500 m
57.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	44460	Grčka	Krf	Makrades	204 m
58.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40058	Grčka	Vikos	Kokoros most	750 m
59.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40059	Grčka	Mikro Papigo		970 m
60.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40060	Albanija	Bistrice		90 m
61.	<i>C. longipetiolata</i>	<i>longipetiolata</i>	V	40061	Albanija	Tepelene	Luzat	220 m
62.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40063	Albanija	Tepelene		200 m
63.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40066	Albanija	Vlore		20 m
64.	<i>C. tenorei</i>	<i>tenorei</i>	V	41745	Italija	Matera		347 m
65.	<i>C. tenorei</i>	<i>tenorei</i>	V	41741	Italija	Castellaneta		223 m
66.	<i>C. tenorei</i>	<i>tenorei</i>	V	41746	Italija	Punta Palascia		55 m
67.	<i>C. tenorei</i>	<i>tenorei</i>	V	ZG	Italija	Otranto	Marina Serra-Tricase	9 m
68.	<i>C. tenorei</i>	<i>tenorei</i>	V	41750	Italija	Gallipoli	Conchiglie-Alto	10 m



### 3.1.2 Biljni materijal za morfometrijsku analizu

Za istraživanje morfološke varijabilnosti uzorkovano je u proseku po 10 do 15 jedinki iz 58 populacija (slika 6, tabela 5). Ukupno je analizirano 664 jedinki iz 58 populacija — 208 jedinki iz 21 populacije filogenetske podgrupe I i 456 jedinki iz 37 populacija filogenetske podgrupe II. Sakupljanje je vršeno sa prirodnog staništa u fazi punog cveta, odnosno u periodu od jula do septembra 2012 do 2016. godine.

Manje jedinke su odmah na terenu cele fiksirane u rastvoru glicerina i 50% etanola (1:1). U slučaju kad su jedinke veće, na terenu su odmah fiksirani cvetovi ili cvast, po jedan list sa donjeg i srednje dela stabljike, kao i jedan list ispod cvasti, dok je dužina stabljike i cvasti merena na terenu ili su stabljike herbarizovane, pa naknadno merene.



**Slika 6.** – Populacije grupe "*Versicolor*" kompleksa *C. pyramidalis* koje su sakupljene za morfometrijska istraživanja. Populacije su obeležene na osnovu neformalnih imena taksona koja su data u tabeli 5.

**Tabela 5.** – Populacije grupe "*Versicolor*" kompleksa *C. pyramidalis* sakupljene za morfometrijska istraživanja.

(\* "golo ime" = lat. *nomen nudum* (ICN član 38.1); \*\* nije validno publikovano ime = lat. *nomen invalidum* (ICN član 29.1))

red. br.	takson	neformalna imena taksona	razvojna linija po Lakušić i sar. (2013)	vaučer broj (BEOU)	država	lokalitet	sublokalitet	nadmo-rska visina
<b>Filogenetska podgrupa I</b>								
1.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	40082	Hrvatska	Neretva	Opuzen	20 m
2.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	40083	Hrvatska	Pelješac	Mali Ston	6 m
3.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	40086	Crna Gora	Risan	Sopot	35 m
4.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	39001	Crna Gora	Lovćen		1052 m
5.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	39004	Crna Gora	Durmitor	kanjon Komarnice	1038 m
6.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	40090	Crna Gora	Danilovgrad		150 m
7.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	40089	Crna Gora	Virpazar		12 m
8.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	40087	Crna Gora	Budva		7 m
9.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	40088	Crna Gora	Bar		140 m
10.	<i>C. austroadriatica</i>	<i>austroadriatica</i>	P.2	40067	Albanija	Krujë		550 m
11.	<i>C. montenegrina</i>	<i>montenegrina</i>	P.3	35166	Crna Gora	Moračke planine	Bojovića bare	1612 m
12.	<i>C. montenegrina</i>	<i>montenegrina</i>	P.3	35091	Crna Gora	Kučke Prokletije	Torač	1618 m
13.	<i>C. montenegrina</i>	<i>montenegrina</i>	P.3	39003	Crna Gora	Kolašin	Bakovića klisura	926 m
14.	<i>C. montenegrina</i>	<i>montenegrina</i>	P.3	39002	Crna Gora	kanjon Morače	Mioska	664 m
15.	<i>C. montenegrina</i>	<i>montenegrina</i>	P.3	35163	Crna Gora	kanjon Morače	Platije	244 m
16.	<i>C. montenegrina</i>	<i>montenegrina</i>	P.3	35168	Crna Gora	Lijeva Rijeka	Lopate	1054 m
17.	<i>C. montenegrina</i>	<i>montenegrina</i>	P.3	39000	Crna Gora	Podgorica	Bioče	60 m

red. br.	takson	neformalna imena taksona	razvojna linija po Lakušić i sar. (2013)	vaučer broj (BEOU)	država	lokalitet	sublokalitet	nadmo-rska visina
18.	<i>C. secundiflora</i>	<i>secundiflora</i>	S	39006	Srbija	klisura Panjice	Dobrače	490 m
19.	<i>C. secundiflora</i> subsp. <i>limensis</i> *	<i>limensis</i>	S	35380	Srbija	kanjon Mileševke		675 m
20.	<i>C. secundiflora</i> subsp. <i>limensis</i>	<i>limensis</i>	S	39007	Srbija	Jadovnik	Gornji Stranjani	1525 m
21.	<i>C. secundiflora</i> subsp. <i>limensis</i>	<i>limensis</i>	S	40091	Crna Gora	Đalovića klisura		590 m
<b>Filogenetska podgrupa II</b>								
22.	<i>C. mrkvickana</i>	<i>mrkvickana</i>	V	40039	Bugarska	Zemen		593 m
23.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40040	Srbija	Preševo		590 m
24.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40090	Srbija	Prizrenska Bistrica		582 m
25.	<i>C. korabensis</i> subsp. <i>bicajensis</i>	<i>bicajensis</i>	V	46507	Albanija	Đalica	klisura Shija	526 m
26.	<i>C. korabensis</i>	<i>korabensis</i>	V	46501	Albanija	Korab	Radomir	1467 m
27.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	37599	Makedonija	Skopska Crna Gora	Ostruga	1250 m
28.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	37609	Makedonija	Skopje	cementara	435 m
29.	<i>C. versicolor</i> f. <i>matkae</i> **	<i>matkae</i>	V	37606	Makedonija	klisura Treske	Matka	355 m
30.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	37604	Makedonija	Katlanovo	Kožle	270 m
31.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	37596	Makedonija	Veles	jezero Mladost	250 m
32.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	37601	Makedonija	jezero Kozjak	Zdunje	530 m
33.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40038	Makedonija	klisura Radike		1309 m
34.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	37602	Makedonija	Bistra	Galičnik	1500 m
35.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40035	Makedonija	Ilinska planina		1830 m
36.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	37575	Makedonija	Ohridsko jezero	Peštani	708 m
37.	<i>C. plasonii</i>	<i>plasonii</i>	V	37593	Makedonija	Demir Kapija		190 m

red. br.	takson	neformalna imena taksona	razvojna linija po Lakušić i sar. (2013)	vaučer broj (BEOU)	država	lokalitet	sublokalitet	nadmo-rska visina
38.	<i>C. versicolor</i> var. <i>tomentella</i>	<i>tomentella</i>	V	40042	Grčka	Olimp	Prionia	679.8 m
39.	<i>C. versicolor</i> var. <i>thessala</i>	<i>thessala</i>	V	40043	Grčka	Olimp	Prionia	1077 m
40.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40044	Grčka	Tempi klisura		40 m
41.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40045	Grčka	Parnas		1546 m
42.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40052	Grčka	Alonistaina		1160 m
43.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40051	Grčka	Tajget	Parorio	350 m
44.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	44458	Grčka	Lefkada	Exanthia	750 m
45.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40055	Grčka	Tzoumerka		1500 m
46.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40056	Grčka	Tzoumerka	Voreia	840 m
47.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40057	Grčka	Ioannina		650 m
48.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40058	Grčka	Vikos	Kokoros most	750 m
49.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40059	Grčka	Mikro Papigo		970 m
50.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40060	Albanija	Bistrice		90 m
51.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40064	Albanija	Tepelene		175 m
52.	<i>C. versicolor</i>	<i>versicolor</i>	V	40066	Albanija	Vlore		20 m
53.	<i>C. tenorei</i>	<i>tenorei</i>	V	41745	Italija	Matera	gravina di Matera	347 m
54.	<i>C. tenorei</i>	<i>tenorei</i>	V	41741	Italija	Castellaneta		223 m
55.	<i>C. tenorei</i>	<i>tenorei</i>	V	41746	Italija	Punta Palascia		55 m
56.	<i>C. tenorei</i>	<i>tenorei</i>	V	41750	Italija	Gallipoli	Montagna Spaccata	10 m
57.	<i>C. tenorei</i>	<i>tenorei</i>	V	41748	Italija	Guliano del Capo	Il Ciolo	26 m
58.	<i>C. tenorei</i>	<i>tenorei</i>	V	41749	Italija	Leuca	Santa Maria di Leuca	46 m

## 3.2. Metode analize biljnog materijala

### 3.2.1. Izolacija DNK i genotipizacija mikrosatelitnih lokusa

Za ovo istraživanje celokupna DNK je izolovana iz lišća, koje je osušeno pomoću silika gela. Uzimano je 20–30 mg suvog listnog tkiva, a ukoliko je prinos DNK bio nizak, postupak izolacije je ponovljen sa 35–40 mg suvog listnog tkiva. Za izolaciju DNK su korišćeni kitovi za izolaciju: "GenElute Plant Genomic DNA Miniprep Kit" (Sigma-Aldrich, St. Louis, MO, USA) ili "NucleoSpin Plant II" (Macherey-Nagel, GmbH & Co. KG, Germany). Izolacija DNK je urađena prema uputstvima proizvođača kitova.

Genetički diverzitet istražena je analizom mikrosatelita. Mikrosateliti ili jednostavne ponavljajuće sekvence (SSR – Simple Sequence Repeats) su segmenti DNK molekula sačinjeni od većeg broja uzastopnih kopija određenog mikrosatelitnog motiva, koji je najčešće sastavljen od jednog do šest baznih parova (Field i Wills, 1998, Tóth i sar. 2000). Mikrosateliti su genetički markeri, koji su pogodni za istraživanja, jer su višelelni i kodominanti. Prisutni su u celom genomu (Varshney, Graner i Sorrells 2005), ali pretežno u nekodirajućem delu DNK (Ellegren 2000). Za sad nema podataka koji sugerišu da selekcija ima jak uticaj na mikrosatelite ili da postoji selekciono ograničenje na alele koji su naročito dugački (Ellegren 2000), pa se za mikrosatelite može reći da su selekcijski neutralni. Stopa mutacije mikrosatelita iznosi od  $10^{-6}$  do  $10^{-4}$  po generaciji što je značajno više od stope baznih mutacija odnosno supstitucija. Danas se mikrosatelitni markeri često koriste za populaciono-genetička istraživanja, utvrđivanje oćinstva, gensko kartiranje, konzervacionu genetiku kao i za utvrđivanje genetičkih procesa kao što su protok gena, genetičko usko grlo, efekat osnivača i ukrštanje u srodstvu.

Za primenu mikrosatelitnih markera u populaciono-genetičkim istraživanjima neophodno je da se razvijaju PLR prajmeri specifični za svaki pojedini lokus da bi se detekcija alela prilagodila upotrebi PLR-a odnosno da bi se cela procedura maksimalno pojednostavila i automatizovala. Mikrosatelitni markeri su visokospecifični i prajmeri koji su razvijeni za jednu vrstu mogu da se koriste za istraživanje te vrste i u najboljem slučaju blisko srodnih vrsta.

Za ovo istraživanje su razvijeni i opisani novi mikrosatelitni molekularni markeri (Radosavljević i sar. 2015) metodom opisanom od strane Radosavljević i saradnika (2011, 2012). Mikrosatelitni lokusi su identifikovani iz genomskih DNK biblioteka (eng "genomic

DNA library"). Genomska biblioteka je skup klonova, koji u fragmentima nose celokupan genom nekog organizma. Da bi se formirala genomska biblioteka, prvo se izoluje DNK organizma, a zatim se restrikcionim enzimima formiraju fragmenti DNK određene dužine. Fragmenti se inseruju u vektorsku DNK pomoću enzima ligaza. Vektorska DNK se zatim preuzima od strane organizma domaćina. Najčešći organizmi koji služe kao domaćini su bakterije ili kvasci.

Nakon restrikcije genomske DNK koktelom restrikcionih endonukleaza upotrebom pGEM-T Easy Vector Kit-a (Promega Corporation, Madison, Wisconsin, USA) odrađena je ligacija ciljanih DNK fragmenata u vektor, nakon čega je izvršena transformacija bakterijskih ćelija (XL-10 Gold Competent Cells, Agilent Technologies, Santa Clara, California, USA), sa ciljem sigurnog odvajanja i kloniranja specifičnih DNK fragmenata. Naime, svaka bakterijska kolonija sadrži isključivo jedan tip DNK fragmenata dobijenog restrikcijom, pa je to najbolji način da se pre sekvenciranja spreči mogućnost stvaranja šuma tj. sekvenci DNK koje se ne mogu pročitati jer je sekvencirano više od jednog DNK fragmenta. Bakterije su uzgajane na 250 Petrijevki.

Posle inkubacije u trajanju od 24 sata, svaka bela (uspešno transformisana) kolonija bakterija je prebačena u svoje mesto na 384 pločicama sa Luria-Bertani (LB) medijumom za smrzavanje (LB broth + 13 mM  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ , 6.8 mM  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ , 1.7 mM natrijum citrat, 36 mM  $\text{K}_2\text{HPO}_4$ , 4.4% v/v glicerol). Nakon ponovljene inkubacije od 24 sata, bakterijske kolonije su prebačene uz pomoć 384 bakterijskog replikatora na porozne najlonske membrane koje su položene na hranjivu podlogu, te tako ostavljene kroz 24 sata radi ponovnog umnožavanja bakterijskih kolonija. Izvorne bakterijske kolonije u pločicama od 384 mesta su uskladištene na  $-80^\circ\text{C}$  radi kasnije izolacije plazmida. Nakon pročišćavanja najlonskih membrana i fiksacije plazmidne DNA za same membrane pomoću UV svetla, urađena je "Southern" hibridizacija pomoću Cy3 i Cy5 označenih oligonukleotida od 30 baznih parova sa GA, GT, AGA, ACT i ATC ponovcima (Eurofins MWG Operon, Huntsville, Alabama, USA). Pozitivni nalazi gde je došlo do hibridizacije između plazmidne DNK i označenih oligonukleotidnih proba su detektovani skeniranjem kolonija pomoću Ettan DIGE Imager (GE Healthcare Biosciences, Pittsburgh, Pennsylvania, USA). Detektovano je 192 kolonije sa pozitivnom hibridizacijom iz kojih su plazmidi naknadno izolovani (iz bakterijskih kolonija uskladištenih na  $-80^\circ\text{C}$ ) korišćenjem izolacijskog Wizard Plus SV Minipreps Kit-a (Promega Corporation). Sekvenciranje izolovanih plazmida je

urađeno pomoću *T7* i *SP6* univerzalnih PLR prajmera korišćenjem Big Dye chemistry i sekvenatora ABI 3130xL DNA Analyzer (Applied Biosystems).

Program Geneious 5.6.4 (Biomatters Ltd., Auckland, New Zealand; <http://www.geneious.com/>) je korišćen za editovanje i spajanje sekvenci. Mikrosatelitni ponovci su lokalizovani korišćenjem MISA Perl script (Thiel i sar. 2003). U dosadašnjoj fazi istraživanja dizajnirani su PLR prajmeri za prvih 48 mikrosatelitna lokusa pomoću programa Primer3 version 4.0 (Untergasser i sar. 2012) sa optimalnim uslovima podešenim na temperaturu vezivanja prajmera od 60.0°C (57– 63°C), GC sadržaj prajmera od 50% (20–80%) i veličinu konačnih PLR produkta od 140 do 210 baznih parova.

Mikrosatelitni lokusi su umnoženi PLR – polimeraznom lančanom reakcijom (eng. "Polymerase Chain Reaction" – PCR) pri čemu su korišćeni prajmeri obeleženi fluorescentnom bojom (Schuelke 2000) i dvofazni PLR protokol sa inicijalnom "touchdown" fazom. Polimerazne lančaozne reakcije su se odigravale u 20 µl reakcione mešavine (eng. "mastermix"), koja se sastojala od 2 pmol 5' prajmera (eng. "forward primer") sa M13(-21) repom, 8 pmol univerzalnog prajmera M13(-21) markiranog fluorescentnom FAM, NED, VIC ili PET bojom, 8 pmol 3' prajmera (eng. "reverse primer"), 1 × PLR pufera, 4 nmol rastvor četiri vrste nukleotida, 0.5 U enzima TaKaRa Taq Hot Start DNK polimeraze (TaKaRa Bio Inc., Otsu, Shiga, Japan) i 5 ng izolovane DNK.

Polimerazna lančana reakcija obuhvata podfaze: (1) 5 min na 94°C; (2) 5 ciklusa: 45 sec na 94°C, 30 sec na 60°C, sa smanjivanjem temperature za po 1°C u svakom sledećem ciklusu i 90 sec na 72°C; (3) 25 ciklusa: 45 sec na 94°C, 30 s na 55°C i 90 s na 72°C i (4) 8 minuta na 72°C (eng. "extension" faza).

Testovima unakrsnog umnožavanja (eng. "cross-species amplification") je ispitano da li su razvijeni markeri pogodni za istraživanja srodnih vrsta. Testiranje je sprovedeno na po 24 jedinke vrsta *C. secundiflora* iz klisure Panjice (Srbija) i *C. versicolor* iz klisure Tempi (Grčka).

### 3.2.2. Izrada preparata za analizu morfoloških karaktera

Cvetovi i listovi, koji su na terenu fiksirani u smeši glicerina i 50% etanola (1:1, v/v) su ostali u smeši do trenutka preparovanja. Cvetni delovi (krunica rasečena između dva zupca, čašica, prašnici i tučak) su odvajani skalpelom i raspoređivani na providne folije za grafoskop, a zatim je preko njih prelepljen selotejp kako bi se fiksirali na folijama (slika 7). Listovi su na isti način selotejpom zalepljeni na foliji. Pripremljene folije su skenirane pri visokoj rezoluciji (300 dpi). Na skeniranim folijama su mereni morfološki karakteri u programu Digimizer Image Analysis Software 3.7.1 (MedCalc Software, Belgium). Uz svaku foliju skenirano je i parče milimetarskog papira kako bi program Digimizer mogao da se kalibriše.

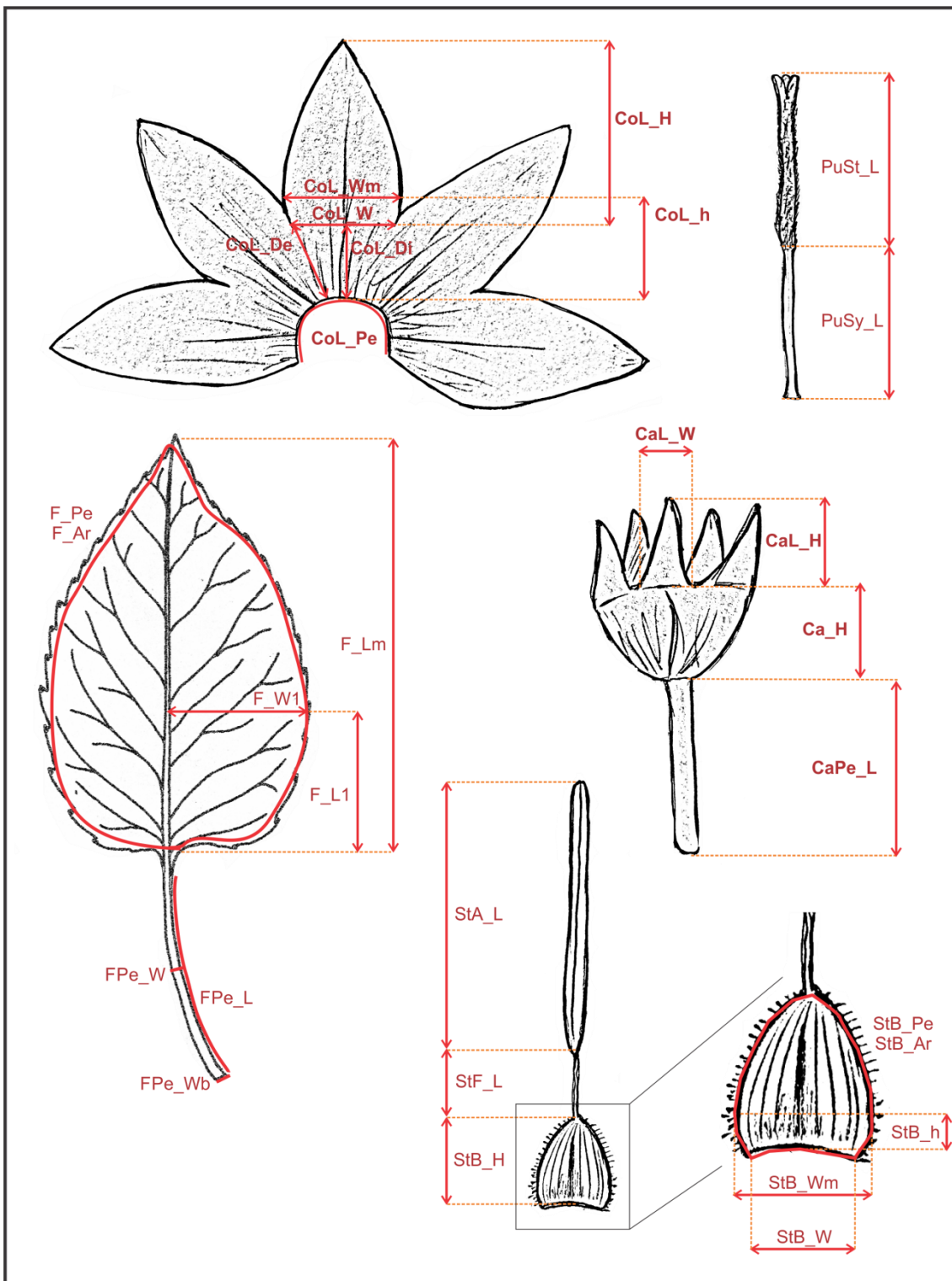


**Slika 7.** – Skenirani delovi cveta fiksirani selotejpom na providnoj foliji za grafoskop sa milimetarskim papirom za kalibraciju.

Na istraživanim jedinkama je analizirano 50 morfoloških metričkih karaktera (slika 8, tabela 6) od čega su 23 karaktera cveta, 3 karaktera habitusa i po 8 karaktera donjeg, srednjeg i gornjeg lista.

Podaci dobijeni merenjem su ubačeni u Microsoft Office Excel tabelu, a zatim je urađena statistička obrada podataka u programskom paketu Statistica 5.1 (Statsoft 1996).





**Slika 8.** – Morfološki karakteri delova cveta i lista koji su mereni za morfometrijsko istraživanje. Akronimi i puni nazivi analiziranih karakterata su dati u tabeli 6.

Tabela 6. – Mereni karakteri vegetativnih i reproduktivnih organa.

	akronim	pun naziv karaktera				
		<b>Krunica</b>				
1.	Co_H	visina krunice				
2.	CoL_H	dužina latice				
3.	CoL_W	širina osnove latice				
4.	CoL_Di	visina sraslog dela krunice				
5.	CoL_Wm	max širina latica				
6.	CoL_h	distanca od max širine do baze				
7.	Co_Per	obim baze				
8.	Co_De	dubina krunice (distanca od useka do baze)				
		<b>Čašica i cvetna drška</b>				
9.	CaL_W	širina osnove čašičnog zupca				
10.	CaL_L	dužina čašičnog zupca				
11.	Ca_H	visina čašice				
12.	CaPe_L	dužina cvetne drške				
		<b>Tučak</b>				
13.	Pu_L	dužina tučka				
14.	PuSy_L	dužina stuba tučka				
15.	PuSg_L	dužina dlakavog dela tučka				
		<b>Prašnici</b>				
16.	StB_H	visina baze filameta prašnika				
17.	StF_L	dužina filametna prašnika				
18.	StA_L	dužina antera prašnika				
19.	StB_W	širina osnove baze filameta prašnika				
20.	StB_Wm	max širina baze filameta prašnika				
21.	StB_h	distanca od osnove do max širine baze filameta				
22.	StB_Ar	površina baze filameta prašnika				
23.	StB_Pe	obim baze filameta prašnika				
		<b>Habitus</b>				
24.	Pl_H	visina biljke				
25.	Inf_H	dužina cvasti				
26.	Stem_H	dužina stabljike bez cvasti				
		<b>List (donji list – Fd, srednji list – Fs, gornji list – Fg)</b>				
27.	Fd_Lm	35.	Fs_Lm	43.	Fg_Lm	dužina lisne ploče
28.	Fd_W1	36.	Fs_W1	44.	Fg_W1	max širina leve strane lista
29.	Fd_L1	37.	Fs_L1	45.	Fg_L1	distanca od max širine do baze lista - leva strana
30.	FdPe_L	38.	FsPe_L	46.	FgPe_L	dužina lisne drške
31.	FdPe_Wb	39.	FsPe_Wb	47.	FgPe_Wb	širina baze lisne drške
32.	FdPe_W	40.	FsPe_W	48.	FgPe_W	širina srednjeg dela lisne drške
33.	Fd_Ar	41.	Fs_Ar	49.	Fg_Ar	površina liske
34.	Fd_Per	42.	Fs_Per	50.	Fg_Per	obim liske

### 3.3. Analiza i statistička obrada podataka

Polazeći od rezultata filogenetske studije kompleksa *Campanula pyramidalis* (slika 4) analize su rađene u dve faze. U prvoj fazi su nezavisno analizirane filogenetska podgrupa I i filogenetska podgrupa II. U drugoj fazi analizirana je čitava grupa "*Versicolor*".

Za svaku filogenetsku podgrupu posebno je prvo analizirana genetička i morfološka varijabilnost na nivou populacija. Zatim je analizirana genetička struktura odnosno koliko ima genetičkih klastera i koje populacije pripadaju kom genetičkom klasteru. Ispitana je morfološka diferencijacija populacija koje su *a priori* klasifikovane prema pripadnosti ustanovljenim genetičkim klasterima.

Na kraju je istražena morfološka varijabilnost i diferencijacija i genetički diverzitet i struktura unutar čitave grupe "*Versicolor*" kompleksa *C. pyramidalis*.

#### 3.3.1 Analiza i statistička obrada podataka mikrosatelitnih lokusa

**Deskriptivna statistika.** – Da bi se uvidela varijabilnosti i informativnost mikrosatelitnih markera izračunati su jednostavni statistički parametri. Izračunat je ukupan broj alela, broj alela po lokusu ( $N_a$ ) i opsezi dužina mikrosatelitnih lokusa odnosno dužina najkraćeg i najdužeg alela za svaki lokus. Izračunate su i PIC vrednosti odnosno inoformacijski sadržaj polimorfizma (eng. "polymorphic information content") (Botstein i sar. 1980), koji služe za procenu informativnosti mikrosatelitnih markera. Za izračunavanje PIC vrednosti je korišćen program PowerMarker V3.23 (Liu 2002).

Unutarpopulaciona varijabilnost je analizirana na osnovu parametara koji su izračunati za svaku populaciju: prosečan broj alela po lokusu ( $N_{av}$ ), alelno bogatstvo ( $N_{ar}$ ), broj jedinstvenih alela ( $N_{pe}$ ), indeks ukrštanja u srodstvu ( $F_{IS}$ ), uočena ( $H_o$ ) i očekivana ( $H_e$ ) heterozigotnost da bi se uvidelo da li populacije odstupaju od Hardy-Weinberg-ove ravnoteže, dok je statistička značajnost odstupanja testirana pomoću lanaca (eng. "Markov chain") (Guo i Thompson 1992). Testiranje je urađeno po populacijama za sve lokuse. Za procenu ovih parametara korišten je program Genepop 4.0 (Raymond i Rousset 1995). Alelno bogatstvo (eng. "allelic richness") je prosečan broj alela po populaciji nezavisno od veličine uzorka. Za izračunavanje prosečnog broja alela i alelnog bogatstva je korišćen program FSTAT 2.9.3.2 (Goudet 1995, 2002). Jedinstveni aleli (eng. "private alleles") su aleli

koji postoje u jedinkama samo jedne populacije. Za detektovanje jedinstvenih alela je korišćen program Convert 1.31 (Glaubitz 2004).

Da bi se utvrdilo da li je u skorijoj prošlosti došlo do genetičkog uskog grla (eng. "genetic bottleneck") i efekta osnivača (eng. "founder effect") korišćen je program BOTTLENECK 1.2.02 (Cornuet i Luikart 1996, Piry i sar. 1999). Uočena heterozigotnost ( $H_o$ ) je upoređena sa očekivanom heterozigotnošću (= genetički diverzitet) i očekivanom heterozigotnošću ( $H_{eq}$ ) populacije u ravnoteži mutacija i pomaka (eng. "mutation-drift equilibrium") pri različitim modelima mutacija: (1) model beskonačnog broja alela (eng. "infinite allele model" – IAM); (2) model postupnih mutacija (eng. "stepwise mutation model" – SMM) i (3) dvofazni prelazni model (eng. "two-phase model" – TPM). Model beskonačnog broja alela (IAM)(Kimura i Crow 1964) se bazira na pretpostavci da sa svakom mutacijom nastaje novi alel. Model postupnih mutacija (SMM)(Ohta i Kimura 1973) se bazira na pretpostavci da novi aleli nastaju povećanjem ili smanjenjem broja mikrosatelitnih motiva za jedan. Dvofazni prelazni model (TPM)(di Rienzo i sar. 1994) se delimično bazira na IAM modelu, a delimično na SMM modelu. U ovom istraživanju TPM model je analiziran sa pretpostavkom 30% prati model beskonačnog broja alela (IAM), dok 70% model postupnih mutacija (SMM)(Pascual i sar. 2001, Hoelzel i sar. 2002, Kuehn i sar. 2003). Bazirano na broju lokusa, Wilcoxon sign-rank test (Luikart i sar. 1998) je izabran za procenjivanje značajnosti viška ili manjka heterozigotnosti (Piry i sar. 1999).

**Genetička diferencijacija.** – Indeksi genetičke diferencijacije ( $F_{ST}$ ) i njihove statističke značajnosti ( $p$  vrednosti) su izračunati za sve parove populacija pomoću programskog paketa FSTAT 2.9.3.2 (Goudet 1995, 2002). Genetička udaljenost između populacija je procenjena na osnovu izmenjenih tetivnih udaljenosti (eng. "chord distance")(Cavalli-Sforza i Edwards 1967). Na osnovu matrice genetičkih udaljenosti između populacija konstruisano je neukorenjeno filogenetsko stablo po Fitch-Margoliash metodi (Fitch i Margoliash 1976). Pouzdanost grananja na stablu je predstavljena bootstrap vrednostima. Genetička udaljenost, neukorenjeno stablo i bootstrap stablo izračunati su i konstruirani pomoću programa SEQBOOT, GENDIST, NEIGHBOR i CONSENSE u okviru programskog paketa PHYLIP 3.6b (Felsenstein 1993). Program SplitsTree 4.13.1 (Huson i Bryant 2006) je korišćen za konstruisanje filogenetskog stabla.

Analizom molekularne varijanse (AMOVA)(Excoffier i sar. 1992) ukupna genotipska varijansa je raščlanjena na varijansu uzrokovanu razlikama između populacija i na varijansu uzrokovanu razlikama između jedinki unutar populacija, ali takođe i između i

unutar klastera dobijenih STRUCTURE analizom. Za ovu analizu je korišćen program Arlequin ver. 3.5 (Excoffier i sar. 2005) pri čemu su statističke značajnosti  $\phi_{ST}$  vrednosti procenjene neparametrijskim testom na osnovu 10.000 permutacija. Pojedinačnim analizama su izračunate  $\phi_{ST}$  vrednosti između parova svih populacija uz procenjenu statističku signifikantnost.

Genetička struktuiranost ispitivanih populacija je testirana upotrebom programa STRUCTURE 2.3.3 (Pritchard i sar. 2000, Falush i sar. 2003, Falush i sar. 2007, Hubisz i sar. 2009) koji se bazira na Markovljev lanac - Monte Karlo (eng. "Markov Chain Monte Carlo" – MCMC) metodu za grupisanje individua i populacija u klaster bez prethodne informacije o geografskom rasporedu ispitivanih jedinki. Pretpostavljeno je da postoji jedna do 11 klastera odnosno genetičkih grupa populacija ( $K = 1-11$ ). Tokom analize se koristio mešoviti model (eng. "admixture model"), koji pretpostavlja da različiti delovi genoma mogu biti nasleđeni od predaka koji su iz različitih genetičkih klastera. Za svaku vrednost  $K$  je urađeno po 10 nezavisnih analiza (eng. "run") koja je bila podešena na 200 000 ponavljanja sa 1 000 000 ponavljanja MCMC algoritma. Izbor najverodostojnije hipoteze odnosno najoptimalniji broj klastera sproveden je upoređivanjem naknadnih verovatnoća (eng. "posterior probabilities") podataka za svaku vrednost  $K$  (Pritchard i sar. 2000) kao i na osnovu vrednosti  $\Delta K$  koja predstavlja stopu promene naknadnih verovatnoća između uzastopnih vrednosti  $K$  (Evanno i sar. 2005). Nakon utvrđivanja najoptimalnijeg broja  $K$ , jedinke su pridružene pojedinim grupama uz izračunate udele genoma poreklom iz različitih klastera.

### 3.3.2 Analiza i statistička obrada morfometrijskih podataka

Morfometrijski podaci dobijeni merenjem karaktera cvetova, listova i habitusa su obrađeni metodama univarijantne i multivarijantne statistike u programskom paketu Statistica 5.1.

#### 3.3.2.1. Univarijantna statistička obrada morfometrijskih podataka

**Distribucija podataka.** – Provera normalnosti distribucije podataka je urađena pomoću Kolmogorov-Smirnov (K-S), Liliefors i Shapiro-Wilk W testova. Za sve testove su date p vrednosti odnosno statističke značajnosti nultih hipoteza.

U Kolmogorov-Smirnovom testu nulta hipoteza je da je posmatrana raspodela podataka jednaka normalnoj raspodeli, dok alternativna hipoteza označava da su date raspodele različite. Test je baziran na maksimumu razlika između normalne i posmatrane raspodele kumulativnih frekvencija unutar uzorka.

Liliefors test je unapređena verzija Kolmogorov-Smirnovog testa i koristi da testira nultu hipotezu kada se pri nultoj hipotezi ne određuju očekivane vrednosti i varijacije distribucije.

Shapiro-Wilk W test se koristi za uzorke koji nisu veći od 2000. Nulta hipoteza je da je uzorak iz normalne raspodele.

Ukoliko su testovi pokazali da većina podataka analiziranih morfoloških karaktera nema normalnu distribuciju, podaci su logaritmovani. U tom slučaju, jedino je izračunavanje standardnih statističkih parametara urađeno sa "sirovim" podacima, a ostale analize na logaritmovanim. U slučaju kad podaci nemaju normalnu distribuciju korišćen je neparametrijski Kruskal-Wallis test umesto analize varijansi (ANOVA). Ovaj test predstavlja neparametrijsku verziju analize varijansi i koristi se za određivanje statističke značajnost razlika između srednjih vrednosti praćene promenljive dve ili više analiziranih grupa.

**Deskriptivna statistika.** – Za svaki analiziran morfološki karakter su izračunati standardni statistički parametri: najmanja izmerena vrednost (Min), srednja vrednost (Avg.), najveća izmerena vrednost (Max), standardna devijacija (Std.Dev.) i koeficijent varijacije (CV).

### 3.3.2.2. Multivarijantna statistička obrada morfometrijskih podataka

**Analiza osnovnih komponenti** (eng. Principal Component Analysis – PCA). – Ovim multivarijantnim statističkim metodom se veliki broj analiziranih promjenljivih svodi na manji broj novih, nekorelisanih promjenljivih (faktora).

Ovom metodom se dobija uvid u to koji analizirani morfološki karakteri najviše utiču na varijabilnost kao i razlike između analiziranih populacija, a određuje se i struktura varijabilnosti. Izračunate su vrednosti svojstvenih vektora (eigen-vektora) na osnovu kojih se dobijaju informacije o raspodeli ukupne varijanse na osama analize osnovnih komponenti.

Svi podaci dobijeni merenje svih morfoloških karaktera su obrađeni metodom analize osnovnih komponenti. Urađena i je posebna analiza na setu podataka dobijenih merenjem svih cvetova. Jedinke odnosno populacije su obeležene na osnovu pripadnosti ustanovljenim genetičkim klasterima. Rezultati su grafički prikazani pomoću scatterplot-ova. Pošto prve tri ose analize osnovnih komponenti prikazuju najveći procenat ukupne varijabilnost, jedinke su predstavljene u prostoru prve i druge, kao i prve i treće PCA ose.

**Kanonijska diskriminantna analiza** (eng. Canonical Discriminant Analysis – CDA) – Ovom analizom se ispituje struktura razlika između grupa (grupa populacija, populacija ili taksona), koje su prethodno definisane, odnosno testira se hipoteza o morfološkoj diferencijaciji definisanih grupa. Pri ovoj analizi se dobijaju i informacije o tome koji karakteri su najbolji za razlikovanje definisanih grupa. Ovom analizom se dobija niz Fischer-ovih linearnih diskriminantnih funkcija.

Kanonijskom diskriminantnom analizom se smanjuje dimenzionalnost multivarijantnih podataka tako da se veliki broj ulaznih promjenljivih svodi na manji skup novih složenih dimenzija (kanoničkih funkcija) uz minimalan gubitak informacija.

Cilj ove analize je da se odredi doprinos svakog karaktera sveukupnoj morfološkoj diskriminaciji i da se odredi set karaktera koji najbolje diskriminiše morfološke klastere.

Za CDA analizu su izabrani određeni karakteri vegetativnih i reproduktivnih organa i na osnovu tog seta karaktera su urađene sve CDA analize. Karakteri su izabrani na osnovu više kriterijuma: a) PCA značajni karakteri (PCA skorovi veći od 0.7) i b) lična zapažanja. Spearman-ovim testom su izračunati koeficijenti korelacije između parova svih karaktera. U slučajevima kad je apsolutna vrednost koeficijenta korelacije između dva karaktera veća od 0.9 samo jedan od ta dva karaktera je izabran za dalju analizu.

**Klusterska analiza** (eng. Cluster analysis) – Kanonijskom diskriminantnom analizom su izračunate i Mahalanobisove distance na osnovu kojih je urađena klusterska analiza. Pri klusterskoj analizi se ne zna pripadnost objekata klasterima, niti konačan broj klastera. Klusterska analiza vrši grupisanje objekata npr. taksona, grupa populacija ili populacija u klustere prema njihovim sličnostima odnosno razlikama. Kao metod klasterovanja korišćen je UPGMA (eng. "Unweighted pair-group average") metod, koji definiše distance između dva klastera kao prosek udaljenosti između svih parova posmatranih objekata. Svi grafici sa predstavljenim rezultatima CDA analize su praćeni i odgovarajućim klasifikacionim stablima (dendrogramima), koji predstavljaju grafički prikaz rezultata klusterske analize.

### 3.4. Horologija, ekologija i opisi analiziranih taksona

Na osnovu morfometrijskih istraživanja sastavljen je ključ za identifikaciju taksona kompleksa *C. pyramidalis*. Takođe, za svaki analizirani takson grupe "*Versicolor*" kompleksa *C. pyramidalis* je data distribucija, ekologija i opis praćen ilustracijom i fotografijama.

Podaci o distribuciji analiziranih taksona su prikupljeni iz florističke literature, na osnovu primeraka iz herbarskih kolekcija koje su registrovane u svetskoj bazi Index Herbariorum, terenskih podataka koji su prikupljeni tokom uzorkovanja populacija i ličnih terenskih zapažanja (eng. "personal observation = pers. obs."). Podaci su preuzeti i iz baze podataka Flora Croatica Database (FCDB; Nikolić 2011). Svi horološki podaci su objedinjeni u elektronskoj bazi podataka programskog paketa Microsoft Office Excel. Za svaki analizirani takson je data areal karta koja je dobijena predstavljanjem georeferenciranih horoloških podataka punktirajućom metodom na vektorskim kartama. Georeferenciranje literaturnih i herbarskih podataka je urađeno u WGS84 sistemu pomoću programa OziExplorer 3.95 4s i Google Earth. Prilikom terenskih istraživanja koordinate su utvrđene pomoću GPS uređaja. Areal mape su konstruisane pomoću programa ArcGIS for Desktop 10 (ESRI 1999–2010). Za svaki pojedinačni horološki podatak su preuzeti bioklimatski podaci pomoću programa DIVA-GIS 7.5 iz WorldClim-ove baze (Hijmans i sar. 2005a, 2005b). Za svaki bioklimatski karakter je urađena osnovna deskriptivna statistika, analiza varijansi i diskriminantna kanonijska analiza za filogenetsku podgrupu I i filogenetsku podgrupu II.



Herbarijumske zbirke koje su lično posećene su: BEO, BEOU, BP, HMMNH, NHMR, SO, SOA, SOM i ZAGR. Podaci su prikupljeni i pretraživanjem herbarijumskih zbirki dostupnih preko interneta, kao i kontaktiranjem kustosa zbirki, koji su poslali fotografije herbarskih primeraka kompleksa *C. pyramidalis*. Na taj način su dobijeni podaci iz sledećih herbarijuma: AMD, B, BM, BRNM, C, CAT, CGE, E, FI, G (GDC), GE, HAL, HMMNH, JE, K, KEW, L, LD, LE, MANCH, MNHN, NAP, NYC, OXF, P, PAD, PAL, PH, PI, PRC, RO, TCD, TO, TOU, U, W i WAG (akronimi po Thiers 2017). Uz svaki analizirani takson grupe "*Versicolor*" kompleksa *C. pyramidalis* su dati i podaci o tipifikaciji imena prema pravilima Međunarodnog kodeksa nomenklature algi, gljiva i biljaka (eng. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants – ICN)(McNeill i sar. 2012).

Morfološki opisi analiziranih taksona su urađeni na osnovu podataka dobijenih morfometrijskim analizama ove studije. Opisi se odnose na biljke iz analiziranih populacija kao i herbarske primerke iz BEOU herbara.

Podaci o ekologiji su prikupljeni obradom literaturnih podataka i terenskim istraživanjima. Određivanje osnovnih tipova i varijeteta klime je izvršeno prema globalnoj ekološkoj podeli klime (Walter i Lieth 1967). Oznake tipova i varijeteta klime su dati u zagradama.

## 4. REZULTATI

### 4.1. Genotipizacija mikrosatelita

Preliminarno istraživanje mikrosatelita koje je sprovedeno na pet jedinki vrste *C. pyramidalis* iz prirodne populacije sa planine Velebit (Hrvatska) je pokazalo dobru PLR amplifikaciju i varijabilnost alela. Sekvence ovih SSR lokusa su deponovane u banci gena (GenBank; broj KF926847–KF926857)(tabela 7). Istraživanjem tih 11 mikrosatelitnih lokusa na 24 jedinke iz iste Velebitske populacije je detektirano 79 alela (tabela 8). Ispitivanje testovim unakrsnog umnožavanja koje je sprovedeno na po 24 jedinke vrsta *C. secundiflora* iz klisure Panjice (Srbija) i *C. versicolor* iz klisure Tempi (Grčka) je pokazalo da sedam od 11 mikrosatelitnih lokusa mogu da se koriste istraživanje genetičke varijabilnosti kompleksa *C. pyramidalis* (tabela 8). Tako da je istraživanje genetičke varijabilnosti grupe "*Versicolor*" bazirano na sedam mikrosatelitnih markera: CpUZ001, CpUZ003, CpUZ004, CpUZ005, CpUZ006, CpUZ009 i CpUZ010.

**Tabela 7.** – Karakteristike 11 mikrosatelitnih markera za vrstu *C. pyramidalis*.

Mikrosatelitni lokus	Sekvenca prajmera (5'–3')	SSR motiv	Opseg veličine alela (br. baznih parova)	Broj u Banci Gena
CpUZ001	F: AAGTATTGGACCCCGAGCIT R: ATCACCTAGCCATGCAATC	(ACT) <sub>8</sub>	130–163	KF926847
CpUZ002	F: CCGAATGCACCGTATACTCA R: GCAGTAAATTGGACGGTCTG	(AGA) <sub>9</sub>	155–167	KF926848
CpUZ003	F: CCTCTTCCGAATGACGCTTA R: ACTCTTGCTTACACCTTGTGC	(GA) <sub>12</sub>	167–259	KF926849
CpUZ004	F: GCGAGACTTCTGTGATGTGG R: TGTGGAGAAATGGACGTTCT	(AGA) <sub>12</sub>	133–181	KF926850
CpUZ005	F: ATGTTTGCCCTTTTCACTGC R: TTGGGATGTTGGAACACAAA	(GT) <sub>12</sub>	146–160	KF926851
CpUZ006	F: CAGCAATGCAGAAATCGAAA R: AAACCCCTTCTCCTAAATCA	(GT) <sub>14</sub>	212–228	KF926852
CpUZ007	F: TGTGGGAGGTTTCATTGGTTT R: ACTGCATGCGACAAGATCAA	(GT) <sub>16</sub>	200–248	KF926853
CpUZ008	F: ATGCAGGGAGCATTGAAGAT R: CCCAGGAGTCTTTCTCTCC	(GT) <sub>15</sub>	196–204	KF926854

Mikrosatelitni lokus	Sekvenca prajmera (5'-3')	SSR motiv	Opseg veličine alela (br. baznih parova)	Broj u Banci Gena
<b>CpUZ009</b>	F: CAAATTTGAACGGGTTTTTCG R: ACTCTTCCCCTCCACATTCC	(GA) <sub>19</sub>	181–207	KF926855
<b>CpUZ010</b>	F: TCCACCCACCAATAATCTCC R: ATCCAGAACCCGAAAATTCC	(ATC) <sub>10</sub>	163–199	KF926856
<b>CpUZ011</b>	F: ACACTGCCGATATGTGCGTA R: CATGTTTCGTGTGTAATCATCA	(GT) <sub>16</sub>	220–246	KF926857

**Tabela 8.** – Genetički parametri 11 novih mikrosatelitnih lokusa prirodne populacije vrsta *C. pyramidalis*, *C. secundiflora* i *C. versicolor*.

(n – broj jedinki; N<sub>a</sub> – broja alela; H<sub>O</sub> – uočena heterozigotnost; H<sub>e</sub> – očekivana heterozigotnost)

Vrsta (lokalitet, vaučer broj)	<i>Campanula pyramidalis</i> (n = 24) (Velebit; ZA 30825)			<i>Campanula secundiflora</i> (n = 24) (klisura Panjice; BEOU 25034)			<i>Campanula versicolor</i> (n = 24) (Tempi klisura; BEOU 28150)		
	N <sub>a</sub>	H <sub>O</sub>	H <sub>e</sub>	N <sub>a</sub>	H <sub>O</sub>	H <sub>e</sub>	N <sub>a</sub>	H <sub>O</sub>	H <sub>e</sub>
<b>CpUZ001</b>	5	0.458	0.798	3	0.136	0.548	3	0.652	0.524
<b>CpUZ002</b>	5	0.478	0.629	—	—	—	—	—	—
<b>CpUZ003</b>	13	0.864	0.87	8	0.714	0.852	6	0.217	0.763
<b>CpUZ004</b>	8	0.542	0.77	4	0.833	0.703	5	0.5	0.758
<b>CpUZ005</b>	7	0.727	0.85	4	0.5	0.521	2	0.167	0.156
<b>CpUZ006</b>	8	0.708	0.79	6	0.792	0.808	5	0.5	0.66
<b>CpUZ007</b>	7	0.454	0.521	—	—	—	—	—	—
<b>CpUZ008</b>	4	0.217	0.686	—	—	—	—	—	—
<b>CpUZ009</b>	7	0.652	0.857	2	0.227	0.509	4	0.542	0.65
<b>CpUZ010</b>	5	0.409	0.734	5	0.792	0.762	6	0.375	0.607
<b>CpUZ011</b>	11	0.913	0.895	—	—	—	—	—	—

## 4.2. Varijabilnost unutar filogenetske podgrupe I

### 4.2.1. Genetička varijabilnost unutar filogenetske podgrupe I

**Unutarpopulacioni genetički diverzitet.** – Detektovano je ukupno 118 alela što je u proseku 16.86 alela po lokusu. Broj alela po lokusu varira od 9 za CpUZ002 do 29 alela za CpUZ006 lokus (tabela 9). Za pet od sedam mikrosatelitnih lokusa se pokazalo da imaju PIC vrednosti veće od 0.7, koje su podebljane u tabeli 9. Dva lokusa imaju PIC vrednost nižu od 0.7.

**Tabela 9.** – Diverzitet alela sedam mikrosatelitnih lokusa

27 populacija filogenetske podgrupe I.

( $N_a$  – broj alela po lokusu; PIC – informacijski sadržaj polimorfizma)

lokus	SSR motiv	Opseg veličine alela (br. baznih parova)	$N_a$	PIC
1. CpUZ002	ACT	154–190	9	0.626
2. CpUZ006	GA	178–308	29	<b>0.896</b>
3. CpUZ008	AGA	130–196	13	<b>0.717</b>
4. CpUZ009	GT	127–161	14	0.677
5. CpUZ010	GT	208–264	24	<b>0.816</b>
6. CpUZ019	GA	177–227	17	<b>0.818</b>
7. CpUZ020	ATC	151–184	12	<b>0.788</b>
Srednja vrednost			16.86	

U tabeli 10. su po populacijama predstavljene vrednosti prosečnog broja alela po lokusu ( $N_{av}$ ), alelnog bogatstva ( $N_{ar}$ ), broja jedinstvenih alela ( $N_{pr}$ ), uočene ( $H_o$ ) i očekivane ( $H_e$ ) heterozigotnosti i vrednosti koeficijenta ukrštanja u srodstvu ( $F_{IS}$ ) sa statističkom značajnošću ( $p$  vrednosti). Vrednosti prosečnog broja alela ( $N_{av}$ ), alelnog bogatstva ( $N_{ar}$ ) i očekivane heterozigotnosti ( $H_e$ ) su generalno blago veće kod *austro-adriatica* populacija (P01–P12) kao i montenegrina populacija (P13–P23). Generalno gledano, uočena heterozigotnost ( $H_o$ ) je pokazala malo niže vrednosti od očekivane heterozigotnosti ( $H_e$ ). Kod većine populacija očekivana heterozigotnost je visoka osim za populaciju iz Panjice (P24)  $H_e = 0.075$ . Za ovu populaciju i ostali parametri imaju niske vrednosti. Najviše jedinstvenih alela je 5 i to kod populacije P23 (AL\_Selce), dok se populacije P19 (CG\_Platije) i P26 (SR\_Jadovnik) odlikuju prisustvom tri jedinstvena alela. Koeficijent ukrštanja u srodstvu

( $F_{IS}$ ) je kod 14 populacije od 27 pokazao da ne postoji statistički značajno (ns) odstupanje od HW ravnoteže. Statistički značajan deficit heterozigota je uočen kod 5 *austroadiatica* populacija i 8 *montenegrina* populacija sa variranjem  $F_{IS}$  vrednosti između -0.032 (P14) i 0.352 (P13).

**Tabela 10.** – Genetički diverzitet i veličina uzorka 27 populacija filogenetske podgrupe I.

(Pop. – populacija; država: HR – Hrvatska, CG – Crna Gora, SR – Srbija, AL – Albanija; n – broj analiziranih jedinki;  $N_{av}$  – prosečan broj alela;  $N_{ar}$  – alelna bogatstvo;  $N_{pr}$  – broj jedinstvenih alela;  $H_o$  – uočena heterozigotnost;  $H_e$  – očekivana heterozigotnost;  $F_{IS}$  – koeficijent ukrštanja u srodstvu i njegova statistička značajnost: ns - vrednosti koje nisu statistički značajne; \* statistički značajne vrednosti za  $p < 0.05$ ; \*\* statistički značajne vrednosti za  $p < 0.01$ ; \*\*\* statistički značajne vrednosti za  $p < 0.001$ ).

	Pop.	država	lokalitet	n	$N_{av}$	$N_{ar}$	$N_{pr}$	$H_o$	$H_e$	$F_{IS}$
<i>austroadiatica</i>										
1.	P01	HR	Opuzen	19	3.714	2.836	0	0.489	0.603	0.189 ns
2.	P02	HR	Pelješac	20	4.571	3.108	1	0.519	0.661	0.216 ns
3.	P03	CG	Herceg Novi	19	5.857	3.532	1	0.543	0.667	<b>0.186 **</b>
4.	P04	CG	Risan	12	4.857	3.706	1	0.539	0.732	<b>0.265 ***</b>
5.	P05	CG	Nikšić	10	4.857	3.621	0	0.623	0.710	0.122 ns
6.	P06	CG	Danilovgrad	20	6.143	3.770	2	0.664	0.689	0.036 ns
7.	P07	CG	Budva	17	3.857	2.952	0	0.444	0.626	<b>0.292 ***</b>
8.	P08	CG	Bar	20	5.571	3.275	0	0.420	0.615	<b>0.317 ***</b>
9.	P09	AL	Skadar	15	4.714	3.340	0	0.615	0.643	0.043 ns
10.	P10	AL	Lezhe	10	3.571	2.746	2	0.449	0.515	0.128 ns
11.	P11	AL	Krujë	20	4.714	3.194	1	0.597	0.620	0.038 ns
12.	P12	CG	Komarnica	10	4.143	3.093	0	0.415	0.625	<b>0.336 **</b>
<i>montenegrina</i>										
13.	P13	CG	Sinjajevina	11	4.143	3.246	1	0.432	0.667	<b>0.352 ***</b>
14.	P14	CG	Bojovića bare	10	3.286	2.697	0	0.567	0.549	-0.032 ns
15.	P15	CG	Rovačka korita	6	3.286	3.016	1	0.400	0.598	<b>0.331 **</b>
16.	P16	CG	Bakovića klisura	10	3.429	2.653	2	0.379	0.494	<b>0.233 *</b>
17.	P17	CG	Crkvine	11	4.571	3.506	0	0.542	0.667	<b>0.188 *</b>
18.	P18	CG	manastir Morača	12	4.429	3.389	1	0.628	0.667	0.058 ns
19.	P19	CG	Platije	12	5.143	3.517	3	0.544	0.661	<b>0.177 **</b>
20.	P20	CG	Lopate	10	4.714	3.479	1	0.561	0.645	0.13 ns
21.	P21	CG	Klopot	9	4.286	3.399	0	0.548	0.705	<b>0.222 *</b>

	Pop.	država	lokalitet	n	N <sub>av</sub>	N <sub>ar</sub>	N <sub>pr</sub>	H <sub>O</sub>	H <sub>c</sub>	F <sub>IS</sub>
22.	P22	CG	Širokar	13	5.000	3.723	2	0.556	0.648	<b>0.143</b> *
23.	P23	AL	Selce	20	7.000	4.583	5	0.734	0.757	<b>0.031</b> *
<i>secundiflora</i>										
24.	P24	SR	Panjica	10	1.143	1.143	0	0.029	0.075	0.617 ns
<i>limensis</i>										
25.	P25	SR	Mileševka	14	3.714	3.137	2	0.564	0.580	0.028 ns
26.	P26	SR	Jadovnik	10	3.429	2.834	3	0.522	0.535	0.025 ns
27.	P27	SR	Davidovica	13	3.571	2.963	0	0.591	0.531	-0.113 ns

Prema IAM modelu, statistički značajno odsupanje ( $p < 0.05$ ) od "mutation–drift" ravnoteže je uočeno kod populacija P01, P02, P03, P04, P05, P07, P09, P11, P13, P18, P19, P21, P22, P23, P25, P27, dok prema SMM modelu odstupanja nisu statistički značajna. Međutim, prema TPM modelu, koji se smatra najprikladnijim modelom s obzirom na empirijski dokaz (Di Renzo i sar., 1994), ima šest populacija koje odstupaju od "mutation–drift" ravnoteže: P01, P04, P05, P23, P25 i P27. Vrednosti Wilcoxon signed-rank testa za sva tri modela (IAM, TPM i SMM) su predstavljeni u tabeli 11.

**Tabela 11.** – Rezultati verovatnoće Wilcoxon sign-rank testa za procenu efekta genetičkog uskog grla unutar 27 populacija filogenetske podgrupe I. Podebljane su vrednosti koje statistički značajno odstupaju od "mutation-drift" ravnoteže (država: HR – Hrvatska, CG – Crna Gora, SR – Srbija, AL – Albanija; mutacioni modeli: IAM – model beskonačnog broja alela; TPM – dvofazni prelazni model; SMM – model postupnih mutacija).

populacija	država	lokalitet	IAM	TPM	SMM
<i>austroadriatica</i>					
P01	HR	Opuzen	<b>0.004</b>	<b>0.012</b>	0.188
P02	HR	Pelješac	<b>0.008</b>	0.055	0.594
P03	CG	Herceg Novi	<b>0.027</b>	0.406	0.813
P04	CG	Risan	<b>0.004</b>	<b>0.008</b>	0.148
P05	CG	Nikšić	<b>0.004</b>	<b>0.020</b>	0.289
P06	CG	Danilovgrad	0.055	0.188	0.973
P07	CG	Budva	<b>0.027</b>	0.188	0.234
P08	CG	Bar	0.656	0.945	0.988

populacija	država	lokalitet	IAM	TPM	SMM
P09	AL	Skadar	<b>0.020</b>	0.148	0.531
P10	AL	Lezhe	0.469	0.711	0.961
P11	AL	Krujë	<b>0.027</b>	0.406	0.711
P12	CG	Komarnica	0.289	0.531	0.594
<i>montenegrina</i>					
P13	CG	Sinjajevina	<b>0.027</b>	0.289	0.594
P14	CG	Bojovića bare	0.289	0.406	0.469
P15	CG	Rovačka korita	0.406	0.469	0.594
P16	CG	Bakovića klisura	0.422	0.945	0.992
P17	CG	Crkvine	0.148	0.406	0.531
P18	CG	manastir Morača	<b>0.027</b>	0.344	0.594
P19	CG	Platije	<b>0.020</b>	0.469	0.973
P20	CG	Lopate	0.344	0.656	0.813
P21	CG	Klopot	<b>0.004</b>	0.055	0.531
P22	CG	Širokar	<b>0.020</b>	0.406	0.996
P23	AL	Selce	<b>0.008</b>	<b>0.020</b>	0.406
<i>secundiflora</i>					
P24	SR	Panjica	0.250	0.250	0.250
<i>limensis</i>					
P25	SR	Mileševka	<b>0.012</b>	<b>0.039</b>	0.148
P26	SR	Jadovnik	0.148	0.406	0.594
P27	SR	Davidovica	<b>0.012</b>	<b>0.027</b>	0.656

**Međupopulacioni genetički diverzitet.** – Rezultati STRUCTURE analize 27 populacija filogenetske podgrupe I pokazali su da je statistički najpodržanije ( $\Delta K = 527.77$ )(prilog - slika 1) grupisanje populacija u tri genetička klastera ( $K = 3$ ).

Za  $K = 2$  se uočava grupisanje *austroadiatica* populacija (P01–P12) u klaster A. U klaster B su se grupisale *montenegrina*, *secundiflora* i *limensis* populacije (P13–P27)(slika 9A).

Za  $K = 3$  uočavaju se tri genetička klastera (slika 9B). Pri tome genetički klaster A ostaje skoro istog sastava kao i za  $K = 2$ . Ovom klasteru pripadaju populacije iz južne Hrvatske, južne i zapadne Crne Gore i severozapadne Albanije (slika 10). Genetički klaster **B1** predstavlja *montenegrina* populacije (P13–P23) odnosno populacije iz kontinentalnih delova Crne Gore i severne Albanije (slika 10). Genetički klaster **B2** predstavlja *secundiflora* (P24) i *limensis* populacije (P25–P27) odnosno populacije iz jugozapadne Srbije. Prelazne

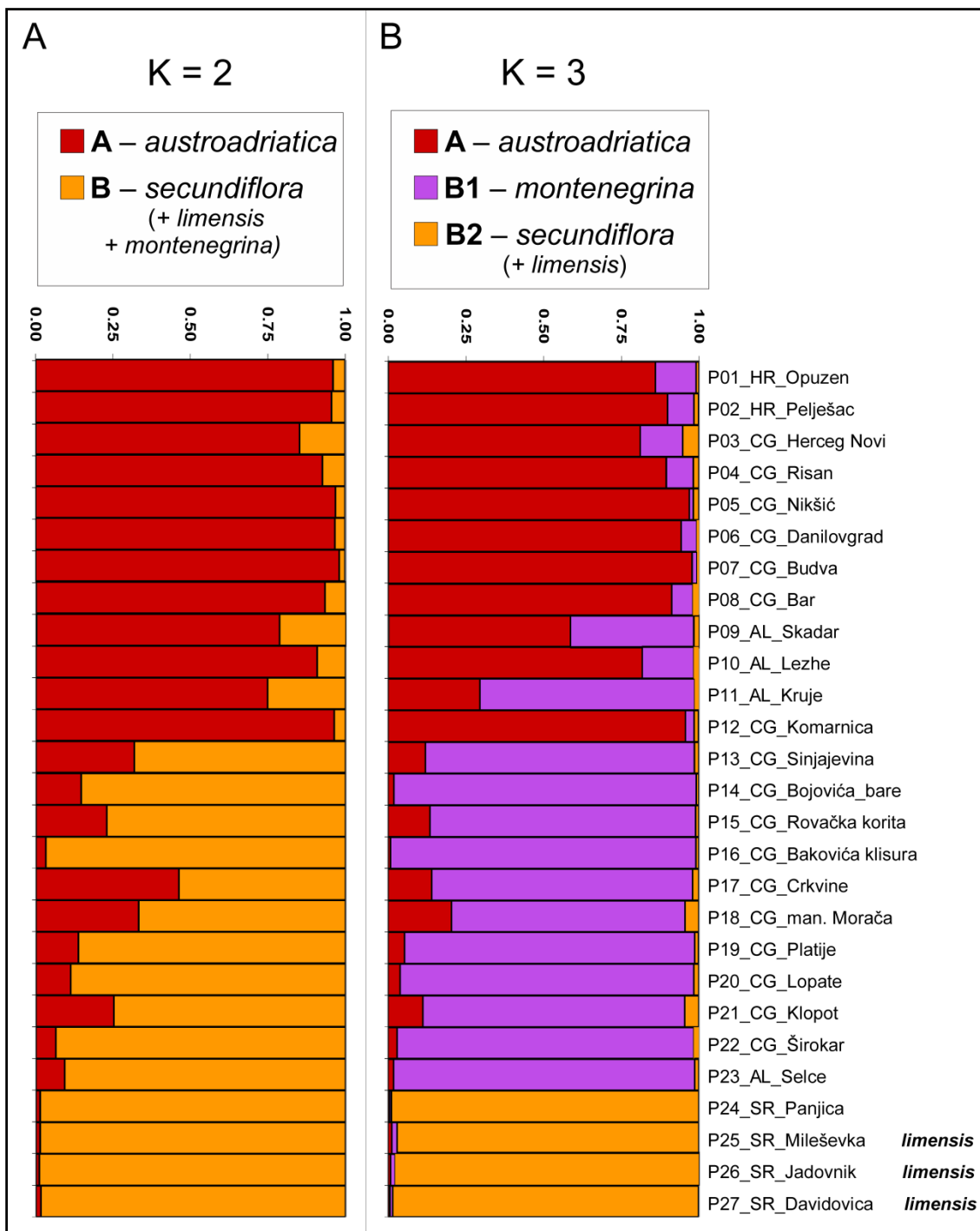
populacije između klastera A i B1 su populacije P09 (AL\_Skadar) i P11 (AL\_Krujë) iz severozapadne Albanije (slika 9B i 10). Genetički udeo klastera po populacijama je varirao od 58.5% (P09 AL\_Skadar iz klastera A) do 98.9% (P24 SR\_Panjice iz klastera B2).

Na Fitch-Margoliash neukorenjenom filogenetskom stablu (slika 11) se uočavaju tri filogenetske grane, koje se podudaraju sa genetičkim klasterima dobijenih STRUCTURE analizom za  $K = 3$  (slika 10B). S jedne strane filogenetskog stabla uočava se grana gde su se pozicionirale *austroadiatica* populacije (P01–P12), koje pripadaju genetičkom klasteru A. S druge strane filogenetskog stabla može se uočiti grana gde su se pozicionirale *montenegrina* populacije (P13–P23), koje predstavljaju klaster B1. Od *montenegrina* populacija izdvaja se dobro podržana (BS 86%) grana sa *secundiflora* (P24) i *limensis* (P25–P7) populacijama koje pripadaju klasteru B2. *Limensis* populacije (P25–P7) su izdvojene od *secundiflora* populacije (P24) (BS 61%). Prelazna populacija P09 (AL\_Skadar) se pozicionirala sa *austroadiatica* populacijom P10 (AL\_Lezhe), koja prema STRUCTURE analizi (slika 9, 10) pripada klasteru A. Druga prelazna populacija P11 (AL\_Krujë) se nalazi između dve glavne grane (slika 11).

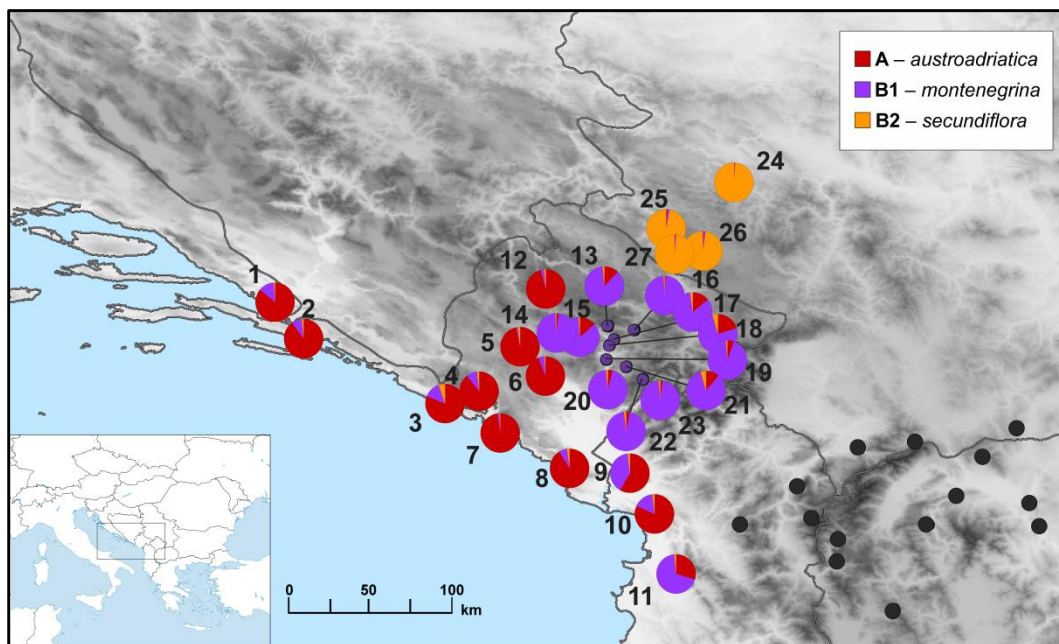
Unutar genetičkog klastera A odnosno B1 sve populacije su sa neformalnim imenom *austroadiatica* odnosno *montenegrina*. Radi lakše interpretacije i diskusije neformalna imena populacija su pridružena oznakama genetičkih klastera i tako su označeni i na graficima. Unutar genetičkog klastera B2 su i *secundiflora* i *limensis* populacije. Ovom klasteru je dodeljeno neformalno ime *secundiflora* s obzirom da je vrsta *C. secundiflora* višeg taksonomskog ranga od podvrste *C. secundiflora* subsp. *limensis*.

U geografskom pogledu s jedne strane su pozicionirane populacije genetičkog klastera A – *austroadiatica* odnosno populacije iz mediteransko-submediteranskog regiona južne Hrvatske i severozapadne Albanije i iz mediteransko-submediteranskog dela Crne Gore kao i populacije koje su dublje u kopnu u zapadnoj Crnoj Gori. Sa druge strane su pozicionirane populacije genetičkog klastera B2 – *secundiflora* iz jugozapadne Srbije. Između populacija ova dva genetička klastera u centralnoj i istočnoj Crnoj Gori i severnoj Albaniji su rasprostranjene *montenegrina* populacije genetičkog klastera B1 (slika 10).

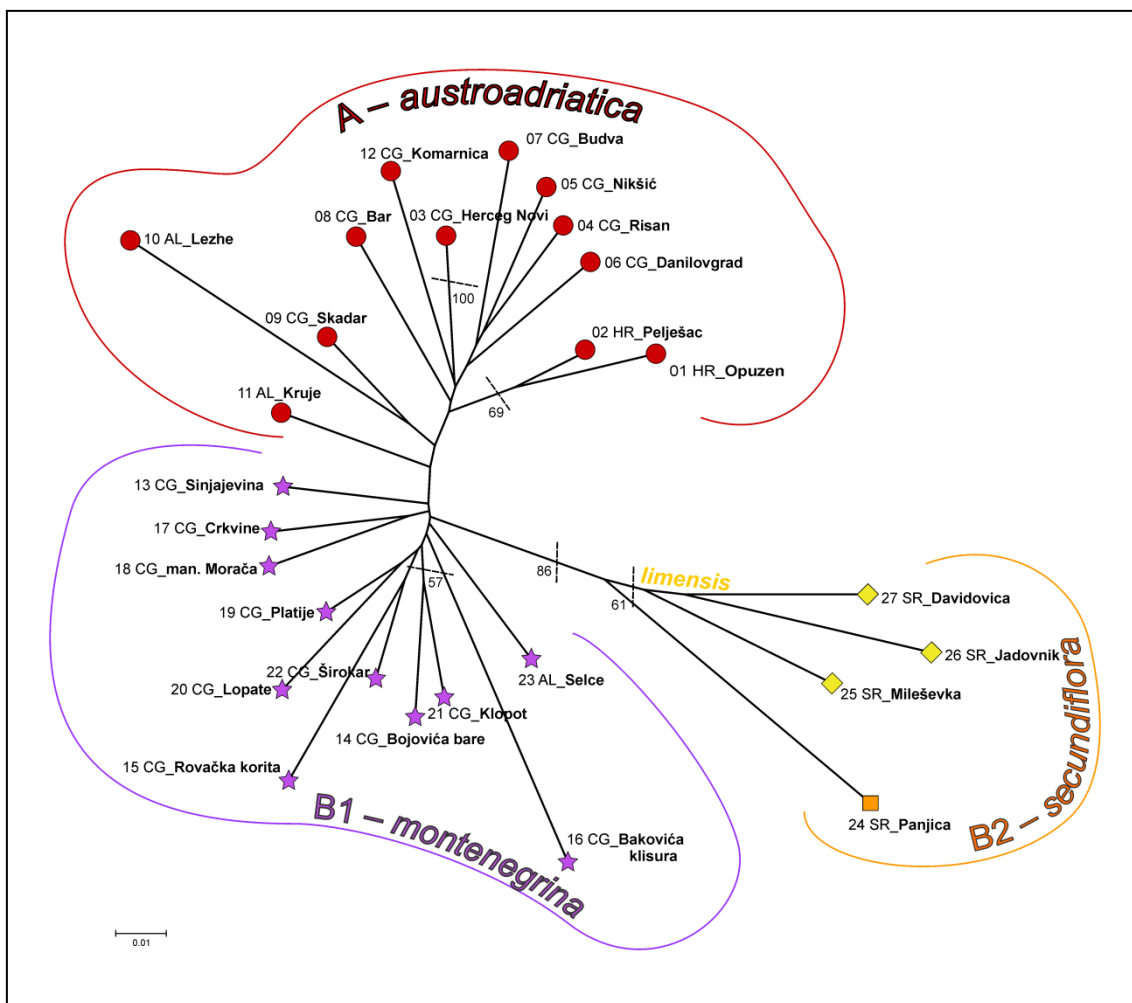




**Slika 9.** – Genetička struktura filogenetske podgrupe I za (A)  $K = 2$  i (B)  $K = 3$ . Genetički klasteri su dobijeni STRUCTURE analizom baziranoj na Bajesovom testu grupisanja i povezani su sa odgovarajućim neformalnim imenima taksona.



**Slika 10.** – Geografski predstavljena genetička struktura filogenetske podgrupe I za  $K = 3$ . Pomoću pita-grafikona za svaku populaciju grafički je predstavljen udeo genetičkih klastera A, B1 i B2, koji su povezani sa odgovarajućim neformalnim imenima taksona. Crne tačke predstavljaju populacije iz severozapadnog dela areala filogenetske podgrupe II.



**Slika 11.** – Neukorenjeno filogenetsko stablo konstruisano po Fitch-Margoliash metodi za populacije filogenetske podgrupe I. Pouzdanost grananja na stablu je predstavljena bootstrap vrednostima  $>50\%$ . Označeni su genetički klasteri A – *austroadriatica*, B1– *montenegrina* i B2 – *secundiflora*, koji su dobijeni STRUCTURE analizom za  $K = 3$ .

Analiza molekularne varijanse (AMOVA) je pokazala da je najveći deo ukupne genetičke varijanse sadržan između jedinki unutar populacija ( $77.86\%$ ), dok je manji deo sadržan između populacija ( $22.14\%$ )(tabela 12A). Kada se AMOVA analizom testiraju genetički klasteri dobijeni STRUCTURE analizom za  $K = 3$ , uviđa se da su za međupopulacionu varijansu statistički značajne razlike između klastera ( $16.74\%$ ) i u nešto manjoj meri razlike između populacija unutar klastera ( $7.62\%$ )(tabela 12B).

**Tabela 12.** – Rezultati analize molekularne varijanse (AMOVA) (A) između i unutar populacija; (B) između genetičkih klastera dobijenih STRUCTURE analizom za  $K = 3$ , između populacija unutar klastera i unutar populacija filogenetske podgrupe I ( $P(\phi_{ST})$  statistička značajnosti posle 10.000 permutacija)

genetička varijansa	d.f.	komponente varijanse	ukupna varijansa (%)	indeks fiksacije $\phi_{ST}$	$P(\phi_{ST})$
<b>A</b> između populacija	26	0.581	22.14	0.221	<0.0001
unutar populacija	699	2.043	77.86		
<b>B</b> između klastera	2	0.206	7.62	0.076	<0.0001
između populacija unutar klastera	24	0.452	16.74	0.181	<0.0001
unutar populacija	699	2.043	75.64	0.244	<0.0001

Vrednosti indeksa genetičke diferencijacije ( $F_{ST}$ )(prilog-tabela 1) su generalno gledano niski, pogotovo između populacija koje pripadaju istom genetičkom klasteru. Generalno su  $F_{ST}$  vrednosti između populacija iz jugozapadne Srbije (P24–P27) koje pripadaju genetičkom klasteru B2 – *secundiflora* i ostalih populacija više, pogotovo parovi sa *secundiflora* populacijom P24 (SR\_Panjica). Međutim,  $F_{ST}$  vrednosti su statistički značajne za parove sa populacijama iz Hrvatske, Crne Gore i Albanije (P01–P10, P12) iz genetičkog klastera A – *austoradriatica*. Što se tiče *austoradriatica* populacije P11 (AL\_Krujë)  $F_{ST}$  vrednosti su blago veće i statistički značajne kad je populacija u paru sa populacijama klastera B1 – *montenegrina* (P13–P23) nego kad je u paru sa populacijama klastera A *austroadriatica* (P01–P10, P12).

#### 4.2.2. Morfološka varijabilnost populacija filogenetske podgrupe I

**Distribucija podataka.** – Provera normalnosti distribucije podataka je urađena pomoću Kolmogorov-Smirnov (K-S), Liliefors i Shapiro-Wilk W testova (prilog - tabela 2). Testovi su pokazali da velika većina karaktera nema normalnu distribuciju. Zbog toga su dalje analize rađene na logaritmovanim podacima.

**Koeficijent varijacije.** – Visokovarijabilni karakteri ( $CV > 50\%$ ) su: dužina cvetne drške (CaPe\_L), visina biljke (Pl\_H), dužina cvasti (Inf\_H), dužina stabljike bez cvasti (Stem\_H), širina baze lisne drške donjih, srednjih i gornjih listova (FdPe\_Wb, FsPe\_Wb,

FgPe\_Wb), površina donjih, srednjih i gornjih listova (Fd\_Ar, Fs\_Ar, Fg\_Ar), dužina lisne drške srednjih i gornjih listova (FsPe\_L, FgPe\_L) i širina srednjeg dela lisne drške donjeg lista (FdPe\_Wb). Niskovarijabilni karakteri (CV<20%) su obim baze krunice (Co\_Per), visina čašice (Ca\_H), dužina tučka (Pu\_L), širina osnove i maksimalna širina baze filamenta prašnika (StB\_W, StB\_Wm). Ostali karakteri su umereno varijabilni. Generalno se može reći da su vegetativni karakteri varijabilniji od reproduktivnih karaktera.

Za svaki analizirani morfološki karakter populacija filogenetske podgrupe I dat je pregled standardnih statističkih parametara deskriptivne statistike. Određene su najveća (max) i najmanja (min) izmerena vrednost i izračunate su srednja vrednost (Avg.), standardna devijacija (Std. Dev.), koeficijent varijacije (CV), kao i statistička značajnost Kruskal-Wallis testa (*p*)(tabela 13).

**Kruskal-Wallis test.** – Skoro svi ispitivani morfološki karakteri su statistički značajno različiti između ispitivanih grupa (tabela 13). Jedini karakter koji ne pokazuje statistički značajne razlike između analiziranih grupa je: širina srednjeg dela lisne drške gornjeg lista (FgPe\_W).

**Tabela 13.** – Standardni statistički parametri deskriptivne statistik i rezultati Kruskal-Wallis testa (*p*) ispitivanih morfoloških karaktera filogenetske podgrupe I.

(Min – najmanja izmerena vrednost; Avg. – srednja vrednost; Max – najveća izmerena vrednost; Std.Dev. – standardna devijacija; CV – koeficijent varijacije; *p* – statistička značajnost).

<b>karakter</b>	<b>Min</b>	<b>Avg.</b>	<b>Max</b>	<b>Std. Dev.</b>	<b>CV</b>	<b><i>p</i></b>
visina krunice (Co_H)	11.4	20.4	36.0	5.5	26.9	0.000
dužina laticе (CoL_H)	7.9	13.4	26.9	3.5	26.0	0.008
širina osnove laticе (CoL_W)	4.5	9.2	13.9	2.1	22.8	0.000
visina sraslog dela krunice (Co_Di)	3.0	7.0	11.9	2.3	32.4	0.000
max širina laticе (CoL_h)	3.7	8.5	15.2	2.7	32.3	0.000
distanca od max širine laticе do baze krunice (CoL_Wm)	4.5	9.6	16.6	2.3	23.8	0.000
obim baze krunice (Co_Per)	6.7	12.6	19.2	2.5	19.5	0.000
dubina krunice (distanca od useka do baze)(Co_De)	4.1	8.1	14.1	2.4	29.6	0.000
širina osnove čašičnog zupca (CaD_W)	1.0	2.1	3.2	0.5	23.0	0.000
dužina čašičnog zupca (CaD_L)	2.4	6.9	14.1	1.9	27.8	0.000
visina čašice (Ca_H)	1.1	2.4	3.3	0.4	17.7	0.000

<b>karakter</b>	<b>Min</b>	<b>Avg.</b>	<b>Max</b>	<b>Std. Dev.</b>	<b>CV</b>	<b>p</b>
dužina cvetne drške (CaPe_L)	0.4	7.2	25.3	4.7	65.1	0.000
dužina tučka (Pu_L)	12.3	17.6	25.7	2.9	16.8	0.000
dužina stuba tučka (PuSy_L)	4.8	7.9	12.5	1.4	17.1	0.000
dužina dlakavog dela tučka (PuSg_L)	5.9	9.6	15.5	1.9	20	0.000
visina baze filameta prašnika (StB_H)	1.7	3.3	5.5	0.9	27.2	0.000
dužina filametna prašnika (StF_L)	0.9	2.1	3.3	0.4	20.5	0.002
dužina antera prašnika (StA_L)	4.1	7.0	10.4	1.7	24	0.000
širina osnove baze filameta prašnika (StB_W)	1.4	2.2	3.2	0.4	18.9	0.000
max širina baze filameta prašnika (StB_Wm)	1.6	2.6	4	0.5	19.6	0.000
distanca od osnove do max širine baze filameta (StB_h)	0.4	1.0	1.9	0.3	35.6	0.000
površina baze filameta prašnika (StB_Ar)	2.1	6.6	13.6	3.0	45.8	0.000
obim baze filameta prašnika (StB_Pe)	5.9	9.7	14.3	2.3	23.5	0.000
visina biljke (Pl_H)	90	696.2	2540	398.2	57.2	0.000
dužina cvasti (Inf_H)	35	285.6	1290	186	65.1	0.000
dužina stabljike bez cvasti (Stem_H)	30	404.4	1670	282.1	69.7	0.000
dužina lisne ploče donjeg lista (Fd_Lm)	22.2	53.6	114.8	18.2	34	0.000
max širina leve strane lista (Fd_Wm1)	5.4	16.1	38.9	6.5	40.2	0.000
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fd_L1)	5.0	15	44.8	7.4	49.4	0.000
dužina lisne drške (FdPe_L)	8.6	68.6	193.3	33.8	49.3	0.043
širina baze lisne drške (FdPe_Wb)	0.7	3	73.3	5.8	194.8	0.000
širina srednjeg dela lisne drške (FdPe_W)	0.8	2.8	57	4.4	160.4	0.000
površina liske (Fd_Ar)	193.6	1359.7	5800.6	977.4	71.9	0.000
obim liske (Fd_Per)	60.1	142.2	306.1	48.4	34.1	0.000
dužina lisne ploče srednjeg lista (Fs_Lm)	17.1	45.4	91.6	14.6	32.1	0.000
max širina leve strane lista (Fs_Wm1)	3	12	28.3	5.2	43.4	0.000
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fs_L1)	4	15.9	48.5	6.8	42.7	0.000
dužina lisne drške (FsPe_L)	3	23.9	86.9	13.2	55.3	0.01
širina baze lisne drške (FsPe_Wb)	0.7	2.3	19.7	1.8	77.6	0.000
širina srednjeg dela lisne drške (FsPe_W)	0.9	2.2	8.7	0.8	36.6	0.000
površina liske (Fs_Ar)	67.9	838.8	3213.6	613.9	73.2	0.000
obim liske (Fs_Per)	40.3	111.9	229.2	38.0	34.0	0.000
dužina lisne ploče vršnog lista (Fg_Lm)	10.5	30.1	62.9	9.9	33.0	0.000
max širina leve strane lista (Fg_Wm1)	1.5	6.3	17.8	3.1	49.5	0.000

karakter	Min	Avg.	Max	Std. Dev.	CV	<i>p</i>
distanca od max širine lista do baze lista - leva strana (Fg_L1)	3.5	12.3	30.6	4.5	36.3	0.000
dužina lisne drške (FgPe_L)	0.0	6.7	27.4	4.8	70.8	0.000
širina baze lisne drške (FgPe_Wb)	0.0	2.1	4.9	1.1	51.2	0.000
širina srednjeg dela lisne drške (FgPe_W)	0.0	1.9	4.4	0.7	34.7	0.134
površina liske (Fg_Ar)	25.6	282.6	1306.8	232.8	82.4	0.000
obim liske (Fg_Per)	23.9	69.1	137.1	24	34.7	0.000

**Analiza osnovnih komponenti.** – Za PCA analize populacije su obeležene na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima: A – *austroadriatica*, B1– *montenegrina* i B2 – *secundiflora*.

Na osnovu PCA analize svih analiziranih morfoloških karaktera dobijeno je da je na prve tri PCA ose opisano nešto više od polovine ukupne varijabilnosti, odnosno 63.38%. Najveći procenat varijabilnosti je opisan na prvoj PCA osi — 46.07%, a značajno manje na drugoj (11.06%) i trećoj PCA osi (6.25%)(tabela 14A).

Analiza osnovnih komponenti je pokazala da najznačajniji doprinos definisanju strukture varijabilnosti, koji se kao dominantan očitava na prvoj osi, imaju pre svega karakteri reproduktivnih organa, a u značajno manjoj meri karakteri vegetativnih organa. Reproductivni karakteri koji najviše doprinose varijabilnosti su: visina krunice (Co\_H), dužina latice (CoL\_H), širina osnove latice (CoL\_W), visina sraslog dela krunice (Co\_Di), maksimalna širina (CoL\_Wm) i distanca od maksimalne širine do baze krunčnog zupca (CoL\_h), dubina krunice (distanca od useka do baze)(Co\_De), dužina tučka (Pu\_L), dužina dlakavog dela tučka (PuSg\_L), visina (StB\_H), širina (StB\_W), maksimalna širina (StB\_Wm), distanca od osnove do maksimalne širine (StB\_h), površina (StB\_Ar) i obim (StB\_Pe) baze filamenta prašnika. Vegetativni karakteri koji najviše doprinose varijabilnosti su: visina cele biljke (Pl\_H), maksimalna širina leve strane (Fd\_Wm1, Fs\_Wm1, Fg\_Wm1), površina (Fd\_Ar, Fs\_Ar, Fg\_Ar) i obim (Fd\_Per, Fs\_Per, Fg\_Per) donjeg, srednje i gornjeg lista (prilog - tabela 3A).

Analiza osnovnih komponenti je odrađena i na svim analiziranim karakterima reproduktivnih organa svih prepariranih cvetova filogenetske podgrupe I. Na prve tri PCA ose je opisano 77.93% ukupne varijabilnosti. Na prvoj osi je opisan najvići procenat varijabilnosti i to 65.87%, dok je na druge dve značajno manje opisano, 6.57% na drugoj i

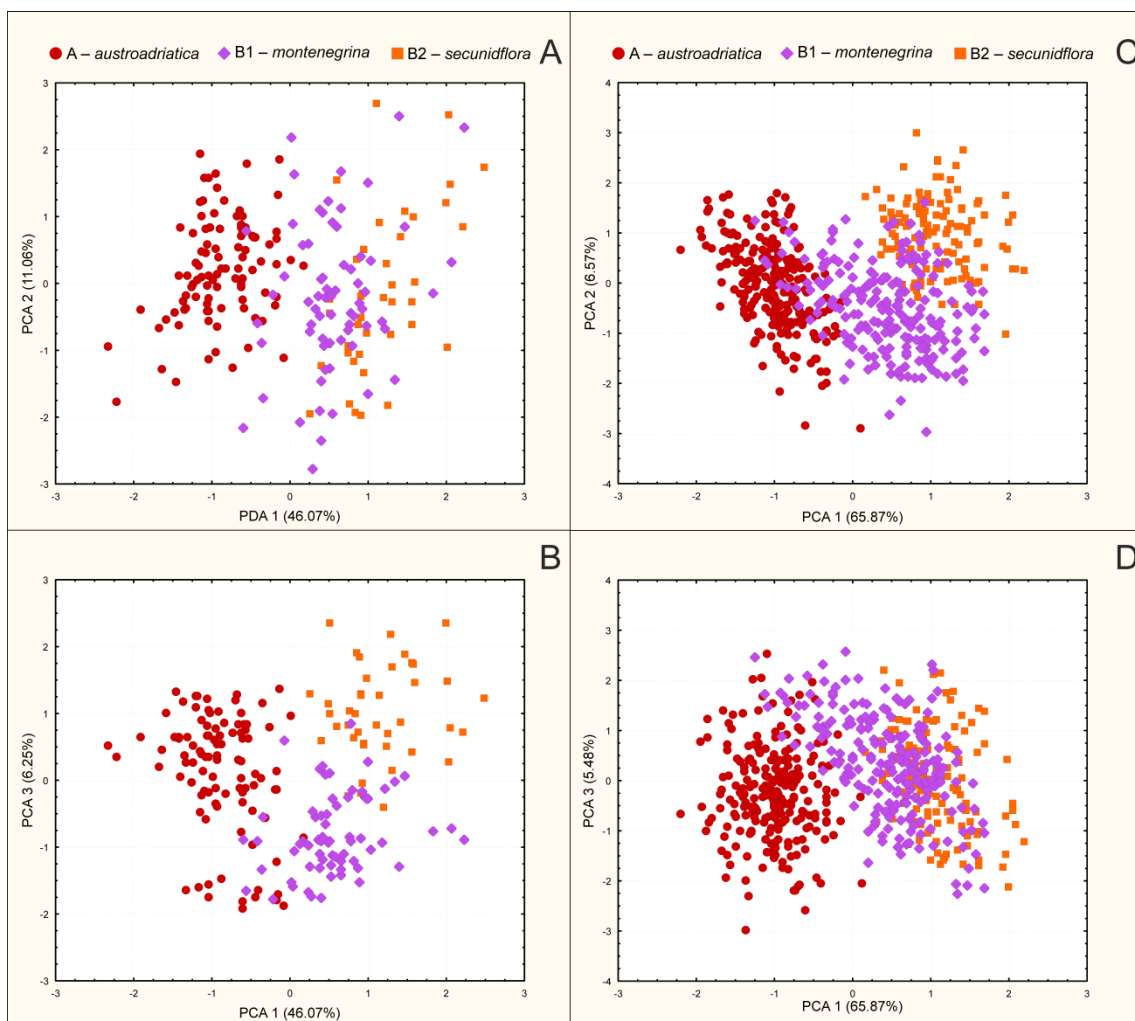
5.48% na trećoj (tabela 14B). Skoro svi istraživani reproduktivni karakteri imaju značajan doprinos definisanju strukture varijabilnosti. Statistički najznačajani karakteri su visina krunice (Co\_H) i dužina latice (CoL\_H). Najmanji doprinos imaju karakteri čašice i cvetne drške, kao i dužina filamenta baze prašnika (StF\_L) i stub tučka (PuSy\_L)( prilog - tabela 3B). Na ostalim PCA osama se ne izdvajaju statistički značajni karakteri.

**Tabela 14.** – Vrednosti svojstvenih vektora i procenti varijabilnosti koja je opisana na prve tri ose PCA analize (A) svih analiziranih morfoloških karaktera i (B) karaktera reproduktivnih organa unutar filogenetske podgrupe I.

PCA ose	vrednosti svojstvenih vektora	% ukupne varijabilnosti	kumulativne vrednosti	kumulativni efekat (%)
<b>(A) svi karakteri</b>				
1.	23.03	46.07	23.03	46.07
2.	5.53	11.06	28.56	57.13
3.	3.13	6.25	31.69	63.38
<b>(B) karakteri reproduktivnih organa</b>				
1.	15.15	65.87	15.15	65.87
2.	1.51	6.57	16.66	72.44
3.	1.26	5.48	17.92	77.93

Na grafikonima analize osnovnih komponenti se uočava da na morfološkom nivou jedinke populacija označenih na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima A – *austroadriatica*, B1 – *montenegrina* i B2 – *secundiflora*, formiraju solidno izdiferencirane grupe iako između njih nema jasnog diskontinuiteta (slika 12).





**Slika 12.** – Grafički prikaz rezultata (scatterplot-ovi) analize osnovnih komponenti (PCA)(A, B) čitavog seta podataka i (C, D) seta podataka karaktera reproduktivnih organa populacija filogenetske podgrupe I. Položaj jedinki je predstavljen u prostoru prve i druge (A, C) kao i prve i treće ose (B, D). Populacije su označene na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima A – *austroadiatica*, B1– *montenegrina* i B2 – *secundiflora*.

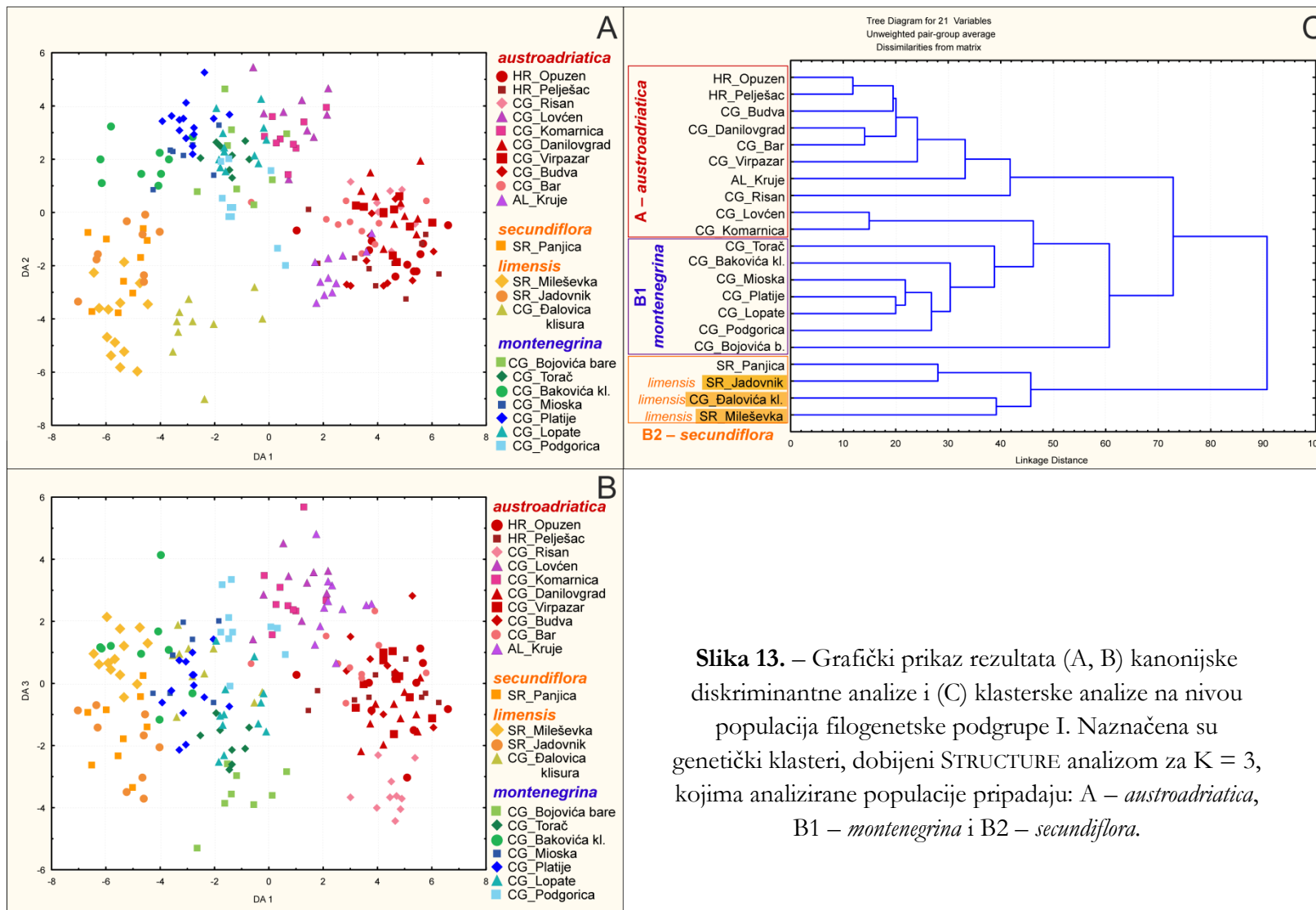
**Kanonijska diskriminantna analiza i klusterska analiza.** – Analizom izabranog seta morfoloških karaktera testirana je morfološka diferencijacija 21 populacije filogenetske podgrupe I (slika 13). Na osnovu  $p$  vrednosti (prilog - tabela 4A) se pokazalo da velika većina morfološki karaktera ima statistički značajan doprinos diferencijaciji analiziranih populacija. Veći doprinos imaju karakteri reproduktivnih organa nego vegetativnih organa. Na osnovu  $F$  vrednosti se vidi da najveći doprinos imaju širina osnove čašičnog zupca

(CaL\_W), a nešto slabiji doprinos imaju širina lisne drške u bazi srednjeg lista (FsPe\_Wb), visina čašice (Ca\_H) i dužina laticice (CoL\_H)(prilog - tabela 4A).

Na scatterplot-ovima u prostoru prve i druge diskriminantne ose (slika 13A) se uočava jasna morfološka diferencijacija između jedinki *austroadriatica* populacija, odnosno jedinki populacija iz južne Hrvatske, južne Crne Gore i severozapadne Albanije – Opuzen, Pelješac, Risan, Danilovgrad, Virpazar, Bar, Budva i Krujë, i jedinki *secundiflora* i *limensis* populacija iz jugozapadne Srbije (Panjica, Mileševka i Jadovnik) i severoistočne Crne Gore (Đalovića klisura). Intermedijernu poziciju u prostoru prve i druge diskriminantne ose zauzimaju jedinke *montenegrina* populacije iz kontinentalnog dela Crne Gore – Bojovića bare, Torač, Bakovića klisura, Mioska, Platije, Lopate i Podgorica. Izuzetak su jedinke *austroadriatica* populacija sa Lovćena i iz kanjona Komarnice, koje su sličnije jedinkama *montenegrina* populacija (slika 13A).

U prostoru prve i treće ose slabije je izražena morfološka diferencijacija. Uočava se izdvajanje jedinki *austroadriatica* populacija duž prve ose u odnosu na ostale jedinke (slika 13B).

Klasterska analiza je dala dva klastera (slika 13C). Prvo se odvaja klaster sa *secundiflora* (Panjica) i *limensis* populacijama (Jadovnik, Mileševka i Đalovića klisura). Drugi klaster se deli na dva podklastera od kojih jedan obuhvata *austroadriatica* populacije (Opuzen, Pelješac, Danilovgrad, Virpazar, Bar, Budva, Risan i Krujë), a drugi obuhvata *montenegrina* populacije i dve *austroadriatica* populacije (Lovćen i Komarnica).



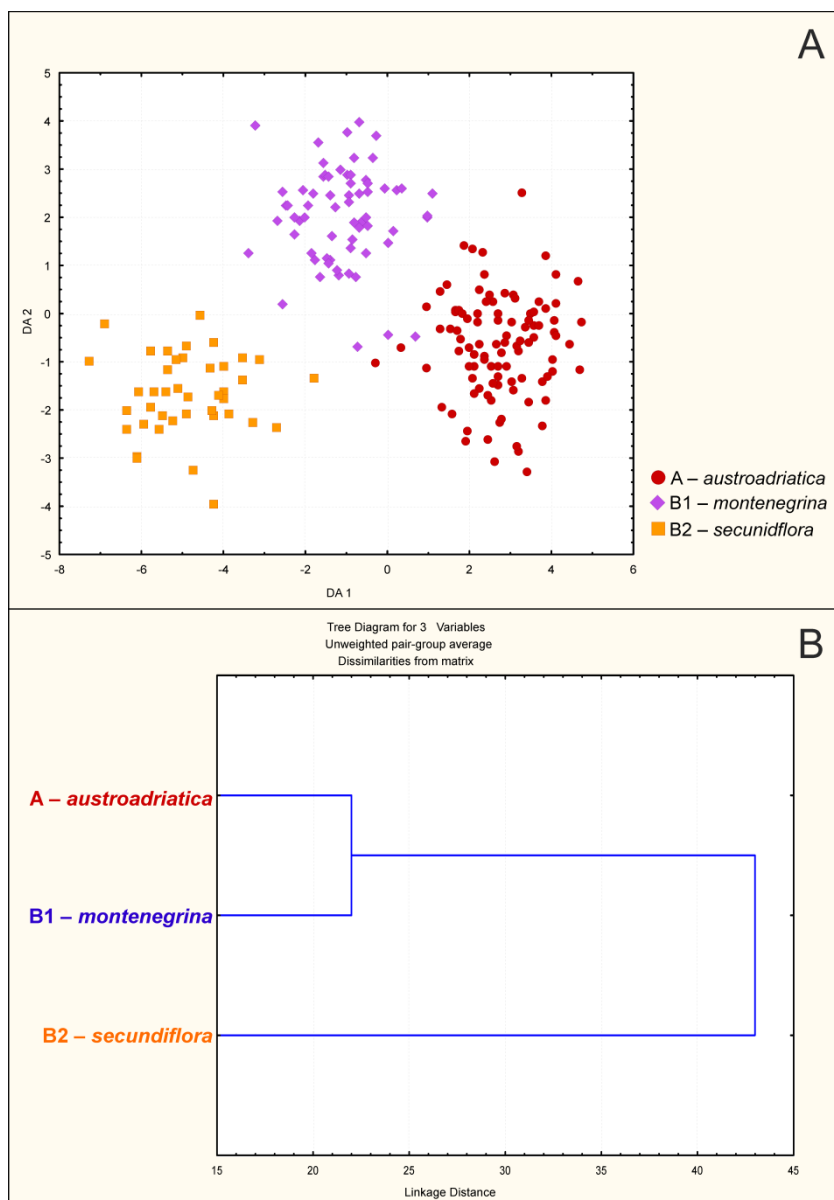
**Slika 13.** – Grafički prikaz rezultata (A, B) kanonijske diskriminantne analize i (C) klsterske analize na nivou populacija filogenetske podgrupe I. Naznačena su genetički klasteri, dobijeni STRUCTURE analizom za  $K = 3$ , kojima analizirane populacije pripadaju: A – *austroradiatica*, B1 – *montenegrina* i B2 – *secundiflora*.

Sa istim setom morfoloških karaktera odrađena je kanonijska diskriminantna analiza kojom je testirana morfološka diferencijacija populacija grupisanih u tri grupe na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima A – *austroadriatica*, B1– *montenegrina* i B2 – *secundiflora* dobijenih STRUCTURE analizom za  $K = 3$  (slika 14).

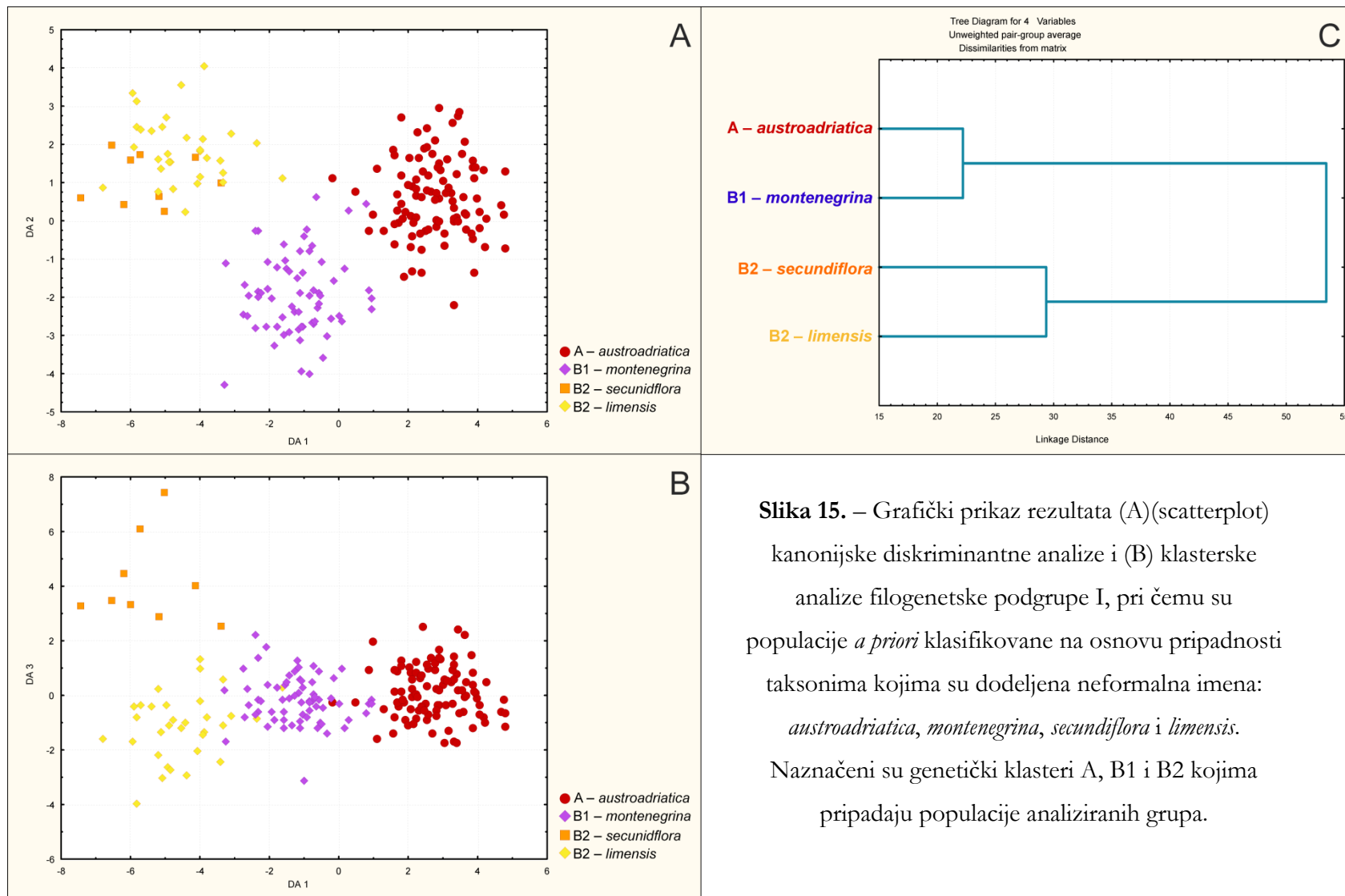
U tabeli 4B (prilog) je dat pregled rezultata CDA analize za svaki karakter koji je uključen u analiziranje morfološke diferencijacije populacija grupisanih u tri grupe na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima A – *austroadriatica*, B1– *montenegrina* i B2 – *secundiflora*. Na osnovu  $p$  vrednosti se vidi da 13 morfoloških karaktera ima statistički značajan doprinos u diskriminaciji, dok na osnovu F vrednosti se zapaža da karakteri vegetativnih organa imaju veći doprinos diskriminaciji analiziranih grupa nego reproduktivni karakteri. Od karaktera vegetativnih organa najveći doprinos imaju površina liske (Fs\_Ar), širina baze lisne drške srednjeg lista (FsPe\_Wb) i dužina lisne ploče srednjeg lista (Fs\_Lm), a od reproduktivnih organa dužina antera prašnika (StA\_L) i dužina čašičnog zupca (CaD\_L).

Jedinke ove tri definisane grupe populacija zauzimaju zasebne delove diskriminantnog prostora prve i druge ose (slika 14A). Klasterska analiza je dala dva klastera. Jedan čine A – *austroadriatica* i B1– *montenegrina*, a drugi B2 – *secundiflora* (slika 14B).

Da bi se dodatno testirala morfološka diferencijacija *limensis* populacija u odnosu na ostale grupe populacija urađene su kanonijska diskriminantna i klasterska analiza, pri čemu su *limensis* populacije izdvojene u zasebnu grupu (slika 15). U prostoru prve i druge diskriminantne ose jedinke *limensis* grupe populacija su preklapljene sa jedinkama *secundiflora* grupe (slika 15A). Duž treće ose jedinke *limensis* grupe populacija su izdvojene od jedinki *secundiflora* grupe, ali pojedine jedinke se grupišu sa jedinkama *montenegrina* grupe populacija (slika 15B). Klasterska analiza je dala dva klastera. Jedan čine A – *austroadriatica* i B1– *montenegrina*, a drugi B2 – *secundiflora* i B2 – *limensis* (slika 15C).



**Slika 14.** – Grafički prikaz rezultata (A)(scatterplot) kanonijske diskriminantne analize i (B) klusterske analize filogenetske podgrupe I pri čemu su populacije *a priori* klasifikovane na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima: A – *austroadriatica*, B1– *montenegrina* i B2 – *secundiflora*.



**Slika 15.** – Grafički prikaz rezultata (A)(scatterplot) kanonijske diskriminantne analize i (B) klsterske analize filogenetske podgrupe I, pri čemu su populacije *a priori* klasifikovane na osnovu pripadnosti taksonima kojima su dodeljena neformalna imena: *austroadiatica*, *montenegrina*, *secundiflora* i *limensis*. Naznačeni su genetički klasteri A, B1 i B2 kojima pripadaju populacije analiziranih grupa.

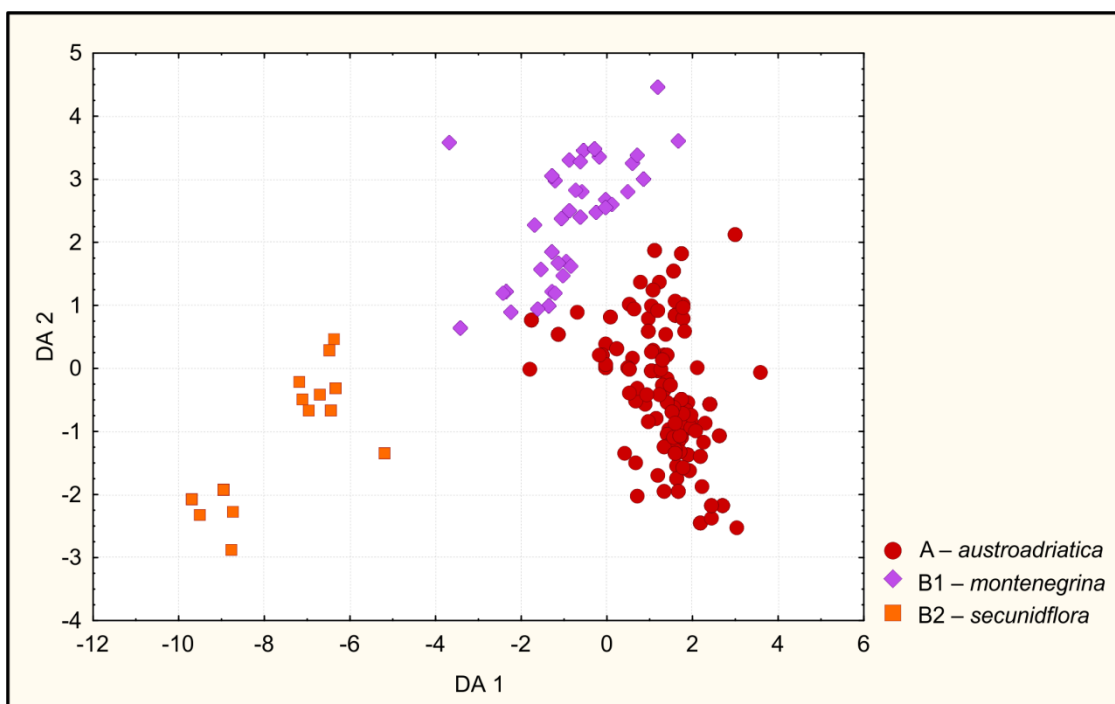
#### 4.2.3. Bioklimatski parametri staništa populacija areala filogenetske podgrupe I

Osnovna deskriptivna statistika bioklimatskih parametara u okviru areala filogenetske podgrupe I je data u tabeli 15. Srednja godišnja temperatura (BIO 1) staništa *austroadriatica* populacija varira od 6.7 do 16°C, *montenegrina* od 4 do 15.4°C, a *secundiflora* od 4.7 do 10°C, dok temperatura najhladnijeg kvartala (BIO 11) staništa *austroadriatica* populacija varira od -1.5 do 8.8°C, *montenegrina* od -3.8 do 6.3°C, a *secundiflora* od -3.7 do 0.7°C. Godišnja količina padavina (BIO 12) na staništima *austroadriatica* populacija varira od 905 do 1755 mm, *montenegrina* od 1196 do 1632 mm, a *secundiflora* od 894 do 1116, dok količina padavina najsuvljeg kvartala (BIO 19) na staništima *austroadriatica* populacija varira od 302 do 656 mm, *montenegrina* od 325 do 552 mm, a *secundiflora* od 202 do 293.

U okviru areala filogenetske podgrupe I izdvaja se nekoliko tipova i varijanti klime. Na jugu areala u priobalnom regionu Jadranskog mora do visine od 300 do 400 m, *austroadriatica* populacije su pod uticajem perhumidne mediteranske klime sa blagim i kišovitim zimama i letnjim sušama (IV3). Na nadmorskim visinama preko 400 m i dublje u kontinentu, kao i u klisurama i kanjonima *austroadriatica* i *montenegrina* populacije su pod uticajem modifikovane mediteranske klime odnosno perhumidne submediteranske sa nešto hladnijim zimama i dugim žarkim sušnim letima (V). U kontinentalnim delovima Crne Gore mediteransko-submediteranska klima prodire duž kanjona Morače, Zete, Cijevne i Drima, pa su *montenegrina* populacije ovog regiona pod uticajem prelazne klime koja je označena kao submediteransko jadransko-umereno kontinentalna humidna klima (IV5). Na višim nadmorskim visinama *austroadriatica* i *montenegrina* populacije su pod uticajem perhumidne mediteransko-submediteranske planinske klime (X3). Severnije *montenegrina* populacije na Moračkim planinama, Sinjajevini i Kučkim Prokletijama su pod uticajem prelazne planinske klime – perhumidno submediteranska-kontinentalna planinaska klima (ilirski varijanta)(X1/X3-IV3c/VI). Na severu areala filogenetske podgrupe I, gde se nalaze *secundiflora* populacije, tip klime je humidna umereno-kontinentalna (zapadnobalkanski ili ilirski podtip)(VI2b). U ovom regionu na višim nadmorskim visinama vlada humidna planinska klima alpskog tipa (X1).

Diskriminantna analiza je pokazala da su areali analiziranih grupa populacija u bioklimatskom pogledu dobro izdiferencirani (slika 16). Na osnovu rezultata diskriminantne analize (prilog–tabela 5) se uočava da veći doprinos u difrencijaciji bioklime areala analiziranih taksona imaju bioklimatski parametri koji su vezani za termički režim

staništa, nego parametri vezani za higrički režim. Najveći doprinos imaju sledeći bioklimatski parametri: srednja godišnja temperatura (BIO 1), temperature sezonalnosti (standardna devijacija mesečne temperature)(BIO 4), srednja temperatura i količina padavina najhladnijeg kvartala (BIO 11 i 19). Variranje ova četiri bioklimatska parametra je predstavljeno boxplot-ovima na slici 17. Može se uočiti da su opsezi variranja predstavljenih bioklimatskih parametara staništa *montenegrina* populacija veći u odnosu na bioklimatske parametre staništa *austroadriatica*, a posebno *secundiflora* populacija (slika 17). Na kartama srednje godišnje temperature (BIO 1) i količine padavina najhladnijeg kvartala (BIO 19)(slika 18) se takođe uočava da postoje značajne razlike između bioklimatskih parametara areala analiziranih populacija.



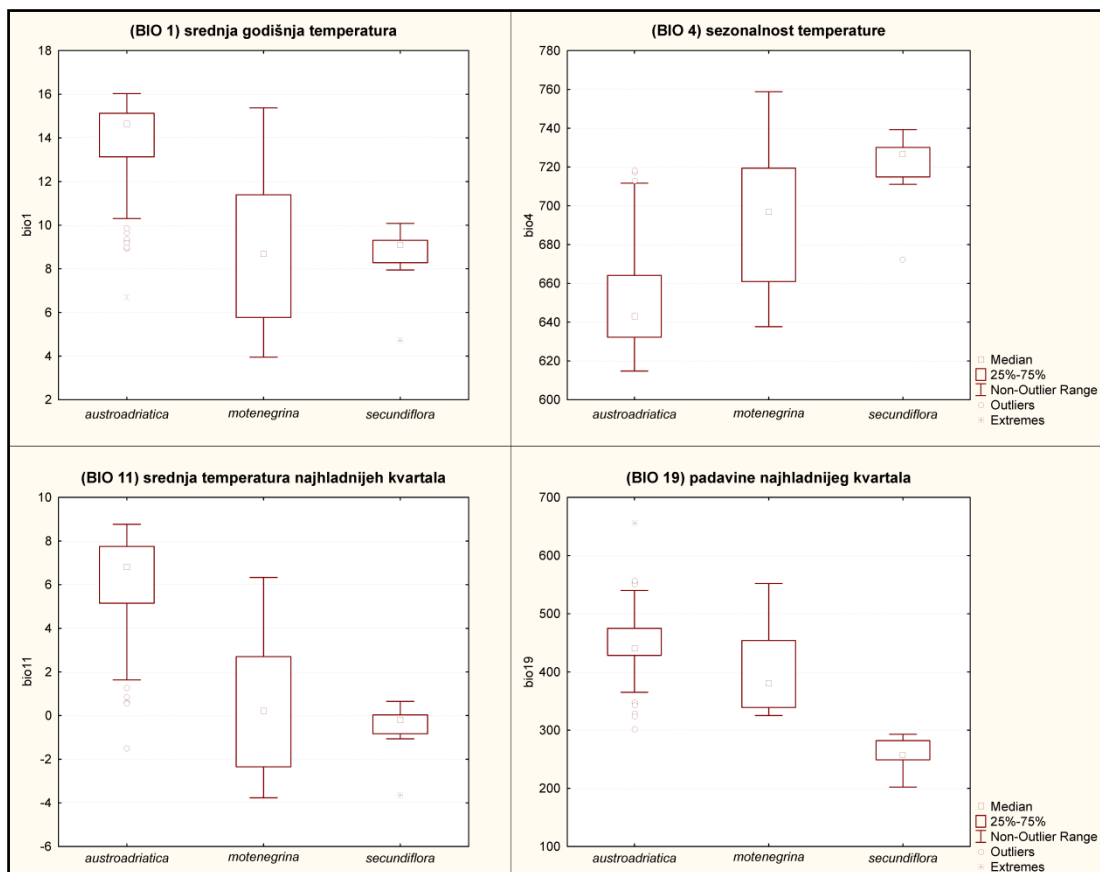
**Slika 16.** – Grafički prikaz rezultata diskriminantne analize bioklimatskih parametara staništa populacija filogenetske podgrupe I.



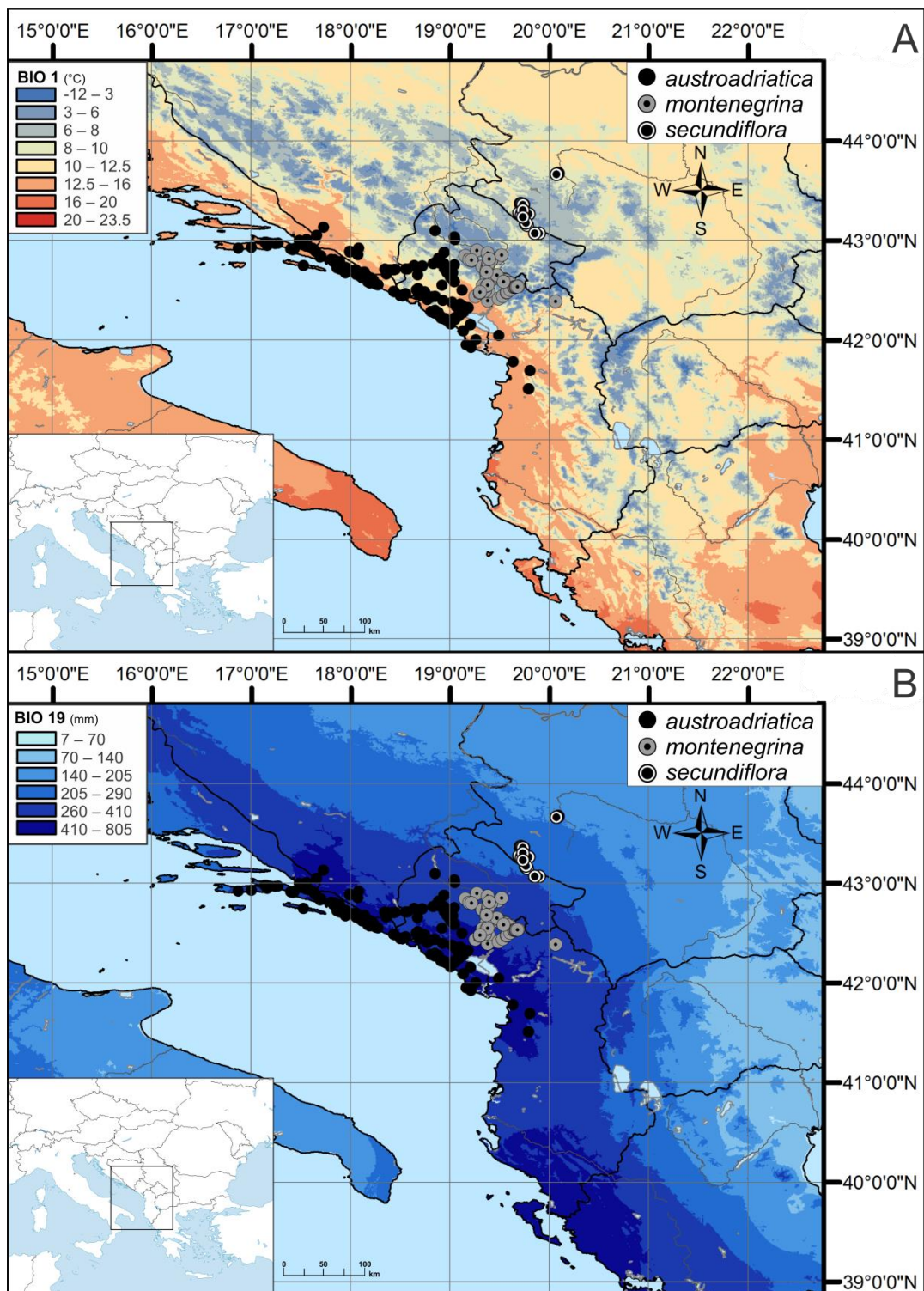
**Tabela 15.** — Deskriptivna statistika bioklimatskih parametrov staništa *austroadriatica*, *montenegrina* i *secundiflora* populacija.

(Avg. – srednja vrednost; Min. – najmanja izmerena vrednost; Max — najveća izmerena vrednost).

	<i>austroadriatica</i>				<i>montenegrina</i>				<i>secundiflora</i>			
	N	Avg.	Min	Max	N	Avg.	Min	Max	N	Avg.	Min	Max
(BIO 1) srednja godišnja temperature	316	13.8	6.7	16	99	8.9	4	15.4	52	8.6	4.7	10.1
(BIO 2) opseg srednjih mesečnih temperature	316	8.8	7.5	10.2	99	8.9	7.5	10.1	52	9.2	7.8	9.8
(BIO 3) izotermalnost (2/7)(*100)	316	33.2	30.6	35.3	99	31.9	30.4	33.2	52	31.9	29.9	32.8
(BIO 4) temperatura sezonalnosti	316	650.5	614.8	718.1	99	693.1	637.7	758.8	52	719	672.3	739.2
(BIO 5) maksimalna temperature najtoplijeg meseca	316	28.2	21	31.5	99	23.9	17.4	32.5	52	23.6	18.4	25.5
(BIO 6) minimalna temperature najhladnijeg meseca	316	1.7	-5.7	4.9	99	-4	-7.5	1.4	52	-5.3	-7.6	-4.3
(BIO 7) godišnji temperaturni opseg (5 – 6)	316	26.5	24	30.1	99	27.8	24.7	31.1	52	28.9	26	29.8
(BIO 8) srednja temperatura najvlažnijeg kvartala	316	9.2	3.5	13.1	99	3.3	-2.3	8	52	7.5	4.1	17.1
(BIO 9) srednja temepratura nasušnijeg kvartala	316	21.9	14.8	24.3	99	17.3	11.6	24.9	52	8.7	-2.6	18.2
(BIO 10) srednja temperatura najtoplijeg kvartala	316	21.9	14.8	24.3	99	17.4	11.7	24.9	52	17.1	12.8	18.9
(BIO 11) srednja temperatura najhladnijeg kvartala	316	6.1	-1.5	8.8	99	0.4	-3.8	6.3	52	-0.6	-3.7	0.7
(BIO 12) godišnja količina padavina	316	1347.1	905	1755	99	1333.7	1196	1632	52	1054.9	894	1116
(BIO 13) padavine najvlažnijeg meseca	316	186	121	251	99	162	133	226	52	111.3	95	123
(BIO 14) padavine najsušnijeg meseca	316	41.4	31	77	99	64.9	43	81	52	70.7	59	76
(BIO 15) sezonalnost padavina	316	40.7	16.8	47.8	99	25.8	14.7	42.5	52	14	12.1	16.1
(BIO 16) padavine najvlažnijeg kvartala	316	506.1	340	697	99	441.9	362	613	52	306.8	265	337
(BIO 17) padavine najsušnijeg kvartala	316	162.2	125	248	99	221.3	185	255	52	226.4	186	242
(BIO 18) padavine najtoplijeg kvartala	316	162.2	125	248	99	221.8	185	262	52	245.9	230	277
(BIO 19) padavine najhladnijeg kvartala	316	448.2	302	656	99	396.6	325	552	52	258.2	202	293



**Slika 17.** – Box plot-ovi četiri bioklimatska parametra koji su najznačajniji za definisanje klimatskih razlika staništa populacija filogenetske podgrupe I.



**Slika 18.** – (A) karta srednje godišnje temperature (BIO 1) i (B) karta količine padavina najhladnijeg kvartala (BIO 19) areala filogenetske podgrupe I. Vrednosti u legendi za BIO 1 su izražene u stepenima Celzijusove skale (°C), dok su za BIO 19 izražene u milimetrima (mm).

### 4.3. Varijabilnost populacija unutar filogenetske podgrupe II

#### 4.3.1. Genetička varijabilnost populacija unutar filogenetske podgrupe II

**Unutarpopulacioni genetički diverzitet.** – Detektovano je ukupno 121 alel što je u proseku 17.29 alela po lokusu. Broj alela po lokusu varira od 9 CpUZ002 do 33 alela za CpUZ006 lokus (tabela 16). Za šest od sedam mikrosatelitnih lokusa se pokazalo da imaju PIC vrednosti veće od 0.7, koje su podebljane u tabeli 16. Jedan lokus se odlikuje niskom PIC vrednost od 0.385.

**Tabela 16.** – Diverzitet alela sedam mikrosatelitnih lokusa

41 populacije filogenetske podgrupe II.

( $N_a$  – broj alela po lokusu; PIC – informacijski sadržaj polimorfizma)

lokus	SSR motiv	Opseg veličine alela (br. baznih parova)	$N_a$	PIC
1. CpUZ002	ACT	148–172	9	<b>0.761</b>
2. CpUZ006	GA	184–296	33	<b>0.937</b>
3. CpUZ008	AGA	133–232	20	<b>0.752</b>
4. CpUZ009	GT	127–163	13	0.385
5. CpUZ010	GT	212–246	15	<b>0.778</b>
6. CpUZ019	GA	175–217	16	<b>0.814</b>
7. CpUZ020	ATC	154–196	15	<b>0.796</b>
Srednja vrednost			17.29	

U tabeli 17. su po populacijama predstavljene vrednosti prosečnog broja alela po lokusu ( $N_{av}$ ), alelnog bogatstva ( $N_{ar}$ ), broja jedinstvenih alela ( $N_{pr}$ ), uočene ( $H_o$ ) i očekivane ( $H_e$ ) heterozigotnosti i vrednosti koeficijena ukrštanja u srodstvu ( $F_{IS}$ ) sa statističkom značajnošću ( $p$  vrednosti). Vrednosti prosečnog broja alela ( $N_{av}$ ) i alelnog bogatstva ( $N_{ar}$ ) su generalno malo veće za *versicolor* populacije iz južnog dela areala, *tomentella*, *thessala* i *longipetiolata* populacije (P48–P63). Generalno gledano, uočena heterozigotnost ( $H_o$ ) je pokazala malo niže vrednosti od očekivane heterozigotnosti ( $H_e$ ). Kod većine populacija očekivana heterozigotnost je visoka osim za *mrkvickana* populaciju iz Zemena (P28), gde je  $H_e = 0.091$ . Koeficijent ukrštanja u srodstvu ( $F_{IS}$ ) je kod 32 populacije od 41 pokazao da ne postoji statistički značajno (ns) odstupanje od HW ravnoteže. Statistički značajan deficit

heterozigota je uočen kod 9 populacija sa variranjem  $F_{IS}$  vrednosti između 0.09 (P37) i 0.283 (P30).

**Tabela 17.** – Genetički diverzitet i veličina uzorka 41 populacije filogenetske podgrupe II.

(**a** – *mrkvickana*; **b** – *bicajensis*; **c** – *korabensis*; **d** – *matkae*; **e** – *plasonii*; **f** – *tomentella*; **g** – *thessala*; **h** – *longipetiolata*; **i** – *tenorei*)

( $n$  – broj analiziranih jedinki;  $N_{av}$  – prosečan broj alela;  $N_{ar}$  – alelna bogatstvo;  $N_{pr}$  – broj jedinstvenih alela;  $H_o$  – uočena heterozigotnost;  $H_e$  – očekivana heterozigotnost;  $F_{IS}$  – koeficijent ukrštanja u srodstvu i njegova statistička značajnost: ns - vrednosti koje nisu statistički značajne; \* statistički značajne vrednosti za  $p < 0.05$ ; \*\* statistički značajne vrednosti za  $p < 0.01$ ; \*\*\* statistički značajne vrednosti za  $p < 0.001$ ; država: SR – Srbija, AL – Albanija, MK – Makedonija, BG – Bugarska, GR – Grčka, IT – Italija)

	Pop.	država	lokalitet	n	$N_{av}$	$N_{ar}$	$N_{pr}$	$H_o$	$H_e$	$F_{IS}$
1.	P28	BG	Zemen <sup>a</sup>	10	1.429	1.254	0	0.086	0.091	0.061 ns
2.	P29	SR	Preševo	20	3.000	2.125	1	0.279	0.387	<b>0.278</b> ***
3.	P30	SR	Prizren	11	3.286	2.362	0	0.293	0.409	<b>0.283</b> *
4.	P31	SR	Gotovuša	10	3.714	2.898	0	0.456	0.564	0.192 ns
5.	P32	AL	Đalica	8	3.429	2.891	0	0.527	0.540	0.024 ns
6.	P33	AL	Shija <sup>b</sup>	20	4.429	2.694	0	0.346	0.439	<b>0.212</b> **
7.	P34	AL	Korab <sup>c</sup>	21	3.714	2.700	0	0.462	0.508	0.09 ns
8.	P35	AL	Kurnebesch	23	3.714	2.492	1	0.478	0.475	-0.008 ns
9.	P36	MK	Skopska C. Gora	13	2.429	2.000	0	0.418	0.382	-0.092 ns
10.	P37	MK	Matka <sup>d</sup>	20	6.429	3.631	2	0.614	0.675	<b>0.09</b> *
11.	P38	MK	Katlanovo	21	3.429	2.498	0	0.442	0.481	0.081 ns
12.	P39	MK	Veles	13	3.714	2.726	0	0.539	0.496	-0.085 ns
13.	P40	MK	Kozjak	9	4.429	3.461	0	0.619	0.642	0.036 ns
14.	P41	MK	Radika	17	4.143	2.840	0	0.475	0.536	0.115 ns
15.	P42	MK	Bistra	9	3.000	2.443	0	0.404	0.450	0.104 ns
16.	P43	MK	Ilinska_pl	12	2.000	1.754	0	0.262	0.316	0.171 ns
17.	P44	MK	Ohrid	14	2.571	2.154	0	0.429	0.387	-0.108 ns
18.	P45	MK	Galičica	19	4.714	2.890	1	0.368	0.510	<b>0.278</b> ***
19.	P46	MK	Demir Kapija <sup>e</sup>	12	2.857	2.153	0	0.298	0.345	0.137 ns
20.	P47	GR	Oros Askion	10	3.286	2.575	1	0.357	0.484	0.262 ns
21.	P48	GR	Olimp <sup>f</sup>	9	4.000	3.319	0	0.603	0.692	0.128 ns
22.	P49	GR	Prionia <sup>g</sup>	20	4.143	2.838	0	0.561	0.548	-0.023 ns
23.	P50	GR	Tempi	14	4.143	3.183	1	0.642	0.637	-0.008 ns
24.	P51	GR	Giona	12	5.571	3.808	2	0.695	0.711	0.022 ns

	Pop.	država	lokalitet	n	$N_{av}$	$N_{ar}$	$N_{pr}$	$H_o$	$H_e$	$F_{is}$
25.	P52	GR	Parnas	17	5.429	3.589	0	0.542	0.660	0.178 **
26.	P53	GR	Alonistaina	20	5.571	3.606	0	0.555	0.675	0.179 ***
27.	P54	GR	Mavrovouni	18	6.429	3.976	2	0.594	0.719	0.174 ***
28.	P55	GR	Lefkada	15	5.714	3.831	0	0.673	0.730	0.078 ns
29.	P56	GR	Tzoumerka	22	6.286	3.386	0	0.571	0.611	0.065 ns
30.	P57	GR	Krf	16	6.143	3.951	2	0.607	0.734	0.173 *
31.	P58	GR	Vikos	20	5.286	3.186	1	0.573	0.609	0.059 ns
32.	P59	GR	Mikro Papingo	20	4.429	2.812	1	0.515	0.526	0.022 ns
33.	P60	AL	Bistirce	17	5.000	3.205	1	0.597	0.634	0.059 ns
34.	P61	AL	Luzath	20	6.143	3.642	0	0.586	0.660	0.112 ns
35.	P62	AL	Tepelene	20	5.429	3.442	0	0.586	0.631	0.072 ns
36.	P63	AL	Vlore	20	5.857	3.532	1	0.604	0.648	0.067 ns
37.	P64	IT	Materai	19	2.429	1.999	0	0.252	0.306	0.175 ns
38.	P65	IT	Castellanetai	20	2.857	2.335	0	0.403	0.403	-0.001 ns
39.	P66	IT	P. Palasciai	19	3.429	2.544	0	0.450	0.528	0.147 ns
40.	P67	IT	Otrantoi	17	3.000	2.420	0	0.461	0.455	-0.014 ns
41.	P68	IT	Gallipolii	20	2.571	2.068	0	0.293	0.338	0.133 ns

Prema IAM modelu, statistički značajno odsupanje ( $p < 0.05$ ) od "mutation–drift" ravnoteže je uočeno kod populacija P34, P36, P38, P48, P50, P51, P53, P55, P56, P57, P62, P63, P65, P66 i P67, dok prema SMM modelu odstupanja nisu statistički značajna. Međutim, prema TPM modelu, koji se smatra najprikladnijim modelom s obzirom na empirijski dokaz (Di Renzo i sar., 1994), ima šest populacija koje odstupaju od "mutation–drift" ravnoteže: P48, P50, P65 i P67. Vrednosti Wilcoxon signed-rank testa za sva tri modela (IAM, TPM i SMM) su predstavljeni u tabeli 18.

**Tabela 18.** – Rezultati verovatnoće Wilcoxon sign-rank testa za procenu efekta genetičkog uskog grla unutar 41 populacije filogenetske podgrupe II. Podebljane su vrednosti, koje su statistički značajno odstupaju od "mutation-drift" ravnoteže

(**a** – *mrkvickana*; **b** – *bicajensis*; **c** – *korabensis*; **d** – *matkae*; **e** – *plasonii*; **f** – *tomentella*; **g** – *thessala*; **h** – *longipetiolata*; **i** – *tenorei*)

Podebljane su vrednosti, koje su statistički značajno odstupaju od "mutation-drift" ravnoteže. (država: SR – Srbija, AL – Albanija, MK – Makedonija, BG – Bugarska, GR – Grčka, IT – Italija; mutacioni model: IAM – model beskonačnog broja alela; TPM – dvofazni prelazni model; SMM – model postupnih mutacija).

populacija	država	lokalitet	IAM	TPM	SMM
P28	BG	Zemen <sup>a</sup>	0.875	0.875	0.875
P29	SR	Preševo	0.344	0.422	0.922
P30	SR	Prizren	0.719	0.961	0.984
P31	SR	Gotovuša	0.406	0.469	0.531
P32	AL	Đalica	0.289	0.469	0.531
P33	AL	Shija <sup>b</sup>	0.813	0.961	0.988
P34	AL	Korab <sup>c</sup>	<b>0.039</b>	0.078	0.500
P35	AL	Kurnebes	0.289	0.813	0.992
P36	MK	Skopska C. Gora	<b>0.016</b>	0.078	0.406
P37	MK	Matka <sup>d</sup>	0.188	0.344	0.813
P38	MK	Katlanovo	<b>0.023</b>	0.078	0.344
P39	MK	Veles	0.219	0.422	0.578
P40	MK	Kozjak	0.055	0.344	0.656
P41	MK	Radika	0.188	0.594	0.961
P42	MK	Bistra	0.531	0.711	0.945
P43	MK	Ilinska_pl	0.078	0.078	0.578
P44	MK	Ohrid	0.055	0.344	0.578
P45	MK	Galičica	0.281	0.945	0.977
P46	MK	Demir Kapija <sup>e</sup>	0.500	0.891	0.953
P47	GR	Oros Askion	0.406	0.711	0.766
P48	GR	Olimp <sup>f</sup>	<b>0.012</b>	<b>0.027</b>	0.234
P49	GR	Prionia <sup>g</sup>	0.148	0.531	0.813
P50	GR	Tempi	<b>0.008</b>	<b>0.012</b>	0.148
P51	GR	Giona	<b>0.039</b>	0.406	0.766
P52	GR	Parnas	0.148	0.234	0.656
P53	GR	Alonistaina	<b>0.008</b>	0.289	0.766
P54	GR	Mavrovouni	0.148	0.234	0.766
P55	GR	Lefkada	<b>0.020</b>	0.344	0.469

populacija	država	lokalitet	IAM	TPM	SMM
P56	GR	Tzoumerka	<b>0.023</b>	0.656	1.000
P57	GR	Krf	<b>0.012</b>	0.188	0.852
P58	GR	Vikos	0.188	0.766	0.973
P59	GR	Mikro Papingo	0.531	0.852	0.988
P60	AL	Bistirce	0.188	0.406	0.813
P61	AL	Luzath	0.289	0.469	0.766
P62	AL	Tepelene	<b>0.020</b>	0.406	0.945
P63	AL	Vlore	<b>0.020</b>	0.406	0.945
P64	IT	Materai	0.063	0.156	0.844
P65	IT	Castellanetai	<b>0.016</b>	<b>0.016</b>	0.078
P66	IT	P. Palasciai	<b>0.008</b>	0.148	0.188
P67	IT	Otrantoi	<b>0.016</b>	<b>0.023</b>	0.078
P68	IT	Gallipolii	0.219	0.578	0.578

**Međupopulacioni genetički diverzitet.** – Rezultati STRUCTURE analize 41 populacije filogenetske podgrupe II pokazali su da je statistički najpodržanije ( $\Delta K = 1509.42$ )(prilog - slika 2) grupisanje populacija u dva genetička klastera ( $K = 2$ ).

Za  $K = 2$  se uočava grupisanje severnih *versicolor*, *mrkvickana*, *bicajensis*, *korabensis* i *matkae* populacija (P29–45 sa izuzetkom populacija P38 i P39) u klaster **C** (slika 19A). To su populacije koje su rasprostranjene u severnom delu areala, odnosno u jugozapadnoj Bugarskoj, južnoj Srbiji, Makedoniji i severoistočnoj Albaniji (slika 20A). U klaster **D** su se grupisale južne *versicolor*, *plasonii*, *tomentella*, *thessala*, *longipetiolata* i *tenorei* populacije (P45–P68)(slika 19A). To su populacije iz Grčke, južne Albanije i jugoistočne Italije (slika 20B). Prelazne populacije između klastera C i D su *versicolor* populacije P38 (MK\_Katlanovo) i P39 (MK\_Veles) iz centralne Makedonije i *plasonii* populacija P46 (MK\_Demir kapija) iz jugoistočne Makedonije.

Iako je genetička struktura za  $K = 3$  statistički slabije podržana od strukture za  $K = 2$ , ali je u odnosu na ostale  $K$  statistički više podržana (prilog - slika 2). Zbog toga je diskutovano i o genetičkoj strukturi za  $K = 3$ . Pri ovakvoj genetičkoj strukturi se uočava izdvajanje genetičkog klastera **D2** koji obuhvata populacije iz jugoistočne Italije odnosno *tenorei* populacije (P64–P67) kao i *versicolor* populacije iz južne Albanije i severozapadne Grčke – P56 (GR\_Tzoumerka), P59 (GR\_Mikro Papingo) i P62 (AL\_Tepelene)(slika 19B, 20B). Klasteru D2 pripadaju i dve geografski udaljene *versicolor* populacije iz centralne



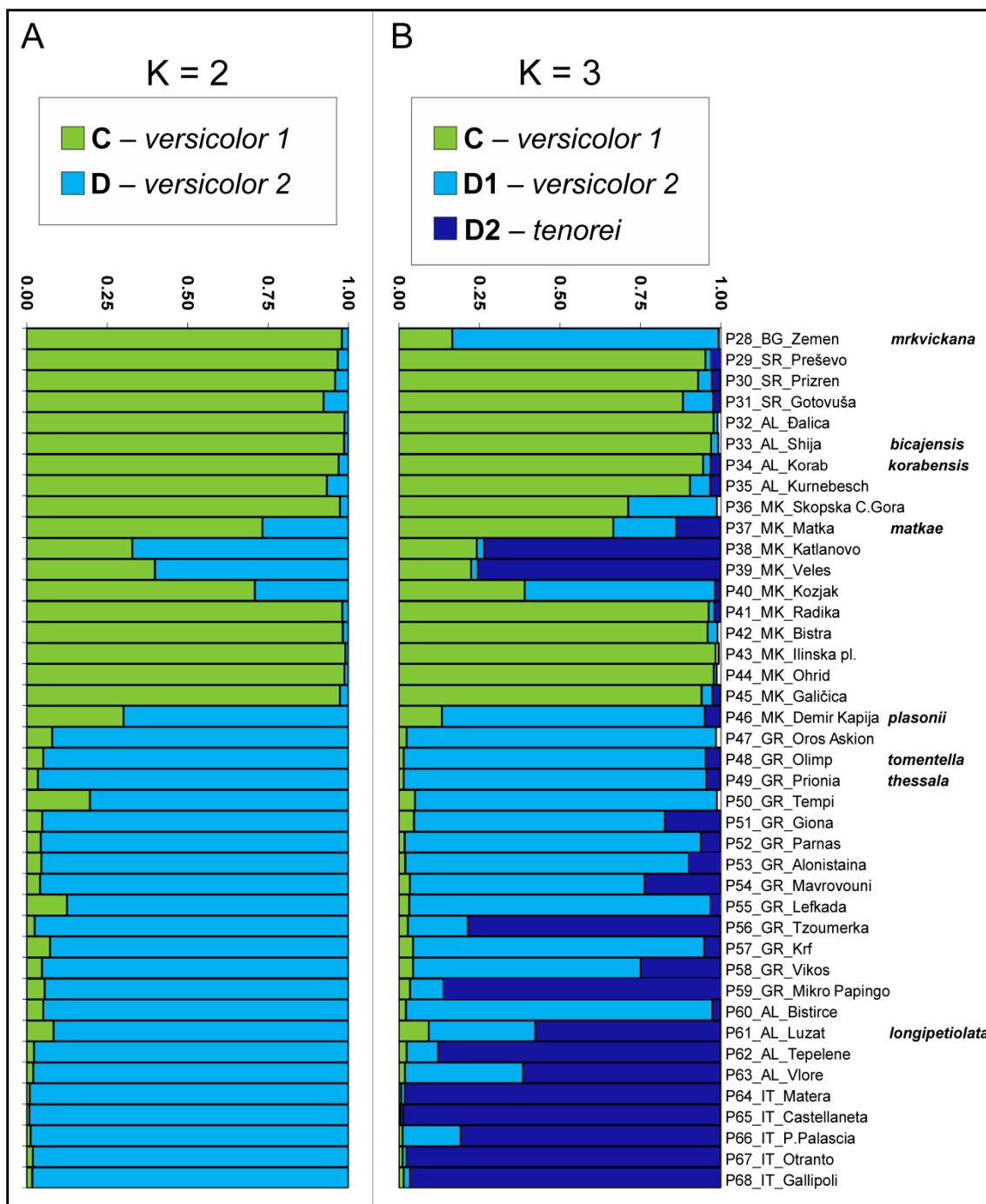
Makedonije P38 (MK\_Katlanovo) i P39 (MK\_Veles). Prelazne populacije između klastera D1 i D2 su *longipetiolata* populacija P61 (AL\_Luzat) i *versicolor* populacija P63 (AL\_Vlore) sa većim udelom genetičkog klastera D2, dok je *versicolor* populacija P58 (GR\_Vikos) isto prelazna populacija, ali sa većim udelom genetičkog klastera D1. Prelazna populacija između genetičkih klastera C i D1 je *versicolor* populacija P40 (MK\_Kozjak) iz SZ Makedonije.

*Versicolor* populacije iz severnog dela areala filogenetske podgrupe II su se izdvojile u genetički klaster C, a iz južnog dela areala u genetički klaster D1. S obzirom da su unutar ovih genetičkih klastera *versicolor* populacije najbrojnije, ovi genetički klasteri u daljem tekstu i na grafikonima biće obeleženi kao C – *versicolor 1* i D1 – *versicolor 2*. Genetički klaster D2 obeležen je kao D2 – *tenorei* s obzirom da su *tenorei* populacije najbrojnije unutar ovog genetičkog klastera. Međutim, treba imati u vidu da su unutar ovih klastera i druge populacije obeležene neformalnim imenima taksona. Genetički udeo klastera po populacijama je varirao od 60.1% (P38 MK\_Katlanovo iz klastera C) do 99.1% (P43 MK\_Ilinska pl. iz klastera C i P65 IT\_Castellaneta iz klastera D).

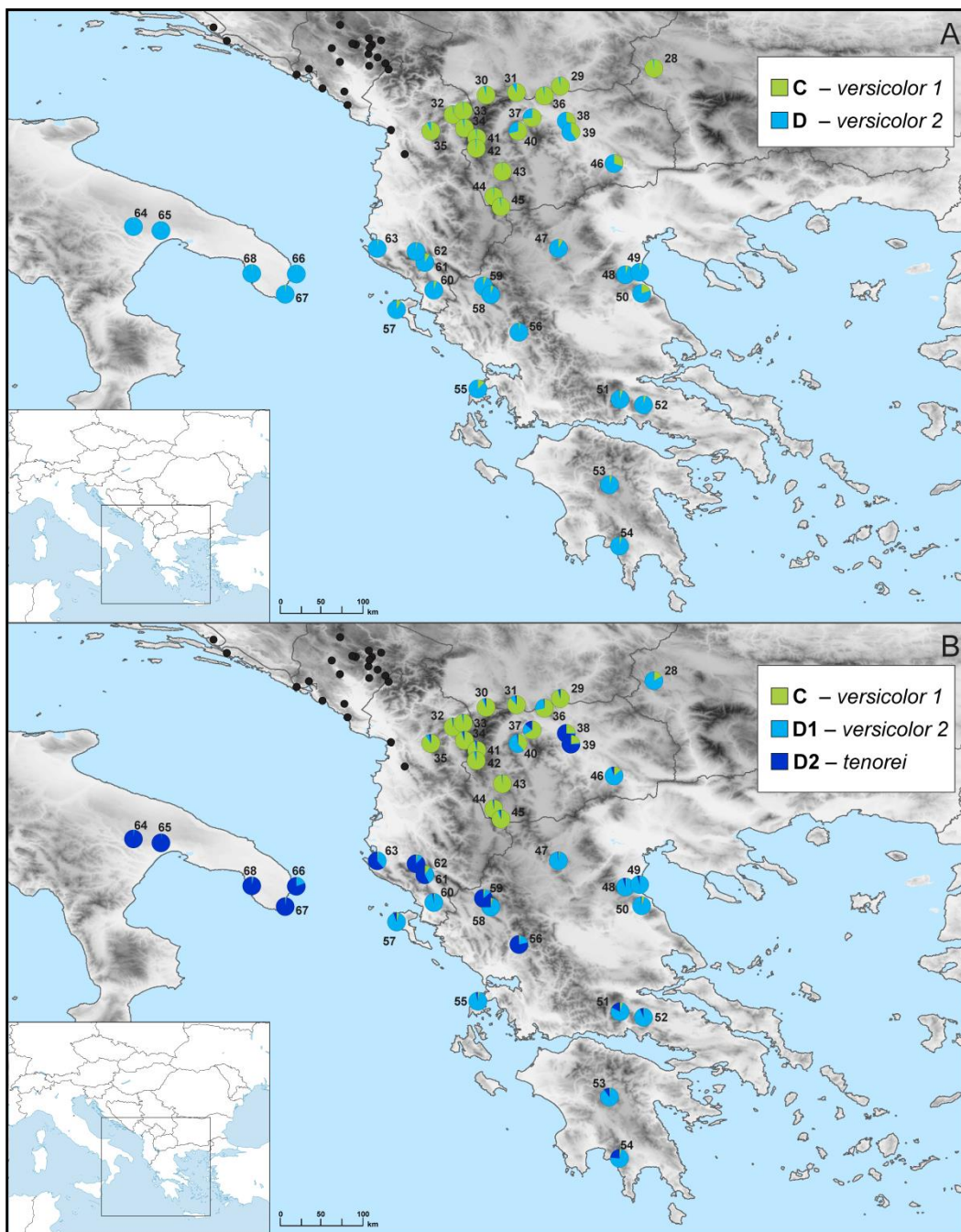
Na Fitch-Margoliash neukorenjenom filogenetskom stablu (slika 21) se vide dve grupe populacija, koje se podudaraju sa genetičkim klasterima dobijenim STRUCTURE analizom za  $K = 2$  (slika 19A). S jedne strane filogenetskog stabla uočava se grana gde su se pozicionirale severne *versicolor*, *bicajensis*, *korabensis*, *matkae* i *mrkvickana* koje pripadaju genetičkom klasteru C. U okviru ove glavne grane izdvajaju se dve manje grane: (1) *versicolor* P32 (AL\_Đalica) i *bicajensis* P33 (AL\_Bicaj) populacije sa BS 53% i (2) tri *versicolor* populacije iz zapadne Makedonije P43 (MK\_Ilinska pl.), P44 (MK\_Ohrid) i P45 (MK\_Galičica) sa BS 88%. S druge strane filogenetskog stabla može se uočiti druga glavna grana gde su se pozicionirale južne *versicolor*, *tomentella*, *thessala*, *longipetiolata* i *tenorei* populacije (P46–P63), koje pripadaju genetičkom klasteru D. U okviru ove glavne grane izdvajaju se tri manje grane (1) *tomentella* P48 (GR\_Olmp) i *thessala* P49 (GR\_Prionia) populacije sa BS 88%; (2) dve *versicolor* P56 (GR\_Tzoumerka) i P62 (AL\_Tepelene) i *longipetiolata* P61 (AL\_Luzat) populacije sa BS 68% i (3) dve *tenorei* populacije P64 (IT\_Matera) i P65 (IT\_Castellaneta) sa BS 68% i zajedno sa njima još jedna *tenorei* populacija P68 (IT\_Gallipoli) sa BS 51%.

Prelazne populacije između genetičkih klastera C i D – P38 (MK\_Katlanovo), P39 (MK\_Veles) i *plasonii* P46 (MK\_Demir kapija) su pozicionirane u srednjem delu

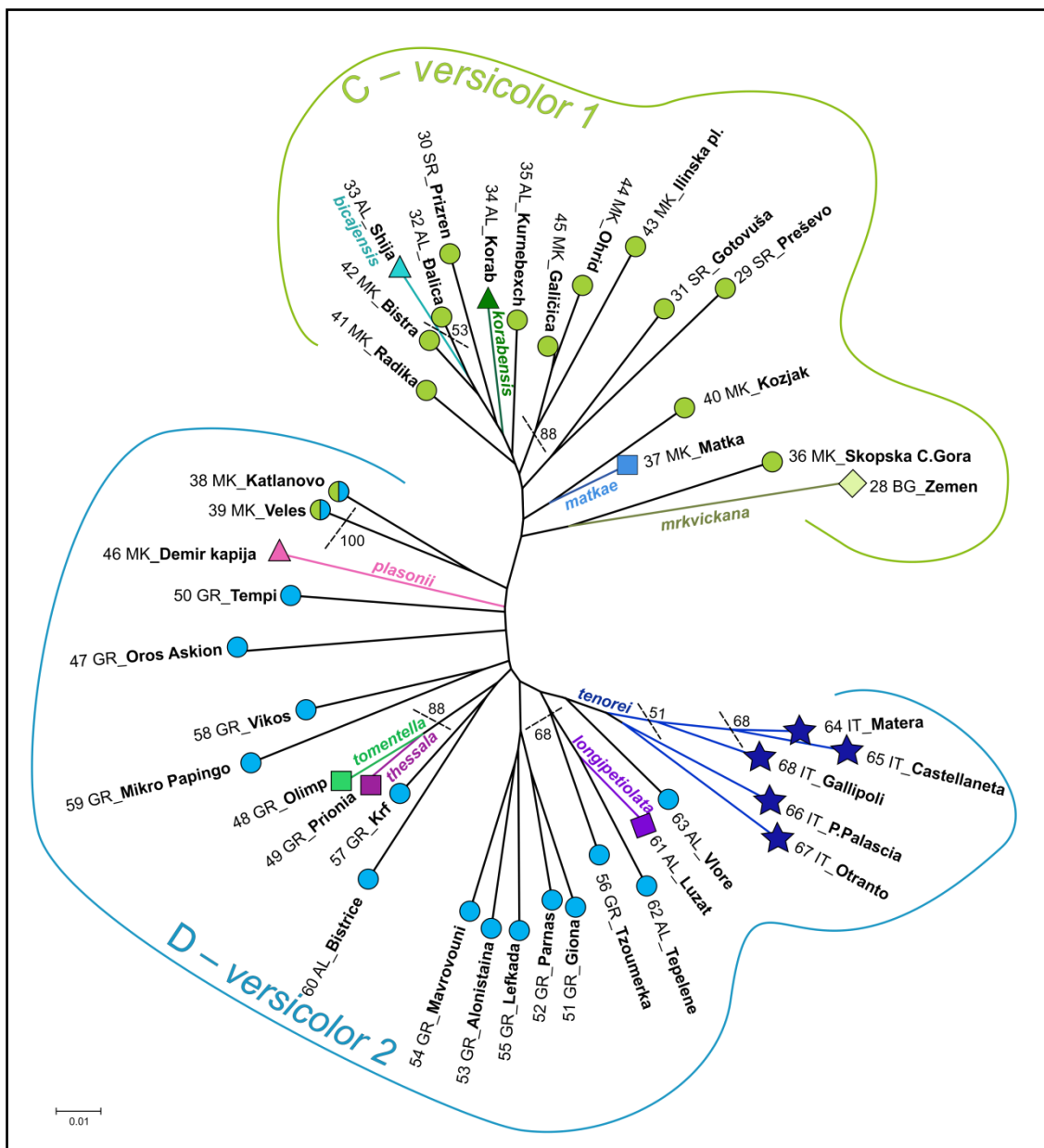
filogenetskog stabla odnosno na prelazu između dve glavne grane, ali bliže populacijama genetičkog klastera D – *versicolor 2*.



**Slika 19.** – Genetička struktura filogenetske podgrupe II za (A) K = 2 i (B) K = 3. Genetički klasteri su dobijeni STRUCTURE analizom baziranoj na Bajesovom testu grupisanja i povezani su sa odgovarajućim neformalnim imenima taksona.



**Slika 20.** – Geografski predstavljena genetička struktura filogenetske podgrupe II za (A)  $K = 2$  i (B)  $K = 3$ . Pomoću pita-grafikona za svaku populaciju grafički je predstavljen udeo genetičkih klastera C i D odnosno C, D1 i D2, koji su povezani sa odgovarajućim neformalnim imenima taksona. Crne tačke predstavljaju populacije filogenetske podgrupe I.



**Slika 21.** – Neukorenjeno filogenetsko stablo konstruisano po Fitch-Margoliash metodi za populacije filogenetske podgrupe II. Pouzdanost grananja na stablu je predstavljena bootstrap vrednostima >50%. Označeni su genetički klasteri C – *versicolor 1* i D – *versicolor 2*, koji su dobijeni STRUCTURE analizom za K = 2.

Analiza molekularne varijanse (AMOVA) je pokazala da je najveći deo ukupne genetičke varijanse sadržan između jedinki unutar populacija (68.57%), dok je manji deo sadržan između populacija (31.43%)(tabela 19A). Kada se AMOVA analizom testiraju genetički klasteri dobijeni STRUCTURE analizom za  $K = 2$ , uviđa se da su za međupopulacionu varijansu statistički značajne razlike između klastera (11.79%) i u nešto većoj meri razlike između populacija unutar klastera (23.93%)(tabela 19B).

**Tabela 19.** – Rezultati analize molekularne varijanse (AMOVA) (A) između i unutar populacija; (B) između genetičkih klastera dobijenih STRUCTURE analizom za  $K = 2$ , između populacija unutar klastera i unutar populacija filogenetske podgrupe II ( $P(\phi_{ST})$  statistička značajnosti posle 10.000 permutacija).

genetička varijansa	d.f.	komponente varijanse	ukupna varijansa (%)	indeks fiksacije $\phi_{ST}$	$P(\phi_{ST})$
<b>A</b> između populacija	40	0.831	31.43	0.314	<0.0001
unutar populacija	1293	1.814	68.57		
<b>B</b> između klastera	1	0.333	11.79	0.118	<0.0001
između populacija unutar klastera	39	0.675	23.93	0.271	<0.0001
unutar populacija	1239	1.814	64.29	0.357	<0.0001

Vrednosti indeksa genetske diferencijacije ( $F_{ST}$ )(prilog-tabela 6) generalno gledano su niski pogotovo između populacija koje pripadaju istim genetičkim klasterima dobijenim STRUCTURE analizom za  $K = 3$ . Nešto više statistički značajne  $F_{ST}$  vrednosti su dobijene za parove *tenorei* populacija iz Italije (P64–P68), koje pripadaju klasteru D2, i svih ostalih populacija, pogotovo kad su u paru sa populacijama genetičkog klastera C (*versicolor 1*, *mrkvickana*, *bicajensis*, *korabensis* i *matake*). Statistički značajne više  $F_{ST}$  vrednosti se javljaju i za sve parove sa *mrkvickana* populacijom P28 (BG\_Zemen). Slično je i sa *versicolor 1* populacijom P29 (SR\_Preševo). Što se tiče prelaznih *versicolor* populacija P38 (MK\_Katlanovo) i P39 (MK\_Veles) i *plasonii* P46 (MK\_Demir kapija)  $F_{ST}$  vrednosti su blago veće i statistički značajne kad su te populacije u paru sa populacijama genetičkog klastera C (P28–P37) nego kad su u paru sa populacijama klastera D (P47–P68).

#### 4.3.2. Morfološka varijabilnost populacija filogenetske podgrupe II

**Distribucija podataka.** – Provera normalnosti distribucije podataka je urađena pomoću Kolmogorov-Smirnov (K-S), Liliefors i Shapiro-Wilk W testova (prilog - tabela 7). Testovi su pokazali da velika većina karaktera nema normalnu distribuciju. Zbog toga su dalje analize rađene na logaritmovanim podacima.

**Koeficijent varijacije.** – Visokovarijabilni karakteri su ( $CV > 50\%$ ) dužina cvetne drške (CaPe\_L), dužina cvasti (Inf\_H), dužina lisne drške (FdPe\_L, FsPe\_L, FgPe\_L) i površina (Fd\_Ar, Fs\_Ar, Fg\_Ar) donjeg, srednjeg i gornjeg lista. Niskovarijabilni karakteri su ( $CV < 20\%$ ) su širina osnove latice (CoL\_W), distanca od maksimalne širine do baze krunice (CoL\_h), obim baze filameta prašnika (StB\_Per). Ostali karakteri su umereno varijabilni ( $CV 20-50\%$ ) s tim da za retko koji karakter koeficijent varijacije prelazi 30%. Vegetativni karakteri su varijabilniji od reproduktivnih karaktera

Za svaki analizirani morfološki karakter populacija filogenetske podgrupe II dat je pregled standardnih statističkih parametara deskriptivne statistike. Određene su najveća (max) i najmanja (min) izmerena vrednost, i izračunate su srednja vrednost (Avg.), standardna devijacija (Std. Dev.), koeficijent varijacije (CV) kao i statistička značajnost Kruskal-Wallis testa ( $p$ )(tabela 20).

**Kruskal-Wallis test.** – Svi ispitivani morfološki karakteri su statistički značajno različiti između ispitivanih grupa (tabela 20).

**Tabela 20.** – Standardni statistički parametri deskriptivne statistike i rezultati Kruskal-Wallis testa ( $p$ ) ispitivanih morfoloških karaktera filogenetske podgrupe II. (Min – najmanja izmerena vrednost; Avg. – srednja vrednost; Max – najveća izmerena vrednost; Std.Dev. – standardna devijacija; CV – koeficijent varijacije;  $p$  – statistička značajnost).

karakter	Min	Avg.	Max	Std. Dev.	CV	$p$
visina krunice (Co_H)	9.4	15.2	26.2	3.0	19.8	0.000
dužina latice (CoL_H)	5.5	10.1	17.8	2.2	21.5	0.000
širina osnove latice (CoL_W)	4.7	7.0	10.9	1.2	17.5	0.000
visina sraslog dela krunice (Co_Di)	2.6	5.1	9.7	1.4	26.5	0.000
distanca od max širine latice do baze krunice (CoL_h)	3.4	6.0	11.0	1.5	24.9	0.000
max širina latica (CoL_Wm)	4.6	7.3	11.7	1.3	17.8	0.000
obim baze krunice (Co_Per)	4.6	10.3	16.7	2.0	19.6	0.000

<b>karakter</b>	<b>Min</b>	<b>Avg.</b>	<b>Max</b>	<b>Std. Dev.</b>	<b>CV</b>	<b><i>p</i></b>
dubina krunice (distanca od useka do baze)(Co_De)	3.5	6.0	10.1	1.4	23.4	0.000
širina osnove čašičnog zupca (CaD_W)	1.1	1.9	3.0	0.4	19.9	0.000
dužina čašičnog zupca (CaD_L)	2.6	6.5	13.3	2.0	30.4	0.000
visina čašice (Ca_H)	1.5	2.5	4.3	0.4	16.6	0.000
dužina cvetne drške (CaPe_L)	0.2	2.9	13.6	1.7	59.0	0.000
dužina tučka (Pu_L)	8.7	15.4	22.8	3.1	20.4	0.000
dužina stuba tučka (PuSy_L)	3.6	7.1	10.8	1.4	20.2	0.000
dužina dlakavog dela tučka (PuSg_L)	4.2	8.3	13.1	2.0	23.8	0.000
visina baze filameta prašnika (StB_H)	1.8	3.2	5.0	0.7	21.0	0.000
dužina filametna prašnika (StF_L)	0.7	1.7	3.5	0.4	25.4	0.000
dužina antera prašnika (StA_L)	3.1	6.3	10.5	1.5	23.4	0.000
širina osnove baze filameta prašnika (StB_W)	1.3	2.1	3.4	0.4	18.2	0.000
max širina baze filameta prašnika (StB_Wm)	1.6	2.5	3.8	0.5	18.5	0.000
distanca od osnove do max širine baze filameta (StB_h)	0.5	1.0	2.1	0.3	27.1	0.000
površina baze filameta prašnika (StB_Ar)	2.2	5.8	14.7	2.2	38.9	0.000
obim baze filameta prašnika (StB_Pe)	5.7	9.1	14.5	1.7	19.1	0.000
visina biljke (Pl_H)	78.0	478.9	1220	210	43.8	0.000
dužina cvasti (Inf_H)	30.0	195.7	760.9	129.4	66.1	0.000
dužina stabljike bez cvasti (Stem_H)	23.0	287.8	1070	155.0	53.9	0.000
dužina lisne ploče donjeg lista (Fd_Lm)	20.4	58.3	133.3	20.4	35.1	0.000
max širina leve strane lista (Fd_Wm1)	3.8	13.5	36	4.8	35.3	0.000
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fd_L1)	5.3	17.8	44	7.5	41.9	0.002
dužina lisne drške (FdPe_L)	5.6	51.7	149.7	28.7	55.6	0.000
širina baze lisne drške (FdPe_Wb)	0.5	4.1	7.9	1.1	27.0	0.000
širina srednjeg dela lisne drške (FdPe_W)	0.5	2.1	4.6	0.6	29.4	0.000
površina liske (Fd_Ar)	134.3	1172.1	6119.6	817.9	69.8	0.000
obim liske (Fd_Per)	53.7	139.4	327.1	46.8	33.6	0.000
dužina lisne ploče srednjeg lista (Fs_Lm)	13.1	44.0	113.9	14.9	33.8	0.000
max širina leve strane lista (Fs_Wm1)	2.7	10.5	26	3.9	36.7	0.000
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fs_L1)	4.2	15.2	45.1	5.7	37.2	0.000
dužina lisne drške (FsPe_L)	0.8	17.6	100.6	12.2	69.6	0.000
širina baze lisne drške (FsPe_Wb)	0.4	3.4	6.3	0.9	25.0	0.000
širina srednjeg dela lisne drške (FsPe_W)	0.8	2.2	4.6	0.6	28.5	0.000
površina liske (Fs_Ar)	52.5	681.2	2805.8	457.7	67.2	0.000
obim liske (Fs_Per)	30.5	104.5	245.3	34.5	33.0	0.000

karakter	Min	Avg.	Max	Std. Dev.	CV	<i>p</i>
dužina lisne ploče vršnog lista (Fg_Lm)	7.7	29.3	80.6	11	37.5	0.000
max širina leve strane lista (Fg_Wm1)	1.6	6.4	19.1	2.7	42.6	0.000
distanca od max širine lista do baze lista - leva strana (Fg_L1)	2.0	11.2	36.7	4.6	41.3	0.000
dužina lisne drške (FgPe_L)	0.0	5.1	40.0	4.5	88.2	0.000
širina baze lisne drške (FgPe_Wb)	0.0	2.7	5.7	1.1	42.6	0.000
širina srednjeg dela lisne drške (FgPe_W)	0.0	2.1	4.6	0.9	43.8	0.000
površina liske (Fg_Ar)	17.4	279.9	2031	232.6	83.1	0.000
obim liske (Fg_Per)	18.4	67.8	188.9	24.9	36.7	0.000

**Analiza osnovnih komponenti.** – Za PCA analize populacije su obeležene na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima: *C – versicolor 1* i *D – versicolor 2*.

Na osnovu PCA analize svih analiziranih morfoloških karaktera dobijeno je da je na prve tri PCA ose opisano nešto više od pola ukupne varijabilnosti, odnosno 61.91%. Najveći procenat varijabilnosti je opisan na prvoj PCA osi – 35.13%, a manje na drugoj (19.21%) i trećoj (7.57%)(tabela 21A).

Analiza osnovnih komponenti je pokazala da najznačajniji doprinos definisanju strukture varijabilnosti, koji se kao dominantan očitava na prvoj osi, imaju pre svega karakteri reproduktivnih organa i to karakteri krunice, tučka i prašnika. Karakteri vegetativnih organa mnogo manje doprinose varijabilnosti (prilog - tabela 8A).

Karakteristični reproduktivnih organa koji najviše doprinose varijabilnosti su: visina krunice (Co\_H), dužina laticе (CoL\_H), širina osnove (CoL\_W) i maksimalna širina laticе (CoL\_Wm), dužina tučka (Pu\_L), dužina stuba tučka (Pu\_Sy\_L), dužina dlakavog dela tučka (PuSg\_L), visina (StB\_H), širina (StB\_W), maksimalna širina (StB\_Wm), površina (StB\_Ar) i obim (StB\_Per) baze filamenta. Karakteri vegetativnih organa koji najviše doprinose varijabilnosti je: maksimalna širina leve strane (Fs\_Wm1) srednjeg lista. Na drugoj PCA osi dužina lisne ploče srednjeg lista (Fs\_Lm) se ističe kao statistički visoko značajan karakter (prilog - tabela 8A).

Analiza osnovnih komponenti je odrađena i na svim analiziranim karakterima reproduktivnih organa filogenetske podgrupe II. Na prve tri PCA ose je opisano 77.68% ukupne varijabilnosti. Na prvoj osi je opisan najveći procenat varijabilnosti i to 63.71%,



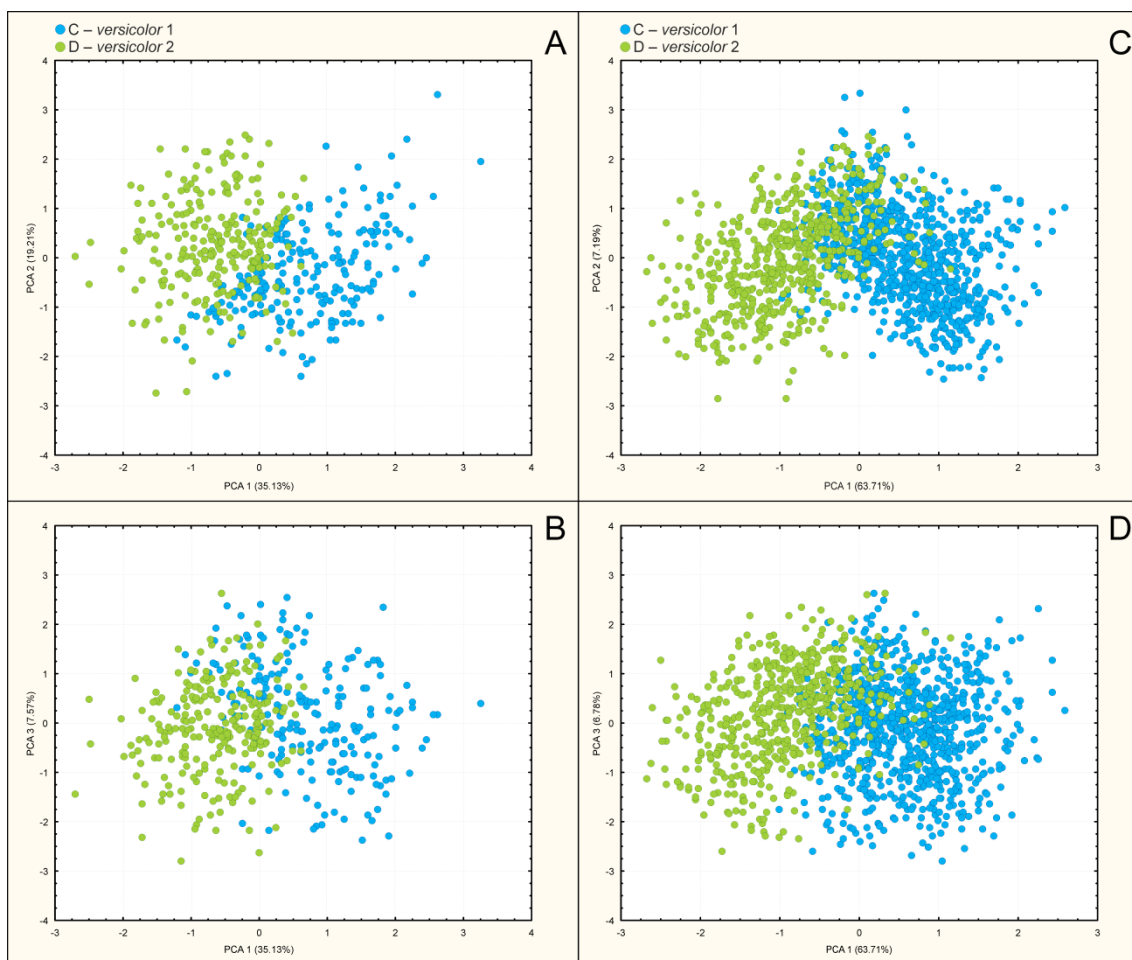
dok je na druge dve značajno manje opisano, 7.19% na drugoj i 6.78% na trećoj (tabela 21B).

Skoro svi analizirani karakteri reproduktivnih organa imaju značajan doprinos definisanju strukture varijabilnosti. Statistički najznačajani karakteri su visina krunice (Co\_H) i dužina laticе (CoL\_H). Najmanji doprinos imaju karakteri čašice i cvetne drške, kao i dužina filamēnta baze prašnika (StF\_L) i stub tučka (PuSy\_L)(prilog - tabela 8B). Na ostalim osama se ne izdvajaju statistički visoko značajni karakteri.

Na grafikonima analize osnovnih komponenti se uočava da na morfološkom nivou jedinke populacija obeleženih na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima C – *versicolor 1* i D – *versicolor 2*, formiraju solidno izdiferencirane grupe iako između njih nema jasnog diskontinuiteta (slika 22).

**Tabela 21.** – Vrednosti svojstvenih vektora i procenti varijabilnosti koja je opisana na prve tri ose analize osnovnih komponenti (A) svih analiziranih morfoloških karaktera i (B) karaktera reproduktivnih organa unutar filogenetske podgrupe II.

PCA ose	vrednosti svojstvenih vektora	% ukupne varijabilnosti	kumulativne vrednosti	kumulativni efekat (%)
<b>(A) svi karakteri</b>				
1.	17.57	35.13	17.57	35.13
2.	9.60	19.21	27.17	54.34
3.	3.79	7.57	30.95	61.91
<b>(B) karakteri reproduktivnih organa</b>				
1.	14.65	63.71	14.65	63.71
2.	1.65	7.19	16.31	70.90
3.	1.56	6.78	17.87	77.68



**Slika 22.** – Grafički prikaz rezultata (scatterplot-ovi) analize osnovnih komponenti (PCA) čitavog seta podataka (A, B) i seta podataka karaktera reproduktivnih organa (C, D) populacija filogenetske podgrupe II. Položaj jedinki je predstavljen u prostoru prve i druge (A, C) kao i prve i treće ose (B, D). Populacije su označene na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima C – *versicolor 1* i D – *versicolor 2*.

**Kanonijska diskriminantna analiza i klusterska analiza.** – Analizom izabranog seta morfoloških karaktera testirana je morfološka diferencijacija 37 populacije filogenetske podgrupe II (slika 23). Za filogenetsku podgrupu II program nije mogao da uradi kanonijsku diskriminantnu analizu na nivou populacija sa setom karaktera koji su izabrani za filogenetsku podgrupu I.

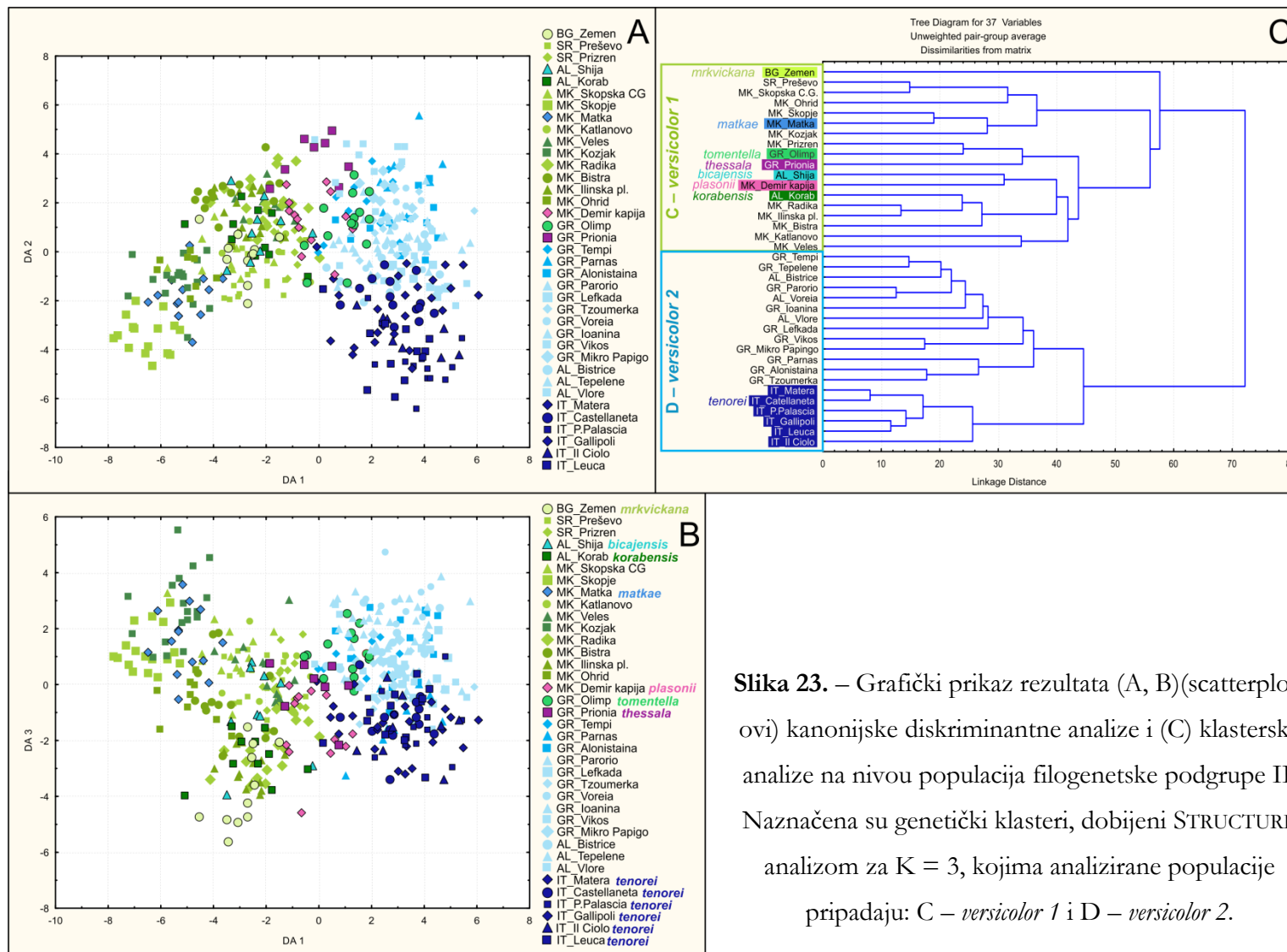
Na osnovu  $p$  vrednosti (tabela 9A - prilozi) se pokazalo da velika većina morfološki karaktera ima statistički značajan doprinos diskriminaciji analiziranih populacija. Veći doprinos imaju reproduktivni karakteri nego vegetativni. Na osnovu F vrednosti se vidi da

najveći doprinos ima dužina antere prašnika (StA\_L) i širina srednjeg dela lisne drške srednjeg lista (FsPe\_W), a nešto manji doprinos dužina cvetne drške (CaPe\_L), visina čašice (Ca\_H) i dužina čašičnog zupca (CaD\_L).

Na scatterplot-ovima u prostoru prve i druge diskriminantne ose (slika 23A) se uočava jasna morfološka diferencijacija između populacija severnog i južnog dela areala filogenetske podgrupe II. *Versicolor* populacije iz severnog dela areala (*versicolor 1*): Preševo, Prizren, Skopska Crna Gora, Skopje, Katlanovo, Veles, Kozjak, Radika, Bistra, Ilinska planina i Ohrid su pozicionirane u negativnom delu prve diskriminantne ose. Unutar ove grupe su pozicionirane i populacije kojima su dodeljena neformalna imena taksona: *mrkevickana* (Zemen), *matkae* (Matka), *bicajensis* (Šija) i *korabensis* (Korab).

*Versicolor* populacije iz južnog dela areala (*versicolor 2*): Tempi, Parnas, Alonistaina, Parorio, Lefkada, Tzoumerka, Voreia, Ioanina, Vikos, Mikro Papigo, Bistrice, Tepelene i Vlore, su skoro potpuno pozicionirane u pozitivnom delu prve diskriminantne ose (slika 23A). Sa ovom grupom populacija su duž druge i treće diskriminantne ose delimično preklapljenе populacije iz jugoistočne Italije kojima je dodeljeno neformalno ime *tenorei* (slika 23AB) Matera, Castellaneta, P.Palascia, Gallipoli, Il Ciolo i Leuca. Intermedijernu poziciju u prostoru prve i druge diskriminantne ose zauzimaju pre svega *plasonii* (Demir kapija) i *thessala* (Prionia) populacija (slika 23A). Iako intermedijernu poziciju zauzimaju i pojedine *versicolor 1* i *versicolor 2* jedinke ipak se one nalaze u pozitivnom odnosno negativnom delu prve diskriminantne ose dok jedinke *plasonii* i *thessala* populacija se nalaze i u pozitivnom i u negativnom delu.

Klusterska analiza je dala izdvajanje dva klastera (slika 23C) koja se podudaraju sa grupisanjem populacija u diskriminantnoj analizi. Prvo se odvaja klaster sa populacijama iz severnog dela areala odnosno iz jugozapadne Bugarske, južne Srbije, Makedonije, severoistočne Albanije i severoistočne Grčke (Prionia i Olimp). U drugom klasteru se uočava grupisanje populacija iz južnog dela areala odnosno iz Grčke, južne Albanije i jugoistočne Italije.



**Slika 23.** – Grafički prikaz rezultata (A, B)(scatterplot-ovi) kanonijske diskriminantne analize i (C) klusterske analize na nivou populacija filogenetske podgrupe II. Naznačena su genetički klasteri, dobijeni STRUCTURE analizom za  $K = 3$ , kojima analizirane populacije pripadaju: C – *versicolor 1* i D – *versicolor 2*.

Klaster severnih populacija obuhvata *versicolor 1*, *mrkvickana*, *bicajensis*, *korabensis* i *matkae* populacije, kao i populacije *plasonii*, *thessala* i *tomentella* koje su prema diskriminantnoj analizi prelazne populacije. Uočava se da se *mrkvickana* populacija (BG\_Zemen) prva izdvaja unutar ovog klastera.

Unutar klastera južnih populacija se uočavaju dva podklastera. Jedan podklaster obuhvata *versicolor 2* populacije iz Grčke i južne Albanije, dok drugi *tenorei* populacije iz jugoistočne Italije.

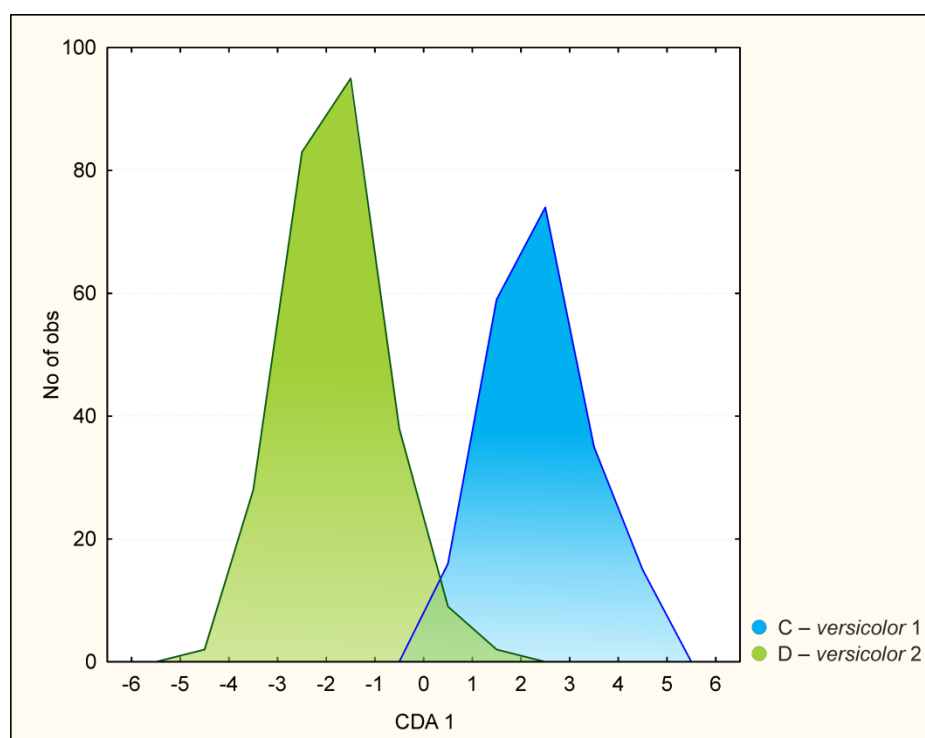
Kanonijskom diskriminantnom analizom istog izabranog seta morfoloških karaktera testirana je diferencijacija populacija grupisanih u dve grupe na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima C – *versicolor 1* i D – *versicolor 2* (slika 24).

Na osnovu *p* vrednosti (prilog - tabela 9B) se pokazalo da nešto malo više od polovine analiziranih morfološki karaktera ima statistički značajan doprinos diskriminaciji analiziranih populacija. Veći doprinos imaju karakteri vegetativnih organa. Na osnovu *F* vrednosti se vidi da najveći doprinos u diskriminaciji analiziranih grupa populacija imaju širina srednjeg dela i baze lisne drške srednjeg lista (FsPe\_W i FsPe\_Wb), dužina lisne drške srednjeg lista (FsPe\_L), dužina tučka (Pu\_L), obim baze krunice (Co\_Per) i dužina antera prašnika (StA\_L), a nešto manji doprinos dužina lisne drške donjeg lista (FdPe\_L), maksimalna širina leve strane srednjeg lista (Fs\_Wm1), visina čašice (Ca\_H).

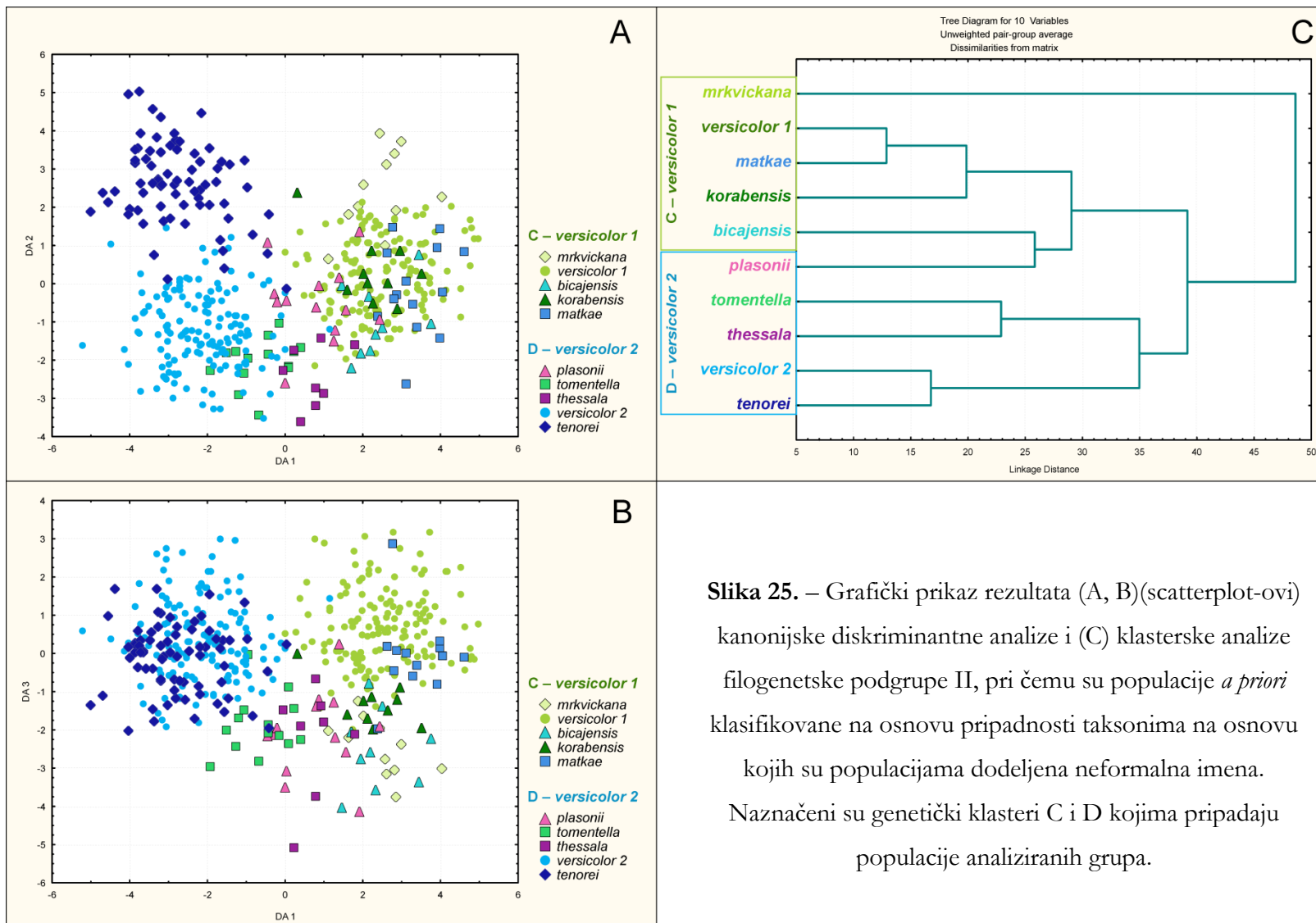
Ove dve definisane grupe populacija zauzimaju zasebne delove diskriminantnog prostora uz blago preklapanje u srednjem delu (slika 24).

Populacije su *a priori* klasifikovane da bi se dodatno testirala morfološka diferencijacija između analiziranih populacija. *Versicolor* populacije su *a priori* klasifikovane u dve grupe na osnovu prethodno izloženih rezultata analize mikrosatelita gde su uočava jasna diferencijacija između severnih i južnih *versicolor* populacija. Zbog toga su *versicolor* populacije iz severnog dela areala obeležene kao *versicolor 1*, a iz južno kao *versicolor 2*. Ostale populacije – *bicajensis*, *koreabensis*, *matkae*, *mrkvickana*, *plasonii*, *thessala*, *tomentella* i *tenorei* su zadržane kao pojedinačne *a priori* definisane grupe. Može se reći da su populacije klasifikovane prema pripadnosti taksonu na osnovu čijeg neformalnog imena su dodeljena imena populacijama (tabele 3, 4 i 5).

U pozitivnom delu prve diskriminantne ose se jasno izdvaja *versicolor 1* grupa sa populacijama *bicajensis*, *korabensis*, *matkae* i *mrkevickana*, od kojih je *mrkevickana* blago izdvojena duž druge diskriminantne ose. U negativnom delu prve diskriminantne ose se jasno izdvajaju *versicolor 2* grupa i *tomentella* populacija, od kojih je *tenorei* grupa izdvojene duž druge diskriminantne ose. *Plasonii* i *thessala* su intermedijerne između *versicolor 1* i 2 grupa (slika 25A). U odnosu na treću diskriminantnu osu *versicolor1* i *matkae*, kao i *versicolor 2* i *tenorei* su preklopljene, a ostale populacije su delmično izdvojene i blago preklopljene (slika 25B). Klusterska analiza je dala izdvajanje dva klastera. Prvi čini samo populacija iz Zemena odnosno *mrkevickana* populacija. U drugom klasteru su grupisane ostale populacije koje se dalje dele na dva podklastera. U prvom podklasteru su grupisane populacije *versicolor 1*, *matkae*, *korabensis*, *bicajensis* i *plasonii*, a u drugom podklasteru *tomentella*, *thessala*, *versicolor 2* i *tenorei* (slika 25C).



**Slika 24.** – Grafički prikaz rezultata (histogram) kanonijske diskriminantne analize filogenetske podgrupe II, pri čemu su populacije *a priori* klasifikovane na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima: C – *versicolor 1* i D – *versicolor 2*.



**Slika 25.** – Grafički prikaz rezultata (A, B)(scatterplot-ovi) kanonijske diskriminantne analize i (C) klusterske analize filogenetske podgrupe II, pri čemu su populacije *a priori* klasifikovane na osnovu pripadnosti taksonima na osnovu kojih su populacijama dodeljena neformalna imena. Naznačeni su genetički klasteri C i D kojima pripadaju populacije analiziranih grupa.

#### 4.3.3. Bioklimatski parametri staništa populacija areala filogenetske podgrupe II

Osnovna deskriptivna statistika bioklimatskih parametara u okviru areala filogenetske podgrupe II je data u tabeli 22. Srednja godišnja temperature (BIO 1) staništa *versicolor 1* populacija varira od 3.4 do 13.6°C, *versicolor 2* od 3.9 do 17.9°C, a *tenorei* od 14 do 17°C, dok temperature najhladnijeg kvartala (BIO 11) staništa *versicolor 1* populacija varira od -4.5 do 3.8°C, *versicolor 2* od -4.1 do 11.3°C, a *tenorei* od 7 do 10.6°C. Godišnja količina padavina (BIO 12) na staništima *versicolor 1* populacija varira od 454 do 1169 mm, *versicolor 2* od 461 do 1486 mm, a *tenorei* od 474 do 701, dok količina padavina najsuvljeg kvartala (BIO 19) na staništima *versicolor 1* populacija varira od 110 do 358 mm, *versicolor 2* od 107 do 649 mm, a *tenorei* od 149 do 236.

U okviru areala filogenetske podgrupe II koji se nalazi na Balkanskom poluostrvu, odnosno u okviru areala *versicolor 1* i *versicolor 2* populacija, izdvaja se nekoliko tipova i varijanti klime. U istočnim priobalnim regionima Balkanskog poluostrva populacije su pod uticajem aridnih ili semiaridnih egejskih varijanti mediteranske klime (IV1, IV2, IV3a, IV4). U zapadnim priobalnim regionama klima je humidnijeg karaktera (jadranska varijanta). Populacije u ovom region su pod uticajem perhumidne mediteranske klime sa blagim i kišovitim zimama i letnjim sušama (IV3), a ka unutrašnjosti kontinenta populacije su pod uticajem prelazne submediteransko-jadransko-umereno-kontinentalne humidne klime (IV5). Populacije centralnog dela Balkanskog poluostrva su pod uticajem (IV6) aridne submediteransko-egejske klime (IV6) koja dolinom Vardara prodire i do južne Srbije gde se javlja prelazna submediteransko-egejsko-subkontinentalna klima (IV6/IV3). U severnom delu areala *versicolor 1* populacija i na višim nadmorskim visinama ove populacije su pod uticajem egejske varijante submediteransko-kontinentalne planinske klime (X2/IV6). Areal *tenorei* populacija se nalazi na jugoistočnom delu Apeninskog poluostrva koji je pod uticajem aridnijih varijanti mediteranske klime (IV1, IV3a).

Diskriminantna analiza je pokazala da su areali analiziranih grupa populacija i u bioklimatskom pogledu dobro izdiferencirani (slika 26). Iako je za filogenetsku podgrupu II statistički najpodržanije grupisanje populacija u dva genetička klastera, ipak su za analizu bioklimatskih parametara *tenorei* populacije razmatrane kao posebna grupa s obzirom da se nalaze na Apeninskom poluostrvu, koje se i klimatski, a i vegetacijski i floristički razlikuje od Balkanskog poluostrva. Na osnovu rezultata diskriminantne analize (prilog–tabela 10) se uočava da najveći doprinos u difrencijaciji bioklime areala analiziranih populacija

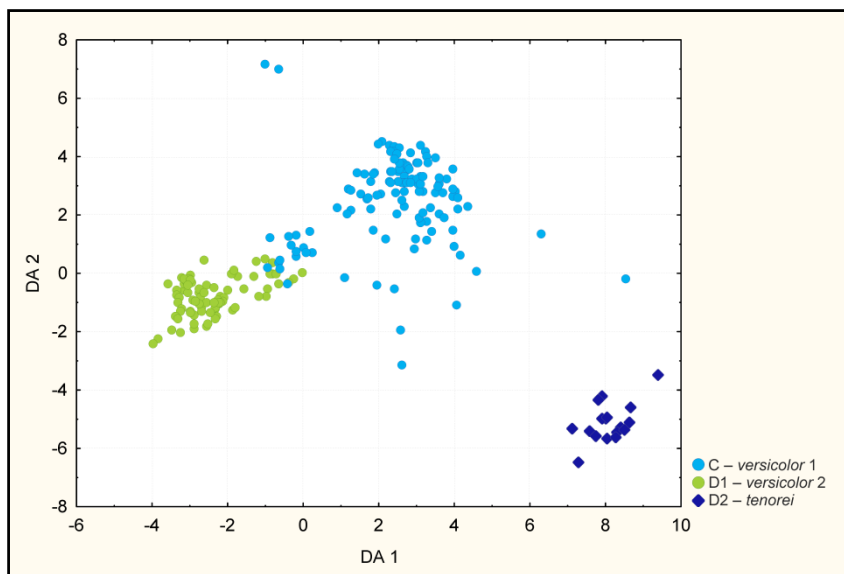


filogenetske podgrupe II imaju temperatura sezonalnosti (BIO 4), padavine najvlažnijeg meseca (BIO 13), srednja godišnja temperature (BIO 1) i srednja temperatura najvlažnijeg kvartala (BIO 8). Variranje ova četiri bioklimatska parametra je predstavljeno boxplot-ovima na slici 27, na kojoj se može uočiti da su opsezi variranja ova četiri bioklimatska parametra staništa *tenorei* populacija manji u odnosu na ospege variranja *versicolor 1* i *versicolor 2* populacija. Na kartama srednje godišnje temperature (BIO 1) i količine padavina najvlažnijeg meseca (BIO 13)(slika 28) se takođe uočava da postoje značajne razlike između bioklimatskih parametara areala analiziranih populacija.

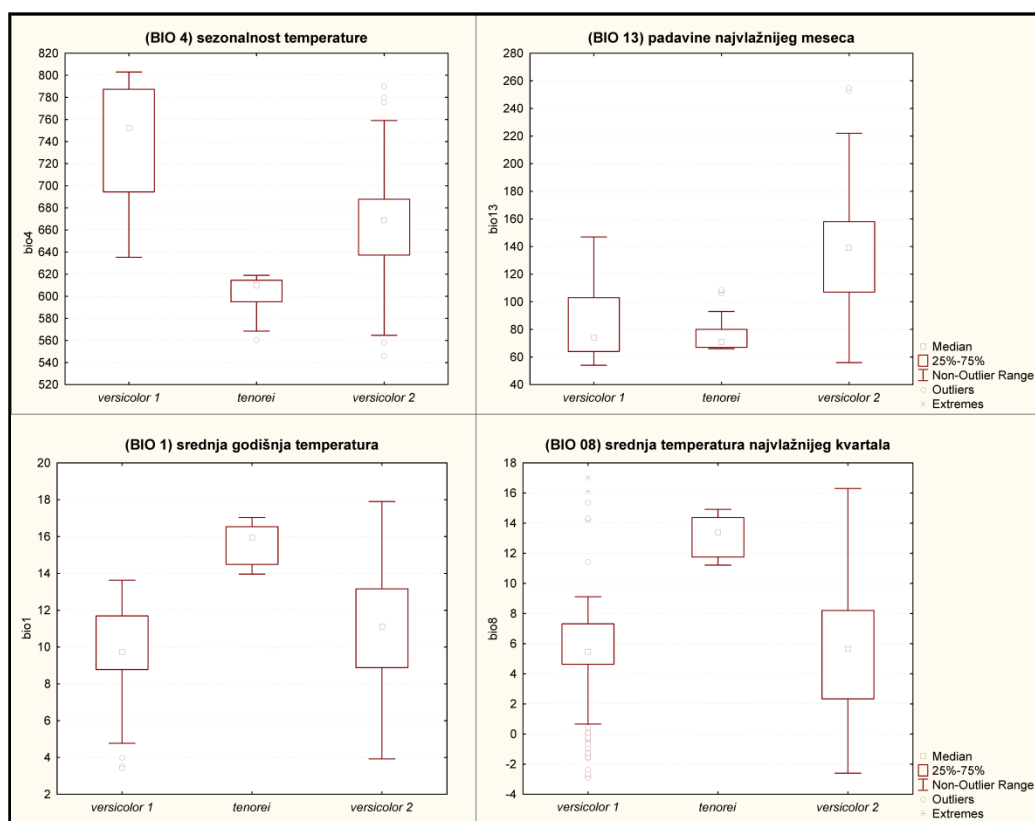
**Tabela 22.** — Deskriptivna statistika bioklimatskih parametrov staništa *versicolor 1*, *versicolor 2* i *tenorei* populacija.

(Avg. – srednja vrednost; Min. – najmanja izmerena vrednost; Max — najveća izmerena vrednost).

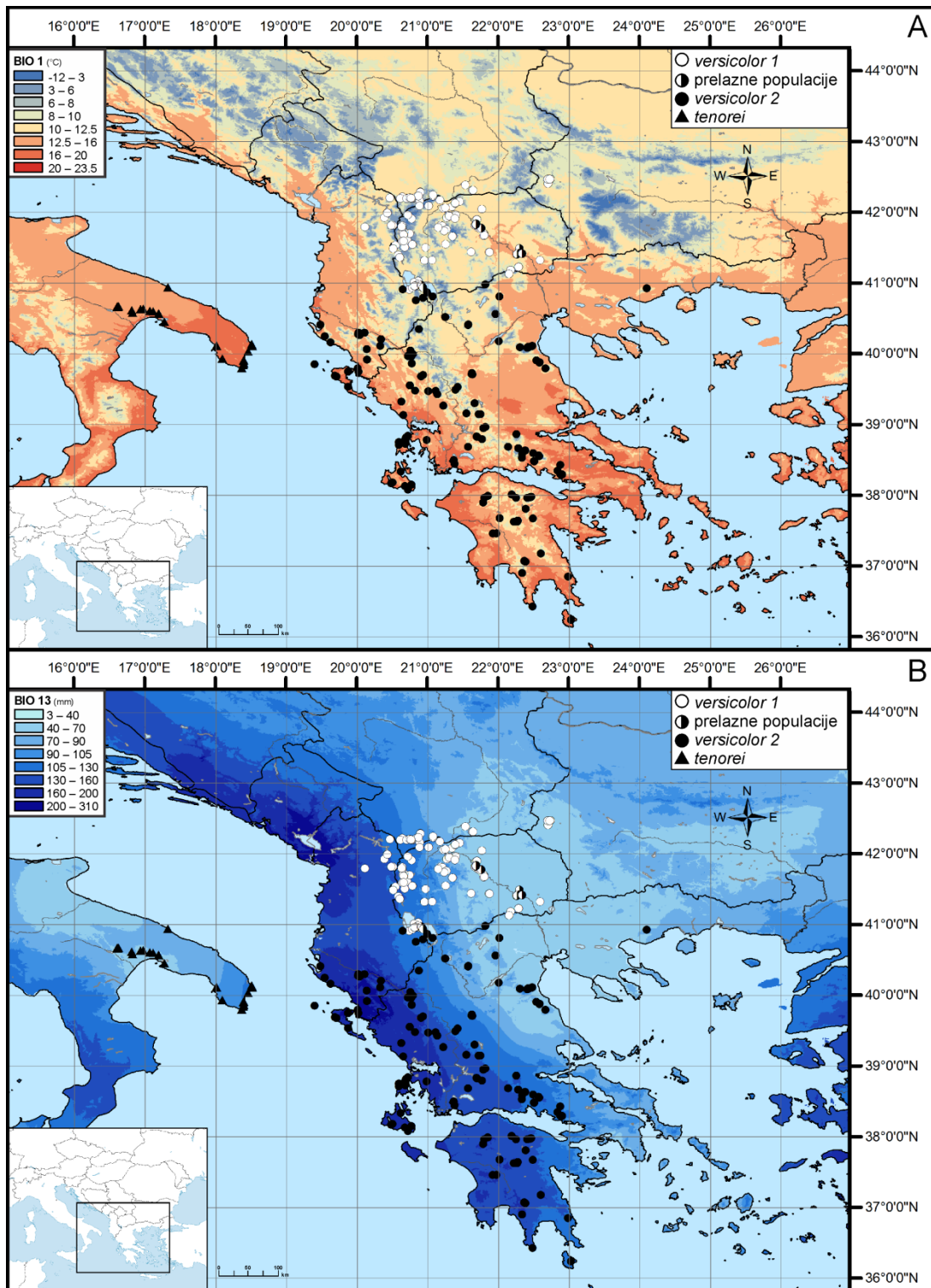
	<i>versicolor 1</i>				<i>versicolor 2</i>				<i>tenorei</i>			
	N	Avg.	Min	Max	N	Avg.	Min	Max	N	Avg.	Min	Max
(BIO 1) srednja godišnja temperature	423	9.4	3.4	13.6	245	11.2	3.9	17.9	56	15.5	14	17
(BIO 2) opseg srednjih mesečnih temperature	423	10.3	8.4	11.4	245	10.1	5.5	11.9	56	8.2	6.2	9.1
(BIO 3) izotermalnost (2/7)(*100)	423	33.9	31.2	35.4	245	35.6	27.1	38.9	56	33.3	28.9	35.7
(BIO 4) temperatura sezonalnosti (STD * 100)	423	738.8	635.3	803	245	668.4	545.8	790.5	56	601.7	560.4	619
(BIO 5) maksimalna temperature najtoplijeg meseca	423	25.9	17.5	30.9	245	27.2	19.4	33.2	56	29.2	28.1	30.7
(BIO 6) minimalna temperature najhladnijeg meseca	423	-4.6	-8.7	-1.2	245	-1.3	-8.7	8.7	56	4.7	2.9	7.4
(BIO 7) godišnji temperaturni opseg (5 – 6)	423	30.5	25.9	33.1	245	28.5	20.2	33.2	56	24.4	21.3	25.9
(BIO 8) srednja temperatura najvlažnijeg kvartala	423	5	-2.9	17	245	5.8	-2.6	16.3	56	13	11.2	14.9
(BIO 9) srednja temepratura nasušnijeg kvartala	423	17.6	1.4	22.7	245	19.4	11.9	25.4	56	23.1	21.7	24.8
(BIO 10) srednja temperatura najtoplijeg kvartala	423	18.3	11.2	23.2	245	19.6	12.1	25.5	56	23.2	21.7	24.8
(BIO 11) srednja temperatura najhladnijeg kvartala	423	0.2	-4.5	3.8	245	3.3	-4.1	11.3	56	8.7	7	10.6
(BIO 12) godišnja količina padavina	423	710.8	454	1169	245	890.7	461	1486	56	584.6	474	701
(BIO 13) padavine najvlažnijeg meseca	423	83.1	54	147	245	134.5	56	255	56	77.8	66	109
(BIO 14) padavine najsušnijeg meseca	423	40.6	27	63	245	23	2	45	56	19.9	14	23
(BIO 15) sezonalnost padavina (CV)	423	21.7	17.4	31.9	245	50.1	20.6	89.1	56	40.6	31.6	58.6
(BIO 16) padavine najvlažnijeg kvartala	423	221	137	400	245	369.2	138	686	56	218.4	185	297
(BIO 17) padavine najsušnijeg kvartala	423	131.9	87	197	245	83.7	6	144	56	72	55	88
(BIO 18) padavine najtoplijeg kvartala	423	138.7	98	203	245	88	6	153	56	78.8	55	97
(BIO 19) padavine najhladnijeg kvartala	423	188.9	110	358	245	342.8	107	649	56	184.7	149	236



Slika 26. – Grafički prikaz rezultata diskriminantne analize bioklimatskih parametara staništa populacija filogenetske podgrupe II.



Slika 27. – Box plot-ovi četiri bioklimatska parametra koji su najznačajniji za definisanje razlika staništa populacija filogenetske podgrupe II.



**Slika 28.** – (A) karta srednje godišnje temperature (BIO 1) i (B) karta količine padavina najvlažnijeg meseca (BIO 13) areala filogenetske podgrupe II. Vrednosti u legendi za BIO 1 su izražene u stepenima Celzijusove skale (°C), dok su za BIO 13 izražene u milimetrima vodenog taloga (mm).

#### 4.4. Varijabilnost grupe "*Versicolor*" kompleksa *C. pyramidalis*

##### 4.4.1. Genetička varijabilnost grupe "*Versicolor*" kompleksa *C. pyramidalis*

**Unutarpopulacioni genetički diverzitet.** – Na nivou cele grupe "*Versicolor*" detektovano je ukupno 150 alela što je 21.43 alela po lokusu. Broj alela po lokusu varira od 12 za CpUZ002 do 38 alela za CpUZ006 lokus (tabela 23). Za šest od sedam mikrosatelitnih lokusa se pokazalo da imaju PIC vrednosti veće od 0.7, koje su podebljane u tabeli 23. Jedan lokus ima nešto nižu PIC vrednost – 0.51.

**Tabela 23.** – Diverzitet alela sedam mikrosatelitnih lokusa 68 populacije grupe "*Versicolor*" kompleksa *C. pyramidalis*. ( $N_a$  – broj alela po lokusu; PIC – informacijski sadržaj polimorfizma)

lokus	SSR motiv	Opseg veličine alela (br. baznih parova)	$N_a$	PIC
1. CpUZ002	ACT	148–190	12	<b>0.738</b>
2. CpUZ006	GA	178–308	38	<b>0.933</b>
3. CpUZ008	AGA	130–232	24	<b>0.771</b>
4. CpUZ009	GT	127–163	16	0.510
5. CpUZ010	GT	208–264	25	<b>0.800</b>
6. CpUZ019	GA	175–227	19	<b>0.844</b>
7. CpUZ020	ATC	151–196	16	<b>0.830</b>
Srednja vrednost			21.43	

U tabelama 10 i 17 su po populacijama predstavljene vrednosti prosečnog broja alela po lokusu ( $N_{av}$ ), alelnog bogatstva ( $N_{ar}$ ), broja jedinstvenih alela ( $N_{pt}$ ), uočene ( $H_o$ ) i očekivane ( $H_e$ ) heterozigotnosti i vrednosti koeficijenta ukrštanja u srodstvu ( $F_{IS}$ ) sa statističkom značajnošću ( $p$  vrednosti). Generalno gledano, uočena heterozigotnost ( $H_o$ ) je pokazala malo niže vrednosti od očekivane heterozigotnosti ( $H_e$ ). Vrednosti prosečnog broja alela ( $N_{av}$ ), alelnog bogatstva ( $N_{ar}$ ) i uočene heterozigotnosti ( $H_o$ ) su generalno malo veće za *austro-adriatica* (P01–P12) i *montenegrina* (P13–P23) populacije (tabela 10) i *versicolor 2*, *tomentella*, *thessala* i *longipetiolata* populacije (P48–P63) (tabela 17).

**Međupopulacioni genetički diverzitet.** – Rezultati STRUCTURE analize 68 populacija grupe "*Versicolor*" pokazali su da je statistički najpodržanije ( $\Delta K = 343.52$ ) (prilog - slika 3) grupisanje populacija u dva genetička klastera ( $K = 2$ ). Međutim, nešto je viša vrednost ( $\Delta K = 84.15$ ) i za grupisanje u pet genetičkih klastera ( $K = 5$ ) (prilog - slika 3).

Za  $K = 2$  populacije se grupišu u genetičke klasterne označene kao A i B. Genetičkom klasteru **A** pripadaju populacije iz severozapadnog, zapadnog i južnog dela areala grupe "*Versicolor*", dok klasteru **B** pripadaju populacije iz severnog, severoistočnog i centralnog dela areala (slika 29, 30).

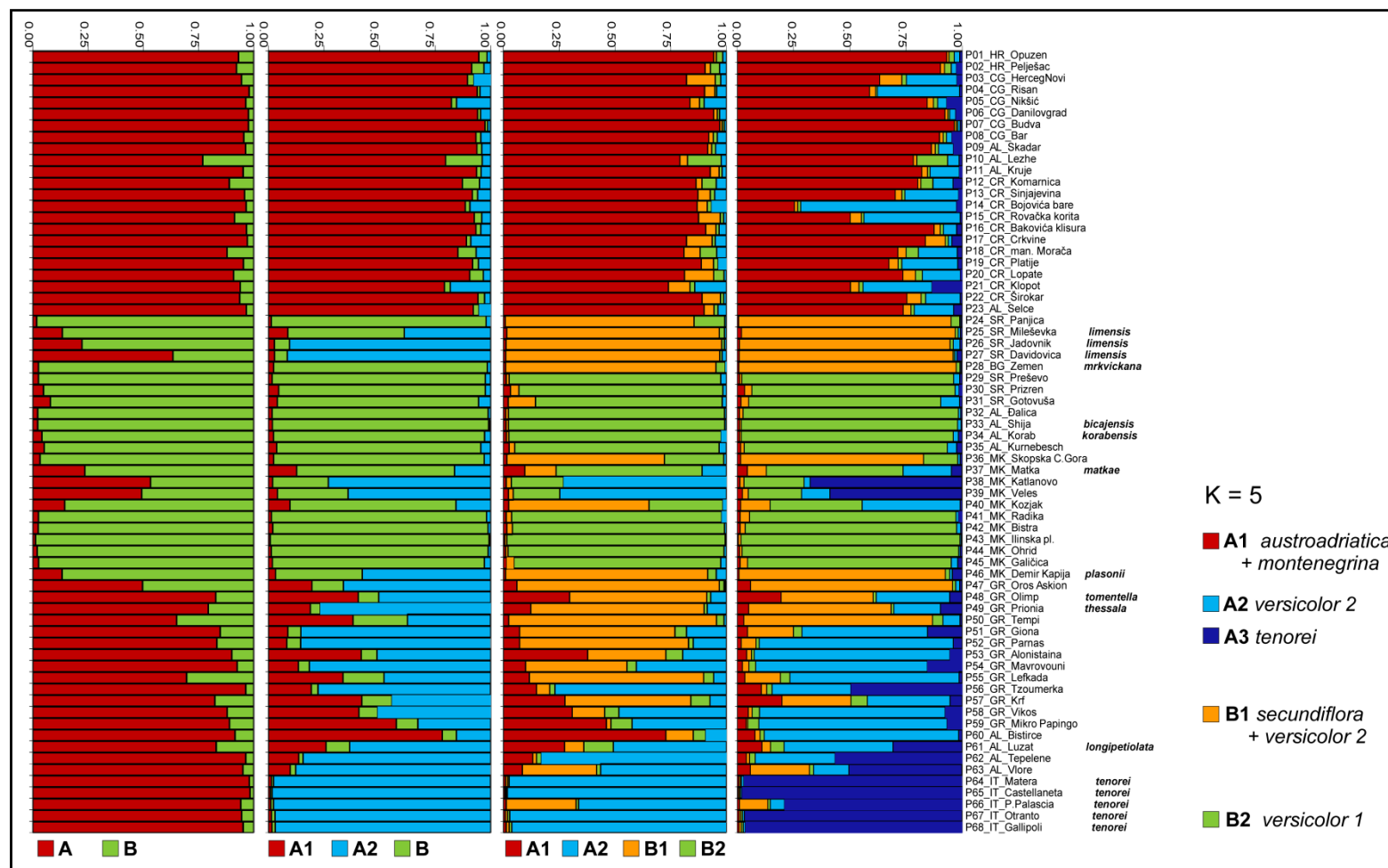
Unutar klastera **A** su populacije iz južne Hrvatske, Crne Gore, severne, severozapadne i južne Albanije, Grčke i jugoistočne Italije (P01–P23 i P48–P68), odnosno *austroadriatica*, *montenegrina*, *versicolor 2*, *tomentella*, *thessala*, *longipetiolata* i *tenorei* populacije. Unutar klastera **B** su *secundiflora* i *limensis* populacije iz jugozapadne Srbije (P24–P26) kao i *versicolor 1*, *mrkvičkana*, *matkae*, *korabensis*, *bicajensis* i *plasonii* populacije iz jugozapadne Bugarske, južne Srbije, severoistočne Albanije i Makedonije (P28–P46). Genetički udeo klastera po populacijama je varirao od 50.3% (P47 GR\_Oros Askion) do 98.7% (P43 MK\_Ilinska pl. iz klastera B).

Prelazne populacije su *limensis* populacija P27 (SR\_Davidovica) iz severoistočne Crne Gore i *versicolor* populacije P38 (MK\_Katlanovo), P39 (MK\_Veles) iz centralne Makedonije, P47 (GR\_Oros Askion) iz severne Grčke, P50 (GR\_Tempi) iz istočne Grčke i P55 (GR\_Lefkada) iz zapadne Grčke. Od prelaznih populacija populacije P38, P39 i P47 imaju skoro podjednak udeo oba genetička klastera. Ostale populacije imaju duplo veći udeo genetičkog klastera A (slika 30).

Za  $K = 3$  populacije se grupišu u tri genetička klastera označena kao A1, A2 i B. Dolazi do razdvajanja genetičkog klastera A na dva genetička klastera - A1 i A2, pri čemu genetičkom klasteru A2 pripadaju i neke populacije iz genetičkog klastera B. Genetičkom klasteru A1 pripadaju *austroadriatica* i *montenegrina* populacije odnosno populacije iz južne Hrvatske, Crne Gore i severne Albanije (P01–P23). Genetičkom klasteru A2 pripadaju *tenorei* populacije iz jugoistočne Italije (P64–P68) i *thessala* i *versicolor 2* populacije iz južne Albanije i Grčke (P49, P52, P51, P54, P56, P62 i P63). Ovom genetičkom klasteru pripadaju i neke populacije iz genetičkog klastera B: *limensis* (P26 i P27), *versicolor 1* (P38 i P39) i *plasonii* (P46) populacije. Ostale populacije iz južne Albanije i Grčke koje su

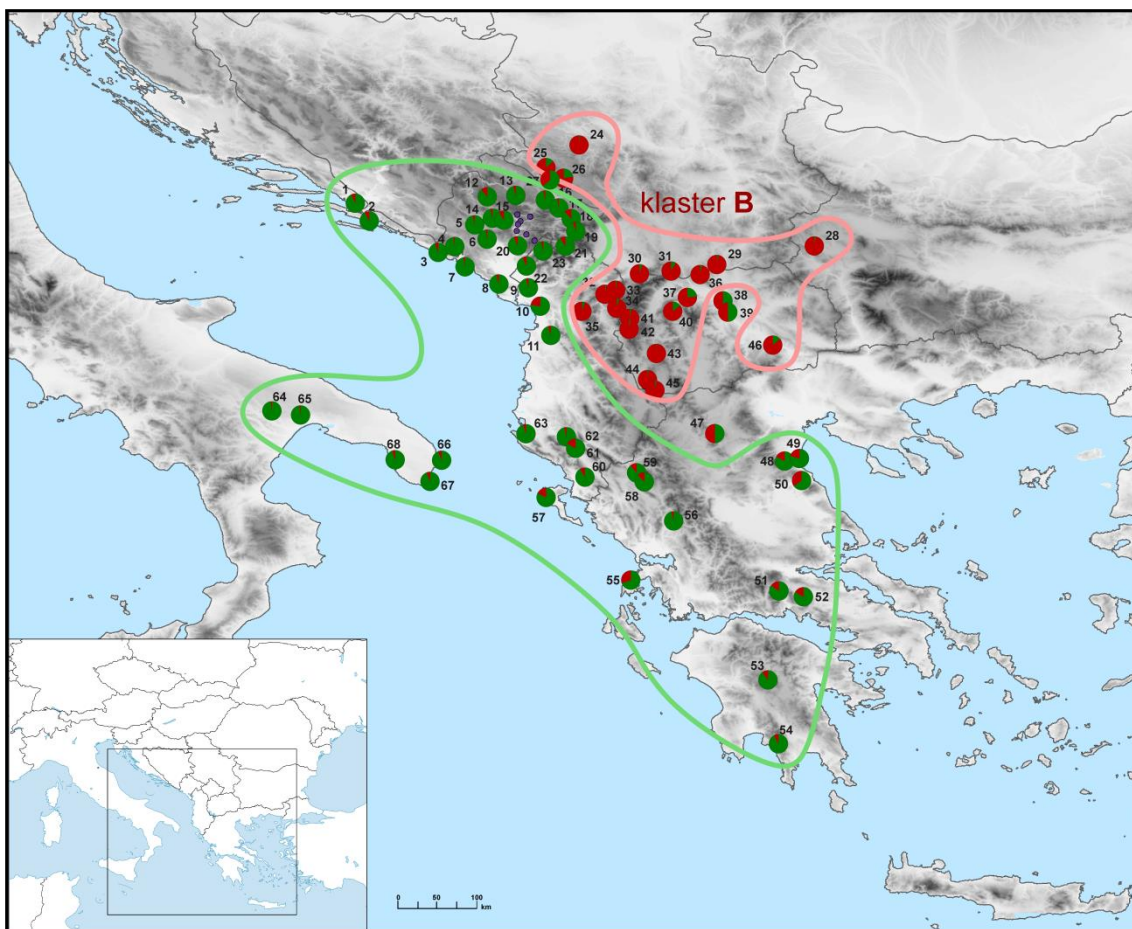
prvobitno pripadale genetičkom klasteru A su u ovom slučaju prelazne populacije između genetičkih klastera A1 i A2.

Za  $K = 4$  populacije se grupišu u četiri genetička klastera označena kao A1, A2, B1 i B2. Pri ovakvoj genetičkoj strukturi se izdvaja genetički klaster B2 kome pripadaju *secundiflora* i *limensis* populacije iz jugozapadne Srbije (P24–P27), *mrkvickana* (P28), *thessala* (P49), *versicolor 1* (P47), *plasonii* (P46) i *versicolor 2* (P50, P52 i P5). Pri ovakvoj genetičkoj strukturi postoje populacije koje su prelazne između genetičkih klastera B1 i B2 (npr. P36 o P40) ili prelaz između A1 i B1 (npr. P48 i P57).



Slika 29. – Genetička struktura populacija grupe "Versicolor" kompleksa *C. pyramidalis* za K = 2 do K = 5. Genetički klasteri su dobijeni STRUCTURE analizom baziranoj na Bajesovom testu grupisanja i povezani su sa odgovarajućim neformalnim imenima populacij





**Slika 30.** – Geografski predstavljena genetička struktura grupe "*Versicolor*" kompleksa *C. pyramidalis* za  $K = 2$ . Pomoću pita-grafikona za svaku populaciju grafički je predstavljen udeo genetičkih klastera A i B.

Za  $K = 5$  populacije se grupišu u genetičke klastere A1, A2, A3, B1 i B2 (slika 29).

Genetički klaster **A** se prema geografskom položaju u grubo deli na (slika 31):

- (a) A1 – severozapadni genetički klaster
- (b) A2 – južni genetički klaster
- (c) A3 – zapadni genetički klaster

Unutar genetičkog klastera **A1** su severozapadne populacije (P01–P23), odnosno *austro-adriatica* i *montenegrina* populacije. To su populacije iz južne Hrvatske, Crne Gore i severne i severozapadne Albanije. Genetički klaster **A2** obuhvata južne populacije pretežno iz Grčke (P51–P55, 58, 59) i dve populacije iz južne Albanije (P60 i P61) odnosno *versicolor 2* i *longipetiolata* populacije. Genetičkom klasteru **A3** pripadaju *tenorei* populacije iz jugoistočne Italije (P64–P68).

Značajan procenat genoma *montenegrina* populacija P14 (CG\_Bojovića bare) i P15 (CG\_Rovačka korita) iz genetičkog klastera A1, pripada i genetičkom klasteru A2. Prelazne populacije između genetičkih klastera A2 i A3 su *versicolor 2* populacije zapadnog dela Balkanskog poluostrva, odnosno populacije iz južne Albanije (P62 AL\_Tepelene i P63 AL\_Vlore) i SZ Grčke (P56 GR\_Tzoumerka). Značajan procenat genoma *versicolor 1* populacija P38 (MK\_Katlanovo) i P39 (MK\_Veles) iz centralne Makedonije pripada i genetičkom klasteru A3.

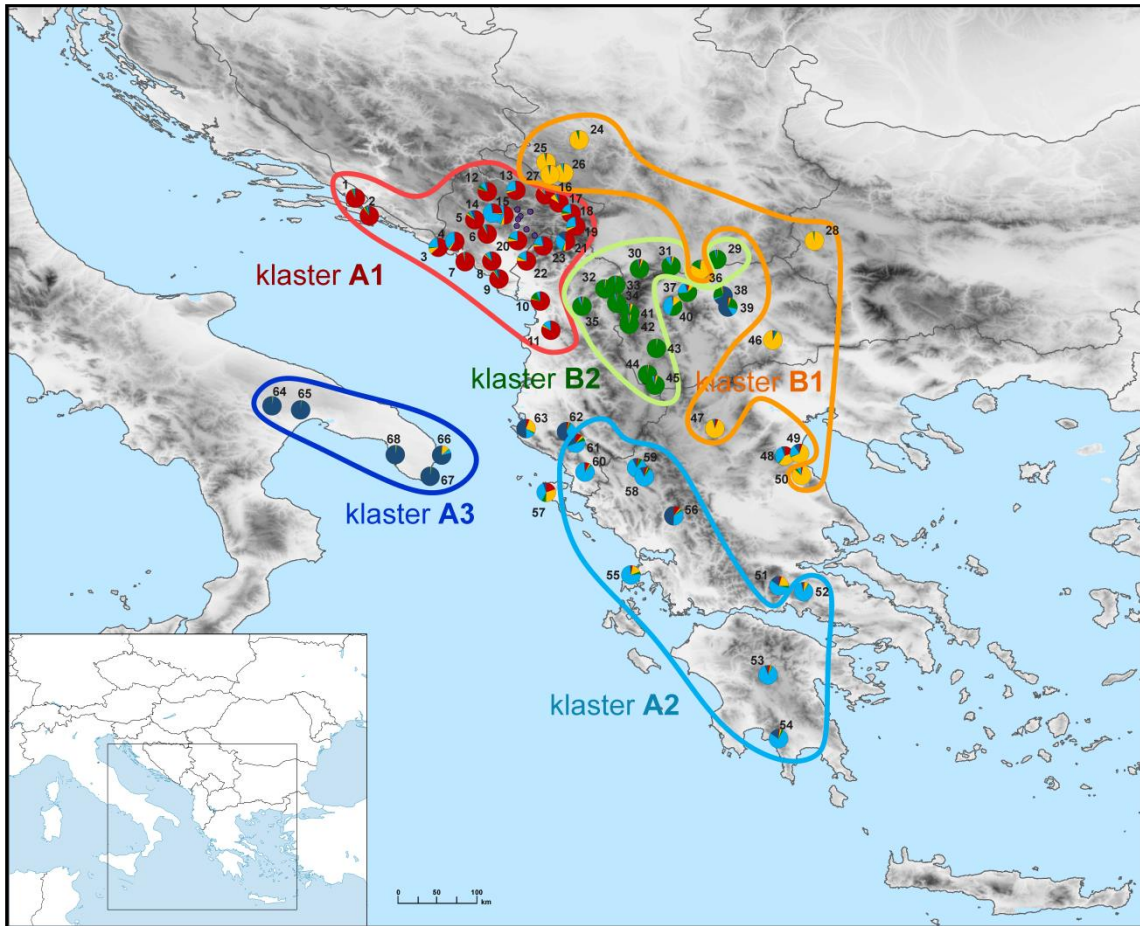
Genetički klaster **B** se prema geografskom položaju ugrubo deli na:

- (a) B1 – severoistočni genetički klaster
- (b) B2 – centralni genetički klaster.

Genetičkom klasteru **B1** pripadaju *secundiflora* (P24) i *limensis* (P25–P27) populacije kao i populacije severoistočnog dela areala *mrkvickana* (P28), *plasonii* (P46), jedna *versicolor 1* (P36) i dve *versicolor 2* populacije (P47 i P50).

Genetički klaster **B2** obuhvata populacije centralnog dela areala odnosno populacije iz južne Srbije, zapadne Makedonije i severozapadne Albanije. Ovom klasteru pripada velika većina *versicolor 1* populacija (P29–P35 i P41–P45), kao i *bicajensis* (P33) i *korabensis* (P34) populacije.

Prelazne populacije između genetičkih klastera B2 i A2 su *matkae* P37 (MK\_Matka) i *versicolor 1* P40 (MK\_Kozjak), dok su prelazne između B1 i A2 *tomentella* P48 (GR\_Olimp) i *thessla* P49 (GR\_Prionia). Populacije koje imaju značajne udele tri ili četiri genetička klastera su *versicolor 2* populacije P51 (GR\_Giona) i P57 (GR\_Krf).



**Slika 31.** – Geografski predstavljena genetička struktura grupe "*Versicolor*" kompleksa *C. pyramidalis* za  $K = 5$ . Pomoću pita-grafikona za svaku populaciju grafički je predstavljen udeo genetičkih klastera A1, A2, B1, B2 i B3.

Na Fitch-Margoliash neukorenjenom filogenetskom stablu (slika 32) se uočavaju dve glavne filogenetske grane, koje se skoro u potpunosti podudaraju sa klasterima A i B dobijeni STRUCTURE analizom za  $K = 2$ .

Unutar prve glavne filogenetske grane, koja odgovara genetičkom klasteru A, uočavaju se dve manje filogenetske grane od kojih jedna odgovara genetičkom klasteru A1 sa *austroadiatica* i *montenegrina* populacijama. Druga manja grana odgovara genetičkom klasteru A2 sa *versicolor 2* populacijama uz izdvajanje *tenorei* populacija koje pripadaju genetičkom klasteru A3. Tu su pozicionirane i prelazne *tomentella* (P48 GR\_Olimp), *thessala* (P49 GR\_Prionia) i *versicolor 2* (P57 GR\_Krf) populacije.

Unutar druge glavne grane uočava se manja grana sa *limensis* populacijama (P25–P27) iz genetičkog klastera B1 zajedno sa prelaznom *versicolor 2* populacijom P47 (GR\_Oros

Askion). Druga manja grana obuhvata *secundiflora* (P24) i *mrkvickana* (P28) populacije iz klastera B1 i *versicolor 1* (P29–P32, P36, P40–P45), *bicajensis* (P33), *korabensis* (P34), *matkae* (P37) populacije iz klastera B2.

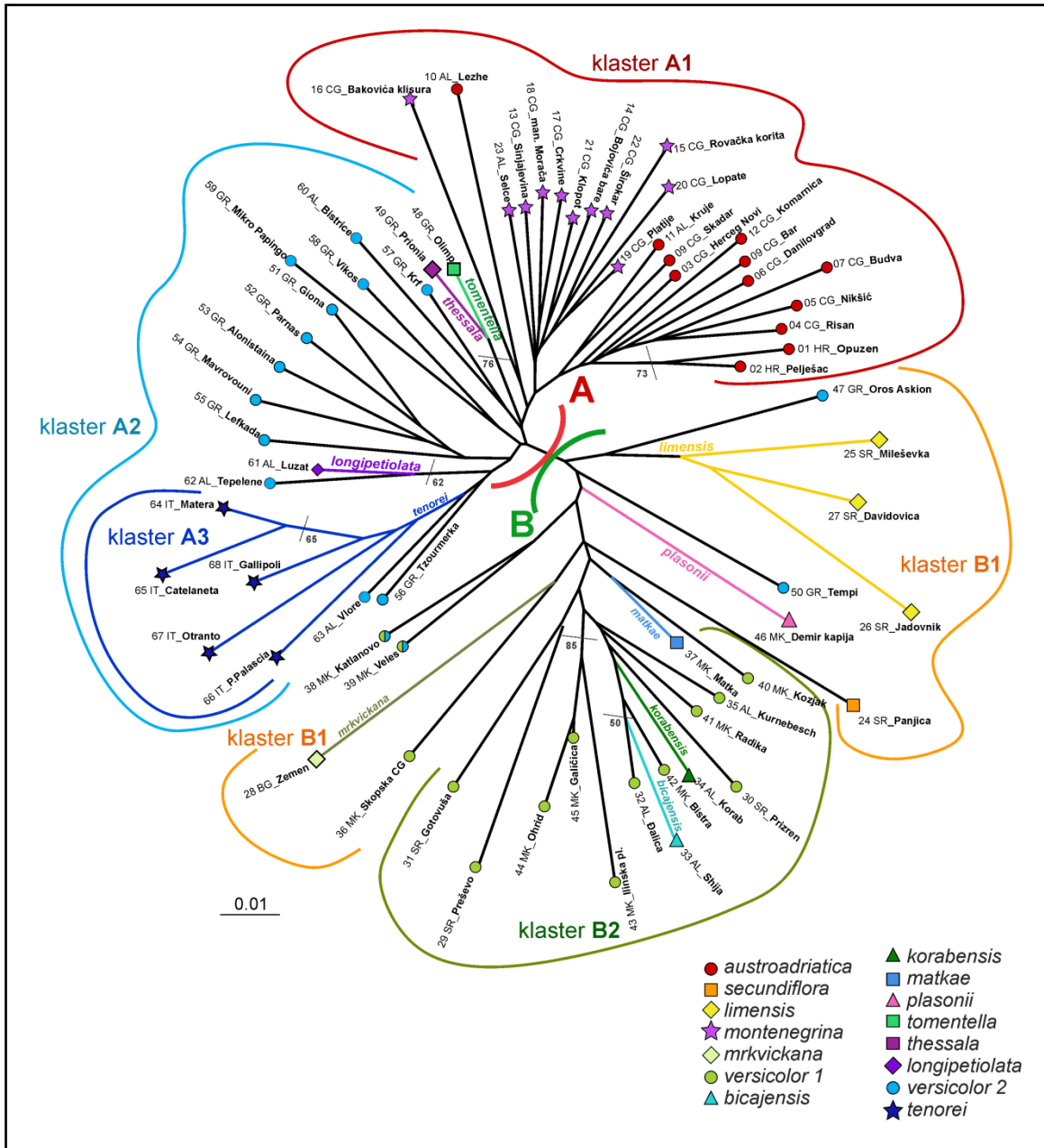
Prelazne su *versicolor 1* P38 (MK\_Katlanovo) i P39 (MK\_Veles), *plasonii* P46 (MK\_Demir kapija) i *versicolor 2* P50 (GR\_Tempi) populacije.

Analiza molekularne varijanse (AMOVA) je pokazala da je najveći deo ukupne genetičke varijanse sadržan između jedinki unutar populacija (70.41%), dok je manji deo sadržan između populacija (29.59%)(tabela 24A). S obzirom da je trećina populacija ima značajne udele genoma nekoliko genetičkih klastera dobijenih STRUCTURE analizom za  $K = 5$ , nisu mogle da se formiraju adekvatne grupe populacija koje bi se testirale AMOVA analizom. Zbog toga su testirane grupe populacija koje su formirane na osnovu rezultata odvojenih STRUCTURE analiza filogenetske podgrupe I za  $K = 3$  (klasteri A, B1, B2)(slika 9) i filogenetske podgrupe II za  $K = 2$  (klasteri C i D)(slika 19). AMOVA ukazuje da su za međupopulacionu varijansu statistički značajne razlike između klastera (9.73%) i u nešto većoj meri razlike između populacija unutar klastera (21.69%)(tabela 24B).

**Tabela 24.** – Rezultati analize molekularne varijanse (AMOVA) (A) između i unutar populacija; (B) između 5 klastera dobijenih STRUCTURE analizom filogenetske podgrupe I i II, između populacija unutar klastera i unutar populacija grupe "*Versicolor*" kompleksa C.

*pyramidalis* ( $P(\phi_{ST})$  statistička značajnosti posle 10 000 permutacija).

genetička varijansa	d.f.	komponente varijanse	ukupna varijansa (%)	indeks fiksacije $\phi_{ST}$	$P(\phi_{ST})$
<b>A</b> između populacija	67	0.796	29.59	0.296	<0.0001
unutar populacija	1992	1.894	70.41		
<b>B</b> između klastera	4	0.269	9.73	0.097	<0.0001
između populacija unutar klastera	63	0.599	21.69	0.24	<0.0001
unutar populacija	1992	1.894	68.58	0.314	<0.0001



**Slika 32.** – Neukorenjeno filogenetsko stablo konstruisano po Fitch-Margoliash metodi za populacije grupe "*Versicolor*" kompleksa *C. pyramidalis*. Pouzdanost grananja na stablu je predstavljena bootstrap vrednostima >50%. Označeni su genetički klasteri A i B dobijeni STRUCTURE analizom za K = 2, kao i genetički klasteri A1, A2, A3, B1 i B2 za K = 5. Različitim simbolima su označena neformalna imena populacija.

#### 4.4.2. Morfološka varijabilnost grupe "*Versicolor*" kompleksa *C. pyramidalis*

**Distribucija podataka.** – Provera normalnosti distribucije podataka je urađena pomoću Kolmogorov-Smirnov (K-S), Liliefors i Shapiro-Wilk W testova. Testovi su pokazali da velika većina karaktera nema normalnu distribuciju. Zbog toga su dalje analize rađene na logaritmovanim podacima.

**Koeficijent varijacije.** – Većina ispitivanih morfoloških karaktera je umereno varijabilna (CV 20–50%)(tabela 25). Generalno gledano, vegetativni karakteri su varijabilniji od reproduktivnih karaktera. Visoko varijabilni karakteri (CV>50%) su dužina cvetne drške (CaPe\_L), visina biljke (Pl\_H), dužina cvasti (Inf\_H), dužina stabljike bez cvasti (Stem\_H), dužina lisne drške (FdPe\_L, FsPe\_L, FgPe\_L) i površina (Fd\_Ar, Fs\_Ar, Fg\_Ar) donjeg, srednjeg i gornjeg lista, kao i širina baze (FdPe\_Wb) i srednjeg dela (FdPe\_W) lisne drške donjeg lista. Niskovarijabilni karakteri su širina osnove baze filameta prašnika (StB\_W), maksimalna širina baze filameta prašnika (StB\_Wm), dužina stuba tučka (PuSy\_L) i visina čašice (Ca\_H).

**Kruskal-Wallis test.** – Svi ispitivani morfološki karakteri su statistički značajno različiti između ispitivanih populacija i morfoloških grupa (tabela 25).

**Tabela 25.** – Standardni statistički parametri deskriptivne statistike i rezultati Kruskal-Wallis testa ( $p$ ) ispitivanih morfoloških karaktera grupe "*Versicolor*" kompleksa *C. pyramidalis*

(Min – najmanja izmerena vrednost; Avg. – srednja vrednost; Max – najveća izmerena vrednost; Std.Dev. – standardna devijacija; CV – koeficijent varijacije;  $p$  – statistička značajnost).

<b>karakter</b>	<b>Min</b>	<b>Avg.</b>	<b>Max</b>	<b>Std. Dev.</b>	<b>CV</b>	<b><math>p</math></b>
visina krunice (Co_H)	9.4	16.8	36.0	4.6	27.5	0.000
dužina latice (CoL_H)	5.5	11.1	26.9	3.0	27.5	0.000
širina osnove latice (CoL_W)	4.5	7.7	13.9	1.9	24.1	0.000
visina sraslog dela krunice (Co_Di)	2.6	5.7	11.9	1.9	33.3	0.000
distanca od max širine latice do baze krunice (CoL_h)	3.4	6.8	15.2	2.3	33.6	0.000
max širina latica (CoL_Wm)	4.5	8.0	16.6	2.0	24.9	0.000
obim baze krunice (Co_Per)	4.6	11.0	19.2	2.4	21.9	0.000
dubina krunice (distanca od useka do baze)(Co_De)	3.5	6.7	14.1	2.0	30.3	0.000
širina osnove čašičnog zupca (CaD_W)	1.0	1.9	3.2	0.4	21.5	0.000
dužina čašičnog zupca (CaD_L)	2.4	6.6	14.1	2.0	29.7	0.000
visina čašice (Ca_H)	1.1	2.5	4.3	0.4	17.1	0.000
dužina cvetne drške (CaPe_L)	0.2	4.2	25.3	3.6	84.6	0.000
dužina tučka (Pu_L)	8.7	16.1	25.7	3.2	20.1	0.000
dužina stuba tučka (PuSy_L)	3.6	7.4	12.5	1.5	19.9	0.000
dužina dlakavog dela tučka (PuSg_L)	4.2	8.7	15.5	2.1	23.6	0.000
visina baze filameta prašnika (StB_H)	1.7	3.2	5.5	0.7	23.3	0.000
dužina filametna prašnika (StF_L)	0.7	1.9	3.5	0.5	25.5	0.000
dužina antera prašnika (StA_L)	3.1	6.5	10.5	1.6	24.2	0.000
širina osnove baze filameta prašnika (StB_W)	1.3	2.1	3.4	0.4	18.8	0.000
max širina baze filameta prašnika (StB_Wm)	1.6	2.5	4	0.5	19.1	0.000
distanca od osnove do max širine baze filameta (StB_h)	0.4	1	2.1	0.3	29.9	0.000
površina baze filameta prašnika (StB_Ar)	2.1	6	14.7	2.5	42.1	0.000
obim baze filameta prašnika (StB_Pe)	5.7	9.3	14.5	1.9	20.9	0.000
visina biljke (Pl_H)	78.0	547.8	2540.0	300.7	54.9	0.000
dužina cvasti (Inf_H)	30	224.1	1290	155.2	69.3	0.000
dužina stabljike bez cvasti (Stem_H)	23	324	1670	210	64.8	0.000
dužina lisne ploče donjeg lista (Fd_Lm)	20.4	56.8	133.3	19.9	35.0	0.000
max širina leve strane lista (Fd_Wm1)	3.8	14.3	38.9	5.5	38.4	0.000

karakter	Min	Avg.	Max	Std. Dev.	CV	<i>p</i>
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fd_L1)	5.0	16.9	44.8	7.5	44.7	0.000
dužina lisne drške (FdPe_L)	5.6	57.1	193.3	31.4	55	0.000
širina baze lisne drške (FdPe_Wb)	0.5	3.7	73.3	3.5	93.2	0.000
širina srednjeg dela lisne drške (FdPe_W)	0.5	2.3	57	2.6	110.8	0.000
površina liske (Fd_Ar)	134.3	1233.2	6119.6	876.5	71.1	0.000
obim liske (Fd_Per)	53.7	140.3	327.1	47.3	33.7	0.000
dužina lisne ploče srednjeg lista (Fs_Lm)	13.1	44.4	113.9	14.8	33.3	0.000
max širina leve strane lista (Fs_Wm1)	2.7	11	28.3	4.4	39.7	0.000
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fs_L1)	4	15.4	48.5	6	39	0.0001
dužina lisne drške (FsPe_L)	0.8	19.5	100.6	12.9	66	0.000
širina baze lisne drške (FsPe_Wb)	0.4	3.1	19.7	1.3	43.1	0.000
širina srednjeg dela lisne drške (FsPe_W)	0.8	2.2	8.7	0.7	31	0.001
površina liske (Fs_Ar)	52.5	728.2	3213.6	513.9	70.6	0.000
obim liske (Fs_Per)	30.5	106.7	245.3	35.7	33.4	0.000
dužina lisne ploče vršnog lista (Fg_Lm)	7.7	29.5	80.6	10.7	36.2	0.000
max širina leve strane lista (Fg_Wm1)	1.5	6.4	19.1	2.8	44.6	0.000
distanca od max širine lista do baze lista - leva strana (Fg_L1)	2	11.5	36.7	4.6	40	0.000
dužina lisne drške (FgPe_L)	0.6	5.6	40	4.7	83.1	0.000
širina baze lisne drške (FgPe_Wb)	0.3	2.5	5.7	1.2	46	0.000
širina srednjeg dela lisne drške (FgPe_W)	0.9	2.1	4.6	0.9	42	0.000
površina liske (Fg_Ar)	17.4	280.7	2031	232.4	82.8	0.000
obim liske (Fg_Per)	18.4	68.2	188.9	24.6	36.1	0.000

**Analiza osnovnih komponenti (PCA)** – Na osnovu PCA analize čitavog seta podataka, odnosno podataka svih analiziranih morfoloških karaktera, dobijeno je da je na prve tri PCA ose opisano nešto više od polovine ukupne varijabilnosti, odnosno 60.25%. Najveći procenat varijabilnosti je opisan na prvoj PCA osi - 37.9%, zatim na drugoj 15.96%, i trećoj 6.38% (tabela 26A).

S obzirom da trećina populacija ima značajne udele genoma nekoliko genetičkih klastera dobijenih STRUCTURE analizom svih populacija grupe "*Versicolor*" za  $K = 5$ , nisu mogle na adekvatan način da se formiraju grupe populacija. Za PCA analizu populacije su obeležene na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima dobijenih na osnovu STRUCTURE



analiza koje su urađene posebno za filogenetsku podgrupu I za  $K = 3$  (A – *austroadratica*, B1– *montegrina*, B2 – *secundiflora*)(slika 9) i za filogenetsku podgrupu II za  $K = 2$  (C – *versicolor 1* i D – *versicolor 2*)(slika 19). Dakle, formirano je pet morfoloških grupa populacija kojima su dodeljena imena na osnovu pripadnosti populacija genetičkim klasterima:

- (1) A – *austroadratica*
- (2) B1 *montegrina*
- (3) B2 *secundiflora* sa *limensis*
- (4) C *versicolor 1* (+ *mrkvickana*, *matkea*, *korabensis*, *bicajensis*)
- (5) D *versicolor 2* (+ *plasonii*, *tomentella*, *thessala* i *tenorei*)

Jedinke ovih pet grupa populacija su u značajnoj meri preklapljene u prostoru PCA osa (slika 33).

Analiza osnovnih komponenti je pokazala da najznačajniji doprinos definisanju strukture varijabilnosti, koji se kao dominantan očitava na prvoj osi, imaju pre svega karakteri cveta, a u značajno manjoj meri karakteri listova (prilog - tabela 11). Morfološki karakteri cveta koji najviše doprinose varijabilnosti su: visina krunice (Co\_H), dužina laticе (CoL\_H), širina osnove laticе (CoL\_W), visina sraslog dela krunice (Co\_Di), maksimalna širina (CoL\_Wm) i distanca od maksimalne širine do baze krunčnog zupca (CoL\_h), dubina krunice (distanca od useka do baze)(Co\_De), dužina tučka (Pu\_L), dužina dlakavog dela tučka (PuSg\_L), visina baze filamēnta prašnika (StB\_H), dužina antera prašnika (StA\_L), širina (StB\_W), maksimalna širina (StB\_Wm), površina (StB\_Ar) i obim baze filamēnta prašnika (StB\_Pe), a što se tiče karaktera listova to su maksimalna širina leve strane (Fs\_Wm1) i površina srednjeg lista (Fs\_Ar)(prilog - tabela 11).

Kada se PCA analiza odradi na setu podataka karaktera reproduktivnih organa, dobija se da je na prve tri PCA ose opisano 78.83% varijabilnosti, i to na prvoj 64.5%, a na druge dve ose značajno manje, 8.11% na drugoj i 6.23% na trećoj (tabela 26B). Najznačajniji doprinos definisanju strukture varijabilnosti imaju skoro svi mereni karakteri. Generalno je manji doprinos karaktera čašice i cvetne drške, nego karaktera krunice, tučka i prašnika. Najmanji doprinos imaju visina čašice (Ca\_H), dužina cvetne drške (CaPe\_L) i

dužina filametna prašnika (StF\_L). Na ostalim PCA osama ne izdvajaju se statistički visoko značajni karakteri.

Na grafikonima analize osnovnih komponenti se uočava da su populacije koje su obeležene na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima na morfološkom nivou u velikom stepenu preklapljene (slika 33).

**Tabela 26.** – Vrednosti svojstvenih vektora i procenti varijabilnosti koji su opisani na prve tri ose analize osnovnih komponenti (A) svih analiziranih morfoloških karaktera i (B) karaktera reproduktivnih organa.

PCA ose	vrednosti svojstvenih vektora	% ukupne varijabilnosti	kumulativne vrednosti	kumulativni efekat (%)
<b>(A) svi karakteri</b>				
1	18.95	37.9	18.95	37.9
2	7.98	15.96	26.93	53.87
3	3.19	6.38	30.12	60.25
<b>(B) karakteri reproduktivnih organa</b>				
1	14.84	64.50	14.84	64.50
2	1.86	8.11	16.70	72.61
3	1.43	6.23	18.13	78.83

**Kanonijska diskriminantna analiza (CDA) i klasterska analiza.** – Zbog ograničenja programa Statistica u pogledu broja definisanih grupa (maksimalno 50), diskriminantna analiza nije urađena na nivou 58 populacija grupe "*Versicolor*".

Za kanonijsku diskriminantnu analizu populacije su *a priori* klasifikovane u pet grupa na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima koji su dobijeni STRUCTURE analizom filogenetske podgrupe I za  $K = 3$  (klasteri A, B1, B2)(slika 9) i filogenetske podgrupe II za  $K = 2$  (klasteri C i D)(slika 19).

Na osnovu  $p$  vrednosti (prilog - tabela 12A) se pokazalo da velika većina morfoloških karaktera ima statistički značajan doprinos diskriminaciji. Najveći doprinos imaju karakteri reproduktivnih organa – dužina cvetne drške (CaPe\_L), dužina antere prašnika (StA\_L), dužina tučka (Pu\_L) i dužinačastičnog zupca (CaD\_L), a nešto manji doprinos imaju visina čašice (Ca\_L) i maksimalna širina latica (CoL\_Wm). Od karaktera vegetativnih organa najveći doprinos imaju širina baze lisne drške donjeg i srednjeg lista

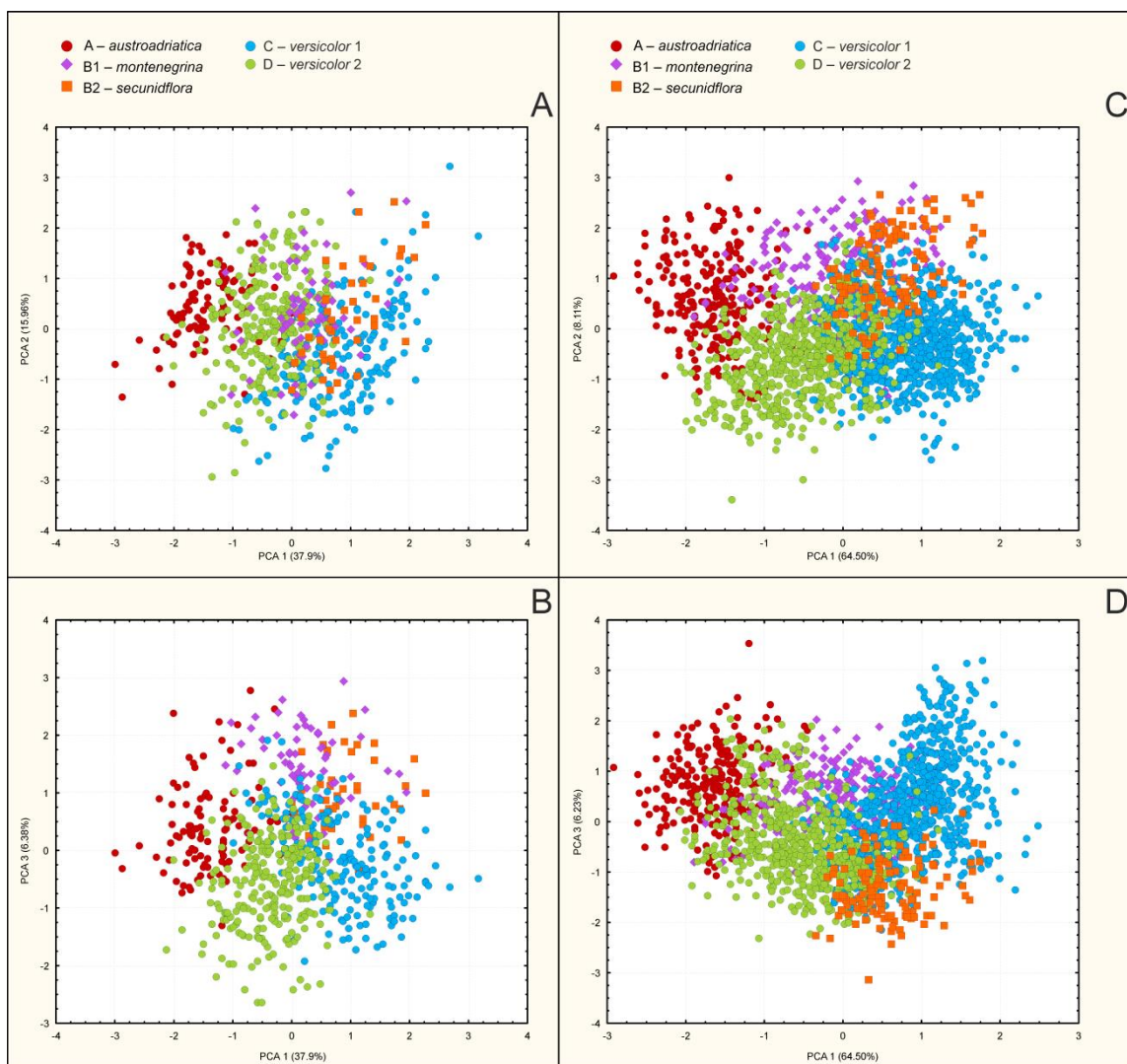
(FdPe\_Wb i FsPe\_Wb), a nešto manji doprinos dužina stabljike bez cvasti (Stem\_H) i distanca od maksimalne širine leve strane lista do baze donjeg lista (Fd\_L1).

U prostoru prve i druge diskriminantne ose se vidi da uz blaga preklapanja A – *austroadriatica*, B1 – *montenegrina*, C – *versicolor 1* i D – *versicolor 2* populacije zauzimaju zasebne delove prostora. Grupa B2 – *secundiflora* je delimično preklopljena sa C – *versicolor 1* i u nešto manjoj meri sa B1 – *montenegrina* grupom (slika 34A). Duž prve diskriminantne ose se razdvajaju A – *austroadriatica* i C – *versicolor 1*, a duž druge B1 – *montenegrina* i D – *versicolor 2* grupe (slika 34A). U prostoru prve i treće diskriminantne ose *montenegrina* i D – *versicolor 2* grupe su preklopljene (slika 34B). Klusterska analiza je dala dva klastera (slika 34C). Jedan klaster obuhvata A – *austroadriatica* i B1 – *montenegrina*, a drugi B2 – *secundiflora*, C – *versicolor 1* i D – *versicolor 2*.

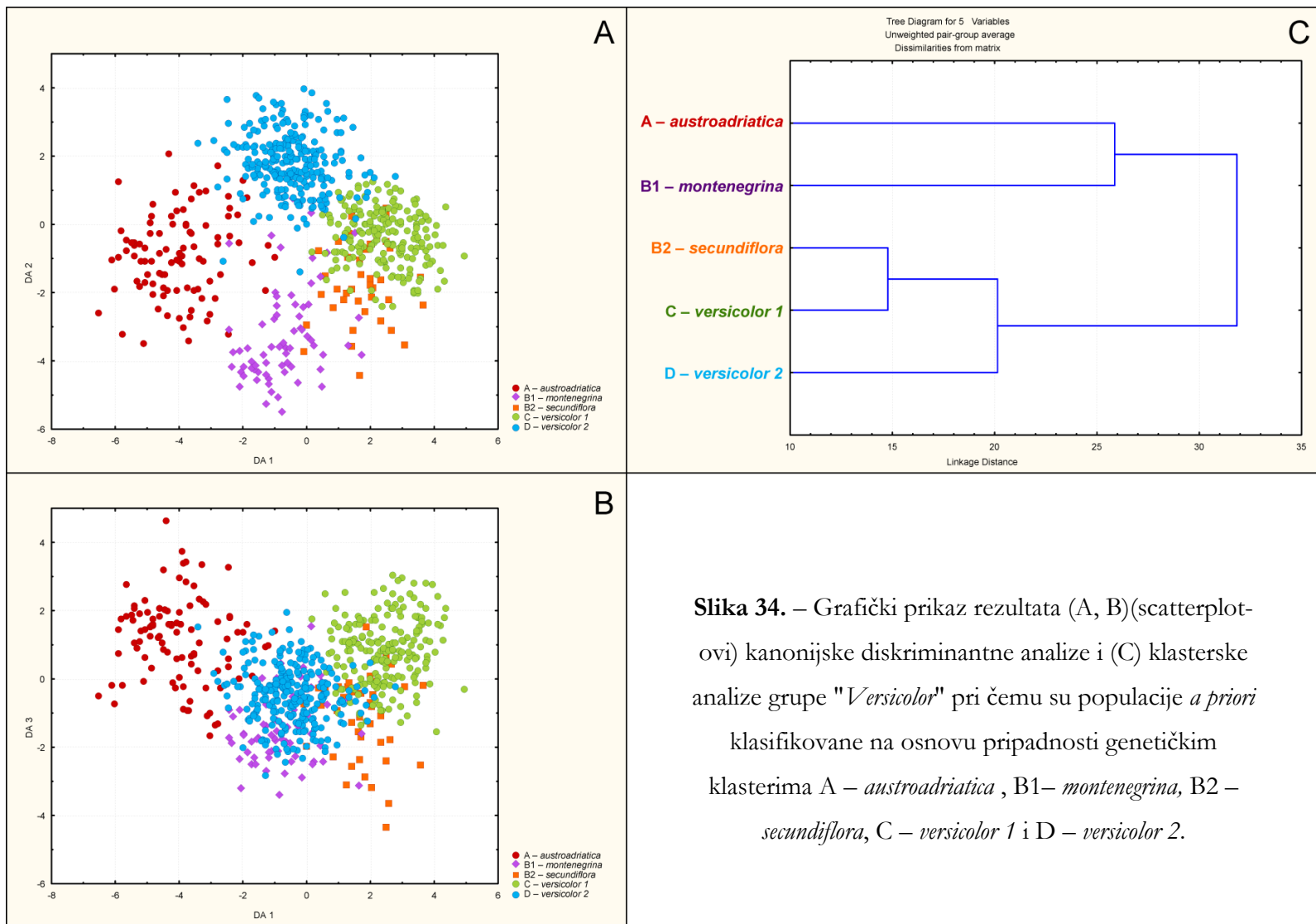
*Tenorei* populacije se i na molekularnom nivou izdvajaju u poseban genetički klaster D2 (slika 19 i 20) i izdvajaju se na vršnom delu grane Fitch-Margoliash stabla (slika 21), a izdvajaju se i na morfološkom nivou (slika 25). Zbog toga je kanonijskom i diskriminantnom analizom testirana morfološka diferencijacija *tenorei* grupa populacija u odnosu na ostale grupe populacija (slika 35).

Na osnovu *p* vrednosti (prilog - tabela 12B) se pokazalo da velika većina morfoloških karaktera ima statistički značajan doprinos diskriminaciji. Najveći doprinos imaju karakteri reproduktivnih organa – dužina cvetne drške (CaPe\_L), dužina antere prašnika (StA\_L), dužina čašičnog zupca (CaD\_L), dužina tučka (Pu\_L) i visina čašice (Ca\_H). Od karaktera vegetativnih organa najveći doprinos imaju širina baze lisne drške srednjeg lista (FsPe\_Wb) i dužina cvasti (Inf\_H).

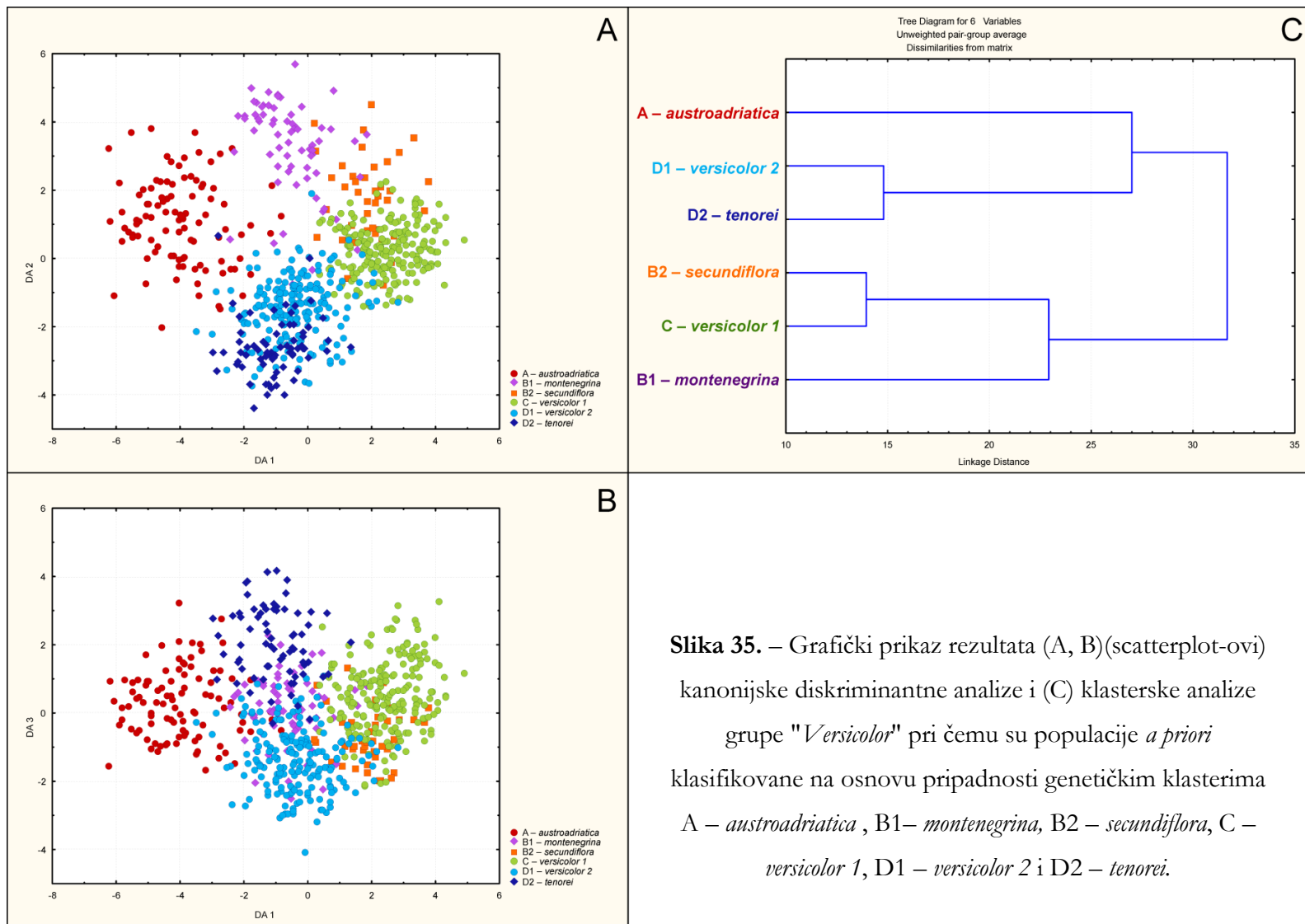
U prostoru prve i druge diskriminantne ose *tenorei* grupa je preklopljen sa *versicolor 2* grupom (slika 35A). Duž treće ose *tenorei* je skoro u potpunosti izdvojena od *versicolor 2* grupe, ali je preklopljena sa *montenegrina* grupom (slika 35B). Klusterska analiza je dala dva klastera. Jedan čine D1 – *versicolor 2* i D2 – *tenorei* uz izdvajanje A – *austroadriatica*, a drugi čine B2 – *secundiflora* i C – *versicolor 1* uz izdvajanje B1 – *montenegrina* (slika 35C).



**Slika 33.** – Grafički prikaz rezultata (scatterplot-ovi) analize osnovnih komponenti (PCA) čitavog seta podataka (A, B) i seta podataka karaktera reproduktivnih organa (C, D) populacija grupe "*Versicolor*". Položaj jedinki je predstavljen u prostoru prve i druge (A, C) kao i prve i treće ose (B, D). Populacije su obeležene na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima: A – *austroadriatica*, B1– *montenegrina* i B2 – *secundiflora*, C – *versicolor 1* i D – *versicolor 2*.



**Slika 34.** – Grafički prikaz rezultata (A, B)(scatterplot-ovi) kanonijske diskriminantne analize i (C) klasterne analize grupe "*Versicolor*" pri čemu su populacije *a priori* klasifikovane na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima A – *austroadriatica* , B1– *montenegrina*, B2 – *secundiflora*, C – *versicolor 1* i D – *versicolor 2*.



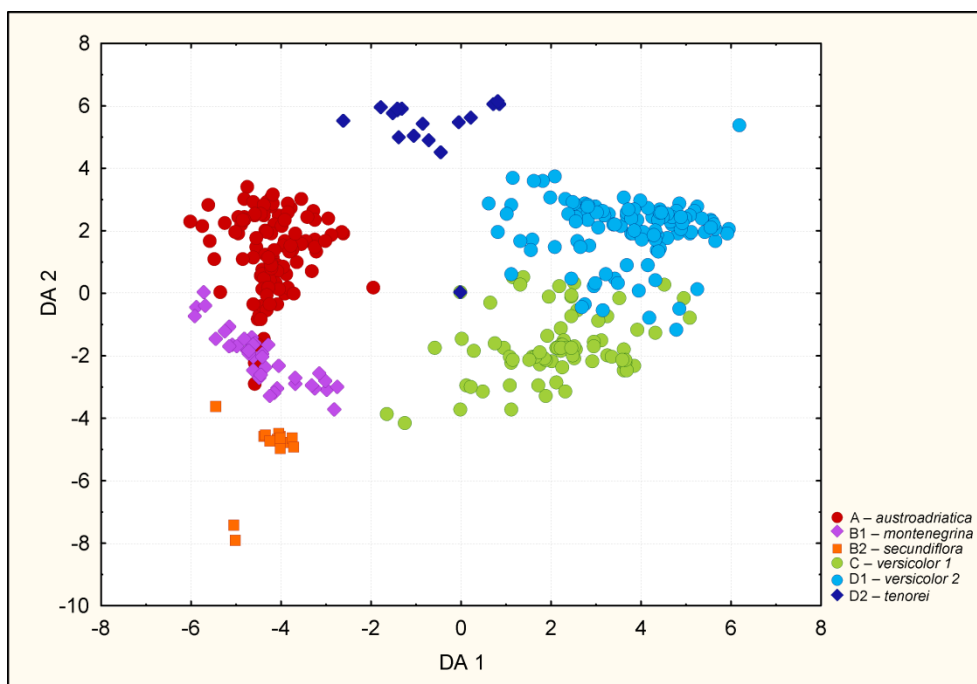
**Slika 35.** – Grafički prikaz rezultata (A, B)(scatterplot-ovi) kanonijske diskriminantne analize i (C) klsterske analize grupe "*Versicolor*" pri čemu su populacije *a priori* klasifikovane na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima A – *austroadriatica* , B1– *montenegrina*, B2 – *secundiflora*, C – *versicolor 1*, D1 – *versicolor 2* i D2 – *tenorei*.

#### 4.4.3. Bioklimatski parametri staništa populacija areala grupe „*Versicolor*“

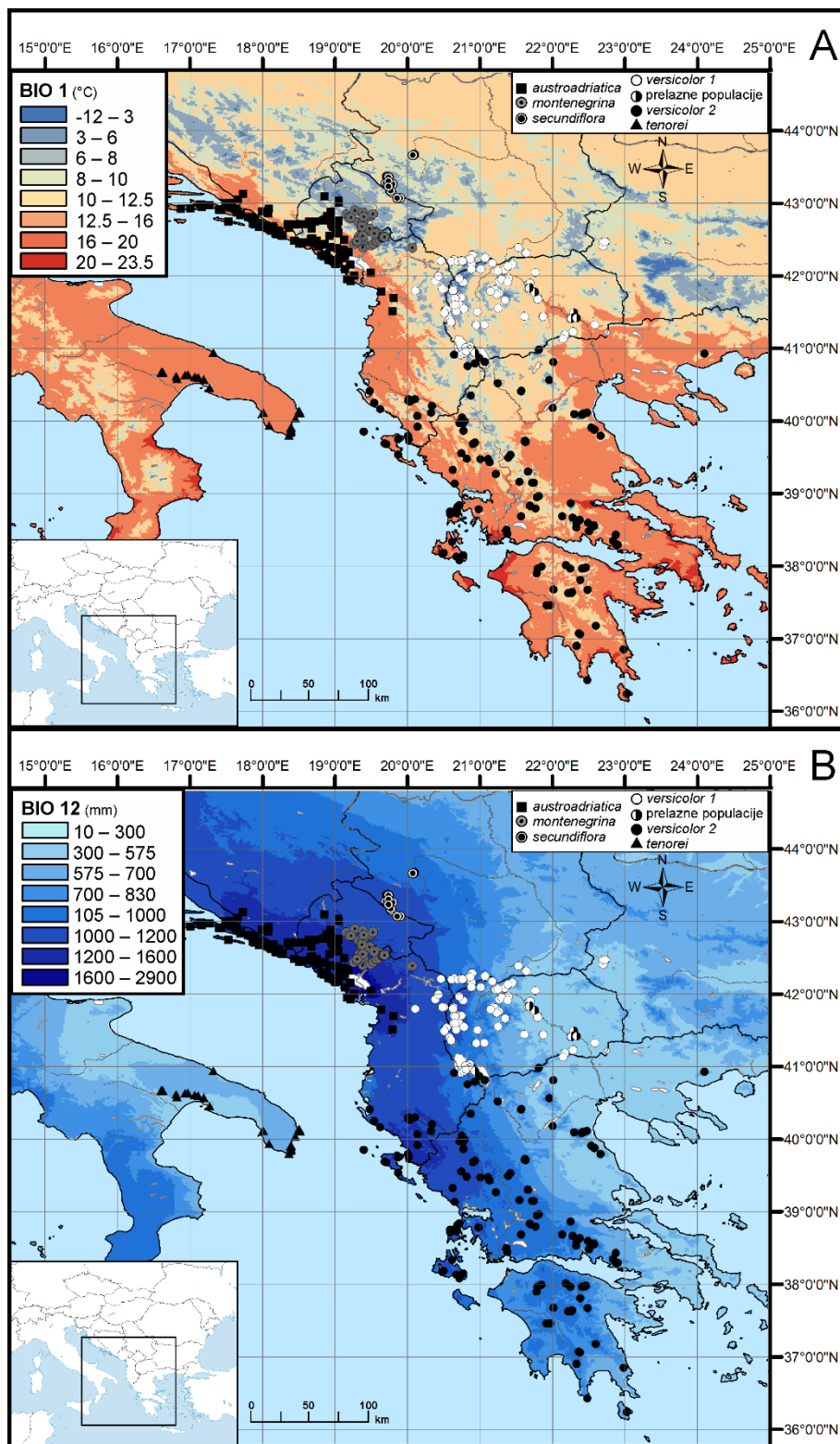
Urađena je diskriminantna analiza bioklimatskih parametara staništa populacija koje su *a priori* klasifikovane u pet grupa na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima ustanovljenim na osnovu STRUCTURE analiza koje su urađene posebno za filogenetsku podgrupu I za  $K = 3$  (A – *austroadriatica*, B1– *montenegrina*, B2 – *secundiflora*)(slika 9) i za filogenetsku podgrupu II za  $K = 2$  (C – *versicolor 1* i D – *versicolor 2*)(slika 19). Rezultati su pokazali da su areali analiziranih populacija bioklimatski jasno izdiferencirani (slika 36).

Na osnovu rezultata diskriminantne analize (prilog–tabela 13) se uočava da najveći doprinos u difrencijaciji bioklime areala analiziranih populacija grupe „*Versicolor*“ imaju padavine najvlažnijeg meseca (BIO 13), godišnja količina padavina (BIO 12), srednja godišnja temperature (BIO 1) i minimalna temperatura najhladnijeg meseca (BIO 6).

Na kartama srednje godišnje temperature (BIO 1) i godišnja količina padavina (BIO 12)(slika 37) se uočava da postoje značajne razlike između bioklimatskih parametara areala analiziranih populacija.



**Slika 36.** – Grafički prikaz rezultata diskriminantne analize bioklimatskih parametara staništa populacija grupe "*Versicolor*".



**Slika 37.** – (A) Karta srednje godišnje temperature (BIO 1) i (B) karta količine padavina (BIO 12) areala grupe “*Versicolor*”. Vrednosti u legendi za BIO 1 su izražene u stepenima Celzijusove skale (°C), dok su za BIO 12 izražene u milimetrima vodenog taloga (mm).



#### 4.5. Preliminarni taksonomski koncept kompleksa *C. pyramidalis*

Sumirajući sve prethodno izložene rezultate koji se odnose na genetičke, morfološke i bioklimatske razlike predložen je novi preliminarni taksonomski koncept prema kome grupu "*Versicolor*" kompleksa *C. pyramidalis* čine četiri taksona u rangu vrste i tri taksona u rangu podvrste:

(1) *C. austroadriatica* (incl. *C. pyramidalis* pro parte)

(2) *C. montenegrina* (incl. *C. secundiflora* subsp. *montenegrina*)

(3) *C. secundiflora* (incl. *C. secundiflora* subsp. *limensis*)

(4) *C. versicolor* (incl. *C. planiflora*, *C. willdenowiana*)

(4a) *C. versicolor* subsp. *versicolor* (incl. *C. longipetiolata*, *C. versicolor* var. *thessala*, *C. versicolor* var. *tomentella*, *C. versicolor* var. *thessala* f. *tomentella*)

(4b) *C. versicolor* subsp. *plasonii* comb. et stat. nov. prov. (incl. *C. plasonii*, *C. versicolor* subsp. *thessala* subvar. *lancifolia*, *C. mrkevickana*, *C. versicolor* f. *mrkevickana*, *C. korabensis* subsp. *korabensis*, *C. korabensis* subsp. *bicajensis*)

(4c) *C. versicolor* subsp. *tenorei* comb. et stat. nov. prov. (incl. *C. corymbosa*, *C. tenorei*, *C. rosanoi*, *C. versicolor* var. *rosanii*, *C. thomasi*)

Za svaki takson grupe "*Versicolor*" su date taksonomske i nomenklaturne napomene, opis i fotografije, kao i podaci o distribuciji i staništima. Pregled literature korišćene za horološka istraživanja je dat u prilogu u tabeli 14, dok su akronimi herbarijumskih zbirki prema Index Herbariorum (Thiers 2017). Horološki podaci su prikupljeni i na osnovu ličnih terenskih zapažanja (pers. obs.), a preuzeti su i iz baze Flora Croatica Database (FCDB; Nikolić 2011).

U opisima opsezi dimenzija predstavljaju srednju vrednost  $\pm$  standardna devijacija, a minimalne i maksimalne vrednosti su date u zagradama.

#### 5.4.1. Ključ za identifikaciju taksona kompleksa *Campanula pyramidalis*

**1a** Dvogodišnje biljke sa snažnim, vertikalnim, poludrvenastim rizomom; čašični zupci kratki, trouglasti, uglavnom povijeni unazad, jednaki ili kraći od plodnika; severna i centralno-istočna obala Jadranskog mora (severna Italija i Hrvatska) do delte i doline Neretve (Hrvatska) ..... grupa "*Pyramidalis*" ***C. pyramidalis***

**1b** Višegodišnje biljke sa robustnim, krtim, drvenastim ili poludrvenastim krtolastim rizomom; čašični zupci linearni do trouglasti ili šilasti, uspravni do povijeni, 1.5–3 puta duži od plodnika ..... grupa "*Versicolor*" **2.**

**2a** Stabljike robusne, uspravne do ustajuće, (30–) 55–130 (–250) cm visoke; gornji listovi na kratkim drškama; cvast metličasta, 30–100(–120) cm dugačka; čašica plitko konusna i izbrazdana; krunica zvonasta; latice izduženo trouglaste 10–19(–27) × 9–13(–16) mm; južna obala Jadranskog mora od delte i doline Neretve (Hrvatska, Bosna i Hercegovina) do Kruja u severozapadnoj Albaniji ..... **(1) *C. austroadriatica***

**2b** Stabljike tanke ili izrazito debele celom dužinom i sa skraćenim internodusima, uspravne, lučno savijene ustajuće ili viseće, 10–120 cm dugačke; gornji listovi sedeći ili sa suženom osnovom koja se spušta niz lisnu dršku; cvast metličasta, (3–)7–30(–75) cm dugačka; čašica konusna ili zdelasta sa tri jasno izražene brazde; krunica široko zvonasta, konusna ili koturasta; latice trouglaste do trouglasto deltoidne (5.5–) 8–12.3 (–18) × (4.5–) 6–9 (–12.5) mm ..... **3.**

**3a** Čašica zdelasta sa tri jasne brazde; krunica bez tamno-ljubičastog prstena, široko zvonasta do zvonasto-koturasta, (13–) 14.5–20 (–24.5) mm dugačka; latice trouglasto deltoidne 8.0–12.0(–15.5) × 6.0–9.0(–12.5) mm; listovi donjeg dela stabljike široko srcasti do jajasto-lancetasti; centralni i istočni deo kontinentalnog regiona Crne Gore i severna Albanija ..... **(2) *C. montenegrina***

**3b** čašica zdelasta sa tri jasno izražene brazde i krunica sa tamno-ljubičastim prstenom ili čašica konusna i krunica bez tamno-ljubičastog prstena ..... **4.**

**4a** Stabljike viseće ili uspravne; cvast racemozna sa dugim klasterima cvetova; cvetne drške dužine (1.5–) 4–9.5 (–14) mm i ponekad sa braktejama; latice usko-trouglaste (8.0–) 9–11 (–11.5) × (4.8–) 6–7.5 (–8.5) mm; krunica je koturasta, raširena, blago zvonasta, uglavnom sa tamno-ljubičastim prstenom, do 1/3 srasla; listovi donjeg dela

stabljike srcasto-lancetasti do jajasto-lancetasti širine (1–) 1.5–2.5 (–3) cm; jugozapadna Srbija i severoistočna Crna Gora ..... (3) *C. secundiflora*

**4b** Stabljike ustajuće do uspravne; cvast racemozna ili skraćena racemozna koja podseća na glavičastu; cvetne drške dužine (0.2–) 1.5–4.5 (–10), retko sa braktejama; latice deltoidne ili trouglaste (5.5–) 8–12 (–18) × (4.5–) 6–8 (–11) mm; krunica je srasla do 1/2, 1/3 ili 1/4 ..... (4) *C. versicolor*

(1) *Campanula austroadriatica* D.Lakušić & Kovačić, *Taxon* 62(3): 519 (2013)

**Holotip** (Lakušić i Bogdanović u Lakušić i sar. 2013: 519):—MONTENEGRO. Boka Kotorska, Risan, Sopot, rock crevices (*Asplenietea rupestris*), limestone, 42°30.832 N, 18°40.928 E, 30 m, 26.09.2010, D. Lakušić, G. Tomović, S. Vukojičić & N. Kuzmanović (BEOU 31510; izotip: ZA)(slika 38).

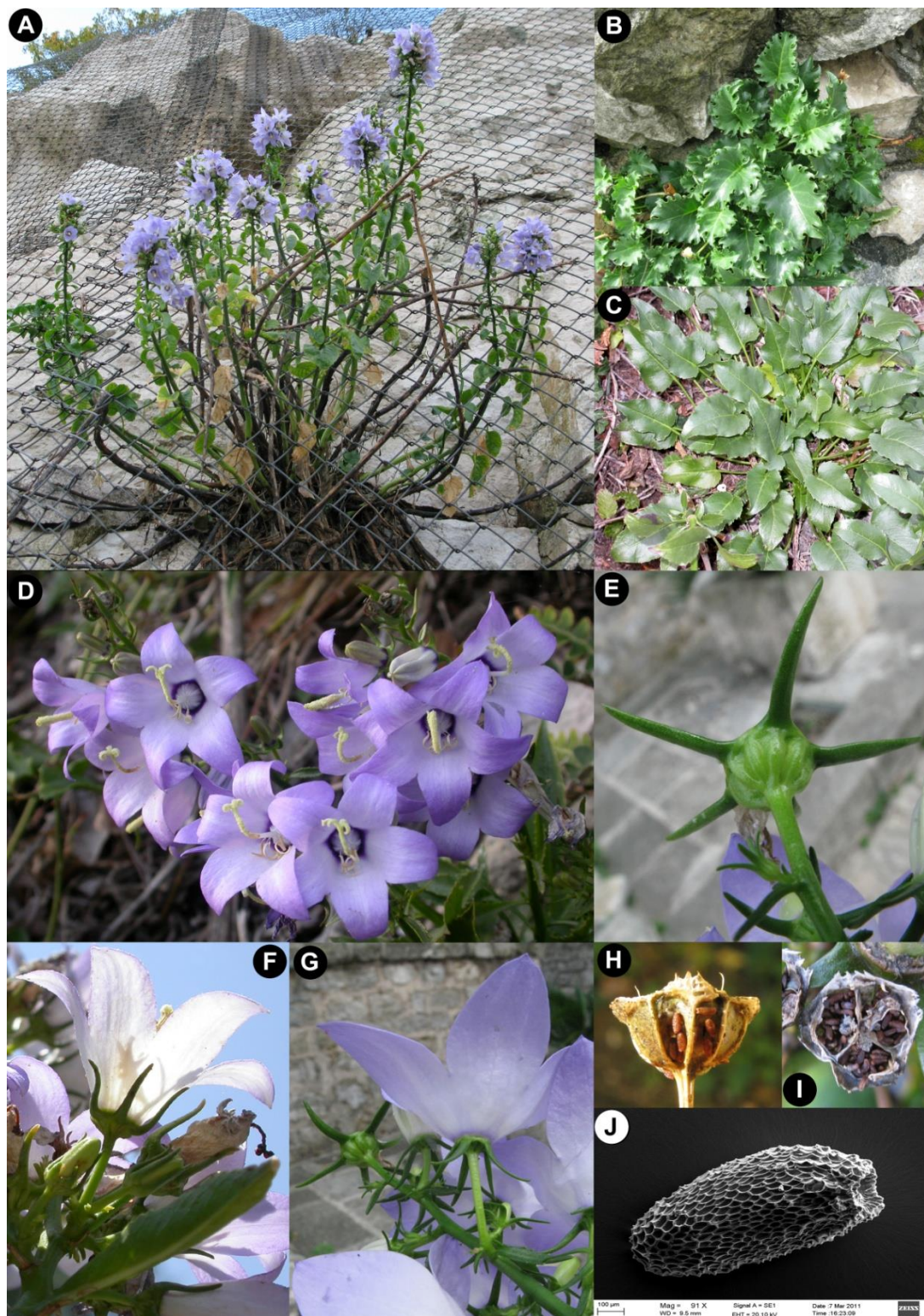
**Opis**:— Busenasta višegodišnja biljka sa robustnim, krtime odrvenjenim rizomom sa kog kreću brojne gole robustne stabljike. **Stabljike** jednostavne (30–) 55–130 (–250) cm visoke, uspravne do ustajuće, sa listovima, ponekad sa kratkim granama. **Listovi** veoma varijabilni, široko jajasto–srčasti do jajasto–lancetasti, nareckani do duboko nazubljeni sa žlezdama na vrhovima zubaca, donekle mesnati; listovi donjeg dela stabljike su sa dugim drškama: liska (3–) 5–8 (–12) × 2.5–5 (–8) cm; gornji listovi lancetasti, sa kratkim drškama. **Cvast** uska izdužena racemozna (7–) 17–60 (–120) cm dugačka, sa klasterima sa (1–) 5–10 (–15) cvetova. Cvetne drške (0.5–) 4.5–15 (–25) mm dugačke. **Čašica** trilokularna, plitko konusna, gola, sjajna, zelena, čašični zupci (4–) 6–9.5 (–14) mm dugački, usko trouglasti do šilasti, uspravni do povijeni, 2–3 puta duži od plodnika; baza čašičnih zubaca (1.5–) 2–3 mm. **Krunica** zvonasta, ljubičasta do svetlo plavičasto–ljubičasta uglavnom sa tamno–ljubičastim prstenom u centru, (17–) 22–28 (–36) mm dugačka, srasla do 1/3 ili 1/2; latice (11–) 14–19 (–27) × (8–) 9–12 (–14) mm. Tučak (16–) 18–22 (–26) mm dugačak, uglavnom savijen na gore. **Prašnika** ima pet, antere (7–) 7.5–9.5 (–10.5) mm dugačke; filament (1.5–) 2–3 (–3) mm dugački, u donjem delu jasno prošireni u deltoidnu bazu 2–5 mm dugačku. **Čaura** svetlo braon, široko objajasta, plitko izbrazdana sa šest izraženih rebra, otvara se bazalnim porama ili nepravilnim pukotinama sa bočne i vršne strane, (3.5–) 4–5.5 (–7) × (4.5–) 5–6.5 (–8) mm. **Semena** su brojna, sa mrežastom semenjačom, eliptično–jajasta, svetlo braon 0.9–1 × 0.4–0.5 mm (slike 39 i 40).



Slika 38. – Holotip *Campanula austrodrriatica* S.Kovačić & D.Lakušić (BEOU 31510).



Slika 39. – Crtež vrste *C. austroadiatica* (Lakušić i sar. 2013: figura 6) (A – habitus; B – deo cvasti; C, D – čašica; E – antere prašnika pre otvaranja cveta; F – antere prašnika posle otvaranja cveta; G – čaura; H – seme; J – žlezdasti zupci ivice donjeg lista).



**Slika 40.** – *Campanula austroadriatica* (A – habitus; B,C – različit oblik listova rozete; D – cvast; E – čašica; E, F – cvetovi sa različitom orijentacijom čašičnih zubaca; H, I – čaura sa bočnim porama i vršnim nepravilnim pukotinama; J – seme sa mrežastom semenjačom; fotografije D. Lakušić)(Lakušić i sar. 2013: dodatna figura 3).

**Distribucija i ekologija:**—Delta i dolina reke Neretve predstavljaju diskretnu geografsku granicu između areala vrste *C. pyramidalis* i vrste *C. austroadriatica*. U Crnoj Gori granica između areala vrsta *C. austroadriatica* i *C. montenegrina* se pruža duž linije Plužine–Šavnik–Nikšić–Podgorica–Ulcinj (Lakušić i sar. 2013). U kanjonu Morače u području kod Podgorice je kontaktna zona između areala ove dve vrste gde se mogu naći jedinke koje su morfološki intermedijernih karakteristika (slika 41).

Areal *C. austroadriatica* se pruža južnije od Crne Gore, u severozapadnoj Albaniji duž linije Skadar–Lëzhe–Krujë (Janković, Lakušić i Barina 2017). Molekularnim analizama je potvrđeno da populacije iz ovog dela Albanije, odnosno iz Skadra, Kruja i Lëzha, zaista i jesu vrsta *C. austroadriatica*, ali da je to ujedno i kontaktna zona između areala vrsta *C. austroadriatica* i *C. montenegrina*. Zbog toga ove populacije imaju i značajan udeo genetičkog klastera kome pripadaju populacije vrste *C. montenegrina*. Međutim, po morfološkim karakteristikama ove populacije nedvosmisleno pripadaju vrsti *C. austroadriatica*.

Populacije *C. austroadriatica* se mogu naći u okviru vegetacije pukotina stena (*Asplenietea rupestris*), a ređe i u okviru vegetacije sipara (*Drypetea spinose*), na krečnjaku, na nadmorskim visinama od 0 do 1000 m. U urbanim staništima se mogu naći na starim zidinama i tvrđavama (Lakušić i sar. 2013).

Vrsta je registrovana na sledećim lokalitetima:

**ALBANIJA:** **Dibër** — Shkopet, kod tunela (BEOU\_46664); **Durrës** — Krujë, tvrđava (BEOU\_32466); Krujë (BEOU\_40067, SOM\_72823); **Lezhë** — Lezhë (BEOU\_40068); **Shkodër** — Skadar, Rozafa tvrđava (BEOU\_46508).

**BOSNA I HERCEGOVINA:** **Hercegovina** — Klobuk, granični prelaz (pers. obs., Lakušić, D. 2017); Ljubinje, na putu za Trebinje (pers. obs., Lakušić, D. 2017); Neretva, Počitelj (U\_1181189); Neum, granica (pers. obs., Lakušić, D. 2012); Neum (pers. obs., Lakušić, D. 2012); Trebinje, između Donjeg Čičeva i Kraja (pers. obs., Lakušić, D. 2017); Trebinje, Popovo polje, Dračevo (BEOU\_42972); Trebinje, Popovo polje, Strujići (pers. obs., Lakušić, D. 2015); Trebinje, Stari grad (pers. obs., Lakušić, D. 2017); Trebinje, Trebinjsko jezero (pers. obs., Lakušić, D. 2017); Trebinje (VandC909: 380).

**CRNA GORA:** **Centralna** — Nikšić, Laz (BEOU\_35171); **Meditranska** — Bar, Kosa (Rohlj942: 349); Bar, Stari Bar (BEO s.n., BEOU\_30287, BEOU\_31/94, BEOU\_40088, BEOU\_430/95); Bar (Rohlj942: 349, BM001191850, C s.n.); Boka

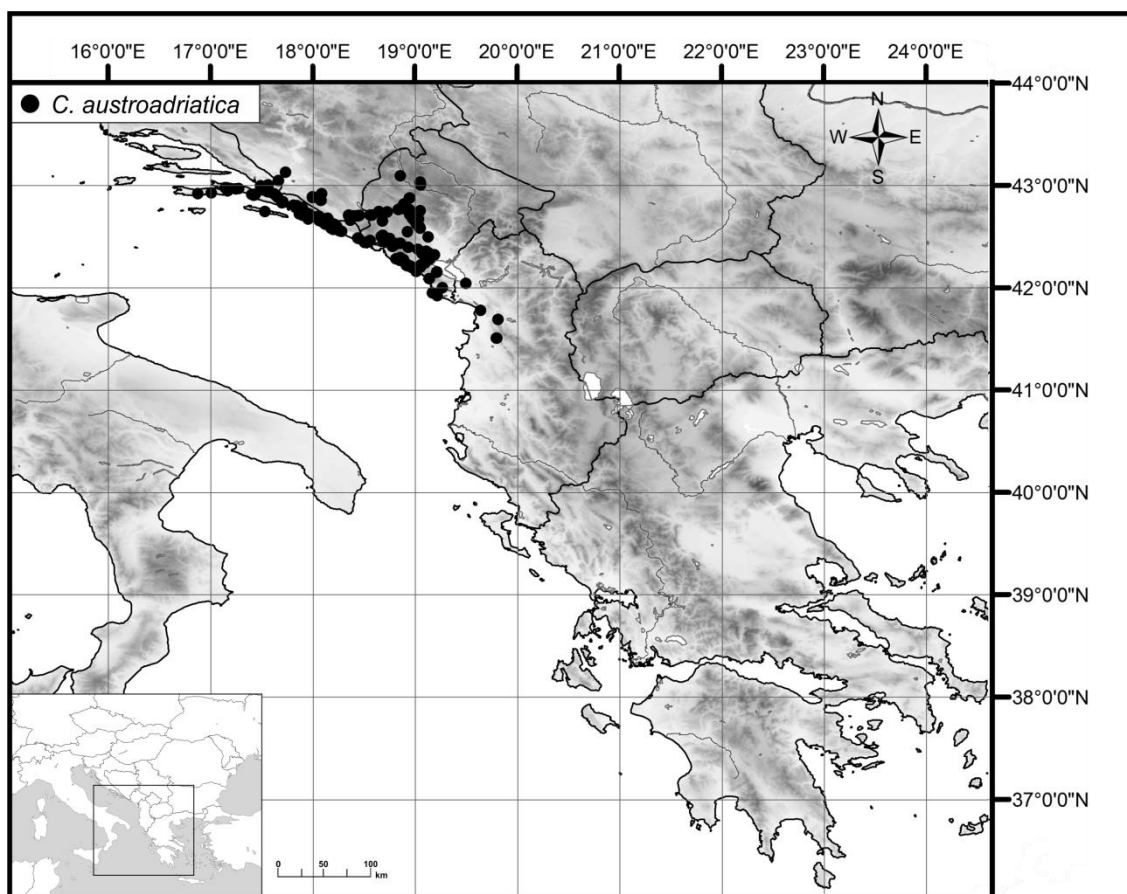


Kotorska, Donja Kostajnica (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Boka Kotorska, Donji Orahovac (BEOU\_30289); Herceg Novi (BEO\_23912, BEOU\_144/94, BEOU\_37627, BEOU\_40085, BEOU\_601/95, C *s.n.*, COI\_00054743); Igalo (BEOU\_37633); Kotor, Dobrota kod Instituta (BEOU\_34914); Kotor, put za Njeguše (pers. obs., *Lakušić, D. 2014*); Kotor (VandC909: 380); Kotor (BEOU\_2331/90, BEOU\_959/93, PI *s.n.*); Perast (BEOU\_30290, BEOU\_34916, BEOU\_37625); Risan, Sopot (BEOU\_2101/96, BEOU\_27195, BEOU\_30291, BEOU\_31510, BEOU\_34915, BEOU\_35842, BEOU\_40086); Strp (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Budva, Jaz (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Budva, Markovići (BEOU\_37632); Budva, Stari Grad (BEOU\_2339/90, BEOU\_30288, BEOU\_31506, BEOU\_40087); Budva, Sv. Nikola (BP\_163696); Buljarica (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Buljarice, manastir Gradište (pers. obs., *Bogosavljević, J. 2017*); Čanj (BEOU\_34917); Petrovac, Blizikuće (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Petrovac, Reževići (BEOU\_37631); Petrovac, Rijeka Reževići, Drobnići (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Petrovac, Rijeka Reževići, Rijeka (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Petrovac (BEOU\_37626); Rafailovići, Rt Đevištenje (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Tivat, blizu Kamenara (BEOU\_34919); Ulcinj, Gornja Klezna (pers. obs., *Lakušić, D. et al. 2017*); Ulcinj (BEOU\_37629); Valdanos (BEOU\_27176). **Severna** — Durmitor, Komarnica – kanjon (BEOU\_27227, BEOU\_39004); Piva – kanjon, Seljani (BEO *s.n.*); **Submediteranska** — Bogetići (RohlJ942: 349); Ceklin, Bobiija, Dodoši (PuleV005: 122); Ceklin (ČernP949: 78); Cetinje, Bukovica (RohlJ942: 349); Cetinje, Jankovići (BEOU\_37630); Cetinje, Njeguši (MNHNP00177993); Cetinje (RohlJ942: 349, BEO *s.n.*, BEOU\_9505); Čevo (RohlJ942: 349); Danilovgrad, Zagarač (BEOU\_22900); Danilovgrad, Žuta greda (BEOU\_33932); Danilovgrad (BEOU\_40090); Gluhi Do, Donja Seoca (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Gluhi Do (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Lovćen (RohlJ942: 349); Lovćen (BEOU\_39001); Nikšić, Cerovo (pers. obs., *Lakušić, D. et al. 2012*); Nikšić, Obodske grede (pers. obs., *Lakušić, D. et al. 2012*); Nikšić, Ostrog (RohlJ942: 349, BEO *s.n.*); Nikšić, Pleš (pers. obs., *Lakušić, D. et al. 2012*); Njeguši, Krstac (BM\_001191854); Njeguši (RohlJ942: 349, GE *s.n.*); Skadarsko jezero, Debeli Rt (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Skadarsko jezero, Karuč (BEOU\_24995); Skadarsko jezero, Malo Blato, Lijepa Ploča (BEO\_23913); Skadarsko jezero, Murići (BEOU\_37628); Skadarsko jezero, Virpazar (BEOU\_34918, BEOU\_35899, BEOU\_25002, BEOU\_25003, BEOU\_30286, BEOU\_31511, BEOU\_40089); Skadarsko jezero, Vranjina (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Virpazar, Donji Crpići selo (BEOU\_889/90); **Zapadna** — Nikšić, Glavice (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Nikšić,

Gradina (BEOU\_33916); Nikšić, Grahovo (RohlJ942: 349); Nikšić, Krupac (BEOU\_29286); Nikšić, Mocici (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Nikšić, Rudine, Brankov do (BEOU\_33669); Nikšić, Šipačno (BEOU\_33935); Nikšić, Slansko jezero, Kuside (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Nikšić, Straševina (pers. obs., *Lakušić, D. et al. 2012*); Nikšić, Studenačke glavice (BEOU\_35170, Nikšić (pers. obs., *Lakušić, D. et al. 2012*); Vilusi, granični prelaz (pers. obs., *Lakušić, D. 2017*).

**HRVATSKA: Dubrovnik–Neretva** — Badija (FCDB-2011\_02\_07: 55358); Cavtat, ostrvo Bobara (FCDB-2011\_02\_07: 13085, 54654, 162511, 144735); Cavtat, Čilipi (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Cavtat, hotel Croatia (FCDB-2011\_02\_07: 188983); Cavtat, Mrkan – ostrvo (FCDB-2011\_02\_07: 13080, 162510); Cavtat (BEOU\_29690, BEOU\_31481); Daksa (FCDB-2011\_02\_07: 52448); Dubrovnik, Banići (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Dubrovnik, Blace (BEOU\_37645); Dubrovnik, Brsečine (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Dubrovnik, Čilipi (LibeZ2011: 104); Dubrovnik, Dubac (BEOU\_40084); Dubrovnik, Duboka ljuta (BEOU\_37643, LibeZ2011: 38); Dubrovnik, Gornji Kono (BEOU\_37644, Dubrovnik, Hotel Villa Dubrovnik (FCDB-2011\_02\_07: 165906); Dubrovnik, Lapad (C *s.n.*); Dubrovnik, Lapad, hotel Argosy (L\_2983792); Dubrovnik, Ploče (FCDB-2011\_02\_07: 166059, 192257, 192290); Dubrovnik, Slano (LibeZ2011: 109); Dubrovnik, Srđ (BEOU\_22899, FCDB-2011\_02\_07: 237751); Dubrovnik, Sveti Jakov (FCDB-2011\_02\_07: 165977); Dubrovnik, Tršteno (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Dubrovnik, Zaton (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Dubrovnik, Zlatni potok (BEOU\_37642, LibeZ2011: 36); Dubrovnik (FCDB-2011\_02\_07: 187739, 187761, LibeZ2011: 37, VandC909: 380, BEO23910, BEO23911, BEOU\_29692); Klek (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*), Konavle, Debeli Brijeg (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Korčula, Pupnatska Luka (FCDB-2011\_02\_07: 102911); Korčula (FCDB-2011\_02\_07: 50719); Kupari (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Lokrum – ostrvo (FCDB-2011\_02\_07: 13079, FCDB-2011\_02\_07: 52104); Lopud, Kaštio (FCDB-2011\_02\_07: 49283); Mljet (FCDB-2011\_02\_07: 52912, 220385); Mrkan – ostrvo, od obale mora do najvišeg vrha otoka (FCDB-2011\_02\_07: 144821); Mrkan – ostrvo (FCDB-2011\_02\_07: 54656); Neretva, Kremna (FCDB-2011\_02\_07: 165197); Neretva, Metković (LibeZ2011: 111); Neretva, Opuzen (BEOU\_40082); Neum, Klek (LibeZ2011: 75); Opuzen, Lovorje (BEOU\_31507); Opuzen, Mala Neretva (LibeZ2011: 112); Opuzen, Raba (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Pelješac, Donja Banda (FCDB-2011\_02\_07 2011 207566); Pelješac, Mali Ston (FCDB-2011\_02\_07: 155095, LibeZ2011: 108); Pelješac, Orebić (FCDB-2011\_02\_07: 194684, LibeZ2011: 105);

Pelješac, Popova Luka (FCDB-2011\_02\_07: 90448); Pelješac, Ston (FCDB-2011\_02\_07: 155041); Pelješac, Trstenik (FCDB-2011\_02\_07: 90447); Pelješac, uvala Zaglavak (Vodica), Trstenik–Žuljane (FCDB-2011\_02\_07: 193282); Pelješac (FCDB-2011\_02\_07: 176518); Pešlješac, Mali Ston (BEOU\_40083); Šipan – ostrvo, Đardin (FCDB-2011\_02\_07: 143127); Šipan – ostrvo, Šipanska Luka (FCDB-2011\_02\_07: 143105, 143201); Šipan – ostrvo, Suđurađ (FCDB-2011\_02\_07: 13061, 143137, 145274); Šipan – ostrvo, Sutulija (FCDB-2011\_02\_07: 143210); Šipan – ostrvo (FCDB-2011\_02\_07: 48372); uvala Slano, Banja (FCDB-2011\_02\_07: 194782); uvala Soline, Malo more (FCDB-2011\_02\_07: 188160); uvala Prodanča (FCDB-2011\_02\_07: 191743); Zaton, uvala Soline (FCDB-2011\_02\_07: 191504); Župa Dubrovačka, Kostur (FCDB-2011\_02\_07: 188031).



Slika 41. – Distribucija vrste *Campanula austroadriatica*.

(2) *Campanula montenegrina* I.Janković & D.Lakušić, *Bot. J. Linn. Soc.* 180: 77 (2016)

**Holotyp** (Janković i sar. 2016: 77): CRNA GORA. Moračke planine Mts., Bojovića bare, rock crevices (*Asplenietea rupestris*), limestone, 42.80542°N, 19.19822°E, 1586 m, 29.07.2012, Leg: D. Lakušić, N. Kuzmanović, I. Janković & S. Đurović, (BEOU 35166)(slika 42).

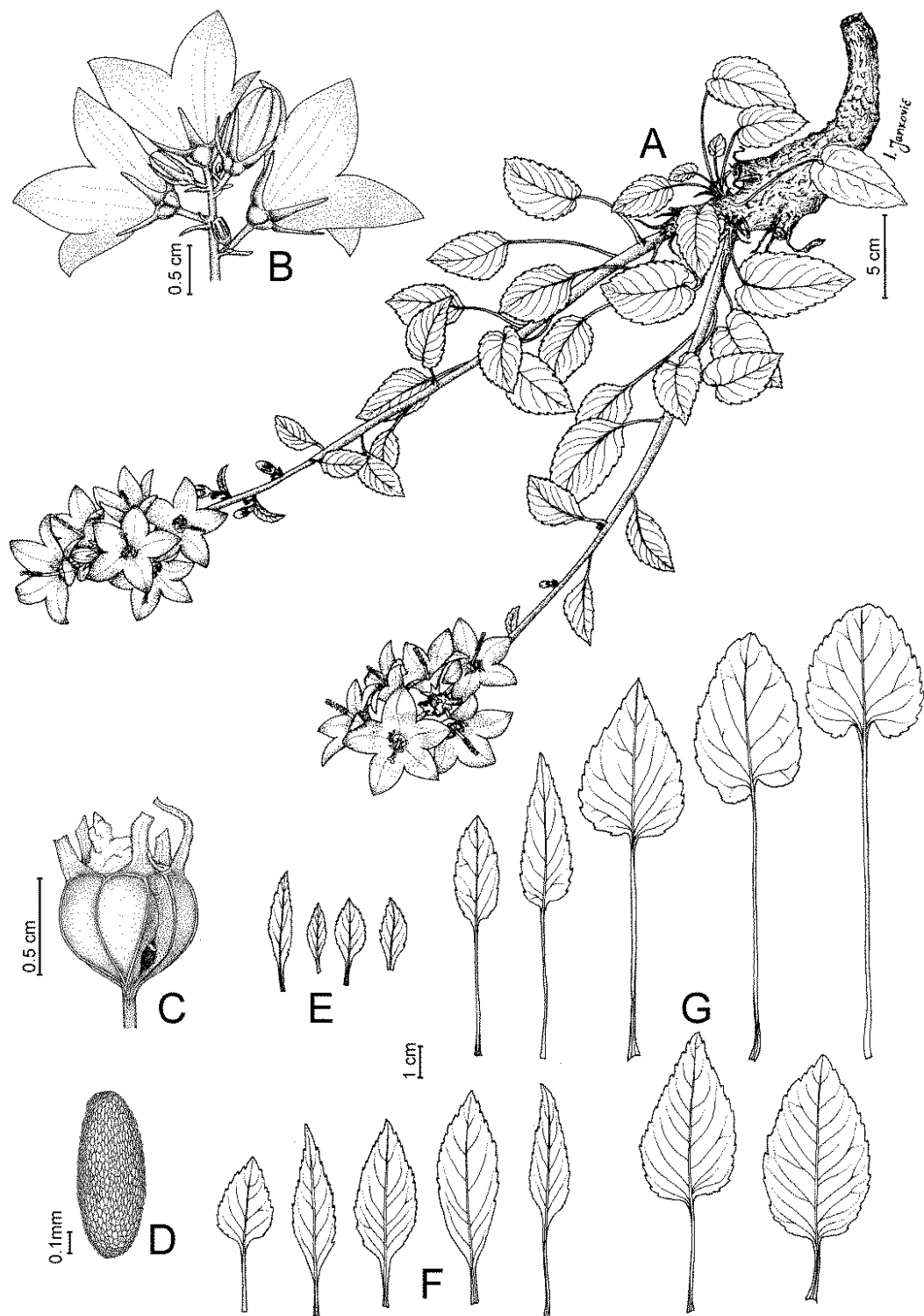
– *Campanula secundiflora* subsp. *montenegrina* prov. Lakušić & Pulević, *nom. nud.*, *Glas. Rep. Zavoda Zašt. Prir. Titograd* 13: 24 (1980)

Lokalitet koji Lakušić i Pulević (1980) navode za ovu podvrstu je vrh Stožac Moračkih planina, koji je udaljen 4 km od lokaliteta Bojovića bare, koji je definisan kao klasično nalazište (lat. *locus classicus*) nove vrste *C. montenegrina* (Janković i sar. 2016).

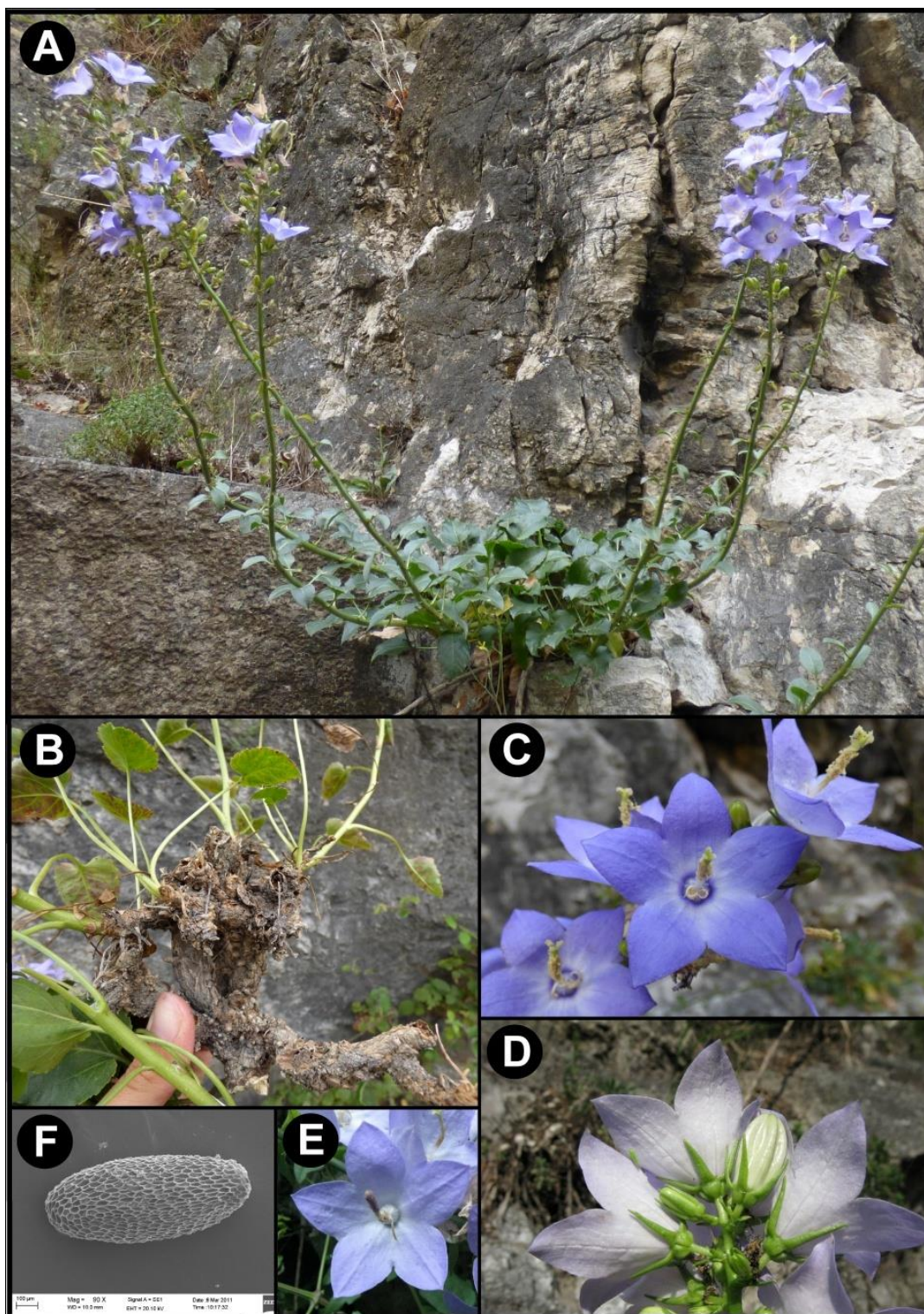


Slika 42. – Holotyp *Campanula montenegrina* I.Janković & D.Lakušić (BEOU 35166).

**Opis:**— Bokorasta višegodišnja biljka sa krtim, odrvenjenim rizomom sa kog polazi jedna ili više (obično 2 ili 3) gole zeljaste čvrste stabljike. **Stabljike** su jednostavne, sa listovima, 15–90 cm dugačke, uspravne ili ustajuće stabljike. **Listovi** su varijabilni. Obod liske je testerast ili duboko gusto nazubljen sa žlezdastim vrhovima zubaca. Listovi rozete i donji listovi stabljike su sa dugačkim drškama, široko srcasti do jajasto-lancetasti: liska je dugačka 2.5–6.0(–11.0) dugačka i 1.5–3.5(– 5.0) cm široka. Gornji listovi stabljike su lancetasti do klinasti sa suženom bazom liske, sa kratkim drškama ili su sedeći. **Cvast** je izdužena, uska metlica, dužine (5.0–)9.5– 30.0(–51.0) cm sa klasterima (1–)2 do 3(–5) cvetova. Cvetne drške su dugačke (1.0–)2.0–5.5(–10.0) mm. **Čašica** je trooka, zdelasta, gola, sjajno zelena, 2.5–4.5(– 6.0) mm u prečniku. Čašični zupci su trouglasti do usko trouglasti dužine (2.5–)4.0–7.0(– 9.5) mm dok su u bazi (1.0–)1.5–2.0(– 3.0) mm široki, uglavnom su uspravni ređe blago povijeni unazad, 2 do 3 puta duži od plodnika. **Krunica** je široko zvonasta do blago zvonasto-koturasta, do 1/2 ili 2/5, ređe 1/3 je usečena, ljubičasta do plavičasto-ljubičasta, (12.6–)14.0–20.0(–24.5) mm dugačka. Latice su trouglasto deltoidne (8.0–)9.0– 13.0(–15.5) dugačke i (6.0–)7.0–10.0(–12.5) mm široke. **Tučak** je (12–)14–16(–20) mm dugačak, obično zakrivljen na gore, u gornjoj polovini je prekriven dlakama za prikupljanje polena, koji je uglavnom žute, ređe svetlo ljubičaste boje. **Plodnik** je trook. Prašnika ima pet. Antere su (4.5–)5.0–6.5(–9.0) mm dugačke, filamenti (0.8–)1.5–2.4(–3.0) mm, a baze prašnika su deltoidne i 2.0–3.5 mm dugačke. **Čaura** je obrnuto jajasta, sa plitkim žlebovima i 6 istaknutih rebara, svetlo braon boje, (4.6–)4.9– 5.7(–6.0) dugačka i (4.5–)4.7–5.4(–5.8) mm široka. **Semena** su brojna, eliptično-jajasta, sa mrežastom semenjačom, svetlo braon boje, 0.9 mm dugačka i 0.4 mm široka (slike 43 i 44).



Slika 43. – Crtež vrste *Campanula montenegrina* (A – habitus, B – deo cvasti, C – čahura, D – seme, E – gornji listovi, F – srednji listovi, G – gornji listovi)(Janković i sar. 2016: figura 7).



**Slika 44.** – *Campanula montenegrina* (A – habitus, B – deo cvasti, C – čaura, D – seme sa mrežastom semenjačom, E – cvet, F – seme sa mrežastom semenjačom)(Crna Gora: A-E kanjon Morače; fotografije: D. Lakušić i I. Janković; SEM: S. Brullo)(Janković i sar. 2016: figura 6).

**Distribucija i ekologija:**—Populacije vrste *C. montenegrina* su prisustvene u centralnom i istočnom kontinentalnom delu Crne Gore – u kanjonu Morače i njenih pritoka i na okolnim planinama (Moračke planine, Sinjajevina i Kučke Prokletije). Severna granica u Crnoj Gori je Bakovića klisura u dolini Tare. Na osnovu herbarskih primeraka utvrđeno je njeno prisustvo i u severnoj Albaniji (Janković i sar. 2016) što je kasnije potvrđeno i terenskim istraživanjem. Iz tog područja jedna populacija (P23\_AL\_Selce) uključena je u molekularne analize ove studije. Molekularnim analizama je potvrđeno da ova populacija pripada vrsti *C. montenegrina* (slike 9, 10 i 11). U severnoj Albaniji je prisutna u kanjonu Cijevne između Graboma i Gropat e Selcës (Janković, Lakušić i Barina 2017). U kanjonu Morače u području kod Podgorice je kontaktna zona između areala vrsta *C. austroadriatica* i *C. montenegrina*. Tu se mogu naći jedinke koje se odlikuju prelaznim morfološkim karakteristikama između ove dve vrste.

Populacije vrste *C. montenegrina* javljaju se u okviru vegetacije pukotine stena (*Asplenietea trichomanes*), na krečnjaku, na nadmorskim visinama od 60 do 1800 m (Janković i sar. 2016)(slika 45).

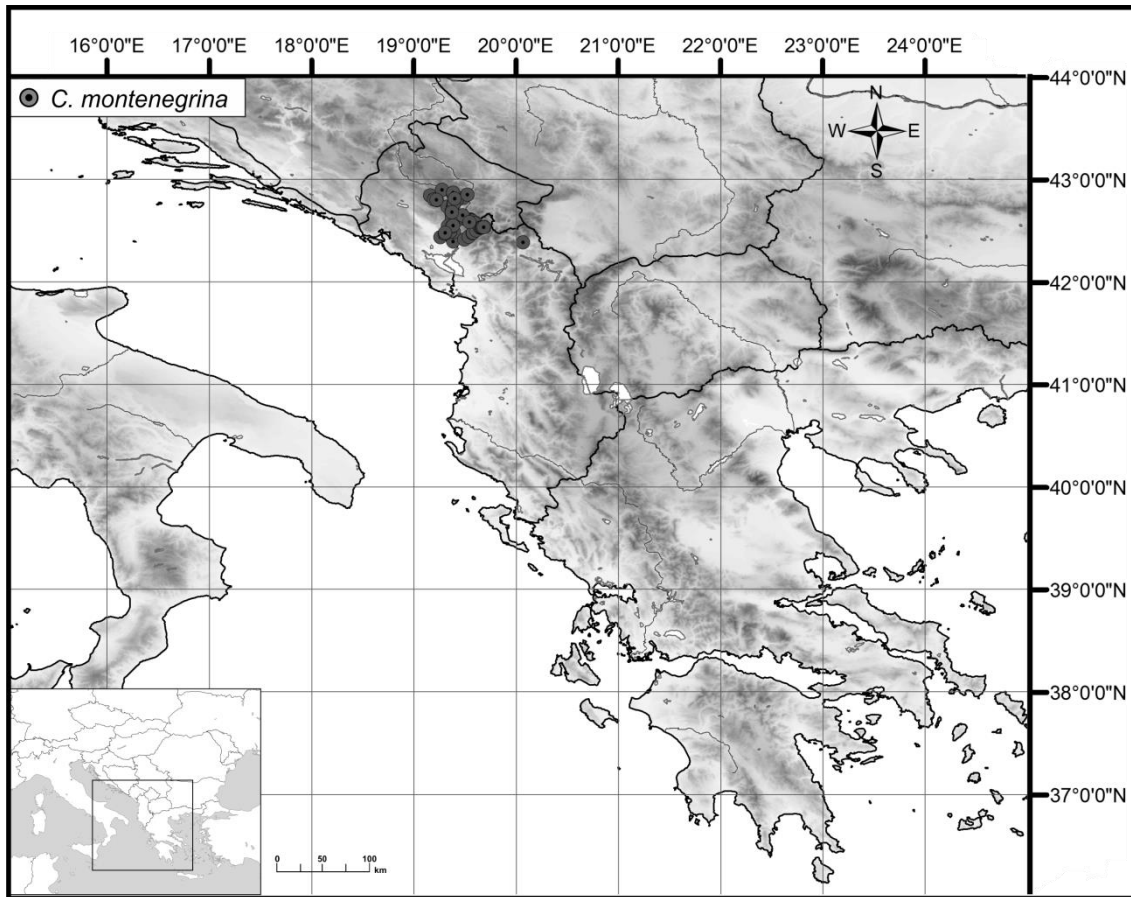
Vrsta je registrovana na sledećim lokalitetima:

**ALBANIJA: Kukës** — Maja e Hekurave, Valbona – dolina, Mergegaj (BP\_380966); Maja e Hekurave, Valbona – dolina, Mergegaj (BP\_380967); **Shkodër** — Cijevna, Grabom (pers. obs., *Lakušić, D. et al. 2016*); Cijevna, Grabom–Tamarë (pers. obs., *Lakušić, D. et al. 2016*); Cijevna, Gropat e Selcës (pers. obs., *Lakušić, D. et al. 2016*); Cijevna, Selcë (BEOU\_46510, BM\_001191853, MNHN\_P00177986, MNHN\_P00177987, MNHN\_P00177988); Cijevna, Selcë–Gropat e Selcës (pers. obs., *Lakušić, D. et al. 2016*); Cijevna, Tamarë–Selcë (pers. obs., *Lakušić, D. et al. 2016*).

**CRNA GORA: Centralna** — Lijeva Rijeka, Lopate (RohlJ942: 349); Lijeva Rijeka, Lopate (BEOU\_35168); Morača – kanjon, Crkvine (BEOU\_25017, BEOU\_26622); Morača – kanjon, Kupina (BEOU\_40069); Morača – kanjon, manastir Morača (RohlJ942: 349, BEOU\_35164); Morača – kanjon, Mioska (BEOU\_35169, BEOU\_39002); Morača – kanjon, Platije (BEOU\_25015, BEOU\_26620, BEOU\_29684, BEOU\_30285, BEOU\_33931, BEOU\_35163, BEOU\_685/90); Morača – kanjon, Potoci (BEOU\_34920, BEOU\_35059); Morača – kanjon (BEOU\_24346); Moračke planine, Bojovića bare (BEOU\_35166); Moračke planine, Korita Rovačka (BEOU\_35167); Moračke planine, Trebješ Luka (RohlJ942: 349); Moračke planine, Vratlo (BEOU\_22901, BEOU\_22903);



Mrtvica – kanjon (pers. obs., *Vujošević, Z. 2015*); Sinjajevina, Semolj (BEOU\_27243); Vjetarnik (Rohlj942: 349); **Istočna** — Bioče, Mala Rijeka – kanjon (BEOU\_99/86); Bioče (Rohlj942: 349); Greča (BM001191888, MNHN\_P00177989, W\_14288); Kolašin, Bakovića klisura, kod tunela (BEOU\_35116, BEOU\_39003); Kolašin (Rohlj942: 349); Kuči, Ubli (BM\_001191887, MNHN\_P00177983, MNHN\_P00177984, MNHN\_P00177985); Kučke Prokletije, Brskut i Stravče, iznad sela (BM\_001191849); Kučke Prokletije, Debeza (BEOU\_1968/96); Kučke Prokletije, Mokro – katun (BEOU *s.n.*); Kučke Prokletije, Širokar (BEOU\_35099); Kučke Prokletije, Širokar–Bigeze (BEOU\_27259); Kučke Prokletije, Surdup (pers. obs., *Lakušić, D. et al. 2017*); Kučke Prokletije, Torač (BEOU\_35079, BEOU\_35091); Kučke Prokletije, Torač–Mokro (BEOU\_27256); Mala Rijeka, Klopot (Rohlj942: 349, BEOU\_35165, BEOU\_35172); Mala Rijeka (Rohlj942: 349); Medun (Rohlj942: 349); Tara – dolina (Rohlj942: 349); Vila, Skrobotuša (Rohlj942: 349); **Severna** — Kolašin, Poljane (BEOU\_22902); Sinjajevina, Babin Zub (BEOU\_20211); Sinjavina, Torna, Katunine (BEOU\_35045, BEOU\_35056, BEOU\_35057); **Submediteranska** — Cijevna, Prifti (BM\_001191886); Podgorica, Doljani (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Podgorica, Smokovac (BEOU\_31512, BEOU\_39000); Podgorica (MNHN\_P04442287; Rohlj942: 349).



Slika 45. – Distribucija vrste *Campanula montenegrina*.

(3) *Campanula secundiflora* Visiani & Pančić, Mem. Reale Ist. Veneto Sci. 10: 442 (1862)

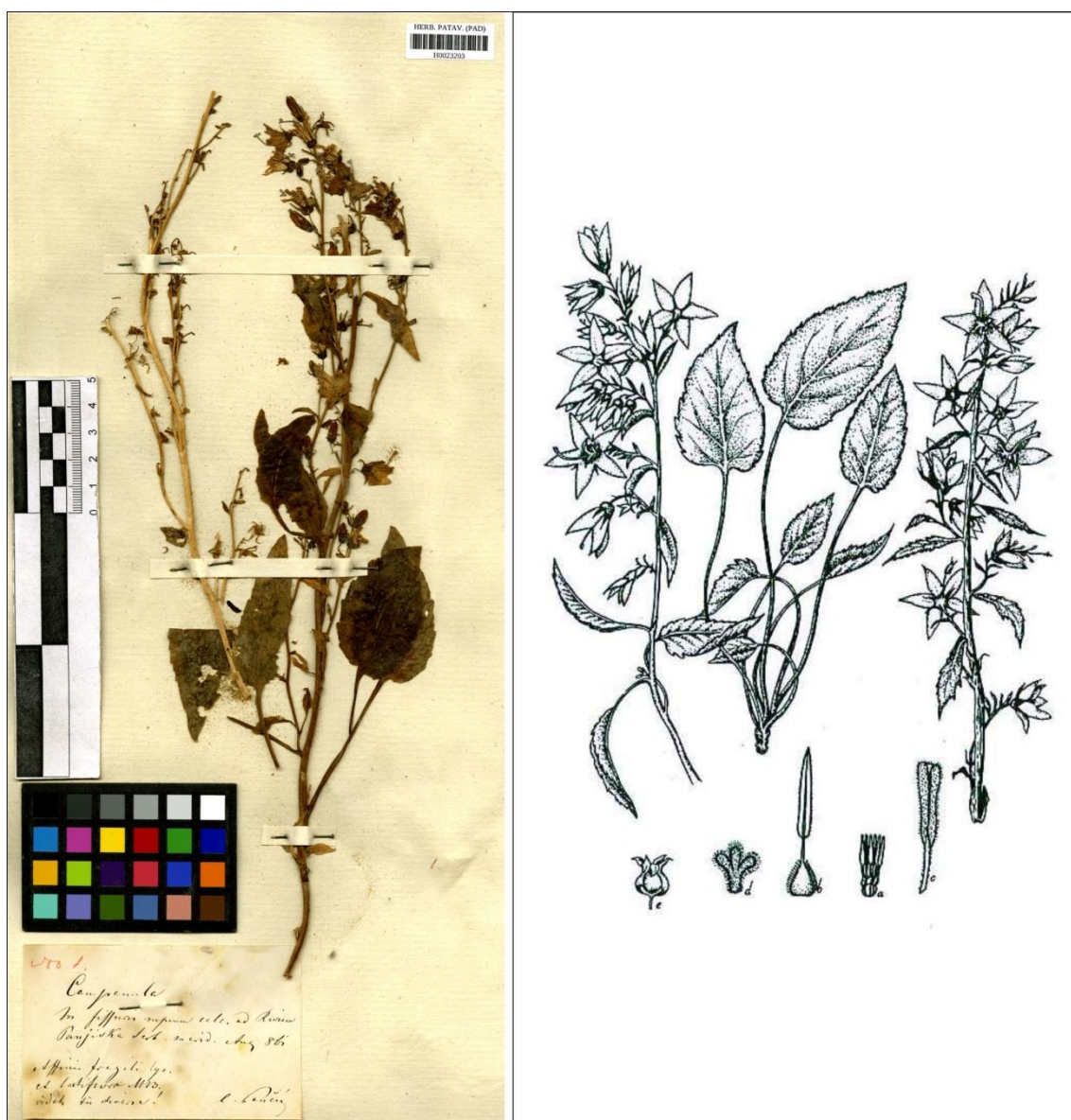
**Lektotip** (određen u Janković i sar. 2014a: 270): SERBIA. In fissuris rupium calc[areis] ad rivum Panjiska Serb[ia] merid[jionali] VIII. 1861, J. Pančić s.n. (PAD-H0023203)(slika 46A).

– *C. secundiflora* subsp. *limensis* Lakušić, nom. nud., Glas. Odelj. Prir. nauka 7: 195 (1989)

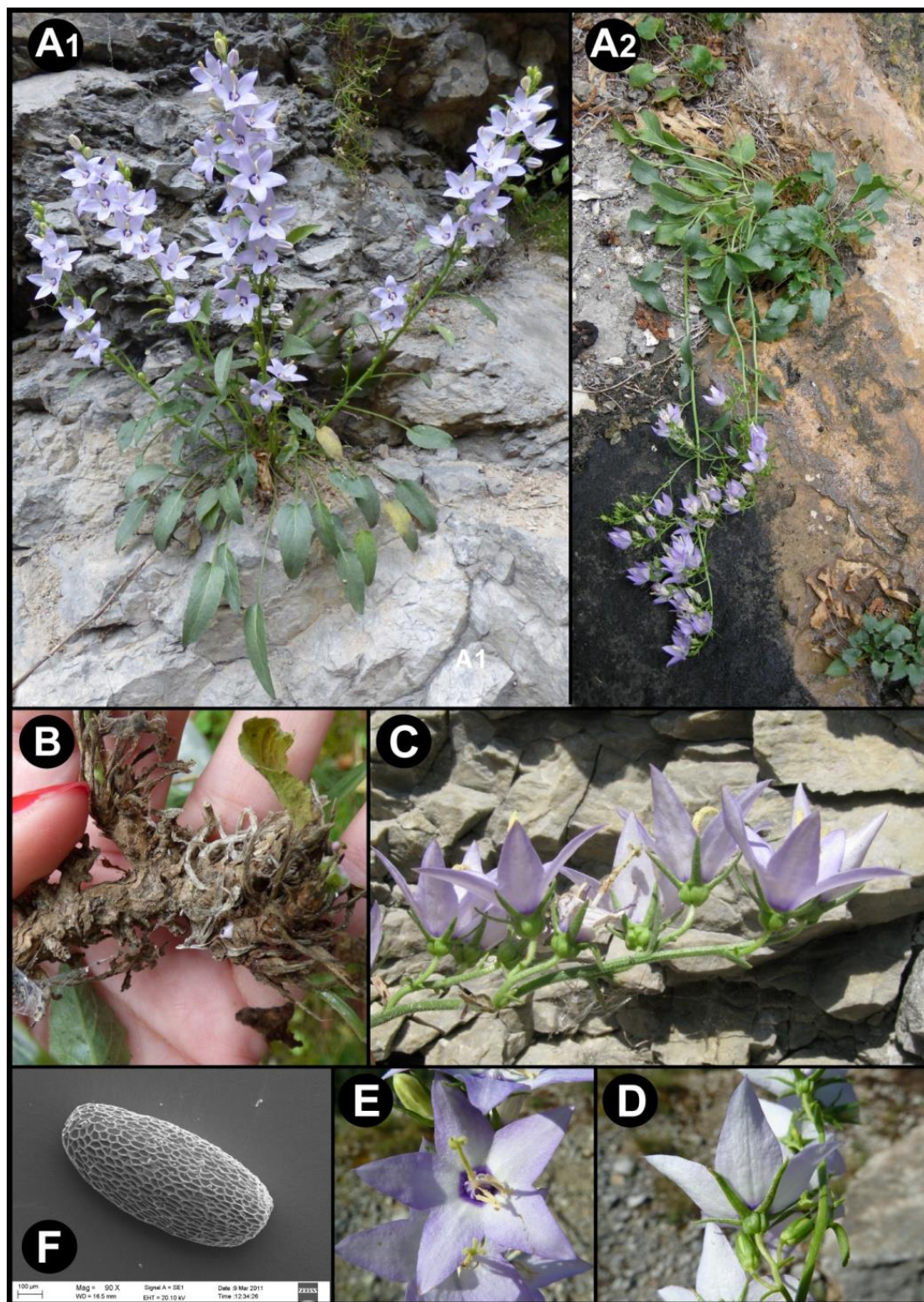
Pronađena su dva herbarska primerka koja pripadaju originalnoj zbirici. Prvi primerak (PAD-H0023203) je sakupio J. Pančić u avgustu 1861. godine na stenama u klisuri reke Panjice. Drugi primerak (BEOU 9536) je takođe sakupio J. Pančić u julu 1856. godine, ali nije u punom cvetu. Zbog toga je prvi primerak, koji je u cvetu i jasno prepoznatljiv, određen kao lektotip (Janković i sar. 2014a).

**Opis:**— Višegodišnja zeljasta biljka sa jednom ili nekoliko (do 20, obično do četiri) cvetnih stabljika. Biljke su gole ili sa kratkim svetlim štrčecim dlakama na stabljikama, listovima i čašici, a po nekad i na spoljašnjoj strani krunice. Ukoliko su dlakave imaju blago pastelnu zelenu boju zbog indumentuma. **Stabljike** su jednostavne, sa listovima, 12–70 cm dugačke, viseće ili uspravne. **Obod** liske je testerast ili sitno testerast sa žlezdastim vrhovima zubaca; ponekad su ivice blago talasaste. Mladi listovi rozete su srcasti do uzano eliptični (lancetasti) formirajući gustu rozetu; donji listovi stabljike su sa dugačkim drškama srcasto-lancetasti do jajasto-lancetasti: liska 2.5–6 (–7) cm dugačka i 1–2.5 (–3) cm široka; gornji listovi uzano eliptični (lancetasti), objajasto lancetasti do klinasti sa suženom bazom liske, sa kratkim drškama ili su sedeći. **Cvast** je izdužena metlica, dužine (3.5–)7.0–33.0(–49.0) cm sa dugačkim grozdastim klasterima do deset obično 2 do 5 cvetova i pupoljaka. Cvetovi su orijentisani na jednu stranu i na drškama dužine (1.5–)4–9.5(–14) mm, koje su ponekad sa jednom do tri sitne brakteje. **Čašica** je trooka, zdelasta, gola ili sa štrčecim dlakama, zelena, 2.3–3.8(–4) mm u prečniku. Čašični zupci su šilasti skoro linearni dužine (4.4–)5.5–8.5(–10) mm dok su u bazi (1.4–)1.5–2(–2.3) mm široki; obično uspravni ređe blago povijeni unazad, tri puta duži od plodnika. **Krunica** je koturasta, raširena i plitka do blago zvonasta, do 1/3 je srasla, ljubičasta do svetlo plavičasto-ljubičasta, obično sa tamno ljubičastim prstenom u centru oko baze prašnika; (12–)13–15 (–16) mm dugačka. **Latice** su trouglaste (8–)9–11 (–11.5) dugačke i (4.8–)6–7.5 (–8.5) mm široke. **Tučak** je (12–)13–17(–19) mm dugačak, obično zakrivljen na gore, u gornjoj polovini je prekriven dlakama za

prikupljanje polena koji je obično svetlo žute, ređe svetlo ljubičaste boje. **Plodnik** je trook. **Prašnika** ima pet. Antere su (4.0–)4.5–5.5(–6.0) mm dugačke, filamenti (1.0–)1.8–2.4(–2.6) mm, a baze prašnika su deltoidne i 1.7–3.0 mm dugačke. **Čaura** je obrnuto jajasta, sa plitkim žlebovima i 6 istaknutih nerava, svetlo braon boje, (3.2–)3.8–4.6(–5.0) dugačka i (3.0–)3.2– 4.2(–6) mm široka. Otvara se terminalnim porama ili nepravilnim pukotinama sa bočne ili vršne strane. **Semena** brojna, eliptična do jajasta, sa mrežastom semenjačom, svetlo braon boje, (0.5–)0.9 dugačka i (0.3–)0.4 mm široka (slike 46B i 47).



**Slika 46.** – *Campanula secundiflora* Vis. & Pančić (A) lektotip (PAD\_H0023203)(Janković i sar. 2014a) i (B) crtež (de Visiani i Pančić 1862)(a – cvetni pupoljak; b – prašnik; c – žig tučka pre cvetanja; d – žig tučka posle cvetanja; e – čaura).



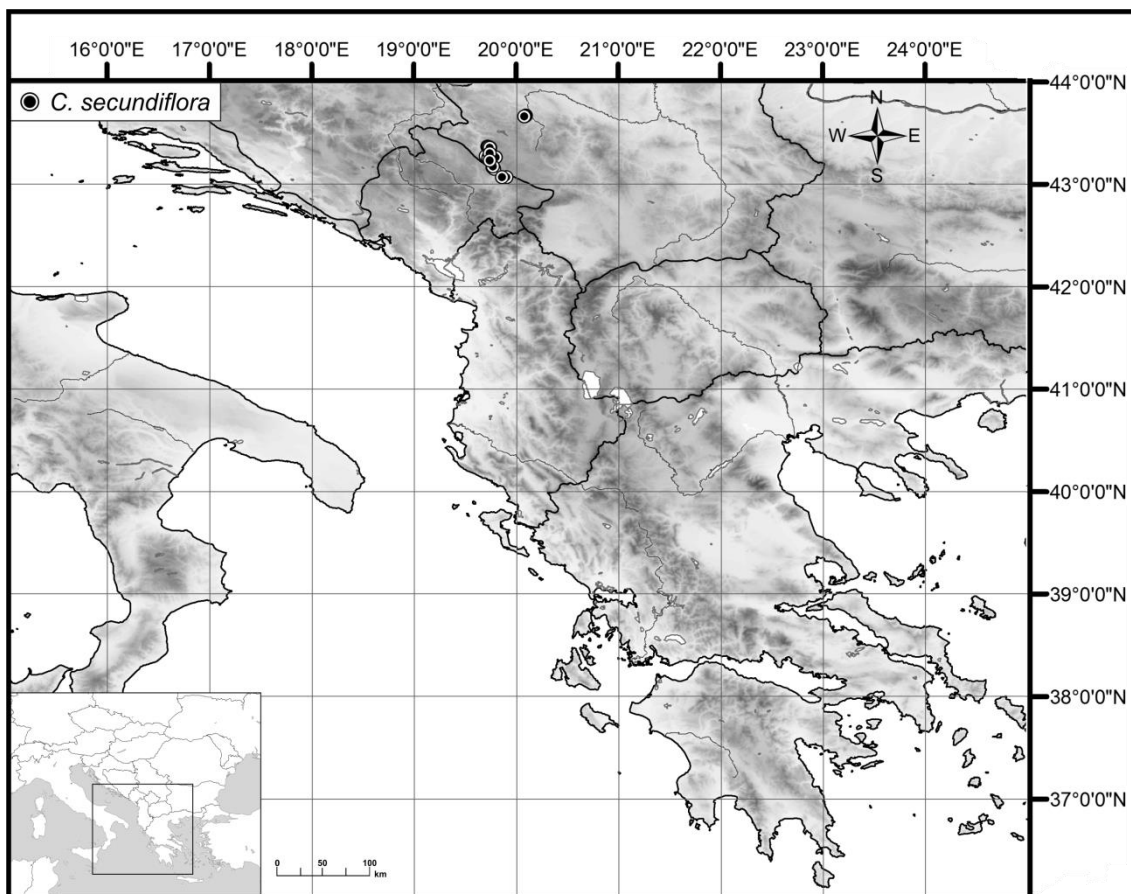
**Slika 47.** – *Campanula secundiflora* (A1-2 – habitus, B – rizom, C – deo cvasti, D – bočni izgled cveta, E – cvet, F – seme sa mrežastom)(Crna Gora: A1 i C – kanjon Lima; B – Đalovića klisura; Srbija: A2 – klisura Panjice; D-E – kanjon Mileševke; fotografije: D. Lakušić i I. Janković; SEM: S. Brullo)(Janković i sar. 2016: dodatna figura 2).

**Distribucija i ekologija:**—Klisura Panjice u jugozapadnoj Srbiji je klasično nalazište vrste *C. secundiflora* (de Visiani i Pančić 1862). Ostale populacije ove vrste se mogu naći u Srbiji na planinama Jadovnik, Ozren i Kamena Gora, u kanjonu Lima između Brodareva i Bijelog Polja (Stevanović 1981, Lazarević i sar. 2013), u kanjonu Mileševke (Stevanović i sar. 1981), u kanjonu Mrkovačke reke blizu Brodareva i u Crnoj Gori u Đalovića klisuri (klisura reke Bistrice)(Janković i sar. 2014a). Populacije *C. secundiflora* se mogu naći u okviru vegetacije pukotina stena (*Asplenietea rupestris*), na krečnjaku, na nadmorskim visinama od 450 do 1500 m (Janković i sar. 2014a)(slika 48).

Vrsta je registrovana na sledećim lokalitetima:

**CRNA GORA: Istočna** — Bistrica, Đalovića klisura (BEOU\_37694, BEOU\_37714, BEOU\_40091).

**SRBIJA: Jugozapadna** — Brodarevo, Lim – klisura, manastir Kumanica (BEOU\_16318, LazaP013: 281); Brodarevo, manastir Davidovica (BEOU\_16189, BEOU\_16190, BEOU\_34977, LazaP013: 281); Brodarevo, Mrčkovačka reka (pers. obs., Niketić, M. 2011); Ivanjica, Dobrače, klisura Panjice (BEO s.n., BEOU\_25034, BEOU\_30300, BEOU\_33906, BEOU\_39006); Jadovnik, Gornji Stranjani (BEOU\_39007); Jadovnik, Stijene (BEOU\_16192, BEOU\_35173, LazaP013: 281); Jadovnik, Žuta Stijena (BEOU\_16191, BEOU\_35022, LazaP013: 281); Kamena Gora, Mačkovića (LazaP013: 281); Lim – kanjon, Dobrakovo (BEOU\_30284); Lim – kanjon, Gostun (BEOU\_16317, BEOU\_16194, BEOU\_26624, BEOU\_29683, BEOU\_40070, LazaP013: 281); Lim – kanjon, Kumanička klisura (BEOU\_25018); Lim – kanjon, Vakufska Gradina (BEOU\_35060); Ozren, Dubočica – klisura (BEOU\_16193, LazaP013: 281); Prijepolje, Mileševka – kanjon, od manastira ka tunelima (BEOU\_35380); Prijepolje, Mileševka – kanjon (BEOU\_14021, BEOU\_20271, BEOU\_20806, BEOU\_22295, BEOU\_23039, BEOU\_33954); Sopotnica, Sopotnica vodopad (pers. obs., Janković, I. 2012).



Slika 48. – Distribucija vrste *Campanula secundiflora*.

**(4) *Campanula versicolor* Andrews, *Bot. Repos.* 6: t. 396 (1804)**

**Lektotip** (određen u Janković i sar. 2017: 265):—ILLUSTRATION. Plate CCCXCVI [tab. 396] in Andrews, *Bot. Repos.* 6: t. 396 (1804)(slika 49; Janković i sar. 2017: figura 1A).

**Epitip** (određen u Janković i sar. 2017: 265):—GREECE. Parnas [Mt Parnassus], stene, krečnjak [limestone cliffs], 38.56761° N, 22.56891° E, 1564.2 m a.s.l., 21 August 2014, D. Lakušić, N. Kužmanović & I. Janković 40045 (BEOU)(slika 50; Janković i sar 2017: figura 2).

= *Campanula versicolor* Sibthorp, *nom. illeg.*, *Fl. Graec. Prodr.* 1(1): 138 (1806)

**Lektotip** (određen u Janković i sar. 2017: 267):—ILUSTRATION. tab. 207 in Sibthorp & Smith, *Fl. Graec. Prodr.* 1(1): t. 207 (1806)(slika 51; Janković i sar. 2017: figura 1B).

= *Campanula planiflora* Willdenow, *Enum. Pl.*: 210 (1809), *non C. planiflora* Lamarck (1785: 580)(≡ *Campanula willdenowiana* Schultes, *Syst. Veg.* 5: 107 (Roemer i Shultes 1819) *nom. nov. pro C. corymbosa* Ten. *non* Desf)

**Lektotip** (određen Janković i sar. 2017: 267):—Hort. bot. Berol W. [Horto Botanico Berolinensi / Berlin Botanical Garden Willdenow](B \_-W\_03805-01 0!; image available at <http://ww2.bgbm.org/herbarium/specimen.cfm?SpecimenPK=120728&idThumb=327807&SpecimenSequenz=1&loan=0>).

Ilustracija u boji, koja je određena kao lektotip (slika 49), data je u protologu zajedno sa opisom vrste *C. versicolor* u Andrews-ovoj publikaciji "*The botanist repository for new and rare plants*" (1804). Sve ilustracije iz ove publikacije nacrtao je Andrews i to na osnovu živih biljaka. Nije poznato da postoje i herbarski primerci biljaka koje je Andrews nacrtao (Stafleu i Cowan 1976). Biljka na osnovu koje je nacrtao *C. versicolor* odgajena je iz semena koje je iz Grčke doneo profesor John Sibthorp, engleski botaničar (Andrews 1804). Zapravo, ovu vrstu je otkrio Sibthorp tokom svog prvog putovanja i istraživanja po Grčkoj i Maloj Aziji u periodu od 1786. do 1787. godine. Planirao je da veliki deo svog istraživanja i otkrića sa putovanja publikuje u svom delu "*Flora Graeca*". Međutim, ubrzo posle svog drugog putovanja je preminuo. Tokom prvog putovanja sa Sibthorp-om je putovao umetnik Ferdinand Bauer koji je bio zadužen za botaničke ilustracije uključujući i ilustraciju vrste *C. versicolor* (Stafleu i Cowan 1985). John Smith je preuzeo pripremu i publikovanje



Sibthorp-ovog rada, tako da je dve godine posle Andrews-ove publikacije izdat prvi deo "Flora Graeca prodromus" gde je dat i kratak opis vrste *C. versicolor*. Međutim, ime *Campanula versicolor* Sibthorp (Sinthorp i Smith 1806: 138) je kasniji homonim imena *C. versicolor* Andrews i nije legitimno (lat. *nomen illegitimum*) (ICN član 53.1).

S obzirom da habitus i čaure, kao i dimencije vrste *C. versicolor* nisu vidljivi na ilustraciji koja je određena kao lektotip, određen je i epitip (slika 50); Janković i sar. 2017: figura 2). Za epitip je izabran herbarski primerak iz Herbarijuma Instituta za botaniku Biološkog fakulteta Univerziteta u Beogradu koji je sakupljen sa planine Parnas u Grčkoj. Ovaj lokalitet je jedan od lokaliteta koji je Sibthorp posetio tokom svog putovanja 1787. godine (Bruce 1970).



**Slika 49.** – Lektotip *Campanula versicolor* Andrews (ilustracija u boji Andrews 1804: 396; Janković i sar. 2017: figura 1A).



Slika 50. – Epitep *Campanula versicolor* Andrews (BEOU 40045)(Janković i sar. 2017: figura 2).



**Slika 51.** — *Campanula versicolor* Sibthorp – lektotip (ilustracija u boji Smith i Siptorp 1806: 138)(Janković i sar 2017: figura 1A).

**Opis:**— Višegodišnja zeljasta biljka, sa jednom ili nekoliko (uglavnom 1 do 3, ređe do 10, vrlo retko 30) nerazgranatih cvetnih stabljika, koje su uglavnom cele blago lučno savijene na gore tako da su poluviseće, ređe su uspravne. Biljke su uglavnom gole, ređe su sa kratkim svetlim štrčecim dlakama. Dlakave biljke se javljaju u populaciji zajedno sa golim. **Rizom** krt, skvamozan, braon boje, izduženo–prstasto–krtolast, sa izduženim užim delovima gde su cvetne stabljike tako da izgleda kao da su stabljike i do 10 cm u donjem

delu odrvenjene i sa lisnim ožiljcima što je posebno izraženo kod starijih jedinki. **Stabljike** su jednostavne, zelene, visine 25–70 cm. Jedinke iz visokoplaninskih populacija mogu biti visine do 8 cm, dok jedinke sa nižih nadmoskih visina i na zasenčenim mestima mogu biti visoke i preko 1 m, ali sa nešto tanjim, nežnijim stablom, koje se usled težine lučno savijaju i vise ili poluvise. **Listovi** su zeleni, mogu da budu asimetrični, uglavnom su na dole savijeni i duž glavnog nerva blago lučno savijeni. **Obod** liske je sitno nareckan, tupo testerast, testerast. Žlezde na vhovima zubaca su prisutne. Rozete mogu da budu izrazito guste ili izgrađene od nekoliko listova, koji su široko srcasti, trouglasto deltoidni ili široko eliptični. Liska donjih listova je eliptična, lancetasta ili jajasta sa zatupastim, zašiljenim, ušiljenim ili šiljatim vrhom, dok je osnova liske klinasta, sužena, zaobljena, srcasta ili odsečena; (2–) 4–8 (–13) cm dugačka i 2–7 cm široka. Lisne drške su okriljene odnosno kao da se liska spušta duž lisne drške tako da sa obe strane lisne drške postoje uska "krilca". Od osnove ka vrhu biljke liske su sve kraće sa sve kraćim lisnim drškama i nešto šire okriljene. Gornji listovi eliptični, lancetasti ili klinasti sa kraćom lisnom drškom ili sedeći; (0.7–) 2–4 (–8) cm dugački i 1–2 (–4) cm široki. **Cvast** je metlica, dužine (3–) 7–30 (–75) cm retko sa pojedinačnim cvetovima ili zbijenim klasterima sa 3 do 5 cvetova. Cvetne drške su dugačke (0.2–) 1.5–4.5 (–10) mm, retko sa braktejama. **Čašica** je konusna ili zdelasta sa tri izražene brazde, zelene boje, (2–) 3–4 (–5) mm u prečniku i (1.5–) 2–3 (–4) mm dugačka. Čašični zupci su usko trouglasti ili linearno–šilasti sa širom bazom, dužine (2.5–) 4.5–9 (–13) mm, dok su u bazi (1–) 1.5–2.5 (–3) mm široki. **Krunica** je široko zvonasta, koturasta do ravna, do 1/4, 1/3 ili 1/2 srasla, (9.5–) 12–19 (–26) mm dugačka. Boja krunice je ljubičasta ili plavičasto–ljubičasta, ponekad sa tamno ljubičastim prstenom u centru oko baze prašnika. Laticice su deltoidne ili trouglaste (5.5–) 8–12 (–18) mm dugačke i (4.5–) 6–8 (–11) mm široke. **Tučak** je (9–) 12–19 (–23) mm dugačak, obično je vrh tučka zakrivljen na gore, u gornjoj polovini je prekriven dlakama za prikupljanje polena, koji je uglavnom žute, ređe svetlo–ljubičaste boje. **Plodnik** je trook. **Prašnika** ima pet; dugački su (6.5–) 9–14 (–18) mm. Antere su (3 –) 5–8 (–10) mm dugačke, filamenti (1–) 1.5–2 (–3.5) mm, a baze prašnika su deltoidne, (2–) 2.5–4 (–5) mm dugačke. **Čaura** je obrnuto jajasta, sa plitkim žlebovima i 6 istaknutih rebara, svetlo braon boje. **Semena** su brojna, eliptično–jajasta, sa mrežastom semenjačom, svetlo braon boje.

**Napomena:**—Vrsta *C. versicolor* se odlikuje znatno širim arealom u odnosu na vrste *C. austroadriatica* i *C. secundiflora* s.lat. (slike 4B, 5 i 6). Takođe, prisutna je i na Balkanskom i na Apeninskom poluostrvu, i na nižim i na višim nadmorskim visinama, i na planinama, u kanjonima, klisurama, pored puteva i na zidinama. Sve to je uslovalo veliku morfološku varijabilnost koja je dovela do toga da je opisan veliki broj taksona koji se prema savrmenoj florističkoj i taksonomskoj literaturi tretiraju sinonimi vrste *C. versicolor*.

Na osnovu rezultata predstavljenih u ovoj studiji unutar vrste *C. versicolor* s. lat. se razlikuju dve podvrste koje zajedno sa tipičnom podvrstom *C. versicolor* subsp. *versicolor* predstavljaju tri genetički, morfološki i geografski izdiferencirane grupe populacija.

Varijabilnost vrste:

(4a) *C. versicolor* subsp. *versicolor*

(4b) *C. versicolor* subsp. *plasonii* (Formánek) I.Janković & D.Lakušić comb. et stat. nov. prov.

(4c) *C. versicolor* subsp. *tenorei* (Moretti) I.Janković & D.Lakušić comb. et stat. nov. prov.

**1a** Čašica zdelasta sa tri jasno izražene brazde; krunica sa tamno-ljubičastim prstenom ..... **2.**

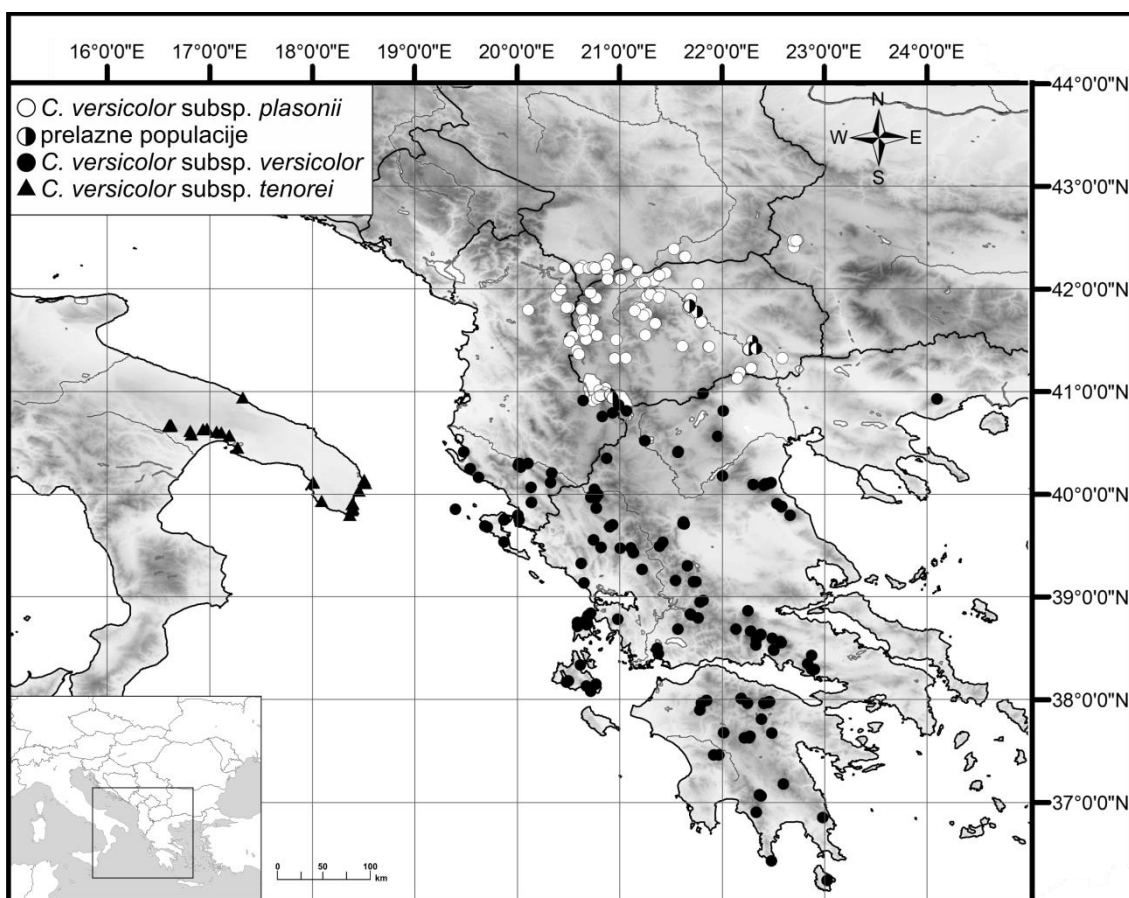
**1b** Čašica konusna, krunica bez tamno-ljubičastog prstena (9.5–) 11–15 (–18) mm dugačka i sa uspravnim deltoidnim laticama (5.5–) 7-10 (–12.5) × (4.5–) 5.5-7 (–8) mm; jugozapadna Bugarska, južna Srbija, severoistočna Albanija, Makedonija ..... **(4b) *C. versicolor* subsp. *plasonii***

**2a** Krunica široko zvonasta, koturasta do ravna; latice povijene na nazad; jasno izražen tamno-ljubičastim prstenom ..... **(4a) *C. versicolor* subsp. *versicolor***

**2b** Krunica je široko zvonasta i konusna; latice uglavnom uspravne; tamno-ljubičastim prsten slabije izražen; skraćeni internodusi; cvast zgusnuta; stabljike izrazito debele čitavom dužinom ..... **(4c) *C. versicolor* subsp. *tenorei***

Podvrsta *C. versicolor* subsp. *versicolor* odnosno tipična *C. versicolor* obuhvata populacije iz južnog dela areala vrste *C. versicolor* odnosno iz Grčke i južne Albanije. Podvrsta *C. versicolor* subsp. *plasonii* obuhvata populacije iz severnog dela areala odnosno iz

jugozapadne Bugarske, južne Srbije, severoistočne Albanije i Makedonije, dok podvrsta *C. versicolor* subsp. *tenorei* obuhvata populacije iz zapadnog dela areala, odnosno populacije sa Apeninskog poluostrva iz jugoistočne Italije (slika 52). Ne postoji jasna granica između areala severnih i južnih populacija na Balkanskom poluostrvu zbog populacija koje su i na genetičkom i na morfološkom nivou prelazne. Kontaktna zona se pruža između južne Makedonije i severne Grčke, pogotovo u zapadnom delu ovog pojasa u području Prespanskog jezera i u istočnom delu pojasa u klisuri Vardara i njegovih pritoka.



Slika 52. – Distribucija vrste *Campanula versicolor*.

**(4a) *Campanula versicolor* subsp. *versicolor***

Kako je predloženi taksonomski koncept preliminarnog karaktera, infraspecijski oblici (tj. nove kombinacije) koji se izdvajaju unutar široko shvaćene vrste *C. versicolor* su takođe provizorni. U skladu sa tim, ovaj autonom će se uspostaviti onog trenutka kada se definitivan taksonomski koncept bude publikovao, a u sklopu njega validno i efektivno objavile nove kombinacije.

= *Campanula versicolor* var. *thessala* Boissier, *Fl. Orient.* 3: 915 (1875)

**Lektotip** (određen u Janković i sar. 2017: 269):—GREECE. In rupibus reg. sylvat. [regione sylvatica] m. Olympi [mount Olympus] Thessalia, 21 July 1851, *T. de Heldreich s.n.* (G00330725\_a)

= *Campanula versicolor* var. *tomentella* Halácsy, *Öesterr. Bot. Z.* 42: 372 (1892)

≡ *Campanula versicolor* var. *thessala* Boissier (1875: 915) f. *tomentella* Halácsy, *Consp. Fl. Graec.* 2: 263 (1902)

**Lektotip** (određen u Janković i sar. 2017: 270):—GREECE. Lithochori: fals Litachori; Fels an den Schluchten [rock at the canyons] Megarema (am Olymp), 07 September 1891, *P. E. E. Sintenis & J. F. N. Bornmüller 1354* (B\_10\_0365469; <http://ww2.bgbm.org/herbarium/specimen.cfm?SpecimenPK=101077&idThumb=310194&SpecimenSequenz=1&loan=0>).

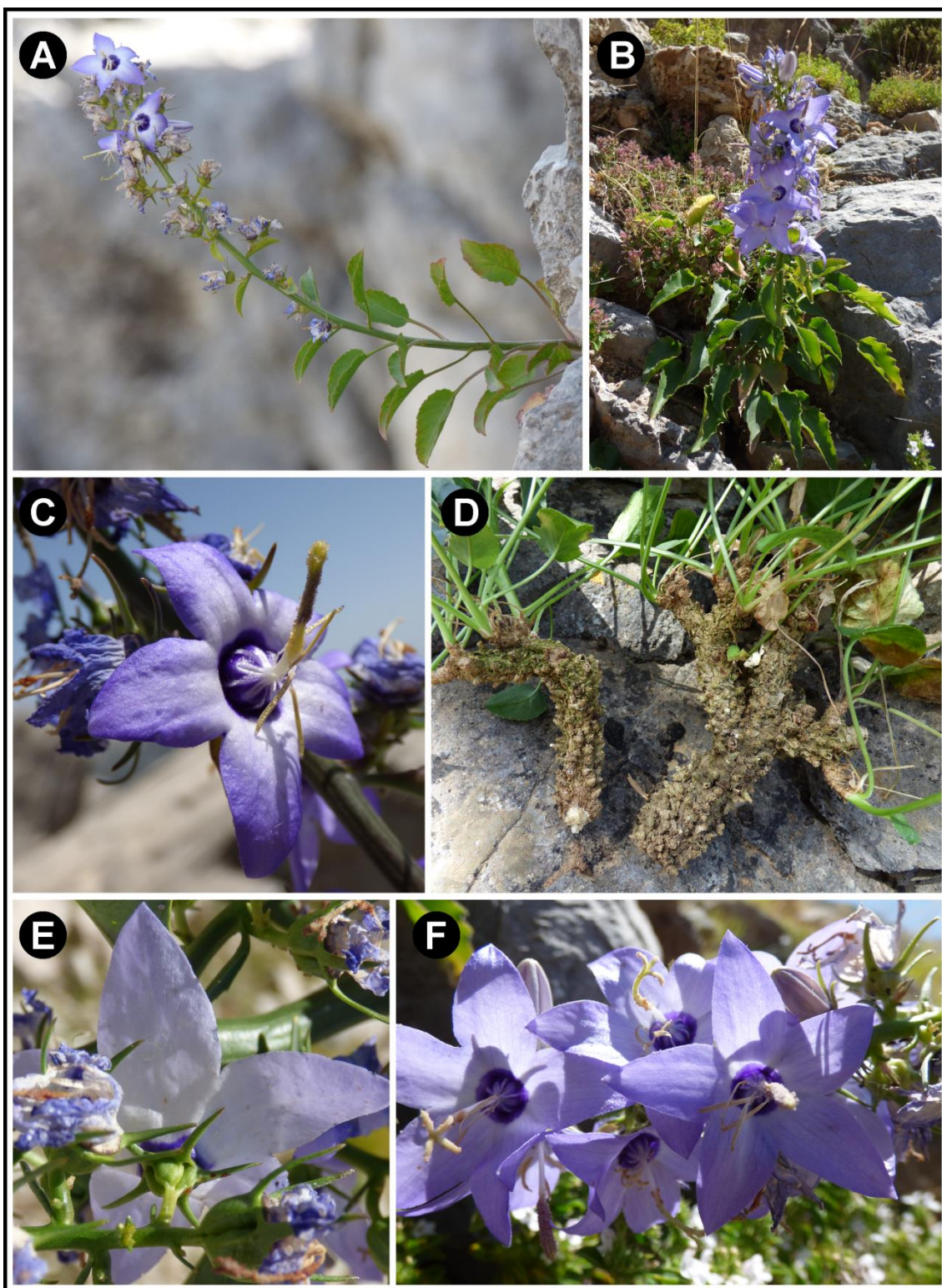
= *Campanula longipetiolata* F.K. Meyer, *Haussknechtia Beih.* 15: 151 (2011)

**Holotip** (Meyer 2011: 151):—ALBANIA: Tepelene, Tal von Luzat, ca. 300 m, 9. IX 1961, *F. K. Meyer 6035* (holotip JE\_00016710 i izotip JE\_00016711; [http://plants.jstor.org/search?filter=name&so=ps\\_group\\_by\\_genus\\_species+asc&Query=%28campanula+longipetiolata](http://plants.jstor.org/search?filter=name&so=ps_group_by_genus_species+asc&Query=%28campanula+longipetiolata)).

**Opis:**—**Biljke** sa jednom ili nekoliko (najčešće 1 do 3, ređe do 10) stabljika; stabljike uglavnom cele blago lučno savijene na gore tako da su poluviseće, ređe su uspravne. **Obod** liske testerast, ređe nareckani ili dublje testerast sa krupnijim zupcima usmerenim ka vrhu liske. **Žlezde** svetle i izražene. **Listovi** sa izraženim centralnim nervom. **Listovi rozete** široko srcasti, trouglasto deltoidni ili široko eliptični. **Donji listovi** široko eliptični sa zašiljenim, ušiljenim ili šiljatim vrhom, sa zaobljenom, široko zaobljenom, srcastom ili odsečenom osnovom; (3–) 5–9 (–12) × 2–4 (–7) cm, najširi na prvoj trećini ili četvrtini ili

niže. **Lisne drške** donjih listova uglavnom 3, 4 do 6 puta kraća od liske. **Gornji listovi** eliptični ili klinasti sa kraćom lisnom drškom, retko sedeći;  $2-5 (-7) \times (0.7-1) 1-2 (-3)$  cm. **Čašica** široko zdelasta ili široko konusna  $3-4(-5) \times (1.7-2) 2-3$  mm, sa izraženim žlebovima koji odvajaju plodnik na tri dela. Čašični zupci usko trouglasti ili linearno–šilasti sa širom bazom,  $(5-6) 6-9 (-13) \times 1.5-2.5 (-3)$  mm; povijeni unazad ili pripijeni uz krunicu; dva puta duži od plodnika; duži od sraslog dela krunice. **Krunica** je široko zvonasta i koturasta do ravna, do  $1/3$ , retko do  $1/2$  srasla,  $(12-14) 14.5-19.5 (-26)$  mm dugačka; ljubičasta ili plavičasto–ljubičasta, sa jasno izraženim tamno–ljubičastim prstenom u centru oko baze prašnika. **Latice** izduženo trouglasto deltoidne, vrhovi povijeni unazad,  $(8.5-10) 10-13.5 (-18) \times (5.5-6) 6.5-8.5 (-11)$  mm. **Dužina prašnik**  $(9-11) 11-14 (-15.5)$ ; **dužina antera** prašnika  $(5.5-6) 6.5-8 (-10)$  mm. Baze prašnika ljubičaste, na spojevima svetlije i pri vrhu kratka svetlija uzdužna linija koja ide do sredine baze (slika 53).





Slika 53. – *Campanula versicolor* subsp. *versicolor* (A, B – habitus, C – deo rizom, D – rizom, E – bočni izgled cveta i čašice, F – deo cvasti (Grčka: A – Parnas; B, F, E – Tzoumerka; C, D – Mavrovouni; fotografije: I. Janković).

**Distribucija i ekologija:**— Podvrsta *C. versicolor* subsp. *versicolor* se može naći u južnom delu Balkanskog poluostrva odnosno u Grčkoj i južnoj Albaniji (slika 52). Najseverozapadnije populacije se nalaze u severozapadnoj Grčkoj u području južnog dela Prespanskog jezera, dok je najseveroistočnija populacija na planini Pangeon u severoistočnoj Grčkoj. Najjužnija populacija se nalazi na jugu Grčke, na ostrvu Kitira (Strid i Tan 1996).

Populacije tipične podvrste se javljaju na krečnjačkoj podlozi u okviru vegetacije pukotine stena (*Asplenietea trichomanes* — *Potentilletalia speciose* i *Onosmetalia frutescentis*), a mogu se naći i na zidinama tvrđava, manastira i starih mostova, ređe na kamenjarima, rudinama i siparima. Raspon nadmorskih visina je od 20 do 2000 m.

Podvrsta je registrovana na sledećim lokalitetima:

**ALBANIJA: Gjirokaštër** — Dhembeli (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Gjirokaštër (BEOU\_31444); Mali i Dembeli, uspon na prevoj Dembeli (BEOU\_32737); Poliçan (BEOU\_42510); Tepelenë, Bence klisura (BEOU\_34817, BEOU\_40065); Tepelenë, Luzat (BEOU\_40061); Tepelenë, stene ispod tvrđave (BEOU\_40064, ZAGR\_39388); Tepelenë (BEOU\_40063); Vjosa – klisura, Kelcire–Dragota (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Vjosa – klisura (BEOU\_32837, BEOU\_40062); **Korçë** — Mali i Thatë, Shengjergj (BEOU\_38307); Prespansko jezero, Mal Grad (BEOU\_38751); **Sarandë** — Bistrice (BEOU\_32621); Butrint (BM\_001191859); maja e Dhema, Ksamil-Pasqyra (W\_2012-00847); **Vlorë** — Bistrice (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Bistrice (BEOU\_40060); Dukat (pers. obs., *Lakušić, D. 2012*); Palase, ispod tvrđave (ZAGR\_39389); Vlorë, Dukat i Ri (BEOU\_32618); Vlorë (BEOU\_31443, BEOU\_32617, BEOU\_40066); Casab (W\_7091).

**GRČKA: Centralno–istočna** — Osa (BEOU\_27739); **Centralno–severna** — Edessa, Edessa–Agras (BP380965); Kalabaka, Grand Meteore (MNHN\_P04442298); Kalabaka, Meteoru (W\_11674); Kalabaka (HalaE902: 263); Kastoria, Kastoria jezero (SOM\_135684); Kastoria (E\_00616299); Kozani, Servia (W\_9490); Olimp, Litohoro, Enipeas (W\_2013-04281, E\_00616290); Olimp, Litohoro, Mega Rema (AMD\_44175, B\_10\_0365469, BEOU\_22436, BEOU\_22439, BEOU\_22440, BM\_001191866, BM\_001191873, BP\_142008, BP\_389977, HalaE902: 263, L\_2997008, LD\_1323599, LD\_1330319, LD\_1331519, LD\_1367798, LD\_1371473, LE\_1017320, LE\_1017324, MANCH s.n., MNHN\_P00177996, MNHN\_P00177997, MNHN\_P00177998, MNHN\_P00177999, MNHN\_P00185840, MNHN\_P00185841, PH\_0000426,

PH\_00025238, SOM\_72821, SOM\_72822, SOM\_72824, SOM\_75231, W\_4240, W\_9324, W\_9325); Olimp, Litochoro (L\_2997009, L\_2997010, W\_18988); Olimp, manastir Sv. Dionisa, Stavros planinarski dom (BEO *s.n.*, HalaE902: 263, LD\_1323539, LD\_1380098, MNHN\_P00178000, SOM\_72825, SOM\_75230, W\_01254, W\_18987); Olimp, Prionia (BEOU\_24729, BEOU\_39010, BEOU\_40041, BEOU\_40042, BEOU\_40043, BEOU\_8045); Olimp (BP\_389975, C *s.n.*, FI\_050345, MNHN\_P00177995, StriA991: 385); Oros Askion, istočno od Namata (E\_00616301); Oros Askion (BEOU\_39009); Pind, Kalambaka, Metori (SOM\_165164); Pind, Kalambaka (StriA991: 385); Pineios, Temp klisura, Rapsani (W\_01148); Pineios, Temp klisura (BEOU\_28150, BEOU\_40044); Prespansko jezero, Mikro Prespa (pers. obs., *Lazarević, P. et al. 2017*); Vermion (StriA991: 385); Voras (StriA991: 385); **Jonska** — Kefalonija, Argostolion (BM\_001191871, FI\_050366); Kefalonija, Ainos (BEO *s.n.*); Kefalonija, Poros (E\_00616296); Kefalonija, Drapano, Agios Varvaros (HalaE902: 263); Kefalonija, Markopoulo, Valerianos (HalaE902: 263); Kefalonija, iznad Steno Ithakis (HalaE902: 263); Krf, Ag. Dimitrios (C *s.n.*); Krf, Lakones (BEOU\_44460); Krf, Makrades (BEOU\_44461); Krf, Pantocratoras (W2004-00954, W2006-16339); Lefkada, Apolpena (BEOU\_40054); Lefkada, Exanthia (BEOU\_44458); Lefkada, Nydri, Nydri vodopad (BEOU\_44459); Lefkada, put od sela Kalamitsi ka plaži Kavalikefta, W exp. (BEOU\_31441); Lefkada (BEOU\_40053); Othonoi (HalaE902: 263); **Južni Pind** — Akarnanika, Romvos manastir, Gdyves-Flamboura (W\_2008-20961); Avgo (StriA991: 385); Fteri (StriA991: 385); Klissoura klisura, Chrisobergion, crkva Agia Eleousa (C *s.n.*); Koziakas (StriA991: 385); Pind, Agrafa, Karoplesi (BM\_001191860, E\_00616295); Pind, Katafili-Soufli (StriA991: 385); Sermeniko, Kokkino Lithari (E\_00 616291, LD\_1374174, MANCH *s.n.*); Sermeniko (HalaE902: 263); Svonii (StriA991: 385); Tomaros, Kopani (C *s.n.*); Tomaros (BM\_001191864, FI\_050367, StriA991: 385); Tzoumerka, Katafigio, Kostelata (BEOU\_37023); Tzoumerka, Strungula (BEOU\_32341); Tzoumerka, Voreia (BEOU\_40056); Tzoumerka (BEOU\_40055, StriA991: 385); **Peloponez** — Alonistaina (BEOU\_40052); Astras, put ka platou Astras (GianK012: 79); Erimanthos (StriA991: 385); Helmos, Kalavrita, od Kalavrite ski centra ka vrhu (pers. obs., *Lakušič, D. et al. 2017*); Helmos, Krioneri, Zarouchla (C *s.n.*); Helmos (BM\_001191867, MNHN\_P00185837, PI-GUAD *s.n.*, StriA991: 385); Kilini, Ano Trikala, istočno od Ano Trikala; put ka vrhu (pers. obs., *Lakušič, D. et al. 2017*); Kilini, Ano Trikala (C *s.n.*); Kilini, Trikala (BEO *s.n.*, BM\_001191861, BM\_001191862, BM\_001191872, BP\_389971, FI\_050362, HalaE902: 263, MANCH *s.n.*, MNHN\_P00185838, StriA991: 385,

W\_62601); Korakia, SI vrha (KalpE2006: 274); Kythira, Viaradika, Paleokastro – brdo, Fridia tou Tsakonou litice (YannA004: 118-119); Langadia (BEOU\_28142); Lykaion (HalaE902: 263); Mainalo, Levidi, ski cnetar (C *s.n.*); Mainalo, stene istočno od ski centra (BEOU\_46662); Mainalo, pored puta ka ski centru (pers. obs., *Lakušič, D. et al. 2017*); Mainalo (StriA991: 385); Mani, Cape Matapan, Porto Kagio (W\_9494); Mavrovouna (BEOU\_40049, BM\_001191870, C *s.n.*, CGE\_25027, FI\_050360, HalaE902: 263, LE\_017321, StriA991: 385); Oligyrtos (StriA991: 385); Parnon, Polidroso, pored česme (BEOU\_46661, BP\_142009, BP\_389972, FI\_050347, FI\_050365, GE *s.n.*, HalaE902: 263, LD\_1320542, MANCH *s.n.*, MNHN\_P00185834, MNHN\_P00185835, MNHN\_P00185836, MNHN\_P04444771, StriA991: 385, W\_2186); Tajget, Parorio (BEOU\_36868, BEOU\_40050, BEOU\_40051, BM\_001191863, BM\_001191869, COI\_0054764, E\_00616293, E\_00616297, E\_00616298, E\_00616300, FI\_050359, HalaE902: 263, LE\_1017322, MANCH *s.n.*, MNHN\_P00185825, MNHN\_P00185826, MNHN\_P00185839, NCY\_004736, StriA991: 385, W\_8160); Tripoli, Neochori (BEOU\_40048); **Severni Pind** — Glliki, Aheron, kod tunela (pers. obs., *Janković, I., Stevanoski, N. 2016*); Ioanina, Mitsikeli (BEOU\_39012); Ioannina, Konitsa (C *s.n.*); Ioannina (BEOU\_40057); Mitsikeli, Kriovrisi (W\_2007-16737); Pind, Souflikas (StriA991: 385); Timfi, Astraka (StriA991: 385, W\_9498); Timfi, Drakolimni (BEOU\_39011, BEOU\_40059, L\_3744198, StriA991: 385); Timfi, Papingo (StriA991: 385); Timfi, Vikos, Kokoros most (BEOU\_40058); Timfi, Vikos (BEOU\_27894); **Severoistočna** — Pangeon, Lofkes (C *s.n.*); Pangeon (StriA991: 385); **Stereia Elas** — Chelidona, Palio Mikro Chorio (BP\_389370, CGE\_25028, GE *s.n.*, HalaE902: 263, MNHN\_P00185832, MNHN\_P00185833, StriA991: 385, W\_9852); Delphi, Castalian, Hyampeia (NCY\_018637); Delphi, Castalian (NCY\_018634, NCY\_018635); Giona, Prosilio (HalaE902: 263); Giona (BEOU\_28090, BEOU\_40047, BEOU\_46663, NCY\_018633, NCY\_018636, StriA991: 385); Helikon, Palaeovouni (C *s.n.*); Helikon, Paliouvouna, Koukoura (C *s.n.*); Helikon (StriA991: 385); Kalliakouda (StriA991: 385); Levadia, Trophonios (U\_1181190); Mesolonghi (HalaE902: 263); Oiti (StriA991: 385); Panetoliko, Giorla (StriA991: 385); Parnas, Amfissa-Karoute (C *s.n.*); Parnas, Eptalofos (BEOU\_40046, C *s.n.*, FI\_050348, L\_2996997, MNHN\_P00185827, MNHN\_P00185828, MNHN\_P00185829, PI *s.n.*, W *s.n.*, W\_19896); Parnas, Langadha (C *s.n.*); Parnas, kod ski centra (BEO *s.n.*, BEOU\_27700, BEOU\_31921, BEOU\_40045, E\_00616292, HalaE902: 263, MNHN\_P00185824, MPU *s.n.*, StriA991: 385, U\_1181191); Petralona, Svoni, Poli (BP\_389370, C *s.n.*, FI\_050346,

MNHN\_P00185830, MNHN\_P00185831, W\_17161); Pind, Tymfristos (HalaE902: 263, StriA991: 385); Prevezis, Nikopoleos-Pargas , Kato Mirsini (C *s.n.*); Vardousia, Vustinitza (HalaE902: 263, BM\_001191868, MANCH *s.n.*, MNHN\_P00185843, MNHN\_P00185844, MNHN\_P00185845, MNHN\_P04444770, BP\_142010); Vardousia (StriA991: 385).

(4b) *Campanula versicolor* subsp. *plasonii* (Formánek) I.Janković & D.Lakušić comb. et stat. nov. prov.

≡ *Campanula plasonii* Formánek, *Verh. Naturf. Vereins Briinn* 37: 155 (1899)

**Lektotip** (određen u Janković i sar. 2017: 271):—Republic of MACEDONIA. Pržigrad Dudica, 1898, *de Ed. Formánek s.n.* (BRNM 13259/36)(slika 54; Janković i sar: figura 5).

= *Campanula versicolor* subsp. *thessala* Boissier (1875) subvar. *lancifolia* Bornmüller, *Bot. Jahrb. Syst.*: 2 (1925)

**Lektotip** (određen u Janković i sar. 2017: 271):—Republic of MACEDONIA. In valle fl. Treska, ad rupes, 300–500 m, 27 April 1918, *J. Bornmüller 4398* (JE 00007087; <http://herbarium.univie.ac.at/database/detail.php?ID=110774>).

= *Campanula mrkvickana* Velenovský, *Allg. Bot. Z. Syst.* 11: 44 (1905)(≡ *Campanula versicolor* f. *mrkvickana* (Velenovský) Hayek, *Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih.* 30(2): 534 (1930))

**Lektotip** (određen u Ančev 2013: 108):—BULGARIA. In siccis calcareis collinis Konjovo planina ad Kistendil, August 1904, *I. Mrkvička s.n.* (PRC451230; <http://herbarium.univie.ac.at/database/detail.php?ID=566505>).

= *Campanula korabensis* F.K. Meyer, *Hausknechtia Beih.*, 15: 149 (2011)

**Holotip** (Meyer 2011: 150):—ALBANIA. Korab, Wiesen oberhalb Radomir, an Felsen, ca. 1400 m, 5.VIII.1959, *F. K. Meyer 4759* (JE00016705; [https://plants.jstor.org/search?filter=name&so=ps\\_group\\_by\\_genus\\_species+asc&Query=campanula+korabensis](https://plants.jstor.org/search?filter=name&so=ps_group_by_genus_species+asc&Query=campanula+korabensis)).

= *Campanula korabensis* subsp. *bicajensis* F.K. Meyer, *Hausknechtia Beih.*, 15: 150 (2011)

**Holotip** (Meyer 2011: 150):—ALBANIA. Gjalica e Lumes, Bicaj, Eingang der Schlucht, ca. 400 m, 31.VII.1959, *F. K. Meyer 4562* (JE00016708; [https://plants.jstor.org/search?filter=name&so=ps\\_group\\_by\\_genus\\_species+asc&Query=campanula+korabensis](https://plants.jstor.org/search?filter=name&so=ps_group_by_genus_species+asc&Query=campanula+korabensis)).

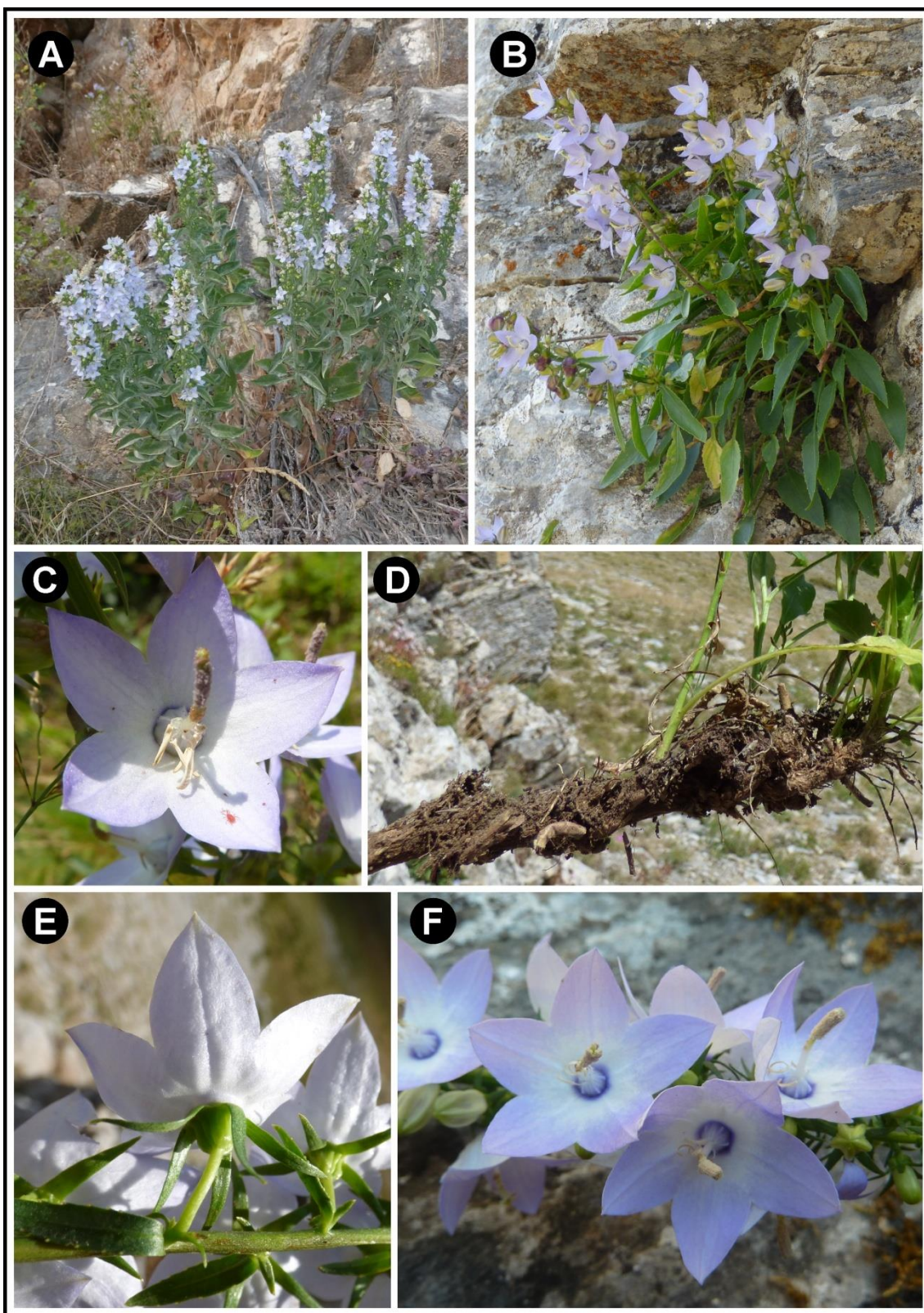
– *Campanula versicolor* f. *matkae* Nikolov, *nom. inv.*, magistarska teza: 67 (2005)



**Slika 54.** – Tipski primerak *Campanula versicolor* subsp. *plasonii* (Formánek) I. Janković & D. Lakušić, comb. et stat. nov. prov.  $\equiv$  *Campanula plasonii* Formánek (BRNM 13259/36)(Janković i sar. 2017: figura 5).

**Opis:**—Biljke sa jednom ili nekoliko (najčešće od 5 do 10) stabljika; stabljike uspravne i samo u donjem delu lučno savijene ili cele blago lučno savijene. **Obod** liske blago sitno nareckan ili tupo testerast, ponekad izgleda da je skoro ceo i blago talasast, pogotov kod gornjih listova. Žlezde retke, sitne, nisu izražene i ne budu na vrhu svakog zupca. **Listovi rozete** uzano eliptični, lancetasti, duguljasto–srcasti. **Donji listovi** eliptični, lancetasti ili duguljasto jajasti sa zatupastim ili šiljatim vrhom i sa zaobljenom, klinastom, odsečenom ili suženom, retko blago srcastom osnovom; (2.5–) 4–7 (–10) × (0.8–) 1.5–4 cm najširi na prvoj polovini ili trećini. **Lisne drške** duplo kraće ili duže od liske. Listovi već u srednjem delu mogu biti sedeći ili sa jako kratkom lisnom drškom, koja se stapa sa suženom osnovom liske. **Gornji listovi** uzano eliptični, uzano klinasti ili lancetasti sa izrazito suženom osnovom koja se stapa sa kraćom lisnom drškom do toga da su listovi sedeći; 1–4 (–6) × (0.3–) 0.7–1.5 (–2.5) cm. **Čašica** zdelasta ili konusna (2–) 2.5–3(–4) × (1.5–) 2–3(–4) mm, sa više žlebova. **Čašični zupci** trouglasti, (2.5–) 3.5–7 (–10) × (1–) 1.5–2 mm; blago povijeni unazad ili u ravni sa gornjom površinom plodnika; dva do tri puta duži od plodnika; kraći od sraslog dela krunice. **Krunica** široko zvonasto–konusna, do 1/2, retko do 1/3 srasla, (10–) 11–15 (–18) dugačka; veoma svetlo ljubičasta skoro bela, bez tamno–ljubičastog prstena u centru oko baze prašnika. **Latice** trouglaste, deltoidne, uspravne, (5.5–) 7–10 (–13) × 5–7 (–8) mm. **Dužina prašnika** (6.5–) 8–11 (–12); **dužina antera** prašnika (3 –) 4.5–5.5 (–6) mm. Baze prašnika deltoidne, iste boje kao krunica (slika 55).





**Slika 55.** – *Campanula versicolor* subsp. *plasonii* (A, B – habitat; C – cvet; D – odrvenjeni donji deo stabljika; E – bočni izgled cveta; F – deo cvasti)(Makedonija: A – Skopje; B, D, E – Ilinska planina, C – Lukovo, Debar; F – Matka; fotografije: I. Janković).

**Distribucija i ekologija:**—Podvrsta *C. versicolor* subsp. *plasonii* je rasprostranjena u severnom delu areala vrste *C. versicolor* odnosno u jugozapadnoj Bugarskoj, južnoj Srbiji, severoistočnoj Albaniji i Makedoniji. Kao što je već naglašeno granica između podvrsta *plasonii* i *versicolor* nije jasna zato što postoje populacije koje su i na genetičkom i na morfološkom nivou prelazne. Kontaktna zona se javlja u pojasu između severoistočne Albanije, Makedonije i Grčke, pogotovo u području Prespanskog jezera u jugozapadnoj Makedoniji i severozapadnoj Grčkoj i u klisuri Vardara u jugoistočnoj Makedoniji i severoistočnoj Grčkoj (slika 52).

Populacije ove podvrste se javljaju na krečnjačkoj podlozi (granit i mermer) u okviru vegetacije pukotine stena (*Asplenietea trichomanes* – *Potentilletalia speciose*), a retko se javlja i na serpentinitnoj podlozi. Takođe se mogu naći i u okviru vegetacije sipara (*Drypetea spinose*) i na kamenjarima. Raspon nadmorskih visina je od 200 do 1900 m.

Podvrsta je registrovana na sledećim lokalitetima:

**ALBANIJA:** **Dibër** — Korab, Radomirë, Fuša i Korabit (BEOU\_46501); Korab, Radomirë (pers. obs., *Lakušić, D. et al. 2016*); **Kukës** — Gjallica, između Ljusena i Koljesjani (BEOU\_46503); Gjallica, Shija klisura, blizu Bicaja (BEOU\_46507, NHMR1094, Gjallica (LibeZ2011: 79); Koritnik, Vana-Tal (W\_2008-02139); Paštrik, zapadna strana (W\_14919); **Lezhë** — Kurbnesh (BEOU\_42620).

**BUGARSKA:** **Kyustendil** — Konjevska planina, Delovo (SOM\_75225); Konjevska planina (BP380964); Zemen, Zemenska klisura, Zemen–Raždavica (AnchM984: 359, Zemen, Zemenska klisura (AnchM984: 359, BEOU\_40039, SOM\_157675, SOM\_75227, SOM\_75228); Zemen, Zemenski prolom (BEOU\_30450, BEOU\_37646); Zemenska planina, Silni Vrh (AsenA009: 274); Zemenska planina (SOM\_102124, SOM\_165495).

**MAKEDONIJA:** **Jugoistočna** — Rabrovo (BM\_001191865); **Jugozapadna** — Crni Drim – klisura, Debarsko jezero, HE Globočica (HMMNH\_3825); Crni Drim – klisura, Debarsko jezero, HE Špilje (HMMNH\_2235 ⇒ HMMNH\_2239); Crni Drim – klisura, Lukovo (BEO *s.n.*, BEOU\_37573, NikoZ005: 60); Debar, Debar–Izrovi (C *s.n.*); Galičica, Baba (BEOU\_33464, BEOU\_37579, BEOU\_37614, BEOU\_38237, BEOU\_40037); Galičica, Gjura (HMMNH\_6986, HMMNH\_6987); Galičica, ka Tomorosu (BEO *s.n.*); Galičica, Ljubaništa (BEOU\_37577); Galičica, prevoj (BEOU\_21848,

BEOU\_40036); Galičica, stara žičara (BEOU\_37620); Galičica, Tomoros (NikoZ005: 60); Galičica (NikoZ005: 64); Ilinska planina, selo Golemo Ilino, vrh Liska (BEOU\_37582, BEOU\_37611, HMMNH\_7027, HMMNH\_7043 ⇒ HMMNH\_7045); Ilinska planina, selo Golemo Ilino (BEOU\_29700, BEOU\_40035); Ilinska planina, Železnec (BEOU\_37610); Jakupica (NikoZ005: 64); Makedonski Brod, klisura Pešnice, kod pećine (BEOU\_38464); Momina čuka (BRNM\_13254/36, BRNM\_13261/36, NikoZ005: 60, VandC909: 380); Ohridsko jezero, manastir Sv. Naum (NikoZ005: 60, 64); Ohridsko jezero, Peštani (BEOU\_27924, BEOU\_37574, BEOU\_37575); Poreč, Breznica (BEO *s.n.*); Stogovo, Gari, iznad sela (HMMNH\_2234); Suhi Dol, Kičevo (BEO *s.n.*); Treska, jezero Kozjak, Zdunje (BEOU\_30005, BEOU\_37601); Treska, Kapina (NikoZ005: 64, 67); Treska, Oča, Poreč (NikoZ005: 64); Treska, Poreče, Kapina (BEO *s.n.*); Treska, Poreče, Selišta (BEO *s.n.*); **Pelagonia** — Kičevo (BEOU\_22437); Prespansko jezero, Golemgrad (NikoZ005: 60); Prespansko jezero, Leskoec (NikoZ005: 60, VandC909: 380); Prespansko jezero, Oteševo (BEOU\_37623, BEOU\_46665); Prespansko jezero, Oteševo–Carina (BEOU\_46666); Prespansko jezero, Pogradec (NikoZ005: 60); Prespansko jezero, Stenja Han (NikoZ005: 60, VandC909: 380); Prespansko jezero, Stenje (BEOU\_46667, BRNM\_13255/36, HMMNH\_6985); Prilep, Derven (NikoZ005: 64); **Polog** — Bistra, Galičnik, iznad sela (NikoZ005: 60); Bistra, Galičnik, od sela Janče ka Galičniku (BEOU\_37569, BEOU\_37570); Bistra, Galičnik (BEOU\_30785, BEOU\_37602); Bistra, Mavrovska reka (NikoZ005: 67); Bistra, vrh Maskarovec (HMMN\_H2240 ⇒ HMMNH\_2251); Bistra (NikoZ005: 60, 64); Korab (NikoZ005: 64); Radika, Adžina reka (BEOU\_40038); Radika, Debar–Mavrovi anovi, raskrsnica za Nichpur (C *s.n.*); Radika, Gornja Radika (NikoZ005: 64); Radika, klisura Barič (BEOU\_33441, BEOU\_33442, BEOU\_37567); Radika, Rec (BEOU\_33459, BEOU\_37566); Radika, Sence (BEOU\_33439, BEOU\_33440, BEOU\_37568, NikoZ005: 67); **Severoisočna** — Kumanovo, selo Pčinja (BEOU\_37598, BEOU\_38516); **Skopje** — Brazda (NikoZ005: 60); Katlanovo, Katlanovska Banja (BEOU\_37605, HMMNH\_2843 ⇒ HMMNH\_2865, NikoZ005: 60, 64); Katlanovo, Kožle, Prnar (BEO *s.n.*, NikoZ005: 64); Katlanovo, Kožle (BEOU\_37604, HMMNH\_2866 ⇒ HMMNH\_2893, NikoZ005: 60, 64.); Katlanovo (NikoZ005: 64); Lepenac, Kačanik, Markov Kamen (BornJ928: 2); Rudoka (NikoZ005: 64); Šar planina, Kobilica, južna strana (BornJ928: 2, NikoZ005: 64); Šar Planina, Kobilica (BP\_389973, BP\_389974); Šar planina, Raduša (BEO *s.n.*); Šar planina (NikoZ005: 64); Skopje, cementara (BEOU\_37609);

Skopska Crna Gora, Banjani, manastir Sv. Ilije (BEOU\_37600, HMMNH\_2106 ⇒ HMMNH\_7026, LibeZ2011: 35, NikoZ005: 60); Skopska Crna Gora, Ostruga (BEOU\_37599); Tetovo, Jažince (NikoZ005: 64); Treska, HE Matka (BEO *s.n.*, BEOU\_27448, HMMNH\_2225 ⇒ HMMNH\_2229, HMMNH\_2947, HMMNH\_2950 ⇒ HMMNH\_2970, HMMNH\_4413 ⇒ HMMNH\_7024, HMMNH\_7028 ⇒ HMMNH\_7042, NikoZ005: 60); Treska, manastir Sv. Nikola Šišovski (BEO *s.n.*); Treska, Matka, manastir Sv. Bogorodice (NikoZ005: 60, 64, 67, BEO *s.n.*, HMMNH\_2898 ⇒ HMMNH\_2921, HMMNH\_2947 ⇒ HMMNH\_2949, HMMNH\_2966); Treska, Matka (BEOU\_37606, BornJ928: 2, NikoZ005: 61); Treska (JE\_00007087); Vodno (VandC909: 380); Žeden, Raduša (NikoZ005: 64); **Vardar** — Demir Kapija, Beli Kamen (BEO *s.n.*); Demir Kapija, Kadovo – klisura (BEOU\_25040); Demir Kapija (BEO *s.n.*, BEOU\_33715, BEOU\_37593, E\_00113261, LibeZ2011: 78, NikoZ005: 60, VandC909: 380, W\_1995-06892); Drenovska klisura, Kvardarci–Prilep, Raec (NikoZ005: 64, BEOU\_30306, BEOU\_37591); Flora planina (BRNM13256/36, BRNM13258/36 NikoZ005: 60, VandC909: 380); Kožuf, Dudica (BRNM13260/36, NikoZ005: 60, VandC909: 380); Kožuf, Pržigrad (BRNM13259/36, NikoZ005: 60, VandC909: 380); Taorska klisura, Novačani (NikoZ005: 64); Taorska klisura, Vlahčani (NikoZ005: 64); Veles, Babuna, Pešti klisura (HMMNH2230 ⇒ HMMNH2233, Veles, Babuna (BEO *s.n.*); Veles, jezero Mladost (BEOU\_37596, BEOU *s.n.*); Veles, klisura Babune (BEOU\_37594, BEOU\_38590); Veles, Navičanska reka (BEO *s.n.*); Veles, Taorska klisura, Novačani (NikoZ005: 64); Veles, Taorska klisura, "Rajko Žinzifov" železnička stanica (NikoZ005: 64); Veles, Topolka (BornJ928: 2, NikoZ005: 64, 66, BEOU\_22438, BEOU\_37595); Veles, Vardar – klisura, blizu železničke stanice "Pčinja" (HMMNH\_2210, HMMNH\_2211); Veles, Vardar – klisura, između železničke stanice "Pčinja" i železničke stanice "Kadina Reka" (NikoZ005: 64); Veles, Vardar – klisura (BEOU\_25035, SOA18768); Veles (BEOU\_27450, BEOU\_27451, NikoZ005: 64).

**SRBIJA: Južna** — Preševo (BEO *s.n.*, BEOU\_40040, BEOU\_40192, RandN980: 54, RandN986: 191); **Kosovo** — Beli Drim – kanjon, Našec (BEOU\_1855); Kodža Balkan, Matoš – klisura, u blizini manastira Sv. Bogorodice kod sela Mušutište (RandN986: 191); Kodža Balkan (BEOU\_2545); Prizren, Duvska klisura (BEOU\_2581); RandN986: 191); Prizren, Prizrenska Bistrica (BEOU\_40190); Prizren, Prizrenska Bistrica – klisura, Dušanov Grad (BEOU\_24520, BEOU\_28087); Prizren, Prizrenska Bistrica – klisura, Kaljaja (BEO

*s.m.*); Prizren, Prizrenska Bistrica – klisura (BEOU\_2893); Prizren, Sinan–Pašina Džamija (BEOU\_31446); Prizren, Vrbičanska klisura (RandN986: 191); Rusenica – klisura, manastir Sv. Trojica Rusenica (RandN986: 191); Šar planina, Brod selo – Gradski kamen (BEOU\_2316/91); Šar Planina, Drven grad (BEO *s.m.*); Šar planina, Globočki kamen (BEOU\_22710); Šar planina, selo Gotovuša (BEOU\_33143); Šar planina, klisura Gotovuške reke (BEOU\_7792); Šar planina, Kokošinje, Ljuboten (padine prema selu Gotovuša)(BEOU\_7826); Šar planina, Kule, prema dolini Lešačke Bistrice (BEOU\_1308/92); Šar planina, Tumba (BEOU\_7811).

(4c) *Campanula versicolor* subsp. *tenorei* (Moretti) I.Janković & D.Lakušić comb. et stat. nov. prov.

≡ *Campanula tenorei* Moretti, *Prosp. Geogr. Bot. Ital.* Schouw: 19. (1824), *nom. nov. pro C. corymbosa* Ten. non Desf.

≡ *Campanula corymbosa* Tenore, *nom. illeg. non C. versicolor* Desf. (1808: 139), *Prod. Fl. Nap.*: 15 (1811–1815)

≡ *Campanula rosanoi* Tenore, *nom. illeg.*, *Fl. Napol.* 3: 205 (1827)

≡ *Campanula versicolor* var. *rosanii* (Ten.) Nyman, *Consp. Fl. Eur.*: 480 (1879)

≡ *Campanula thomasi* in Candolle (1830: 309), *nom. inval.* (ICN član 36.1c)

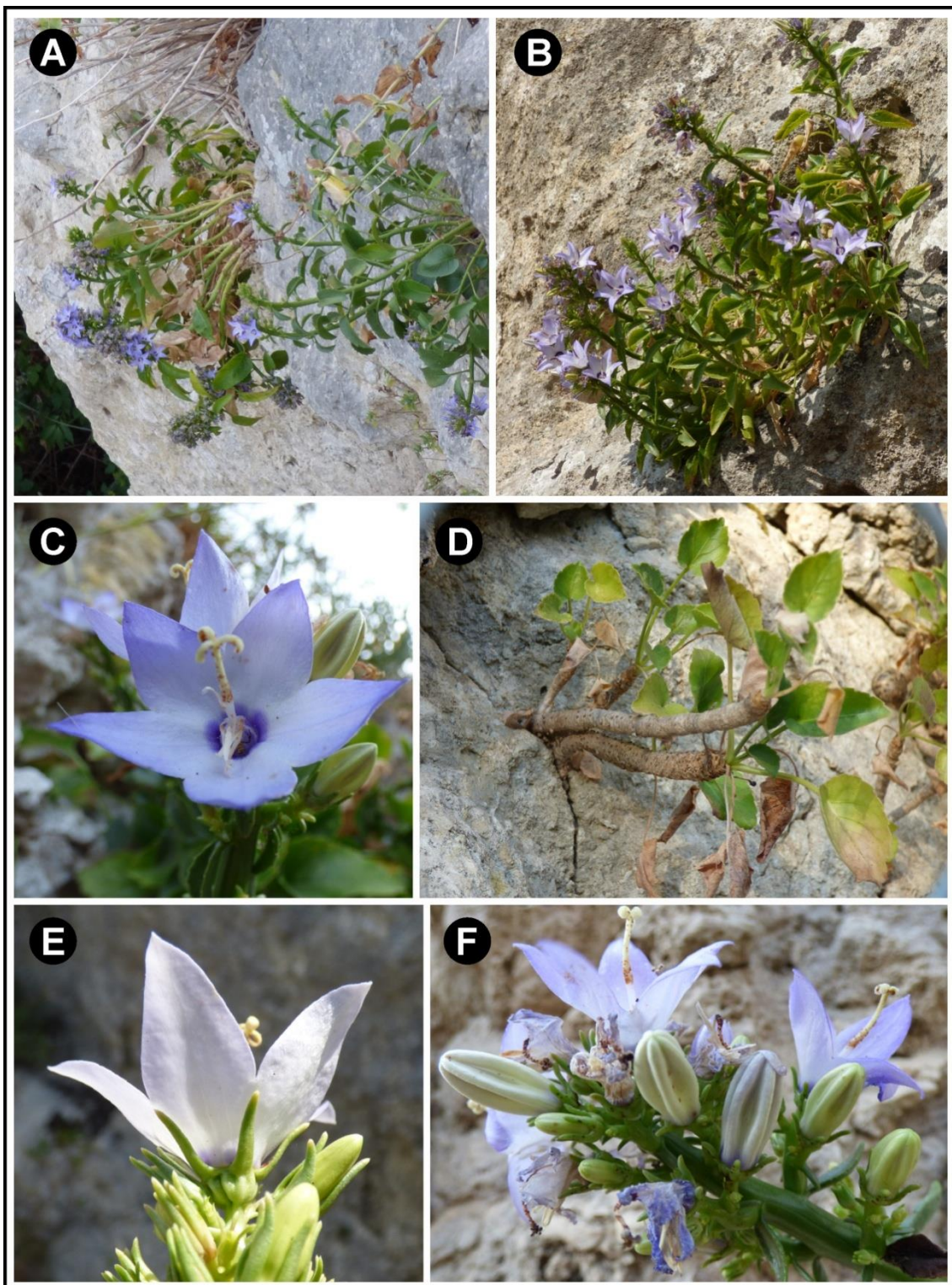
**Lektotip** (određen u Janković i sar. 2017: 267):—ITALY. Basilicata, Ginosa, s.d., *M. Tenore s.n.* (NAP)(slika 56; Janković i sar. 2017: figura 3).



**Slika 56.** – Tipski primerak *Campanula versicolor* subsp. *tenorei* (Tenore) I. Janković & D. Lakušić, comb. et stat. nov. prov.  $\equiv$  *Campanula corymbosa* Tenore (NAP) (Janković i sar. 2017: figura 3).

**Opis:**—Biljke gole, retko sa jednom, obično sa nekoliko(najčešće 5 do 20)stabljika. Stabljike čvrste, debele celom dužinom, pri vrhu mogu biti debele do 8 mm; lučno savijene na gore i poluviseće, često je donji odrvenjeni deo stabla dugačak i do 10 cm. **Obod** liske nepravilno testerast, retko nareckani ili dublje testerast sa krupnijim zupcima usmerenim ka vrhu liske. Žlezde svetle i sitne. **Listovi** čvrsti i debeli. **Listovi rozete** srcasti, izduženo deltoidni ili široko eliptični. **Donji listovi** široko jajasti sa zatupastim ili tupim vrom, sa široko zaobljenom, blago srcastom ili odsečenom osnovom;(2–)3.5–6(–7)×(1.5–)2–4(–5)cm, najširi na prvoj trećini ili četvrtini. **Lisne drške** donjih listova uglavnom duplo kraće od liske. **Gornji listovi** eliptični, objajsasti ili vretenasti sa kraćom lisnom drškom, retko sedeći;(1–)1.5–3(–5)×(0.5–)1–1.5(–2.5) cm. **Cvast** zgusnuta, skraćeni internodusi između klastera cvetova, cvetovi obično u gornjem delu cvasti. **Čašica** široko zdelasta 3–4(–5)×2–3(–4) mm sa izraženim žlebovima koji odvajaju plodnik na tri dela. Čašični zupci usko trouglasti,(4–)5–7.5(–10)×(1.7–)2–2.5(–3) mm; pripijeni uz krunicu; dva puta duži od plodnika; kraći od sraslog dela krunice. **Krunica** je široko zvonasta i konusna, do 1/3, retko do 1/2 srasla,(14–)16–20(–22) mm dugačka; ljubičasta ili plavičasto–ljubičasta, sa ili bez tamno–ljubičastim prstenom u centru oko baze prašnika; prsten nije jasno izražen. **Latice** izduženo trouglasto deltoidne, uspravne,(8–)9.5–12(–14)×(6.5–)7–9(–11) mm. **Dužina prašnik**(11–)12–15(–18) mm; **dužina antera** prašnika(6–)7–9(–10.5) mm. Baze prašnika ljubičaste ako postoji ljubičasti prsten, a ako ne postoji onda su baze prašnika iste boje kao krunica (slika 57).





**Slika 57.** – *Campanula versicolor* subsp. *tenorei* (A, B – habitat; C – cvet; D – odrvenjeni donji deo stabljika; E – bočni izgled cveta; F – deo cvasti)(Italija: A, B – Matera; B – Il Ciolo, C – Corasano; E – Castellaneta; F – St. Maria di Leuce; fotografije: I. Janković).

**Distribucija i ekologija:**— Podvrsta *C. versicolor* subsp. *tenorei* je rasprostranjena u jugoistočnom delu Apeninskog poluostrva, u regionima Apulija i Basilikata (slika 52).

Populacije ove podvrste se javljaju na krečnjačkoj podlozi u okviru vegetacije pukotine stena (klasa *Asplenietea trichomanes* – *Onosmetalia frutescentis*) kao i na starim zidinama i tvrđavama. Raspon nadmorskih visina je od 8 do 400 m.

Podvrsta je registrovana na sledećim lokalitetima:

**ITALIJA: Apulia** — Barese (PignS982: 692); Brindisi (K\_00814350); Castellaneta (BEOU\_41741); Gallipoli, Conchiglie-Alto, Montagna Spaccata (BEOU\_41750, FI\_050351); Gallipoli, Madonna Dell'Alto Mare (BM\_001191882); Gallipoli, Rupì di San Mauro (BM001191882); Gallipoli (RO *s.n.*); Guliano del Capo, Il Ciolo (BEOU\_41748); Laterza, gravina di Laterza (BEOU\_41739, BEOU\_41740); Leuca, Santa Maria di Leuca (BEOU\_41749, PignS982: 692); Marina di Novaglie (LibeZ2011: 77A); Marina Serra, Tricase (LibeZ2011: 77B); Marina Serra (BEOU\_41747); Massafra, gravina della Madonna della Scala (BEOU\_41751); Mottola, gravina di Petruscio (BEOU\_41743); Otranto (FI\_050364); Palagianello, gravina San Biagio (BEOU\_41742); Porto Miggiano, Santa Cesarea Terme (pers. obs., *Vydrova, A., Grulich, V. 2014*); Punta Palascia (BEOU\_41746, BM\_001191874, BM\_001191875, BM\_001191876, BM\_001191877, BM\_001191878, BM\_001191879, BM\_001191880, BM\_001191881, BM\_001191883, BM\_001191885, BP\_380969, E\_00616303, FI\_050352, FI-050353, FI\_050354, GE *s.n.*, MNHN\_P00185822, PI-GUAD *s.n.*, RO *s.n.*); Taranto, Murgie di Leucaspidi (K00814351); Taranto (PignS982: 692); **Basilikata** — Matera, gravina di Matera (BEOU\_41744); Matera (PignS982: 692); Matera (BEOU\_41745, FI\_050356, FI\_050357, FI\_050358, RO *s.n.*, TerzM008: 154); Palagianello, Gravina di Palagianello (RO *s.n.*).

## 5. DISKUSIJA

Balkansko poluostrvo sa okolojadranskim područjem predstavlja jedan od regiona gde je zabeležen veliki broj endemičnih taksona roda *Campanula* (Fedorov i Kovanda 1976, Kovačić 2004). Prema Flori Evrope za Balkansko poluostrvo je zabeleženo 93 vrste i podvrste roda *Campanula* od čega su 63 endemični taksoni (Fedorov i Kovanda 1976). Broj taksona je verovatno značajno veći s obzirom da se i posle viševjekovnog istraživanja flore Balkanskog poluostrva i dalje otkrivaju nove vrste i podvrste unutar roda *Campanula* (Bogdanović i sar. 2014a, Bogdanović i sar. 2014b, Bogdanović i sar. 2015). Takođe, postoje i kriptični taksoni kao i zapostavljeni, koji su posle detaljnih istraživanja reafirmisani (Frajman i Schneeweiss 2009, Ronikier i Zalewska-Galosz 2014, Škondrić i sar. 2014).

Vrsta *Campanula austroadriatica* je jedan od primera kriptičnih taksona, koja je na osnovu rezultata detaljne filogenetske studije kompleksa *Campanula pyramidalis* izdvojena od tipične široko shvaćene vrste *C. pyramidalis* (Lakušić i sar. 2013). Osim ove dve vrste, kompleks *C. pyramidalis* obuhvata i vrste *C. secundiflora* i *C. versicolor* (Fedorov i Kovanda 1976, Geslot 1984, Lakušić i sar. 2013). Vrste ovog kompleksa su rasprostranjene na Balkanskom poluostrvu, s tim da se mali disjunktne deo areala vrste *C. versicolor* nalazi u jugoistočnom delu Apeninskog poluostrva (slika 3)(Fedorov 1976, Conti i sar. 2005).

S obzirom da odnosi između kao i unutar vrsta grupe "*Versicolor*" nisu skroz razjašnjeni, ovom studijom su istraženi genetička varijabilnost i struktura kao i morfološka varijabilnost i diferencijacija taksona grupe "*Versicolor*".

## 5.1. Odnosi u okviru filogenetske podgrupe I

### 5.1.1. Genetička varijabilnost populacija filogenetske podgrupe I

Rezultati molekularnih istraživanja bazirani na mikrosatelitnim markerima su pokazali da se analizirane populacije filogenetske podgrupe I odlikuju značajnim genetičkim diverzitetom sedam mikrosatelitnih markera (tabela 10). Pet od sedam markera je visoko informativno, a dva umereno (tabela 9). *Austroadriatica* i *montenegrina* populacije se odlikuju nešto većim vrednostima prosečnog broja alela ( $N_{av}$ ), alelnog bogatstva ( $N_{ar}$ ) i očekivane heterozigotnosti ( $H_e$ ) u odnosu na *secundiflora* i *limensis* populacije. Više vrednosti navedenih genetičkih parametara su verovatno posledica protoka gena između populacija. Naime, *austroadriatica* populacije su međusobno manje udaljene, a samim tim i manje izolovane u odnosu na *secundiflora* i *limensis* populacije. Slično kao i *austroadriatica*, i *montenegrina* populacije su međusobno geografski manje distancirane i izolovane. U prilog ovoj pretpostavci ide činjenica da su vrednosti genetičkih parametara nešto niže kod visokoplaninskih *montenegrina* populacija koje su međusobno izolovanije i sa manjim brojem jedinki, nego populacije iz kanjona Morače i njenih pritoka, kao i iz kanjona Cijevne.

Odstupanje od HWE ravnoteže je detektovano kod populacija koje su pretežno iz Crne Gore. Deficit heterozigota je najverovatnije posledica Wahlund-ovog efekta (Wahlund 1928), koji se odnosi na smanjenje heterozigotnosti u populaciji kao posledica subpopulacione strukture. Ukoliko dve ili više subpopulacija imaju različite frekvencije alela onda je celokupna heterozigotnost redukovana čak iako se subpopulacije odlikuju HWE ravnotežom. Uzroci ovoga mogu biti geografske barijere za protok gena i genetički drift u subpopulacijama.

Za šest populacija je detektovano da su u skorijoj prošlosti prošle kroz genetičko usko grlo (tabela 11). Populacije P01 (HR\_Opuzen), P25 (SR\_Mileševka) i P27 (SR\_Davidovica) su najverovatnije pod značajnim direktnim antropogenim uticajem, s obzirom da rastu na stenama pored puta ili zidinama. Ove populacije se odlikuju i nižim vrednostima alelnog bogatstva (tabela 10). Međutim, za populacije P04 (CG\_Risan), P05 (CG\_Nikšić) i P23 (AL\_Selce) detekcija genetičkog uskog grla je neočekivana s obzirom da su vrednosti alelnog bogatstva za ove populacije među najvišim, pogotovo za populaciju P23 (AL\_Selce). Skorašnja kolonizacija novih staništa je jedno od mogućih objašnjenja dobijenih rezultata.

STRUCTURE analizom je ustanovljena genetička struktura filogenetske podgrupe I i pokazano je da je statistički najpodržanije da se populacije grupišu u tri genetička klastera — A, B1 i B2 (slika 9B). Genetički klasteri se podudaraju sa topologijom Fitch-Margoliash filogenetskog stabla gde se uočava grana koja odgovara genetičkom klasteru A i grana koja odgovara genetičkom klasteru B1 uz izdvajanje grane koja odgovara genetičkom klasteru B2. Rezultati AMOVA analize podržavaju genetičku strukturu filogenetske podgrupe I i diferencijaciju genetičkih klastera (tabela 12) iako postoji velika unutarpopulaciona varijabilnost što je verovatno posledica alogamije odnosno unakrsnog oprašivanja. Genetički klaster A obuhvata *austroadratica* populacije, B1 klaster obuhvata *montenegrina* populacije, dok B2 obuhvata *secundiflora* i *limensis* populacije. Ovi rezultati ukazuju na genetičku specifičnost *montenegrina* populacija, koje su kao i prema rezultatima filogenetske studije srodnije sa *secundiflora* i *limensis* populacijama nego sa *austroadratica* (Lakušić i sar. 2013).

Izdvajanje ova tri genetička klastera je podržano jasno razgraničenim arealima populacija koje pripadaju određenim genetičkim klasterima (slika 10). Genetički klaster A — *austroadratica* obuhvata populacije iz mediteransko-submediteranskog dela južne Hrvatske, Crne Gore i severozapadne Albanije. Klaster B2 — *secundiflora* obuhvata populacije iz jugozapadne Srbije i severoistočne Crne Gore. Genetički klaster B1 — *montenegrina* se geografski nalazi između klastera A i B2 i obuhvata populacije iz kontinentalnog dela Crne Gore i severne Albanije.

*Limensis* populacije nisu genetički izdiferencirane u odnosu na *secundiflora* populaciju (slika 9). Iako *limensis* i *secundiflora* populacije pripadaju istom genetičkom klasteru B2, na Fitch-Margoliash filogenetskom stablu uočava se umereno podržana (BS 61%) grana sa izdvojenim *limensis* populacijama (slika 11). Ovo je u skladu sa odnosom *secundiflora* i *limensis* populacija ustanovljenim u filogenetskoj studiji Lakušić i saradnika (2013) i Janković i saradnika (2016). Unutar razvojne linije S filogenetskog stabla baziranom na sekvencama tri nekodirajuća hloroplastna regiona (slika 2; Lakušić i sar. 2013: figura 2).

Razlog za ovakve odnose unutar genetičkog klastera B2 su najverovatnije niske vrednosti genetičkih parametara kao što su prosečan broj alela ( $N_{av}$ ), alelna bogatstvo ( $N_{ar}$ ), uočena ( $H_o$ ) i očekivana ( $H_e$ ) heterozigotnost (tabela 10). Niska genetička varijabilnost *secundiflora* populacije je najverovatnije posledica uzorkovanja s obzirom da postoji mali broj jedinki na ograničenom prostoru. Ujedno je to i najsevernija populacija grupe "*Versicolor*" u

klisuri Panjice (jugozapadna Srbija). Može se reći da je *secundiflora* populacija geografski izolovana od *limensis* populacija s obzirom da između *secundiflora* i najbliže *limensis* populacije postoji planinski prostor širine oko 45 km i nadmorske visine do 1300 m (Pešterska visoravan, jugozapadna Srbija) gde do sad nisu zabeležene druge populacije ni pojedinačne jedinke. Na specifičnost *secundiflora* populacije ukazuju i visoke vrednosti indeksa genetske diferencijacije ( $F_{ST}$ ) kad je *secundiflora* populacija u paru sa drugim populacijama (prilog - tabela 1).

### 5.1.2. Morfološka varijabilnost populacija filogenetske podgrupe I

Na morfološkom nivou analizirane populacije su dosta varijabilne (tabela 13, slika 12). Iako su zbog velike varijabilnosti jedinke raštrkane u prostoru diskriminantnih osa (slika 12AB), i diskriminantna i klastera analiza ukazuju na grupisanje populacija u tri grupe odnosno klastera (slika 12) koji se skoro u potpunosti podudaraju sa genetičkim klasterima A, B1 i B2.

Razlika između genetičkih i morfoloških klastera se ogleda u različitoj poziciji pojedinih populacija unutar ustanovljenih genetičkih klastera i morfoloških grupa. To su intermedijerne populacije koje se geografski nalaze između areala *austroadriatica* i *montenegrina* populacija (slika 6 i 10). To ukazuje da je u kontaktnim zonama najverovatnije došlo do introgresije i/ili hibridizacije. Kao što je već naglašeno *austroadriatica* i *montenegrina* populacije su geografski bliske i manje izolovane nego što su *montenegrina* i *limensis* populacije. Tako da nije iznenađujuće što se prelazne populacije javljaju između areala *austroadriatica* i *montenegrina* populacija, a ne između *montenegrina* i *limensis*.

Na genetičkom nivou *austroadriatica* populacija iz Kruja (P11) iz severozapadne Albanije je prelazna populacija između klastera A – *austroadriatica* i B1 – *montenegrina*. Prema rezultatima STRUCTURE analize za  $K = 2$  ova populacija pripada klasteru A kao i sve *austroadriatica* populacije. Međutim, za  $K = 3$  veći udeo genoma ove populacije je poreklom iz klastera B1 – *montenegrina*, a manji deo iz klastera A – *austroadriatica* (slika 9). Na morfološkom nivou ova populacija je pozicionirana sa *austroadriatica* populacijama (slika 13). Bez obzira što je ova populacija prelazna na molekularnom nivou, ipak je svrstavamo u *C. austroadriatica*, jer se na morfološkom nivou jedinke iz ove populacije jasno razlikuju od jedinki *montenegrina* populacija. Od *montenegrina* populacija se razlikuje na osnovu robustnog habitusa, kratke čašice sa plitkim brazdama, uskih trouglastih ušiljenih čašičnih zubaca i

zvonaste krunice sa tamno-ljubičastim prstenom u sredini. Latice su duže i uže u odnosu na latice cvetova *montenegrina* jedinki. Dodatno, i staništa na kojima se ova populacija javlja su zidine tvrđave, a to je stanište koje je karakteristično upravo za vrstu *C. austroadriatica*, dok *montenegrina* populacije nisu nalažene na takvim staništima.

Slična situacija je i sa populacijom sa Rozafa tvrđave u Skadaru (P09) iz severozapadne Albanije s tim da ona ima malo veći genetički udeo klastera A *austroadriatica* nego udeo klastera B1 *montenegrina*. Populacija iz Skadra nije sakupljena i za morfološke analize, ali se kao i populacija iz Kruja lako razlikuje od *montenegrina* populacija.

Najsevernija *austroadriatica* populacija iz kanjona Komarnice (P12) iz severozapadne Crne Gore pripada genetičkom klasteru A kao i skoro sve ostale *austroadriatica* populacije (izuzetak su P09\_AL\_Skadar i P11\_AL\_Krujë). Međutim, na morfološkom nivou populacije iz kanjona Komarnice i sa Lovćena iz južne Crne Gore, koja nije uključena u analizu mikrosatelita, grupišu se sa *montenegrina* populacijama (slika 13). Unutar morfološkog klastera *montenegrina* populacija ove dve populacije su izdvojene u zaseban podklaster (slika 13C). To su jedine dve *austroadriatica* populacije uzorkovane sa oko 1000 m.n.v., dok su ostale uzorkovane na visinama do 150 m.n.v. (tabela 5). Pretpostavlja se da je uticaj klime na većim nadmorskim visinama doveo do toga da su jedinke iz ove dve populacije malo sitnije što je prouzrokovalo da se izdvajaju iz *austroadriatica* populacija i blago preklapaju sa *montenegrina* populacijama. Međutim, na osnovu karakteristika čašice i čašičnih zubaca jedinke iz ove dve populacije se jasno razlikuju od jedinki *montenegrina* populacija. Kao što je već napomenuto, *C. austroadriatica* je tradicionalno bila identifikovana kao *C. pyramidalis*. Specifičnost populacije iz kanjona Komarnice je zapazio R. Lakšić koji za ovaj kanjon navodi *C. pyramidalis* subsp. *subalpina* (Lakušić i Redžić 1989: 125). Uz ovu podvrstu ne navodi opis ni dijagnozu tako da se smatra "golim" imenom (lat "nomen nuda")(ICN član 31.8).

Prema rezultatima molekularnih analiza koje su predstavljene u ovoj tezi, kao i prema rezultatima filogenetske studije Lakušić i saradnika (2013) *montenegrina* populacije su srodnije sa *secundiflora* i *limensis* populacijama nego sa *austroadriatica* populacijama (slika 9). Međutim, na morfološkom nivou *montenegrina* populacije su sličnije *austroadriatica* populacijama (slika 13C, 14 i 15). U prostoru diskriminantnih osa, položaj *montenegrina* grupe populacija u odnosu na *austroadriatica* i *secundiflora* grupe populacija je skladu sa geografskim položajem analiziranih populacija. Naime, *montenegrina* populacije se nalaze

između mediteransko-submediteranskih *austroadriatica* populacija i kontinentalnih *secundiflora* i *limensis* populacija (slika 5).

Rezultati ove studije ukazuju da su *montenegrina* populacije jasno genetički i morfološki izdiferencirane što potvrđuje rezultate proizašle iz ove teze dobijene analizom manjeg broja populacija, u kojima su populacije iz kontinentalnog dela Crne Gore i severne Albanije opisane kao nova vrsta *Campanula montenegrina* I. Janković & D. Lakušić (Janković i sar. 2016: 77). Dakle, ova dodatna istraživanja na većem uzorku su potvrdila autentičnost vrste *C. montenegrina*.

*Limensis* populacije se grupišu sa *secundiflora* populacijom i na molekularnom i na morfološkom nivou (slika 9 i 13C). Međutim, postoji blaga diferencijacija odnosno izdvajanje *limensis* populacija i na molekularnom nivou, što se uočava na Fitch-Margoliash filogenetskom stablu (slika 11 i 26), i na morfološkom nivou duž treće diskriminantne ose (slika 15B). Jedinke iz *secundiflora* i *limensis* populacija je moguće u većini slučajeva razlikovati na osnovu finih, suptilnih razlika u obliku krunice, dužine cvasti kao i odnosa dužine stabla i cvasti.

### **5.1.3. Varijabilnost bioklimatskih parametara staništa populacija filogenetske podgrupe I**

Veći opseg variranja bioklimatskih parametara staništa *montenegrina* populacija je posledica geografskog položaja ovih populacija i većeg opsega nadmorskih visina na kojima rastu *montenegrina* populacije (od 60 do 1800 m). Zato su *montenegrina* populacije pod uticajem više tipova klime. *Montenegrina* populacije su smeštene u regionu koji predstavlja prelazno područje između mediteransko-submediteranske klime na jugu i umereno-kontinentalne klime na severu, tako da su populacije pod uticajem prelazne klime koja je označena kao submediteransko-jadransko-umereno kontinentalna humidna klima (IV5). Na višim nadmorskim visinama klima se modifikuju duž visinskog gradijenta i predstavljaju planinski tip klime označena kao perhumidno submediteransko-kontinentalna planinska klima (X1/X3-IV3/VI).

Kao što je već naglašeno, areal *montenegrina* populacija se nalazi između areala *austroadriatica* i areala *secundiflora* populacija. Međutim, areali *austroadriatica* i *montenegrina*



populacija su geografski bliskiji nego areali *montenegrina* i *secundiflora* populacija. To se ogleda i u izdvojenom položaju *secundiflora* jedinki u prostoru diskiminantnih osa (slika 16).

Iako su bioklimatski parametri koji su vezani za termički režim staništa značajniji za diferencijaciju staništa populacija filogenetske podgrupe I, ipak su padavine najhladnijeg kvartala (BIO 19) bioklimatski parametar koji izdvaja staništa *secundiflora* populacija (slika 17, 18B). Staništa *secundiflora* populacija su pod uticajem (IV2b) humidne umereno-kontinentalne ili (X1) humidne planinske klime alpskog tipa koje se odlikuje manjom količinom padavina u odnosu na perhumidnu mediteransku (IV3) ili perhumidnu submediteransku klimu (V) pod čijim su uticajem *austroadriatica* odnosno *montenegrina* populacije.

## 5.2. Odnosi unutar filogenetske podgrupe II

### 5.2.1. Genetička varijabilnost populacija filogenetske podgrupe II

Rezultati molekularnih istraživanja bazirani na mikrosatelitnim markerima su pokazali da se analizirane populacije filogenetske podgrupe II odlikuju značajnim genetičkim diverzitetom (tabela 17). Šest od sedam mikrosatelitnih markera su visoko informativni, a jedan umereno (tabela 16).

Odstupanje od HWE ravnoteže je detektovano kod devet populacija (tabela 17). Uzrok ovoga može biti direktno antropogeno dejstvo na jedinke koje rastu na zidovima, starim zidinama ili stenama pored puteva (P29 SR\_Preševo, P30 SR\_Prizren, P37 MK\_Matka, P57 GR\_Krf, P53 GR\_Alonistaina), geografske barijere koje smanjuju protok gena (P22 AL\_Shija, P52 GR\_Parnas, P54 GR\_Mavrovouni) ili larve insekata (žičak iz roda *Miarus* Schönherr; Caldara 2007) zbog kojih se smanjuje broj cvetova odnosno produkcija polena, pa se remete frekvencije alela (P37 Matka, P45 Galičica).

Za četiri populacija je detektovano da su u skorijoj prošlosti prošle kroz genetičko usko grlo (tabela 18). To su populacije P48 (GR\_Olimp), P50 (GR\_Tempi), P65 (IT\_Castellaneta) i P67 (IT\_Otranto), a uzrok može biti antropogenog karaktera, s obzirom da rastu na stenama pored puta ili na zidinama u gradovima.

STRUCTURE analizom je ustanovljena genetička struktura filogenetske podgrupe II i pokazano je da je statistički najpodržanije da se populacije grupišu u dva genetička klastera — C i D (slika 19B, prilog - slika 2). Genetički klasteri se podudaraju sa topologijom Fitch-Margoliash filogenetskog stabla gde se uočava grana koja odgovara genetičkom klasteru C i grana koja odgovara genetičkom klasteru D (slika 21). Kao i za filogenetsku podgrupu I, rezultati AMOVA analize podržavaju genetičku strukturu filogenetske podgrupe II i diferencijaciju genetičkih klastera (tabela 19B), iako postoji velika unutarpopulaciona varijabilnost što je verovatno posledica alogamije odnosno unakrsnog oprašivanja.

Izdvajanje dva genetička klastera je podržano jasno razgraničenim arealima populacija koje pripadaju ovim genetičkim klasterima. Genetički klaster C – *versicolor 1* obuhvata populacije iz severnog dela areala filogenetske podgrupe II, odnosno iz jugozapadne Bugarske, južne Srbije, severoistočne Albanije i Makedonije, dok genetički klaster D – *versicolor 2* obuhvata populacije iz južnog dela areala odnosno Grčke, južne Albanije i jugoistočne Italije (slika 20A). Genetička diferencijacija između severnih i južnih

populacija *C. versicolor* je uočena i ranije na filogenetskom stablu baziranom na sekvencama tri hloroplastna regiona. Međutim, diferencijacija je bila statistički slabo podržana tako da u toj filogenetskoj studiji nije menjan taksonomski koncept vrstne *C. versicolor* (Lakušić i sar. 2013).

Populacije P38 (MK\_Katlanovo), P39 (MK\_Veles) i P46 (MK\_Demir Kapija) imaju značajan udeo i jednog i drugog genetičkog klastera, s tim da je udeo genetičkog klastera D veći od udela klastera C (slika 20A). Na Fitch-Margoliash filogenetskom stablu navedene populacije su pozicionirane bliže srednjem delu stabla odnosno delu gde je prelaz između dve glavne grane koje odgovaraju genetičkim klasterima C i D (slika 21). Ukoliko se pogleda geografski položaj navedenih populacija, pogotovo populacija P38 (MK\_Katlanovo) i P39 (MK\_Veles) iz centralne Makedonije, očekivalo bi se da pripadaju genetičkom klasteru C pošto su geografski bliske populacijama iz ovog klastera. Međutim, to su populacije koje se nalaze u blizini doline i klisure Vardara. Populacije P38 (MK\_Katlanovo) je iz kanjona Pčinje, a populacija P39 (MK\_Veles) kod jezera Mladost koje je nastalo pregrađivanjem toka reke Otavice. Reke Pčinja i Otavica su leve pritoke Vardara. Takođe, populacija P46 (MK\_Demir Kapija) je uzorkovana iz klisure potoka, koji se uliva u Vardar. S obzirom da dolina Vardara predstavlja jedan od koridora kojima se širi uticaj mediteranske klime od Egejskog mora ka unutrašnjosti kontinenta odnosno ka severu (Stevanović i Stevanović 1995, Zlatković i sar. 2011), verovatno je dolina Vardara put koji omogućava protok gena između severnih i južnih populacija vrste *C. versicolora* odnosno klastera C i D. Dodatno, u klisuri Vardara i klisurama njegovih pritoka Babune i Topolke takođe je zabeleženo prisustvo nekoliko populacija *C. versicolor* koje nisu uključene u ovo istraživanje, ali doprinose protoku gena i genetičkom diverzitetu.

Rezultati STRUCTURE analize za  $K = 3$  (prilog - slika 2) ukazuju na genetičku specifičnost *tenorei* populacija iz jugoistočne Italije (P64–P68) koje se izdvajaju u genetički klaster D2 (slika 19B). Izdvajanje se uočava i na Fitch-Margoliash filogenetskom stablu (slika 21) i podržano je i višim  $F_{ST}$  vrednostima između *tenorei* populacija i svih ostalih populacija (prilog - tabela 5). Pojedine populacije iz severozapadne Grčke (P56 i P59) i iz južne Albanije (P61, P62 i P63) takođe pripadaju klasteru D2 *tenorei* (slika 20B) i na Fitch-Margoliash filogenetskom stablu su bliže pozicionirane *tenorei* populacijama (P64–P68) nego ostale populacije iz Grčke i Albanije (slika 21). Ovo izdvajanje *tenorei* populacija nije iznenađujuće s obzirom da su to populacije iz Italije odnosno sa Apeninskog poluostrva

tako da su one i geografski izdvojene i distancirane od populacija sa Balkanskog poluostrva (slika 20B). Populacije iz severozapadne Grčke i južne Albanije su u geografskom smislu relativno blizu jugoistočne Italije i predstavljaju još jedan primer da je nekada verovatno postojala veza između jugoistočne Evrope i Apeninskog poluostrva. Ne bi trebalo zanemariti ni uticaj čoveka s obzirom da postoje pretpostavke da su Grci preneli vrstu *C. versicolor* u Italiju (Gambetta i Loschiavo 2015).

Populacije P38 (MK\_Katlanovo) i P39 (MK\_Veles) iz centralne Makedonije takođe pripadaju klasteru D2 *tenorei* (slika 19B i 20B). Prema prethodno iznetim rezultatima može da se uoči da jasno razgraničeni areali populacija ustanovljenih genetičkih klastera i morfoloških grupa, podržavaju genetičku odnosno morfološku diferencijaciju. Stoga je iznenađujuće da se ove dve populacije iz centralne Makedonije grupišu sa geografski udaljenim populacijama iz jugoistočne Italije. Međutim, na Fitch-Margoliash filogenetskom stablu ove dve populacije nisu srodne sa *tenorei* populacijama već su pozicionirane u delu stabla gde je prelaz između dve glavne grane koje odgovaraju genetičkim klasterima C i D za  $K = 2$  (slika 21). Kao što je već napomenuto, za  $K = 2$  ove dve populacije imaju značajan udeo oba genetička klastera, tako da njihov položaj na Fitch-Margoliash stablu podržava genetičku strukturu ustanovljenu za  $K = 2$ , a ne za  $K = 3$ .

### 5.2.2. Morfološka varijabilnost filogenetske podgrupe II

Na morfološkom nivou analizirane populacije su dosta varijabilne (tabela 20 i 21, slika 22). Zbog velike varijabilnosti i velikog broja jedinki, one čine kontinuiranu skupinu u prostoru diskriminantnih osa (slika 23AB). Međutim, i klusterska i diskriminantna analiza ukazuju na grupisanje populacija u dve morfološke grupe, koji se skoro u potpunosti podudaraju sa genetičkim klasterima C i D (slika 19).

*Mrkvickana*, *matkae*, *korabensis* i *bicajensis* populacije se i na molekularnom i na morfološkom nivou grupišu zajedno sa *versicolor 1* populacijama (slika 23). Sve ove populacije su rasprostranjene u severnom delu areala filogenetske podgrupe II odnosno u jugozapadnoj Bugarskoj, južnoj Srbiji, severoistočnoj Albaniji i Makedoniji. Sa *versicolor 2* populacijama se grupišu *tenorei* populacije (slika 23). To su populacije koje su rasprostranjene u južnom delu areala filogenetske podgrupe II odnosno u Grčkoj, južnoj Albaniji i jugoistočne Italiji.

U prostoru diskriminantnih osa jedinke *tomentella* populacije su pozicionirane sa jedinkama *versicolor 2* populacija (slika 23AB). Međutim, klasterka analiza *tomentella* populaciju grupiše sa *versicolor 1* populacijama kao i morfološki prelazne populacije *thessala* i *plasonii* (slika 23C). Ove tri populacije se nalaze u istočnom delu areala filogenetske podgrupe II, odnosno *plasonii* u jugoistočnoj Makedoniji, a *tomentella* i *thessala* u severoistočnoj Grčkoj. Ustvari, rasprostranjene su između areala populacija koje pripadaju genetičkim klasterima C – *versicolor 1* i D2 – *versicolor 2* (slika 4 i 5; P46, P48 i P49 – slika 20). Za *plasonii* populaciju (P46\_MK\_Demir kapija) je već istaknuto da je prelazna populacija između genetičkih klastera C i D. Njen prelazni karakter se odražava i na morfološkom nivou. Pošto su *tomentella* i *thessala* populacije (P48\_GR\_Olimp i P49\_GR\_Prionia) rasprostranjene na Olimpu i južnije u odnosu na *plasonii* populaciju, verovatno je uticaj protoka gena između klastera C – *versicolor 1* i D2 – *versicolor 2* slabiji, pa ove dve populacije ipak nisu kao i *plasonii* prelazne na molekularnom nivou, već pripadaju genetičkom klasteru D (slika 20A). Ono zbog čega se na morfološkom nivou grupišu sa *versicolor 1* populacijama je verovatno uticaj aridnije egejske submediterasko-subkontinentalne klime istočnog dela u odnosu na klimu zapadnog i južnog dela areala filogenetske podgrupe II odnosno Balkanskog poluostrva (Stevanović i Stevanović 1995). Najverovatnije su zbog klime jedinke *tomentella* i *thessala* populacija nešto sitnije u odnosu na jedinke *versicolor 2* populacija.

Klasterka analiza na nivou populacija ukazuje na izdvajanje *mrkevickana* populacije (slika 23). Ovo je najseveroistočnija populacija i geografski je izolovana u klisuri Strume, blizu Zemena u jugozapadnoj Bugaskoj (slika 4 i 5). Između ove populacije i najbliže populacije u južnoj Srbiji ili centralnoj Makedoniji se nalazi planinski prostor širine preko 80 km i nadmorske visine preko 1000 m, gde prema dostupnim podacima nije zabeleženo prisustvo vrste *C. versicolor*. Takođe,  $F_{ST}$  vrednosti (prilog - tabela 6) između *mrkevickana* i ostalih populacija su generalno veće u odnosu na druge  $F_{ST}$  vrednosti i uglavnom statistički značajne. Izolovan geografski položaj ove populacije je najverovatnije uzrok niskih vrednosti genetičkih parametara kao što su alelna bogatstvo, prosečan broj alela, uočena i očekivana heterozigotnost (tabela 17).

### 5.2.3. Varijabilnost bioklimatskih parametara staništa populacija filogenetske podgrupe II

Manji opseg variranja bioklimatskih parametara staništa *tenorei* populacija (slika 26) je posledica malog areala i malog opsega nadmorskih visina na kojima rastu ove populacije (od 8 do 400 m) tako da su ove populacije pod uticajem samo mediteranske klime (IV1, IV2, IV3a). U prostoru diskirminantnih osa jedinke *tenorei* populacija zauzimaju zaseban deo prostora (slika 27).

Što se tiče opsega variranja bioklimatskih parametara staništa populacija sa Balkanskog poluostrva, može se primetiti da su oni nešto veći kod *versicolor 2* populacija u odnosu na opsege variranja *versicolor 1* populacija (slika 26). To nije iznenađujuće s obzirom da areal *versicolor 2* populacija veći od areala *versicolor 1* populacija i obuhvata priobalna mediteranska staništa kao i staništa u unutrašnjosti Balkanskog poluostrva koja su pod uticajem humidnijih tipova i varijanti klime sa zapada, dok su sa istoka pod uticajem aridnijih tipova i varijanti klime. Takođe, staništa *versicolor 2* populacija se nalaze na nadmorskim visinama od 20 do 2000 m. Staništa *versicolor 1* populacija su pod uticajem aridnije klime — aridne submediteransko-egejske klime (IV6) i prelazne egejsko submediteransko-subkontinentalne klime (IV6). Navedene klimatske razlike areala *versicolor 1* i *versicolor 2* populacija se mogu uočiti na kartama srednje godišnje temperature (BIO 1) i količine padavina najvlažnijeg meseca (BIO 13)(slika 28).

### 5.3. Genetička struktura i morfološka diferencijacija grupe "*Versicolor*"

Ispitana je genetička struktura cele grupe "*Versicolor*" da bi se uvidelo u kojoj meri genetička struktura unutar filogenetskih grupa I i II uklapa u genetičku strukturu cele grupe "*Versicolor*".

Prema STRUCTURE analizi za  $K = 2$  unutar grupe "*Versicolor*" se razlikuju dva glavna genetička klastera – A i B, kojima odgovaraju dve glavne grane na Fitch-Marglisah filogenetskom stablu (slika 29, 32). Genetički klaster A obuhvata *austroadriatica*, *montenegrina*, *versicolor 2*, *tomentella*, *thessala*, *longipetiolata* i *tenorei* populacije. U geografskom pogledu za klaster A se može reći da ima amfijadransko-jonsko rasprostranjenje s obzirom da obuhvata populacije iz severozapadnog, zapadnog i južnog dela areala grupe "*Versicolor*", odnosno iz južne Hrvatske, Crne Gore, zapadne i južne Albanije, Grčke i jugoistočne Italije. Genetički klaster B obuhvata *secundiflora*, *limensis*, *versicolor 1*, *mrkvičkana*, *matkae*, *korabensis* i *bicajensis* populacije. U geografskom pogledu može se ugrubo definisati kao centralni klaster s obzirom da obuhvata populacije iz severnog i centralnog dela areala grupe "*Versicolor*", odnosno iz jugozapadne Bugarske, jugozapadne i južne Srbije, severne Albanije i Makedonije (slika 30). Kao i prethodnim analizama, prelazne populacije su P38 (MK\_Katlanovo) i P39 (MK\_Veles) iz centralne Makedonije, a pored njih i *versicolor 2* populacija P47 (GR\_Oros Askion) iz severne Grčke i *limensis* populacija P27 (SR\_Davidovica) iz jugozapadne Srbije (slika 29 i 30). To je i za očekivati, jer su to područja gde se susreću areali ova dva glavna genetička klastera (slika 30).

Grupisanje populacija u ova dva genetička klastera nije u skladu sa podelom u dve filogenetske podgrupe koje su na osnovu rezultata filogenetske studije Lakušić i saradnika (2013) definisane na početku ove studije (pogledati poglavlje Materijal i metode). Razlika je u tome što se populacije iz severnog dela areala vrste *C. versicolor* (*versicolor 1*, *mrkvičkana*, *matkae*, *korabensis* i *bicajensis*) grupišu sa populacijama vrste *C. secundiflora*, a ne sa ostalim populacijama *C. versicolor* (*versicolor 2*, *tomentella*, *thessala*, *longipetiolata* i *tenorei*). Populacije iz kontinentalnog dela Crne Gore grupisale su se sa *austroadriatica* i *versicolor 2* populacijama. Ovde je značajno naglasiti da je sličan tip grupisanja dobijen na filogenetskom stablu baziranom na sekvencama ITS regiona jedarne DNK (Lakušić i sar. 2013: figura 3). Međutim, populacioni uzorak vrste *C. versicolor* nije bio reprezentativan, tako da ovi rezultati nisu detaljno razmatrani u filogenetskoj studiji.

Iznenadujuće je da ovakva genetička struktura nije ukazala na srodnost *montenegrina* i *secundiflora* (sa *limensis*) populacija kao što se očekivalo na osnovu rezultata analize filogenetske podgrupe I (slika 9) i rezultata filogenetske studije Lakušić i saradnika (2013). Takođe i *versicolor 1* (sa *mrkvickana*, *matkae*, *korabensis* i *bicajensis*) i *versicolor 2* (sa *tomentella*, *thessala*, *longipetioala* i *tenorei*) populacije pripadaju različitim genetičkim klasterima. Ovaj rezultat ukazuje na visok stepen genetičke diferencijacije između *montenegrina* i *secundiflora*, kao i *versicolor 1* i *versicolor 2* populacija.

Može se reći da genetički klaster A obuhvata populacije Dinarskog i južnog dela Skardo-Pinskog planinskog sistema, dok klaster B obuhvata populacije severnog dela Skardo-Pinskog planinskog sistema u centralnom delu Balkanskog poluostrva. Razdvajanje između severnog i južnog dela Skardo-Pinskog sistema je uočeno i proučavanjem distribucije arкто-alpijskih florinih elemenata. Granica ide duž linije Šar planina-Rudoka-Korab-Rila-Pirin, ređe Jablanica–Pelister–Kajmakčalan-Nidže-Kožuf-Belasica-Rodopi (Stevanović i sar. 2009). Ova granica se manje-više podudara sa granicom između severnog i južnog dela areala *versicolor* populacija.

Populacije genetičkog klastera A su pretežno pod uticajem humidnijih tipova i varijeteta klime (slike 18B i 28B) zbog vlažnih vazdušnih masa koje stižu sa Mediteranskog mora ka zapadnom delu Balkanskog poluostrva gde Dinaridi i planine Albanije i zapadne Grčke predstavljaju barijeru za prodor ovih vazdušnih masa ka unutrašnjosti poluostrva. Zbog toga se istočni deo Balkanskog poluostrva odlikuje manjom količinom padavina. Populacije genetičkog klastera B su pod uticajem aridnijih, ali i hladnijih tipova i varijeteta klime (slike 18 i 28) iako u istočnom delu areala ovih populacija dolinom Vardara uticaj mediteranske klime prodire do južne Srbije gde se javlja prelazna (1.3/2.2 IV6) submediteransko egejsko-subkontinentalna klima (Stevanović i Stevanović 1995).

Sa ovom genetičkom strukturom se podudaraju dva glavna klastera koja su dobijena na osnovu hemotaksonomskih markera odnosno sastava metalonskog ekstrakta listova taksona kompleksa *C. pyramidalis* (Janković i sar. 2014), iako je broj analiziranih populacija značajno manji.

Nešto manje statistički podržana je i genetička struktura u okviru koje se vidi diferencijacija pet genetičkih klastera – A1, A2, A3, B1 i B2 (slika 29), koji donekle podržavaju genetičku strukturu koja je ustanovljena nezavisnim analizama filogenetskih



podgrupa I i II. Trećina populacija ima značajne udele genoma nekoliko genetičkih klastera što ukazuje na komplikovane odnose između populacija.

Klasteru A1 pripadaju *montenegrina* i *austroadriatica* populacije, koje se na Fitch-Margoliash filogenetskom stablu izdvajaju u dve jasno definisane grane (slika 32). Kao što je već istaknuto, *montenegrina* je prema rezultatima filogenetske podgrupe I (slika 9) i prema rezultatima filogenetske studije (Lakušić i sar. 2013) srodnija *secundiflora* populacijama. Ukoliko pogledamo položaj jedinki *montenegrina* populacija u prostoru diskriminantnih osa uočava se da su pozicionirane između *austroadriatica* i *secundiflora* & *limensis* jedinki (slike 14, 34 i 35). Međutim, prema klusterskim analizama različitih setova, *montenegrina* populacije su različito pozicionirane. Prema klusterskoj analizi filogenetske podgrupe I (slika 14), kao i diskriminantnoj analizi celog seta populacija *a priori* klasifikovanih u pet grupa (slika 34), *montenegrina* grupa je pozicionirana u isti klaster sa *austroadriatica* grupom populacija. U diskriminantnoj analizi celog seta populacija *a priori* klasifikovanih u šest grupa (slika 35) *montenegrina* je pozicionirana sa *secundiflora* i *versicolor 1* grupom populacija. Ovakvi rezultati ukazuju na to da su *montenegrina* populacije pod značajnim uticajem i *austroadriatica* populacija sa juga i zapada i *secundiflora* populacija sa severa i severoistoka. Uticaj *austroadriatica* na *montenegrina* populacije se ogleda u obliku listova i krupnijim cvetovima u odnosu na cvetove *secundiflora* jedinki, dok je uticaj *secundiflore* manje robustan habitus, široko zvonasta, koturasta krunica i trouglasti uspravni čašični zupci.

Genetičkom klasteru A2 pripadaju pojedine *versicolor 2* populacije iz južne i zapadne Grčke, dok genetičkom klasteru A3 pripadaju *tenorei* populacije iz jugozapadne Italije (slika 31). Na Fitch-Margoliash stablu *tenorei* su pozicionirane na krajnjem delu stabla (slika 32). Ovi rezultati su u skladu sa rezultatima analize filogenetske podgrupe II (slike 19, 20 i 21). *Tenorei* grupa populacija je u odnosu na *versicolor 1* morfološki jasno izdiferencirana, ali je u odnosu na *versicolor 2* slabije morfološki izdiferencirana (slike 25 i 35). Između genetičkih klastera A2 i A3 postoje prelazne populacije iz južne Albanije i zapadne Grčke ukazujući na postojanje veza između jugoistočne Evrope i Apeninskog poluostrva. Prekidanjem veze između Mediteranskog mora i Atlantskog okeana došlo je do smanjenja nivoa Jadranskog mora tokom kasnog Miocena (period označen kao Mesinijska kriza saliniteta pre oko 5.5 miliona godina; Hsu i sar 1973, Krijgsman i sar. 1999) i tokom kasnog Pliocena i Pleistocena (Colantoni i sar. 1979, Correggiari, 1996). Zbog spuštanja nivoa mora Apeninsko i Balkansko poluostrvo su bila geografski bliža, pa je možda u tom periodu

došlo do mešanja flora. Takođe, postoje i druge vrste biljaka sa sličnim obrascem distribucije kao *C. versicolor*, pri čemu je veći deo areala u jugoistočnoj Evropi, a manji, disjunktni deo areala u jugoistočnoj Italiji: npr. *Asyneuma limonifolium* (Castroviejo 2010), *Bromus parvispiculatus* (Karl i Scholz 2009), *Erica manipuliflora* (Valdés i Scholz 2009) i *Linum elegans* (Wagensommer i sar. 2017). Vrste sa ovakvom distribucijom u Italiji uglavnom su prisutne samo u jugoistočnom delu odnosno u centralnom i južnom delu regiona Apulija i istočnom delu Basilikata regiona (Wagensommer i sar. 2017). Podizanjem nivoa Jadranskog mora povećala se i geografska distanca između Apeninskog i Balkanskog poluostrva što je uslovalo pojavu alopatričke specijacije geografski izolovanih populacija ova dva poluostrva (Slatkin i sar. 1987). Međutim, postoje pretpostake da su vrstu *C. versicolor* u Italiju preneli Grci (Gambetta i Loschiavo 2015).

*Secundiflora* i *limensis* populacije kao i u prethodno izloženim rezultatima, pripadaju istom genetičkom klasteru B1 (slike 9 i 23), ali su na Fitch-Margoliash filogenetskom stablu *limensis* populacije izdvojene u zasebnu granu koja je nešto udaljenija od grane *secundiflora* populacije (slika 32). Kao što je već napomenuto, ovakav odnos između ovih grupa populacija je verovatno uslovljen geografskom izolacijom *secundiflora* populacije u klisuri Panjice (jugozapadna Srbija). Na morfološkom nivou postoje određene razlike između *secundiflora* i *limensis* jedinki, kao to su veličina cvetova, položaj stabljiki, dužini cvasti i odnos dužine stabljike i dužine cvasti. Međutim, navedeni morfološki karakteri su varijabilni i ne mogu se na osnovu njih pouzdano razlikovati *secundiflora* i *limensis* jedinke. Ono što je drugačije u odnosu na prethodne analize je grupisanje u isti genetički klaster B1 *secundiflora* i *limensis* (P24–P27) populacija i *mrkevickana* (P28\_BG\_Zemen), *versicolor 1* (P36\_MK\_SkopskaCG), *plasonii* (P46\_MK\_Demir kapija) i *versicolor 2* (P50\_GR\_Tempi); takođe, *tomentella* i *thessala* populacije (P47\_GR\_Olimp i P48\_GR\_Prionia) imaju značajan udeo ovog genetičkog klastera B1. Kada se geografski pogleda to su najsevernije i najseveroistočnije populacije čitave grupe *Versicolor*. Ovakva genetička veza možda predstavlja dokaz da je *C. secundiflora* koja se danas smatra tercijernim reliktom i paleostenoenemitom (Stevanović 1981) nekada imala mnogo šire rasprostranjenje na Balkanskom poluostrvu i da je u području jugozapadne Bugarske, istočne Makedonije i istočne Grčke došlo do introgresija i hibridizacija sa *versicolor* populacijama što je verovatno dovelo do izdvajanja *versicolor 1* populacija. Danas postoji geografska barijera između *secundiflora* i *versicolor 1* populacija u južnoj Srbiji i Kosovu, odnosno duž Prokletija. Možda

se kontakt između nekadašnjih areala *secundiflora* i *versicolor* populacija prekinuo tokom ledenog doba (Milivojević i sar. 2008).

Na morfološkom nivou jedinke *secundiflora* grupe su pozicionirane između jedinki *montenegrina* i *versicolor 1* grupa uz delimično preklapanje (slike 34 i 35). Međutim, klasterka analiza ukazuje da je *secundiflora* sličnija *versicolor 1* grupi (slike 34C i 35C) što podržava ustanovljenu genetičku strukturu za  $K = 2$  (slike 29 i 30). Sličnost *secundiflora* i *versicolor 1* se ogleda pre svega u sličnosti u opštem habitusu i uskim listovima pogotovo kada se pogleda izolovana populacija *mrkvičkana* iz jugozapadne Bugarske i *limensis* populacije iz severoistočne Crne Gore. Danas postoji geografska barijera, odnosno prekid između areala populacija *secundiflora* i *versicolor 1* populacija u području severne Albanije i jugozapadno-južne Srbije (slike 4, 5 i 30). Prema dosadašnjih literaturnim i herbarskim podacima i terenskim istraživanjima nema podataka o postojanju populacija u području "prekida". To je možda prouzrokovalo da se populacije iz južne Srbije i zapadne i centralne Makedonije izdiferenciraju kao *versicolor 1* genetičkog klastera B2.

Genetičkom klasteru B2 pripada većina *versicolor 1* populacija kao i *bicajensis* i *korabensis* populacije (P33 i P34)(slika 29) što potvrđuje rezultate analize filogenetske podgrupe II (slika 16). Prelazne populacije između genetičkih klastera B2 i A2 su populacije iz centralne Makedonije *matkae* (P37\_MK\_Matka) i *versicolor 1* (P40\_MK\_Kozjak). Međutim ove populacije su u prethodnim analizama i na genetičkom i na morfološkom nivou bile grupisane sa *versicolor 1* populacijama (slike 19, 23 i 24). Značajan udeo genoma genetičkog klastera A2 je možda posledica povezanosti Makedonije i Grčke duž klisure reke Treske.

U bioklimatskom pogledu analizirane grupe su jasno definisane (slike 36 i 37). U prostoru diskriminantnih osa se može uočiti da je položaj populacija na osnovu bioklimatskih parametara staništa odraz njihovog geografskog položaja, pa se tako *montenegrina* populacije nalaze između *austroadriatica* i *secundiflora* populacija, dok je *tenorei* izdvojena od ostalih grupa kao što su i geografski izdvojene na Apeninskom poluostrvu.

## 5.4. Razmatranja preliminarnog taksonomskog koncepta

### *Campanula austroadriatica*

Vrsta *Campanula austroadriatica* je tradicionalno bila identifikovana kao *C. pyramidalis* od strane skoro svih istraživača flore Balkanskog poluostrva osim Černjanskog i saradnika (1949) koji su je identifikovali kao *C. versicolor*. Međutim, na osnovu rezultata filogenetske studije (Lakušić i sar. 2013) i morfoloških istraživanja (Janković i sar. 2011) izdvojena je od tipične *C. pyramidalis* u zasebnu vrstu. Iako je *C. austroadriatica* prvobitno bila identifikovana kao *C. pyramidalis*, odlikuje se morfološkim karakteristikama koje poseduje i vrsta *C. versicolor*, kao što je veći broj visećih, povijenih ili ustajućih negranatih cvetnih stabljika visine do 150 cm, zadebljali, odrvenjeni rizom i dugački čašični zupci. Na osnovu tih karakteristika kao i rezultata filogenetske studije (Lakušić i sar. 2013) vrsta *C. austroadriatica* je izdvojena u grupu "*Versicolor*", koja je istraživana u ovoj studiji.

Jedinke iz kanjona Komarnice i Lovćena su sakupljene sa viših nadmorskih visina (oko 1000 m.n.v) u odnosu na ostale jedinke ove vrste i prema rezultatima diskriminantne kanonijske i klasterske analize grupisale su se sa jedinkama vrste *C. montenegrina*. Verovatno je uticaj klime na višim nadmorskim visinama uslovio da jedinke iz kanjona Komarnice i sa Lovćena budu generalno sitnije, zbog čega se izdvajaju od ostalih *C. austroadriatica*. Njihovu specifičnost je prepoznao R. Lakušić označivši populaciju iz kanjona Komarnice kao *C. pyramidalis* subsp. *subalpina* (Lakušić i Redžić 1989). Međutim, na osnovu karakteristika cveta i habitusa se jasno uočava da su to jedinke vrste *C. austroadriatica*.

### *Campanula montenegrina*

Rezultati ove studije ukazuju da su populacije iz kontinentalnog dela Crne Gore (*montenegrina* populacije) jasno genetički i morfološki izdiferencirane u odnosu na vrste *C. austroadriatica* i *C. secundiflora*. Ovo je u skladu sa rezultatima analiza na manjem broju populacija, koji su objavljeni u posebnom radu, u kom su populacije iz kontinentalnog dela Crne Gore i severne Albanije opisane kao nova vrsta *Campanula montenegrina* I. Janković & D. Lakušić (Janković i sar. 2016).

Radomir Lakušić je prvi uočio morfološku specifičnost populacija sa Moračkih planina izdvojiši je u posebnu podvrstu *C. secundiflora* subsp. *montenegrina* (Lakušić i Pulević

1980). Međutim, uz novi takson R. Lakušić ne navodi ni opis ni dijagnozu tako da se ovo ime smatra "golim imenom" (lat. *nomen nudum*) i nije validno publikovano prema pravilima Međunarodnog kodeksa nomenklature algi, gljiva i biljaka (McNeill i sar. 2012).

### ***Campanula secundiflora***

Rezultati ove studije ne podržavaju koncept R. Lakušić (Lakušić i Redžić 1989), odnosno izdvajanje podvrste *C. secundiflora* subsp. *limensis*, iako između populacija iz kanjona Lima i populacije tipične vrste *C. secundiflora* iz klisure Panjice postoji blaga i genetička i morfološka diferencijacija. U većini slučajeva je moguće razlikovati ove populacije na osnovu karakteristika cvetova, dužine cvasti kao i odnosa dužine stabla i cvasti. Populacija *Campanula secundiflora* iz klisure Panjice se odlikuju nežnijim, visećim, golim cvetnim stabljikama, krupnijim listovima, cvastima dužine do 20 cm, pri čemu je cvast kraća od polovine cele stabljike, sitnijim cvetovima koji su zvonastiji i sa uskotrouglastim laticama. Populacije *Campanula secundiflora* iz kanjona Lima (*limensis* populacije) se odlikuje čvršćim cvetnim stabljikama koje su uglavnom uspravne ili lučno savijene, ali mogu da budu viseće, sitnijim listovima, nešto malo krupnijim cvetovima koji su otvoreniji i sa laticama koje su u donjem delu šire i blago zaobljene tako da nisu trouglaste, pa je krunica šire zvonasta ili koturasta, cvasti su dužine do 50 cm i uglavnom su duže od polovine cele stabljike. Navedene morfološke karakteristike su vrlo fine.

### ***Campanula versicolor***

Izgled biljaka tipične *C. versicolor* odgovara opisima iz protologa kao i ilustracijama koje su date uz protologe (Andrews 1804, Sibthorp i Smith 1806)(slike 49 i 51). Ova podvrsta obuhvata populacije iz južnog dela areala vrste *C. versicolor*. Na osnovu rezultata predstavljenih u ovoj studiji kao i na osnovu ličnih zapažanja tokom terenskih istraživanja, obrade materijala za morfometrijske analize i pregledanja tipskih herbarskih primeraka zaključeno je da ova podvrsta obuhvata i taksone *C. versicolor* var. *tomentella*, *C. versicolor* var. *thessala* i *C. longipetiolata*.

Na osnovu informacija iz protologa varijetet *C. versicolor* var. *tomentella* se izdvaja na osnovu dlakavih listova (Boissier 1875), a varijetet *C. versicolor* var. *thessala* na osnovu izrazito nazubljenih listova (Halácsy 1892). Međutim, dlakavost listova kao i nazubljenost

nisu stabilni karakteri već su veoma varijabilni i javljaju se u različitom stepenu u mnogim populacijama. Klasterska analiza populacije sa klasičnih nalazišta (Olimp i Prionia iz severoistočne Grčke) ova dva varijeteta grupiše sa populacijama iz severnog, a ne južnog dela areala sa kojima su srodnije na osnovu rezultata molekularnih istraživanja predstavljenih u ovoj studiji i u prethodnoj filogenetskoj studiji Lakušić i saradnika (2013). Razlog za to je verovatno sitniji habitus zbog uticaja aridnije egejske varijante submediteransko-mediteranske klime u severoistočnoj Grčkoj. Međutim, na osnovu karakteristika cveta (oblika i obojenosti krunice, oblika čašice) kao i oblika i nazubljenosti listova, jedinke ove dve populacije pripadaju populacijama južnog dela areala odnosno podvrsti *C. versicolor* subsp. *versicolor*.

Na osnovu rezultata ove studije nije potvrđen status vrste *C. longipetiolata*. Jedan od dijagnostičkih karaktera ove vrste su duge lisne drške (Meyer 2011), ali taj karakter nije pouzdan i dosta je varijabilan. Iako ova vrsta nije uključena i u morfometrijska istraživanja, uvidom u protolog i na osnovu holotipa (Meyer 2011) kao i na osnovu ličnih zapažanja tokom istraživanja na prirodnom staništu ove vrste, može se sa sigurnošću reći da populacije iz Tepelena u Albaniji koju je Meyer opisao kao *C. longipetiolata* po morfološkim karakteristikama pripada vrsti *C. versicolor*. Takođe, stanište ove vrste je vlažnije i zasjenjenije, pa su verovatno zbog toga lisne drške nešto duže. Oblik listova ovog taksona (zašiljen vrh i odrezana ili zaobljena lisna osnova) nije najčešći oblik koji se javlja, ali ipak postoji i kod jedinki drugih populacija (npr. u populacijama iz Vlore i Tepelene u južnoj Albaniji).

### ***C. versicolor* subsp. *plasonii***

Ova podvrsta obuhvata populacije severnog dela areala vrste *C. versicolor* odnosno populacije iz jugozapadne Bugarske, južne Srbije, severoistočne Albanije i Makedonije. Ime *C. versicolor* subsp. *plasonii* predstavlja novu kombinaciju imena *C. plasonii* koje je publikovao Formánek 1899. godine. Za *C. plasonii* se navodi da je to takson sa nerazrešenim statusom (Govaerst i Lammers 2006) ili sinonim od *C. versicolor* (Vandas 1909).

Populacija koja se u ovoj tezi tretira kao populacija sa klasičnog nalazišta vrste *C. plasonii*, je sakupljena iz Demir Kapije, u blizini klisure Vardara u jugoistočnoj Makedoniji. Međutim, ova populacija je na genetičkom nivou prelazna populacija između populacija severnog i južnog dela areala *C. versicolor*. Kao što je već objašnjeno u diskusiji uzrok za to je najverovatnije protok gena duž klisure Vardara. Populacije iz klisure Pčinje iz Katlanova i

kod jezera Mladost blizu Velesa su isto kao i populacija iz Demir Kapije u blizini klisure Vardara i prelazne na genetičkom nivou.

U protologu Formánek za ovu vrstu navodi nekoliko lokaliteta u južnoj Makedoniji: Demir Kapija, planine Flora, Momena (=Molina) čuka, Pržigrad i Dudica, u okolini Stenja "In Ser- et Stenje H." – moguće je da se odnosi na Sirhan u blizini Stenja) i Lejskovec ("Leskoec"). Lokaliteti nekih populacija severnog dela areala vrste *C. versicolor*, koje uključene u analize u ovoj tezi, a nemaju prelazni karakter, geografski su veoma bliski lokalitetima iz protologa (npr. Ohrid i Galičica — Leskoec i Stenje; Kozjak — Molina čuka). Ovo podržava izbor imena podvrste *C. versicolor* subsp. *plasonii* koja se izdvojila od tipične *C. versicolor* subsp. *versicolor* na osnovu rezultata predstavljenih u ovoj tezi.

Istražene su i populacije kod Prespanskog jezera, gde su lokaliteti Stenje i Leskoec koje Formánek navodi u protologu za *C. plasonii*. Utvrđeno je da većina jedinki iz tog područja odgovara opisu iz protologa. Međutim, javljaju se i jedinke koje imaju neke karakteristike kao tipična *C. versicolor* – nešto širi i kraći listovi sa srcastim bazama, kao i pliće i šire krunice sa savijenim laticama i sa tamno-ljubičastim prstenom u centru krunice, ali prsten nema jasno izraženu ivicu. Slične jedinke se javljaju i u populacijama u klisuri Vardara i okolnom području.

Iako se područje Makedonije odakle je Formánek opisao takson *C. plasonii* smatra prelaznim trebalo bi imati na umu da nisu poznati precizni lokaliteti. Takođe, herbarski primerici originalnog materijala (BRNM herbarijum), koji je sakupio Formánek odgovaraju opisu iz protologa i onome što u ovoj tezi definišemo kao *C. versicolor* subsp. *plasonii*.

Na osnovu rezultata predstavljenih u ovoj tezi, proučavanjem odgovarajućih protologa (Formánek 1899, Bornmüller 1925, Velenovský 1905, Meyer 2011) i tipskog herbarskog materijala, kao i na osnovu ličnog zapažanja tokom terenskih istraživanja i obrade materijala za morfometrijske analize, zaključeno je da ovoj podvrsti pripadaju i taksoni *C. versicolor* subsp. *thessala* subvar. *lancifolia*, *C. versicolor* f. *matkae*, *C. mrkevickana*, *C. korabensis* i *C. korabensis* subsp. *bijansis*. Jedinke iz ovih populacija se odlikuju sitnijim cvetovima, izduženo lancetastim ili izduženo jajastim liskama i dugim lisnim drškama. Velenovský

Na osnovu opisa iz protologa vrste *C. mrkevickana* (Velenovský 1905) zaključuje se da bi i ovo ime moglo da se primeni na populacije severnog dela areala *C. versicolor*. Međutim, budući da je *C. plasonii* ranije opisana vrsta, zadržava se epitet *plasonii*. Rezultati

ove teze su pokazali da se populacija sa klasičnog nalazišta *C. mrkevickana* (Zemen, jugozapadna Bugarska) na molekularnom i na morfološkom nivou blago izdvaja u odnosu na ostale populacije. Uzrok za to je najverovatniji izolovan geografski položaj u klisuri Strume kod Zemena, a i između te populacije i najbližih populacija u južnoj Srbiji i centralnoj Makedoniji je prostor širine preko 80 km gde do sad nije zabeležena *C. versicolor*. Izdvajanje na morfološkom nivou je verovatno uslovljeno malo dužim cvetnim stabljikama i cvastima i malo manje urezanim krunicama, pa su i cvetovi malo užeg konusnog oblika. Međutim, na osnovu karakteristika habitusa i cveta (oblika i obojenosti krunice, oblika čašice) kao i oblika i nazubljenosti listova, jedinke ove dve populacije pripadaju podvrsti *C. versicolor* subsp. *plasonii*.

Kao što je već bilo naglašeno podvarijetet *Campanula versicolor* subsp. *thessala* subvar. *lancifolia* (Bornmüller 1925) je najverovatnije isto što i forma *C. versicolor* f. *matkae* (Nikolov 2005) s obzirom da su klasična nalazišta ova dva taksona geografski bliska (klisura Treske, centralna Makedonija). Međutim, *C. versicolor* f. *matkae* nije validno publikovano ime, jer je opisano u okviru magistarske teze koja se ne smatra efektivnom publikacijom (ICN član 29.1). Populacija sa lokaliteta sa kojeg je opisana forma *matkae* nije ni na morfološkom ni na molekularnom nivou različita u odnosu na druge populacije. Filogenetska studija Lakušić i saradnika (2013) takođe nije podržala izdvajanje ovog taksona. Oblik i dlakavost listova rozete koji su uzeti kao glavni dijagnostički karakter nisu pogodni da se koriste u identifikaciji, jer su izrazito varijabilni i nisu stabilni. Takođe, listovi rozete se veoma često osuše u letnjem periodu, a i listovi rozete se razlikuju kod mlađih i kod starijih jedinki.

Autentičnost vrste *C. korabensis* i podvrste *C. korabensis* subsp. *bicajensis* nije potvrđena rezultatima predstavljenim u ovoj tezi. Na osnovu tipskog herbarskog materijala vrste *C. korabensis* kao i terenskim istraživanjem ove populacije uvidelo se da su ove jedinke po opštem habitusu veoma slične jedinkama populacija sa Ilinske planine i Bistre (Galičnik). Na morfološkom nivou prema rezultatima klusterske analize, one se i grupišu zajedno. To su visokoplaninske populacije, koje imaju kraće stabljike, a lisne drške duže. Jedan od dijagnostičkih karaktera podvrste *C. korabensis* subsp. *bicajensis* su listovi stabla koji su sedeći ili skoro sedeći. Ova morfološka karakteristika se javlja kod mnogih jedinki populacija severnog dela areala *C. versicolor*.



### *C. versicolor* subsp. *tenorei*

Na osnovu rezultata predstavljenih u ovoj studiji kao i na osnovu ličnih zapažanja tokom terenskih istraživanja, obrade materijala za morfometrijske analize i pregledanja tipskih herbarskih primeraka zaključeno je da su *tenorei* populacije specifične. Diferencijacija između ovih populacija i ostalih populacija *C. versicolor* je manje izražena nego između populacija severnog i južnog dela areala vrste *C. versicolor*, što se ogleda u statistički manje podržanom genetičkom klasteru ovih populacija kao i u tome što klasterska analiza ove populacije svrstava sa populacijama tipične podvrste *C. versicolor* subsp. *versicolor*. Ime *C. versicolor* subsp. *tenorei* predstavlja novu kombinaciju imena *C. tenorei* koje je publikovao Moretti 1824. godine, kao drugo ime za *C. corymbosa* koje nije legitimno ime (ICN član 53.1).

Međutim, jedinke iz ovih populacija se odlikuju morfološkim karakteristikama na osnovu kojih se jasno razlikuju od tipične podvrste. Te karakteristike su pre svega skraćeni internodusi između listova, a posebno između cvetnih klastera, zbog čega je cvast skraćena i zgusnuta, pa podseća na gronju (= lat. *corymb*), po čemu je ovaj takson prvobitno dobio ime *C. corymbosa*. Stabljike su debele i to celom dužinom, a listovi su deblji i mesnati.

## 6. ZAKLJUČCI

Na osnovu detaljnih molekularnih, morfoloških i fitogeografskih istraživanja grupe "*Versicolor*" kompleksa *C. pyramidalis*, izvedeni su sledeći zaključci:

1. Testovi unakrsnog umnožavanja su pokazali da od 11 razvijenih mikrosatelitnih lokusa, sedam mogu da se koriste za istraživanje genetičke varijabilnosti i strukture kompleksa *C. pyramidalis*, a samim tim i grupe "*Versicolor*".
2. Filogenetsku podgrupu I čine tri genetički, morfološki i fitogeografski jasno izdiferencirana taksona u rangu vrsta: *C. austroadriatica*, *C. secundiflora* s.str. i *C. montenegrina*.
3. Vrste *C. austroadriatica* i *C. montenegrina* su genetički varijabilnije u odnosu na vrstu *C. secundiflora* s.str.
4. Veći značaj u diskriminantnim analizama filogeneske podgrupe I su imali karakteri reproduktivnih organa, iako su varijabilniji od karaktera vegetativnih organa. Najznačajniji diferencijalni karakteri su širina čašičnog zupca, visina čašice i dužina latice.
5. Potvrđena je autentičnost vrste *C. austroadriatica* koja je prema najnovijoj filogenetskoj studiji bila izdvojena iz široko shvaćene vrste *C. pyramidalis*. Takođe, potvrđeno je i njeno prisustvo u Albaniji. Areal ove vrste obuhvata područje od delte i doline reke Neretve duž jadranske obale Crne Gore do severozapadne Albanije. Severna granica se pruža duž linije Plužine–Šavnik–Nikšić–Podgorica–Ulcinj u Crnoj Gori, a u Albaniji duž linije Skadar–Lëzhe–Krujë.
6. Pokazano je da su populacije iz kontinentalnog dela Crne Gore identifikovane kao *C. pyramidalis* subsp. *subalpina* ili *C. secundiflora* subsp. *montenegrina*, jasno genetički i morfološki izdiferencirane u odnosu na populacije vrsta *C. austroadriatica* i *C. secundiflora* s.str. Time je potvrđena autentičnost vrste *C. montenegrina*, koja je već publikovana kao deo rezultata ove doktorske teze. Potvrđeno je i da su populacije ove vrste rasprostranjene i u severnoj Albaniji u kanjonu Cijevne.
7. Izdvajanje podvrste *C. secundiflora* subsp. *limensis* nije podržano rezultatima predstavljenim u ovoj tezi, tako da bi populacije iz jugozapadne Srbije (kanjon Lima i Mileševke, Jadovnik), kao i iz severoistočne Crne Gore (Đalovića klisura) trebalo tretirati kao vrsta *C. secundiflora*.

8. U kontaktnim zonama areala vrsta *C. austroadriatica* i *C. montenegrina* u kanjonu Morače u blizini Podgorice u jugoistočnoj Crnoj Gori postoje jedinke koje se odlikuju prelaznim morfološkim karakteristikama. Kontaktna zona areala ove dve vrste postoji i u severozapadnoj Albaniji, ali populacije ovog regiona su na osnovu morfoloških karakteristika nesumnjivo deo vrste *C. austroadriatica*, iako su na genetičkom nivou prelazne.
9. Diskriminantna analiza bioklimatskih parametara staništa pokazala je da su vrste filogenetske podgrupe I i u bioklimatskom pogledu jasno izdiferencirane. Opseg variranja bioklimatskih parametara staništa je najveći za populacije areala vrste *C. montenegrina* s obzirom da se staništa ove vrste nalaze i na većem ospegu nadmorskih visina (od 60 do 1800 m), a i areal obuhvata područje koje je pod uticajem prelazne klime zbog uticaja mediteranske klime sa juga i umereno-kontinentalne sa severa.
10. Filogenetsku grupu II osim tipične podvrste *C. versicolor* subsp. *versicolor* čine i dve podvrste *C. versicolor* subsp. *plasonii* i *C. versicolor* subsp. *tenorei* koje su izdvojene na osnovu rezultata ove studije. Najznačajniji diferencijalni karakteri su dužina lisne drške i širina srednjeg lista, dužina antera, visina čašice i dužina cvasti.
11. Osim taksona *C. plasonii* i *C. tenorei*, koje su prebačene na novo podvrsta unutar široko shvaćene *C. versicolor*. Specifičnost ostalih analiziranih taksona koji su dovedeni u vezu *C. versicolor* nije potvrđena ovim istraživanjem.
12. Iako vrsta *C. planiflora* ( $\equiv$  *C. willdenowiana*) nije uključena u ovo istraživanje, jer u protolozima nije navedeno klasično nalazište, sinonimizirana je sa vrstom *C. versicolor* na osnovu proučavanja opisa datih u protolozima i izgleda tipskog herbarskog primerka.
13. Tipična podvrsta *C. versicolor* subsp. *versicolor* obuhvata populacije iz južnog dela areala vrste *C. versicolor* odnosno iz Gčke i južne Albanije. Taksoni *C. versicolor* var. *tomentella*, *C. versicolor* var. *thessala* i *C. longipetiolata* su sinonimizirani sa ovom podvrstom.
14. Areal podvrste *C. versicolor* subsp. *plasonii* se nalazi u severnom delu Skardo-Pinskog sistema odnosno u jugozapadnoj Bugarskoj, južnoj Srbiji, severoistočnoj Albaniji i Makedoniji. Specifičnost taksona *C. mrkvickana*, *C. versicolor* var. *thessala*

subvar. *lancifolia*, *C. versicolor* f. *matkae*, *C. korabensis* i *C. korabensis* subsp. *bicajensis* nije potvrđena ovim istraživanjem tako da bi ih trebalo smatrati sinonimima od podvrste *C. versicolor* subsp. *plasonii*.

15. Podvrsta *C. versicolor* subsp. *plasonii* se odlikuje sitnijim cvetovima sa konusnom čašicom, uspravnim laticama i sa konusnom svetlo-ljubičastom krunicom koja nema tamno-ljubičastog prsten, listovima sa dugim drškama i izduženo lancetastim ili izduženo jajastim, slabo nazubljenim liskama.
16. Ne postoji jasna granica između areala populacija podvrsta *C. versicolor* subsp. *versicolor* i *C. versicolor* subsp. *plasonii*, tako da u kontaktnoj zoni areala ove dve podvrste, između južne Makedonije i severne Grčke, postoje jedinke koje su i na genetičkom i na morfološkom nivou prelazne.
17. Podvrsta *C. versicolor* subsp. *tenorei* sa Apeninskog poluostrva slabije je genetički izdiferencirana u odnosu na tipičnu podvrstu *C. versicolor* subsp. *versicolor* nego što je podvrsta *C. versicolor* subsp. *plasonii*. Iako je ova podvrsta slabije genetički izdiferencirana, pokazano je da je morfološki jasno razlikuju na osnovu debelih stabljika, mesnatih, debelih listova, skaraćenih internodusa i krakte zgusnute cvasti, koja podseća na gronju.
18. Diskriminantna analiza bioklimatskih parametara staništa populacija je pokazala da bioklimatski parametri staništa podvrste *C. versicolor* subsp. *tenorei* najmanje variraju što je odraz malog areala i malog opsega nadmorskih visina na kojima se njene populacije javljaju (od 8 do 400 m).
19. Opseg variranja bioklimatskih parametara staništa populacija tipične podvrste je veći u odnosu na opsege variranja staništa arela druge dve podvrste. Razlog za to je geografski položaj populacija tipične podvrste, koje se javljaju i na zapadu Balkanskog poluostrva koji je pod uticajem humidnijih (jadranskih) varijanti mediteranske i submediteranske klime, kao i na istoku gde je osetan uticaj aridnijih (egejskih) varijanti klime.
20. Dva glavna genetička klastera grupe "*Versicolor*" se ne podudaraju sa podelom na filogenetsku podgrupu I i filogenetsku podgrupu II. Ugrubo se može reći da postoji podela na amfijadransko-jonske populacije odnosno populacije Dinarskog i

južnog dela Skardo-Pindskog planinskog sistema, i populacije severnog dela Skardo-Pindskog planinskog sistema u centralnom delu Balkanskog poluostrva.

21. Rezultati ove studije su pokazali da su *C. secundiflora* i *C. montenegrina*, kao i *C. versicolor* subsp. *plasonii* i *C. versicolor* subsp. *versicolor* međusobno jasno genetički izdiferencirane.
22. Srodnost i morfološka sličnost vrste *Campanula secundiflora* i podvrste *C. versicolor* subsp. *plasonii* verovatno ukazuje na to da je *C. secundiflora* nekada imala mnogo šire rasprostranjenje na Balkanskom poluostrvu gde je dolazila u kontakt sa populacijama *C. versicolor*. Hibridizacija i introgresija između ove dve vrste je verovatno dovela do nastanka podvrste *C. versicolor* subsp. *plasonii*. Danas postoji prekid između areala *C. secundiflora* i *C. versicolor* duž Prokletija, koji je verovatno nastao tokom ledenog doba.
23. Statistički slabije podržana genetička struktura sa pet genetičkih klastera ne doprinosi puno razjašnjenju odnosa između analiziranih populacija, jer trećina populacija ima značajne udele genoma nekoliko genetičkih klastera što ukazuje na komplikovane odnose između populacija.
24. Pri ovakvoj genetičkoj strukturi uočava se izdvajanje podvrste *C. versicolor* subsp. *tenorei*, čija je alopatrička specijacija i diferencijacija najverovatnije posledica geografske izolovanosti na Apeninskom poluostrvu. Na to ukazuju i visoke vrednosti indeksa genetičke diferencijacije između populacija podvrste *C. versicolor* subsp. *tenorei* i ostalih analiziranih populacija.
25. Genetička specifičnost vrste *C. montenegrina* nije potvrđena iako su populacije ove vrste obuhvaćene jasno izdvojenom granom filogenetskog stabla. Diferencijacija ove vrste je verovatno sporija s obzirom da postoji protok gena između vrste *C. montenegrina* i geografski bliskih populacija vrsta *C. austroadriatica* na jugu i zapadu i populacija *C. secundiflora* na severu i severoistoku.
26. Populacija vrste *C. secundiflora* iz kanjona Panjice u jugozapadnoj Srbiji i populacija podvrste *C. versicolor* subsp. *plasonii* iz Zemena u jugozapadnoj Bugarskoj, odlikuju se najmanjom genetičkom varijabilnošću što je odraz njihovog izolovanog i udaljenog geografskog položaja u odnosu na najbliže populacije.

## 7. LITERATURA

- Airy-Shaw, H.K.** (1941) Additions to the Flora of Borneo and other Malay islands: XIX. The Pentaphragmataceae of the Oxford University expedition to Sarawak, 1932. *Bulletin of Miscellaneous Information (Royal Botanic Gardens, Kew)* 1941(3): 233–236.
- Alçitepe, E.** (2010) Studies on seed morphology of *Campanula* L. section *Quinqueloculares* (Boiss.) Phitos (Campanulaceae) in Turkey. *Pakistan Journal of Botany* 42 (2): 1075–1082.
- Ančev, M.** (1984) *Campanula versicolor* Andrews. In: Velchev, V. (ed.) *Red Data Book of the PR Bulgaria*. Vol. 1. Plants. p. 359.
- Ančev, M.** (2013) *Campanula* L. In: Kožuharov, S.I. & Ančev, M.E. (Eds.) *Flora Reipublicae Bulgariae*. Vol. 11. Editio Academica "Professor Marin Drinov", Sofia, Bulgaria. pp. 85–136.
- Andrews, H.C.** (1804) *The botanist's repository, comprising colour'd engravings of new and rare plants*. Vol. 6. T. Bensley, London. 396 pp.
- Antonelli, A.** (2008) Higher level phylogeny and evolutionary trends in Campanulaceae subfam. Lobelioideae: Molecular signal overshadows morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 1–18.
- Asenov, A.** (2009) *Campanula versicolor* Andrews. In: Vladimirov, V., Dane, F., Tan, K. (eds.), New floristic records in the Balkans: 11\*. *Phytologia Balcanica* 15(2): 273–289.
- Avetisyan, E.** (1948) Palynologica caucasica III. Pollen of the Caucasian representatives of the family Campanulaceae. *Trudy Botanicheskogo Instituta, Akademii Nauk Armyanskoi SSR* 5: 199–206. [na ruskom jeziku]
- Avetisyan, E.** (1967) Morphology of the pollen of the family Campanulaceae and closely related families (Sphenocleaceae, Lobeliaceae, Cyphiaceae) in connection with questions of their systematics and phylogeny. *Trudy Botanicheskogo Instituta, Akademii Nauk Armyanskoi SSR* 16: 5–41. [na ruskom jeziku]
- Avetisyan, E.** (1973) Palynology of the Order Campanulales s.l. In: L.A. Kuprianova (ed.) *Pollen and Spore Morphology of the Recent Plants. III International Palynological Conference*. Novosibirsk. pp. 90–93. [na ruskom jeziku]
- Avetisyan, E.** (1986) Palynomorphology of the families Campanulaceae, Sphenocleaceae, and Pentaphragmataceae. *Botanicheskij Zhurnal* 71: 1003–1010. [na ruskom jeziku]

- Bentham, G.** (1875) Notes on the gamopetalous orders belonging to the campanulaceous and oleaceous groups. *Botanical Journal of Linnean Society* 15: 1–16.
- Bentham, G.** (1876) Campanulaceae. In: Bentham, G., Hooker, J.D. (eds.) *Genera Plantarum*. Vol. 2. London: Reeve. pp: 541–564.
- Bogdanović, S., Brullo, S., Rešetnik, I., Lakušić, D., Šatović, Z. & Liber, Z.** (2014a) *Campanula skanderbegii*: molecular and morphological evidence of a new *Campanula* species (Campanulaceae) endemic to Albania. *Systematic Botany* 39: 1250–1260.
- Bogdanović, S., Brullo, S., Rešetnik, I., Šatović, Z. & Liber, Z.** (2014b) *Campanula tentana*, a new isophyllous *Campanula* (Campanulaceae) from the Adriatic region. *Phytotaxa* 162: 1–17.
- Bogdanović, S., Rešetnik, I., Brullo, S. & Shuka, L.** (2015) *Campanula aureliana* (Campanulaceae), a new species from Albania. *Plant Systematics and Evolution* 301: 1555–1567.
- Boissier, E.** (1875) *Flora Orientalis: sive, Enumeratio plantarum in Oriente a Graecia et Aegypto ad Indiae fines hucusque observatarum*. Vol. 3. 1052 pp.
- Bornmüller, J.** (1925) Beiträge zur Flora Mazedoniens 1 – Sammlungen in den Kriegsjahren 1916–1918. In: *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. M. Weg, Leipzig. 212 pp.
- Borsch, T., Korotkova, N., Raus, T., Lobin, W. & Löhne, C.** (2009) The petD group II intron as a species level marker: utility for tree inference and species identification in the diverse genus *Campanula* (Campanulaceae). *Willdenowia*, 39(1): 7–33.
- Botstein, D., White, R.L., Sholnick, M. & Davis, R.W.** (1980) Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *American Journal of Human Genetics* 32: 314–331.
- Bremer, K. & Gustafsson, M.H.G.** (1997) East Gondwana ancestry of the sunflower alliance of families. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 94: 9188–9190.
- Bruce, M.R.** (1970) John Sibthorp. *Taxon* 19 (3): 353–362.
- Caldara, A.** (2007) Taxonomy and phylogeny of the species of the weevil genus *Miarus* Schönherr, 1826 (Coleoptera: Curculionidae, Curculioninae). *Koleopterologische Rundschau* 77: 199–248.

- Castroviejo, S., Aldasoro, J.J. & Alarcón, M.** (2010): Campanulaceae. *In*: Euro+Med Plant base - the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity (<http://ww2.bgbm.org/euroPlusMed/query.asp>)
- Cavalli-Sforza, L.L. & Edwards, A.W.F.** (1967) Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *American Journal of Human Genetics* 19: 233–257.
- Černjavski, P., Grebenščikov, O. & Pavlović, Z.** (1949) O vegetaciji i flori Skadarskog područja. *Glasnik Prirodnjačkog Muzeja Srpske Zemlje* B1-2: 4–91.
- Colantoni, P., Gallignani, P. & Lenaz, R.** (1979) Late Pleistocene and Holocene evolution of the North Adriatic continental shelf (Italy). *Marine Geology* 33: 41–50.
- Conti, F., Abbate, G., Alessandrini, A. & Blasi, C.** (2005) *An annotated checklist of the Italian vascular flora*. Palombi, Roma. 420 pp.
- Cornuet, J.M. & Luikart, G.** (1996) Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144: 2001–2014.
- Correggiari, A., Roveri, M., Trincardi, F.** (1996) Late Pleistocene and Holocene evolution of the north Adriatic Sea. II *Quaternario* 9: 697–704.
- Cosner, M.E., Jansen, R.K. & Lammers, T.G.** (1994) Phylogenetic relationships in the Campanulaceae based on rbcL sequences. *Plant Systematics and Evolution* 190 (1): 79–95.
- Cosner, M.E., Raubeson, L.A., Jansen, R.K.** (2004) Chloroplast DNA rearrangements in Campanulaceae: phylogenetic utility of highly rearranged genomes. *BMC Evolutionary Biology* 4: 27 DOI: 10.1186/1471-2148-4-27.
- Cronquist, A.** (1981) An integrated system of classification of flowering plants. New York, Columbia University Press. 1262 pp.
- Cupido, C.N., Eddie, W.M.M. & Tiedt, L.R.** (2011) Systematic and ecological significance of seed coat morphology in South African Campanulaceae *sensu stricto*. *Edinburgh Journal of Botany* 68: 351–371.
- Damboldt, J.** (1965) *Campanula tommasiniana* Koch und *C. waldsteiniana* R. et S.: Zur Zytotaxonomie zweier mediterraner Reliktsippen. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 112: 392–406.
- Damboldt, J.** (1965a) Zytotaxonomische Revision der isophyllen *Campanulae* in Europa. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 84: 302–358.



- Damboldt, J.** (1976) Materials for a flora of Turkey XXXII: Campanulaceae. Notes from Royal Botanical Garden, Edinburgh 35: 39–52
- Damboldt, J.** (1978) *Campanula* L. In: Davis, P.H. (ed.) *Flora of Turkey and the East Aegean Islands* 6. Edinburgh: Edinburgh University Press. pp: 2-65.
- de Candolle, A.** (1830) *Monographie des Campanulacées*. Paris, Desray. 384 pp.
- de Candolle, A.** (1839) Campanulaceae. In: de Candolle, A. (ed.) *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 7. Paris, Treuttel & Würtz. pp. 414–496.
- Desfontaines, R.L.** (1808) Suite des Plantes du Corollaire de Tournefort par M. Desfontaines. *Annales du Museum National d'Histoire Naturelle* 11: 136–143.
- di Rienzo, A., Peterson, A.C., Garza, J.C., Valdes, A.M., Slatkin, M. & Freimer, N.B.** (1994) Mutational processes of simple-sequence repeat loci in human populations. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 91: 3166–3170.
- Dumortier, B.C.** (1822) *Commentationes Botanicae*. 116 pp.
- Dunbar, A. & Wallentinus H.G.** (1976) On pollen of Campanulaceae III. A numerical taxonomic investigation. *Botaniska notiser* 129: 69–72.
- Dunbar, A.** (1973) A short report on the fine structure of some Campanulaceae pollen. *Grana* 13: 25–28.
- Dunbar, A.** (1973a) Pollen ontogeny in some species of Campanulaceae. A study by electron microscopy. *Botaniska notiser* 126: 277–315.
- Dunbar, A.** (1973b) A review of the ultrastructure and ontogeny of some angiosperm pollen. *Grana* 13: 85–92.
- Dunbar, A.** (1975) On pollen of Campanulaceae and related families with special reference to the surface ultrastructure. I. Campanulaceae subfam. Campanuloideae. *Botaniska notiser* 128: 73–101.
- Dunbar, A.** (1975a) On pollen of Campanulaceae and related families with special reference to the surface ultrastructure: II. Campanulaceae subfam. Cyphioideae and sub-fam. Lobelioideae, Goodeniaceae, Sphenocleaceae. *Botaniska notiser* 128: 102–118.
- Dunbar, A.** (1981) The preservation of soluble material on the surface and in the cavities of the pollen wall of Campanulaceae and Pentaphragmataceae. *Micron* 12: 47–64.
- Dunbar, A.** (1984) Pollen morphology in Campanulaceae IV. *Nordic Journal of Botany* 4: 1–19.

- Dunbar, A.** (1987) Pollen morphology and taxonomic position of the genus *Pentaphragma* Wall. (Pentaphragmataceae). *Grana* 17 (3): 141–147.
- Eddie, W.M.M. & Kovačić, S.** (2004) The optimistic in pursuit of the elusive: a progress report and review of evolutionary and classification studies of the Campanulaceae. First Croatian Botanical Symposium, Sept 30 – Oct 3, 2004, Zagreb, Croatia. Book of abstracts. pp 107 – 108.
- Eddie, W.M.M.** (1997) A global reassessment of the generic relationships in the bellflower family (Campanulaceae). PhD thesis, Edinburg, University of Edinburg. 420 pp.
- Eddie, W.M.M., Shulkina, T.V., Gaskin, J., Haberle, R.C. & Jansen, R.K.** (2003) Phylogeny of Campanulaceae s.str. inferred from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 90: 554–575.
- Evanno, G., Regnaut, S. & Goudet, J.** (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* 14: 2611–2620.
- Excoffier, L., Laval, G., Schneider, S.** (2005) Arlequin ver. 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1: 47–50.
- Excoffier, L., Smouse, P.E. & Quattro, J.M.** (1992) Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction sites. *Genetics* 131: 479–491.
- Falush, D., Stephens, M. & Pritchard, J.K.** (2003) Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164: 1567–1587.
- Falush, D., Stephens, M. & Pritchard, J.K.** (2007) Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles. *Molecular Ecology Notes* 7: 574–578.
- Fan, Y.L., Kress, W.J. & Li, Q.J.** (2015) A new secondary pollen presentation mechanism from a wild ginger (*Zingiber densissimum*) and its functional roles in pollination process. *PLoS ONE* 10(12): e0143812. DOI: 10.1371/journal.pone.0143812
- Fedorov, A.A. & Kovanda, M.** (1976) *Campanula* L. In: Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Moore D.M., Valentine S.M., Walters S.M., Webb D.A. (eds.) *Flora Europaea*. Vol. 4. Cambridge University Press, London. pp. 74–93.

- Fedorov, A.A.** (1957) Campanulaceae. *In*: Shishkin, B.K. (ed.) *Flora of the USSR*. Vol. 24. Akademia Nauk, Moscow-Leningrad, pp. 126– 450, 459–475.
- Feer, H.** (1890) Campanularum novarum decas prima. *Journal of Botany* 28: 268–284.
- Felsenstein, J.** (1993) PHYLIP: phylogeny inference package, version 3.5c. Department of Genetics, University of Washington, Seattle, WA.
- Field, D. & Wills, C.** (1998) Long polymorphic microsatellites in simple organisms. *Proceedings of the Royal Society B, Biological sciences* 263: 209–215.
- Fiori, A.** (1927) Nuova flora analitica d'Italia. Ricci, Firenze.
- Formánek, E.** (1896) Dritter Beitrag zur Flora von Thessalien. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn* 35: 134–215.
- Formánek, E.** (1899) Funfter Beitrag zur Flora von Macedonien. *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins in Brünn* 37: 124–220.
- Frajman, B. & Schneeweiss, G.M.** (2009) A campanulaceous fate: the Albanian stenoendemic *Asyneuma comosiforme* in fact belongs to isophyllous *Campanula*. *Systematic Botany* 34: 595–601
- Gadella, T.W.J.** (1964) Cytotaxonomic studies in the genus *Campanula*. *Wentia* 11, 1–104.
- Gagnidze, R.** (2005) Vascular plants of Georgia. A nomenclatural checklist. Tbilisi.
- Gambetta, G. & Loschiavo, C.** (2015) Le piante dei padri tra memoria e oblio. Matera, Parco della Murgia Materana. 365 pp.
- Geslot, A.** (1984) *Campanula* L. *In*: Greuter, W., Burdet, H.M., Long, G. (eds.) *Med-Checklist: A critical inventory of vascular plants of the circum-Mediterranean countries 1*. Conservatoire et Jardin Botaniques, Ville de Geneve. pp: 123–145.
- Glaubitz, J.C.** (2004) CONVERT: a user friendly program to reformat diploid genotypic data for commonly used population genetic software packages. *Molecular Ecology Notes* 4: 309–310.
- Goudet, J.** (1995) FSTAT (Version 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity* 86: 485–486.
- Goudet, J.** (2002) FSTAT: a program for Windows to estimate and test gene diversities and fixation indices, version 2.9.3. (<http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>)
- Govaerts, R. & Lammers, T.G.** (2006) *World Checklist of Campanulaceae*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet (<http://apps.kew.org/wcsp/>).

- Guo, S.W. & Thompson, E.A.** (1992) Performing the exact test of Hardy–Weinberg proportion for multiple alleles. *Biometrics* 48: 361–372
- Gussone, G.** (1826) *Plantae Rariores quas in itinere per oras Jonii ac Adriatici maris et per regiones Samnii ac Aprutii collegit Joannes Gussone med. doct. et praefectus H. R. botanici in Boccadifalco*. Neapoly, Italy. 92 pp.
- Gustafsson, M.H.G. & Bremer, K.** (1995) Morphology and phylogenetic interrelationships of the Asteraceae, Calyceraceae, Campanulaceae, Goodeniaceae, and related families (Asterales). *American Journal of Botany* 82: 250–265.
- Gustafsson, M.H.G., Backlund, A. & Bremer, B.** 1996. Phylogeny of the Asterales sensu lato based on rbcL sequences with particular reference to the Goodeniaceae. *Plant Systematics and Evolution* 199: 217–242.
- Haberle, R. C., Dang, A., Lee, T., Penaflor, C., Cortes-Burns, H., Oestreich, A., Raubeson, L., Cellinese, N., Edwards, E.J., Kim, S-T., Eddie, M.M.W. & Jansen, K.R.** (2009) Taxonomic and biogeographic implications of a phylogenetic analysis of the Campanulaceae based on three chloroplast genes. *Taxon* 58 (3): 1–20.
- Halácsy, E. de** (1892) Beiträge zur Flora der Balkanhalbinsel. *Ökologisches Botanische Zeitschrift* 42: 368–375.
- Halácsy, E. de** (1902) *Conspectus Florae Graecae*. Vol. 2. G. Engelmann, Leipzig. pp. 612.
- Haridasan, V.K. & Mukherjee, P.K.** (1988) Seed surface features of some members of the Indian Campanulaceae. *Phytomorphology* 37: 277–285.
- Hayek, A.** (1928–1931) Prodromus florae peninsulae Balcanicae 2. In: *Feddes Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. Beihefte 30*. Dahlem bei Berlin (Verlag des Repetoriums) 1152 pp.
- Hewitt, G.M.** (2011) Mediterranean peninsulas: the evolution of hotspots. In: Zachos, F.E., Habel, J.C. (eds.) *Biodiversity hotspots: Distribution and Protection of Conservation Priority Areas*. Berlin: Springer, pp. 123–147.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A.** (2005a) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965–1978.
- Hijmans, R.J., Guarino, L., Jarvis, A., O'Brien, R. & Mathur, P.** (2005b) DIVA-GIS version 5.7.5.0. (<http://www.diva-gis.org/>)

- Hitchcock, A.S. & Green, M.L.** (1929) IV.–Proposal by A. S. Hitchcock (Washington) and M. L. Green (Kew): The application of Linnean generic names to be determined by means of specified Standard-species. International Botanical Congress, Cambridge, England. Nomenclature. Proposals by British botanists. London: Printed under the authority of H.M.S.O. by Wyman & Sons, pp. 110–199.
- Hitchcock, A.S. & Green, M.L.** (1930) IV. - Proposal by A. S. Hitchcock (Washington) and M. L. Green (Kew). The application of Linnean generic names to be determined by means of specified Standard-species. In: *International Botanical Congress, Cambridge (England) Nomenclature. Proposal by British Botanists.* pp. 110–199. <http://bibdigital.rjb.csic.es/ing/Libro.php?Libro=4112>
- Hoelzel, A.R., Fleischer, R.C., Campagna, C., Bouef, B.J. & Alvord, G.** (2002) Impact of a population bottleneck on symmetry and genetic diversity in the northern elephant seal. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 567–575.
- Hong, D.Y.** (1983) Campanulaceae. In: Hong, D.Y. (ed.) *Flora Reipublicae Popularis Sinicae.* Vol. 73(2). Science Press, Beijing. pp. 1–177.
- Hong, D.Y.** (1995) The geography of the Campanulaceae on the distribution centres. *Acta Phytotaxonomica Sinica* 33(6): 521–536.
- Hsu, K.J., Ryan, W.B.E. & Cita, M.B.** (1973) Late Miocene desiccation of the Mediterranean. *Nature* 242: 240–244.
- Hubisz, M.J., Falush, D., Stephens, M. & Pritchard, J.K.** (2009) Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology Resources* 9: 1322–1332.
- Huson, D.H. & Bryant, D.** (2006) Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. *Molecular Biology and Evolution* 23(2): 254–267.
- Janković, I. & Lakušić, D.** (2011): Morfološka diferencijacija izofiloidnih zvončica (*Campanula* L., Campanulaceae) *Pyramidalis* kompleksa na području Dinarida. - Naučni skup sa međunarodnim učešćem “Zaštita prirode u XXI vijeku”. Žabljak, Crna Gora. Zbornik referata, rezimea referata i poster prezentacija, Knjiga 2: 913-914.
- Janković, I., Drobac, M. & Lakušić, D.** (2014) Compounds of the methanolic leaf extract as chemotaxonomic markers for the *Campanula pyramidalis* complex (Campanulaceae). *Acta Botanica Croatica* 73(2): 481–490.

- Janković, I., Kuzmanović, N., Clementi, M., Lakušić, D.** (2014a) Lectotypification of *Campanula secundiflora* Vis. & Pančić (Campanulaceae), a species of European concern. *Botanica Serbica* 38 (2): 269–271.
- Janković, I., Lakušić, D. & Barina, Z.** (2017) *Campanula pyramidalis* agg. In: Barina, Z., Mullaj, A., Pifko, D., Somogyi, G., Meco, M., Rakaj, M. (eds.) Distribution atlas of vascular plants in Albania. Hungarian Natural History Museum. Budapest.
- Janković, I., Lakušić, D., Di Pietro, R. & Kuzmanović, N.** (2017): Nomenclatural notes and typifications in *Campanula versicolor* (Campanulaceae) and related names. – *Phytotaxa* 323(3): 264–274.
- Janković, I., Šatović, Z., Liber, Z., Kuzmanović, N., Radosavljević, I. & Lakušić, D.** (2016) Genetic diversity and morphological variability in the Balkan endemic *Campanula secundiflora* s.l. (Campanulaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 180: 64–88.
- Jense, H.A.** (1998) Bibliography on seed morphology. CRC Press. 310 pp.
- Jones, E.K., Korotkova, N., Petersen, J., Henning T., Borsch, T. & Kilian N.** (2017) Dynamic diversification history with rate upshifts in Holarctic bell-flowers (*Campanula* and allies). *Cladistics*: 1–30. DOI: 10.1111/cla.12187
- Judd, W.S., Campbell, Ch.S., Kellogg, E.A., Stevens, P.F. & Donoghue, M.J.,** (2002) Plant systematics: a phylogenetic approach. 2nd edition. Sinauer Associates, Sunderland. 620 pp.
- Jussieu, A. L. de** (1789) *Genera Plantarum* 163.
- Kårehed, J., Lundberg, J., Bremer, B. & Bremer, K.** (1999) Evolution of the Australasian families Alseuosmiaceae, Argophyllaceae, and Phellinaceae. *Systematic Botany* 24: 660–682.
- Karl, R. & Scholz, H.** (2009) *Bromus parvispiculatus* H. Scholz. In: Greuter, W. & Raus, Th. (Eds.) Med–Checklist Notulae 28. *Willdenowia* 39: 340.
- Kimura, M. & Crow, J.** (1964) The number of alleles that can be maintained in a finite populations. *Genetics* 49(4): 725–738.
- Kolakovsky, A.A.** (1982) The biological "mechanism" ensuring dissemination in *Edraianthus*. *Soobshcheniia Akademii Nauk Gruzjnskoi SSR* 105: 361–363.
- Kolakovsky, A.A.** (1986) Carpology of Campanulaceae and problems of taxonomy. *Botanicheskiy Zhurnal* 71: 1155–1168. [na ruskom jeziku]

- Kolakovsky, A.A.** (1987) System of the Campanulaceae family from the Old World. *Botanicheskij Zhurnal* 72: 1572–1579. [na ruskom jeziku]
- Kolakovsky, A.A.** (1992) Campanulaceae. In: Meusel, H. i sar. (eds.), *Vergleichende Chorologie der Zentraleuropaischen Flora* 3. Gustav Fischer Verlag, Jena. pp: 170–171
- Kolakovsky, A.A.** (1994) The conspectus of the system of the Old World Campanulaceae. *Botanicheskij Zhurnal* 79: 109–124. [na ruskom jeziku]
- Kolakovsky, A.A.** (1995) The Campanulaceae Family. Agent, Moscow. 93 pp. [na ruskom jeziku]
- Kovačić, S. & Nikolić, T.** (2006) Relations of the western Balkan endemic *Campanula* L. (Campanulaceae) lineages based on comparative floral morphometry. *Plant Biosystems* 140: 260–272.
- Kovačić, S.** (2006). Relationships and chorology of isophyllous and heterophyllous bluebells (*Campanula* L., Campanulaceae) in Adriatic Dinarids. Doktorska disertacija, Biološki Odsjek, Prirodoslovno-matematički fakultet, Sveučilište u Zagrebu. 102 pp.
- Kovanda, M. & Ančev, M.** (1989) The *Campanula rotundifolia* complex in Bulgaria. *Preslia* 61(3): 193–207.
- Kovanda, M.** (1966) Some Chromosome Counts in the *Campanula rotundifolia* Complex II. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 1 (3): 268–273.
- Kovanda, M.** (1970) Polyploidy and variation in the *Campanula rotundifolia* complex. Part 2 (Taxonomic). 1. Revision of the groups Saxicolae, Lanceolatae and Alpicolae in Czechoslovakia and adjacent regions. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 5: 171–208.
- Kovanda, M.** (1977) Polyploidy and variation in the *Campanula rotundifolia* complex. Part 2 (Taxonomic). 2. Revision of the groups Vulgares and Scheuchzerianae in Czechoslovakia and adjacent regions. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 12, 23–89.
- Krijgsman, W, Hilgen, F.J., Raffi, I., Sierro, F.J. & Wilson, D.S.** (1999) Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature* 400: 652–655.
- Kuehn, R., Schroeder, W., Pirchner, F. & Rottmann, O.** (2003) Genetic diversity, gene flow and drift in Bavarian red deer populations (*Cervus elaphus*). *Conservation Genetics* 4(2): 157–166.

- Lakušić, D., Liber, Z., Nikolić, T., Surina, B., Kovačić, S., Bogdanović, S. & Stefanović, S.** (2013) Molecular phylogeny of the *Campanula pyramidalis* species complex (Campanulaceae) inferred from chloroplast and nuclear non-coding sequences and its taxonomic implications. *Taxon* 62: 505–524.
- Lakušić, R. & Pulević, V.** (1980) Rasprostranjenje i ekologija vrste *Daphne malyana* Blečić. *Glasnik Republičkog zavoda za zaštitu prirode i Prirodnjačkog muzeja u Titogradu* 13: 23–27.
- Lakušić, R. & Redžić, S.** (1989) Flora i vegetacija vaskularnih biljaka u refugijano-reliktnim ekosistemima kanjona rijeke Drine i njenih pritoka. *Glasnik odjeljenja prirodnih nauka Crnogorske Akademije nauka i umjetnosti* 7: 107–205.
- Lakušić, R.** (1970) Die Vegetation der südöstlichen Dinariden. *Vegetatio* 21(4/6): 321–373.
- Lammers, T.G.** (1998) Nemacladoideae, a New Subfamily of Campanulaceae. *Novon* 8 (1): 36–37.
- Lammers, T.G.** (2007) Campanulaceae. In: Joachim, J., Jadereit, W. (ed.), *The Families and Genera of Vascular Plants 8: Flowering Plants, Eudicots, Asterales*. Springer. Berlin. pp. 26–56.
- Lammers, T.G.** (2007a) *World checklist and bibliography of Camanulaceae*. Royal Botanical Garden, Kew. 675 pp.
- Lazarević P, Krivošej Z, Tomović G, & Stevanović V.** (2013) Reports 79–86. In: Vladimirov V, Dane F, Stevanović V. & Tan K. (ed.), New floristic records in the Balkans: 22. *Phytologia Balcanica* 19 (2): 279–283.
- Linnaeus, C.** (1753) *Species Plantarum. Laurentii Salvii, Holmiae*, 1200 pp.
- Liu, J.** (2002) PowerMarker: a powerful software for marker data analysis. North Carolina State University Bioinformatics Research Center, Raleigh, NC.
- Luikart, G., Allendorf, F.W., Cornuet, J.M. & Sherwin, W.B.** (1998) Distortion of allele frequency distributions provides a test for recent population bottlenecks. *Journal of Heredity* 89: 238–247.
- Lundberg, J. & Bremer, K.** (2003) A phylogenetic study of the order Asterales using one morphological and three molecular data sets. *International Journal of Plant Sciences* 164(4): 553–578.
- McNeill, J., Barrie, F.R. Buck, W.R. Demoulin, V., Greuter, W., Hawksworth, D.L., Herendeen, P.S., Knapp, S., Marhold, K., Prado, J., Prud'Homme van Reine, W.F., Smith, G.F., Wiersema, J.H. & Turland, N.J.** (2012) *International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants (Melbourne Code)*. Adopted by the Eighteenth



- International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. *Regnum Vegetabile* 154. A.R.G. Gantner, 240 pp.
- McVaugh, R.** (1943) *North American Flora*. Vol. 32A (1). 134 pp.
- Meyer, F.K.** (2011) *Beiträge zur Flora von Albanien*. Haussknechtia Beiheft 15, Jena. 220 pp.
- Milivojević, M., Menković, L. & Čalić, J.** (2008) Pleistocene glacial relief of the central part of Mt. Prokletije (Albanian Alps). *Quaternary International* 190: 112–122.
- Moretti, G.** (1824) In: Schouw, J.G. (Ed.) *Prospetto di una descrizione geografica delle piante d'Italia e di Sicilia, con un saggio di monografia delle specie del genere campanula indigene d'Italia / del sig. prof. G. F. Schouw*. Pavia, 24 pp.
- Morin, N.R.** (1987) Pollen surface morphology in North American *Campanula*, *Triodanis* and *Heterocodon* (Campanulaceae). *American Journal of Botany* 74: 746–747.
- Nikolić, T.** (2011) Flora Croatica Database. Prirodoslovno-matematički fakultet, Sveučilište u Zagrebu (<http://hirc.botanic.hr/fcd>).
- Nikolov, Z.** (2005) Taksonomija i horologija na rodot *Campanula* L. (Campanulaceae) vo Skopskata kotlina. Univerzitet “Sv. Kiril i Metodij”, Prirodno-matematički fakultet, Skopje. Magistarska teza. 142 pp.
- Nowicke, J.W., Shetler S.G. & Morin, N.** (1992) Exine structure of pantoporate *Campanula* (Campanulaceae) species. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79: 65–80.
- Nyman, C.F.** (1879) *Conspectus Florae Europaeae 2: seu Enumeratio methodica plantarum phanerogamarum Europae indigenarum, indicatio distributionis geographicae singularum etc.* Örebro Sueciae: typis officinae Bohlinianae, 858 pp.
- Nyman, Y.** (1992) Pollination mechanisms in six *Campanula* species (Campanulaceae). *Plant Systematics and Evolution* 181: 97–108.
- Obradović, M.** (1974) Fam. Campanulaceae. In: Josifović, M. (ed.), *Flora SR Srbije* 6. Srpska akademija nauka i umetnosti, Beograd. pp: 528–573.
- Ohta, T. & M. Kimura, M.** (1973) A model of mutation appropriate to estimate the number of electrophoretically detectable alleles in a finite population. *Genetics Research* 22: 201–204.
- Ozinga, W.A. & Schaminée, J.H.J.**(ed.)(2005) Target species – Species of European concern. A database driven selection of plant and animal species for the implementation of the Pan European Ecological Network. Alterra, Wageningen.

- Park, J.M., Kovačić, S., Liber, Z., Eddie, W.M.M. & Schneeweiss, G.M.** (2006) Phylogeny and biogeography of isophyllous species of *Campanula* (Campanulaceae) in the Mediterranean area. *Systematic Botany* 31: 862–880.
- Parkinson, J.** (1629) *Paradisi in Sole Paradisus Terrestris*. London, Humfrey Lownes and Robert Young. 656 pp.
- Pascual, M., Aquadro, C.F., Soto, V. & Serra, L.** (2001) Microsatellite variation in colonizing and palearctic populations of *Drosophila subobscura*. *Molecular Biology and Evolution* 18: 731–740.
- Pignatti, S.** (1982) *Flora d'Italia*. Vol. 2. Edagricole, Bologna. 732 pp.
- Piry, S., Luikart, G., Cornuet, J.M.** (1999) BOTTLENECK: a computer programme for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data. *Journal of Heredity* 90: 502–503.
- Podlech, D.** (1965) Revision der europaischen und nordafrikanischer Vertreter der Subsect. Heterophylla (Wit.) Fed. der Gattung *Campanula* L. Feddes Rep. 71. pp. 51–187.
- Pritchard, J.K., Stephens, M. & Donnelly, P.** (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959.
- Radosavljević, I.** (2012) Izolacija i karakterizacija mikrosatelitnih biljega ljekovite kadulje (*Salvia officinalis* L., Lamiaceae). Doktorska disertacija, Biološki Odsjek, Prirodoslovno-matematički fakultet, Sveučilište u Zagrebu. 119 pp.
- Radosavljević, I., Jakse, J., Javornik, B., Šatović, Z. & Liber, Z.** (2011) New microsatellite markers for *Salvia officinalis* (Lamiaceae) and cross-amplification in closely related species. *American Journal of Botany*: e316–e318, DOI:10.3732/ajb.1000462.
- Radosavljević, I., Jakse, J., Šatović, Z., Javornik, B., Janković, I., Liber, Z.** (2015) New microsatellite markers for *Campanula pyramidalis* (Campanulaceae) and cross-amplification in closely related species. *Application in Plant Sciences* 3(3): DOI: 10.3732/apps.1400117.
- Raymond, M. & Rousset, F.** (1995) GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86: 248–249.
- Roemer, J.J. & Schultes, J.A.** (1819) *Systema vegetabilium*. Vol. 5. (Caroli a Linné Equitis Systema vegetabilium: secundum classes, ordines, genera, species. Cum

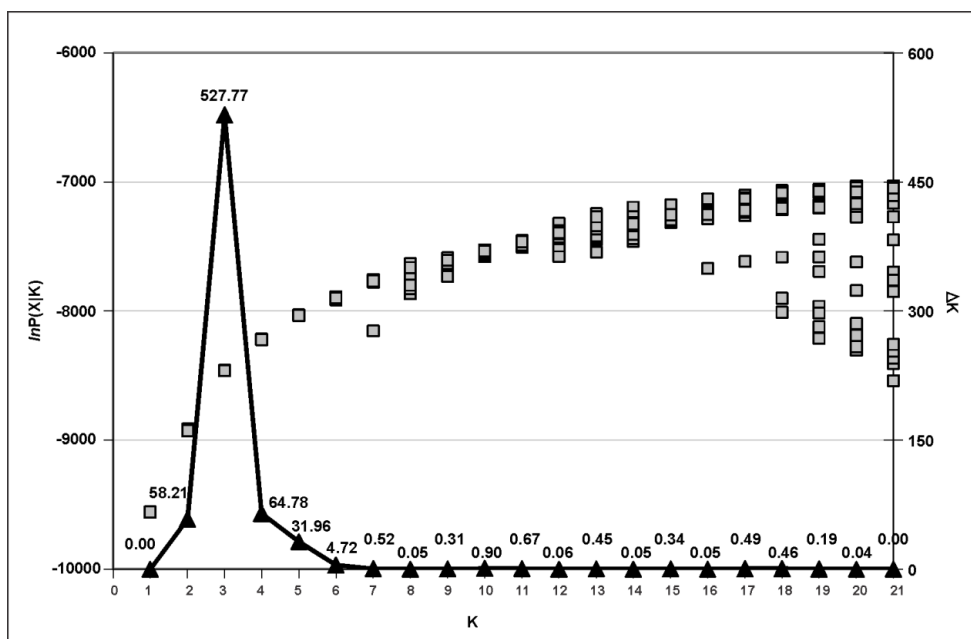
- characteribus differentiis et synonymis. Editio nova, speciebus inde ab editione XV. Detectis aucta et locupletata. Stuttgartiae, Sumtibus J. G. Cottae. 632 pp.
- Rohlena, J.** (1942) *Conspectus Florae Montenegrinae*. Preslia.
- Roquet, C., Sáez, L., Aldasoro, J.J., Susanna, A., Alarcón, M.L. & Garcia-Jacas, N.** (2008) Natural delineation, molecular phylogeny and floral evolution in *Campanula*. *Systematic Botany* 33(1): 203–217.
- Roquet, C., Sanmartín, I., Garcia-Jacas, N., Sáez, L., Susanna, A., Wikström, N. & Aldasoro, J.J.** (2009) Reconstructing the history of Campanulaceae with a Bayesian approach to molecular dating and dispersal-vicariance analyses. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 52: 575–587.
- Runemark, H. & Phitos D.** (1996) A contribution to the distribution of the genus *Campanula* sectio *Quinqueloculares* in Greece. *Botanika Chronika* 12: 5–8.
- Sales, F.I., Hedge, C., Eddie, W.M.M., Preston, J., & Moeller, M.** (2002) *Jasione* L. Taxonomy and phylogeny. *Turkish Journal of Botany* 28: 253–259.
- Schönland, S.** 1894. Campanulaceae. In: Engler, A., Prantl, K., (eds.) *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 4 (5). Leipzig: W. Engelmann. pp. 40–70.
- Schuelke, M.** (2000) An economic method for florescent labeling of PCR fragments. *Nature Biotechnology* 18 : 233–234.
- Shetler, S.G. & Morin, R.N.** (1986) Seed Morphology in North American Campanulaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73 (4): 653–688.
- Shishkin, B.K.** (1952) Key to Families of Sympetalae. In: *Flora of the USSR*. Vol. 18. Akademia Nauk SSSR, Moskow – Leningrad. pp 2–7.
- Shulkina, T.V.** (1978) Life forms in Campanulaceae, their geographical distribution and connection with taxonomy. *Botanicheskij Zhurnal* 63: 153–169. [na ruskom jeziku]
- Shulkina, T.V.** (1979) K coprosu o sistematicheskom polozenii *Campanula lactiflora* Bieb. *Novosti Sistematiki Vysshchikb Rastenii* 16: 175–179.
- Shulkina, T.V., Gaskin, J.F., Eddie, W.M.M.** (2003) Morphological studies toward an improved classification of Campanulaceae s. str. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 90: 576–591.
- Sibthorp J. & Smith J. E.** (1819) *Flora Graeca drawings*. Vol. 3. Typis Richardi Taylor et socii et al., London. 192 pp.
- Sibthorp, J. & Smith, J. E.** (1806) *Flora Graeca Prodrromus*. Vol. 1. Typis Richardi Taylor et socii et al., London. 442 pp.

- Škondrić, S.** (2014) Sistematski i filogeografski odnosi glavičastih predstavnika roda *Campanula* L. Doktorska disertacija, Univerzitet u Beogradu. 379 pp.
- Škondrić, S., Aleksić, J.M. & Lakušić, D.** (2014) *Campanula cichoracea* (Campanulaceae), a neglected species from the Balkan-Carpathian *C. lingulata* complex as inferred from molecular and morphological characters. *Willdenowia* 44: 77–96.
- Slatkin, M.** (1987) Gene flow and the geographic structure of natural population. *Science* 236: 787–792.
- Small, J.K.** (1903) Manual of the South Eastern Flora. New York.
- Stafleu, F.A. & Cowan, R.S.** (1985) *Taxonomic literature*, Vol. 5. Ed. 2. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht. 1066 pp.
- Stefanović, S., Lakušić, D., Kuzmina, M., Međedović, S., Tan, K. & Stevanović, V.** (2008) Molecular phylogeny of *Edraianthus* (grassy bells; Campanulaceae) based on non-coding plastid DNA sequences. *Taxon* 57: 452–475
- Stevanović, V. & Stevanović, B.** (1995) Osnovni klimatski, geološki i pedološki činioci biodiverziteta kopnenih ekosistema Jugoslavije. In: Stevanović V, Vasić, V (eds.) *Biodiverziteta Jugoslavije sa pregledom vrsta od međunarodnog značaja*. Biološki fakultet Univeziteta u Beogradu i Ecolibri, Beograd. pp. 73–95.
- Stevanović, V.** (1981) Prilog poznavanju rasprostranjenja vrste *Campanula secundiflora* Vis. et Panč. Glas. Prir. Muz. Beogr., Ser. B. 36: 75–81.
- Stevanović, V., Vukojičić, S., Šinžar-Sekulić, J., Lazarević, M., Tomović, G. & Tan, K.** (2009) Distribution and diversity of Arctic-Alpine species in the Balkans. *Plant Systematics and Evolution*. DOI: 10.1007/s00606-009-0230-4.
- Strid, A., Tan, K.** (1996) Flora and vegetation of the Peloponnese and Kithira. Report of a student excursion form the University of Copenhagen, 14.–28.5.1995. Copenhagen.
- Takhtajan, A.** (1980) Outline of the classificaton of flowering plants (Magnoliophyta). *The Botanical Review* 46 (3): 225–359.
- Takhtajan, A.** (1987) *Systema Magnoliophytorum* Leningrad, Nauka.
- Takhtajan, A.** (1997) *Diversity and classification of flowering plants*. New York, Columbia University Press. 643 pp.
- Takhtajan, A.** (2009) *Flowering Plants*. 2nd edition. Berlin, Springer. 871 pp.
- Tenore, M.** (1811–1815) *Flora Napolitana Prodrumus*. Vol. 1. Stamperia Francese, Napoli. 324 pp.
- Tenore, M.** (1827) *Flora Napolitana*. Vol. 3. Stamperia reale, Napoli, 412 pp.

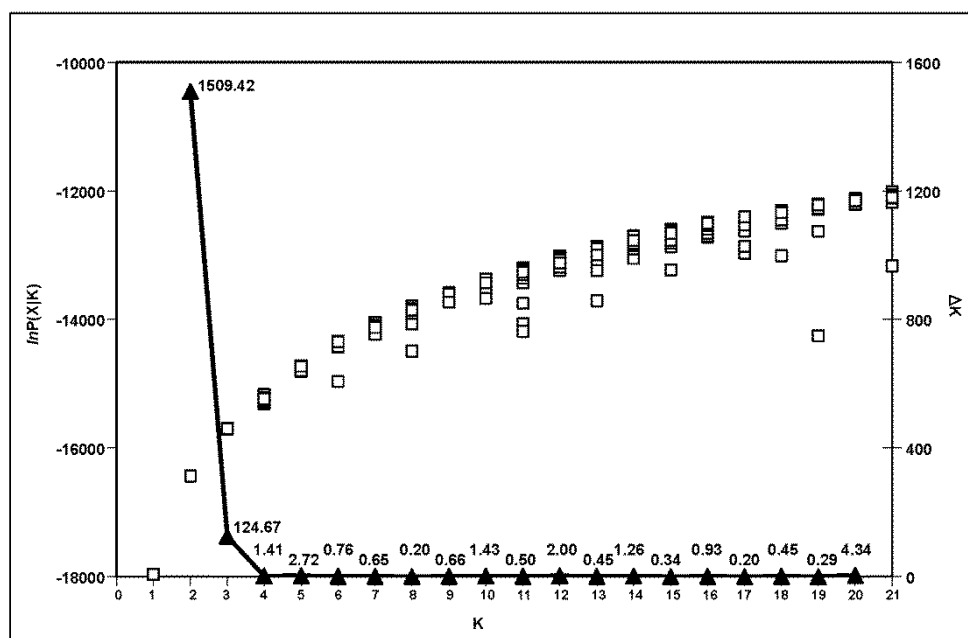
- Terzi, M. & D'Amico, F.S.** (2008) Chasmophytic vegetation of the class *Asplenieta trichomanis* in south-eastern Italy. *Acta Botanica Croatica* 67: 147–174.
- The International Plant Names Index** (2014) <http://www.ipni.org> (Accessed 2016).
- Thiel, T., Michalek, W., Varshney, R.K. & Graner, A.** (2003) Exploiting EST databases for the development and characterization of gene-derived SSR-markers in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 106: 411 – 422.
- Thiers, B.** (2013, continuously updated). Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. (<http://sweetgum.nybg.org/ih/>)(accessed 2017).
- Thulin, M.** (1975) The genus *Wahlenbergia* s.lat. (Campanulaceae) in tropical Africa and Madagascar. PhD Thesis. *Acta Universitatis Upsaliensis: Symbolae Botanicae Upsalienses*. Vol. 21(1). 223 pp.
- Tóth, G., Gáspári, Z., Jurka, J.** (2000) Microsatellites in different eukaryotic genomes: Survey and analysis. *Genome Research* 10: 967–981.
- Tournefort, J.P. de** (1694) *Éléments de botanique ou méthode pour connaître les plantes*. A Paris : De l'Imprimerie Royale.
- Trias-Blasi, A., Eddie, W.M.M., Hedge, I.C., Möller, M. & Sales, F.** (2011) The taxonomy and conservation of *Campanula primulifolia* (Campanulaceae), a critically endangered species in the Iberina Peninsula. *Willdenowia* 41: 35–42.
- Untergasser, A., Cutcutache, I., Koressaar, T., Ye, J., Faircloth, B.C., Remm, M. & Rozen, S.G.** (2012) Primer3 — New capabilities and interfaces. *Nucleic Acids Research* 40: e115.
- Valdés, B. & Scholz, H.** (2009) Poaceae (pro parte majore). In: Euro+Med Plantbase – The information resource for Euro–Mediterranean plant diversity. (<https://ww2.bgbm.org/euroPlusMed/query.asp>)
- Vandas, C.** (1909) *Reliquiae Formánekiánae. Enumeratio critica plantarum vascularum, quam itineribus in Haemo peninsula et Asia Minore (Bithynia) factis collegit Dr. Ed. Formáneek.* Brunae: Comitiorum Marchionatus Moraviae. 623 pp.
- Varshney, R., Graner, A. & Sorrells, M.E.** (2005) Genic microsatellite markers in plants: features and applications. *Trends in Biotechnology* 23: 48–55.
- Velenovský, J.** (1905) Beitrage zur Flora des Orients. *Allgemeine Botanische Zeitschrift für Systematik, Floristik, Pflanzengeographie etc.* 11: 43–45.

- Visiani, R. de & Pančić, J.** (1862) *Plantae serbicae rariores aut novae* – Decas I. *Memorie dell'Imperial Regio Istituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti* 10: 425–450.
- Wagenitz, G.** (1964) Reihe Campanulales. In: Melchior, H. (ed.) *A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien* 2. 12th edition. Gebrüder-Bornträger. Berlin. pp. 478–497.
- Wagensommer, R.P., Bartolucci, F., Forentino, M., Licht, W., Peccenini, S., Perrino E.V. & Venanzoni R.** (2017) First record for the flora of Italy and lectotypification of the name *Linum elegans* (Linaceae). *Phytotaxa* 296 (2): 161–170.
- Wahlund, S.** (1928) Zusammensetzung von Population und Korrelationserscheinung vom Standpunkt der Vererbungslehre aus betrachtet. *Hereditas* 11: 65–106.
- Walter, H., Lieth, H.** (1967) Klimadiagramm — Weltatlas. VEB Gustav Fischer, Jena.
- Wendling, B.M., Galbreath, K.E. & DeChaine, E.G.** (2011) Resolving the Evolutionary History of *Campanula* (Campanulaceae) in Western North America. *PLoS ONE* 6 (9), e23559. DOI: 10.1371/journal.pone.0023559.
- Willdenow, C.L.** (1809) *Enumeratio Plantarum Horti Regii Botanici Berolinensis: continens descriptiones omnium vegetabilium in horto dicto cultorum*, Vol. 1, Berlin, 1145 pp.
- Yannitsaros, A.** (2004) Additon to the Flora of Kithira (Greece) II. *Willdenowia* 34: 117–128.
- Yeo, P.F.** (1993) Secondary pollen presentation. Form, function and evolution. *Plant Systematics and Evolution*. Supplementum 6: 111–129.
- Zlatković, B., Nikolić, L., Randelović, V., Randelović, N. & Stevanović, V.** (2011) Comparative analyses of the vascular flora of the Pčinja gorges in Serbia and Macedonia. *Archives of Biological Sciences*, Belgrade 63 (4): 1157–1166.

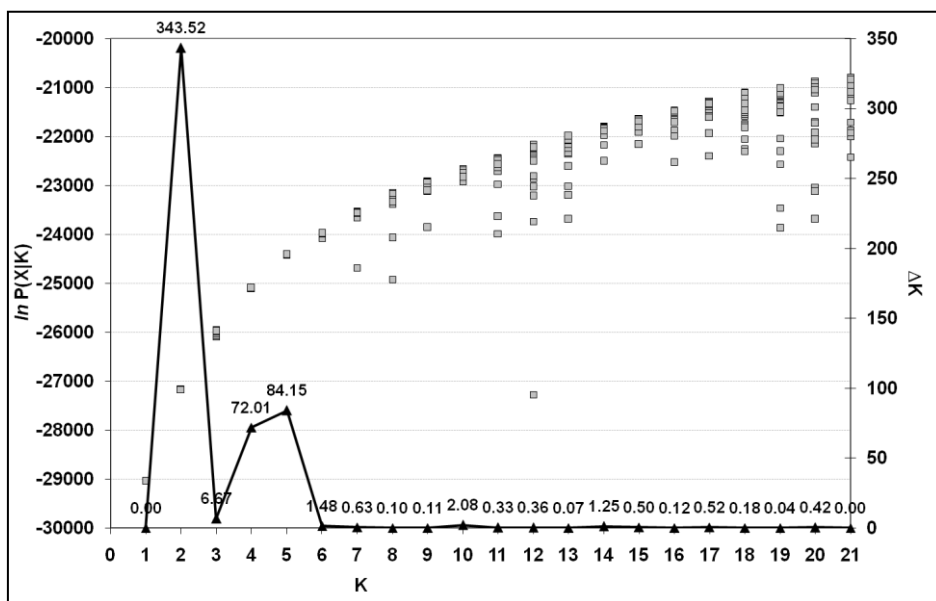
## 8. PRILOZI



**Slika 1.** – Grafički prikaz upoređivanja logaritmovanih verovatnoća podataka  $[\Pr(X | K)]$  za svaku vrednost K (Pritchard i sar. 2000) i vrednosti  $\Delta K$  (Evanno i sar. 2005) za filogenetsku podgrupu I na osnovu rezultata analize u STRUCTURE programu.



**Slika 2.** – Grafički prikaz upoređivanja logaritmovanih verovatnoća podataka  $[\Pr(X | K)]$  za svaku vrednost K (Pritchard i sar. 2000) i vrednosti  $\Delta K$  (Evanno i sar. 2005) za filogenetsku podgrupu II na osnovu rezultata analize u STRUCTURE programu.



**Slika 3.** – Grafički prikaz upoređivanja logaritmovanih verovatnoća podataka [ $\Pr(X | K)$ ] za svaku vrednost K (Pritchard i sar. 2000) i vrednosti  $\Delta K$  (Evanno i sar. 2005) za grupu "*Versicolor*" kompleksa *C. pyramidalis*, na osnovu rezultata analize u STRUCTURE programu.



**Tabela 1.** – Indeksi genetičke diferencijacije ( $F_{ST}$ )(donja dijagonalna polovina) i njihove statističke značajnosti ( $p$  vrednosti)(gornja dijagonalna polovina) za sve parove populacija filogenetske podgrupe I

(ns - vrednosti koje nisu statistički značajne; \* statistički značajne vrednosti za  $p < 0.05$ ; \*\* statistički značajne vrednosti za  $p < 0.01$ ; \*\*\* statistički značajne vrednosti za  $p < 0.001$ ; država: HR – Hrvatska, CG – Crna Gora, SR – Srbija, AL – Albanija)

Pop.	klaster	Država_lokalitet	P01	P02	P03	P04	P05	P06	P07	P08	P09	P10	P11	P12	P13	P14	P15	P16	P17	P18	P19	P20	P21	P22	P23	P24	P25	P26	P27
P01	A	HR_Opuzen		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	*	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P02	A	HR_Pelješac	0.122		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	*	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P03	A	CG_HercegNovi	0.195	0.114		ns	**	**	**	**	**	**	**	*	**	**	*	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P04	A	CG_Risan	0.185	0.089	0.072		ns	**	*	*	**	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	**	*	*	ns	ns
P05	A	CG_Nikšić	0.191	0.129	0.135	0.067		**	**	**	**	**	**	ns	*	*	ns	*	*	*	*	ns	*	**	**	**	**	**	**
P06	A	CG_Danilovgrad	0.234	0.152	0.123	0.100	0.134		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P07	A	CG_Budva	0.277	0.179	0.189	0.112	0.108	0.102		**	**	**	**	*	**	**	*	**	**	**	**	*	**	**	**	**	**	**	**
P08	A	CG_Bar	0.212	0.183	0.212	0.153	0.223	0.143	0.182		**	**	**	*	**	**	*	**	**	**	**	*	**	**	**	**	**	**	**
P09	A	AL_Skadar	0.223	0.131	0.150	0.123	0.184	0.089	0.149	0.145		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P10	A	AL_Lezhe	0.324	0.255	0.255	0.235	0.269	0.188	0.253	0.284	0.197		**	ns	*	*	ns	*	*	*	*	ns	*	**	**	**	**	**	**
P11	B1	AL_Krujë	0.220	0.147	0.135	0.151	0.234	0.125	0.233	0.213	0.105	0.240		**	**	**	*	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P12	A	CR_Komarnica	0.190	0.122	0.131	0.130	0.140	0.159	0.237	0.193	0.168	0.324	0.244		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	**	*	*	ns	ns
P13	B1	CR_Sinjajevina	0.187	0.122	0.124	0.098	0.160	0.158	0.216	0.238	0.094	0.256	0.091	0.192		*	ns	*	ns	*	ns	ns	ns	**	ns	**	**	*	**
P14	B1	CR_Bojovica	0.262	0.243	0.180	0.200	0.262	0.203	0.297	0.228	0.211	0.372	0.200	0.264	0.151		ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	**	**	*	**	**	*
P15	B1	CR_Rovačkorita	0.261	0.218	0.187	0.206	0.234	0.208	0.265	0.269	0.204	0.268	0.188	0.286	0.140	0.247		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns
P16	B1	CR_Bakovićaklisura	0.281	0.287	0.287	0.297	0.321	0.302	0.364	0.353	0.253	0.371	0.273	0.368	0.192	0.303	0.273		ns	ns	ns	ns	ns	**	**	*	*	*	*
P17	B1	CR_Crkvine	0.155	0.130	0.159	0.143	0.137	0.184	0.210	0.246	0.113	0.274	0.204	0.148	0.081	0.196	0.217	0.187		ns	ns	ns	ns	*	**	*	*	*	*
P18	B1	CR_man.Morača	0.174	0.153	0.195	0.161	0.136	0.169	0.178	0.182	0.161	0.268	0.190	0.211	0.138	0.159	0.168	0.244	0.115		ns	ns	ns	**	**	*	*	*	*
P19	B1	CR_Platije	0.206	0.152	0.162	0.149	0.185	0.159	0.195	0.180	0.124	0.238	0.155	0.227	0.075	0.116	0.097	0.192	0.092	0.050		ns	ns	ns	ns	*	*	*	*
P20	B1	CR_Lopate	0.215	0.168	0.195	0.164	0.157	0.210	0.218	0.264	0.172	0.305	0.235	0.227	0.115	0.222	0.164	0.199	0.052	0.091	0.050		ns	ns	**	*	*	ns	*
P21	B1	CR_Klopot	0.155	0.146	0.121	0.128	0.142	0.140	0.195	0.181	0.138	0.242	0.142	0.161	0.093	0.083	0.136	0.212	0.087	0.097	0.056	0.097		*	**	**	**	*	*
P22	B1	CR_Širokar	0.196	0.195	0.177	0.196	0.221	0.200	0.245	0.235	0.181	0.312	0.155	0.246	0.094	0.173	0.073	0.205	0.122	0.128	0.072	0.115	0.092		**	**	**	**	**
P23	B1	AL_Selce	0.197	0.118	0.126	0.112	0.139	0.103	0.156	0.153	0.069	0.202	0.110	0.168	0.058	0.126	0.129	0.198	0.104	0.102	0.063	0.110	0.093	0.111		**	**	**	**
P24	B2	SR_Panjica	0.505	0.477	0.476	0.543	0.553	0.514	0.555	0.541	0.530	0.637	0.524	0.579	0.532	0.625	0.606	0.625	0.517	0.514	0.505	0.514	0.504	0.444	0.435		**	**	**
P25	B2	SR_Mileševka	0.317	0.234	0.228	0.238	0.223	0.292	0.322	0.356	0.261	0.351	0.301	0.277	0.213	0.342	0.277	0.350	0.186	0.255	0.232	0.181	0.229	0.248	0.200	0.464		**	**
P26	B2	SR_Jadovnik	0.389	0.333	0.272	0.283	0.300	0.292	0.332	0.365	0.304	0.402	0.301	0.359	0.262	0.371	0.282	0.414	0.295	0.301	0.257	0.275	0.272	0.255	0.231	0.559	0.223		**
P27	B2	SR_Davidovica	0.335	0.294	0.313	0.274	0.293	0.272	0.331	0.351	0.233	0.356	0.246	0.369	0.222	0.370	0.295	0.265	0.246	0.270	0.248	0.254	0.246	0.241	0.195	0.540	0.285	0.289	

**Tabela 2.** – Rezultati Kolmogorov-Smirnov (K-S), Lilliefors i Shapiro-Wilk W testova za podatke merenja morfoloških karaktera filogenetske podgrupe I.

<b>karakter</b>	<b>max D</b>	<b>K-S p</b>	<b>Lilliefors p</b>	<b>W</b>	<b>p</b>
visina krunice (Co_H)	0.099	<b>p &lt; .05</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.956</b>	<b>0.000</b>
dužina latice (CoL_H)	0.121	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.948</b>	<b>0.000</b>
širina osnove latice (CoL_W)	0.065	p > .20	<b>p &lt; .05</b>	<b>0.981</b>	<b>0.009</b>
visina sraslog dela krunice (Co_Di)	0.090	p < .10	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.962</b>	<b>0.000</b>
distanca od max širine latice do baze krunice (CoL_h)	0.081	p < .15	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.968</b>	<b>0.000</b>
max širina latica (CoL_Wm)	0.070	p > .20	<b>p &lt; .05</b>	<b>0.982</b>	<b>0.014</b>
obim baze krunice (Co_Per)	0.045	p > .20	p > .20	0.994	0.643
dubina krunice (distanca od useka do baze)(Co_De)	0.088	p < .10	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.966</b>	<b>0.000</b>
širina osnove čašičnog zupca (CaD_W)	0.073	p > .20	<b>p &lt; .05</b>	<b>0.976</b>	<b>0.002</b>
dužina čašičnog zupca (CaD_L)	0.041	p > .20	p > .20	<b>0.974</b>	<b>0.001</b>
visina čašice (Ca_H)	0.038	p > .20	p > .20	0.993	0.410
dužina cvetne drške (CaPe_L)	0.102	<b>p &lt; .05</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.896</b>	<b>0.000</b>
dužina tučka (Pu_L)	0.107	<b>p &lt; .05</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.966</b>	<b>0.000</b>
dužina stuba tučka (PuSy_L)	0.054	p > .20	p < .20	<b>0.979</b>	<b>0.005</b>
dužina dlakavog dela tučka (PuSg_L)	0.065	p > .20	<b>p &lt; .05</b>	<b>0.984</b>	<b>0.025</b>
visina baze filameta prašnika (StB_H)	0.110	<b>p &lt; .05</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.962</b>	<b>0.000</b>
dužina filameta prašnika (StF_L)	0.049	p > .20	p > .20	<b>0.985</b>	<b>0.042</b>
dužina antera prašnika (StA_L)	0.117	<b>p &lt; .05</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.941</b>	<b>0.000</b>
širina osnove baze filameta prašnika (StB_W)	0.066	p > .20	<b>p &lt; .05</b>	<b>0.979</b>	<b>0.005</b>
max širina baze filameta prašnika (StB_Wm)	0.074	p > .20	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.979</b>	<b>0.006</b>
distanca od osnove do max širine baze filameta (StB_h)	0.103	<b>p &lt; .05</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.951</b>	<b>0.000</b>
površina baze filameta prašnika (StB_Ar)	0.129	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.933</b>	<b>0.000</b>
obim baze filameta prašnika (StB_Pe)	0.107	<b>p &lt; .05</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.949</b>	<b>0.000</b>
visina biljke (Pl_H)	0.102	<b>p &lt; .05</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.902</b>	<b>0.000</b>
dužina cvasti (Inf_H)	0.110	<b>p &lt; .05</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.876</b>	<b>0.000</b>
dužina stabljike bez cvasti (Stem_H)	0.140	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.885</b>	<b>0.000</b>
dužina lisne ploče donjeg lista (Fd_Lm)	0.068	p > .20	p < .10	<b>0.954</b>	<b>0.000</b>
max širina leve strane lista (Fd_Wm1)	0.095	p < .10	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.963</b>	<b>0.000</b>
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fd_L1)	0.097	p < .10	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.915</b>	<b>0.000</b>
dužina lisne drške (FdPe_L)	0.130	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.921</b>	<b>0.000</b>

<b>karakteri</b>	<b>max D</b>	<b>K-S p</b>	<b>Lilliefors p</b>	<b>W</b>	<b>p</b>
širina baze lisne drške (FdPe_Wb)	0.346	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.213</b>	<b>0.000</b>
širina srednjeg dela lisne drške (FdPe_W)	0.340	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.175</b>	<b>0.000</b>
površina liske (Fd_Ar)	0.144	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.874</b>	<b>0.000</b>
obim liske (Fd_Per)	0.073	p > .20	<b>p &lt; .05</b>	<b>0.966</b>	<b>0.000</b>
dužina lisne ploče srednjeg lista (Fs_Lm)	0.066	p > .20	p < .10	<b>0.982</b>	<b>0.024</b>
max širina leve strane lista (Fs_Wm1)	0.082	p < .20	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.969</b>	<b>0.001</b>
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fs_L1)	0.098	p < .10	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.924</b>	<b>0.000</b>
dužina lisne drške (FsPe_L)	0.114	<b>p &lt; .05</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.905</b>	<b>0.000</b>
širina baze lisne drške (FsPe_Wb)	0.190	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.627</b>	<b>0.000</b>
širina srednjeg dela lisne drške (FsPe_W)	0.106	<b>p &lt; .05</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.781</b>	<b>0.000</b>
površina liske (Fs_Ar)	0.120	<b>p &lt; .05</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.893</b>	<b>0.000</b>
obim liske (Fs_Per)	0.059	p > .20	p < .15	<b>0.981</b>	<b>0.015</b>
dužina lisne ploče vršnog lista (Fg_Lm)	0.048	p > .20	p > .20	<b>0.980</b>	<b>0.021</b>
max širina leve strane lista (Fg_Wm1)	0.124	<b>p &lt; .05</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.934</b>	<b>0.000</b>
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fg_L1)	0.074	p > .20	<b>p &lt; .05</b>	<b>0.962</b>	<b>0.000</b>
dužina lisne drške (FgPe_L)	0.150	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.850</b>	<b>0.000</b>
širina baze lisne drške (FgPe_Wb)	0.110	<b>p &lt; .05</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.963</b>	<b>0.000</b>
širina srednjeg dela lisne drške (FgPe_W)	0.077	p > .20	<b>p &lt; .05</b>	<b>0.951</b>	<b>0.000</b>
površina liske (Fg_Ar)	0.146	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.836</b>	<b>0.000</b>
obim liske (Fg_Per)	0.063	p > .20	p < .15	<b>0.972</b>	<b>0.002</b>

**Tabela 3.** – Opterećenje morfoloških karaktera na prve tri ose analize osnovnih komponenti (PCA) urađena za (A) sve morfološke karaktere i (B) karaktere reproduktivnih organa populacija filogenetske podgrupe I. Podebljani su najznačajniji doprinosi definisanju strukture varijabilnosti.

<b>karakteri</b>	<b>(A) svi karakteri</b>			<b>(B) karakteri reproduktivnih organa</b>		
	<b>Faktor 1</b>	<b>Faktor 2</b>	<b>Faktor 3</b>	<b>Faktor 1</b>	<b>Faktor 2</b>	<b>Faktor 3</b>
visina krunice (Co_H)	<b>-0.87</b>	0.40	-0.11	<b>-0.96</b>	0.03	-0.09
dužina latice (CoL_H)	<b>-0.84</b>	0.40	0.00	<b>-0.93</b>	0.10	-0.07
širina osnove latice (CoL_W)	<b>-0.78</b>	0.38	-0.30	<b>-0.89</b>	-0.12	0.10
visina sraslog dela krunice (Co_Di)	<b>-0.83</b>	0.37	-0.24	<b>-0.91</b>	-0.09	-0.11

karaktereri	(A) svi karaktereri			(B) karaktereri reproduktivnih organa		
	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3
distanca od max širine latice do baze krunice (CoL_h)	<b>-0.84</b>	0.37	-0.24	<b>-0.92</b>	-0.10	-0.12
max širina latica (CoL_Wm)	<b>-0.79</b>	0.39	-0.28	<b>-0.90</b>	-0.12	0.08
obim baze krunice (Co_Per)	-0.62	0.33	-0.28	<b>-0.74</b>	-0.11	0.42
dubina krunice (distanca od useka do baze)(Co_De)	<b>-0.84</b>	0.37	-0.22	<b>-0.92</b>	-0.09	-0.08
širina osnove čašičnog zupca (CaD_W)	-0.69	0.34	0.20	<b>-0.76</b>	0.22	0.23
dužina čašičnog zupca (CaD_L)	-0.47	0.30	0.35	-0.55	0.60	0.11
visina čašice (Ca_H)	-0.01	0.19	0.10	-0.20	0.60	0.57
dužina cvetne drške (CaPe_L)	-0.49	0.18	0.33	-0.43	0.55	-0.24
dužina tučka (Pu_L)	<b>-0.81</b>	0.35	-0.03	<b>-0.89</b>	0.20	-0.19
dužina stuba tučka (PuSy_L)	-0.65	0.24	0.05	-0.69	0.23	-0.41
dužina dlakavog dela tučka (PuSg_L)	<b>-0.79</b>	0.36	-0.08	<b>-0.87</b>	0.15	-0.01
visina baze filameta prašnika (StB_H)	<b>-0.84</b>	0.30	0.07	<b>-0.90</b>	-0.15	-0.09
dužina filametna prašnika (StF_L)	-0.23	0.21	-0.01	-0.22	0.19	-0.47
dužina antera prašnika (StA_L)	-0.86	0.29	0.06	<b>-0.89</b>	0.02	-0.07
širina osnove baze filameta prašnika (StB_W)	<b>-0.81</b>	0.29	-0.11	<b>-0.88</b>	-0.17	0.28
max širina baze filameta prašnika (StB_Wm)	<b>-0.84</b>	0.26	-0.01	<b>-0.89</b>	-0.17	0.23
distanca od osnove do max širine baze filameta (StB_h)	<b>-0.77</b>	0.12	0.11	<b>-0.77</b>	-0.27	-0.09
površina baze filameta prašnika (StB_Ar)	<b>-0.89</b>	0.28	0.04	<b>-0.94</b>	-0.17	0.02
obim baze filameta prašnika (StB_Pe)	<b>-0.89</b>	0.30	0.04	<b>-0.94</b>	-0.16	0.01
visina biljke (Pl_H)	<b>-0.73</b>	-0.21	0.07			
dužina cvasti (Inf_H)	-0.59	-0.20	0.23			
dužina stabljike bez cvasti (Stem_H)	-0.62	-0.10	-0.12			
dužina lisne ploče donjeg lista (Fd_Lm)	-0.64	-0.43	0.19			
max širina leve strane lista (Fd_Wm1)	<b>-0.75</b>	-0.29	-0.08			
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fd_L1)	-0.48	-0.23	0.24			
dužina lisne drške (FdPe_L)	-0.27	-0.24	-0.40			
širina baze lisne drške (FdPe_Wb)	-0.54	0.01	0.63			
širina srednjeg dela lisne drške (FdPe_W)	-0.06	-0.22	-0.61			
površina liske (Fd_Ar)	<b>-0.77</b>	-0.37	0.02			
obim liske (Fd_Per)	<b>-0.74</b>	-0.41	0.06			
dužina lisne ploče srednjeg lista (Fs_Lm)	-0.67	-0.52	-0.20			
max širina leve strane lista (Fs_Wm1)	<b>-0.79</b>	-0.31	-0.21			
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fs_L1)	-0.49	-0.49	-0.13			
dužina lisne drške (FsPe_L)	-0.34	-0.29	-0.33			

karaktereri	(A) svi karaktereri			(B) karaktereri reproduktivnih organa		
	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3
širina baze lisne drške (FsPe_Wb)	-0.59	-0.06	0.61			
širina srednjeg dela lisne drške (FsPe_W)	-0.11	-0.29	-0.50			
površina liske (Fs_Ar)	<b>-0.80</b>	-0.40	-0.21			
obim liske (Fs_Per)	<b>-0.76</b>	-0.47	-0.19			
dužina lisne ploče vršnog lista (Fg_Lm)	-0.68	-0.53	0.02			
max širina leve strane lista (Fg_Wm1)	<b>-0.79</b>	-0.32	0.14			
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fg_L1)	-0.58	-0.52	0.02			
dužina lisne drške (FgPe_L)	-0.48	-0.25	0.22			
širina baze lisne drške (FgPe_Wb)	-0.57	-0.18	0.53			
širina srednjeg dela lisne drške (FgPe_W)	-0.26	-0.35	0.01			
površina liske (Fg_Ar)	<b>-0.79</b>	-0.41	0.11			
obim liske (Fg_Per)	<b>-0.73</b>	-0.50	0.06			

**Tabela 4.** – Rezime diskriminantne kanonijske analize filogenetske podgrupe I urađene sa izabranim setom karaktera na nivou (A) populacija i (B) kad su populacije *a priori* klasifikovane na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima A, B1 i B2.

(Wilks' lambda je multivarijantna generalizacija univarijantne F-distribucije; F-remove pokazuje u kojoj meri promenljiva daje doprinos predviđanju pripadnosti grupi, *p*-vrednosti < 0.05 su podebljane).

karaktereri	(A) populacije			(B) <i>a priori</i> klasifikovane populacije u tri grupe		
	Wilk's Lambda	F-remove (20,147)	<i>p</i>	Wilk's Lambda	F-remove (2,165)	<i>p</i>
visina krunice (Co_H)	<b>0.000</b>	<b>2.676</b>	<b>0.000</b>	0.033	0.623	0.538
dužina latice (CoL_H)	<b>0.000</b>	<b>3.236</b>	<b>0.000</b>	0.033	0.557	0.574
max širina latica (CoL_Wm)	<b>0.000</b>	<b>2.427</b>	<b>0.001</b>	0.034	1.868	0.158
obim baze krunice (Co_Per)	<b>0.000</b>	<b>1.651</b>	<b>0.048</b>	0.033	0.216	0.806
dubina krunice (Co_De)	<b>0.000</b>	<b>1.897</b>	<b>0.016</b>	0.033	1.371	0.257
širina osnove čašičnog zupca (CaD_W)	<b>0.000</b>	<b>4.928</b>	<b>0.000</b>	0.033	0.147	0.864
dužina čašičnog zupca (CaD_L)	<b>0.000</b>	<b>2.842</b>	<b>0.000</b>	<b>0.035</b>	<b>6.675</b>	<b>0.002</b>
visina čašice (Ca_H)	<b>0.000</b>	<b>3.305</b>	<b>0.000</b>	<b>0.035</b>	<b>4.504</b>	<b>0.012</b>
dužina cvetne drške (CaPe_L)	<b>0.000</b>	<b>2.459</b>	<b>0.001</b>	<b>0.034</b>	<b>3.599</b>	<b>0.030</b>
dužina tučka (Pu_L)	<b>0.000</b>	<b>2.843</b>	<b>0.000</b>	<b>0.034</b>	<b>3.198</b>	<b>0.043</b>

karakteristi	(A) populacije			(B) a priori klasifikovane populacije u tri grupe		
	Wilk's Lambda	F-remove (20,147)	<i>p</i>	Wilk's Lambda	F-remove (2,165)	<i>p</i>
dužina stuba tučka (PuSy_L)	<b>0.000</b>	<b>2.759</b>	<b>0.000</b>	0.033	0.382	0.683
visina baze filameta prašnika (StB_H)	<b>0.000</b>	<b>1.797</b>	<b>0.026</b>	0.033	0.324	0.723
dužina filameta prašnika (StF_L)	<b>0.000</b>	<b>2.970</b>	<b>0.000</b>	0.033	0.306	0.737
dužina antera prašnika (StA_L)	<b>0.000</b>	<b>2.664</b>	<b>0.000</b>	<b>0.036</b>	<b>8.111</b>	<b>0.000</b>
max širina baze filameta prašnika (StB_Wm)	<b>0.000</b>	<b>2.018</b>	<b>0.009</b>	0.033	0.904	0.407
distanca od osnove do max širine baze filameta (StB_h)	<b>0.000</b>	<b>2.145</b>	<b>0.005</b>	0.034	1.674	0.191
površina baze filameta prašnika (StB_Ar)	0.000	1.351	0.157	0.033	0.110	0.896
visina biljke (Pl_H)	<b>0.000</b>	<b>1.727</b>	<b>0.035</b>	0.033	0.332	0.718
dužina cvasti (Inf_H)	<b>0.000</b>	<b>2.253</b>	<b>0.003</b>	0.033	0.221	0.802
dužina stabljike bez cvasti (Stem_H)	<b>0.000</b>	<b>2.510</b>	<b>0.001</b>	<b>0.034</b>	<b>3.061</b>	<b>0.050</b>
dužina lisne ploče bazalnog lista (Fd_Lm)	0.000	1.426	0.119	0.033	0.089	0.915
max širina leve strane lista (Fd_Wm1)	0.000	0.803	0.707	0.033	0.239	0.788
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fd_L1)	<b>0.000</b>	<b>2.185</b>	<b>0.004</b>	0.034	1.851	0.160
dužina lisne drške (FdPe_L)	<b>0.000</b>	<b>1.684</b>	<b>0.042</b>	<b>0.035</b>	<b>4.516</b>	<b>0.012</b>
širina baze lisne drške (FdPe_Wb)	<b>0.000</b>	<b>1.830</b>	<b>0.022</b>	0.033	0.808	0.448
širina srednjeg dela lisne drške (FdPe_W)	<b>0.000</b>	<b>2.033</b>	<b>0.009</b>	0.033	0.094	0.910
površina liske (Fd_Ar)	0.000	0.614	0.898	0.033	0.217	0.805
dužina lisne ploče srednjeg lista (Fs_Lm)	<b>0.000</b>	<b>1.724</b>	<b>0.035</b>	<b>0.035</b>	<b>6.305</b>	<b>0.002</b>
max širina leve strane lista (Fs_Wm1)	<b>0.000</b>	<b>1.721</b>	<b>0.036</b>	<b>0.035</b>	<b>4.808</b>	<b>0.009</b>
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fs_L1)	0.000	0.884	0.607	0.033	1.069	0.346
dužina lisne drške (FsPe_L)	0.000	0.791	0.721	0.033	1.076	0.343
širina baze lisne drške (FsPe_Wb)	<b>0.000</b>	<b>3.569</b>	<b>0.000</b>	<b>0.036</b>	<b>7.871</b>	<b>0.001</b>
širina srednjeg dela lisne drške (FsPe_W)	0.000	0.954	0.521	0.033	1.402	0.249
površina liske (Fs_Ar)	<b>0.000</b>	<b>1.748</b>	<b>0.032</b>	<b>0.036</b>	<b>8.059</b>	<b>0.000</b>
dužina lisne ploče vršnog lista (Fg_Lm)	0.000	1.538	0.077	0.034	2.836	0.062
max širina leve strane lista (Fg_Wm1)	0.000	1.439	0.113	0.034	1.929	0.149
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fg_L1)	0.000	1.509	0.086	<b>0.035</b>	<b>4.708</b>	<b>0.010</b>

karakteristi	(A) populacije			(B) <i>a priori</i> klasifikovane populacije u tri grupe		
	Wilk's Lambda	F-remove (20,147)	<i>p</i>	Wilk's Lambda	F-remove (2,165)	<i>p</i>
dužina lisne drške (FgPe_L)	<b>0.000</b>	<b>2.001</b>	<b>0.010</b>	<b>0.035</b>	<b>4.195</b>	<b>0.017</b>
širina baze lisne drške (FgPe_Wb)	<b>0.000</b>	<b>1.816</b>	<b>0.024</b>	0.033	0.886	0.414
širina srednjeg dela lisne drške (FgPe_W)	<b>0.000</b>	<b>1.976</b>	<b>0.011</b>	0.033	1.444	0.239
površina liske (Fg_Ar)	0.000	1.080	0.376	0.033	1.437	0.241

**Tabela 5.** – Rezime diskriminantne kanonijske analize bioklimatskih parametara staništa populacija filogenetske podgrupe I.

(Wilks' lambda je multivarijantna generalizacija univarijantne F-distribucije; F-remove pokazuje u kojoj meri promenljiva daje doprinos predviđanju pripadnosti grupi, *p*-vrednosti < 0.05 su podebljane).

	Wilks' Lambda	F-remove (2,461)	<i>P</i>
(BIO 1) srednja godišnja temperature	<b>0.065</b>	<b>108.126</b>	<b>0.000</b>
(BIO 2) opseg srednjih mesečnih temperature	<b>0.045</b>	<b>5.147</b>	<b>0.006</b>
(BIO 3) izotermalnost (2/7)(*100)	<b>0.045</b>	<b>2.809</b>	<b>0.061</b>
(BIO 4) temperatura sezonalnosti (STD * 100)	<b>0.054</b>	<b>53.983</b>	<b>0.000</b>
(BIO8) srednja temperatura najvlažnijeg kvartala	<b>0.048</b>	<b>22.665</b>	<b>0.000</b>
(BIO9) srednja temperatura nasušnijeg kvartala	<b>0.047</b>	<b>16.337</b>	<b>0.000</b>
(BIO11) srednja temperatura najhladnijeg kvartala	<b>0.061</b>	<b>91.740</b>	<b>0.000</b>
(BIO12) godišnja količina padavina	<b>0.050</b>	<b>29.506</b>	<b>0.000</b>
(BIO17) padavine najsušnijeg kvartala	<b>0.048</b>	<b>20.382</b>	<b>0.000</b>
(BIO19) padavine najhladnijeg kvartala	<b>0.051</b>	<b>35.710</b>	<b>0.000</b>

**Tabela 6.** – Indeksi genetičke diferencijacije ( $F_{ST}$ )(donja dijagonalna polovina) i njihove statističke značajnosti ( $p$  vrednosti)(gornja dijagonalna polovina) za sve parove populacija filogenetske podgrupe II (ns - vrednosti koje nisu statistički značajne; \* statistički značajne vrednosti za  $p < 0.05$ ; \*\* statistički značajne vrednosti za  $p < 0.01$ ; \*\*\* statistički značajne vrednosti za  $p < 0.001$ )

Pop.	kla-ster	P28	P29	P30	P31	P32	P33	P34	P35	P36	P37	P38	P39	P40	P41	P42	P43	P44	P45	P46	P47	P48	
P28	C		**	*	*	ns	**	**	**	**	**	**	**	*	**	ns	**	**	**	**	*	*	
P29	C	0.652		**	**	*	**	**	**	**	**	**	**	**	**	ns	**	**	**	**	**	**	**
P30	C	0.587	0.477		ns	ns	**	**	**	**	**	**	**	ns	**	ns	**	**	**	**	*	ns	
P31	C	0.536	0.328	0.281		ns	**	**	**	*	**	**	*	ns	**	ns	*	*	**	*	ns	ns	
P32	C	0.543	0.392	0.212	0.148		ns	**	**	*	**	**	*	ns	*	ns	ns	*	ns	*	ns	ns	
P33	C	0.559	0.465	0.256	0.253	0.133		**	**	**	**	**	**	**	**	ns	**	**	**	**	**	**	**
P34	C	0.520	0.351	0.329	0.187	0.179	0.236		**	**	**	**	**	**	**	ns	**	**	**	**	**	**	**
P35	C	0.519	0.409	0.251	0.263	0.179	0.181	0.185		**	**	**	**	**	**	ns	**	**	**	**	**	**	**
P36	C	0.568	0.505	0.431	0.394	0.359	0.419	0.364	0.376		**	**	**	**	**	ns	**	**	**	**	**	**	**
P37	C	0.422	0.328	0.260	0.195	0.141	0.235	0.176	0.193	0.281		**	**	*	**	ns	**	**	**	**	**	**	**
P38	D	0.583	0.417	0.402	0.376	0.317	0.423	0.302	0.340	0.430	0.165		**	**	**	ns	**	**	**	**	**	**	**
P39	D	0.609	0.440	0.416	0.324	0.307	0.400	0.277	0.348	0.409	0.174	0.172		**	**	ns	**	**	**	**	**	**	**
P40	C	0.471	0.327	0.233	0.217	0.184	0.258	0.246	0.210	0.335	0.085	0.274	0.266		**	ns	*	**	**	**	**	*	ns
P41	C	0.491	0.354	0.209	0.207	0.141	0.164	0.141	0.136	0.276	0.165	0.319	0.298	0.208		ns	**	**	**	**	**	**	**
P42	C	0.598	0.421	0.212	0.184	0.043	0.113	0.113	0.084	0.391	0.154	0.353	0.355	0.210	0.074		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
P43	C	0.669	0.472	0.469	0.399	0.367	0.419	0.354	0.411	0.475	0.213	0.391	0.407	0.280	0.357	0.427		**	**	**	**	**	**
P44	C	0.644	0.460	0.423	0.354	0.288	0.361	0.335	0.307	0.451	0.175	0.276	0.323	0.291	0.270	0.348	0.380		ns	**	**	**	**
P45	C	0.534	0.379	0.335	0.229	0.150	0.251	0.205	0.201	0.314	0.102	0.231	0.245	0.206	0.178	0.192	0.283	0.042		**	**	**	**
P46	D	0.594	0.533	0.494	0.408	0.398	0.487	0.405	0.441	0.444	0.329	0.452	0.441	0.353	0.398	0.456	0.541	0.487	0.382		**	**	**
P47	D	0.604	0.444	0.402	0.359	0.364	0.451	0.397	0.387	0.438	0.240	0.374	0.385	0.199	0.354	0.399	0.474	0.452	0.367	0.328		*	**
P48	D	0.491	0.413	0.333	0.279	0.244	0.334	0.291	0.279	0.332	0.151	0.289	0.252	0.177	0.251	0.269	0.416	0.365	0.267	0.287	0.240		**
P49	D	0.500	0.429	0.405	0.352	0.314	0.405	0.350	0.310	0.345	0.229	0.315	0.276	0.244	0.334	0.353	0.453	0.390	0.305	0.291	0.252	0.089	
P50	D	0.360	0.361	0.289	0.289	0.252	0.323	0.288	0.241	0.280	0.180	0.306	0.305	0.148	0.225	0.252	0.376	0.356	0.279	0.350	0.234	0.127	
P51	D	0.517	0.338	0.330	0.224	0.264	0.355	0.301	0.292	0.315	0.183	0.251	0.258	0.177	0.253	0.288	0.399	0.360	0.271	0.350	0.244	0.133	
P52	D	0.458	0.388	0.323	0.281	0.267	0.339	0.314	0.298	0.333	0.190	0.276	0.252	0.182	0.268	0.284	0.395	0.358	0.287	0.304	0.270	0.110	
P53	D	0.493	0.392	0.361	0.292	0.300	0.373	0.320	0.327	0.375	0.205	0.284	0.279	0.248	0.295	0.304	0.398	0.370	0.306	0.322	0.277	0.146	
P54	D	0.488	0.383	0.325	0.263	0.280	0.342	0.293	0.298	0.349	0.190	0.284	0.250	0.194	0.269	0.298	0.399	0.374	0.306	0.344	0.256	0.125	
P55	D	0.419	0.388	0.263	0.245	0.211	0.286	0.279	0.286	0.294	0.164	0.308	0.278	0.156	0.233	0.229	0.366	0.335	0.265	0.312	0.270	0.113	
P56	D	0.507	0.402	0.344	0.313	0.322	0.389	0.322	0.310	0.394	0.240	0.299	0.276	0.254	0.295	0.337	0.443	0.408	0.351	0.406	0.322	0.130	
P57	D	0.400	0.330	0.241	0.206	0.177	0.273	0.213	0.216	0.262	0.129	0.253	0.201	0.118	0.168	0.196	0.341	0.306	0.220	0.282	0.191	0.081	
P58	D	0.469	0.315	0.366	0.277	0.298	0.373	0.275	0.281	0.326	0.225	0.297	0.250	0.234	0.251	0.301	0.426	0.382	0.305	0.387	0.313	0.177	
P59	D	0.602	0.407	0.443	0.372	0.391	0.445	0.341	0.408	0.473	0.225	0.313	0.251	0.307	0.350	0.407	0.465	0.435	0.373	0.493	0.423	0.232	
P60	D	0.534	0.429	0.368	0.333	0.309	0.344	0.298	0.298	0.404	0.224	0.360	0.321	0.243	0.292	0.293	0.450	0.433	0.345	0.388	0.320	0.139	
P61	D	0.498	0.312	0.304	0.257	0.259	0.345	0.245	0.287	0.299	0.150	0.193	0.147	0.181	0.234	0.277	0.354	0.323	0.250	0.337	0.233	0.125	
P62	D	0.563	0.420	0.407	0.322	0.325	0.420	0.344	0.376	0.408	0.242	0.314	0.252	0.297	0.336	0.373	0.463	0.410	0.342	0.424	0.368	0.134	
P63	D	0.484	0.357	0.318	0.280	0.226	0.358	0.310	0.304	0.367	0.211	0.240	0.227	0.218	0.282	0.301	0.411	0.336	0.269	0.277	0.248	0.101	
P64	D	0.736	0.555	0.577	0.516	0.514	0.566	0.489	0.486	0.589	0.363	0.336	0.342	0.450	0.497	0.560	0.601	0.500	0.417	0.521	0.516	0.311	
P65	D	0.685	0.529	0.546	0.468	0.472	0.540	0.455	0.467	0.547	0.344	0.282	0.337	0.433	0.458	0.518	0.555	0.458	0.397	0.518	0.509	0.315	
P66	D	0.573	0.458	0.418	0.364	0.364	0.431	0.353	0.378	0.440	0.279	0.297	0.315	0.319	0.336	0.385	0.489	0.462	0.376	0.437	0.359	0.186	
P67	D	0.631	0.513	0.427	0.408	0.380	0.469	0.354	0.417	0.497	0.286	0.249	0.299	0.367	0.360	0.416	0.516	0.483	0.410	0.483	0.416	0.289	
P68	D	0.718	0.579	0.545	0.513	0.488	0.536	0.413	0.440	0.557	0.315	0.352	0.317	0.431	0.432	0.502	0.567	0.508	0.426	0.500	0.462	0.310	



**Tabela 6.** – Indeksi genetičke diferencijacije ( $F_{ST}$ ) (donja dijagonalna polovina) i njihove statističke značajnosti ( $p$  vrednosti) (gornja dijagonalna polovina) za sve parove populacija filogenetske podgrupe II (ns - vrednosti koje nisu statistički značajne; \* statistički značajne vrednosti za  $p < 0.05$ ; \*\* statistički značajne vrednosti za  $p < 0.01$ ; \*\*\* statistički značajne vrednosti za  $p < 0.001$ )

Pop.	klaster	P49	P50	P51	P52	P53	P54	P55	P56	P57	P58	P59	P60	P61	P62	P63	P64	P65	P66	P67	P68
P28	C	**	**	*	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P29	C	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P30	C	**	**	*	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P31	C	**	*	ns	**	**	*	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P32	C	**	ns	ns	**	**	**	*	**	**	**	**	*	**	**	**	*	**	**	*	**
P33	C	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P34	C	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P35	C	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P36	C	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P37	C	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P38	D	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P39	D	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P40	C	**	**	*	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P41	C	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P42	C	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
P43	C	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P44	C	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P45	C	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P46	D	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P47	D	**	**	*	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P48	D	**	**	*	**	**	**	**	**	ns	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P49	D		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P50	D	0.181		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P51	D	0.198	0.172		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P52	D	0.171	0.158	0.090		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P53	D	0.190	0.201	0.132	0.096		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P54	D	0.190	0.168	0.110	0.080	0.077		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P55	D	0.215	0.158	0.159	0.127	0.141	0.119		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P56	D	0.238	0.243	0.190	0.200	0.212	0.158	0.216		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P57	D	0.126	0.116	0.131	0.128	0.152	0.110	0.119	0.176		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P58	D	0.195	0.193	0.197	0.194	0.204	0.173	0.217	0.187	0.114		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
P59	D	0.320	0.331	0.282	0.248	0.240	0.222	0.246	0.247	0.221	0.258		**	**	**	**	**	**	**	**	**
P60	D	0.222	0.218	0.203	0.185	0.125	0.123	0.167	0.214	0.101	0.223	0.254		**	**	**	**	**	**	**	**
P61	D	0.171	0.202	0.151	0.153	0.157	0.141	0.175	0.158	0.100	0.161	0.155	0.184		**	**	**	**	**	**	**
P62	D	0.240	0.300	0.203	0.222	0.215	0.152	0.233	0.129	0.171	0.227	0.218	0.211	0.125		**	**	**	**	**	**
P63	D	0.146	0.226	0.145	0.161	0.171	0.168	0.193	0.151	0.118	0.199	0.251	0.196	0.135	0.137		**	**	**	**	**
P64	D	0.299	0.428	0.310	0.281	0.282	0.282	0.380	0.302	0.315	0.359	0.361	0.371	0.256	0.291	0.191		**	**	**	**
P65	D	0.356	0.431	0.260	0.332	0.317	0.316	0.374	0.282	0.338	0.351	0.375	0.408	0.285	0.267	0.220	0.226		**	**	**
P66	D	0.278	0.272	0.151	0.204	0.256	0.225	0.243	0.237	0.223	0.276	0.338	0.298	0.211	0.243	0.205	0.347	0.297		**	**
P67	D	0.341	0.370	0.248	0.288	0.308	0.288	0.328	0.249	0.264	0.327	0.334	0.364	0.239	0.282	0.231	0.425	0.288	0.204		**
P68	D	0.300	0.407	0.329	0.306	0.315	0.295	0.398	0.295	0.304	0.375	0.364	0.359	0.264	0.326	0.269	0.323	0.336	0.347	0.307	

**Tabela 7.** – Rezultati Kolmogorov-Smirnov (K-S), Lilliefors i Shapiro-Wilk W testova za podatke merenja morfoloških karaktera filogenetske podgrupe II.

<b>karakter</b>	<b>max D</b>	<b>K-S p</b>	<b>Lilliefors p</b>	<b>W</b>	<b>p</b>
visina krunice (Co_H)	0.051	p > .20	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.983</b>	<b>0.000</b>
dužina latice (CoL_H)	0.033	p > .20	p > .20	<b>0.990</b>	<b>0.003</b>
širina osnove latice (CoL_W)	0.045	p > .20	<b>p &lt; .05</b>	<b>0.977</b>	<b>0.000</b>
visina sraslog dela krunice (Co_Di)	0.092	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.945</b>	<b>0.000</b>
max širina latica (CoL_h)	0.089	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.938</b>	<b>0.000</b>
distanca od max širine latice do baze krunice (CoL_Wm)	0.043	p > .20	<b>p &lt; .05</b>	<b>0.982</b>	<b>0.000</b>
obim baze krunice (Co_Per)	0.041	p > .20	p < .10	0.996	0.460
dubina krunice (distanca od useka do baze)(Co_De)	0.092	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.949</b>	<b>0.000</b>
širina osnove čašičnog zupca (CaD_W)	0.057	p < .15	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.981</b>	<b>0.000</b>
dužina čašičnog zupca (CaD_L)	0.054	p < .20	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.982</b>	<b>0.000</b>
visina čašice (Ca_H)	0.044	p > .20	<b>p &lt; .05</b>	<b>0.986</b>	<b>0.000</b>
dužina cvetne drške (CaPe_L)	0.132	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.835</b>	<b>0.000</b>
dužina tučka (Pu_L)	0.046	p > .20	<b>p &lt; .05</b>	<b>0.986</b>	<b>0.000</b>
dužina stuba tučka (PuSy_L)	0.042	p > .20	p < .10	0.993	0.055
dužina dlakavog dela tučka (PuSg_L)	0.059	p < .15	p < .01	0.979	0.000
visina baze filameta prašnika (StB_H)	0.096	p < .01	p < .01	0.961	0.000
dužina filameta prašnika (StF_L)	0.063	p < .10	p < .01	0.988	0.001
dužina antera prašnika (StA_L)	0.083	p < .01	p < .01	0.973	0.000
širina osnove baze filameta prašnika (StB_W)	0.058	p < .15	p < .01	0.981	0.000
max širina baze filameta prašnika (StB_Wm)	0.047	p > .20	p < .05	0.987	0.001
distanca od osnove do max širine baze filameta (StB_h)	0.077	p < .05	p < .01	0.938	0.000
površina baze filameta prašnika (StB_Ar)	0.105	p < .01	p < .01	0.933	0.000
obim baze filameta prašnika (StB_Pe)	0.078	p < .05	p < .01	0.970	0.000
visina biljke (Pl_H)	0.080	p < .05	p < .01	0.952	0.000
dužina cvasti (Inf_H)	0.100	p < .01	p < .01	0.904	0.000
dužina stabljike bez cvasti (Stem_H)	0.105	p < .01	p < .01	0.929	0.000
dužina lisne ploče donjeg lista (Fd_Lm)	0.095	p < .01	p < .01	0.944	0.000
max širina leve strane lista (Fd_Wm1)	0.059	p < .20	p < .01	0.948	0.000
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fd_L1)	0.109	p < .01	p < .01	0.927	0.000
dužina lisne drške (FdPe_L)	0.063	p < .15	p < .01	0.952	0.000
širina baze lisne drške (FdPe_Wb)	0.047	p > .20	p < .10	0.996	0.479

<b>karakteri</b>	<b>max D</b>	<b>K-S p</b>	<b>Lilliefors p</b>	<b>W</b>	<b>p</b>
širina srednjeg dela lisne drške (FdPe_W)	0.084	p < .05	p < .01	<b>0.952</b>	<b>0.000</b>
površina liske (Fd_Ar)	0.132	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.824</b>	<b>0.000</b>
obim liske (Fd_Per)	0.084	<b>p &lt; .05</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.943</b>	<b>0.000</b>
dužina lisne ploče srednjeg lista (Fs_Lm)	0.054	p < .20	p < .01	0.964	0.000
max širina leve strane lista (Fs_Wm1)	0.052	p > .20	p < .01	0.977	0.000
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fs_L1)	0.076	<b>p &lt; .05</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.949</b>	<b>0.000</b>
dužina lisne drške (FsPe_L)	0.111	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.871</b>	<b>0.000</b>
širina baze lisne drške (FsPe_Wb)	0.019	p > .20	p > .20	0.996	0.495
širina srednjeg dela lisne drške (FsPe_W)	0.064	p < .10	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.980</b>	<b>0.000</b>
površina liske (Fs_Ar)	0.121	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.882</b>	<b>0.000</b>
obim liske (Fs_Per)	0.053	p < .20	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.971</b>	<b>0.000</b>
dužina lisne ploče vršnog lista (Fg_Lm)	0.060	p < .15	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.949</b>	<b>0.000</b>
max širina leve strane lista (Fg_Wm1)	0.094	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.948</b>	<b>0.000</b>
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fg_L1)	0.083	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.925</b>	<b>0.000</b>
dužina lisne drške (FgPe_L)	0.128	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.814</b>	<b>0.000</b>
širina baze lisne drške (FgPe_Wb)	0.102	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.924</b>	<b>0.000</b>
širina srednjeg dela lisne drške (FgPe_W)	0.104	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.929</b>	<b>0.000</b>
površina liske (Fg_Ar)	0.151	<b>p &lt; .01</b>	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.774</b>	<b>0.000</b>
obim liske (Fg_Per)	0.063	p < .10	<b>p &lt; .01</b>	<b>0.952</b>	<b>0.000</b>

**Tabela 8.** – Opterećenje morfoloških karaktera na prve tri ose analize osnovnih komponenti (PCA) urađena za (A) sve morfološke karaktere i (B) karaktere reproduktivnih organa populacija filogenetske podgrupe II. Podebljani su najznačajniji doprinosi definisanju strukture varijabilnosti.

karakter	(A) svi karakteri			(B) karakteri reproduktivnih organa		
	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3
visina krunice (Co_H)	<b>-0.86</b>	0.40	0.00	<b>-0.95</b>	0.11	-0.13
dužina laticе (CoL_H)	<b>-0.82</b>	0.26	0.07	<b>-0.88</b>	0.25	0.17
širina osnove laticе (CoL_W)	<b>-0.80</b>	0.41	-0.04	<b>-0.90</b>	-0.01	-0.12
visina sraslog dela krunice (Co_Di)	-0.61	0.47	-0.11	<b>-0.72</b>	-0.19	-0.61
max širina laticе (CoL_Wm)	-0.70	0.47	-0.08	<b>-0.82</b>	-0.10	-0.50
distanca od max širine laticе do baze krunice (CoL_h)	<b>-0.82</b>	0.39	-0.03	<b>-0.91</b>	0.02	-0.08
obim baze krunice (Co_Per)	-0.69	0.32	-0.06	<b>-0.73</b>	-0.11	0.25
dubina krunice (distanca od useka do baze)(Co_De)	-0.69	0.46	-0.09	<b>-0.81</b>	-0.14	-0.53
širina osnove čašičnog zupca (CaD_W)	-0.70	0.39	-0.11	-0.77	-0.16	0.22
dužina čašičnog zupca (CaD_L)	-0.67	0.02	0.15	-0.65	0.40	0.30
visina čašice (Ca_H)	-0.45	0.08	0.16	-0.50	0.26	0.26
dužina cvetne drške (CaPe_L)	-0.16	-0.16	0.43	<b>-0.12</b>	0.65	-0.30
dužina tučka (Pu_L)	<b>-0.83</b>	0.34	0.12	<b>-0.89</b>	0.24	0.07
dužina stuba tučka (PuSy_L)	<b>-0.72</b>	0.25	0.24	<b>-0.76</b>	0.35	0.01
dužina dlakavog dela tučka (PuSg_L)	<b>-0.81</b>	0.37	0.03	<b>-0.89</b>	0.12	0.11
visina baze filameta prašnika (StB_H)	<b>-0.77</b>	0.44	-0.04	<b>-0.87</b>	-0.22	-0.07
dužina filametna prašnika (StF_L)	-0.29	0.11	0.29	-0.43	0.59	-0.19
dužina antera prašnika (StA_L)	<b>-0.79</b>	0.36	-0.04	<b>-0.85</b>	0.01	0.17
širina osnove baze filameta prašnika (StB_W)	<b>-0.80</b>	0.39	-0.09	<b>-0.88</b>	-0.17	0.26
max širina baze filameta prašnika (StB_Wm)	<b>-0.82</b>	0.37	-0.11	<b>-0.89</b>	-0.20	0.25
distanca od osnove do max širine baze filameta (StB_h)	-0.67	0.27	-0.03	<b>-0.75</b>	-0.18	0.09
površina baze filameta prašnika (StB_Ar)	<b>-0.83</b>	0.43	-0.10	<b>-0.92</b>	-0.25	0.08
obim baze filameta prašnika (StB_Pe)	<b>-0.83</b>	0.43	-0.09	<b>-0.93</b>	-0.24	0.06
visina biljke (Pl_H)	-0.21	-0.50	-0.49			
dužina cvasti (Inf_H)	-0.09	-0.56	-0.20			
dužina stabljike bez cvasti (Stem_H)	-0.22	-0.17	-0.49			
dužina lisne ploče donjeg lista (Fd_Lm)	-0.40	-0.63	-0.37			
max širina leve strane lista (Fd_Wm1)	-0.63	-0.44	-0.30			
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fd_L1)	-0.26	-0.53	-0.43			

karaktereri	(A) svi karaktereri			(B) karaktereri reproduktivnih organa		
	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3
dužina lisne drške (FdPe_L)	-0.26	-0.30	0.43			
širina baze lisne drške (FdPe_Wb)	-0.43	-0.17	-0.27			
širina srednjeg dela lisne drške (FdPe_W)	-0.05	-0.34	-0.59			
površina liske (Fd_Ar)	-0.57	-0.56	-0.38			
obim liske (Fd_Per)	-0.49	-0.62	-0.36			
dužina lisne ploče srednjeg lista (Fs_Lm)	-0.54	<b>-0.73</b>	0.06			
max širina leve strane lista (Fs_Wm1)	<b>-0.73</b>	-0.44	0.02			
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fs_L1)	-0.40	-0.64	-0.05			
dužina lisne drške (FsPe_L)	-0.29	-0.36	0.60			
širina baze lisne drške (FsPe_Wb)	-0.47	-0.17	-0.28			
širina srednjeg dela lisne drške (FsPe_W)	-0.03	-0.34	-0.48			
površina liske (Fs_Ar)	-0.69	-0.59	0.03			
obim liske (Fs_Per)	-0.62	-0.68	0.06			
dužina lisne ploče vršnog lista (Fg_Lm)	-0.51	-0.68	0.30			
max širina leve strane lista (Fg_Wm1)	-0.65	-0.48	0.22			
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fg_L1)	-0.46	-0.58	0.35			
dužina lisne drške (FgPe_L)	-0.34	-0.35	0.55			
širina baze lisne drške (FgPe_Wb)	-0.32	-0.26	0.21			
širina srednjeg dela lisne drške (FgPe_W)	-0.18	-0.33	0.23			
površina liske (Fg_Ar)	-0.63	-0.60	0.26			
obim liske (Fg_Per)	-0.56	-0.66	0.29			

**Tabela 9.** – Rezime diskriminantne kanonijske analize filogenetske podgrupe II urađene sa izabranim setom karaktera na nivou (A) populacija i (B) kad su populacije *a priori* klasifikovane na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima za  $K = 2$ . Wilks' lambda je multivarijantna generalizacija univarijantne F-distribucije; F-remove pokazuje u kojoj meri promenljiva daje doprinos predviđanju pripadnosti grupi, p-vrednosti  $<0.05$  su podebljane.

karakter	(A) populacije			(B) <i>a priori</i> klasifikovane populacije u dve grupe		
	Wilk's Lambda	F-remove (36,383)	<i>p</i>	Wilk's Lambda	F-remove (1,414)	<i>p</i>
visina krunice (Co_H)	<b>0.000</b>	<b>2.976</b>	<b>0.000</b>	0.188	1.517	0.219
dubina krunice (Co_De)	<b>0.000</b>	<b>2.609</b>	<b>0.000</b>	0.187	0.320	0.572
dužina laticice (CoL_H)	<b>0.000</b>	<b>3.45</b>	<b>0.000</b>	0.188	1.187	0.277
max širina latica (CoL_Wm)	<b>0.000</b>	<b>2.762</b>	<b>0.000</b>	0.188	1.274	0.260
obim baze krunice (Co_Per)	<b>0.000</b>	<b>3.841</b>	<b>0.000</b>	<b>0.197</b>	<b>20.457</b>	<b>0.000</b>
distanca od max širine laticice do baze krunice (CoL_h)	<b>0.000</b>	<b>3.865</b>	<b>0.000</b>			
širina osnove čašičnog zupca (CaD_W)	<b>0.000</b>	<b>3.631</b>	<b>0.000</b>	0.188	2.276	0.132
dužina čašičnog zupca (CaD_L)	<b>0.000</b>	<b>5.6</b>	<b>0.000</b>	0.188	0.927	0.336
visina čašice (Ca_H)	<b>0.000</b>	<b>5.104</b>	<b>0.000</b>	<b>0.191</b>	<b>7.999</b>	<b>0.005</b>
dužina cvetne drške (CaPe_L)	<b>0.000</b>	<b>5.036</b>	<b>0.000</b>	<b>0.189</b>	<b>4.160</b>	<b>0.042</b>
dužina tučka (Pu_L)	<b>0.000</b>	<b>4.165</b>	<b>0.000</b>	<b>0.198</b>	<b>23.554</b>	<b>0.000</b>
dužina stuba tučka (PuSy_L)	<b>0.000</b>	<b>2.529</b>	<b>0.000</b>	0.188	1.418	0.234
visina baze filameta prašnika (StB_H)	<b>0.000</b>	<b>3.806</b>	<b>0.000</b>	0.187	0.195	0.659
dužina filameta prašnika (StF_L)	<b>0.000</b>	<b>3.72</b>	<b>0.000</b>	0.188	1.226	0.269
dužina antera prašnika (StA_L)	<b>0.000</b>	<b>7.468</b>	<b>0.000</b>	<b>0.196</b>	<b>19.549</b>	<b>0.000</b>
max širina baze filameta prašnika (StB_Wm)	<b>0.000</b>	<b>3.335</b>	<b>0.000</b>	0.187	0.009	0.925
distanca od osnove do max širine baze filameta (StB_h)				<b>0.190</b>	<b>6.712</b>	<b>0.010</b>
površina baze filameta prašnika (StB_Ar)				0.188	1.000	0.318
visina biljke (Pl_H)	<b>0.000</b>	<b>3.679</b>	<b>0.000</b>	0.187	0.131	0.717
dužina cvasti (Inf_H)	<b>0.000</b>	<b>3.577</b>	<b>0.000</b>	<b>0.189</b>	<b>4.283</b>	<b>0.039</b>
dužina stabljike bez cvasti (Stem_H)	<b>0.000</b>	<b>3.755</b>	<b>0.000</b>	0.187	0.125	0.724
dužina lisne ploče bazalnog lista (Fd_Lm)	<b>0.000</b>	<b>1.862</b>	<b>0.002</b>	<b>0.190</b>	<b>5.846</b>	<b>0.016</b>
max širina leve strane lista (Fd_Wm1)	<b>0.000</b>	<b>1.64</b>	<b>0.013</b>	0.188	0.438	0.508
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fd_L1)	0.000	1.324	0.106	0.189	3.596	0.059
dužina lisne drške (FdPe_L)	<b>0.000</b>	<b>1.868</b>	<b>0.002</b>	<b>0.193</b>	<b>12.126</b>	<b>0.001</b>
širina baze lisne drške (FdPe_Wb)	<b>0.000</b>	<b>1.524</b>	<b>0.03</b>	0.188	1.691	0.194
širina srednjeg dela lisne drške	<b>0.000</b>	<b>2.023</b>	<b>0.001</b>	0.188	0.625	0.430

karakteristi	(A) populacije			(B) <i>a priori</i> klasifikovane populacije u dve grupe		
	Wilk's Lambda	F-remove (36,383)	<i>p</i>	Wilk's Lambda	F-remove (1,414)	<i>p</i>
(FdPe_W)						
površina liske (Fd_Ar)				0.188	1.399	0.238
dužina lisne ploče srednjeg lista (Fs_Lm)	<b>0.000</b>	<b>2.24</b>	<b>0.000</b>	0.187	0.140	0.708
max širina leve strane lista (Fs_Wm1)	<b>0.000</b>	<b>2.961</b>	<b>0.000</b>	<b>0.193</b>	<b>12.551</b>	<b>0.000</b>
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fs_L1)	<b>0.000</b>	<b>1.612</b>	<b>0.016</b>	0.187	0.046	0.830
dužina lisne drške (FsPe_L)	<b>0.000</b>	<b>4.327</b>	<b>0.000</b>	<b>0.199</b>	<b>25.653</b>	<b>0.000</b>
širina baze lisne drške (FsPe_Wb)	<b>0.000</b>	<b>2.696</b>	<b>0.000</b>	<b>0.200</b>	<b>29.004</b>	<b>0.000</b>
širina srednjeg dela lisne drške (FsPe_W)	<b>0.000</b>	<b>7.1</b>	<b>0.000</b>	<b>0.205</b>	<b>38.709</b>	<b>0.000</b>
površina liske (Fs_Ar)				0.188	0.933	0.335
dužina lisne ploče vršnog lista (Fg_Lm)	<b>0.000</b>	<b>2.058</b>	<b>0.000</b>	0.188	0.670	0.413
max širina leve strane lista (Fg_Wm1)	<b>0.000</b>	<b>2.363</b>	<b>0.000</b>	0.187	0.020	0.889
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fg_L1)	<b>0.000</b>	<b>1.503</b>	<b>0.035</b>	0.188	0.462	0.497
dužina lisne drške (FgPe_L)	<b>0.000</b>	<b>3.752</b>	<b>0.000</b>	0.188	0.551	0.458
širina baze lisne drške (FgPe_Wb)	<b>0.000</b>	<b>1.575</b>	<b>0.021</b>	0.189	3.786	0.052
širina srednjeg dela lisne drške (FgPe_W)	<b>0.000</b>	<b>1.517</b>	<b>0.032</b>	<b>0.189</b>	<b>4.431</b>	<b>0.036</b>
površina liske (Fg_Ar)				0.187	0.167	0.683

**Tabela 10.** – Rezime diskriminantne kanonijske analize bioklimatskih parametrov staništa populacija filogenetske podgrupe II.

(Wilks' lambda je multivarijantna generalizacija univarijantne F-distribucije; F-remove prikazuje u kojoj meri promeljiva daje doprinos predviđanju pripadnosti grupi, *p*-vrednosti < 0.05 su podebljane).

	<b>Wilks' Lambda</b>	<b>F-remove (2,714)</b>	<b><i>p</i></b>
(BIO 1) srednja godišnja temperatura	<b>0.020</b>	<b>80.226</b>	<b>0.000</b>
(BIO 2) opseg srednjih mesečnih temperature	<b>0.018</b>	<b>24.338</b>	<b>0.000</b>
(BIO 3) izotermalnost ( 2/7)(*100)	<b>0.018</b>	<b>26.290</b>	<b>0.000</b>
(BIO 4) temperatura sezonalnosti (STD * 100)	<b>0.024</b>	<b>156.301</b>	<b>0.000</b>
(BIO 5) maksimalna temperatura najtoplijeg meseca	<b>0.020</b>	<b>74.170</b>	<b>0.000</b>
(BIO8) srednja temperatura najvlažnijeg kvartala	<b>0.020</b>	<b>79.554</b>	<b>0.000</b>
(BIO9) srednja temperatura nasušnijeg kvartala	<b>0.017</b>	<b>8.265</b>	<b>0.000</b>
(BIO13) padavine najvlažnijeg meseca	<b>0.021</b>	<b>92.440</b>	<b>0.000</b>
(BIO14) padavine najsušnijeg meseca	<b>0.017</b>	<b>16.960</b>	<b>0.000</b>
(BIO17) padavine najsušnijeg kvartala	<b>0.019</b>	<b>53.061</b>	<b>0.000</b>
(BIO18) padavine najtoplijeg kvartala	<b>0.020</b>	<b>71.253</b>	<b>0.000</b>



**Tabela 11.** – Opterećenje morfoloških karaktera na prve tri ose analize osnovnih komponenti (PCA) urađena za (A) sve morfološke karaktere i (B) karaktere reproduktivnih organa populacija grupe "*Versicolor*" kompleksa *C. pyramidalis*. Podebljani su najznačajniji doprinosi definisanju strukture varijabilnosti.

karakter	(A) svi karakteri			(B) karakteri reproduktivnih organa		
	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3
visina krunice (Co_H)	<b>-0.85</b>	0.43	0.14	<b>-0.95</b>	0.22	0.07
dužina latice (CoL_H)	<b>-0.83</b>	0.35	0.16	<b>-0.91</b>	0.19	-0.13
širina osnove latice (CoL_W)	<b>-0.78</b>	0.43	0.17	<b>-0.90</b>	0.21	0.15
visina sraslog dela krunice (Co_Di)	<b>-0.72</b>	0.45	0.09	<b>-0.83</b>	0.22	0.39
distanca od max širine latice do baze krunice (CoL_h)	<b>-0.77</b>	0.45	0.11	<b>-0.87</b>	0.24	0.32
max širina latica (CoL_Wm)	<b>-0.79</b>	0.42	0.17	<b>-0.91</b>	0.20	0.13
obim baze krunice (Co_Per)	-0.68	0.37	0.08	<b>-0.76</b>	0.01	-0.02
dubina krunice (distanca od useka do baze)(Co_De)	<b>-0.76</b>	0.45	0.10	<b>-0.87</b>	0.22	0.34
širina osnove čašičnog zupca (CaD_W)	-0.69	0.37	-0.20	<b>-0.77</b>	-0.20	-0.12
dužina čašičnog zupca (CaD_L)	-0.59	0.09	0.02	-0.60	0.01	-0.57
visina čašice (Ca_H)	-0.22	0.07	-0.05	-0.34	-0.16	-0.63
dužina cvetne drške (CaPe_L)	-0.41	0.10	0.44	-0.38	0.58	-0.10
dužina tučka (Pu_L)	<b>-0.81</b>	0.38	0.08	<b>-0.89</b>	0.12	-0.23
dužina stuba tučka (PuSy_L)	-0.69	0.29	0.16	<b>-0.76</b>	0.18	-0.27
dužina dlakavog dela tučka (PuSg_L)	<b>-0.79</b>	0.40	0.00	<b>-0.89</b>	0.06	-0.18
visina baze filameta prašnika (StB_H)	<b>-0.77</b>	0.35	-0.27	<b>-0.84</b>	-0.33	0.15
dužina filameta prašnika (StF_L)	-0.35	0.23	0.42	-0.45	0.51	-0.20
dužina antera prašnika (StA_L)	<b>-0.81</b>	0.35	-0.13	<b>-0.87</b>	-0.09	-0.11
širina osnove baze filameta prašnika (StB_W)	<b>-0.79</b>	0.37	-0.19	<b>-0.88</b>	-0.29	-0.03
max širina baze filameta prašnika (StB_Wm)	<b>-0.81</b>	0.33	-0.24	<b>-0.88</b>	-0.33	-0.01
distanca od osnove do max širine baze filameta (StB_h)	-0.64	0.15	-0.35	-0.65	-0.52	0.09
površina baze filameta prašnika (StB_Ar)	<b>-0.83</b>	0.35	-0.29	<b>-0.90</b>	-0.37	0.11
obim baze filameta prašnika (StB_Pe)	<b>-0.83</b>	0.36	-0.27	<b>-0.91</b>	-0.35	0.11
visina biljke (Pl_H)	-0.50	-0.32	-0.10			
dužina cvasti (Inf_H)	-0.35	-0.39	0.03			
dužina stabljike bez cvasti (Stem_H)	-0.43	-0.10	-0.15			
dužina lisne ploče donjeg lista (Fd_Lm)	-0.46	-0.60	-0.30			
max širina leve strane lista (Fd_Wm1)	-0.70	-0.34	-0.13			
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fd_L1)	-0.30	-0.49	-0.39			
dužina lisne drške (FdPe_L)	-0.32	-0.20	0.46			

karaktereri	(A) svi karaktereri			(B) karaktereri reproduktivnih organa		
	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3
širina baze lisne drške (FdPe_Wb)	-0.23	-0.23	-0.60			
širina srednjeg dela lisne drške (FdPe_W)	-0.09	-0.18	0.00			
površina liske (Fd_Ar)	-0.66	-0.49	-0.23			
obim liske (Fd_Per)	-0.59	-0.55	-0.24			
dužina lisne ploče srednjeg lista (Fs_Lm)	-0.60	-0.65	0.12			
max širina leve strane lista (Fs_Wm1)	<b>-0.76</b>	-0.37	0.05			
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fs_L1)	-0.45	-0.57	0.06			
dužina lisne drške (FsPe_L)	-0.36	-0.26	0.59			
širina baze lisne drške (FsPe_Wb)	-0.27	-0.24	-0.60			
širina srednjeg dela lisne drške (FsPe_W)	-0.03	-0.28	-0.21			
površina liske (Fs_Ar)	<b>-0.75</b>	-0.51	0.07			
obim liske (Fs_Per)	-0.69	-0.59	0.11			
dužina lisne ploče vršnog lista (Fg_Lm)	-0.58	-0.63	0.23			
max širina leve strane lista (Fg_Wm1)	-0.68	-0.45	0.02			
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fg_L1)	-0.52	-0.53	0.28			
dužina lisne drške (FgPe_L)	-0.41	-0.29	0.40			
širina baze lisne drške (FgPe_Wb)	-0.33	-0.31	-0.14			
širina srednjeg dela lisne drške (FgPe_W)	-0.18	-0.35	0.08			
površina liske (Fg_Ar)	-0.68	-0.56	0.10			
obim liske (Fg_Per)	-0.62	-0.61	0.19			

**Tabela 12.** – Rezime diskriminantne kanonijske analize urađene na izabranom setu karaktera za (A) populacije *a priori* klasifikovanih u pet grupa na osnovu pripadnosti genetičkim klasterima i (B) populacije *a priori* klasifikovanih u šest grupa na osnovu pripadnosti taksonima kojima su dodeljena neformalna imena: *austroadriatica*, *montenegrina*, *secundiflora*, *versicolor 1*, *versicolor 2* i *tenorei*. Wilks' lambda je multivarijantna generalizacija univarijantne F-distribucije; F-remove pokazuje u kojoj meri promenljiva daje doprinos predviđanju pripadnosti grupi, *p*-vrednosti < 0.05 su podebljane.

karakter	(A) 5 grupa populacija			(B) 6 grupa populacija		
	Wilk's Lambda	F-remove (4.620)	<i>p</i>	Wilk's Lambda	F-remove (4.620)	<i>p</i>
visina krunice (Co_H)	0.016	0.726	0.575	0.007	1.603	0.157
dužina laticе (CoL_H)	0.016	1.934	0.103	<b>0.007</b>	<b>4.731</b>	<b>0.000</b>
max širina latica (CoL_Wm)	<b>0.016</b>	<b>5.391</b>	<b>0.000</b>	<b>0.007</b>	<b>4.329</b>	<b>0.001</b>
obim baze krunice (Co_Per)	<b>0.016</b>	<b>5.858</b>	<b>0.000</b>	<b>0.007</b>	<b>5.442</b>	<b>0.000</b>
dubina krunice (Co_De)	0.016	2.290	0.058	0.007	1.832	0.105
širina osnove čašičnog zupca (CaD_W)	<b>0.016</b>	<b>4.590</b>	<b>0.001</b>	<b>0.007</b>	<b>5.781</b>	<b>0.000</b>
dužina čašičnog zupca (CaD_L)	<b>0.017</b>	<b>12.924</b>	<b>0.000</b>	<b>0.008</b>	<b>14.360</b>	<b>0.000</b>
visina čašice (Ca_H)	<b>0.017</b>	<b>10.600</b>	<b>0.000</b>	<b>0.008</b>	<b>10.935</b>	<b>0.000</b>
dužina cvetne drške (CaPe_L)	<b>0.019</b>	<b>32.565</b>	<b>0.000</b>	<b>0.009</b>	<b>26.589</b>	<b>0.000</b>
dužina tučka (Pu_L)	<b>0.017</b>	<b>14.526</b>	<b>0.000</b>	<b>0.008</b>	<b>11.871</b>	<b>0.000</b>
dužina stuba tučka (PuSy_L)	0.016	1.414	0.228	0.007	1.130	0.343
visina baze filameta prašnika (StB_H)	0.016	1.650	0.160	<b>0.007</b>	<b>2.275</b>	<b>0.046</b>
dužina filameta prašnika (StF_L)	0.016	0.799	0.526	<b>0.007</b>	<b>2.313</b>	<b>0.043</b>
dužina antera prašnika (StA_L)	<b>0.017</b>	<b>16.396</b>	<b>0.000</b>	<b>0.008</b>	<b>14.408</b>	<b>0.000</b>
max širina baze filameta prašnika (StB_Wm)	<b>0.016</b>	<b>3.136</b>	<b>0.014</b>	<b>0.007</b>	<b>2.664</b>	<b>0.021</b>
distanca od osnove do max širine baze filameta (StB_h)	<b>0.016</b>	<b>2.682</b>	<b>0.031</b>	<b>0.007</b>	<b>5.681</b>	<b>0.000</b>
površina baze filameta prašnika (StB_Ar)	0.016	1.633	0.164	0.007	1.372	0.233
visina biljke (Pl_H)	<b>0.016</b>	<b>3.088</b>	<b>0.016</b>	<b>0.007</b>	<b>3.732</b>	<b>0.002</b>
dužina cvasti (Inf_H)	<b>0.016</b>	<b>3.105</b>	<b>0.015</b>	<b>0.008</b>	<b>8.603</b>	<b>0.000</b>
dužina stabljike bez cvasti (Stem_H)	<b>0.016</b>	<b>6.171</b>	<b>0.000</b>	<b>0.007</b>	<b>6.443</b>	<b>0.000</b>
dužina lisne ploče bazalnog lista (Fd_Lm)	0.016	1.819	0.124	0.007	1.560	0.169

	(A) 5 grupa populacija			(B) 6 grupa populacija		
karakteristi	Wilk's Lambda	F-remove (4.620)	<i>p</i>	Wilk's Lambda	F-remove (4.620)	<i>p</i>
max širina leve strane lista (Fd_Wm1)	0.016	0.923	0.450	0.007	0.743	0.592
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fd_L1)	<b>0.016</b>	<b>4.679</b>	<b>0.001</b>	<b>0.007</b>	<b>3.943</b>	<b>0.002</b>
dužina lisne drške (FdPe_L)	<b>0.016</b>	<b>4.317</b>	<b>0.002</b>	<b>0.007</b>	<b>3.701</b>	<b>0.003</b>
širina baze lisne drške (FdPe_Wb)	<b>0.017</b>	<b>10.869</b>	<b>0.000</b>	<b>0.008</b>	<b>8.771</b>	<b>0.000</b>
širina srednjeg dela lisne drške (FdPe_W)	<b>0.016</b>	<b>2.455</b>	<b>0.045</b>	0.007	2.109	0.063
površina liske (Fd_Ar)	0.016	1.094	0.358	0.007	0.952	0.447
dužina lisne ploče srednjeg lista (Fs_Lm)	<b>0.016</b>	<b>2.548</b>	<b>0.038</b>	<b>0.007</b>	<b>2.890</b>	<b>0.014</b>
max širina leve strane lista (Fs_Wm1)	<b>0.016</b>	<b>3.632</b>	<b>0.006</b>	<b>0.007</b>	<b>2.905</b>	<b>0.013</b>
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fs_L1)	0.016	0.500	0.736	0.007	1.541	0.175
dužina lisne drške (FsPe_L)	<b>0.016</b>	<b>6.117</b>	<b>0.000</b>	<b>0.007</b>	<b>4.920</b>	<b>0.000</b>
širina baze lisne drške (FsPe_Wb)	<b>0.018</b>	<b>23.819</b>	<b>0.000</b>	<b>0.008</b>	<b>19.684</b>	<b>0.000</b>
širina srednjeg dela lisne drške (FsPe_W)	<b>0.016</b>	<b>5.747</b>	<b>0.000</b>	<b>0.007</b>	<b>5.026</b>	<b>0.000</b>
površina liske (Fs_Ar)	<b>0.016</b>	<b>3.453</b>	<b>0.008</b>	<b>0.007</b>	<b>2.824</b>	<b>0.016</b>
dužina lisne ploče vršnog lista (Fg_Lm)	<b>0.016</b>	<b>3.874</b>	<b>0.004</b>	<b>0.007</b>	<b>5.152</b>	<b>0.000</b>
max širina leve strane lista (Fg_Wm1)	0.016	1.018	0.397	0.007	2.178	0.055
distanca od max širine do baze lista - leva strana (Fg_L1)	0.016	2.382	0.050	<b>0.007</b>	<b>2.701</b>	<b>0.020</b>
dužina lisne drške (FgPe_L)	<b>0.016</b>	<b>4.535</b>	<b>0.001</b>	<b>0.007</b>	<b>3.826</b>	<b>0.002</b>
širina baze lisne drške (FgPe_Wb)	0.016	0.428	0.788	0.007	0.736	0.597
širina srednjeg dela lisne drške (FgPe_W)	0.016	0.911	0.457	0.007	1.214	0.301
površina liske (Fg_Ar)	0.016	2.132	0.075	<b>0.007</b>	<b>3.014</b>	<b>0.011</b>

**Tabela 13.** – Rezime diskriminantne kanonijske analize bioklimatskih parametrov staništa populacija grupe „*Versicolor*“:

(Wilks' lambda je multivarijantna generalizacija univarijantne F-distribucije; F-remove pokazuje u kojoj meri promenljiva daje doprinos predviđanju pripadnosti grupi, *p*-vrednosti < 0.05 su podebljane).

	<b>Wilks' Lambda</b>	<b>F-remove (5,1185)</b>	<b><i>p</i></b>
(BIO 1) srednja godišnja temperature	<b>0.0033</b>	<b>131.5733</b>	<b>0.0000</b>
(BIO 2) opseg srednjih mesečnih temperature	<b>0.0028</b>	<b>78.0431</b>	<b>0.0000</b>
(BIO 3) izotermalnost ( 2/7)(*100)	<b>0.0026</b>	<b>57.7256</b>	<b>0.0000</b>
(BIO 4) temperatura sezonalnosti (STD * 100)	<b>0.0028</b>	<b>72.4905</b>	<b>0.0000</b>
(BIO6) minimalna temperature najhladnijeg meseca	<b>0.0033</b>	<b>127.8112</b>	<b>0.0000</b>
(BIO8) srednja temperatura najvlažnijeg kvartala	<b>0.0026</b>	<b>55.2258</b>	<b>0.0000</b>
(BIO9) srednja temepratura nasušnijeh kvartala	<b>0.0031</b>	<b>115.3424</b>	<b>0.0000</b>
(BIO12) godišnja količina padavina	<b>0.0042</b>	<b>235.3794</b>	<b>0.0000</b>
(BIO13) padavine najvlažnijeg meseca	<b>0.0043</b>	<b>239.5557</b>	<b>0.0000</b>
(BIO14) padavine najsušnijeg meseca	<b>0.0031</b>	<b>111.7758</b>	<b>0.0000</b>

**Tabela 14.** — Pregled literature korišćene za horološka istraživanja.

	<b>akronim</b>	<b>referenca</b>
1.	AnchM984	Anchev, M. (1984) <i>Campanula versicolor</i> Andrews. In: Velchev, V. (ed.) Red Data Book of the PR Bulgaria. Vol. 1. Plants. pp. 359.
2.	AsenA009	Asenov, A. (2009) Reports 1-6. In: Vladimirov, V., Dane, F. & Tan, K. (ed.), New floristic records in the Balkans: 11*. <i>Phytologia Balcanica</i> 15 (2): 273–289.
3.	BornJ928	Bornmüller, J. (1925) Beiträge zur Flora Mazedoniens 1 – Sammlungen in den Kriegsjahren 1916–1918. In: Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie, M. Weg, Laipzig, 212 pp.
4.	ČernP949	Černjavski, P., Grebenščikov, O., Pavlović, Z. (1949) O vegetaciji i flori Skadarskog područja. <i>Glasnik Prirodnjačkog Muzeja Srpske Zemlje</i> B1-2: 4–91
5.	FCDB-2011_02_07	Flora Croatica Database 2011. Flora Croatica Database - izveštaj 2011-02-07.
6.	GianK012	Giannopoulos, K., Tan, K., Vold, G. (2012) Reports 78-98. In: Vladimirov, V., Dane, F., Matevski, V. & Tan, K. (ed.) New floristic records in the Balkans: 18*. <i>Phytologia Balcanica</i> 18 (1): 69-92.
7.	HalaE902	Halácsy, E. de (1902) <i>Conspectus Florae Graecae</i> , Vol. 2. G. Engelmann, Leipzig. 612 pp.
8.	KalpE2006	Kalpoutzakis, E., Constantinidis, T. (2006) Additions and annotations to the flora of Peloponnisos (S Greece). <i>Willdenowia</i> 36: 271–284.
9.	LazaP013	Lazarević, P., Krivošej, Z., Tomović, G., Stevanović, V. (2013) Reports 79-86. In: Vladimirov, V., Dane, F., Stevanović, V. & Tan, K. (eds.) New floristic records in the Balkans: 22*. <i>Phytologia Balcanica</i> 19 (2): 267-303
10.	NikoZ005	Nikolov, Z. (2005) Taksonomija i horologija na rodot <i>Campanula</i> L. (Campanulaceae) vo Skopskata kotlina. Univerzitet "Sv. Kiril i Metodij", Prirodno-matematički fakultet, Skopje. Magistarska teza. 142 pp..
11.	PignS982	Pignatti, S. (1982) <i>Flora d'Italia</i> . Vol. 2. Edagricole, Bologna.
12.	PuleV005	Pulević, V. (2005) Građa za vaskularnu floru Crne Gore. Dopuna "Conspectus Florae Montenegrinae" J. Rohlene. Republički zavod za zaštitu prirode Crne Gore, Podgorica.

	akronim	referenca
13.	RandN980	Randelović, N., Jovanović, V., Sotirov, S., Stamenković, V., Ružić, M. (1980) <i>Campanula versicolor</i> Andrews nova vrsta u Flori Srbije. <i>Glasnik Prirodnjačkog muzeja u Beogradu</i> B35: 53–55.
14.	RandN986	Randelović, N., Jovanović, V., Stamenković, V., Ružić, M. (1986) <i>Campanula versicolor</i> Andrews. In: Sarić, M., Diklić N. (eds.) Flora SR Srbije X, Dodatak (2). pp. 190–191.
15.	RohlJ942	Rohlena, J. (1942) <i>Conspectus Florae Montenegrinae</i> . Preslia.
16.	StriA991	Strid, A., Kit Tan (1991) <i>Mountain Flora of Greece</i> . Vol. 2. Edinburgh University Press. 974 pp.
17.	TerzM008	Terzi, M., D'Amico, S. F. (2008) Chasmophytic vegetation of the class <i>Asplenietea trichomanis</i> in south-eastern Italy. <i>Acta Botanica Croatica</i> 67 (2): 147–174.
18.	VandC909	Vandas, C. (1909) <i>Reliquiae Formánekianae. Enumeratio critica plantarum vascularum, quam itineribus in Haemo peninsula et Asia Minore (Bithynia) factis collegit Dr. Ed. Formánek</i> . Brunae: Comitiorum Marchionatus Moraviae. pp. 623.
19.	YannA004	Yannitsaros, A. (2004) Additions to the flora of Kithira (Greece) II. <i>Willdenowia</i> 36 (1): 117–128.

## BIOGRAFIJA AUTORA

Dipl. biolog Ivana Janković rođena je 8. marta 1987. godine u Beogradu gde je sa odličnim uspehom završila osnovnu školu i XIII beogradsku gimnaziju. Biološki fakultet Univerziteta u Beogradu je upisala 2006. godine, gde je diplomirala 2011. godine sa prosečnom ocenom 9.81 odbranom diplomskog rada pod naslovom "Morfološka diferencijacija izofiloidnih zvončića kompleksa *Campanula pyramidalis* L. (Campanulaceae) na području Dinarida". Diplomski rad je urađen pod mentorstvom Prof Dr Dmitra Lakušića i odbranjen je sa ocenom 10 na Katedri za ekologiju i geografiju biljaka. Doktorske studije na Biološkom fakultetu Univerziteta u Beogradu, modul Ekologija biljaka i fitogeografija, upisala je 2011. godine. Od marta do oktobra 2012. godine bila je nosilac Stipendije za studente doktorskih akademskih studija Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja pri čemu je bila angažovana na projektu Minisatrsva pod nazivom "Biodiverzitet biljnog sveta Srbije i Balkanskog poluostrva - procena, održivo korišćenje i zaštita" (br. OI 173030). Od oktobra 2012. godine je u okviru istog projekta zaposlena kao istraživač pripravnik na Biološkom fakultetu Univerziteta u Beogradu. Od 2014. godine je u zvanju istraživača saradnika za naučnu oblast Biološke nauke. Učestvovala je u realizaciji praktičnih vežbi na predmetima: Osnovi ekologije, Ekosistemi i staništa Balkanskog poluostrva i Terenski praktikum II. Tokom svog dosadašnjeg rada učestvovala je i u projektima: "Podaci i usluge vezani za uspostavljanje ekološke mreže na teritoriji Republike Srbije" (JN br. OP 01/2015), "Podaci i usluge vezani za izradu Crvenih knjiga i Crvenih lista flore, faune i gljiva na teritoriji Republike Srbije" (JN br. OP 02/2015) i "Diverzifikacija biljaka na Balkanskom poluostrvu filogenetske i filogeografske analize *Ranunculus* sect. *Leucoranunculus* sensu Florae Europaea (Ranunculaceae) i kompleksa *Sesleria coerulans* (Poaceae)" (AT-SRB, br. SRB 07/2016). Tokom svog dosadašnjeg rada boravila je na stručnim usavršavanjima u inostranstvu iz metoda u molekularnoj biologiji (Prirodoslovno-matematički fakulteta Sveučilišta u Zagrebu, Hrvatska i Institut za botaniku Univerziteta u Innsbruck-u, Austrija), dok je u Beogradu pohađala kurseve geometrijske morfometrije (Institut za zoologiju Biološkog fakulteta Univezriteta u Beogradu i Centar za transfer znanja i inovacije Biološkog fakulteta Univerziteta u Beogradu, Srbija). Rezultate svog dosadašnjeg istraživačkog rada objavila je u okviru 6 naučnih radova u međunarodnim i nacionalnim časopisima i 9 saopštenja na naučnim skupovima u zemlji i inostranstvu.



## Изјава о ауторству

Име и презиме аутора \_\_\_\_\_ Ивана Јанковић \_\_\_\_\_

Број индекса \_\_\_\_\_ Е3006/2011 \_\_\_\_\_

### Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

Морфолошка и генетичка варијабилност изофилоидних звончића групе

"Versicolor" комплекса *Campanula pyramidalis* (Campanulaceae)

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

Потпис аутора

У Београду, \_\_\_\_\_ 05.10.2017. \_\_\_\_\_

Ивана Јанковић

## Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора \_\_\_\_\_ Ивана Јанковић \_\_\_\_\_

Број индекса \_\_\_\_\_ Е3006/2011 \_\_\_\_\_

Студијски програм \_\_\_\_\_ Екологија \_\_\_\_\_

Наслов рада \_\_ Морфолошка и генетичка варијабилност изофилоидних звончића  
групе "Versicolor" комплекса *Campanula pyramidalis* (Campanulaceae)

Ментор \_\_\_\_\_ Проф Др Димитар Лакушић \_\_\_\_\_

Изјављујем да је штампана верзија мог докторског рада истоветна електронској верзији коју сам предао/ла ради похрањена у **Дигиталном репозиторијуму Универзитета у Београду**.

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

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

**Потпис аутора**

У Београду, \_\_\_\_\_ 05.10.2017 \_\_\_\_\_

 \_\_\_\_\_

## Изјава о коришћењу

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

Морфолошка и генетичка варијабилност изофилоидних звончића групе "Versicolor" комплекса *Campanula pyramidalis* (Campanulaceae)

која је моје ауторско дело.

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

Моју докторску дисертацију похрањену у Дигиталном репозиторијуму Универзитета у Београду и доступну у отвореном приступу могу да користе сви који поштују одредбе садржане у одабраном типу лиценце Креативне заједнице (Creative Commons) за коју сам се одлучио/ла.

1. Ауторство (CC BY)
2. Ауторство – некомерцијално (CC BY-NC)
3. Ауторство – некомерцијално – без прерада (CC BY-NC-ND)
4. Ауторство – некомерцијално – делити под истим условима (CC BY-NC-SA)
5. Ауторство – без прерада (CC BY-ND)
6. Ауторство – делити под истим условима (CC BY-SA)

(Молимо да заокружите само једну од шест понуђених лиценци.  
Кратак опис лиценци је саставни део ове изјаве).

Потпис аутора

У Београду, \_\_\_\_\_ 05.10.2017. \_\_\_\_\_

Улаша Јавић

1. **Ауторство.** Дозвољава се 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.** Дозвољава се 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 прерада.** Дозвољава се 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.** Дозвољава се 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 прерада.** Дозвољава се 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.** Дозвољава се 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.