

UNIVERZITET U BEOGRADU  
BIOLOŠKI FAKULTET

Maja D. Slijepčević

**Morfološka varijabilnost, evolucija i  
razviće kičmenice kod velikih mrmoljaka  
(*Triturus*, Salamandridae, Caudata)**

doktorska disertacija

Beograd, 2018

UNIVERSITY OF BELGRADE  
FACULTY OF BIOLOGY

Maja D. Slijepčević

**Morphological variability, evolution and  
development of vertebral column in  
crested newts (*Triturus*, Salamandridae,  
Caudata)**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2018

**MENTORI:**

DR ANA IVANOVIĆ, REDOVNI PROFESOR  
BIOLOŠKI FAKULTET  
UNIVERZITET U BEOGRADU

DR ALEKSANDAR UROŠEVIĆ, NAUČNI SARADNIK  
INSTITUT ZA BIOLOŠKA ISTRAŽIVANJA  
“SINIŠA STANKOVIĆ”  
UNIVERZITET U BEOGRADU

**ČLANOVI KOMISIJE:**

DR ANA IVANOVIĆ, REDOVNI PROFESOR  
BIOLOŠKI FAKULTET  
UNIVERZITET U BEOGRADU

DR ALEKSANDAR UROŠEVIĆ, NAUČNI SARADNIK  
INSTITUT ZA BIOLOŠKA ISTRAŽIVANJA  
“SINIŠA STANKOVIĆ”  
UNIVERZITET U BEOGRADU

DR BRANKO FILIPOVIĆ, NAUČNI SAVETNIK  
INSTITUT ZA BIOLOŠKA ISTRAŽIVANJA  
“SINIŠA STANKOVIĆ”  
UNIVERZITET U BEOGRADU

**DATUM ODBRANE:**

## ZAHVALNICA

*Eksperimentalni deo doktorske disertacije urađen je u okviru projekta osnovnih istraživanja Ministarstva energetike, razvoja i zaštite životne sredine Republike Srbije (173043), u okviru Odeljenja za Evolucionu Biologiju, Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“, Univerziteta u Beogradu.*

*Veliku zahvalnost dugujem svojim mentorima dr Ani Ivanović i dr Aleksandru Uroševiću na ukazanom poverenju, velikom strpljenju i neprocenjivim sugestijama prilikom izrade ove doktorske disertacije.*

*Veliko hvala dr Milošu Kaleziću za uvođenje u svet kičmenjaka i za divna predavanja zbog kojih se sa velikim elanom ujutru odlazilo na fakultet.*

*Velika je sreća raditi sa divnim i kreativnim ljudima kao što su dr Ljiljana Tomović, dr Tanja Vukov, dr Nataša Tomašević Kolarov, dr Milena Cvijanović, dr Marko Anđelković. Ljudi hvala vam na svemu. Hvala dr Branku Filipoviću na histološkoj šoljici brainstorming-a koju smo svakodnevno ispijali. Hvala Odeljenju za citologiju Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ čiju sam laboratoriju uzurpirala prilikom izrade histološkog dela ove doktorske disertacije. Veliko hvala dr Mireli Ukropini sa Biološkog fakulteta, Univerziteta u Beogradu koja je obradila deo histološkog uzorka i koja je svojim idejama i „bojama“ doprinela histološkom delu ove doktorske disertacije.*

*Konačno hvala mojim roditeljima Draganu i Nadi i bratu Ognjenu koji su mi bili "bura" u leđima u svakom trenutku. Hvala suprugu Nikoli koji mi je bio velika podrška i izvor pozitivne energije. Hvala ti za sve nezaboravne planinarske i alpinističke ture po prirodi.*

*Ovu doktorsku disertaciju posvećujem sinu Strahinji koji je u moj život uneo ludačku količinu kreativne energije.*

*Hvala vam svima od srca*

Morfološka varijabilnost, evolucija i razviće kičmenice kod velikih mrmoljaka  
(*Triturus*, Salamandridae, Caudata)

**REZIME**

Analize intra- i interspecijske varijabilnosti u ontogeniji morfoloških struktura (npr. razlike u vremenu diferencijacije, stopi i pravcu ontogenetskih promena u veličini i obliku), kao i varijabilnosti na adultnom stupnju, omogućavaju utvrđivanje obrazaca morfološke varijabilnosti i sagledavanje procesa i mehanizma koji dovode do evolucionih promena morfoloških struktura. U ovoj tezi izučavana je morfološka varijabilnost osovinskog skeleta u okviru monofiletske grupe velikih mrmoljaka koju čine devet vrsta roda *Triturus*. Različit stepen izduživanja tela, varijabilnost u broju trupnih pršljenova kao i poznati filogenetski odnosi čine ovu grupu izuzetno pogodnim model-organizmima za studije razvića kičmenice i evolucije kičmenih pršljenova. Histološkim metodama praćeno je postembrionsko razviće trupnih pršljenova, radi utvrđivanja eventualnih razlika u vremenu formiranja, osifikacionim sekvencama kao i stopi njihove diferencijacije. Za ove analize odabrane su dve vrste velikih mrmoljaka koje se razlikuju u stepenu izduživanja tela, odnosno u broju trupnih pršljenova. Utvrđeno je da nema razlika u vremenu i načinu formiranja pršljenova između vrsta. Tokom formiranja kičmenih pršljenova zabeležena su tri tipa osifikacije: 1) perihordalna osifikacija, 2) perihondrijalna osifikacija i 3) endohondralna osifikacija. Takođe, zabeleženo je i prisustvo intravertebralne (notohordalne) hrskavice unutar tela pršljena pri čemu je razviće kičmenih pršljenova roda *Triturus* veoma slično razviću kod drugih vrsta repatih vodozemaca.

Homeotske transformacije predstavljaju transformacije pri kojima jedan deo tela preuzima identitet drugog dela tela (npr. transformacija trupnog u sakralni pršljen) usled mutacije ili promena u ekspresiji određenih Hox gena. Studija varijabilnosti u broju trupnih pršljenova i tipova homeotskih transformacija urađena je na uzorku koji pokriva celokopnu genetičku i geografsku varijabilnost roda *Triturus*. Uočeno je odsustvo korelacije između nepotpunih homeotskih transformacija sakralnog pršljena i varijabilnosti u broju trupnih pršljenova što može biti rezultat razvojnih mehanizama

koji favorizuju kompletan broj presakralnih pršljenova ili favorizovanje selekcije protiv tranzicionih pršljenova kod ove grupe repatih vodozemaca.

Takođe, u ovoj tezi izučavane su i evolucione promene u broju, veličini i obliku trupnih pršljenova kod adultnih jedinki devet vrsta roda *Triturus*. Metodama kompjuterske mikrotomografije i 3D geometrijske morfometrije uz konstruisanje filomorfološkog prostora analizirane su promene u obliku i veličini samih kičmenih pršljenova odnosno procenjeno je u kojoj meri su evolucione promene u obliku korelisane sa promenama u veličini i broju kičmenih pršljenova. Ovi rezultati su pokazali da se vrste roda *Triturus* razlikuju u broju, veličini i obliku trupnih pršljenova. Elongacija tela, koja je u vezi sa akvatičnijim načinom života, postignuta je povećanjem broja kičmenih pršljenova, a interspecijske razlike u obliku trupnih pršljenova korelisane su sa elongacijom. Species-specifične razlike u obliku trupnih pršljenova su takve da se vrste mogu sa sigurnošću identifikovati i na osnovu samo jednog pršljena, što omogućava eventualnu primenu ovih metoda u identifikaciji fosilnog i subfosilnog materijala.

**KLJUČNE REČI:** *Triturus* sp., kičmeni pršljen, razviće, tipovi osifikacije, inter- i intravertebralna hrskavica, homeotske transformacije, broj pršljenova, veličina, oblik, geometrijska morfometrija

**NAUČNA OBLAST:** Biologija

**UŽA NAUČNA OBLAST:** Morfologija, sistematika i filogenija životinja

**UDK:** 575.8:[591.471.32:597.94(043.3)]

Morphological variability, evolution and development of vertebral column in crested newts (*Triturus*, Salamandridae, Caudata)

**ABSTRACT**

Analyses of intra- and interspecific morphological variation through ontogeny (e.g. difference in the time of differentiation, rate and direction of ontogenetic changes in size and shape), as well as variability at the adult stage, enable determination of morphological patterns and mechanism which lead to evolution of morphological structures. In this thesis, morphological variability of axial skeleton was studied within monophyletic group of crested newts which comprises nine species of the genus *Triturus*. Crested newts are suitable model organisms for studies of vertebral development and evolution. They are closely related group of species with known phylogenetic relations, different rate of body elongation and great variability in the number of trunk vertebrae.

Histological techniques were used in tracing postembryonic development of trunk vertebrae to test difference in the time of vertebral development, ossification sequences and rate of vertebral differentiation. For these analyses, two species of crested newts which differ in rate of body elongation and number of trunk vertebrae were chosen. Results show that there is no difference between analysed species of *Triturus* newts in development time and formation of vertebrae. Three modes of the ossification process were recorded during vertebral formation: 1) perichordal ossification, 2) perichondrial ossification and 3) endochondral ossification. Also, the presence of intravertebral (notochordal) cartilage was recorded at centrum which makes vertebral development in *Triturus* newts very similar to other species of tailed amphibians.

Homeotic transformations are replacements of one body part by another (e.g. transformation of trunk into sacral vertebra) due to the mutation or changes in expression of certain Hox genes. The studies of variability in the number of trunk vertebrae and types of homeotic transformations were done on sample that represents all genetical and geographical variability in the genus *Triturus*. The absence of correlation between the frequency of incomplete homeotic transformation of sacral vertebrae and variation in the number of trunk vertebrae could be a result of developmental

mechanisms that favour complete numbers of presacral vertebrae or selection against transitional vertebrae in this group of tailed amphibians.

Also, in this thesis, evolutionary changes in number, size and shape of trunk vertebrae of adult specimens were studied across nine species of *Triturus* newts. The employed methods of computed microtomography and three-dimensional geometric morphometrics with construction of phylomorphospace enabled us to analyze changes in shape and size of vertebrae, i.e. to which extent evolutionary changes in vertebral size are correlated with changes in vertebral shape. These results show significant difference in number, size and shape of trunk vertebrae among *Triturus* species. Body elongation, which is related to more aquatic lifestyle, was achieved through an increase in the number of trunk vertebrae, and interspecific differences in vertebral shape are correlated with this pattern of elongation. Species-specific differences in vertebral shape are such that single trunk vertebra can be used for the identification of species, which enables eventual use of these methods for identification of fossil and subfossil material.

**KEY WORDS:** *Triturus sp.*, vertebra, development, modes of ossification, inter- and intravertebral cartilage, homeotic transformation, vertebral number, size, shape, geometric morphometric

**SCIENTIFIC FIELD:** Biology

**SPECIFIC SCIENTIFIC FIELD:** Morphology, Systematics and Phylogeny of Animals

**UDC:** 575.8:[591.471.32:597.94(043.3)]



## SADRŽAJ

<b>1. UVOD .....</b>	<b>1</b>
<b>1.1. Osovinski skelet-kičmenica i notohorda .....</b>	<b>1</b>
1.1.1. Notohorda.....	3
<b>1.2. Razviće i diferencijacija kičmenice .....</b>	<b>5</b>
<b>1.3. Tipovi centra i osifikacija kičmenih pršljenova .....</b>	<b>8</b>
<b>1.4. Hox geni i homeotske transformacije kičmenice .....</b>	<b>10</b>
<b>1.5. Promene u broju kičmenih pršljenova i regionalna diferencijacija kičmenice kod Amniota i Anamniota.....</b>	<b>12</b>
<b>1.6. Kičmenica kod repatih vodozemaca .....</b>	<b>14</b>
<b>1.7. Alometrija .....</b>	<b>17</b>
<b>1.8. Rekonstrukcija fenotipskih promena tokom evolucione istorije i komparativne metode zasnovane na filogeniji.....</b>	<b>18</b>
<b>1.9. Veliki mrmoljci kao model sistem.....</b>	<b>19</b>
1.9.1. Pregled vrsta unutar roda <i>Triturus</i> .....	20
1.9.2. Hibridizacija kod velikih mrmoljaka.....	22
<b>1.10. Filogenetski odnosi u okviru roda <i>Triturus</i> .....</b>	<b>23</b>
<b>2. CILJEVI ISTRAŽIVANJA.....</b>	<b>26</b>
<b>3. MATERIJAL I METODE .....</b>	<b>28</b>
<b>3.1. Pregled analiziranog uzorka krestastih mrmoljaka za postembrionsko razviće kičmenih pršljenova .....</b>	<b>28</b>
3.1.1. Priprema tkiva za histološku analizu –metode histološkog bojenja.....	30
3.1.2. Opis stadijuma razvića larvi za postembrionsko razviće kičmenice.....	32
<b>3.2. Pregled uzorka za analize varijabilnosti u broju kičmenih pršljenova i tipova homeotskih transformacija .....</b>	<b>36</b>
3.2.1. Metode prosvetljavanja mekog tkiva i diferencijalnog bojenja kostiju .....	37
3.2.2. Određivanje broja pršljenova po regionima i homeotskih transformacija duž kičmenice .....	37
3.2.3. Statističke analize.....	39

<b>3.3. Pregled uzorka za analize varijabilnosti u veličini i obliku kičmenih pršljenova</b>	<b>40</b>
3.3.1. Geometrijska morfometrija	41
3.3.2. Kompjuterizovana mikrotomografija, konstrukcija trodimenzionalnih modela kičmenih pršljenova i odabir specifičnih tačaka	42
3.3.3. Statističke analize	46
<b>4. REZULTATI</b>	<b>47</b>
<b>4.1. Postembrionsko razviće kičmenih pršljenova kod <i>T. ivanbureschi</i> i <i>T. dobrogicus</i></b>	<b>47</b>
<b>4.2. Broj kičmenih pršljenova i tipovi homeotskih transformacija</b>	<b>54</b>
4.2.1. Broj kičmenih pršljenova po regionima i tranzicioni pršljenovi kod roda <i>Triturus</i>	54
4.2.2. Filogenetska komparativna analiza	58
4.2.3. Hibridizacija i varijabilnost u aksijalnoj formuli	58
<b>4.3. Veličina, oblik i alometrija kičmenih pršljenova</b>	<b>60</b>
4.3.1. Varijabilnost u veličini i obliku	60
4.3.2. Statička alometrija	66
4.3.3. Filogenetska komparativna analiza	68
4.3.4. Doprinos pojedinačnih pršljenova u identifikaciji vrsta	69
<b>5. DISKUSIJA</b>	<b>71</b>
<b>5.1. Postembrionsko razviće i tipovi osifikacije kičmenih pršljenova</b>	<b>71</b>
<b>5.2. Promene u broju trupnih pršljenova i homeotske transformacije</b>	<b>75</b>
5.2.1. Tipovi homeotskih transformacija i učestalost tranzicionih pršljenova	76
5.2.2. Hibridizacija i homeotske transformacije	78
<b>5.3. Promene u broju, veličini i obliku trupnih pršljenova</b>	<b>79</b>
5.3.1. Oblik pršljenova u identifikaciji vrsta	81
<b>6. ZAKLJUČCI</b>	<b>83</b>
<b>7. LITERATURA</b>	<b>85</b>

<b>8. PRILOZI</b> .....	<b>104</b>
-------------------------	------------

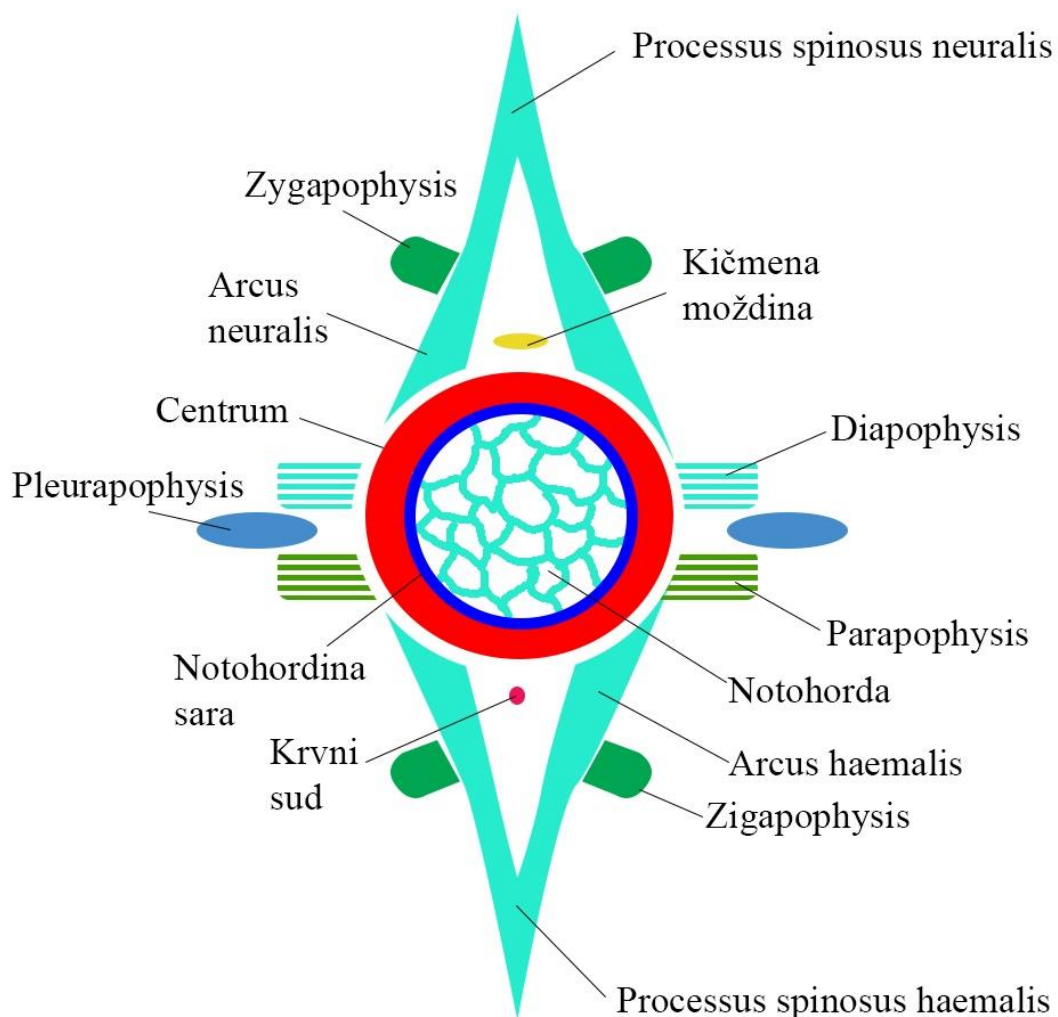
# 1. UVOD

## 1.1. Osovinski skelet-kičmenica i notohorda

Kičmenica predstavlja jedno od glavnih obeležja kičmenjaka (Vertebrata) po kome je čitava grupa dobila ime. Pojavljuje se rano u evoluciji kičmenjaka, kod fosilnih ostataka bezviličnih riba (Agnatha) *Haikouella*† i *Haikouichthys*† koji datiraju još iz kambrijuma, pre oko 570 miliona godina (Kardong, 2012). Glavna uloga kičmenog stuba je zaštita kičmene moždine, trupu daje neophodnu čvrstinu, smanjuje torziju tela a zahvaljujući svojoj elastičnosti omogućava i pokretljivost tela.

Kičmenica je složena skeletna tvorevina koja se nalazi oko kičmene moždine a sastavljena je od naizmenično postavljenih kičmenih pršljenova i intervertebralnih diskova. Intervertebralni diskovi se nalaze između susednih pršljenova i glavna uloga im je u ostvarivanju elastične veze između dva kičmena pršljena, pri čemu smanjuju pritisak prilikom opterećenja kičme a omogućavaju i pokrete fleksije, ekstenzije i torzije. Kičmeni pršljenovi se sastoje od tela pršljena (*centrum*) i lukova. Kod nekih vrsta kičmenjaka, ne postoji formiran centrum tj. kičmeni pršljen je bez tela (aspondilija), dok je kod drugih grupa prisutno jedno telo pršljena (monospondilija) ili dva (diplospondilija) po telesnom segmentu. Neuralni lukovi (*arci neurales*) su parni izduženi elementi koji formiraju trnoliki nastavak (*processus spinosus neuralis*) na dorzalnoj strani tela pršljena. U prostoru između neuralnih lukova i tela pršljena formira se otvor (*foramen vertebrale*) kroz koji prolazi kičmena moždina. U repnom regionu sa ventralne strane tela pršljena nalaze se hemalni luci (*arci haemales*) čijim spajanjem dolazi do formiranja trnolikog nastavka (*processus spinosus haemalis*). Hemalni lukovi formiraju kanal (*canalis haemalis*) kroz koji prolaze repne arterije i vene. Pršljenovi poseduju i veliki broj različitih nastavaka (*apophyses*) koji polaze sa tela pršljena i lukova a služe za zglobljavanje susednih pršljenova, vezivanje rebra i inserciju mišića. U osnovi neuralnih lukova nalaze se prezigapofize (*praezygapophysae*) i postzigapofize (*postzygapophysae*) koje učestvuju u artikulaciji tj. međusobnom povezivanju susednih pršljenova a takođe sprečavaju i torziju kičmenog stuba. Prezigapofize se nalaze na prednjoj strani tela pršljena i njihove zglobne površine su upravljene na gore i u

kontaktu su sa postzigapofizama susednog pršljena koje se nalaze na zadnjem delu pršljena sa zglobnim površinama upravljenim na dole. Što se tiče poprečnih nastavaka (*processus transversus*) koji polaze sa tela pršljena, razlikuju se dijapofize (*diapophyses*) i parapofize (*parapophyses*) koje služe za povezivanje odgovarajućih elemenata rebara. Kod nekih Tetrapoda postoje i pleurapofize (*pleurapophyses*) koje nastaju srastanjem redukovanih rebara sa poprečnim nastavcima pršljena kao i bazapofize (*basapophyses*) i hipapofize (*hypapophyses*) koje služe za inserciju mišića (Slika 1).



Slika 1. Prikaz osnovnih elemenata kičmenog pršljena Tetrapoda

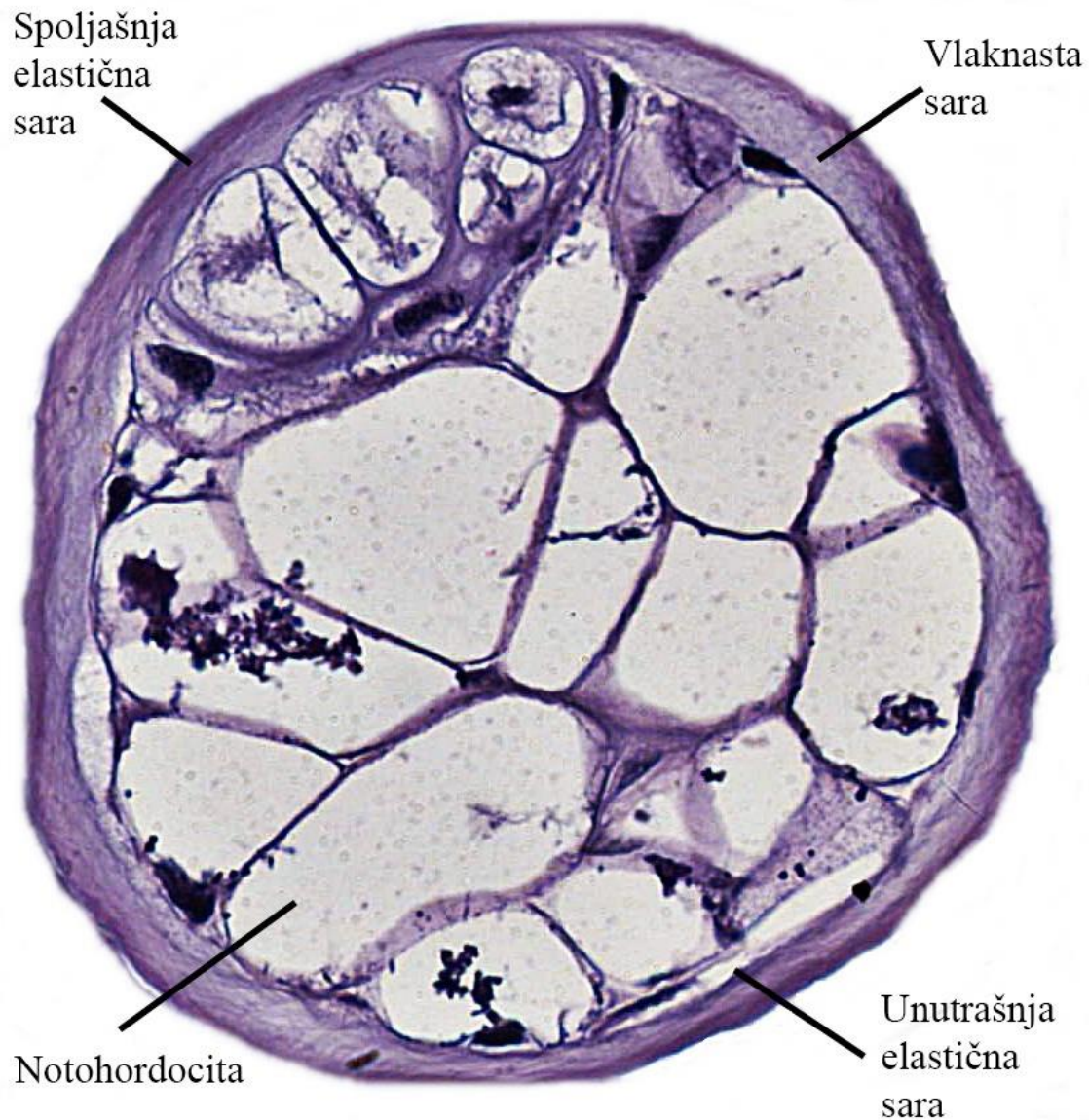
Jedna od osnovnih podela pršljenova je prema obliku prednje i zadnje strane tela pršljena:

- 1) Acelan pršljen je sa pretežno zaravnjenim prednjim i zadnjim stranama tela pršljena i prisutan je kod sisara.
- 2) Amfidelni tip pršljena ima udubljenu prednju i zadnju stranu tela pršljena, a u prostoru između samih pršljenova nalaze se ostaci notohorde, vezivno tkivo i hrskavica. Ovaj tip pršljena ima najveći broj riba, neke vrste repatih i beznogih vodozemaca kao i neke grupe guštera.
- 3) Procelan tip pršljena ima udubljenu prednju stranu i ispupčenu zadnju stranu tela pršljena i prisutan je kod većine bezrepih vodozemaca i gmizavaca.
- 4) Opistocelan tip je sa ispupčenom prednjom i udubljenom zadnjom stranom tela pršljena. Ovaj tip pršljena prisutan je kod nekih repatih vodozemaca kao i u vratnom region kopitara i papkara.
- 5) Heterocelan tip pršljena ima sedlastu prednju i zadnju stranu tela pršljena i nalazi se u vratnom region kornjača i ptica.

### 1.1.1. Notohorda

U ranim stupnjevima razvika, notohorda je glavni osovinski organ i javlja se kao prvi skeletni element tokom ontogenije kičmenjaka. Kod Amniota, notohorda je u velikoj meri zamenjena kičmenim pršljenovima na kasnijim stadijumima razvika. Kod Agnatha (bezviličnih riba) i Actinopterygii (zrakoperki), notohorda se zadržava kao dominantan osovinski skelet i kod adultnih jedinki (Zhang, 2009). Notohorda kičmenjaka izgrađena je od velikih hordinih ćelija (notohordocita) koje imaju krupnu vakuolu koja potiskuje citoplazmu uz membranu ćelije. Notohordocite su povezane desmozomima i grade neku vrstu vakuolizirane mreže okružene unutrašnjom (elastica interna) i spoljašnjom (elastica externa) notohordinom sarom. Pored ova dva tipa notohordinih sara, može biti prisutna i treća tzv. notohordina vlaknasta sara (Slika 2). Kod vodozemaca spoljašnja elastična sara koja se nalazi iznad notohordine vlaknaste sare, prisutna je samo na prednjim i srednjim delovima notohorde a ne čitavom njenom dužinom. Zadnji deo notohorde kod vodozemaca prekriven je samo unutrašnjom notohordinom sarom (Kalezić, 2001).

Kao tkivo, notohorda je najbližnja hrskavičavom tkivu i može se reći da predstavlja primitivan oblik hrkavice (Stemple, 2005). Notohorda deli mnoge karakteristike sa hrskavičavim tkivom među kojima je i ekspresija gena koji su karakteristični za hrskavicu a koji kodiraju tip II i tip IX kolagen, Sox9 i hondromodulin (Dietz i sar., 1999; Sachdev i sar., 2001). Međutim, jasna razlika između ova dva tkiva postoji. Razlika se ogleda u tome da hondroците (ćelije hrskavice) luče hidratantni vanćelijski matriks koji će dati hrskavicu (Knudson i Knudson, 2001) dok ćelije notohorde zadržavaju hidratantni matriks unutar vakuola (Parsons i sar., 2002; Coutinho i sar., 2004). Osnovna uloga notohorde je sprečavanje skraćivanja tela prilikom kontrakcija snažne metamerno raspoređene aksijalne muskulature trupa i repa. Notohorda ima i hidrostatičku ulogu tj. može se smatrati hidrostatičkim organom pošto su njene ćelije skoro u potpunosti ispunjene tečnošću. Kod vodozemaca, notohorda ima veliku ulogu u aksijalnom izduživanju, posebno u trupnom regionu (Kitchen, 1949; Mookerjee, 1953), stimuliše diferencijaciju aksijalne hrskavice (Lehmann, 1935; Kitchen, 1949) i omogućava morfogenezu kičmenice (Hörstadius, 1944; Kitchen, 1949; Hall, 2005).



Slika 2. Mikrografija preseka kroz notohordu (vrsta *T. ivanbureschi*)

## 1.2. Razviće i diferencijacija kičmenice

Kičmeni pršljenovi nastaju rano u toku embrionskog razvića od somita. Somiti se formiraju od nesegmentisanog paraksijalnog mezoderma koji se nalazi sa obe strane notohorde tokom somitogeneze (Hubaud i Pourquié, 2014). Sam process somitogeneze je opisan pomoću modela zvanog segmentacioni sat i talas (engl. *clock and wavefront*)



(Cooke i Zeeman, 1976). Segmentacioni sat kontroliše periodičnost nastajanja somita dok talas kontroliše prostorni opseg somita (Cinquin, 2007). Važne komponente somitogeneze su: 1) periodičnost, 2) formiranje fisura (omogućava separaciju somita), 3) epitelizacija, 4) specifikacija i 5) diferencijacija (Gilbert, 2003). U toku razvića somiti prolaze kroz epitelno-mezenhimalnu tranziciju koja se ogleda u formiranju spoljašnjeg epitelnog i unutrašnjeg mezenhimalnog sloja (Keynes, 1988).

U toku razvića somiti se dele na tri komponente: dermamatome od kojih nastaje dermis, miotome od kojih nastaju mišići i sklerotome od kojih će nastati kičmeni pršljenovi (Chal i Pourquié, 2009). Svaki somit se sastoji od multipotentnih ćelija čija diferencijacija zavisi od položaja koje imaju unutar svakog somita, pa tako medioventralne ćelije somita (one koje su bliže nervnoj cevi i notohordi) podležu mitozima, gube karakteristike epitelnih ćelija i postaju mezenhimske ćelije ponovo. Medioventralne ćelije somita koje su u toku epitelno-mezenhimalne tranzicije ponovo postale mezenhimske ćelije, diferenciraju se u rastresite sklerotome koji migriraju ka notohordi oko koje formiraju telo pršljena kao i intervertebralne diskove (Zhang, 2009). Antero-posteriorna polarnost (kranio-kaudalna) sklerotoma započinje pre nego što se formiraju u presomitičkom mezodermu i njihovo formiranje i održavanje je kontrolisano pomoću Delta-Notch signalnog puta koji interaguje sa osnovnim transkripcionim faktorom *Mesp2* (De Angelis i sar., 1997). U toku daljeg razvića dolazi do izraženije antero-posteriorne polarizacije koja postaje morfološki vidljiva zahvaljujući Ebnerovoj fisuri koja dovodi do podele sklerotoma na dve polovine (Christ i sar., 1979).

Formiranje anteriorne i posteriorne polovine sklerotoma je neophodno za razviće kičmenog pršljena. Kaudalna polovina anteriornog i kranijalna polovina posteriornog sklerotoma formiraju jedan pršljen procesom resegmentacije koja je prvi put opisana od strane Roberta Remaka (1855). Teorija resegmentacije je na početku bila dosta osporavana. Jedan od glavnih argumenata protiv ove teorije se zasnivao na tome da derivati sklerotoma treba da budu svrstani u dva dela: lateralni deo koji će formirati vertebralni luk i rebra, i aksijalni deo koji će formirati telo pršljena oko notohorde. Međutim, razne eksperimentalne studije koje su kasnije usledile kao npr. studije koje su radili Ewan i Everett (1992) koristeći retro virus kako bi označili somite i na taj način pratili njihovo dalje razviće, potvrdile su teoriju resegmentacije.

Dugo se smatralo da se teorija resegmentacije mogla primeniti samo na grupu Amniota kod kojih postoji jasna granica između kranijalne i kaudalne polovine sklerotoma i kod kojih je proces resegmentacije prvi put uočen (Piekarski i Olsson, 2014). Za razliku od Amniota, sklerotomi vodozemaca su mnogo sitniji i nedostaje im jasna diferencijacija na pomenute polovine. Morfološke analize zasnovane na rezultatima histoloških preseka kičmenog stuba dve vrste vodozemaca *Eurycea bislineata* (Wake i Lawson, 1973) i *Lissotriton vulgaris* (Mookerjee, 1930) dale su indirektnu podršku procesu resegmentacije kod repatih vodozemaca. Tek su skorašnje eksperimentalne studije na jednoj vrsti repatih vodozemaca *Ambystoma mexicanum* pokazale da proces resegmentacije postoji i kod vodozemaca i da nije samo karakteristika Amniota (Piekarski i Olsson, 2014). Pored teorije resegmentacije, predmet interesovanja mnogih naučnika prošlog veka bilo je i razviće kičmenice (Goodrich, 1930; Mookerjee, 1930; Remane, 1936; Devillers, 1954; Werner, 1971). Posebno se ističu istraživanja rađena od strane Gadow-a i Abbot-a (1895) koja su imala veliki uticaj na kasnije studije vezane za formiranje kičmenih pršljenova. Prema ovim autorima različiti delovi pršljena nastaju od četiri bilateralno parne hrskavičave primordije zvane arkualije (bazidorzalija, baziventralija, interdorzalija i interventralija) koje se nalaze oko notohorde. Teorija arkualija se prema ovim autorima mogla eksplicitno primeniti na sve Tetrapode i kao takva je bila široko zastupljena u prošlom veku. Međutim, ova teorija je opovrgnuta i odbačena (Williams, 1959; Schaeffer, 1967; Miles, 1970; Arratia i sar., 2001).

Formiranje kičmenih pršljenova je kod različitih grupa Amniota dosta uniformno, za razliku od vodozemaca kod kojih određene razlike u formiranju kičmenih pršljenova postoje između sve tri grupe. Tokom formiranja kičmenih pršljenova, jasno se razlikuju dva stadijuma: stadijum sklerotoma i stadijum kičmenog pršljena (Williams, 1959). Neke od osnovnih razlika u formiranju kičmenih pršljenova između Amniota i Anamniota su u diferenciranju i veličini sklerotoma. Tako kod Amniota, sklerotomi su prvi delovi somita koji se morfološki jasno razlikuju od druge dve komponente somite (dermatoma i miotoma) za razliku od sklerotoma Anamniota koji se morfološki poslednji diferenciraju (Scaal i Wiegrefe, 2006). Takođe, kod Amniota sklerototomi su znatno krupniji i sadrže više ćelija od sklerotoma Anamniota koji su

sitni i sa malim brojem ćelija (Williams, 1959; Wake i Lawson, 1973; Fleming i sar., 2015).

Tokom razvića oko notohorde dolazi do agregacije perihordalnih mezenhimalnih ćelija poreklom od sklerotoma, koje formiraju perihordalnu tubu koja je prisutna tokom ravića osovinskog skeleta kod svih Tetrapoda (Wake i Lawson, 1973). Duž perihordalne tube, u nivou srednjeg dela miotoma dolazi do agregacije i povećanja broja perihordalnih mezenhimalnih ćelija koje formiraju perihordalne prstenove (primitivne intervertebralne diskove). Na kasnijim stadijumima razvića, perihordalni prstenovi će se diferencirati u intervertebralnu hrskavicu koja se nalazi između budućih pršljenova. Predmet interesovanja mnogih naučnika u protekla dva veka bila je intravertebralna (notohordalna) hrskavica. Prema jednom gledištu, notohordalna hrskavica je poreklom od ćelija sklerotoma koje migriraju u samu notohordu kroz notohordine sare (Lwoff, 1889; Zykoff, 1893; Gadow, 1896). Prema drugom gledištu, ovaj tip hrskavice nastaje direktno od notohordinih ćelija pri čemu notohordine sare ostaju intaktne (Gegenbaur, 1862; Schauinsland, 1905; Mookerjee, 1930). Istraživanja koja je sproveo Lawson (1966) na jednoj vrsti beznogih vodozemaca (*Hypogeophis rostratus*), pokazala su da intravertebralna hrskavica nastaje direktno od notohordinih ćelija i da notohordine sare ostaju intaktne.

### **1.3. Tipovi centruma i osifikacija kičmenih pršljenova**

Na osnovu porekla i načina formiranja razlikuje se nekoliko tipova centruma: hordacentrum koji se formira unutar notohordinih sara u vidu mineralizovanog prstena (Grotmol i sar., 2006); holocentrum koji nastaje proliferacijom hrskavičavih ćelija oko spoljašnje notohordine sare stvarajući kompaktno centrum i autocentrum (perihordalni centrum) koji nastaje direktnom osifikacijom vezivnog tkiva oko spoljašnje notohordine sare (Prasad i Kashyap, 1989; Arratia, 2001). Proces osifikacije kod hordacentruma počinje sa ventralne strane notohordine sare i ide simetrično prema dorzalnoj strani formirajući osifikovan prsten. Hordacentrum je karakterističan za ribe sa hrskavičavim skeletom kao i za košljoribe, perihordalni centrum prisutan je kod Tetrapoda i nekih riba (Zhang, 2009; Fleming i sar., 2015), dok je holocentrum karakterističan za neke

fosilne vrste zrakoperki i riba dvodihalica (Arratia, 2001). Takođe, kod nekih riba novonastali hordacentrum može biti inkorporiran u osifikovani perihordalni centrum formirajući tako kombinovani tip centra (Kardong, 2012).

Tokom formiranja kičmenih pršljenova prisutna su tri tipa osifikacionih procesa:

- 1) Perihordalna osifikacija podrazumeva osifikaciju vezivnog mezenhimalnog tkiva oko notohorde.
- 2) Perihondrijalna osifikacija podrazumeva osifikaciju perihondralnog vezivnog tkiva (perihondrium) koje se nalazi oko hrskavice kostiju.
- 3) Endohondralna osifikacija podrazumeva okoštavanje same hrskavice tj. prvo dolazi do formiranja hrskavičavog "šablona" agregacijom mezenhimalnih ćelija, koji kasnije biva zamenjen koštanim tkivom.

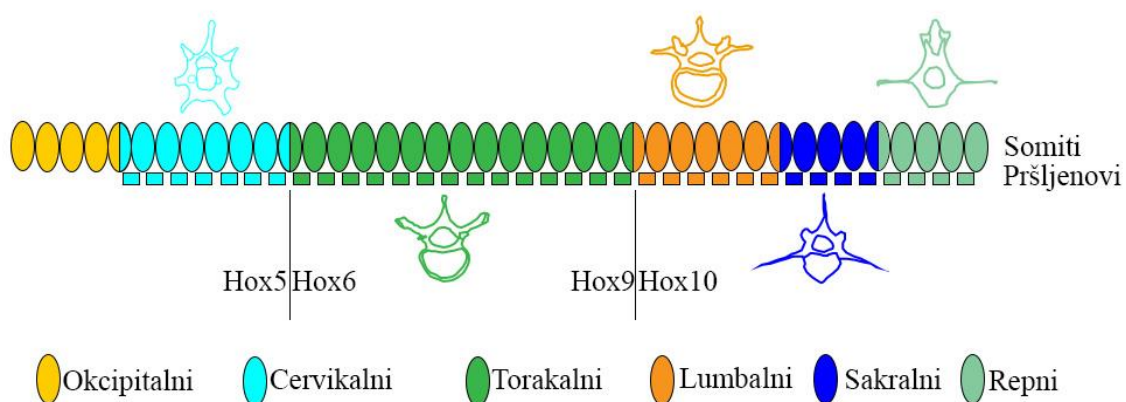
Prema Hall-u (2005), perihordalna i perihondrijalna osifikacija su izdvojene kao posebni tipovi direktne osifikacije kod kojih se ne formira hrskavičavi "šablon" pre osifikacije, za razliku od endohondralne osifikacije kod koje se prethodno formira hrskavica. Perihordalna i perihondrijalna osifikacija se karakterišu direktnim okoštavanjem vezivnog tkiva. Kod perihordalne osifikacije dolazi do okoštavanja u vezivnom tkivu oko same notohorde za razliku od perihondrijalne osifikacije kod koje se proces okoštavanja dešava u perihondriumu koji se nalazi oko hrskavice kosti u razvoju. Kod endohondralne osifikacije sklerotomalne ćelije migriraju oko notohorde i diferenciraju se u hondrocite koje se na kasnijim stadijumima razvića zamenjuju osteoblastima, ćelijama koje stvaraju koštani matriks (Nakashima i sar., 2002; Chal i Pourquié, 2009; Fleming, 2015). Kao rezultat endohondralne osifikacije nastaju tzv. hrskavičave odnosno zamenske kosti. Kičmeni pršljenovi repatih vodozemca su uglavnom po tipu membranske kosti formirane u perihondralnom vezivnom tkivu pomoću perihordalne osifikacije. Za razliku od vodozemaca, kod Amniota kičmeni pršljenovi su po tipu hrskavičave kosti nastale endohondralnom osifikacijom sa nekim perihondralnim delovima oko same hrskavice (Gardiner, 1983).

Prema literaturnim podacima sva tri tipa osifikacije su zabeležena u formiranju pršljenova kod vodozemaca: perihordalna osifikacija je prisutna u telu pršljena kod repatih vodozemaca i cecilija (Makoorje, 1930; Lawson, 1966; Gardiner, 1983), perihondrijalna osifikacija je zabeležena u nervnim lukovima kod repatih i bezrepih

vodozemaca (Gardiner, 1983) dok je endohondralni tip prisutan u osifikaciji neuralnih lukova kod sve tri grupe vodozemaca (Gardiner, 1983).

#### 1.4. Hox geni i homeotske transformacije kičmenice

*Hox* geni su regulatorni geni koji imaju važnu ulogu u formiranju osovinskog skeleta kičmenjaka tokom embrionskog razvića i važni su za identiteta pršljenova (Krumlauf, 1994). Posebna odlika *Hox* gena jeste organizacija u vidu "jata" (engl. *clusters*) kao i njihov raspored duž antero-posteriorne telesne ose tj. *Hox* geni imaju prostornu kolinearnost (Stojković i Tucić, 2012). *Hox* geni u različitim jatima koji su homologni istom genu u predačkom jatu nazivaju se paralogi. Postoji 13 paralogih grupa svrstanih u četiri Hox jata (Burke i sar., 1995). Hromozomalna organizacija gena u svakom Hox jatu reflektuje antero-posteriornu ekspresiju u telesnoj organizaciji (Slika 3).



Slika 3. Shematski prikaz ekspresije *Hox* gena koji učestvuju u određivanju broja kičmenih pršljenova kod miša (Prema: Gilbert, 2003 modifikovano)

Tako "Hox kod" predstavlja kombinaciju *Hox* gena koji su eksprimirani u svakom somitu i na taj način određuju jedinstvenu morfologiju svakog pršljenja (Burke, 1995). Identitet pršljenova je regulisan *Hox* genima kroz složene genetičke mehanizme koji uključuju različite signalne molekule, dok je ukupan broj pršljenova determinisan brzinom „segmentacionog sata“ koji reguliše periodičnost formiranja segmenata kao i

trajanje same somitogeneze (Krumlauf, 1994; Gomez i sar., 2008; Aulehla i Pourguié, 2010; Mallo i sar., 2010; Woltering, 2012). Istraživanja koje je radio Wellik (2007) na mutantnim miševima pokazala su da *Hox* geni ne regulišu broj somita ili pršljenova, već da samo utiču na njihovu morfologiju tj. identitet. Tako je gubitak funkcije jednog *Hox* gena često maskiran prisustvom drugog *Hox* gena tj. potrebno je da dođe do mutacije u barem pet pojedinačnih *Hox* gena da bi došlo do promena u identitetu pršljena (npr. vratnog u trupni). Tako kod miševa kod kojih postoji mutacija u *Hoxd-3* ili *Hoxb-4* genima, drugi vratni pršljen ima sve karakteristike prvog vratnog pršljena i ova mutacija se označava kao anteriorna homeotska transformacija (Capecchi, 1996). Međutim, mutacije u *Hoxa-5* i *Hoxa-6* genima dovode do posteriorne homeotske transformacije sedmog vratnog pršljena u prvi trupni pršljen (Jeannotte i sar., 1993). Inaktivacija pojedinačnih *Hox* gena često rezultuje u promeni identiteta specifičnog pršljena, dok inaktivacija ili prekomerna ekspresija *Hox* gena koji pripadaju istoj paralognoj grupi, dovodi do promena identiteta čitavih anatomskih regiona (Mallo i sar., 2010). Npr. istovremena inaktivacija sva tri gena iz *Hox* paralogne grupe 10 (*HoxPG10*) kod miševa dovodi do promene identiteta lumbo-sakralnog regiona u torakalni region, tj. rebra su prisutna duž čitavog torako-lumbalnog regiona. Formiranje sakralnog pršljena je pod kontrolom *HoxPG11* gena, što je dokazano eksperimentima na miševima kod kojih ova struktura u potpunosti izostaje usled inaktivacije ove grupe gena (Wellik i Capecchi, 2003). Kod repatih vodozemaca, *Hox* geni su uglavnom studirani zbog njihove važnosti u regeneraciji amputiranih udova (Nye i sar., 2003).

Glavni regulator temporalne kolinearnosti *Hox* gena je retinoična kiselina. Zbog neobično važne uloge u regulaciji *Hox* gena kod kičmenjaka, svaki poremećaj u količini i vremenu pojavljivanja retinoične kiseline tokom embriogeneze može dovesti do poremećaja u razviću organizma. Eksperimenti na miševima su pokazali da višak retinoične kiseline sprečava migraciju i proliferaciju ćelija nervne kreste. Eksperimenti na embrionima bezrepeg vodozemca *Xenopus laevis* pokazali su da retinoična kiselina dovodi do anteriornog skraćivanja kičmenog stuba (Sive i sar., 1990).

Mutacije tj. promene u ekspresiji *Hox* gena mogu dovesti do homeotskih transformacija ili homeoza. William Bateson (1894) je definisao homeotske transformacije (*homeo-isti*; *-otic*, stanje) kao transformacije pri kojima jedan deo tela preuzima identitet drugog dela tela. Prvi put su uočene kod *Drosophila melanogaster*

pod imenom “antennapedia” gde su antene na glavi transformisane u dodatni par nogu (Struhl, 1981). Homeotske transformacije su istraživane uglavnom na osovinskom skeletu sisara (Kessel i Gruss, 1991; Small i Potter, 1993) posebno u vratnom regionu (Galis, 1999; Varela-Lasheras i sar., 2011; Galis i sar., 2014). Vratni region sisara je konzervativan u broju pršljenova (sedam vratnih pršljenova) (Galis, 1999), međutim kao posledica homeotskih transformacija vratnog u trupni pršljen dolazi do smanjenja broja vratnih pršljenova i povećanja broja trupnih pršljenova (Varela-Lasheras i sar., 2011). Homeotske transformacije koje dovode do promena u broju vratnih pršljenova kod sisara skoro su uvek povezane sa kongenitalnim anomalijama (neuralni problem i kancer), tako da jedinke sa ovim malformacijama ne dovršavaju razviće, odnosno ova homeotska transformacija se eliminiše delovanjem jake prirodne selekcije tokom embrionskog razvića (Galis, 1999; Galis i Metz, 2003; Varela-Lasheras i sar., 2011). Jedine dve grupe sisara kod kojih je prisutno odstupanje od konzervativnog broja vratnih pršljenova su morske krave roda *Trichechus* i lenjivci roda *Cholorpus*. Pretpostavka je, da je zbog niske stope metabolizma koji je povezan sa smanjenim oksidativnim oštećenjima DNK, varijabilnost u broju vratnih pršljenova kod ove dve grupe sisara ne dovodi do kongenitalnih abnormalnosti (Galis, 1999). Isto tako, pretpostavlja se da je selekcija protiv varijabilnosti u broju vratnih pršljenova kod vodozemaca, reptila i ptica znatno slabija i verovatno je u velikom stepenu povezana sa malim oksidativnim oštećenjima DNK (Perez-Campo i sar., 1998; Galis, 1999).

### **1.5. Promene u broju kičmenih pršljenova i regionalna diferencijacija kičmenice kod Amniota i Anamniota**

Kod kičmenjaka do izduživanja tela može doći na četiri načina: 1) povećanjem broja kičmenih pršljenova, 2) povećanjem dužine tela pršljenova, 3) povećanjem i broja i dužine i 4) povećanjem dužine glavenog regiona. Od svih navedenih promena, najčešće i najizraženije su promene broja kičmenih pršljenova, tj. najčešće dolazi do povećanja broja kičmenih pršljenova u jednom telesnom regionu (trupnom ili u repnom).

Najviše savremenih istraživanja osovinskog skeleta je orjentisano na grupu Amniota, pre svega na zmije (Cohn i Tickle, 1999; Woltering, 2012), ptice (Tuan i

Lynch, 1983; Shapiro, 1992) i sisare (Wallin i sar., 1994; Narita i Kuratani, 2005; Varela-Lasheras i sar., 2011). Kod Amniota, broj kičmenih pršljenova korelisan je sa veličinom i oblikom tela, osobinama koje su ekološki i evoluciono važne (Lindell, 1994). Isto tako, promene u broju kičmenih pršljenova su korelisane sa promenama u načinu kretanja kao kod zmija (Arnold i Bennett, 1988) i sisara (Galis, 2014). Tako kod zmija kod kojih postoji velika varijabilnost u broju kičmenih pršljenova (do 400 pršljenova kod nekih vrsta) kao i u veličini tela, moguće je sagledati u kojoj meri su promene u veličini tela korelisane sa promenama u broju kičmenih pršljenova. Naime, kod vrsta koje imaju veće telo prisutan je i veći broj kičmenih pršljenova tj. postoji pozitivna korelacija između broja kičmenih pršljenova i veličine tela. Ta pozitivna korelacija između maksimalne veličine tela i broja kičmenih pršljenova označava se terminom pleomerizam koji je prvi put opisan kod riba od strane Lindsey-a (1975). Kod nekih grupa guštera postoji pozitivna korelacija između elongacije (odnos dužine tela prema širini ili dužini glave) i broja kičmenih pršljenova (Griffith, 1990). Kod sisara je izduživanje vratnog regiona, koji je inače konzervativan u broju kičmenih pršljenova, posledica povećanja dužine tela pršljenova.

Istraživanja vezana za promene u broju kičmenih pršljenova kod Anamniota su su dosta ređa (Garside, 1959; Fowler, 1970; Peabody i Brodie, 1975; Jockusch, 1997; Lanza i sar., 2009; Arntzen i sar., 2015). Kod Anamniota, veliki uticaj na broj kičmenih pršljenova imaju i spoljašnji faktori kao što su temperatura, salinitet vodene sredine i fotoperiod, tako da možemo reći da je broj kičmenih pršljenova fenotipski plastična osobina. Uticaj saliniteta na promenu broja kičmenih pršljenova eksperimentalno je potvrđen studijama od strane Schmidt-a (1919) na vrsti ribe *Poecilia reticulata*, dok je uticaj intenziteta svetlosti na broj kičmenih pršljenova potvrđen kod riba roda *Gadus* od strane Dannevig-a (1932). Rezultati ovih studija nisu uvek konstantni pa je teško uočiti generalni obrazac njihovog delovanja na broj kičmenih pršljenova. Međutim, jedini faktor spoljašnje sredine za koji se može reći da ima generalni obrazac delovanja kod različitih vrsta riba je temperatura. Kod riba postoji negativna korelacija između temperature i broja kičmenih pršljenova (Fowler, 1970). Sličan obrazac delovanja je uočen i kod repatih vodozemaca kod kojih je veći broj kičmenih pršljenova korelisan sa nižom temperaturom razvića (Peabody i Brodie, 1975). Izuzetak je vrsta malog mrmoljka *Lissotriton vulgaris* kod koje postoji pozitivna korelacija između temperature



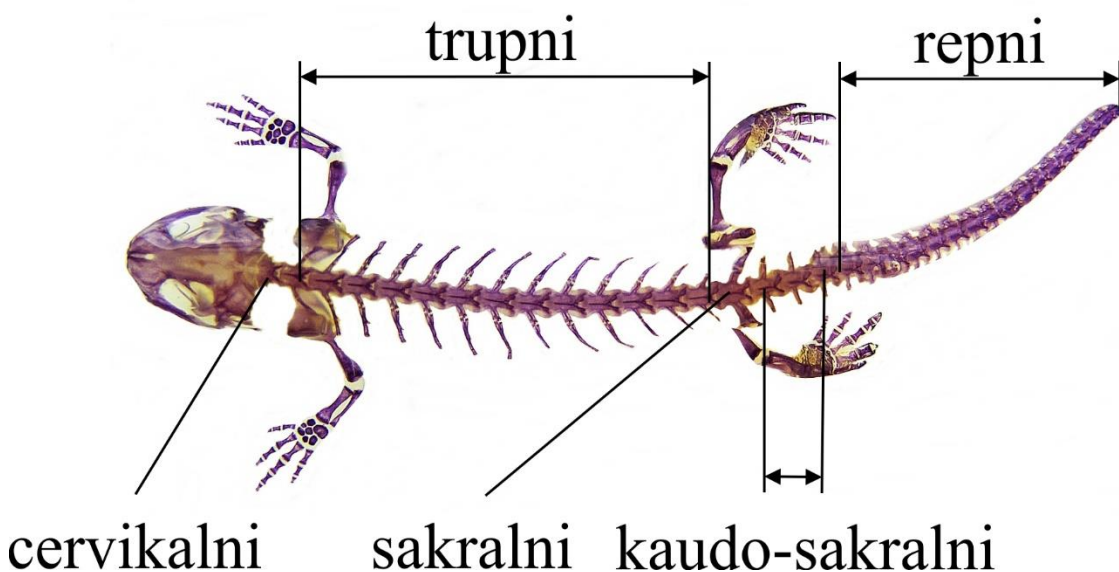
i broja kičmenih pršljenova, tj. na većoj temperaturi razvića od normalne za datu vrstu javlja se veći broj kičmenih pršljenova (Orska i Imiolek, 1962). Takođe, eksperimentalne studije na vrsti *Ambystoma maculatum* su pokazale da postoji pozitivna korelacija između broja kičmenih pršljenova i saliniteta (Peabody i Brodie, 1975). Osim temperature i saliniteta, koncentracija kiseonika u vodenoj sredini takođe može uticati na brzinu razvića a samim tim i na broj kičmenih pršljenova (Barlow, 1961).

Što se tiče regionalne diferencijacije kičmenice, kičmeni pršljenovi su grupisani u različite regione na osnovu njihove morfologije i funkcije. Kod različitih grupa kičmenjaka, broj regiona unutar osovinskog skeleta je različit (od 2 do 5) u zavisnosti od taksona i adaptacije na specifične načine kretanja. Kod riba sa hrskavičavim skeletom (*Chondrichthyes*) i kod riba zrakoperki (*Actinopterygii*), osovinski skelet je podeljen na samo dva regiona, prekaudalni i kaudalni. Kod tetrapodnih kičmenjaka broj regiona je najčešće pet i to su: vratni, torakalni, lumbalni, sakralni i repni region. Vratni region sisara je dosta konzervativan i sadrži sedam vratnih pršljenova, izuzev kod lenjivaca (*Bradypus*) i morskih krava (*Trichechus*) (Galis, 1999), kod kojih dolazi do odstupanja od ovog broja (videti deo o *Hox* genima i homeotskim transformacijama). Za razliku od sisara, kod drugih tetrapodnih kičmenjaka je prisutna veća varijabilnost u broju vratnih pršljenova posebno kod ptica (npr. kod čiopa je broj vratnih pršljenova 13 a kod labudova 22–25) (Woolfenden, 1961; Starck, 1979). Trupni region čine svi pršljenovi za koje se vezuju rebra a nalazi se između ramenskog i karličnog pojasa (Goodrich, 1930) i ovaj region je dosta varijabilan u broju kičmenih pršljenova kod različitih grupa Tetrapoda. Nakon trupnog regiona sledi lumbalni region koga najčešće čini pet kičmenih pršljenova a sledi ga sakralni region koji predstavlja vezu između karličnog pojasa i kičmenice. Repni region je sastavljen od pršljenova sa redukovanim neuralnim i bočnim nastavcima i najvarijabilniji je u broju kičmenih pršljenova.

## **1.6. Kičmenica kod repatih vodozemaca**

Prvi crteži kičmenice repatih vodozemaca od strane Meyera datiraju iz davne 1748. godine. Kičmenica repatih vodozemaca se sastoji od sledećih pet regiona (Mivart, 1870): 1) cervikalni region sadrži jedan pršljen, atlas, koji služi za zglobljavanje sa

lobanjom; 2) trupni region sadrži pršljenove koji nose rebra i njihov broj varira od 10 do čak 60 kod nekih vrsta; 3) sakralni region sadrži samo jedan pršljen sa dobro razvijenim poprečnim nastavcima za koji se vezuje karlični pojas; 4) kaudo-sakralni region sadrži 2–3 pršljena i 5) repni region sadrži varijabilan broj pršljenova, između 18 i 53 u zavisnosti od vrste (Slika 4).



Slika 4. Regionala diferencijacija kičmenice repatih vodozemaca (vrsta *T. ivanbureschi*)

Istraživanja koja je sprovedla Jockusch (1997) na rodu *Batrachoseps* fam. Plethodontidae su pokazala da broj trupnih pršljenova značajno varira između različitih vrsta unutar roda. Broj trupnih pršljenova varira od 16 do 23 unutar populacija, između populacija i među vrstama roda *Batrachoseps* (Anderson, 1960; Wake, 1966). Njena istraživanja su pokazala da broj trupnih pršljenova kovarira sa veličinom i oblikom tela koji su ekološki i evoluciono važni kao i da postoji određena geografska varijabilnost unutar roda. Geografska varijabilnost u broju kičmenih pršljenova je uočena i kod roda *Plethodon*. Vrsta *Plethodon cinereus* koja naseljava Indijanu, Severnu Karolinu, Virdžiniju i Tenesi poseduje 20 trupnih pršljenova dok jedinke koje naseljavaju oblast Džordžije imaju od 21–23 trupna pršljena i označene su kao podvrsta *P. c. polycentratus* (Higton, 1960). Ukoliko je postojanje pomenute geografske varijabilnosti posledica delovanja faktora spoljašnje sredine, onda bi udeo genetičke osnove u determinaciji broja kičmenih pršljenova bio smanjen. Međutim, istraživanja koja je

sproveo Highton (1960) na ženka *Plethodon cinereus* i njihovom potomstvu su pokazala visok stepen heritabilnosti (od 0.57 do 0.61) ukazujući na to da su temperatura i drugi ekološki faktori samo delimično odgovorni za varijabilnost u broju trupnih pršljenova.

Kod evropskih vrsta repatih vodozemaca, postoji nekoliko studija vezanih za varijabilnost u broju trupnih pršljenova (Veith, 1992; Crnobrnja-Isailović i sar., 1997; Lanza i sar., 2009; Arntzen i sar., 2015). Istraživanja sprovedena od strane Arntzen i sar. (2015) su pokazala da kod fam. Salamandridae postoji korelacija između evolucionih promena u broju kičmenih pršljenova i klimatskih parametara, posebno količine padavina u toku godine. Uočena je pozitivna korelacija između godišnje količine padavina i elongacije osovinskog skeleta, pri čemu dolazi do povećane elongacije trupa kod daždevnjaka i elongacije repa kod vrsta koje su akvatičnije (Arntzen i sar., 2015).

Oblik kičmenih pršljenova kod repatih vodozemaca bio je predmet interesovanja komparativnih analiza uglavnom u kontekstu taksonomije (Ratnikov i Litvinchuk, 2007, 2009) i paleontologije (Estes i Darevsky, 1977; Estes, 1981). Oblik trupnih pršljenova kao taksonomski karakter unutar fam. Salamandridae je istraživan od strane mnogih autora (Mivart, 1870; Wiedersheim, 1875; Hilton, 1948; Gonzalez i sar., 1986; Haller-Probst i Schleich, 1994). Fosilni ostaci pršljenova unutar fam. Salamandridae takođe su opisani u brojnim paleontološkim studijama (Estes, 1981; Hodrova, 1984; Auge i Rage, 1995; Rage i Hossini, 2000; Ratnikov, 2002). Kod različitih vrsta repatih vodozemaca, varijabilnost u obliku pršljenova duž kičmenice istraživana je od strane Averianov i Tjutkova (1995); Haller-Probst i Schleich (1994); Wortington i Wake (1972).

## 1.7. Alometrija

Prilikom razmatranja promena u veličini i obliku morfoloških struktura, neophodno je upoznati se sa konceptom alometrije, koji podrazumeva zavisnost varijabilnosti pojedinačnih karakteristika jedne morfološke celine od promena njene opšte veličine (Gould, 1966; Klingenberg, 1998; Shingleton i sar., 2007). Sam koncept alometrije se menjao uporedo sa razvojem morfometrije i postoje brojna tumačenja i metodološki pristupi analizi alometrije (Ivanović i Kalezić, 2013). Prema novijim interpretacijama, termin alometrija se može odnositi na morfološke (odnos oblika i veličine), fiziološke (odnos stepena metabolizma i veličine tela) i ekološke karakteristike (odnos veličine neke strukture i njene performanse) (Shingleton, 2010). Alometrija predstavlja važan koncept u evolucionoj biologiji kao i u dugim srodnim disciplinama (Huxley, 1932; Cock, 1966; Gould, 1966; Calder, 1984; Schmidt-Nielsen, 1984).

Alometrija se može smatrati posebnim oblikom ograničenja koja utiče na evoluciju morfoloških celina (Gould, 1966). Kao što je već rečeno, alometrija predstavlja zavisnost oblika morfološke celine od njene veličine i jedan je od dominantnih faktora koji utiče na morfološku evoluciju (Ivanović i Kalezić, 2013). Same promene u veličini utiču na čitav organizam menjajući pri tome međusobne odnose osobina i njihov oblik i te promene su visoko korelisane. Prema tome, alometrija može uticati na evoluciju morfoloških celina delujući kao ograničavajući faktor promene oblika (Klingenberg, 2010). Pored alometrijske komponente promene oblika postoji i nealometrijska komponenta pod kojom se podrazumeva promena oblika bez promena u veličini. Razdvajanje ove dve komponente je veoma značajno radi prikazivanja varijabilnosti u obliku neke morfološke strukture nezavisno od promena veličine. Razlikuju se tri vrste alometrijskih odnosa: statička, ontogenetska i evolucionarna alometrija. Pod statičkom alometrijom se podrazumevaju alometrijski odnosi između jedinki jedne intraspecijske grupe (populacija) na nivou jednog ontogenetskog stadijuma (Klingenberg, 1998; Ivanović i Kalezić, 2013). Ontogenetska alometrija podrazumeva promene veličine i oblika tokom individualnog razvića jedinki pri čemu sama varijabilnost potiče od rasta jedinke (Ivanović i Kalezić, 2013). Evolucionarna

alometrija je vezana za alometriju tokom evolucije grupa odnosno neke filogenetske linije. Sve tri vrste alometrijskih odnosa često pokazuju slične odnose, što je i za očekivati pošto su i statička i evolucionarna alometrija posledice promena u ontogenetskim alometrijama odnosno promenama stope rasta tokom individualnog razvića (Shingleton i sar., 2007). Kod mrmoljaka, analize alometrijskih odnosa do sada su istraživane na ekstremitetima (Ivanović i sar., 2008a) i lobanji (Ivanović i sar., 2007).

### **1.8. Rekonstrukcija fenotipskih promena tokom evolucione istorije i komparativne metode zasnovane na filogeniji**

Termin filogenetski signal odnosi se na postojanje veće fenotipske sličnosti kod filogenetski bliskih taksona u odnosu na manje srodne taksone. Smatra se da ta sličnost u fenotipskim odlikama potiče iz zajedničkog sistema razvića kao i od genetičke osnove nasleđene od zajedničkog pretka. Prisustvo filogenetskog signala se može tumačiti i kao postojanje istih ili sličnih adaptacija kod srodnih vrsta koje su nastale delovanjem prirodne selekcije u prošlosti a nasleđene su od zajedničkog pretka (Hansen i Orzack, 2005). Utvrđivanje filogenetskog signala je veoma važno u komparativnim studijama u bilo kojoj grupi filogenetski srodnih taksona, pošto fenotipska sličnost može nastati usled konvergencije, može biti posledica ograničene divergencije od zajedničkog pretka, ili može biti kombinacija i jednog i drugog (Felsenstein, 1985; Grafen, 1989; Harvey i Pagel, 1991). Stoga je filogenetski komparativni metod (Felsenstein, 1985) postao standardna statistička procedura prilikom poređenja različitih vrsta radi testiranja i eliminacije filogenetskog signala. Postoje četiri pristupa za testiranje i eliminaciju filogenetskog signala u analiziranim podacima: 1) analiza nezavisnog kontrasta (engl. „*phylogenetically independent contrast*“) (Felsenstein, 1985), 2) metoda generalizovanih najmanjih kvadrata (Pagel, 1997, 1999), 3) filogenetska autoregresija (Cheverud i Dow, 1985) i 4) mešoviti filogenetski modeli (Lynch, 1991).

Kombinacija metoda geometrijske morfometrije i filogenetskih komparativnih metoda, uz konstruisanje filomorfolškog prostora metodom parsimonije (engl. „*squared-change parsimony*“) omogućava rekonstrukciju promena u veličini i obliku morfoloških struktura tokom filogenije (Felsenstein, 1985; Maddison, 1991; Harvey i

Pagel, 1997; Rohlf, 2001; Nicola i sar., 2003; Linde i sar., 2004; Klingenberg i Gidaszewski, 2010; Klingenberg i Marugán-Lobón, 2013).

## 1.9. Veliki mrmoljci kao model sistem

Veliki mrmoljci imaju složen životni ciklus gde larvalni, juvenilni i adultni stupanj imaju različite morfologije, ekološke sredine i preference, način ishrane i lokomocije. Ono što ih čini interesantnim model organizmima u evolucionim istraživanjima je sličan obrazac variranja čitavog niza fenotipskih karakteristika: oblika i veličine tela (Arntzen i Wallis, 1999; Vukov i sar., 2011; Wielstra i Arntzen, 2011), broja pršljenova (Crnobrnja-Isailović i sar., 1997; Arntzen i Wallis, 1999, Lanza i sar., 2009), oblika lobanje (Ivanović i sar., 2007, 2008b), skeleta ekstremiteta (Ivanović i sar., 2008a; Tomašević-Kolarov, 2013), veličine mozga (Vukov i sar., 2007), karakteristikama jaja, odlikama životne istorije, razvića i ontogenetskih promenama u obliku na larvenom stupnju (Furtula i sar., 2008; Cvijanović i sar., 2009; Ivanović i sar., 2011). Veliki mrmoljci predstavljaju grupu blisko srodnih organizama sa poznatim filogenetskim odnosima i izraženom korelacijom između forme tela (oblika / veličine) i ekologije vrsta (preference prema akvatičnoj / terestričnoj sredini). Akvatičnije vrste koje provode i do šest meseci u vodi, imaju izduženo telo sa kraćim ekstremitetima pogodnim za kretanje u vodenoj sredini za razliku od terestričnijih vrsta koje imaju zdepastije telo sa dugim i dobro razvijenim ekstremitetima prilagođenim za kretanje na kopnu. Takođe, postoji korelacija između broja kičmenih pršljenova i vremena provedenog u akvatičnoj sredini (Ivanović i Arntzen, 2014). Vrste koje imaju 12 kičmenih pršljenova provode godišnje dva meseca u vodenoj sredini za razliku od vrsta koje imaju 16–17 trupnih pršljenova i koje provode i do šest meseci u vodi (Arntzen i sar., 2015). U vezi sa tim, razlike između vrsta u broju trupnih pršljenova mogu da doprinesu razlikama u veličini i obliku tela, oslikavajući adaptacije na različite uslove sredine i način života (više ili manje akvatičan / terestričan).

Vrste u okviru roda *Triturus* se odlikuje velikim disparitetom u broju trupnih pršljenova (Gerecht, 1929; Crnobrnja i sar., 1997; Arntzen i sar., 2015). Modalni broj predstavlja najčešći broj trupnih pršljenova koji je karakterističan za datu vrstu. U

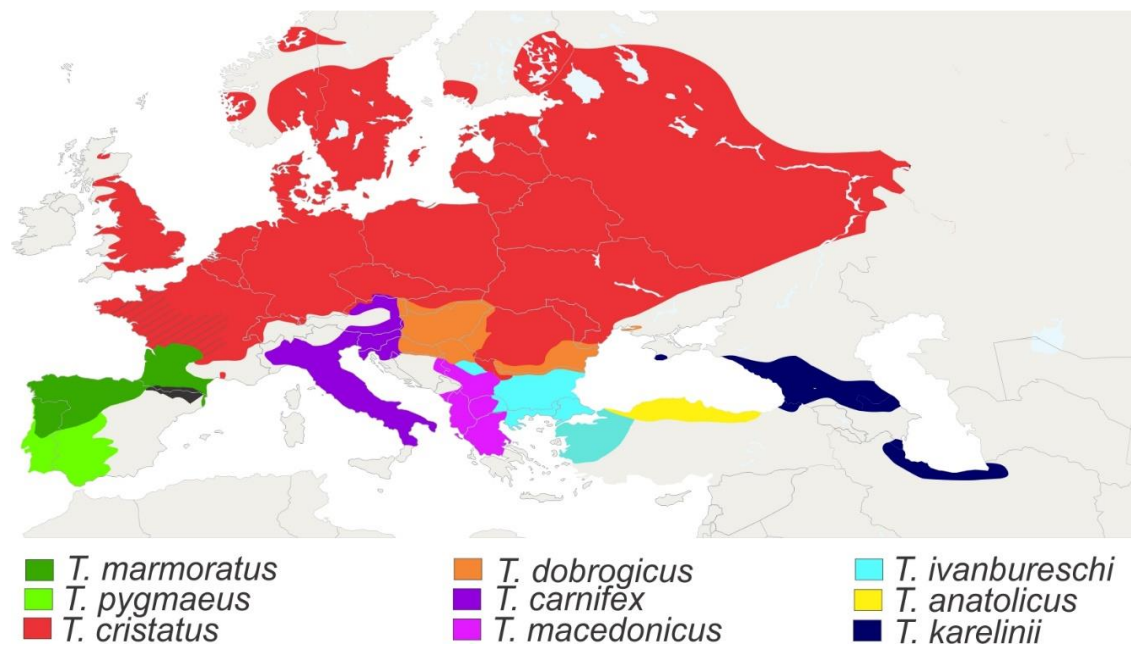
okviru roda *Triturus* prisutno je devet vrsta koje se razlikuju u modalnom broju trupnih pršljenova podeljenih u 5 “morfotipova”. Najmanji modalni broj trupnih pršljenova imaju vrste *Triturus marmoratus* i *T. pygmaeus* 12, slede ih *T. karelinii*, *T. ivanbureschi* i *T. anatolicus* sa 13, *T. macedonicus* i *T. carnifex* sa 14, *T. cristatus* sa 15 i *T. dobrogicus* kod kojeg je zabeleženo 16 ili 17 trupnih pršljenova (Arntzen, 2003; Arntzen i sar, 2015) (Slika 6). Vrste koje imaju manji modalni broj trupnih pršljenova (12, 13 i 14) odlikuju se zdepastim telom i dobro razvijenim ekstremitetima za razliku od vrsta koje imaju veći modalni broj pršljenova (15, 16–17) i kod kojih je prisutna elongacija tela sa slabije razvijenim ekstremitetima. Elongacija tela kod roda *Triturus* je prvi put opisana od strane Wolterstorff-a (1923) kao morfološki indeks tj. Wolterstorff-ov indeks (WI) koji predstavlja odnos između dužine prednjih ekstremiteta i rastojanja između prednjih i zadnjih ekstremiteta. WI se dugo vremena koristio kao diskriminatorski faktor za razlikovanje vrsta unutar roda *Triturus*. Kod evropskih rodova *Triturus*, *Lissotriton* i *Ichthyosaura*, broj trupnih pršljenova odnosno pršljenova koji nose rebra (engl. *number of rib-bearing vertebrae*) se koristi kao taksonomski karakter. Preko 90% vrsta roda *Triturus* je moguće identifikovati na osnovu NRBV van zone kontakta dve ili više vrsta (Wielstra i Arntzen, 2011).

#### 1.9.1. Pregled vrsta unutar roda *Triturus*

Rod *Triturus* sadrži 9 vrsta od kojih *Triturus marmoratus* i *T. pygmaeus* pripadaju mramornim mrmoljcima, sestrinskoj grupi krestastih mrmoljaka koju prema najnovijoj taksonomiji čini sedam vrsta: *Triturus dobrogicus* (podunavski veliki mrmoljak) (Kiritzescu, 1903), *T. cristatus* (obični veliki mrmoljak) (Laurenti, 1768), *T. macedonicus* (istočni glavati mrmoljak) (Karaman, 1922), *T. carnifex* (zapadni glavati mrmoljak) (Laurenti, 1768), *T. karelinii* (dugonogi veliki mrmoljak) (Strauch, 1870), *T. ivanbureschi* (balkanski veliki mrmoljak) (Wielstra i Arntzen, 2013) i novoopisana vrsta *T. anatolicus* (anatolijski veliki mrmoljak) (Wielstra i Arntzen, 2016).

Areal rasprostranjenja velikih mrmoljaka obuhvata veći deo Evrope, izuzev jugozapadnog dela Francuske, Iberijskog poluostrva, Irske, južne Grčke i ostrva Sredozemnog mora. Na severu dopiru do Skandinavije, a na istoku do Kavkaza i centralne Azije (Slika 5). Samo Balkansko poluostrvo je centar diverziteta krestastih

mrmoljaka i mesto gde se areali vrsta poklapaju (Crnobrnja- Isailović i sar., 1997; Kalezić i sar., 1997; Arntzen i sar., 2007).



Slika 5. Distribucija mrmoljaka roda *Triturus* u Evropi i susednoj Aziji (Prema: Ivanović i Arntzen, 2014; Wielstra i Arntzen, 2016)



### 1.9.2. Hibridizacija kod velikih mrmoljaka

Populacije velikih mrmoljaka su predstavljene u vidu dema (lokalnih populacija) koje se odlikuju parapatričkom distribucijom (areali dve ili više vrsta se delimično preklapaju) gde se dešavaju procesi hibridizacije i introgresije (Wallis i Arntzen, 1989; Arntzen i sar., 2014). Hibridne zone su oblasti gde se genetički različite populacije sreću, pare i daju hibridne potomke. Može se reći da hibridne zone predstavljaju prirodne laboratorije u kojima dolazi do genetičke interakcije blisko srodnih vrsta (Hewitt, 1988; Harrison, 1993).

Kod velikih mrmoljaka, procesi hibridizacije su zabeleženi između dve vrste mramornih mrmoljaka (*T. marmoratus* i *T. pygmaeus*) na Pirinejskom poluostrvu, između pet vrsta krestastih mrmoljaka (*T. ivanbureschi*, *T. carnifex*, *T. macedonicus*, *T. cristatus* i *T. dobrogicus*) u centralnoj Evropi i na Balkanskom poluostrvu, kao i između jedinki *T. marmoratus* i *T. cristatus* u centralnoj i zapadnoj Francuskoj (Arntzen i sar., 2014). Neke od kontaktnih zona velikih mrmoljaka u Srbiji su:

- 1) između vrsta *T. cristatus*–*T. ivanbureschi* prostire se u istočnoj Srbiji u okolini Klokočevca i manja je od 10 km. Istorijski, *T. cristatus* se širio južno na račun *T. ivanbureschi*, tako da jedinke u hibridnoj zoni nose *T. ivanbureschi* mtDNK, dok morfološki liče na *T. cristatus* (Arntzen i sar., 2014; Džukić i sar., 2016).
- 2) između vrsta *T. dobrogicus*–*T. ivanbureschi* se prostire južno od Beograda u okolini jezera Trešnja (Arntzen i sar., 2014; Džukić i sar., 2016)
- 3) između vrsta *T. cristatus*–*T. dobrogicus* kontaktna zona se nalazi u južnom Banatu (Džukić i sar., 2016)
- 4) između vrsta *T. ivanbureschi*–*T. macedonicus* u istočnoj (okolina Pirota) i centralnoj Srbiji (Radošice–Župa), zona kontakta se pomera severno na račun *T. ivanbureschi* tako da jedinke nose *T. ivanbureschi* mtDNK, dok je nuklearna DNK izmešana kao posledica dugotrajnog ukrštanja hibridnih populacija sa roditeljskim vrstama (Wallis i Arntzen, 1989; Arntzen i Wallis, 1999; Wielstra i Arntzen, 2014).

Jedan od dobro proučenih primera hibridizacije je između vrsta *T. marmoratus* sa 12 trupnih pršljenova i *T. cristatus* sa 15 trupnih pršljenova. Rezultati hibridizacije između ove dve vrste su pokazali da je prisutna jaka asimetrija u pravcu ukrštanja, sa

jednom klasom (*T. cristatus* majke) koja čini 90% od F1 hibrida. Retka grupa koju čine *T. marmoratus* majke daje samo mužjake. Odsustvo ženki iz ove klase F1 hibrida se može objasniti pomoću inkompatibilnosti između X hromozoma *T. cristatusa* i citoplazme *T. marmoratusa* (Arntzen i sar., 2009). Posledica hibridizacije između ove dve vrste su sterilni F1 hibridi sa intermedijarnom morfologijom i brojem trupnih pršljenova (Vallée, 1959; Arntzen i sar., 2009).

Kod hibridnih jedinki javlja se veći broj anomalija kao što su sterilitet kod mužjaka (Herrero, 1991), smanjen stepen preživljavanja (Arntzen i Hedlund, 1990; Macgregor i sar., 1990), zatim povećana ploidija (Lantz i Callan, 1954), kao i poremećen odnos polova (Mancino i sar., 1978). Takođe, kod hibridnih jedinki povećan je stepen anomalija kičmenice kao što su rebra koja su srasla za pršljen, smanjen broj kičmenih pršljenova, kao i asimetrični sakralni pršljen kod adultnih jedinki (Madej, 1965; Czaja, 1980). Sve te anomalije ukazuju na poremećaje u kontroli procesa razvića kao i na smanjen homeostazis kod hibrida (Harrison, 1993).

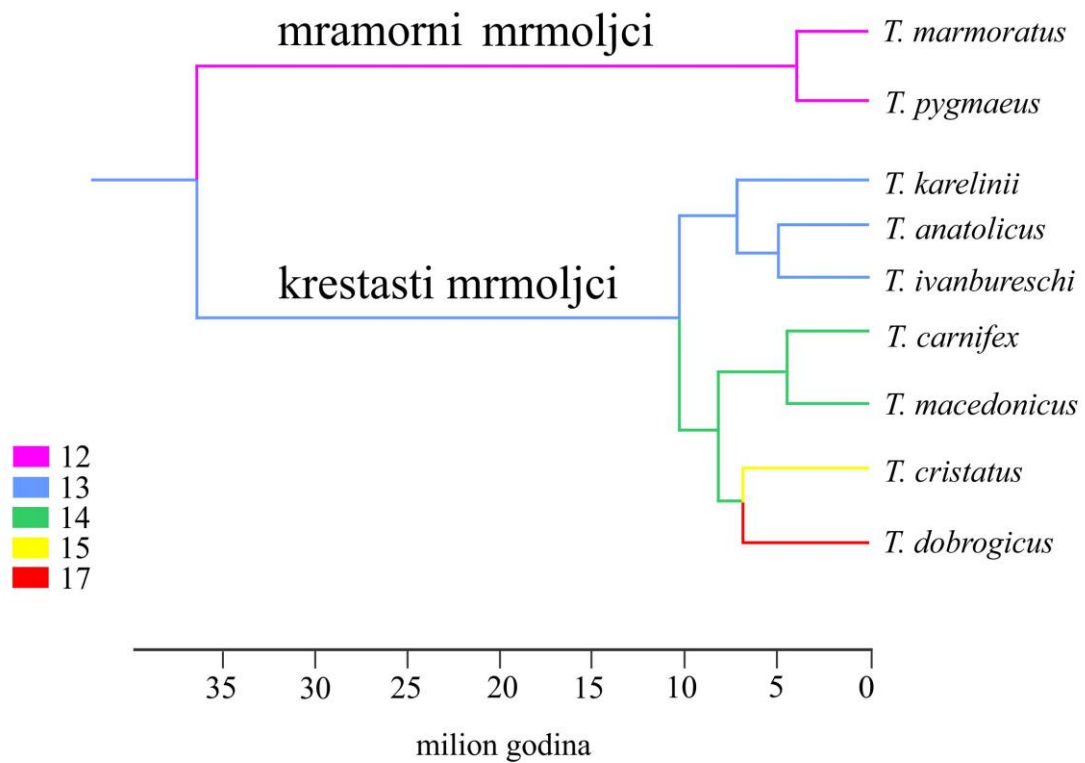
### **1.10. Filogenetski odnosi u okviru roda *Triturus***

Najstariji fosilni nalazi familije Salamandridae potiču iz doba pleistocena pre nekih 70 miliona godina (Milner, 2000). Zhang i sar., (2008) su predložili da se početno razdvajanje recentnih Salamandridae desilo u Evropi pre 97–69 miliona godina. Pored fam. Salamandridae, recentni repati vodozemci sadrže još 9 fam. sa oko 68 redova i 686 vrsta ([www.amphibiaweb.org](http://www.amphibiaweb.org)) koji uglavnom naseljavaju delove severne hemisfere, dok manji broj vrsta naseljava sub-tropski i tropski region (centralni delovi Južne Amerike su najjužniji delovi do kojih dopiru). Familija Salamandridae obuhvata daždevnjake, rodovi: *Chioglossa*, *Lyciasalamandra*, *Mertensiella* i *Salamandra* (koji su u potpunosti terestrični vodozemci) i mrmoljke, rodovi: *Calotriton*, *Cynops*, *Echinotriton*, *Euproctus*, *Ichtyosaura*, *Laotriton*, *Lissotriton*, *Neurergus*, *Notophtalamus*, *Ommatotriton*, *Pachytriton*, *Paramesotriton*, *Pleurodeles*, *Taricha*, *Tylotriton* i *Triturus* (koji su vezani za vodena staništa u sezoni parenja).

Filogenetski odnosi unutar roda *Triturus* su dosta složeni i prva sistematika roda potiče još od Bolkay-a (1928), koji je svoju pretpostavku o monofiliji roda *Triturus*

unutar fam. Salamandridae zasnovao na osteološkim karakteristikama lobanje. Zajedno sa monofilijom roda *Triturus*, naknadna istraživanja su bila fokusirana na odnose unutar roda u većoj meri nego na položaj roda unutar fam. Salamandridae (Arntzen i Sparreboom, 1989). Monofilija roda *Triturus* je čvrsto podržana brojnim sinapomornim karakteristikama (Arntzen, 2003), uključujući i genetičku pojavu tzv. 'hromozom 1-sindrom' tj. pojava heteromorfizma za koji se vezuje balansni letalni sistem na prvom hromozomu. Homozigotni embrioni ugibaju u ranim fazama razvića (imaju isti oblik prvog para hromozoma i čine 50% od ukupnog broja embriona), dok heterozigotni embrioni nastavljaju normalno razviće (Wallace, 1994). Takođe, molekularne filogenetske studije potvrđuju monofiliju roda *Triturus* kao i blisku filogenetsku vezu mramornih sa krestastim mrmoljcima (Zajc i Arntzen, 1999). U taksonomskom pogledu, grupa krestastih mrmoljaka je nekad bila nadvrsta (Artenkreis) *Triturus cristatus* superspecies (Arntzen i sar., 2007). U okviru ove grupe u proteklih par decenija, bilo je više promena taksonomskog statusa i broja vrsta u okviru grupe. Međutim, sa napretkom u molekularnim tehnikama, prvenstveno molekularnih markera, dobijeni su novi rezultati u filogenetskim odnosima velikih mrmoljaka (Steinfartz i sar., 2007; Wielstra i Arntzen, 2011). Na osnovu Bajesove filogenetske metode utvrđena je bazalna dihotomija kod krestastih mrmoljaka tačnije između grupe *T. karelinii* i drugih vrsta krestastih mrmoljaka. Takođe, procenjeno je i vreme odvajanja grupe *T. karelinii* od drugih krestastih mrmoljaka na oko 10.4 miliona godina, dok se vreme odvajanja *T. carnifex*- *T. macedonicus* grupe od *T. cristatus*- *T. dobrogicus* grupe procenjuje na oko 9.3 miliona godina, a samo odvajanje između *T. cristatus* i *T. dobrogicus* na oko 8.8 miliona godina (Wielstra i Arntzen, 2011; Arntzen i sar., 2015). Novija istraživanja filogenetskih odnosa u okviru roda *Triturus* pokazala su da unutar grupe *T. karelinii* postoje tri klade označene kao „istočna“ (Kavkaz, Krim i južne obale Kaspijskog mora), „centralna“ (severna Turska i južna obala Crnog mora) i „zapadna“ (zapadna Turska- azijski deo i Balkansko poluostrvo) u skladu sa njihovom distribucijom. Istočna klada se odvojila od ostale dve klade pre nekih 7 miliona godina, dok su se centralna i zapadna klada razdvojile pre nekih 5.5 mliona godina (Wielstra i sar. 2010). Prema (Wielstra i Arntzen, 2013, 2016) istočna klada je vrsta *Triturus karelinii*, centralna klada je novoopisana vrsta *T. anatolicus* dok zapadnu kladu predstavlja vrsta *T. ivanbureschi*.

Prikaz filogenetskih odnosa unutar roda *Triturus* kao i modalni broj trupnih pršljenova dat je na Slici 6.



Slika 6. Vremenski kalibrisana filogenija roda *Triturus* rekonstruisana na osnovu mt DNK i ND1-ND2 mitohondrijalnih gena zajedno sa modalnim brojem pršljenova (označeno bojama) (Prema: Arntzen i sar., 2015, modifikovano).

## 2. CILJEVI ISTRAŽIVANJA

Osnovni ciljevi ove doktorske disertacije su utvrđivanje promena u broju, veličini i obliku kičmenih pršljenova kod devet blisko srodnih vrsta velikih mrmoljaka roda *Triturus*. Takođe, jedan od ciljeva ove doktorske disertacije je i utvrđivanje faktora i mehanizama koji su doveli do promena u osovinskom skeletu kod ove grupe, uključujući i formiranje i osifikaciju kičmenih pršljenova tokom postembrionskog razvića. Poznati filogenetski odnosi u okviru ove monofiletske grupe, omogućavaju rekonstrukciju morfoloških promena tokom evolucione istorije, kao i primenu filogenetskih komparativnih metoda u morfometrijskim analizama. U skladu sa tim, definisani su sledeći ciljevi ove doktorske disertacije:

- Utvrđivanje postembrionskog razvića kičmenih pršljenova kod krestastih mrmoljaka sa akcentom na nastanak i osifikaciju tela pršljena. Za ovu studiju odabrane su dve vrste krestastih mrmoljaka *Triturus ivanbureschi* i *T. dobrogicus* koje se razlikuju u broju pršljenova i elongaciji trupa. Jedinke *T. ivanbureschi* imaju zdepasto telo sa manjim brojem trupnih pršljenova 14 u odnosu na jedinke *T. dobrogicus* koje imaju veći broj trupnih pršljenova 16–17 i izduženije telo. Hipoteza je da kod ove dve vrste koje imaju različite odlike životne istorije postoje i razlike u formiranju kičmenih pršljenova, tj. da postoje razlike u vremenu njihovog formiranja kao i u vremenu početka same osifikacije tela pršljena.
- Utvrđivanje varijabilnosti u broju kičmenih pršljenova, tipovima i učestalostima homeotskih transformacija. Cilj ovog dela studije je bio da se na velikom uzorku koji pokriva najveći deo areala roda *Triturus*, uključujući i hibridne zone, testiraju sledeće hipoteze:
  - 1) Vrste koje imaju veći broj trupnih tj. modalni broj pršljenova su varijabilnije u broju trupnih pršljenova nego vrste koje se odlikuju manjim brojem pršljenova u trupnom regionu.
  - 2) Što je veća varijabilnost u broju trupnih pršljenova to je veća i učestalost nepotpunih homeotskih transformacija. Kod hibridnih jedinki, očekuje se veći

broj tranzicionih pršljenova kao i da se opseg variranja u broju pršljenova preklapa sa opsegom variranja kod roditeljskih vrsta. Takođe, kod vrsta čije se populacije nalaze u zoni kontakta dve ili više vrsta očekuje se veća varijabilnost u broju kičmenih pršljenova kao i povećana učestalost tranzicionih pršljenova u poređenju sa populacijama koje se nalaze dalje od zone kontakta.

- Rekonstrukcija evolucionih promena u broju, veličini i obliku kičmenih pršljenova. Jedna od hipoteza koja je razmatrana je:

1) Da su evolutivne promene u obliku povezane sa evolutivnim promenama u veličini pršljena, kao i sa brojem trupnih pršljenova (odnosno izduživanjem tela).

Poseban cilj: Utvrđivanje razlika u veličini i obliku kičmenih pršljenova između vrsta, i da li se na osnovu oblika kičmenog pršljena može odrediti vrsta?

### 3. MATERIJAL I METODE

U ovoj doktorskoj disertaciji, korišćeni su različiti uzorci i metode radi testiranja prethodno definisanih ciljeva istraživanja, stoga je pregled analiziranog uzorka dat posebno za svaki od navedenih ciljeva.

#### 3.1. Pregled analiziranog uzorka krestastih mrmoljaka za postembrionsko razviće kičmenih pršljenova

Za analizu postembrionskog razvića odabrane su dve vrste krestastih mrmoljaka (*Triturus ivanbureschi* i *T. dobrogicus*). Na početku reproduktivne sezone, sakupljene su gravidne ženke koje su prebačene u laboratoriju Instituta za biološka istraživanja "Siniša Stanković" u Beogradu (Slika 7A). Ženke *T. ivanbureschi* sakupljene su sa lokaliteta Zli Do (42°25'N, 22°25'E) dok su ženke *T. dobrogicus* sakupljene sa lokaliteta Karlovački Vinogradi (45°10'N, 19°58'E) (odobreno od strane Ministarstva energetike, razvoja i zaštite životne sredine Republike Srbije, broj dozvole 353-01-75/2014-08). Oba lokaliteta se nalaze u Srbiji. Jedinke su smeštene pojedinačno u zasebne akvarijume zapremine 12 litara sa 6 litara dehlorisane vode (Slika 7B). Voda u akvarijumima je menjana na svakih 7 dana, a životinje su hranjene svaki drugi dan larvama muva i kišnim glistama. Ženke su polagale jaja na providne PVC trake sa kojih su se jaja svakodnevno skidala i čuvala u petri posudama (prečnika 5cm, napunjene dehlorisanom vodom) do momenta izvaljivanja. Voda u petri posudama je menjana svaki drugi dan. Nakon toga larve su prebačene u zasebne plastične posude (zapremine 100 ml i 500 ml sa dehlorisanom vodom) gde su se dalje razvijale u laboratorijskim uslovima pod dnevno noćnim režimom i temperaturom između 16 i 19°C (Slika 7C i D). Voda je takođe menjana svaki drugi dan, a larve su hranjene račićima roda *Artemia* sp. na ranim stadijumima (odmah po izvaljivanju) i člankovitim crvima roda *Tubifex* sp. na kasnim stadijumima razvića.



Slika 7. Na fotografijama se vide različite faze eksperimenta

Razvojni stadijumi su određivani na osnovu vremena pojavljivanja prstiju prednjih i zadnjih ekstremiteta prema Glücksohnu (1932). Za ispitivanje postembrionskog razvića izabrana su tri stadijuma (47, 52 i 62) kao najistaknutiji



stadijumi u razviću koji se lako mogu prepoznati. Starost larvi na pojedinim stadijumima je sledeća: na stadijumu 47 larve su u proseku bile stare 18 dana od momenta izvaljivanja, na stadijumu 52 prosečna starost larvi je bila 27 dana a na stadijumu 62 starost je bila oko 58 dana. Pre same fiksacije, larve su fotografisane pomoću digitalnog fotoaparata Nikon Coolpix 4500 sa lenjirom od 10 mm pored svake larve. Dužina larvi je merena od vrha njuške do kraja repa pomoću programa UTHSCSA IMAGETOOL version 3.0 (<http://compdent.uthscsa.edu/dig/itdesc.html>). Eksperiment je odobren od strane Etičke komisije Instituta za biološka istraživanja “Siniša Stanković” (01-05/14).

### 3.1.1. Priprema tkiva za histološku analizu –metode histološkog bojenja

Za fiksaciju larvi korišćena su dva tipa fiksativa. Buenov fiksativ (Carson and Hladik, 2015) je korišćen za fiksiranje tkiva koje će se bojiti hematoksilin-eozin (HE) metodom (Lillie, 1965) dok je 10% formalin korišćen za Von Kossa (Sheehan and Hrapchak, 1980) i alizarin red S (Drury and Wallington, 1967) bojenja. Prvi korak u pripremi tkiva za histološka bojenja bio je dehidratacija tkiva pomoću etil alkohola rastuće koncentracije (30, 50, 70, 96 i 100%). Nakon toga je usledilo prosvetljavanje tkiva u ksilolu koji tkivo čini prozirnim i omogućava prodiranje parafina. Posle izlaganja ksilolu, larve su bile utopljene prvo u meki parafin (temperatura topljenja je između 46 i 48°C) čija je uloga da prožme tkivo a zatim je usledilo utapanje u tzv. čvrsti parafin (temperatura topljenja je između 56 i 58°C) koji služi za kalupljenje tkiva. Cele ukalupljene larve su sečene pomoću rotacionog mikrotoma (RM 2125RT Leica) (Slika 7E) na uzdužne i poprečne preseke debljine 5µm. Radi lakšeg poređenja jedinki dve vrste na istom kao i na različitim stadijumima razvića, preseci su vršeni na nivou drugog i trećeg trupnog pršljena. Preseci u ovom nivou su izabrani jer se na osnovu antero-posteriornog razvića kičmenice ova dva pršljena nalaze u prednjem (anteriornom) delu kičmenice koji bi trebao prvi da osifikuje. Preseci tkiva su položeni na površinu zagrejjane vode a zatim postavljeni na predmetna stakla. Nakon sušenja izvršena je deparafinizacija preseka tkiva u ksilolu a rehidratacija u seriji etil alkohola opadajuće koncentracije (100, 96, i 70%). Nakon toga je usledilo bojenje histoloških preseka i montiranje pokrovnog stakla pomoću DPX-a radi dobijanja trajnih preparata. Digitalne

slike histoloških preseka dobijene su pomoću DM RB svetlosnog mikroskopa (Leica, Wetzlar, Germany). Detalji procedure pripreme tkiva za histološka bojenja prikazani su u Prilogu (Prilog 1).

### **Hematoksilin-eozin bojenje**

Hematoksilin-eozin bojenje je jedno od najčešće korištenih standardnih metoda bojenja u histologiji. Hematoksilin je ljubičasta, bazno pozitivna boja dok je eozin ružičasta, kiselo negativna boja.

Postupak bojenja: Nakon rehidracije, histološki preseki se prvo boje hematoksilinom u trajanju od 3 minuta a zatim eozinom u trajanju od 5 minuta. Proces dehidracije sproveden je kroz seriju etanola rastuće koncentracije, a nakon izlaganja preseka ksilolu usledilo je montiranje pokrovnog stakla pomoću DPX-a. Rezultati ove metode bojenja su plavo obojena jedra, crveno obojena citoplazma, mišići su obojeni tamno crveno dok je kolagen svetlo ružičaste boje.

### **Alizarin red S bojenje**

Alizarin red S boja se koristi u histologiji za detekciju kalcijuma u tkivima (Drury and Wallington, 1967).

Postupak bojenja: Preseci tkiva bojeni su pomoću 2% rastvora alizarin red S (pH 4.2) 2 minuta. Višak boje je otklonjen ispiranjem pomoću vode a preseci su dalje tretirani 100% acetonom 20 sekundi, a zatim sa mešavinom acetona i ksilola u razmeri 1:1, takođe 20 sekundi, i na kraju samo sa 100% ksilolom. Preseci su montirani pomoću pokrovnog stakla i DPX-a. Rezultati ove metode bojenja su tamno narandzasto ili crveno obojeni talozi kalcijuma.

## **Von Kossa i alcian plavo bojenje**

Von Kossa bojenje takođe spada u jednu od histoloških metoda za detekciju kalcijuma u tkivima pomoću zamene deponovanog kalcijuma solima metala (Drury and Wallington, 1967). Prema Kiernanu (2003) ovo je metod za identifikaciju anjona fosfata i karbonata sa kojima je kalcijum povezan. Kombinacija Von Kossa sa alcian plavom bojom je specifična za bojenje hrskavičavog tkiva.

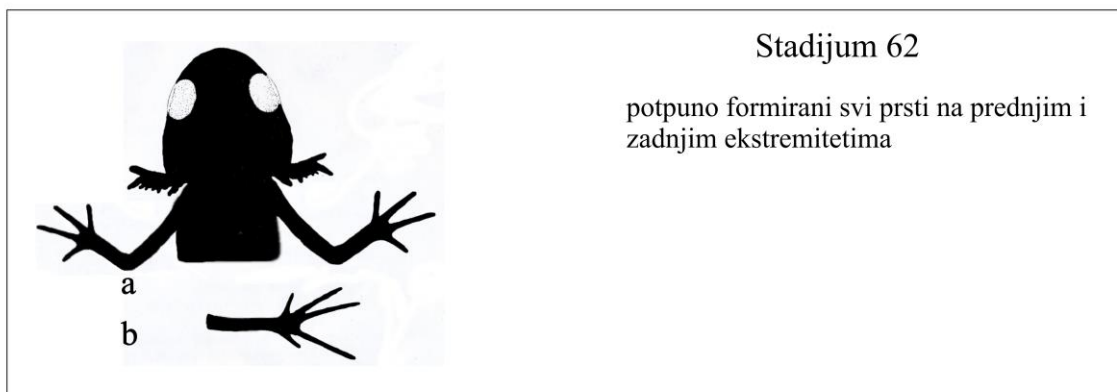
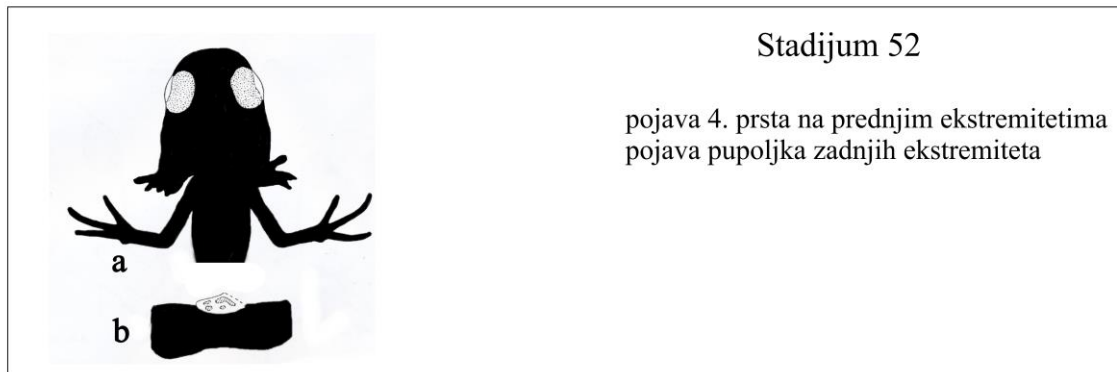
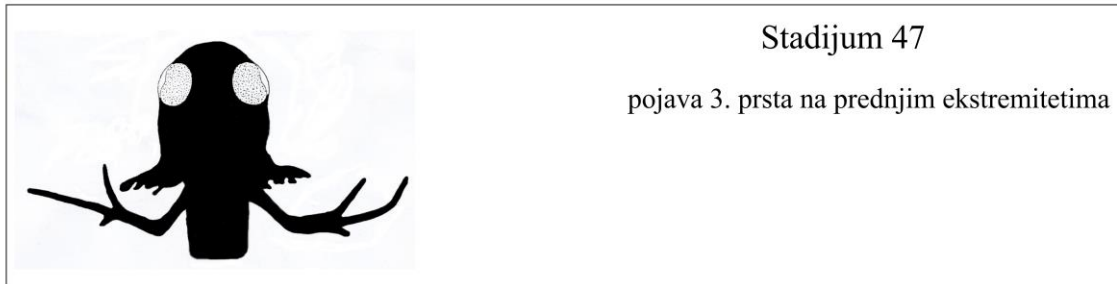
Postupak bojenja: Nakon ispiranja nekoliko puta u destilovanoj vodi, preseći su potopljeni u 1% rastvor srebrnog nitrata u staklenim kivetama ostavljenim na suncu približno 20 minuta, a nakon toga su ponovo isprani nekoliko puta destilovanom vodom. Višak srebra je otklonjen potapanjem preseka u 5% rastvor tiosulfata 5 minuta, a nakon toga preseći su isprani destilovanom vodom. Potom su preseći obojeni 1% rastvorom alcian plave 8 GX (pH 2.5) 30 minuta i nakon ispiranja destilovanom vodom obojeni sa 0.1% rastvorom nuclear fast red 5 minuta. Obojeni preseći su nakon toga dehidrirani, očišćeni i montirani pomoću DPX-a. Kao rezultat ovog bojenja, uočavaju se crno obojene soli fosfata i karbonata (kalcijumove soli), plavo je obojen vanćelijski matriks hrskavice, jedra su obojena crveno a citoplazma ružičastom bojom.

### 3.1.2. Opis stadijuma razvića larvi za postembrionsko razviće kičmenice

Kao što je ranije navedeno, za histološke analize odabrana su tri, jasno definisana stadijuma razvića koji se razlikuju na osnovu izgleda i vremena pojavljivanja prstiju prednjih i zadnjih ekstremiteta.

Za stadijum 47 karakteristična je pojava trećeg prsta prednjih ekstremiteta dok su prvi i drugi prst dobro razvijeni. Na ovom stadijumu ne postoje naznake početka razvića zadnjih ekstremiteta. Na stadijumu 52 pojavljuje se pupoljak četvrtog prsta prednjih ekstremiteta. Ovaj stadijum karakteriše i pojava pupoljka zadnjih ekstremiteta. Stadijum 62 se karakteriše time što su prsti prednjih i zadnjih ekstremiteta kompletno formirani i od ovog stadijuma larve samo rastu do metamorfoze bez vidljivih morfoloških karakteristika na osnovu kojih bi se mogli precizno determinisati stadijumi (Slika 8). Pregled analiziranog uzorka za obe vrste larvi dat je u Tabeli 1. Za analizu

razlika u veličini larvi između vrsta *T. ivanbureschi* i *T. dobrogicus* na različitim stupnjevima razvića korišćen je Mann-Whitney U test. Za utvrđivanje značajnosti primenjena je Bonferoni korekcija za multipna poređenja.



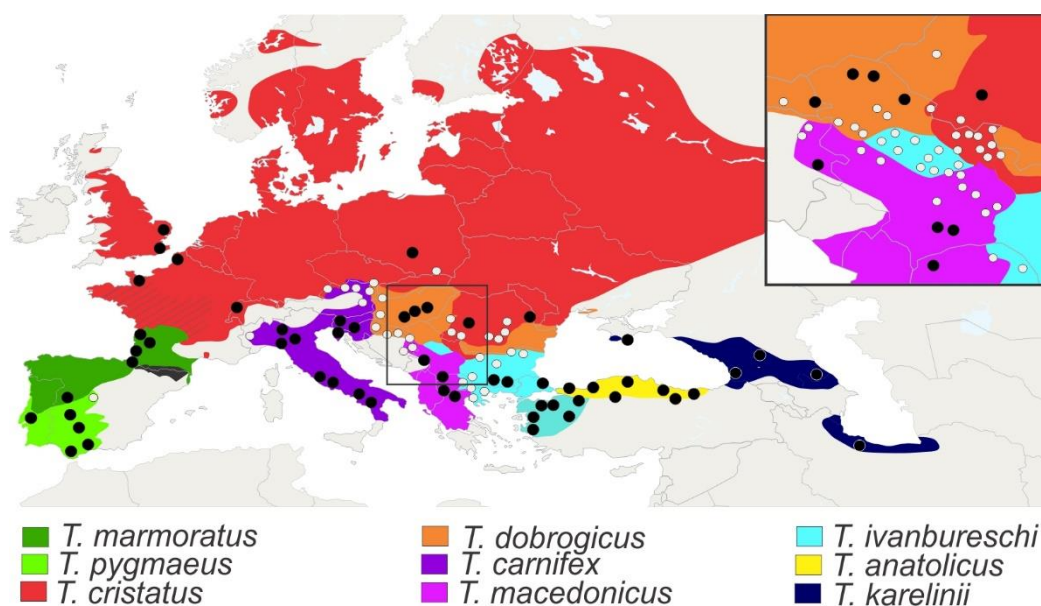
Slika 8. Grafički prikaz stadijuma korišćenih za postembrionsko razviće *T. ivanbureschi* i *T. dobrogicus*. Slovom a i b su označeni prednji i zadnji ekstremiteti (Prema Glücksohn, 1932, modifikovano).

Tabela 1. Pregled uzorka i dužina larvi (u mm) po stadijumima razvića

<b>Vrsta</b>	<b><i>T. ivanbureschi</i></b>		<b><i>T. dobrogicus</i></b>	
<b>Stadijum</b>	<b>Oznaka jedinke</b>	<b>Dužina tela</b>	<b>Oznaka jedinke</b>	<b>Dužina tela</b>
<b>47</b>	101	16.39	D238	13.84
	90	14.77	D67/2	16.34
	225	16.23	D474	15.36
	242	18.17	D411	13.13
<b>52</b>	73	21.81	D215	16.80
	272	23.94	D414	17.64
	273	21.84	D672/2	20.28
	276	21.50	D68-1	19.16
<b>62</b>	254	34.42	D645-2	30.61
	4	34.62	D703-1	31.42
	232	38.82	D719	29.30
	252	34.96	D34	30.79

### 3.2. Pregled uzorka za analize varijabilnosti u broju kičmenih pršljenova i tipova homeotskih transformacija

Za potrebe analize varijabilnosti u broju kičmenih pršljenova i tipova homeotskih transformacija analizirano je ukupno 1436 adultnih jedinki (dve vrste mramornih i šest vrsta krestastih mrmoljaka) iz 126 populacija. Na osnovu dobro dokumentovane distribucije vrsta velikih mrmoljaka (Mikuliček i sar., 2012; Arntzen i sar., 2014), populacije su definisane kao “centralne” i “marginalne” na osnovu njihove geografske pozicije dalje od ( $\geq 50$  km) ili bliže ( $< 50$  km) nekoj od srodnih vrsta (Slika 9). U “centralnim” populacijama smanjena je verovatnoća hibridizacije i introgresije, za razliku od “marginalnih” populacija kod kojih je ta verovatnoća povećana usled kontakta dve ili više vrsta.



Slika 9. Pregled uzorka korišćenog za analize varijabilnosti u broju kičmenih pršljenova i homeotske transformacije. Na mapi su označene centralne populacije (crni krugovi) i marginalne populacije (beli krugovi).

Za procenu varijabilnosti broja kičmenih pršljenova i utvrđivanje tipova homeotskih transformacija korišćeni su rendgenski snimci dobrog kvaliteta kao i prosvetljeni skeleti. Rendgenski snimci su dobijeni pomoću rendgen aparata Faxitron

43855C/D sa vremenom ekspozicije od 20–40 sekundi na 3mA i 70 kV. Rendgenski snimci 835 jedinki su urađeni u Nacionalnom centru za biodiverzitet u Lajdenu, Holandija. Ostatak od 601 adultne jedinke pripada batrahološkoj zbirci Instituta za biološka istraživanja “Siniša Stanković“ u Beogradu i one su prosvetljene metodama za diferencijalno bojenje kostiju. Pregled lokaliteta, veličina uzorka po populacijama kao i pozicije populacija u odnosu na zone kontakta dati su Prilogu (Prilog Tabela 1).

### 3.2.1. Metode prosvetljavanja mekog tkiva i diferencijalnog bojenja kostiju

Skeleti su prema standardnoj proceduri očišćeni od tkiva. Životinje su prvo disekovane, očišćene od kože a pigmentisani peritoneum i visceralni organi su uklonjeni. Nakon čišćenja vrši se rehidratacija izmenom 50%, 30% etanola i destilovane vode u kojima materijal stoji po 24 časa. Zatim sledi prosvetljavanje tkiva enzimom tripsinom (Trypsine TYPE2 S). Čitav proces traje od 4 do 7 sati za sitnije životinje dok za krupnije ovaj proces može trajati i nekoliko dana. Završni korak je bojenje kostiju pomoću rastvora koji sadrži 100ml destilovane vode, 0.5 g kalijum hidroksida (KOH) i 0.005 gr boje Alizarin Red S. Bojenje se prekida prebacivanjem materijala u rastvor KOH-glicerin u odnosu 3:1 sa nekoliko kapi 3% vodonik-peroksida (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), a zatim se preparati prebacuju u rastvor KOH-glicerin 1:1 i tu stoje 24 časa. Obojeni skeleti se trajno čuvaju u glicerinu pomešanom sa nekoliko zrna timola (Dingerkus i Uhler, 1977).

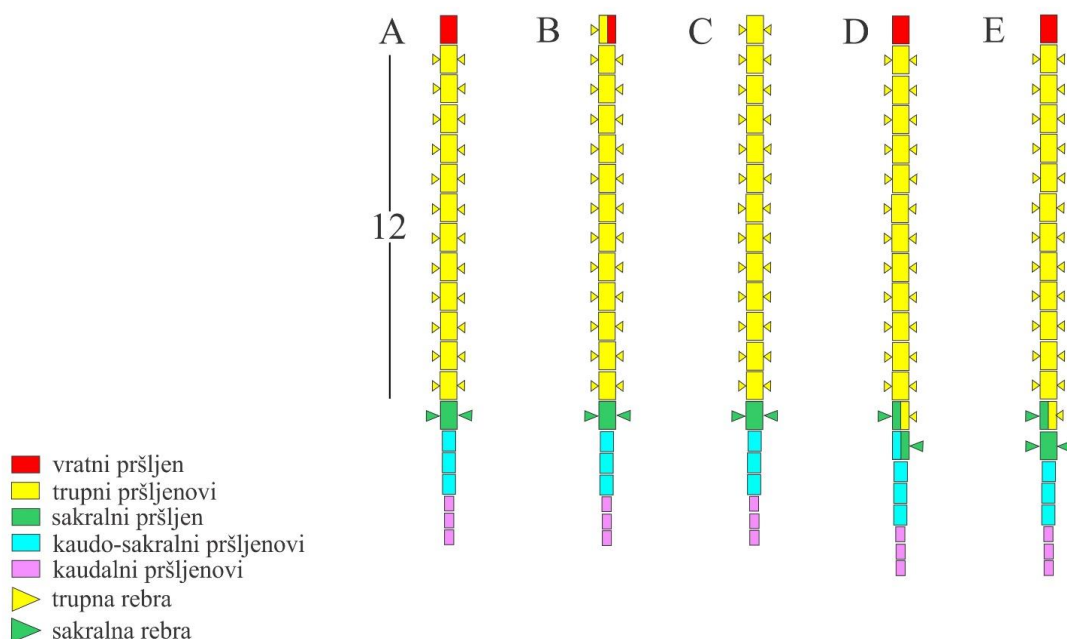
### 3.2.2. Određivanje broja pršljenova po regionima i homeotskih transformacija duž kičmenice

Na analiziranom uzorku utvrđen je broj vratnih odnosno cervikalnih (C), trupnih (T) i sakralnih (S) pršljenova. Broj kičmenih pršljenova dat je u vidu “aksijalne formule” (C + T + S). Ostala dva regiona, kaudo-sakralni i repni region nisu prebrojavani i uključeni u aksijalnu formulu zbog težeg razlikovanja kaudo-sakralnih pršljenova od repnih na rendgenskim snimcima kao i zbog oštećenja u repnom delu kičmenice kod većine analiziranih jedinki. Kod velikog broja prosvetljenih jedinki vršni



deo repnog regiona kičmenice nedostaje usled uzimanja tkiva za elektroforetske analize enzima.

Kao nepotpune homeotske transformacije trupnog u sakralni pršljen i obruto, definisane su morfološke promene pršljena kada polovina pršljena ima izgled trupnog a druga polovina izgled sakralnog pršljena. Kod jedinki kod kojih je prisutna nepotpuna homeotska transformacija na granici trupnog i sakralnog regiona, u aksijalnoj formuli ti pršljenovi su obeleženi kao 0.5 i ta vrednost je dodata na kompletan broj trupnih pršljenova. Kod nepotpunih homeotskih transformacija razlikuju se desna i leva strana asimetrije. Kod nepotpune homeotske transformacije trupnog u sakralni pršljen, desni tip asimetrije predstavlja postojanje trupnog rebra sa desne strane i sakralnog rebra sa leve strane a obrnuto važi za levi tip asimetrije. Nepotpune homeotske transformacije dodatnog sakralnog pršljena podrazumevaju da je pored sakralnog pršljena prisutan i tranzicioni sakralni pršljen. Nepotpune homeotske transformacije na granici vratnog i trupnog regiona definisane su kao postojanje trupnog rebra na desnoj ili levoj strani vratnog pršljena. Potpuna homeotska transformacija vratnog u trupni pršljen podrazumeva odsustvo cervikalnog pršljena, odnosno postojanje trupnog rebra sa obe strane vratnog pršljena. Šematski prikaz tipova homeotskih transformacija koje se zabeležene u okviru roda *Triturus* su dati na Slici 10.



Slika 10. Šematski prikaz homeotskih transformacija kičmenice kod velikih mrmoljaka (na primeru *T. marmoratus* – modalni broj trupnih kičmenih pršljenova za ovu vrstu je 12) A) Prikaz kičmenice bez homeotskih transformacija i sa regularnim brojem trupnih pršljenova, kaudo-sakralnim i kaudalnim pršljenovima B) nepotpuna homeotska transformacija vratnog u trupni pršljen; C) potpuna homeotska transformacija vratnog u trupni pršljen; D) tranzicioni sakralni pršljen sa trupnim rebrom na jednoj strani i sakralnim rebrom na drugoj strani praćen tranzicionim pršljenom sa sakralnim rebrom na jednoj strani i bez rebra na drugoj strani; E) tranzicioni trupno-sakralni pršljen, sa trupnim rebrom na jednoj strani i sakralnim rebrom na drugoj strani praćen sakralnim pršljenom.

### 3.2.3. Statističke analize

Srednja vrednost broja trupnih pršljenova, standardna devijacija, minimalne i maksimalne vrednosti kao i modalni broj izračunat je za svaku vrstu kao i za centralne i periferne populacije. U okviru svake vrste, izračunat je procenat jedinki sa kompletnim brojem trupnih pršljenova koji se razlikuju od modalnog broja ( $T_{var}$ ), opseg variranja u broju trupnih pršljenova ( $T_{range}$ ) kao i procenat jedinki sa tranzicionim sakralnim

pršljenom ( $S_{tr}$ ). Za kvantifikaciju korelacija između modalnog broja trupnih pršljenova ( $T_n$ ) i 1) procenta jedinki sa kompletnim brojem trupnih pršljenova koji se razlikuju od modalnog broja ( $T_{var}$ ) i 2) opsega variranja u broju trupnih pršljenova ( $T_{range}$ ) unutar vrsta korišćen je Spirmanov koeficijent korelacije ( $r_s$ ). Isti test je korišćen i za kvantifikaciju korelacija između procenta tranzicionih sakralnih pršljenova ( $S_{tr}$ ) i  $T_{var}$  i  $T_{range}$ . Da bi se testirale razlike u aksijalnoj formuli između hibrida i roditeljskih vrsta kod “centralnih” i “marginalnih” populacija korišćen je G-test. Za analizu varijabilnosti između vrsta u filogenetskom kontekstu korišćena je filogenija roda *Triturus* (Arntzen i sar., 2015) (Slika 6). Takođe, procenjeno je prisustvo filogenetskog signala za varijable ( $T_n$ ,  $T_{var}$ ,  $T_{range}$  i  $S_{tr}$ ). Za utvrđivanje prisustva filogenetskog signala primenjena je procedura nasumične permutacije gore pomenutih varijabli (po principu Braunovog kretanja) na terminalne grane filogenetskog stabla (10 000 slučajnih permutacija). Statistička značajnost filogenetskog signala postoji ukoliko su blisko srodni taksoni u 95% slučajeva sličniji kada su u pitanju originalne vrednosti u odnosu na permutovane vrednosti. Da bi se dobio set varijabli korigovanih za efekat filogenije, primenjena je metoda filogenetski nezavisnog kontrasta (Felsenstein, 1985). Regresija vrednosti nezavisnih kontrasta ( $T_{var}$ ) na vrednosti nezavisnih kontrasta za ( $T_n$ ) kao i regresija vrednosti nezavisnih kontrasta ( $T_{range}$ ) na vrednosti nezavisnih kontrasta ( $T_n$ ), korišćena je da bi se ispitala povezanost između evolucionih promena u modalnom broju trupnih pršljenova i varijabilnosti u broju trupnih pršljenova. Regresija vrednosti nezavisnih kontrasta ( $T_{var}$ ) i ( $T_{range}$ ) na vrednosti nezavisnih kontrasta ( $S_{tr}$ ) korišćena je da bi se istražile evolucionarne promene i učestalost tranzicionih pršljenova.

### **3.3. Pregled uzorka za analize varijabilnosti u veličini i obliku kičmenih pršljenova**

Da bi se istražila varijabilnost u veličini i obliku kičmenih pršljenova pomoću metoda kompjuterizovane tomografije i trodimenzionalne geometrijske morfometrije, analizirano je ukupno 146 adultnih jedinki sačuvanih u alkoholu a koje su deo herpetološke zbirke Nacionalnog centra za biodiverzitet u Lajdenu, Holandija. U analizu je uključeno sedam od devet vrsta velikih mrmoljaka zajedno sa vrstom *Calotriton*

*asper*, koja pripada sestrinskom rodu. Lokaliteti jedinki sa koordinatama kao i veličina uzorka dati su u Prilogu (Prilog Tabela 2).

### 3.3.1. Geometrijska morfometrija

Oblik neke morfološke celine matematički se definiše kao geometrijska informacija koja je nezavisna od efekta njene veličine, položaja i orijentacije (Kendall, 1977; Bookstein, 1996). Geometrijska morfometrija omogućava izolovanje “čistog” oblika i njegovo dalje analiziranje metodama multivarijatne statistike. Jedna od prednosti geometrijske morfometrije u odnosu na klasičnu, tradicionalnu morfometriju je ta što se geometrijskom morfometrijom mogu otkriti suptilne razlike u obliku morfološkin struktura koje se ne mogu otkriti tradicionalnom morfometrijom (Rohlf 1990; Klingenberg 2002). Takođe, jedna od velikih prednosti geometrijske morfometrije je i ta da se definicija oblika morfološke celine poklapa sa matematičkom definicijom oblika tj. zadržava se informacija o obliku morfološke celine, odnosno njenoj geometriji (Kendall, 1977; Ivanović i Kalezić, 2013). Važan aspekt geometrijske morfometrije je i vizuelizacija promene oblika na osnovu postojećih razlika u konfiguracijama specifičnih tačaka, što omogućava sagledavanje mogućih faktora i mehanizama koji dovode do varijabilnosti oblika (Monteiro i sar. 2000).

U geometrijskoj morfometriji se kao mera veličine računa veličina centroida (engl. *centroid size*, CS), koja predstavlja meru disperzije specifičnih tačaka od središta (centra) date konfiguracije (Zelditch i sar., 2004). Veličina centroida u matematičkom pogledu predstavlja kvadratni koren sume kvadrata rastojanja specifičnih tačaka od središta date konfiguracije (Ivanović i Kalezić, 2013). Primenom generalizovane Prokrustove superimpozicije (engl. *Generalized Procrustes Analysis*, GPA) se pomoću skaliranja, translacije i rotacije konfiguracije specifičnih tačaka eliminišu razlike uslovljene veličinom, položajem i orijentacijom a zadržavaju se samo informacije koje su direktno vezane za oblik (Bookstein, 1996; Dryden i Mardia, 1998). Na taj način se dobijaju koordinate specifičnih tačaka koje nose informacije o obliku određene konfiguracije (Prokrustove koordinate). Razlike u Prokrustovim koordinatama između odgovarajućih specifičnih tačaka predstavljaju razlike u obliku između konfiguracija koje se porede. Linearna mera distance između dve konfiguracije specifičnih tačaka

koje se porede označava se kao Prokrustova distanca. Izračunava se kao kvadratni koren sumne kvadrata rastojanja između odgovarajućih tačaka nakon Prokrustove superimpozicije. Prokrustova distanca predstavlja osnovnu meru razlika u obliku u geometrijskoj morfometriji.

### 3.3.2. Kompjuterizovana mikrotomografija, konsrukcija trodimenzionalnih modela kičmenih pršljenova i odabir specifičnih tačaka

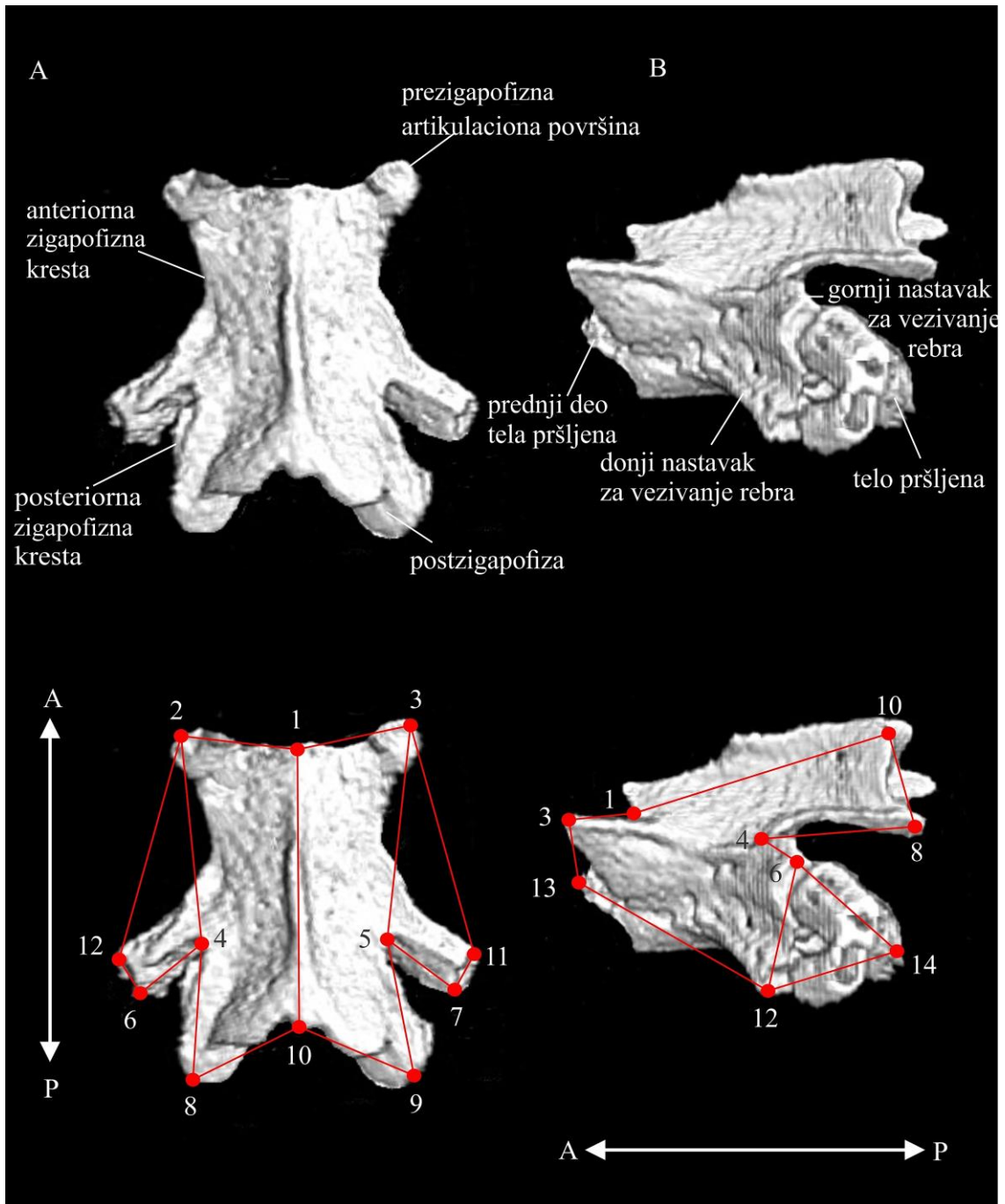
Kompjuterizovana mikrotomografija ( $\mu$ CT) je radiološka metoda snimanja pomoću rendgenskog zračenja u kombinaciji sa tomografijom, metodom koja se zasniva na matematičkoj proceduri obrade dobijenih snimaka. Digitalna obrada se koristi za generisanje trodimenzionalnih (3D) modela na osnovu velikog broja rendgenskih snimaka skeniranog objekta u toku jedne rotacije objekta oko svoje ose. Ova metoda je vema pogodna za dobijanje detaljnih informacija o obliku morfoloških celina, njihovu preciznu digitalnu vizuelizaciju i kvantifikaciju varijabilnosti morfoloških celina.

Jedinke korišćene u ovoj tezi skenirane su u Nacionalnom centru za biodiverzitet u Lajdenu, Holandija mikrotomografom Skyscan 1171 pod optimalnim uslovima (59 kV, sa stepenom rotacije od 0.7, 145 ms je vreme ekspozicije a rezolucija od 26.1  $\mu$ m). Na osnovu serije rendgenskih snimaka pomoću programa NRECON izvršena je segmentacija, odnosno generisani su preseki na kojima je manuelno označeno tkivo od interesa, a koji su potom korišćeni za pravljenje 3D digitalnih modela kičmenih pršljenova upotrebom programa Skyscan CT-analyser (verzija 1.10). Postavljanje specifičnih tačaka na 3D modele urađeno je uz pomoć programa Landmark IDAV verzija 3.0 (Wiley i sar., 2005).

Kao što je ranije rečeno, u geometrijskoj morfometriji polazni podaci su konfiguracije specifičnih tačaka. Odabir specifičnih tačaka se mora zasnivati na dobrom poznavanju anatomije objekta, a raspored istih treba što adekvatnije da "ocrta" oblik analiziranog objekta (Bookstein, 1991; Ivanović i Kalezić, 2013). Prilikom postavljanja tačaka one moraju da budu što ravnomernije raspoređene kako bi se što preciznije registrovale promene u obliku. Na osnovu geometrijskih i anatomskih kriterijuma, Bookstein (1991) izdava je tri tipa specifičnih tačaka. Prvom tipu pripadaju specifične tačke koje su definisane mestima susticanja različitih morfoloških celina (npr. mesto

susticanja dva ili više skeletnih elemenata u lobanji). Drugom tipu specifičnih tačaka pripadaju tačke koje predstavljaju mesta najvećeg zakrivljenja (udubljenja, ispupčenja) određene anatomske strukture. Trećem tipu pripadaju tačke koje definišu ekstremne tačke, ali se mogu odrediti samo u odnosu na čitavu strukturu koja se analizira. Oblik i veličina kičmenih pršljenova su opisani pomoću konfiguracije od 14 jasno definisanih anatomske tačaka. Pregled specifičnih tačaka za prvi i drugi trupni pršljen dat je u Tabeli 2 i na Slici 11.

Vizuelizacija promene oblika je omogućena na osnovu postojećih razlika u konfiguracijama specifičnih tačaka. Metoda direktne grafičke vizuelizacije promene oblika pomoću kontura (engl. *wireframe*) omogućava realniji prikaz varijabilnosti oblika neke morfološke strukture. Za vizuelizaciju promena oblika korišćen je program MorphoJ (Klingenberg, 2011)



Slika 11. 3D model prvog trupnog pršljena A) dorzalna i B) bočna strana sa nazivima delova pršljena i rasporedom specifičnih tačaka. Antero-posteriorna osa (A↔P) je data na dnu slike

Tabela 2. Oznake i definicija specifičnih tačaka za dorzalnu i bočnu stranu prvog trupnog pršljena

<b>Broj</b>	<b>Opis</b>
<b>1</b>	Vrh pršljena sa dorzalne strane
<b>2</b>	Proksimalna tačka na prezigapofizi sa leve strane
<b>3</b>	Proksimalna tačka na prezigapofizi sa desne strane
<b>4</b>	Maksimalno suženje trupnog pršljena u predelu poprečnog nastavka sa leve strane
<b>5</b>	Maksimalno suženje trupnog pršljena u predelu poprečnog nastavka sa desne strane
<b>6</b>	Distalni deo gornjeg nastavka za vezivanje rebra sa leve strane
<b>7</b>	Distalni deo gornjeg nosača rebra sa desne strane
<b>8</b>	Maksimalna zakrivljenost postzigapofize sa leve strane
<b>9</b>	Maksimalna zakrivljenost postzigapofize sa desne strane
<b>10</b>	Zadnja ivica trupnog pršljena sa distalne strane
<b>11</b>	Distalni deo donjeg nosača rebra sa desne strane
<b>12</b>	Distalni deo donjeg nastavka za vezivanje rebra sa leve strane
<b>13</b>	Anteriorna tačka tela pršljena
<b>14</b>	Vrh tela pršljena



### 3.3.3. Statističke analize

Razlike u veličini centrioda prvog i drugog trupnog pršljena između vrsta testirane su analizom varijanse (ANOVA). Post-hoc test (Tukey test) je korišćen za utvrđivanje statističke značajnosti veličine trupnih pršljenova između vrsta. Razlike u obliku pršljenova izračunate su kao Prokrustove distance. Za utvrđivanje statističke značajnosti razlika u obliku pršljenova između vrsta korišćen je permutacioni test sa 10 000 ponavljanja. Analiza glavnih komponenti (engl. *Principal Component Analysis*, PCA) zasnovana na kovariacionim matricama varijabli oblika korišćena je za sagledavanje opšte varijabilnosti oblika unutar i između vrsta. Radi utvrđivanja moguće korelacije između veličine i oblika pršljena adultnih jedinki unutar populacije ili vrste, procenjena je statička alometrija korišćenjem multivarijatne regresije varijabli oblika na logaritamski transformisane vrednosti veličine centrioda (log CS). Nakon toga, kako bi se izvršila korekcija veličine i analizirala nealometrijska komponenta oblika izračunate su rezidualne vrednosti multivarijatne regresije varijabli oblika na CS. Nakon toga je urađena analiza glavnih komponenti (PCA) na kovariacionoj matrici reziduala multivarijatne regresije kako bi se prikazala varijabilnost u obliku unutar i između vrsta nezavisna od promena veličine.

Radi rekonstruisanja promene veličine i oblika kao evolucionog fenomena kod roda *Triturus*, korišćena je metoda parsimonije (Maddison, 1991) koja rekonstruiše promene veličine i oblika na čvorištima filogenetskog stabla (Felsenstein, 1985; Rohlf, 2001) dok je dužina grana korelisana prema procenjenom vremenu divergencije (Klingenberg i Gidaszewski, 2010). Filogenetski nezavisan kontrast veličine i oblika predstavljaju vrednosti date osobine između svakog para grana na filogenetskom stablu (Felsenstein, 1985; Rohlf, 2001). Za testiranje filogenetskog signala, korišćen je permutacioni pristup koji simulira nultu hipotezu odsustva filogenetskog signala pomoću nasumično dodeljivanih konfiguracija oblika na terminalna čvorišta filogenetskog stabla (Klingenberg i Gidaszewski, 2010).

Za rekonstrukciju filo-morfološkog prostora, skorovi jedinki na glavnim komponentama su mapirani na filogenetsko stablo, i vrednosti na čvorištima stable su izračunate koristeći metodu parsimonije (Maddison, 1991; Klingenberg i Gidaszewski, 2010). Za vizualizaciju filomorfološkog prostora, filogenetsko stablo je projektovano u morfološki prostor definisan glavnim komponentama. Da bi se procenila evolucionarna

alometrija, korišćena je multivarijatna regresija sa nezavisnim kontrastima oblika kao zavisnim varijablama i nezavisnim kontrastima veličine kao nezavisnim varijablama (Figueirido i sar., 2010; Perez i sar., 2011). Za dalje testiranje evolucije oblika, uključujući povezanost promena u obliku i broju trupnih pršljenova, korišćena je multivarijatna regresija nezavisnih kontrasta oblika pršljena na nezavisne kontraste broja trupnih pršljenova. Statistička značajnost multivarijatne regresije procenjena je pomoću permutacionog testa koji se može interpretirati kao ekvivalent Gudalovog F testa (Klingenberg, 2011).

Izračunavanjem Prokrustovih distanci i poređenjem rezultata diskriminantne analize za oblik pršljenova, moguće je utvrditi da li se vrste roda *Triturus* razlikuju na osnovu morfologije pršljenova. Pouzdanost identifikacije vrste je omogućena pomoću unakrsne provere (engl. *cross-validation*) svake vrste sa svakom (Lachenbruch, 1967; Dunne and Stone, 1993) i pomoću permutacionog testa sa 1000 ponavljanja. Sve analize su rađene pomoću MorphoJ softvera (Klingenberg, 2011) izuzev ANOVA analize i Tukey's HSD testa koji su urađeni u programu Statistica 7 (StatSoft, Tulsa, OK, USA).

## 4. REZULTATI

### 4.1. Postembrionsko razviće kičmenih pršljenova kod *T. ivanbureschi* i *T. dobrogicus*

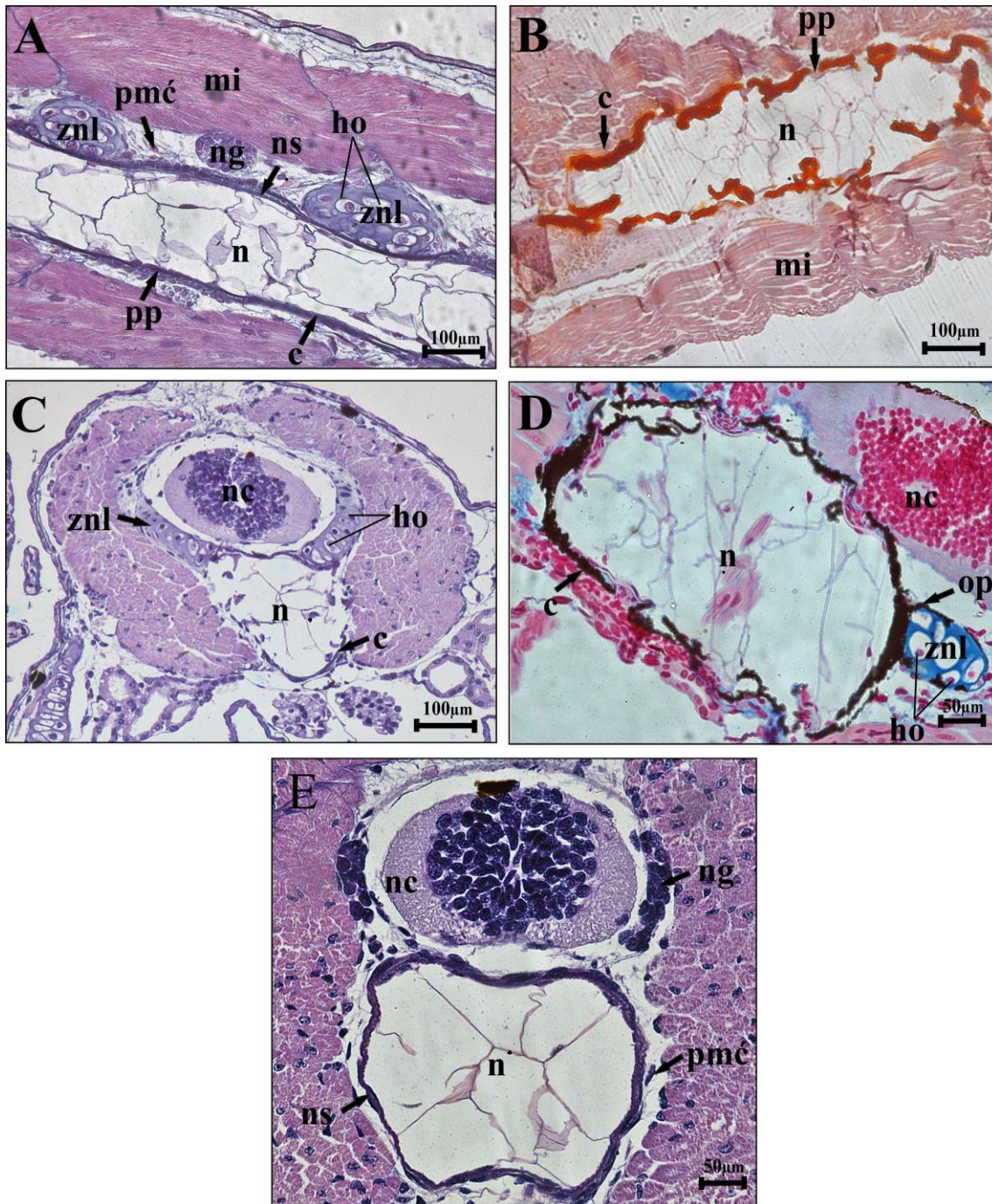
Mikrografije preseka kroz drugi i treći trupni pršljen na stadijumima 47, 52 i 62 (Slike 12, 13 i 14) date su za vrstu *T. ivanbureschi* dok su za vrstu *T. dobrogicus* iste date kao dodatni material u Prilogu (Prilog Slika 1, 2 i 3).

#### Stadijum 47

Razlike u veličini larvi između ove dve vrste krestastih mrmoljaka nisu statistički značajne (Mann-Whitney U test,  $p=0.46$ ).

Pod svetlosnim mikroskopom na presecima bojenim hematoksilin-eozin metodom, uočava se notohorda koja se sastoji od notohordocita, ćelija sa krupnim vakuolama, koje notohordi daju karakterističan izgled vakuolizirane mreže (Slika 12, A,

E). Perihordalne mezenhimalne ćelije se akumuliraju na sredini svakog telesnog segmenta i formiraju buduće hrskavičave perihordalne prstenove (Slika 12, A, E). Na uzdužnom preseku se vidi da usled agregacije perihordalnih mezenhimalnih ćelija notohorda dobija tzv. moniliformni izgled (kugličasti izgled) sa proširenjima i suženjima duž notohorde. Proširenja odgovaraju perihordalnim prstenovima dok suženja perihordalne tube odgovaraju budućem telu pršljena. Presek kroz perihordalni prsten na ovom stadijumu razvića pokazuje da intervertebralna hrskavica još uvek nije formirana (Slika 12, E). Na ovom stadijumu mogu se uočiti i metamerno raspoređene ganglije kao i hrskavičavi začeci neuralnih lukova (Slika 12, A). Začeci neuralnih lukova se nalaze u blizini tela svakog pršljena i njihovom se daljom diferencijacijom i osifikacijom formiraju neuralni lukovi. Preseci kroz trupne pršljenove u prednjem delu tela pokazuju da začeci neuralnih lukova sadrže hondrocite smeštene u lakunama (Slika 12 A, C i D). Najupečatljivije obeležje na ovom stadijumu je početak osifikacije tela pršljena koji se detektuje na osnovu izraženih crvenih i crnih naslaga soli kalcijuma oko tela pršljena (Slika 12, B i D). Do osifikacije dolazi u vezivnom mezenhimalskom tkivu oko notohode i to je perihordalni tip osifikacije. Početak osifikacije uočava se i u perihondrijumu začetaka neuralnih lukova u blizini tela pršljena i to je perihondrijalni tip osifikacije (Slika 12, D).



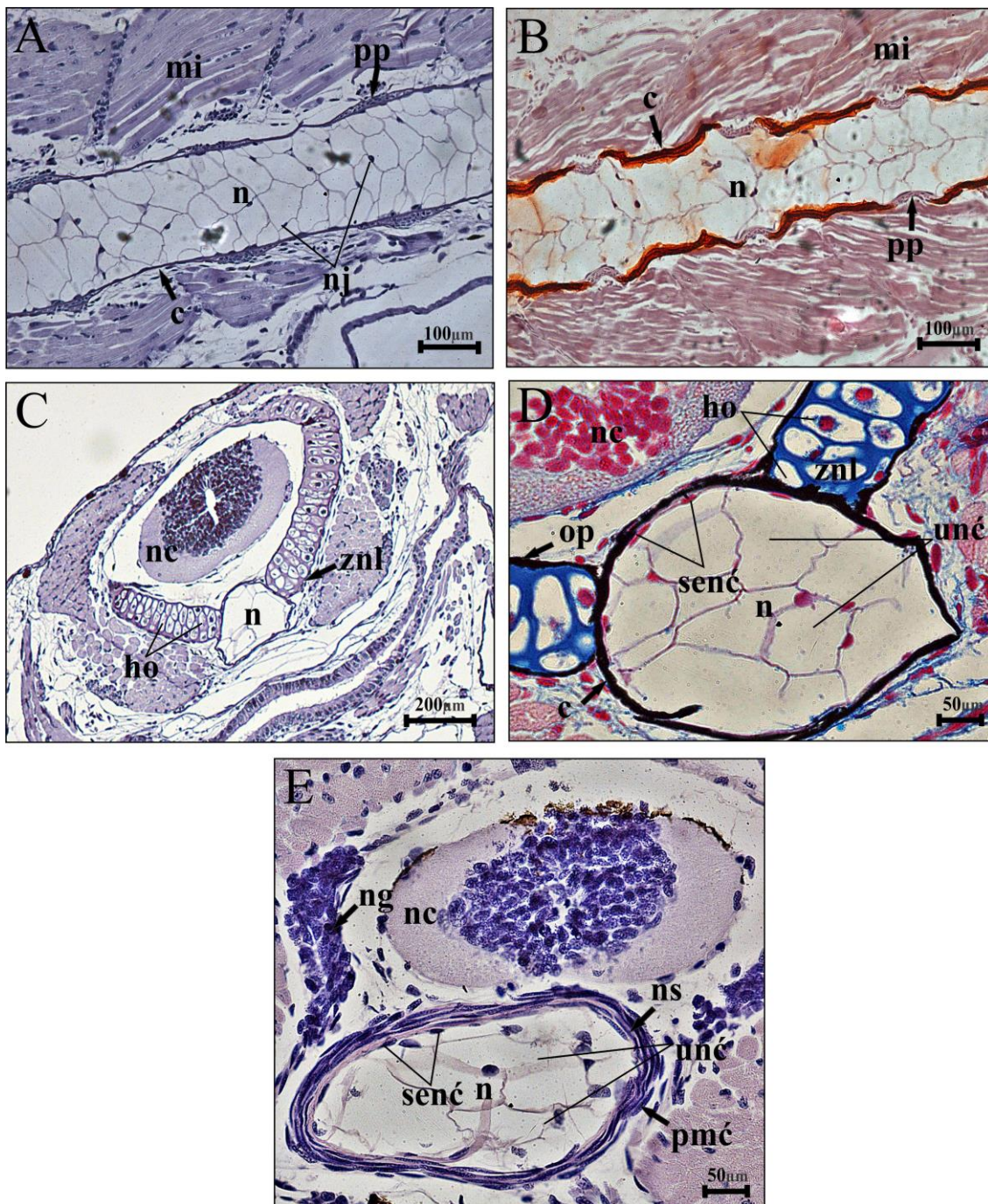
Slika 12. Histološki preseki kroz trupni pršljen na stadijumu 47. A) Uzdužni presek (HE) B) Uzdužni presek (alizarin red S) C) Poprečni presek (HE) D) Poprečni presek (von Kossa i alcian plava) E) Poprečni presek (HE).

Skraćenice: c-centrum, ho-hondrocite, n-notohorda, nc-nervna cev, ng-nervna ganglija, ns-notohordine sare, mi-miotom, op-osifikovani perihondrijum, pmć-perihordalne mezenhimske ćelije, pp-perihordalni prsten, znl-zaćeci neuralnih lukova.

## **Stadijum 52**

Kao i na prethodnom stadijumu, razlike u velićini larvi između ove dve vrste krestastih mrmoljaka nisu statistićki znaćajne (Mann-Whitney U test,  $p=0.125$ ).

U odnosu na prethodni stadijum, notohordine ćelije su više vakuolizirane sa vidljivim notohordinim jedrima (Slika 13, A). Na ovom stadijumu uoćava se i notohordin epitel koga ćine ćelije lokalizovane ispod notohordinih sara (Slika 13, D i E), dok moniliformni izgled notohorde postaje sve izraćeniji (Slika 13, A). Naime, usled sve izraćenije proliferacije i agregacije perihordalnih mezenhimalnih ćelija, perihordalni prstenovi postaju sve jasniji na histoloćkim presecima. Kao i na stadijumu 47, poprećni presek kroz perihordalni prsten pokazuje da intervertebralna hrskavica joć uvek nije formirana (Slika 13, A i E). Presek kroz trupni prćljen otkriva bolje razvijene zaćetke neuralnih lukova u porećenju sa prethodnim stadijumom. Takoće, na poprećnim presecima se vidi da su hondrocite u lakunama veće (Slika 13, C i D). Kao i na prethodnom stadijumu, osifikovani centriumi se uoćavaju kao tamno crvene cilindrićne strukture duć notohorde (Slika 13, B). Osifikacija perihondrijuma zaćetaka neuralnih lukova je jasnija nego na prethodnom stadijumu. Osifikacija naprećuje u distalnom pravcu poćevći od već osifikovanog centruma ka vrhovima zaćetaka neuralnih lukova (Slika 13, D).



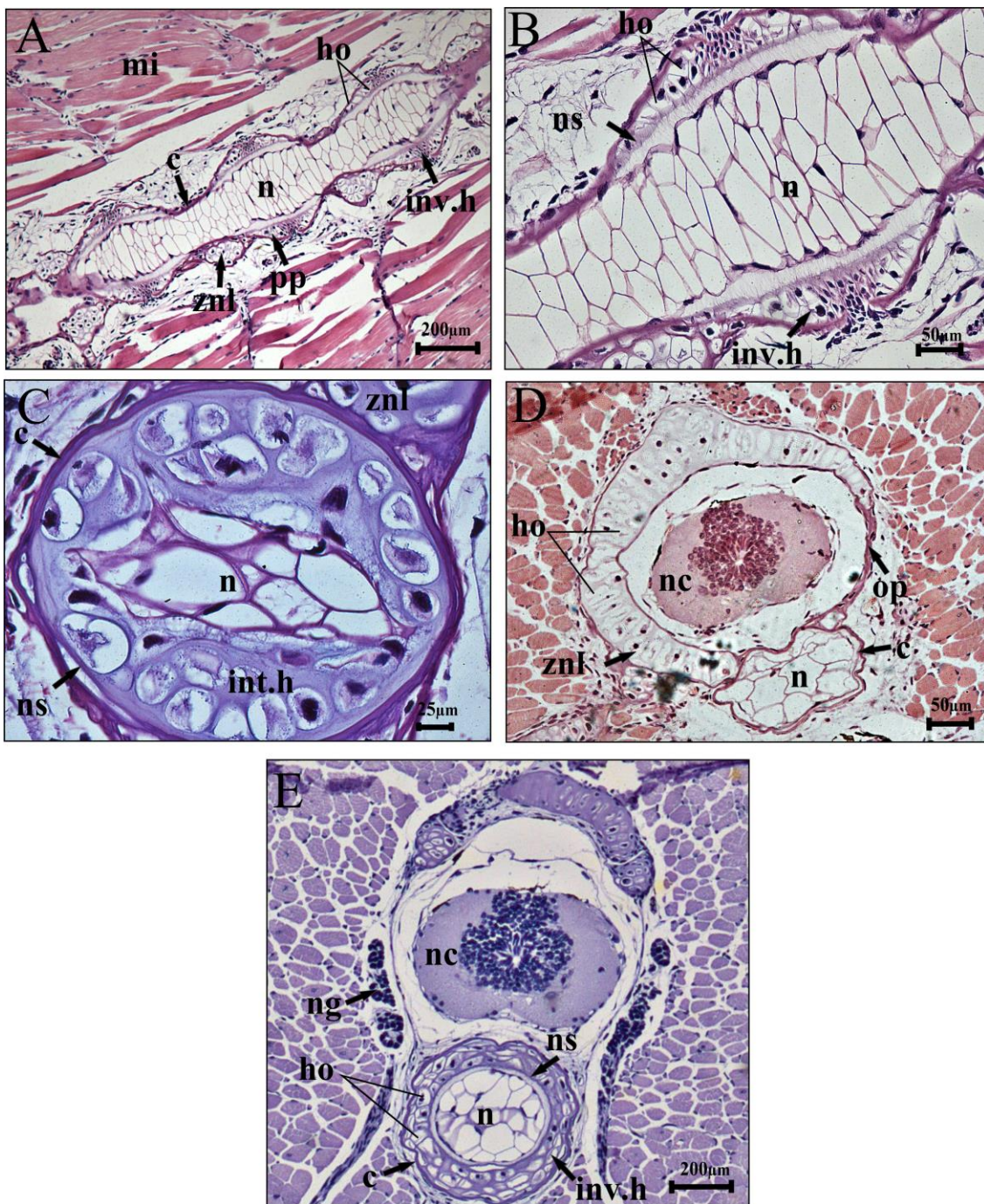
Slika 13. Histološki preseki kroz trupni pršljen na stadijumu 52. A) Uzdužni presek (HE) B) Uzdužni presek (alizarin red S) C) Poprečni presek (HE) D) Poprečni presek (von Kossa i alcian plava) E) Poprečni presek (HE).

Skraćenice: c-centrum, ho-hondrocite, n-notohorda, ng- nervna ganglija, nc-nervna cev, nj-notohordina jedra, ns-notohordine sare, mi-miotom, pmc-perihordalne mezenhimalne ćelije, pp-perihordalni prsten, senc-spoljašnje epitelne notohordalne ćelije, unc-unutrašnje notohordalne ćelije, znl-začeci neuralnih lukova.

## Stadijum 62

Razlike u veličini larvi između vrsta *T. ivanbureschi* i *T. dobrogicus* nisu statistički značajne ni na ovom stadijumu (Mann-Whitney U test,  $p=0.188$ ).

Moniliformni izgled notohorde na ovom stadijumu je najizraženiji, sa užim delovima u nivou centra i širim delovima u nivou perihordalnih prstenova (Slika 14, A i B). Ćelije koje su potpuno okružene vanćelijskim matriksom su hondrocite, smeštene na perifernim delovima dobro razvijenih perihordalnih prstenova (Slika 14, A i B). Na ovom stadijumu se uočava prisustvo intervertebralne hrskavice koja se nalazi između dva susedna pršljena (Slika 14, A, B i E). Hondrocite perihordalnih prstenova se uočavaju van notohordinih sara okružene perihondriumom centra na samim krajevima tela pršljena (Slika 14, A, B i E). Poprečni presek kroz trupni pršljen na stadijumu 62, otkriva prisustvo i vakuoliziranih notohordalnih ćelija kao i hipertrofiranih hondrocita unutar notohordalnih sara. Najistaknutije obeležje ovog stadijuma je pojava intravertebralne odnosno notohordine hrskavice koja se uočava na periferiji same notohorde, okružujući centralno postavljene vakuolizirane ćelije notohorde (Slika 14, C). Na poprečnom preseku kroz centrum se može uočiti da su i notohordine sare kao i sam centrum ostali intaktni odnosno ne uočavaju se prekidi. Hrkavičavi neuralni lukovi su izgrađeni od zrelih hondrocita koje su okružene kalcifikovanim perihondriumom. Kalcifikacija perihondrijuma prethodi endohondralnoj osifikaciji začetaka neuralnih lukova pomoću koje dolazi do formiranja osifikovanih neuralnih lukova. Na ovom stadijumu kalcifikovani perihondrijum se može nazvati periostiumom (membrana koja se nalazi na površini kostiju). Kao i na prethodnom stadijumu nastavlja se dalja perihondralna osifikacija centra kao i endohondralna osifikacija neuralnih lukova (Slika 14, D).



Slika 14. Histološki preseki kroz trupni pršljen na stadijumu 62. A) Uzdužni presek (HE) B) Uzdužni presek (HE) C) Poprečni presek (HE) D) Poprečni presek (alizarin red S) E) Poprečni presek (HE).



Skraćenice: c-centrum, ho-hondrocite, int.h.-intravertebralna hrskavica, inv.h.-intervertebralna hrskavica, mi-miotom, n-notohorda, nc-nervna cev, ng-nervna ganglija, nl-nervni luk, ns-notohordine sare, op-osifikovani perihondrijum, pmc-perihordalne mezenhimalne ćelije, pp-perihordalni prsten, znl-začeci neuralnih lukova.

## 4.2. Broj kičmenih pršljenova i tipovi homeotskih transformacija

### 4.2.1. Broj kičmenih pršljenova po regionima i tranzicioni pršljenovi kod roda *Triturus*

Po vrstama, najčešća aksijalna formula kod *T. marmoratus* i *T. pygmaeus* je 1C 12T 1S, 1C 13T 1S kod *T. karelinii* i *T. ivanbureschi*, 1C 14T 1S kod *T. macedonicus* i *T. carnifex*, 1C 15T 1S kod *T. cristatus* i 1C 17T 1S kod *T. dobrogicus*. Detaljan pregled aksijalnih formula u celokupnom uzorku dat je u Prilogu (Prilog Tabela 4). Procenat jedinki kod kojih broj trupnih pršljenova odstupa od modalnog broja ( $T_{var}$ ) varira između vrsta, od 3.6% kod *T. pygmaeus* do 24.6% kod *T. dobrogicus*. Opseg variranja broja trupnih pršljenova je od 12–13 kod *T. marmoratus* i *T. pygmaeus*, 12–14 kod *T. karelinii* i *T. ivanbureschi*, od 13–15 kod *T. macedonicus*, 13–16 kod *T. carnifex*, 13–16 kod *T. cristatus* i od 15–18 kod *T. dobrogicus* (Tabela 3). Varijabilnost u broju pršljenova po populacijama je data u Prilogu (Prilog Tabela 3) dok je učestalost zabeleženih homeotskih transformacija kod roda *Triturus* je prikazana u Tabeli 4.

Tabela 3. Broj trupnih pršljenova kod vrsta roda *Triturus* (samo centralne populacije). Broj jedinki sa modalnim brojem trupnih pršljenova u aksijalnoj formuli je obeležen podebljanim fontom.  $S_{tr}$ , procenat jedinki sa tranzicionim sakralnim pršljenom;  $T_{var}$ , procenat jedinki sa kompletnim brojem trupnih pršljenova koji se razlikuje od modalnog broja

Vrsta	Veličina uzorka	Varijabilnost u broju trupnih pršljenova												$S_{tr}$ (%)	$T_{var}$ (%)	
		12	12.5	13	13.5	14	14.5	15	15.5	16	16.5	17	17.5			18
<i>T. marmoratus</i>	58	<b>46</b>	4	8											6.9	13.8
<i>T. pygmaeus</i>	55	<b>52</b>	1	2											1.8	3.6
<i>T. ivanbureschi</i>	175	1	3	<b>150</b>	4	17									4.0	10.3
<i>T. karelinii</i>	43		1	<b>40</b>	2										2.3	4.7
<i>T. carnifex</i>	66			4	5	<b>53</b>	3	1							7.6	12.1
<i>T. macedonicus</i>	67			9	5	<b>51</b>	1	1							9.0	14.9
<i>T. cristatus</i>	122			1	6	1	<b>98</b>	5	11						4.9	14.8
<i>T. dobrogicus</i>	57						2	11	1	<b>42</b>	1				1.8	24.6

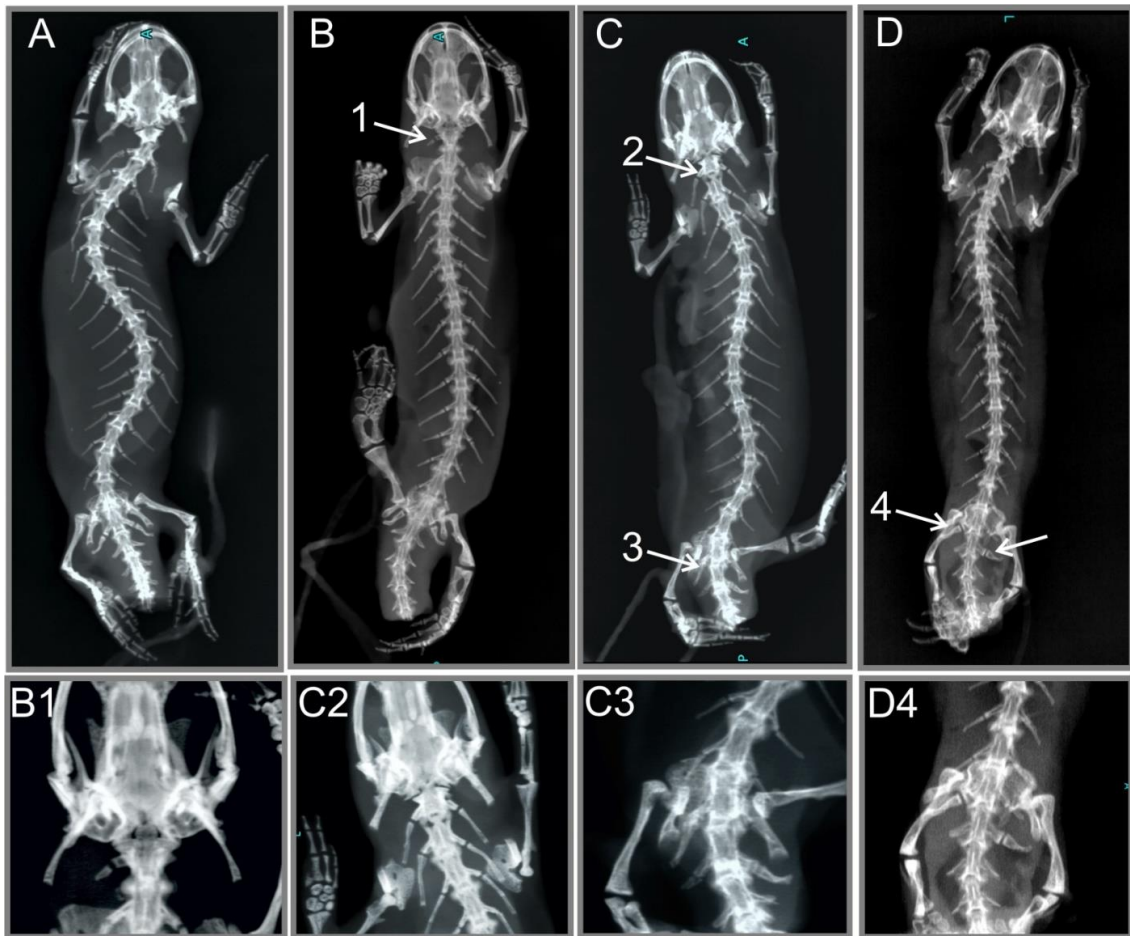
Tabela 4. Pregled homeotskih transformacija kod vrsta roda *Triturus*. Dat je broj i procenat jedinki sa tranzicionim pršljenovima. Levi i desni tip asimetrije su dati u tabeli odvojeno.

Vrsta	Veličina uzorka	Tranzicioni	%	Vratni ka trupnim			Tranzicioni sakralni			Trupni ka sakralnom	
				Kompletni	Nepotpuni	%	Levo	Desno	%	Nepotpuni	%
<i>T. marmoratus</i>	58	5	8.6	0	1	1.7	1	3	6.9	0	
<i>T. pygmaeus</i>	55	1	1.8	0	0		1	0	1.8	0	
<i>T. ivanbureschi</i>	361	25	6.9	1	3	1.1	6	12	5.0	3	0.8
<i>T. karelinii</i>	43	1	2.3	0	0		0	1	2.3	0	
<i>T. carnifex</i>	123	8	6.5	0	0		6	2	6.5	0	
<i>T. macedonicus</i>	226	14	6.2	0	1	0.4	8	4	5.3	1	0.4
<i>T. cristatus</i>	286	16	5.6	2	1	1.0	10	3	4.5	0	
<i>T. dobrogicus</i>	216	13	6.0	0	0		7	6	6.0	0	
<b>Ukupno</b>	1368	83	6.1	3	6	0.6	39	31		4	0.3

Od svih zabeleženih tipova homeotskih transformacija, potpuna homeotska transformacija vratnog u trupni pršljen ima najmanju učestalost (0.22%) (Slika 15C2). Sledi je nepotpuna homeotska transformacija vratnog u trupni pršljen (0.41%) (Slika

15B), pri čemu je najveća učestalost zabeležena kod vrste *T. ivanbureschi*. Učestalost homeotskih transformacija na granici trupnog u sakralni region je znatno veća (5.12%). Zabeleženo je postojanje dva tipa homeotskih transformacija sakralnog pršljena. Prvi tip transformacije uključuje promene kod dva uzastopna pršljena. Naime, tranzicioni sakralni pršljen je praćen pršljenom kod koga je prisutna nepotpuna homeotska transformacija sakralnog u kaudo-sakralni pršljen (Slika 15D). Drugi tip transformacije sakralnog pršljena podrazumeva nepotpunu homeotsku transformaciju trupnog u sakralni pršljen a sledi ga normalno razvijen sakralni pršljen (Slika 15C3). Takođe, kod nepotpune homeotske transformacije sakralnog pršljena, zabeležena su dva tipa asimetrije (desni i levi). Desni tip asimetrije karakteriše prisustvo trupnog rebra sa desne strane a sa leve strane se nalazi sakralno rebro a obrnuto je za levi tip asimetrije sakralnog pršljena. U analiziranom uzorku od 1368 jedinki (bez hibridnih jedinki), učestalost levog tipa asimetrije je nešto malo veća (2.85%) u odnosu na desni tip asimetrije (2.26%) (Tabela 4).

Modalni broj trupnih pršljenova ( $T_n$ ) i procenat jedinki sa kompletnim brojem trupnih pršljenova koji se razlikuje od modalnog broja ( $T_{var}$ ) su pozitivno korelisane ( $r_s=0.75$ ,  $p=0.023$ ), ukazujući na to da su jedinke sa većim modalnim brojem trupnih pršljenova varijabilije u samom broju trupnih pršljenova. Takođe, postoji značajna korelacija između ( $T_n$ ) i opsega variranja u broju trupnih pršljenova ( $T_{range}$ ) ( $r_s=0.90$ ,  $p=0.002$ ), na osnovu čega zaključujemo da je opseg variranja broja trupnih pršljenova značajno veći kod vrsta sa većim brojem trupnih pršljenova. Korelacije između procenta tranzicionih sakralnih pršljenova ( $S_{tr}$ ) i ( $T_{var}$ ) ( $r_s=0.31$ ,  $p=0.46$ ) kao i između ( $S_{tr}$ ) i ( $T_{range}$ ) ( $r_s=0.13$ ,  $p=0.76$ ) nisu statistički značajne.



Slika 15. Rendgenski snimci homeotskih transformacija zabeleženih kod roda *Triturus*: A) Kičmenica bez homeotskih transformacija i tranzicionih pršljenova; B) tranzicioni vratni pršljen (1); C) potpuna homeotska transformacija vratnog u trupni pršljen (2) i tranzicioni sakralni pršljen sa trupnim rebrom na desnoj strani a sakralnim rebrom na drugoj strani praćen normalnim sakralnim pršljenom; D) Tranzicioni sakralni pršljen-prvi pršljen sa trupnim rebrom na desnoj strani a sakralnim rebrom na levoj strani, praćen drugim tranzicionim pršljenom sa sakralnim rebrom na desnoj strani a druga strana je bez rebra (tzv. levi tip asimetrije) (4). Transformacije su obeležene strelicama i brojevima.

#### 4.2.2. Filogenetska komparativna analiza

Filogenetski signal je statistički značajan za modalni broj trupnih pršljenova ( $T_n$ ) ( $p=0.013$ ) i za opseg variranja broja trupnih pršljenova ( $T_{range}$ ) ( $p=0.033$ ). Filogenetski signal nije statistički značajan za procenat jedinki sa brojem kompletnih trupnih pršljenova koji se razlikuje od modalnog broja ( $T_{var}$ ) ( $p=0.730$ ) i za procenat tranzicionih sakralnih pršljenova ( $S_{tr}$ ) ( $p=0.970$ ). Regresija vrednosti nezavisnih kontrasta ( $T_n$ ) kao zavisne varijable na nezavisne kontraste ( $T_{var}$ ) kao nezavisne varijable ( $p=0.018$ ) i regresija vrednosti nezavisnih kontrasta ( $T_n$ ) kao zavisne varijable na vrednosti nezavisnih kontrasta ( $T_{range}$ ) kao nezavisne varijable, otkriva značajnu povezanost između povećanja modalnog broja trupnih pršljenova ( $T_n$ ) i varijabilnosti u broju pršljenova ( $T_{range}$ ) ( $p=0.006$ ). Nije pronađena korelacija između nezavisnih kontrasta opsega variranja broja trupnih pršljenova ( $T_{range}$ ) i nezavisnih kontrasta procenta tranzicionih sakralnih pršljenova  $S_{tr}$  ( $p=0.413$ ).

#### 4.2.3. Hibridizacija i varijabilnost u aksijalnoj formuli

Centralne i marginalne populacije se statistički značajno razlikuju u varijabilnosti broja trupnih pršljenova (G-test,  $G=18.61$ ,  $p=0.001$ ). Za marginalne populacije, opseg varijabilnosti u broju trupnih pršljenova je između 12–15 kod balkanskog velikog mrmoljka (*T. ivanbureschi*), 13–16 kod istočnog glavatog mrmoljka (*T. macedonicus*), 13–15 kod zapadnog glavatog mrmoljka (*T. carnifex*), 13–17 kod običnog velikog mrmoljka (*T. cristatus*) dok je kod podunavskog velikog mrmoljka (*T. dobrogicus*) opseg variranja između 14–18 trupnih pršljenova. Kod podunavskog velikog mrmoljka (*T. dobrogicus*) i balkanskog velikog mrmoljka (*T. ivanbureschi*) marginalne populacije se značajno razlikuju od centralnih populacija u učestalosti jedinki sa brojem trupnih pršljenova koji odstupa od modalnog broja trupnih pršljenova. Za druge vrste nije uočena statistički značajna razlika između centralnih i marginalnih populacija (Tabela 5).

Tabela 5. Broj jedinki sa regularnom (modalnom) aksijalnom formulom u “centralnim” i “marginalnim” populacijama vrsta koje imaju parapatričku distribuciju  
 nz, bez statističke značajnosti; \*\*  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$

Vrsta	Broj jedinki sa modalnom aksijalnom formulom		Broj jedinki sa nemodalnom aksijalnom formulom		G	p
	Centralne	Marginalne	Centralne	Marginalne		
<i>T. ivanbureschi</i>	150	110	25	76	18.86	***
<i>T. carnifex</i>	53	37	13	20	2.09	nz
<i>T. macedonicus</i>	51	122	16	37	0.006	nz
<i>T. cristatus</i>	98	130	24	34	0.032	nz
<i>T. dobrogicus</i>	42	67	15	92	6.65	**
<b>UKUPNO</b>	394	466	83	259		

Kod 60 jedinki *T. cristatus* x *T. marmoratus* F1 hibrida, zabeleženo je da najveći broj hibrida (88.2%) ima 13 trupnih pršljenova što je zapravo srednja vrednost roditeljskog broja trupnih pršljenova (Tabela 6). Šest hibridnih jedinki (8.8%) poseduje nepotpunu homeotsku transformaciju. Među njima, jedna jedinka ima nepotpunu homeotsku transformaciju vratnog u trupni pršljen. Najučestalija nepotpuna homeotska transformacija uključuje asimetričan sakralni pršljen. Ne postoje statistički značajne razlike u učestalosti tranzicionog sakralnog pršljena kod hibridnih jedinki i kod roditeljskih vrsta (G-test,  $G=1.07$ ,  $p=0.59$ ).

Tabela 6. Broj trupnih pršljenova kod jedinki F1 hibrida *T. cristatus* x *T. marmoratus* i roditeljskih vrsta. Modalni broj trupnih pršljenova je dat podebljanim fontom.  $S_{tr}$  procenat jedinki sa tranzicionim brojem pršljenova na granici trupnog i sakralnog regiona.  $T_{var}$  procentat jedinki sa potpunim brojem trupnih pršljenova koji se razlikuje od modalnog broja.

Vrsta	Veličina uzorka	Broj trupnih pršljenova									$S_{tr}$ (%)	$T_{var}$ (%)
		12	12.5	13	13.5	14	14.5	15	15.5	16		
<i>T. marmoratus</i>	58	<b>46</b>	4	8							6.9	13.8
<i>T. cristatus</i>	122			1		6	1	<b>98</b>	5	11	4.9	14.8
<i>Hibridi</i>	68	2	1	<b>39</b>	4	16		6			7.4	35.3

### 4.3. Veličina, oblik i alometrija kičmenih pršljenova

#### 4.3.1. Varijabilnost u veličini i obliku

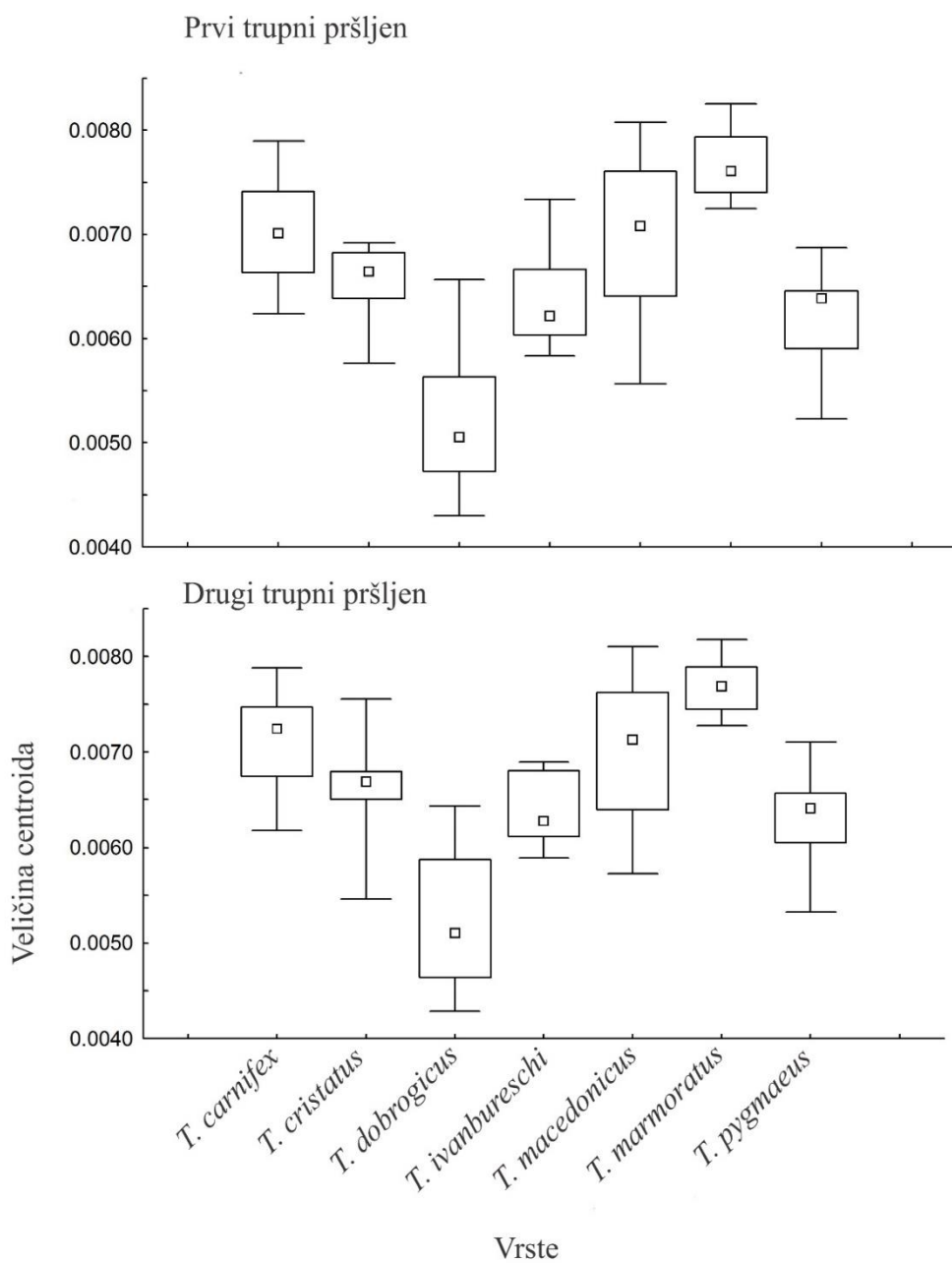
Vrste roda *Triturus* se razlikuju u veličini prvog i drugog trupnog pršljena (jednofaktorska ANOVA,  $F_{7, 138} = 43.67$ ;  $p < 0.001$  za prvi trupni i  $F_{7, 116} = 39.20$ ;  $p < 0.001$  za drugi trupni pršljen). Ova dva trupna pršljena su manja kod podunavskog velikog mrmoljka (*T. dobrogicus*) nego kod drugih ispitivanih vrsta roda *Triturus*, dok se vrsta *T. cristatus* značajno ne razlikuje od vrsta *T. carnifex*, *T. macedonicus*, *T. ivanbureschi*, *T. marmoratus* i *T. pygmaeus*. Jedinke balkanskog velikog mrmoljka (*T. ivanbureschi*) su sličnije jedinkama pigmejskog mramornog mrmoljka (*T. pygmaeus*), dok su jedinke istočnog glavatog mrmoljka (*T. macedonicus*) sličnije jedinkama zapadnog glavatog mrmoljka (*T. carnifex*) Tabela 7 i (Slika 16). Sve vrste roda *Triturus* se značajno razlikuju u obliku prvog i drugog trupnog pršljena, izuzev jedinki balkanskog velikog mrmoljka (*T. ivanbureschi*) i istočnog glavatog mrmoljka (*T. macedonicus*) koje se razlikuju samo u obliku prvog trupnog pršljena Tabela 7.

Tabela 7. Razlike u veličini i obliku prvog i drugog trupnog pršljena kod sedam vrsta roda *Triturus*. Prokrustove distance između srednjih vrednosti oblika date su na dnu leve strane ispod dijagonale dok su distance između veličine centroida date iznad dijagonale. Statistička značajnost razlika u veličini utvrđena je Tukey HSD post-hoc testom, dok je statistička značajnost Prokrustovih distanci između srednjih vrednosti oblika utvrđena permutacionim testom sa 10 000 iteracija.

<b>Prvi trupni pršljen</b>	<b>1.</b>	<b>2.</b>	<b>3.</b>	<b>4.</b>	<b>5.</b>	<b>6.</b>	<b>7.</b>
<i>1. T. carnifex</i>		0.45	1.81 ***	0.64	0.01	0.71 *	0.80 *
<i>2. T. cristatus</i>	0.06 ***		1.35 ***	0.18	0.44	1.16 ***	0.34
<i>3. T. dobrogicus</i>	0.09 ***	0.11 ***		1.16 ***	1.79 ***	2.51 ***	1.00 ***
<i>4. T. ivanbureschi</i>	0.04 **	0.07 ***	0.10 ***		0.91	1.35 ***	0.16
<i>5. T. macedonicus</i>	0.04 *	0.07 **	0.09 ***	0.04 *		0.71 *	0.79 *
<i>6. T. marmoratus</i>	0.11 ***	0.15 ***	0.16 ***	0.10 ***	0.11 ***		1.50 ***
<i>7. T. pygmaeus</i>	0.09 ***	0.13 ***	0.13 ***	0.07 ***	0.09 ***	0.06 ***	
<b>Drugi trupni pršljen</b>							
<i>1. T. carnifex</i>		0.52	1.87 ***	0.75 *	0.05	0.55 *	0.82 *
<i>2. T. cristatus</i>	0.06 ***		1.36 ***	0.24	0.47	1.07 ***	0.30
<i>3. T. dobrogicus</i>	0.08 ***	0.09 ***		1.12 ***	1.82 ***	2.43 ***	1.06 ***
<i>4. T. ivanbureschi</i>	0.06 ***	0.08 ***	0.10 ***		0.70 *	1.31 ***	0.06
<i>5. T. macedonicus</i>	0.04 **	0.07 ***	0.08 ***	0.05 ***		0.61 *	0.76 *
<i>6. T. marmoratus</i>	0.11 ***	0.15 ***	0.16 ***	0.10 ***	0.11 ***		1.37 ***
<i>7. T. pygmaeus</i>	0.10 ***	0.14 ***	0.15 ***	0.08 ***	0.10 ***	0.04 ***	

\*\*\*  $p < 0.0001$ ; \*\*  $p < 0.001$ ; \*  $p < 0.05$





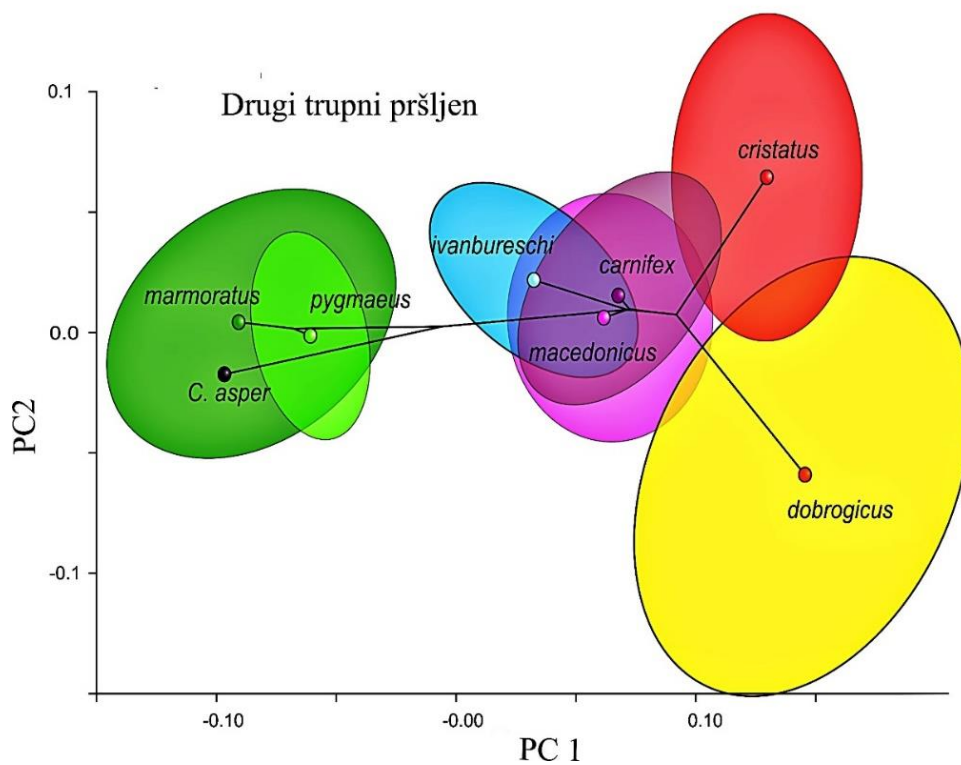
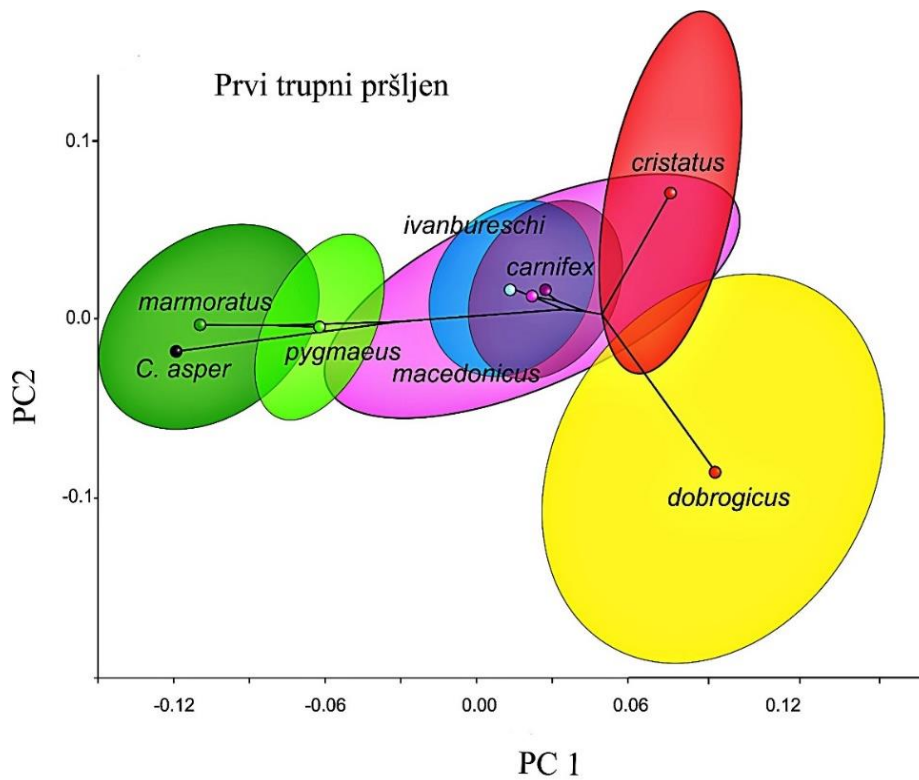
Slika 16. Grafički prikaz srednjih vrednosti veličine centroida (CS) prvog i drugog trupnog pršljenja. Kvadrati predstavljaju srednje vrednosti CS i nalaze se u kvartilima sa maksimalnim i minimalnim vrednostima predstavljenim u vidu vertikalnih linija

Tabela 8. Sopstvene vrednosti (date u jedinicama Prokrustove varijanse), procenat ukupne varijanse objašnjen svakom PC osom kao i kumulativni procenat varijanse za svaku PCA analizu za prvi i drugi trupni pršljen.

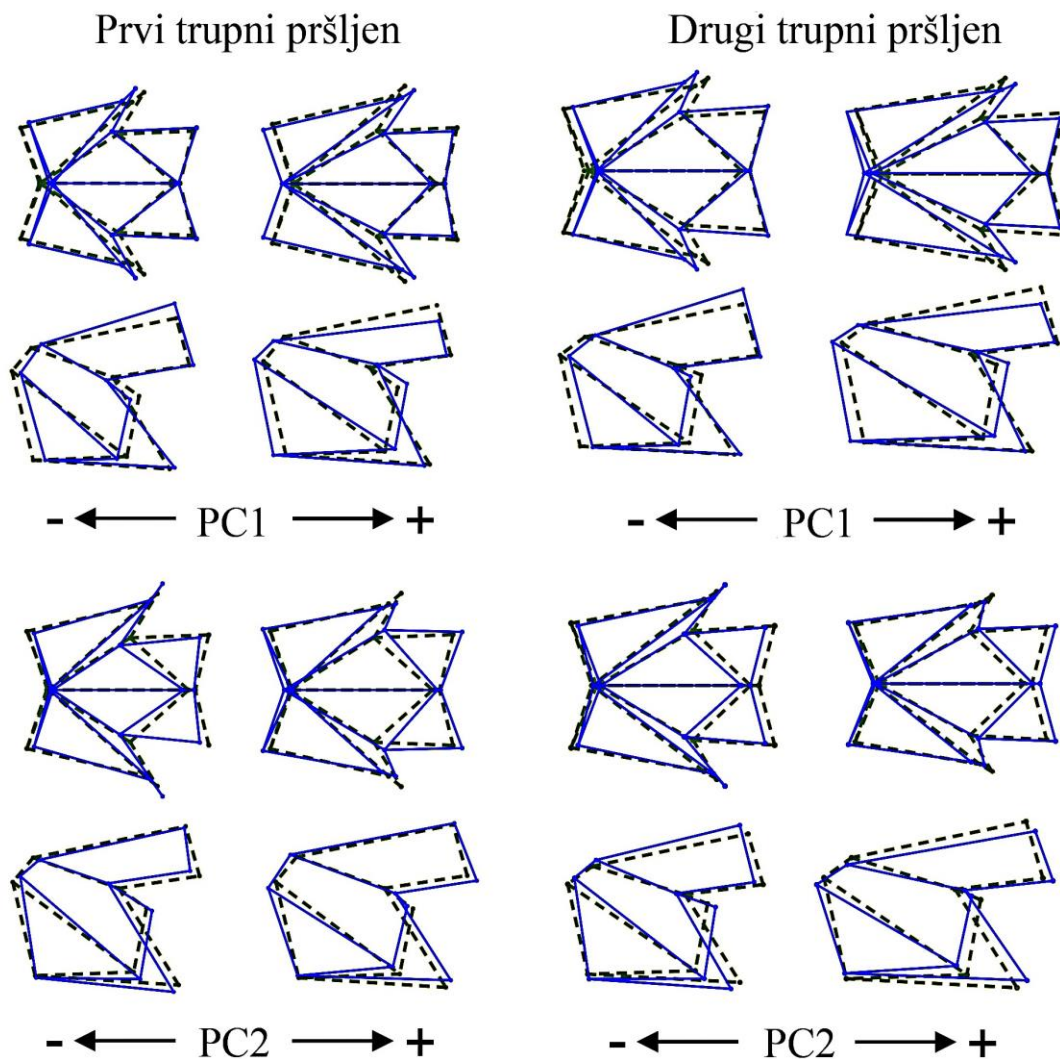
PC osa	Prvi trupni pršljen			Drugi trupni pršljen		
	Sopstvene vrednosti	% Proporcija	% kumulativno	Sopstvene vrednosti	% Proporcija	% kumulativno
PC 1	0.00426846	40.88	40.878	0.0042151	41.36	41.36
PC 2	0.00193785	18.56	59.436	0.0019481	19.11	60.48
PC 3	0.00063267	6.06	65.495	0.0005887	5.78	66.25
PC 4	0.00051663	4.95	70.442	0.0005496	5.39	71.64
PC 5	0.00047525	4.55	74.993	0.0004694	4.61	76.25
PC 6	0.00037905	3.63	78.623	0.0003732	3.66	79.91
PC 7	0.00036904	3.53	82.158	0.0003349	3.29	83.20
PC 8	0.00032252	3.09	85.246	0.0002738	2.69	85.89
PC 9	0.00025077	2.40	87.648	0.0002452	2.41	88.29
PC 10	0.00022766	2.18	89.828	0.0002140	2.10	90.39
PC 11	0.00017478	1.67	91.502	0.0001672	1.64	92.03
PC 12	0.00016267	1.56	93.06	0.0001521	1.49	93.52
PC 13	0.00015623	1.50	94.556	0.0001354	1.33	94.85
PC 14	0.00013064	1.25	95.807	0.0001229	1.21	96.06
PC 15	0.00011769	1.13	96.934	0.0001066	1.05	97.10
PC 16	0.00010212	0.98	97.912	0.0000948	0.93	98.04
PC 17	0.00008912	0.85	98.766	0.0000825	0.81	98.85
PC 18	0.00007864	0.75	99.519	0.0000763	0.75	99.59
PC 19	0.00005027	0.48	100	0.0000415	0.41	100

Za prvi trupni pršljen, PC1 osa opisuje 40.9% dok PC2 osa opisuje 18.6% ukupne varijabilnosti. Za drugi trupni pršljen, PC1 osa opisuje 41.4% a PC2 osa 19.1% ukupne varijabilnosti u analiziranom uzorku. Sopstvene vrednosti (engl. *eigenvalues*) kao i ukupan procenat varijanse svake PC ose za oba trupna pršljena dati su u Tabeli 8. Razlike u obliku duž PC1 i PC2 ose su predstavljene na Slici 17. Razlike u obliku duž PC1 za prvi i drugi trupni pršljen opisuju sužavanje i elongaciju posteriornog dela pršljena kod vrsta *T. dobrogicus* i *T. cristatus* u poređenju sa preostalim vrstama. Takođe, zapažena je i elongacija poprečnih nastavaka (tačke 4, 5, 6, 7, 11 i 12) kod podunavskog velikog mrmoljka (*T. dobrogicus*) i kod običnog velikog mrmoljka (*T. cristatus*) (Slika 16 i 17). Po PC2 osi odvajaju se jedinke podunavskog velikog mrmoljka (*T. dobrogicus*) koje imaju proporcionalno kraće i uže pršljenove kao i izdužene gornje nastavke za vezivanje rebara u poređenju sa jedinkama običnog velikog mrmoljka (*T. cristatus*) koje imaju proporcionalno duže a šire pršljenove sa kraćim gornjim nastavcima za vezivanje rebara (Slika 17 i 18).

Rezultati Analiza glavnih komponenti (PCA) za oblik prvog i drugog trupnog pršljena, pokazuje jasno odvajanje jedinki sedam vrsta roda *Triturus* i vrste *Calotriton asper* u morfološkom prostoru definisanom prvom i drugom glavnom komponentom (PC1 i PC2). U morfološkom prostoru, jedinke mramornog mrmoljka (*T. marmoratus*) se jasno odvajaju na jednoj strani a jedinke podunavskog velikog mrmoljka (*T. dobrogucus*) na drugoj strani. Preostale vrste su u morfološkom prostoru pozicionirane između ove dve vrste i to sledećim redosledom: *T. pygmaeus*, *T. ivanbureschi*, *T. carnifex*, *T. macedonicus* i *T. cristatus* (Slika 17). U odnosu na prvi trupni pršljen, razdvajanje jedinki mramornih od krestastih mrmoljaka za drugi trupni pršljen po PC1 osi je dosta izraženije. Na osnovu oblika prvog i drugog trupnog pršljena, *Calotriton asper* je morfološki sličniji grupi mramornih mrmoljaka (*T. marmoratus*-*T. pygmaeus*).



Slika 17. Grafički prikaz položaja sedam vrsta roda *Triturus* i *Calotriton asper* u morfološkom prostoru opisanom prvom i drugom glavnom komponentom za oblik prvog i drugog trupnog pršljenja. Elipse prikazuju variranje jedinki u okviru svake grupe, u intervalu poverenja od 90%



Slika 18. Promene oblika duž prve dve PC ose za prvi i drugi trupni pršljen predstavljene u vidu kontura koje odgovaraju obliku pršljena (engl. *wireframe*). Isprekidane linije predstavljaju srednje vrednosti oblika, dok pune linije predstavljaju oblik jedinki sa maksimalnim negativnim (-) i pozitivnim (+) PC vrednostima

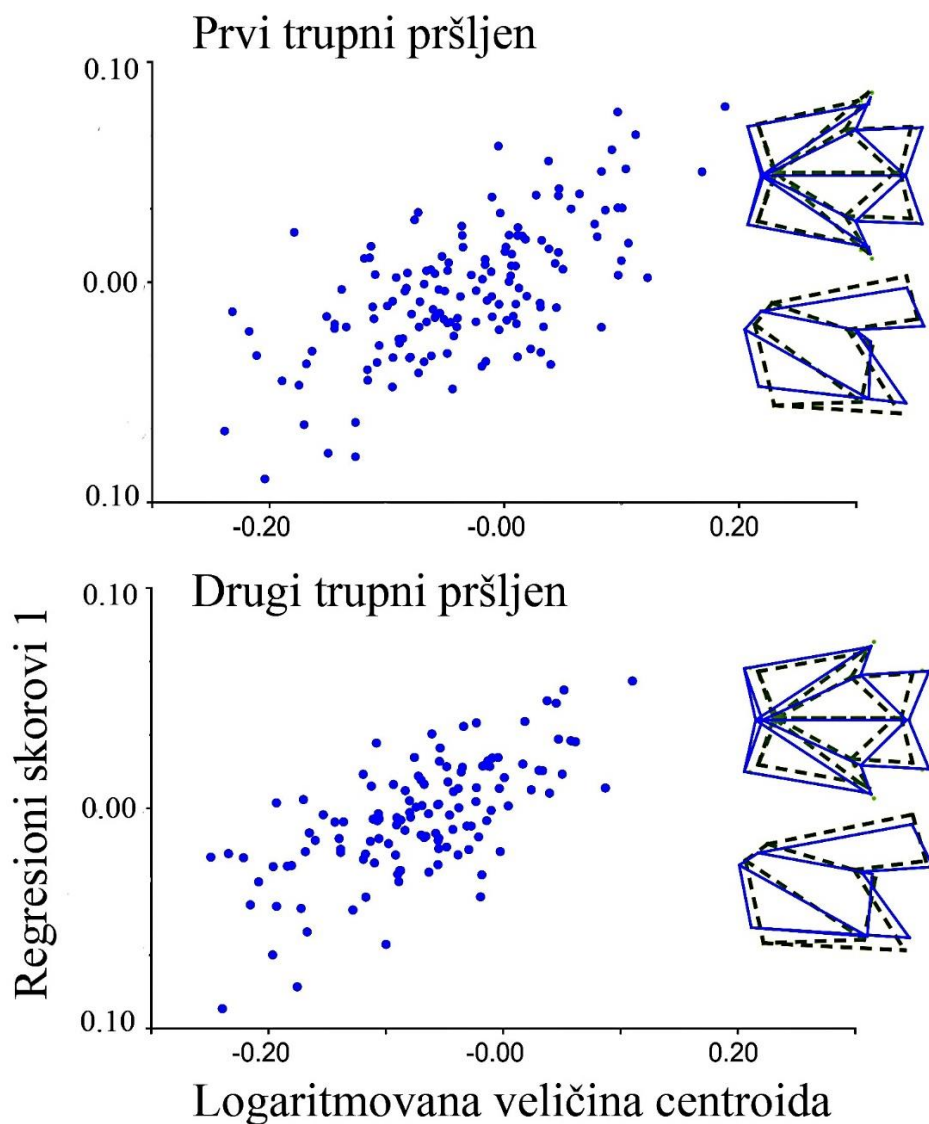
#### 4.3.2. Statička alometrija

Procenat varijanse oblika povezana sa interspecijskom varijabilnošću u veličini pršljenova je za prvi trupni pršljen 10.03%,  $p < 0.001$ , dok je za drugi trupni pršljen 8.53%,  $p < 0.001$ . Alometrijske promene oblika su izražene kroz elongaciju dorzalnog

grebena neuralnog luka i relativnog povećavanja prezigapofiza, sužavanja pršljena u oblasti gornjeg i donjeg nastavka za vezivanje rebara, izduživanja postzigapofiza kao i generalnog dorzoventralnog spljoštavanja pršljena (Slika 19). Pošto je ustanovljeno da je statička alometrija značajna, radi utvrđivanja varijabilnosti oblika nezavisnog od veličine, primenjena je Analiza glavnih komponenti (PCA) na korigovanim podacima za alometriju. Rezultati su pokazali da je veći deo varijabilnosti samog oblika kičmenih pršljenova između vrsta ostao nepromenjen i nakon korekcije za veličinu (Tabela 9).

Tabela 9. Procenat i statistička značajnost statičke alometrije, dobijeni nakon regresije simetrične komponente varijabilnosti oblika za prvi i drugi trupni pršljen na logaritmovane vrednosti CS. P vrednosti su date nakon Bonferoni korekcije

Vrsta	N	Prvi trupni pršljen		Drugi trupni pršljen	
		% alometrija	p	% alometrija	p
<i>C. asper</i>	5	32.73	0.17	23.36	0.58
<i>T. carnifex</i>	15	10.08	0.1300	9.96	0.12
<i>T. cristatus</i>	18	19.89	0.01	11.71	0.05
<i>T. dobrogicus</i>	25	26.02	<.0001	28.59	<.0001
<i>T. ivanbureschi</i>	11	16.59	0.06	16.72	0.05
<i>T. macedonicus</i>	13	24.68	0.01	16.31	0.02
<i>T. marmoratus</i>	22	7.59	0.1	2.85	0.83
<i>T. pygmaeus</i>	13	16.57	0.03	19.28	0.01



Slika 19. Alometrijske promene oblika prvog i drugog trupnog pršljena predstavljene u vidu dorzalne i bočne projekcije konfiguracije specifičnih tačaka. Promene oblika između srednje vrednosti oblika (isprekidana linija) i oblika za najveću CS vrednost (puna linija).

#### 4.3.3. Filogenetska komparativna analiza

Postojanje filogenetskog signala je utvrđeno za broj trupnih pršljenova ( $p < 0.05$ ), i za oblik prvog i drugog trupnog pršljena ( $p < 0.01$  u oba slučaja), međutim filogenetski signal nije uočen za veličinu prvog i drugog trupnog pršljena ( $p > 0.5$  u oba

slučaja). Rekonstrukcija promene oblika pokazala je divergenciju između mramornih i krestastih mrmoljaka (Slika 17). Vrednosti multivarijantne regresije nezavisnih kontrasta ( $n=7$ ) oblika pršljena kao zavisne varijable na nezavisne kontraste veličine pršljena kao nezavisne varijable su marginalno značajne ili nisu uopšte značajne (za prvi trupni pršljen:  $SS=0.015$ , 30.41% procenat objašnjene varijabilnosti,  $p < 0.05$ ; vrednosti za drugi trupni pršljen:  $SS = 0.014$ , 23.77% procenat objašnjene varijabilnosti,  $p > 0.5$ ). Vrednosti multivarijantne regresije nezavisnih kontrasta oblika pršljena kao zavisne varijable na nezavisne kontraste broja trupnih pršljenova kao nezavisne varijable pokazuju značajnu povezanost između oblika trupnih pršljenova i njihovog broja ( $SS = 0.002$ ; procenat objašnjene varijabilnosti 28.91% za prvi trupni pršljen; i  $SS = 0.002$ ; procenat objašnjene varijabilnosti 37.20% za drugi trupni pršljen;  $p < 0.05$  kod oba pršljena). Relativno veliki procenat opisane varijabilnosti i odsustvo statističke značajnosti u ovom slučaju se može objasniti malom veličinom uzorka, odnosno broja taksona koji se porede metodama nezavisnih kontrasta.

#### 4.3.4. Doprinos pojedinačnih pršljenova u identifikaciji vrsta

Rezultati diskriminantne analize oblika trupnih pršljenova pokazuju veliki procenat korektno klasifikacije ( $> 75\%$ ) vrsta na osnovu oblika kičmenog pršljena (Tabela 10). Step en greške veći od 25% je zabeležen kod šest međusobnih poređenja vrsta za prvi trupni pršljen i kod jednog poređenja za drugi trupni pršljen. Za prvi trupni pršljen, tačna identifikacija pojedinačnih pršljenova na osnovu oblika je otežana kad se porede vrste *T. carnifex* – *T. cristatus*; *T. carnifex* – *T. macedonicus*; *T. carnifex* – *T. ivanbureschi*; *T. ivanbureschi* – *T. macedonicus*; *T. ivanbureschi* – *T. pygmaeus* i *T. marmoratus* – *T. pygmaeus*. Za drugi trupni pršljen, otežana identifikacija je uočena između vrsta *T. ivanbureschi* i *T. macedonicus* sa velikim stepenom greške prilikom identifikacije.



Tabela 10. Nivo tačne klasifikacije vrsta u okviru roda *Triturus* na osnovu oblika trupnog pršljena (udeo pogrešno klasifikovanih/ukupan broj jedinki). Vrednosti koje odgovaraju prvom trupnom pršljenu date su ispod a one koje odgovaraju drugom trupnom pršljenu iznad dijagonale. Kombinacije vrsta sa stepenom greške klasifikovanja većim od 0.25 označene su podebljanim fontom. Sva poređenja su statistički značajna ( $p < 0.05$ ).

Vrste	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.
1. <i>T. carnifex</i>		3/34	4/40	5/27	<b>11/30</b>	2/39	0/29
2. <i>T. cristatus</i>	<b>10/35</b>		2/42	1/29	5/32	2/41	0/31
3. <i>T. dobrogicus</i>	2/48	2/51		2/35	2/38	0/47	1/37
4. <i>T. ivanbureschi</i>	<b>12/29</b>	5/32	2/45		1/25	2/34	6/24
5. <i>T. macedonicus</i>	<b>11/33</b>	0/36	0/49	<b>10/30</b>		4/37	0/27
6. <i>T. marmoratus</i>	1/40	0/43	0/56	0/37	5/41		3/36
7. <i>T. pygmaeus</i>	4/29	0/32	1/45	<b>7/26</b>	4/30	<b>10/37</b>	

## 5. DISKUSIJA

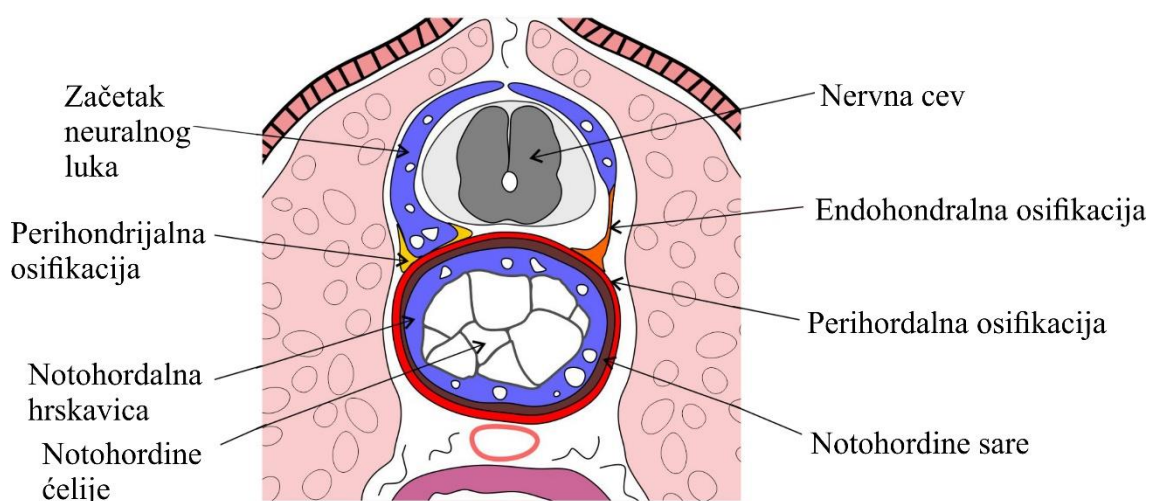
U skladu sa prethodno definisanim ciljevima u ovoj doktorskoj disertaciji sagledana je morfološka varijabilnost osovinskog skeleta sa tri aspekta: postembrionskog razvića sa akcentom na tipove osifikacije pršljenova, intra i interspecijske varijabilnosti u broju trupnih pršljenova i učestalosti homeotskih transformacija kao i varijabilnosti i stepena divergencije u veličini i obliku trupnih pršljenova. Takođe, u ovoj tezi sagledane su evolucione promene kao i eventualni faktori i mehanizmi koji su vodili ka evoluciji osovinskog skeleta, odnosno promenama u broju i obliku trupnih kičmenih pršljenova kod velikih mrmoljaka roda *Triturus*.

### 5.1. Postembrionsko razviće i tipovi osifikacije kičmenih pršljenova

Na osnovu histoloških preseka kroz notohordu i kičmenicu u nivou drugog i trećeg trupnog pršljena, ustanovljeno je da je postembrionsko razviće kod dve vrste sa različitim brojem trupnih pršljenova slično. Kao što je ranije istaknuto, jedinke balkanskog velikog mrmoljka (*T. ivanbureschi*) imaju najmanji broj trupnih pršljenova (13) dok jedinke podunavskog velikog mrmoljka (*T. dobrogicus*) imaju najveći broj trupnih pršljenova (16–17) među vrstama krestastih mrmoljaka. U ovoj tezi korišćeni su definisani stadijumi razvića po Glücksohn-u (1932) na osnovu kojih je moguće preciznije porediti razviće između bliskih vrsta. Histološke analize su pokazale da jedinke koje pripadaju istom stadijumu razvića imaju iste razvojne karakteristike kičmenice, kao što su npr. osifikacija tela pršljena, početak perihondrijalne osifikacije neuralnih lukova na stadijumu 47, ili pojava inter- i intravertebralne hrskavice na stadijumu 62. Prethodne studije vezane za razviće kičmenice kod repatih vodozemaca bile su zasnovane na dužini tela larvi na kojima su se bazirali razvojni stadijumi, što je otežavalo poređenje sa drugim grupama repatih vodozemaca (Mookerjee, 1930; Worthington i Wake, 1971; Wake i Lawson, 1973). Uzimanje dužine tela kao karaktera na osnovu kojeg će se vršiti poređenje jedinki različitih vrsta je dosta problematično zbog različitog načina merenja kao i prisutne plastičnosti u razviću vodozemaca. Naime, prema Mookerjee (1930), dužina larvi *Lissotriton vulgaris* je merena od vrha njuške do

kraja repa za razliku od Wake i Lawson (1973) koji su larve *Eurycae bislineata* merili od vrha njuške do zadnje ivice kloake. Jedinke koje pripadaju istoj populaciji i vrsti se mogu razlikovati u veličini i brzini rasta usled fenotipske plastičnosti, koja je veoma prisutna kod larvi vodozemaca (Van Buskirk i Schmidt, 2000; Van Buskirk, 2009).

Formiranje i osifikacija kičmenih pršljenova kod dve analizirane vrste krestastih mrmoljaka odgovara opisima razvića kičmenice kod drugih vrsta repatih vodozemaca kao što su vrste *Lissotriton vulgaris* (Mookerjee, 1930), *Ambystoma opacum* (Worthington i Wake, 1971) i *Eurycea bislineata* (Wake i Lawson, 1973). Međutim, Mookerjee i drugi prethodno spomenuti autori, nisu jasno definisali tipove osifikacije unutar kičmenih pršljenova već su se više bazirali na sam proces formiranja kičmenog pršljena. Rezultati histoloških preseka drugog i trećeg trupnog pršljena vrsta *T. ivanbureschi* i *T. dobrogicus*, pokazuju postojanje tri tipa osifikacije i dva tipa hrskavice. Tipovi osifikacije kičmenih pršljenova su prikazani na Slici 20.



Slika 20. Tipovi osifikacije kičmenih pršljenova kod krestastih mrmoljaka

### **Perihordalna osifikacija**

Kao što je ranije istaknuto, perihordalna osifikacija predstavlja direktnu osifikaciju vezivnog tkiva oko notohorde (Hall, 2005) i prisutna je u formiranju tela pršljena. Ovaj tip osifikacije se uočava rano u toku razvića kičmenih pršljenova (stadijumi 47 i 52) kao crveno i crno obojene naslage soli kalcijuma deponovane oko notohordinih sara. Kod krestastih mrmoljaka u toku razvića dolazi do formiranja

perihordalnog tipa centruma koji nastaje direktnom osifikacijom vezivnog tkiva oko notohorde. Ovakav tip centruma zabeležen je još i kod larvi košljoriba (Laue i sar., 2008), za razliku od ptica i sisara kod kojih se telo pršljena formira endohondralnom osifikacijom.

### **Perihondrijalna osifikacija**

Drugi tip osifikacije je perihondrijalna osifikacija koja predstavlja direktnu osifikaciju perihondralnog vezivnog tkiva koje okružuje hrskavicu. Kod larvi balkanskog velikog mrmoljka (*Triturus ivanbureschi*) i podunavskog velikog mrmoljka (*T. dobrogicus*), ovaj tip osifikacije je zabeležen u perihondrijalnom omotaču na samoj površini hrskavičavih začetaka neuralnih lukova na stadijumima 47 i 52. Na stadijumu 62, perihondrijum neuralnih lukova je potpuno osifikovan i naziva se periostijum.

### **Endohondralna osifikacija**

Kao što je ranije istaknuto, endohondralna osifikacija predstavlja osifikaciju prethodno formirane hrskavice. Kod larvi balkanskog velikog mrmoljka (*Triturus ivanbureschi*) i podunavskog velikog mrmoljka (*T. dobrogicus*), hrskavičavi začeci neuralnih lukova su formirani na stadijumu 47, dok su na stadijumu 52 ove strukture bolje razvijene nego na prethodnom stadijumu. Na poprečnim presecima na stadijumu 62, perihondrijum neuralnih lukova je potpuno osifikovao i to je inicijalni događaj u procesu endohondralne osifikacije kada nastaju potpuno osifikovani neuralni lukovi. Kod nekih vrsta gekona (*Ptylodactylus hasselquistii*, *Hemidactylus turcicus* i *Sphaerodactylus argu*) zabeležen je sličan obrazac osifikacije kičmenih pršljenova kao kod repatih vodozemaca. Kod ovih vrsta gekona, telo pršljena osifikuje perihondrijalnom osifikacijom, dok neuralni lukovi osifikuju endohondralnom osifikacijom (Werner, 1971).

### **Intra- i intervertebralna hrskavica**

Prisustvo inter- i intravertebralne hrskavice je takođe zabeleženo u razviću kičmenice kod larvi balkanskog velikog mrmoljka (*T. ivanbureschi*) i podunavskog

velikog mrmoljka (*T. dobrogicus*). Intervertebralna hrskavica nastaje od perihordalnih prstenova duž notohorde a njeno prisustvo je zabeleženo na kasnijim stadijumima razvića (stadijum 62). Kada se uporede rezultati razvića intervertebralne hrskavice kod balkanskog velikog mrmoljka (*T. ivanbureschi*) i podunavskog velikog mrmoljka (*T. dobrogicus*) dobijeni u ovoj studiji sa literaturnim podacima kod drugih vrsta repatih vodozemaca (npr. *Lissotriton vulgaris* i *Euricea bislineata*), među njima nema razlika u načinu formiranja (Mookerjee, 1930; Wake i Lawson, 1973). Na osnovu ovoga može se zaključiti da postoji isti obrazac nastanka perihordalnih prstenova kao i intervertebralne hrskavice kod različitih vrsta repatih vodozemaca. Kao što je ranije istaknuto, formiranje perihordalnih prstenova kod repatih vodozemaca je slično kao kod drugih Tetrapoda (Williams, 1959).

Prisustvo intravertebralne (notohordalne) hrskavice zabeleženo je na stadijumu 62 i to samo u nivou drugog trupnog pršljena, dok kod ostalih pršljenova duž kičmenice prisustvo intravertebralne hrskavice nije zabeleženo. Sličan šablon formiranja intravertebralne hrskavice zabeležen je i kod drugih vrsta repatih vodozemaca kao što je *Lissotriton vulgaris* (Mookerjee, 1930) i *Pleurodeles waltl* (Mauger, 1962) kao i kod beznogog vodozemca *Hypogeophis rostratus* (Lawson, 1966). Studije na vrsti *Lissotriton vulgaris* su pokazale da na kasnijim stadijumima razvića dolazi do osifikacije intravertebralne hrskavice (Mookerjee, 1930). Prema Hall-u (2005), prisustvo notohordalne hrskavice nije uobičajeno u razviću kičmenice kod Tetrapoda, međutim kod grupa gde je zabeleženo prisustvo intravertebralne hrskavice ona je sastavni deo normalnog razvića kičmenice.

Kao što je ranije istaknuto, postoje dva različita gledišta u vezi formiranja intravertebralne hrskavice. Rezultati ove doktorske disertacije ukazuju na to da intravertebralna hrskavica nastaje unutar notohorde direktno od notohordinih ćelija kao što su zastupali Gegenbaur (1862) i Schauinsland (1905). Međutim, samo “fate mapping” metodom, kojom se utvrđuje embrionsko poreklo različitih tkiva kod adultnih jedinki moguće je sa sigurnošću utvrditi poreklo intravertebralne hrskavice.

## 5.2. Promene u broju trupnih pršljenova i homeotske transformacije

Rezultati ove teze su pokazali značajnu intra- i interspecijsku varijabilnost u broju trupnih pršljenova kod velikih mrmoljaka roda *Triturus*, ukazujući na to da ne postoji jak selekcionni pritisak za održavanje konstantnog broja trupnih pršljenova. Koristeći metodu nezavisnih kontrasta utvrđena je statistički značajna korelacija između povećanja modalnog broja trupnih pršljenova i varijabilnosti u samom broju trupnih pršljenova. Opseg varijabilnosti broja trupnih pršljenova je značajno veći kod vrsta sa većim modalnim brojem trupnih pršljenova. Kod dve vrste mramornih mrmoljaka (*T. marmoratus* i *T. pygmaeus*) varijabilnost u broju trupnih pršljenova je ograničena na jedan dodatni trupni pršljen, dok kod krestastih mrmoljaka ta varijabilnost ide i do četiri trupna pršljena. Uočena intraspecijska varijabilnost bi se mogla objasniti različitim uticajem prirodne selekcije na promene u broju trupnih pršljenova u akvatičnoj i terestričnoj sredini. Odnosno, može se pretpostaviti da je selekcionni pritisak koji je povezan sa specifičnim biomehaničkim zahtevima vezanim za lokomociju različit u akvatičnoj i terestričnoj sredini. Tokom terestrične faze, ekstremiteti imaju značajnu ulogu u potpori tela i kretanje je omogućeno pomoću sinhronog dijagonalnog pomeranja parova ekstremiteta. U vodenoj sredini voda obezbeđuje potporu težini tela a kretanje je omogućeno propulzijom repa dok su ekstremiteti postavljeni pored tela (Gvoždik i Van Damme, 2006). Na taj način omogućeno je brže i spretnije kretanje kroz vodenu sredinu. Prema tome, povećana varijabilnost u broju trupnih pršljenova kod akvatičnijih vrsta *T. cristatus* i *T. dobrogicus* može da ukazuje na odsutvo jake selekcije protiv promena broja trupnih pršljenova u odnosu na terestričnije vrste. Međutim, potrebno je još podataka vezanih za različite selekcionne pritiske koji postoje u akvatičnoj i terestričnoj sredini koji bi eventualno mogli da potvrde ovu tvrdnju vezanu za smanjen selekcionni pritisak kod jedinki sa većim brojem trupnih pršljenova odnosno kod akvatičnijih populacija i vrsta.

### 5.2.1. Tipovi homeotskih transformacija i učestalost tranzicionih pršljenova

U okviru roda *Triturus*, učestalost tranzicionih promena na granici vratnog i trupnog regiona je oko 10 puta manja nego na granici trupnog i sakralnog regiona. Tranzicione promene kičmenih pršljenova zabeležene su i kod drugih vrsta repatih vodozemaca (Wake i Lawson, 1973) kao i kod sisara (Galis i sar., 2006). Kod sisara, promene u broju pršljenova u vratnom regionu, koji je inače dosta konzervativan, dovode do niza kongenitalnih anomalija (Galis i Metz, 2003; Merks i sar., 2005). Uočene kongenitalne anomalije kod sisara su najčešće posledica promena u ekspresiji *Hox* gena koje dovode do nepotpunih homeotskih transformacija. Ovaj obrazac promena se može objasniti pomoću snažnije interaktivnosti i slabije modularnosti razvojnih procesa tokom ranih faza organogeneze, ili tokom stadijuma faringule (filotipski stupanj kod kičmenjaka) kada dolazi do determinacije broja vratnih pršljenova (Galis i sar., 2006). Tako, povećana modularnost ne prouzrokuje samo konzervativizam u broju vratnih pršljenova, već dovodi i do konzervativizma čitavog stadijuma kao i do determinacije nekih drugih telesnih struktura kao što pluća, oči, uši, broj ekstremiteta (Varela- Lasheras i sar., 2011). Na kasnijim stadijumima, razvije se sve manje interaktivno a sve više modularno, što bi značilo da ukoliko se dese promene na kasnijim stadijumima razvija manja je verovatnoća pojave kongenitalnih anomalija.

Rezultati ove studije pokazuju postojanje potpunih i nepotpunih homeotskih transformacija na granici vratnog u trupni region kao i na granici trupnog u sakralni region. Nepotpune homeotske transformacije koje su uslovljene mutacijom u *Hox* genima ili genima uzvodno od njih, dovode do pojave tranzicionih pršljenova (Jeannotte i sar., 1993; Rancourt i sar., 1995; Ikeya i Takada, 2001). Što se tiče potpunih homeotskih transformacija, smatra se da je potrebno da dođe do mutacija u većem broju *Hox* gena (Varela- Lasheras i sar., 2011) zato što je identitet pršljenova pod kontrolom većeg broja gena (Kessel i Gruss, 1991; Deschamps i Van Nes, 2005).

Kao što je ranije istaknuto, kod repatih vodozemaca je prisutna konzervativnost u broju vratnih i sakralnih pršljenova (po jedan pršljen u svakom regionu). Tačan uzrok ograničenja broja vratnih i sakralnih pršljenova kod repatih vodozemaca još uvek nije poznat. Jedan od mogućih pristupa koji bi mogao da pruži informacije o mehanizmima

koji dovode do konzervativnosti u vratnom i sakralnom region je praćenje preživljavanja jedinki kod kojih su zabeležene promene u broju pršljenova u vratnom a posebno u sakralnom regionu. Literaturni podaci ukazuju da je nepotpuna homeotska transformacija sakralnog pršljena relativno česta kod repatih vodozemaca, čak i do 10% kod različitih grupa: 4,5% kod vrste *Batrachoseps attenuates* (Jockush, 1997), 5,7% kod vrste *Rhyacotriton olympicus* (Worthington i Wake, 1971), zatim 6% kod vrste *Plethodon cinereus* (Highton, 1960), 9% kod mrmoljaka roda *Lissotriton* i *Ichthyosaura* (Arntzen i sar., 2015) i između 1,9% i 9% kod mrmoljaka roda *Triturus* (rezulati ove teze, publikovani u Slijepčević i sar., 2015). Kod velikih mrmoljaka se pretpostavljalo da je učestalost nepotpunih homeotskih transformacija trupnog u sakralni pršljen korelisana sa opsegom variranja broja trupnih pršljenova kao što je slučaj kod sisara (Ten Broek i sar., 2012), međutim rezultati ove studije su ipak pokazali da takva korelacija nije prisutna. Određeni problemi koji se javljaju u vezi sa asimetričnim sakralnim pršljenom su vezani za inserciju mišića, krvne sudove i inervaciju, kao i biomehantičke probleme tokom lokomocije. Kod repatih vodozemaca, selekcionni pritisak vezan za specifične biomehantičke zahteve je različit kod potpuno akvatičnih larvi kao i kod metamorfoziranih jedinki koje provode veći deo života na kopnu. Osim toga, selekcionni pritisak može da varira u zavisnosti od trajanja akvatične i terestrične faze.

Detaljne morfološke i funkcionalne studije lokomocije kod larvi i metamorfoziranih jedinki mogu razjasniti funkcionalni značaj variranja aksijalnog skeleta kod mrmoljaka roda *Triturus*. Takođe, određena ograničenja vezana za asimetrični sakralni pršljen mogu biti u vezi za smanjenim fekunditetom kod ženki kod kojih je zabeležen takav tranzicionni pršljen. Naime, ženke mrmoljaka polažu oplođena jaja tako što ih zadnjim ekstremitetima uvijaju i lepe na submerznu vegetaciju i na taj način ih štite od predatora i štetnog UV zračenja. Zbog toga se pretpostavlja da ženke sa asimetričnim sakralnim pršljenom mogu imati određena ograničenja vezana za pokrete zadnjih ekstremiteta prilikom složenih pokreta tokom polaganja jaja. Međutim, ovu pretpostavku je takođe, neophodno empirijski ispitati i potvrditi.

Treba naglasiti da su u ovu doktorsku disertaciju uključeni samo tranzicionni pršljenovi sa kompletnom morfološkom transformacijom jedne strane pršljena koji su mogli lako da se identifikuju posebno na rendgenskim snimcima. Inicijalna mutacija u



odgovarajućim *Hox* genima može dovesti do čitave serije tranzicionih kičmenih pršljenova sa različitim stepenom transformacije. Može se očekivati da bi rezultati bili drugačiji ukoliko bi se uključile sve nepotpune homeotske transformacije i promene u broju trupnih pršljenova kod mrmoljaka. Međutim, zbog velike varijabilnosti u veličini i obliku rebara i samih kičmenih pršljenova, kako unutar samih jedinki tako i ukviru vrsta, uključivanje svih tipova tranzicionih pršljenova u ove analize je bilo praktično nemoguće.

### 5.2.2. Hibridizacija i homeotske transformacije

Rezultati ove studije pokazali su da hibridizacija značajno povećava varijabilnost u broju trupnih pršljenova u zonama kontakta dve ili više vrsta ali ne utiče na promene učestalosti tranzicionih pršljenova tj. homeotskih transformacija. Ukrštanjem jedinki *T. cristatus* sa 15 trupnih pršljenova kao modalnim brojem (opseg variranja broja trupnih pršljenova je 13–16) i jedinki *T. marmoratus* sa 12 trupnih pršljenova (opseg variranja broja trupnih pršljenova je 12–13) nastaju hibridne jedinke koje najčešće imaju 13 trupnih pršljenova tj. intermedijarnim broj trupnih pršljenova u odnosu na roditeljske vrste. Na osnovu opsega variranja broja trupnih pršljenova, moguće je uočiti da je 13 trupnih pršljenova jedini broj koji je zajednički za obe vrste tj. 13 trupnih pršljenova je najveći broj koji je zabeležen kod mramornog mrmoljka (*T. marmoratus*) a najmanji kod običnog velikog mrmoljka (*T. cristatus*). Kod *T. cristatus* × *T. marmoratus* potomaka postoji veliki stepen smrtnosti. Među preživelim potomcima (F1 hibridi), skoro svi (~90%) imaju *T. cristatus* mtDNK, odnosno potomci su *T. cristatus* majki, dok su potomci *T. marmoratus* majki retki. F1 hibridi sa *T. marmoratus* mtDNK su isključivo muškog pola usled visoke stope smrtnosti ženskih embriona (Arntzen i sar., 2009). Odsustvo ženki kod F1 hibridne klase se može objasniti nekompatibilnošću između X hromozoma jedinki *T. cristatus* i citoplazme jedinki *T. marmoratus*. Pored varijabilnosti u broju trupnih pršljenova, kod hibridnih jedinki zabeležen je i povećan procenat razvojnih anomalija, posebno anomalija prstiju. Kod hibridnih jedinki je procenat anomalija veći (16.9%) u odnosu na roditeljske vrste (5.4%) (Vallée, 1959; Arntzen i Wallis, 1991). Na osnovu rezultata ove studije, može se uočiti da je kod hibridnih *T. cristatus* × *T. marmoratus* jedinki zabeležen veći procenat (7.4%) tranzicionih pršljenova na granici trupnog i sakralnog regiona u odnosu na

roditeljske vrste (4.9% kod *T. cristatus* i 6.9% kod *T. marmoratus*). Povećan procenat anomalija kod hibridnih jedinki mogao bi da ukazuje na uticaj hibridizacije na narušavanje koadaptiranih kompleksa gena i stabilnost razvića.

Znatno veća učestalost promena u aksijalnoj formuli je zabeležena kod marginalnih populacija balkanskog velikog mrmoljka (*T. ivanbureschi*) i podunavskog velikog mrmoljka (*T. dobrogicus*) u odnosu na druge ispitivane vrste, što može biti rezultat hibridizacije u zoni kontakta između vrsta *T. cristatus* i *T. dobrogicus* (Mikuliček i sar., 2012), zatim između vrsta *T. carnifex* i *T. dobrogicus* (Wallis i Arntzen, 1989) kao i između vrsta *T. ivanbureschi* i *T. macedonicus* (Wallis i Arntzen, 1989; Arntzen i Wallis, 1999; Arntzen i sar., 2014).

### 5.3. Promene u broju, veličini i obliku trupnih pršljenova

Kod vrsta roda *Triturus*, elongacija tela je mnogo češća nego skraćivanje tela. Elongacija tela kod mrmoljaka je rezultat povećanja broja trupnih pršljenova ali ne i njihove dužine (Govedarica i sar., 2017). Međutim, kod jedne vrste repatog vodozemca, *Pseudoeurycea lineola*, do elongacije tela dolazi samo usled izduživanja kičmenih pršljenova bez promene njihovog broja (Wake, 1991; Parra-Olea i Wake, 2001). Na osnovu ovoga, može se zaključiti da se elongacija tela kod repatih vodozemaca postiže na više načina.

Rezultati ove studije ukazuju da je elongacija kod velikih mrmoljaka praćena i promenama u obliku pršljenova. Kod velikih mrmoljaka dolazi i do evolucionih promena u veličini trupnih pršljenova. Kod jedinki podunavskog velikog mrmoljka (*T. dobrogicus*), trupni pršljenovi su manji u odnosu na trupne pršljenove drugih analiziranih vrsta roda *Triturus*. Vrsta *Triturus dobrogicus* se jasno odvaja od drugih vrsta i u svim do sada istraživanim fenotipskim karakteristikama: veličini i obliku tela (Vukov i sar., 2011), u obliku i ontogenetskim putanjama promena oblika lobanje (Ivanović i sar., 2007, 2008a), u skeletu ekstremiteta (Tomašević-Kolarov i sar., 2011) uključujući i broj kičmenih pršljenova (rezultati ove studije, publikovani u Slijepčević i sar., 2015).

Postojanje filogenetskog signala je često i obično se očekuje kod morfoloških osobina, posebno kod onih vezanih za veličinu (Freckleton i sar., 2002; Blomberg i sar.,

2003). Međutim, u ovoj studiji nije utvrđeno postojanje filogenetskog signala kada je u pitanju veličina prvog odnosno drugog trupnog pršljena. Filogenetski signal postoji samo za broj i oblik trupnih pršljenova, odnosno, filogenetski srodnije vrste su međusobno sličnije u broju i obliku kičmenih pršljenova, ali ne i u njihovoj veličini. Takođe, filogenetski signal može ukazivati na postojanje istih ili sličnih adaptacija kod srodnih vrsta i konzervativnost ekoloških niša. U slučaju velikih mrmoljaka, adaptacije bi se odnosile na sredine (akvatičnu\terestričnu) koje naseljavaju odnosno na vreme provedeno u nekoj od pomenutih sredina. Povezanost između evolucionih procesa i procene filogenetskog signala je kompleksna i ne može se direktno interpretirati (Revell i sar., 2008). Stoga, odsustvo filogenetskog signala u veličini pršljena i njegovo prisustvo u obliku pršljena ukazuje na to da ove dve osobine evoluiraju nezavisno (Urošević i sar., 2016).

U ovoj studiji je pokazano da najveći deo intraspecijske varijabilnosti u obliku kičmenih pršljenova čine alometrijske promena oblika (Slika 17 i 18). Unutar vrsta, alometrijska komponenta varijabilnosti oblika je u vezi sa elongacijom i dorzo-ventralnom kompresijom trupnih pršljenova. U ovoj studiji je utvrđeno da je statička alometrija značajna i da doprinosi morfološkoj varijabilnosti unutar vrsta, dok nije utvrđeno prisustvo statistički značajne evolucione alometrije. Odsustvo evolucione alometrije može biti povezano sa odsustvom filogenetskog signala u veličini pršljenova, nedeterminisanim rastom kod vodozemaca kao i sa velikom varijabilnošću u veličini tela (Arntzen, 2000). Nakon urađene korekcije za statičku alometriju, generalni obrazac interspecijske varijabilnosti u obliku se nije promenio, ukazujući na to da promene oblika kičmenih pršljenova nezavisne od promena u veličine najviše doprinose evolucionoj diverzifikaciji među analiziranim vrstama.

U okviru roda *Triturus*, evolucione promene broja kičmenih pršljenova su povezane sa promenama oblika pršljenova i najverovatnije su rezultat delovanja prirodne selekcije za izdužen oblik tela. Vrste *T. cristatus* i *T. dobrogicus* koje provode najviše vremena u vodenoj sredini imaju najizduženije telo od svih vrsta roda *Triturus* (Arntzen, 2003; Wielstra i Arntzen, 2011). Pretpostavlja se da je pomenuta korelacija između oblika tela i vremena provedenog u vodenoj sredini u vezi sa optimalnim lokomotornim sposobnostima koje su prisutne u terestričnoj naspram akvatične sredine. Kao što je ranije istaknuto, vrste koje provode više vremena u vodenoj sredini imaju

izduženije telo koje je rezultat većeg broja gracilnijih trupnih pršljenova. Kod ovih vrsta, voda preuzima veći deo težine tela a kretanje se ostvaruje bočnim savijanjem tela i propulzijom repa pri čemu su ekstremiteti pored tela i na taj način dolazi do smanjenja hidrodinamičkog otpora vodene sredine. Međutim, vrste koje provode manje vremena u vodenoj sredini imaju zdepastije telo sa manjim brojem robusnijih pršljenova za koje se inseriraju dobro razvijeni mišići grudnog pojasa i prednjih ekstremiteta, koji nose najveći deo težine tela u terestičnoj sredini. Kod ovih vrsta, kod kojih ekstremiteti preuzimaju težinu tela, kretanje se ostvaruje sinhronizovanim pomeranjem dijagonalnih parova ekstremiteta. Veza između broja i oblika pršljenova sa veličinom i oblikom tela kao i sa lokomotornim performansama može biti jedan od pravaca istraživanja u okviru monofiletskih grupa koje se odlikuju velikim brojem vrsta kod kojih je prisutna varijabilnost u obliku tela.

### 5.3.1. Oblik pršljenova u identifikaciji vrsta

Deskripcija oblika kičmenih pršljenova data je u brojnim morfološkim studijama (Mivart, 1870; Wiedersheim, 1875; Hilton, 1948; Teege, 1957; Gonzalez i sar., 1986; Haller-Probst i Schleich, 1994) kao i u paleontološkim studijama gde se oblik kičmenih pršljenova koristi kao dijagnostički karakter (Averianov i Tjutkova, 1995; Ratnikov, 2002; Venczel, 1999).

Fosilni ostaci pršljenova različitih vrsta roda *Triturus* su dijagnostikovani na osnovu oblika neuralnih lukova. Kod krestastih mrmoljaka, neuralni luk je nizak za razliku od mramornih mrmoljaka kod kojih je neuralni luk znatno viši (Estes i Darevsky, 1977; Estes, 1981; Hodrova, 1984; Augé i Rage, 1995; Rage i Bailon, 2005). Rezultati ove studije su pokazali da je moguća veoma pouzdana determinacija vrsta roda *Triturus* na osnovu oblika trupnog pršljena. Primenom kompjuterizovane mikrotomografije i 3D geometrijske morfometrije fosilni ostaci trupnih pršljenova mogli bi se sa sigurnošću identifikovati do nivoa vrste.

U ovoj doktorskoj disertaciji sagledana je morfološka varijabilnost na više nivoa: 1) ontogenetskom - tokom razvića, 2) statičkom - unutar vrsta, uključujući vrste i učestalost homeotskih transformacija i 3) evolucionom - između vrsta. Sagledavanje morfološke varijabilnosti na više nivoa omogućio je procenu faktora i mehanizma koji

stoje u osnovi evolucionih promena osovinskog skeleta, posebno u broju i obliku kičmenih pršljenova, pre svega, u kojoj su meri evolucione promene u veličini tela i veličini kičmenih pršljenova uslovile promene u njihovom obliku.

## 6. ZAKLJUČCI

- ✓ Postembrionsko razviće kičmenice kod vrsta roda *Triturus* je konzervativno, posebno u ranim fazama razvića kada dolazi do formiranja i osifikacije pršljenova. Rezultati ove studije pokazuju postojanje tri tipa osifikacije kičmenih pršljenova kod velikih mrmoljaka: 1) perihordalni tip osifikacije, 2) perihondrijalni tip osifikacije i 3) endohondralni tip osifikacije. Tokom razvića kičmenih pršljenova, zabeleženo je i formiranje inter- i intravertebralne (notohordine) hrskavice. Formiranje notohordine hrskavice nije uobičajeno u razviću kičmenice kod svih grupa Tetrapoda. Međutim, njeno prisustvo tokom razvića kičmenih pršljenova zabeleženo je i kod nekoliko vrsta repatih vodozemaca (*Ambystoma opacum*, *Eurycea bislineata* i *Lissotriton vulgaris*) ukazujući na sličan obrazac razvića kičmenih pršljenova kod svih do sada analiziranih vrsta.
- ✓ Kod mrmoljaka roda *Triturus* zabeležena je intra- i interspecijska varijabilnost u broju trupnih pršljenova. Kod vrsta koje se odlikuju većim modalnim brojem trupnih pršljenova prisutna je i veća varijabilnost u broju trupnih pršljenova. Kod mramornih mrmoljaka, varijabilnost u broju trupnih pršljenova je ograničena na jedan dodatni trupni pršljen, dok kod krestastih mrmoljaka ta varijabilnost ide i do četiri trupna pršljena. Odsustvo korelacije između učestalosti tranzicionih sakralnih pršljenova ( $S_{tr}$ ) i varijabilnosti u broju pršljenova ( $T_{var}$ ,  $T_{range}$ ) može biti rezultat razvojnih mehanizama koji favorizuju kompletan broj presakralnih pršljenova odnosno odsustva jake selekcije protiv tranzicionih pršljena kod ove grupe repatih vodozemaca. Kod hibridnih jedinki učestalost nepotpunih homeotskih transformacija se statistički značajno ne razlikuje u odnosu na roditeljske vrste, iako se očekivalo da će kod hibridnih jedinki, učestalost nepotpunih homeotskih transformacija biti značajno povećana usled narušavanja stabilnosti razvića kod hibridnih jedinki. Povećana varijabilnost u broju trupnih pršljenova je uočena u marginalnim populacijama samo kod balkanskog velikog mrmoljka (*T. ivanbureschi*) i podunavskog velikog mrmoljka (*T. dobrogicus*) što se može objasniti prisutnom hibridizacijom u zoni kontakta vrsta *T. cristatus* sa *T. dobrogicus* kao i vrsta *T. ivanbureschi* sa *T. macedonicus*.

- ✓ Rezultati ove doktorske disertacije pokazali su da se vrste roda *Triturus* značajno razlikuju u veličini i obliku trupnih pršljenova. Rekonstrukcija promene oblika na osnovu pretpostavljene filogenije dobijene na osnovu molekularnih podataka, pokazala je divergenciju između dve osnovne linije - mramornih i krestastih mrmoljaka. Evolucija oblika kičmenih pršljenova kod velikih mrmoljaka je povezana sa elongacijom tela, odnosno sa povećanjem broja kičmenih pršljenova ali ne i sa promenom u veličini pršljena. Tako vrste sa izduženijim telom *Triturus cristatus* i *T. dobrogicus*, koje provode više vremena u vodenoj sredini, imaju gracilnije kičmene pršljenove u odnosu na vrste koje se odlikuje zdepastijim telom i kod kojih su kičmeni pršljenovi robusniji.
- ✓ Većina rezultata ove doktorske disertacije ukazuje na to da su promene u kičmenici kod vrsta roda *Triturus* direktno povezane sa ekološkim preferencama ovih vrsta, odnosno njihovom akvatičnošću. Razlike u broju i obliku kičmenih pršljenova između vrsta su direktno povezane i sa elongacijom tela koja je u okviru roda *Triturus* mnogo češća nego skraćivanje tela. Favorizovanje kompletnog broja trupnih pršljenova, odnosno postojanje selekcije protiv nepotpune homeotske transformacije sakralnog pršljena može biti povezano sa određenim lokomotornim i funkcijskim ograničenjima. Detaljnije empirijske studije vezane za lokomotorne performanse i funkcijska ograničenja mogu dati direktnu potvrdu ovih pretpostavki.

## 7. LITERATURA

- Anderson, P.K. 1960. Ecology and evolution in island populations of salamanders in the San Francisco Bay region. *Ecological Monographs* 30, 359–385.
- Arratia, G., Schultze, H.P., Casciotta, J. 2001. Vertebral column and associated elements in dipnoans and comparison with other fishes: development and homology. *Journal of Morphology* 250, 101–172.
- Arnold, S.J., Bennett, A.F. 1988. Behavioural variation in natural populations. V. Morphological correlates of locomotion in the garter snake *Tamnophis radix*. *Biological Journal of the Linnean Society* 34, 175–190.
- Arntzen, J.W., Sparreboom, M. 1989. A phylogeny of the Old World newts, genus *Triturus*: biochemical and behavioural data. *Journal of Zoology* 219, 645–664.
- Arntzen, J.W., Hedlund, L. 1990. Fecundity of the newts *Triturus cristatus*, *T. marmoratus* and their natural hybrids in relation to species coexistence. *Holarctic Ecology* 13, 325–332.
- Arntzen, J.W., Wallis, G.P. 1991. Restricted gene flow in a moving hybrid zone of the newts *Triturus cristatus* and *T. marmoratus* in western France. *Evolution* 45, 805–826.
- Arntzen, J.W., Wallis, G.P. 1999. Geographic variation and taxonomy of crested newts (*Triturus cristatus* superspecies): morphological and mitochondrial DNA data. *Contribution to Zoology* 68, 181–203.
- Arntzen, J.W. 2000. A growth curve for the newt *Triturus cristatus*. *Journal of Herpetology* 34, 227–232.
- Arntzen, J.W. 2003. *Triturus cristatus* Superspecies–Kammolch-Artenkreis (*Triturus cristatus* (Laurenti, 1768)–Nördlicher Kammolch, *Triturus carnifex* (Laurenti, 1768)–Italienischer Kammolch, *Triturus dobrogicus* (Kiritzescu, 1903)–Donau Kammolch, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870)–Südlicher Kammolch). In: K. Grossenbacher and B. Thiesmeier (Eds.), *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas–Band 4/IIA: Schwanzlurche (Urodela) IIA*. AULA-Verlag, Wiebelsheim, pp. 421-514.



- Arntzen, J.W., Espregueira, G., Wielstra, B. 2007. The phylogeny of crested newts (*Triturus cristatus* superspecies): nuclear and mitochondrial genetic characters suggest a hard polytomy, in line with the paleogeography of the centre of origin. *Contribution to Zoology* 76, 261–278.
- Arntzen, J.W., Jehle, R., Bardakci, F., Burke, T., Wallis, G.P. 2009. Asymmetric viability of reciprocal-cross hybrids between crested and marbled newts (*Triturus cristatus* and *T. marmoratus*). *Evolution* 63, 1191–202.
- Arntzen, J.W., Wielstra, B., Wallis, G.P. 2014. The modality of nine *Triturus* newt hybrid zones assessed with nuclear, mitochondrial and morphological data. *Biological Journal of the Linnean Society* 113, 604–622.
- Arntzen, J.W., Beukema, W., Galis, F., Ivanović, A. 2015. Vertebral number is highly evolvable in salamanders and newts (family Salamandridae) and variably associated with climatic parameters. *Contribution to Zoology* 84, 85–113.
- Augé, M., Rage, J.C. 1995. Le garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés. 2. *Amphibiens et Squamates* 236, 11–32.
- Aulehla, A., Pourguié, O. 2010. Signaling gradients during paraxial mesoderm development. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* 2, a000869.
- Averianov, A.O., Tjutkova, K.A. 1995. *Ranodon* cf. *sibiricus* (Amphibia, Caudata) from the Upper Pliocene of Southern Kazakhstan: the first fossil record of the family Hynobiidae. *Paläontologische Zeitschrift* 69, 257–264.
- Barlow, G.W. 1961. Causes and significance of morphological variation in fishes. *Systematic Zoology* 10, 105–11.
- Bateson, W. 1894. *Materials for the study of variation*. MacMillan, London.
- Blomberg, S.P., Garland, T. Jr., Ives, A.R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57, 717–745.
- Bolkay, S.J. 1928. Die Schädel der Salamandrinen, mit besonderer Berücksichtigung auf ihre systematische Bedeutung. *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte* 86, 256–319.
- Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bookstein, F.L. 1996. Combining the tools of geometric morphometrics. In: Marcus,

- L.F., Corti, M., Loy, A., Nayulor, G.J.P., Slice, D.E. (Eds.), *Advances in Morphometrics*. New York: Plenum Press, pp. 131–151.
- Burke, C.A., Nelson, E.C., Morgan, A.B., Tabian, C. 1995. Hox genes and evolution of vertebrate axial morphology. *Development* 121, 333–346.
- Calder, W.A. 1984. *Size, function, and life history*. Harvard University Press, Cambridge.
- Capecchi, M.R. 1996. Function of homeobox genes in skeletal development. *Annals of the New York Academy of Science* 785, 34–37.
- Carson, F.L., Hladik, C., 2015. *Histotechnology: A Self-Instructional Text, fourth ed.* American Society for Clinical Pathology, Chicago.
- Chal, J., Pourquie, O. 2009. Patterning and differentiation of the vertebrate spine. In: O. Pourquie (Eds.). *The Skeletal System*. Cold Spring Harbor Laboratory Press pp. 41–116.
- Cheverud, J.M., Dow, M.M. 1985. An autocorrelation analysis of genetic variation due to lineal fission in social groups of rhesus macaques. *American Journal of Physical Anthropology* 67, 131–121.
- Christ, B., Jacob, H.J., Jacob, M. 1979. Über Gestaltungsfunktionen der Somiten bei der Entwicklung der Körperwand von Hühnerembryonen. *Verhandlungen Der Anatomischen Gesellschaft* 73, 509–518.
- Cinquin, O. 2007. Understanding the somitogenesis clock: what's missing? *Mechanisms of Development* 124, 501–517.
- Cock, A.G. 1966. Genetical aspects of metrical growth and form in animals. *Quarterly Review of Biology* 41, 131–190.
- Cohn, M. J., Tickle, C. 1999. Developmental basis of limblessness and axial patterning in snakes. *Nature* 399, 474–479.
- Cooke, J., Zeeman, E.C. 1976. A clock and wavefront model for control of the number of repeated structures during animal morphogenesis. *Journal of Theoretical Biology* 58, 455–476.
- Coutinho, P., Parsons, M. J., Thomas, K. A., Hirst, E. M., Saude, L., Campos, I., Williams, P. H., Stemple, D. L. 2004. Differential requirements for COPI transport during vertebrate early development. *Developmental Cell* 7, 547–558.

- Crnobrnja- Isailović, J., Džukić, G., Krstić, N., Kalezić, M.L. 1997. Evolutionary and paleogeographical effects on the distribution of the *Triturus cristatus* superspecies in the central Balkans. *Amphibia-Reptilia* 18, 321–332.
- Cvijanović, M., Ivanović, A., Tomašević Kolarov, N., Džukić, G., Kalezić, M.L. 2009. Early ontogeny shows the same interspecific variation as natural history parameters in the crested newt (*Triturus cristatus* superspecies) (Caudata, Salamandridae). *Contribution to Zoology* 78, 43–50.
- Czaja, A. 1980. Studies on the variability of the oral apparatus of tadpoles of *Bombina bombina*, *Bombina variegata* and their natural hybrid populations. M. S. thesis, Jagiellonian University, Cracow, Poland.
- Dannevig, A. 1932. Is the number of vertebrae in the cod influenced by light or high temperature during early stages? *Journal du Conseil* 7, 60–62.
- De Angelis, M.H., McIntyre II, J., Gossler, A. 1997. Maintenance of somite borders in mice requires the Delta homologue Dll1. *Nature* 386, 717–721.
- Deschamps, J., van Nes, J. 2005. Developmental regulation of Hox genes during axial morphogenesis in the mouse. *Development* 132, 2931–2942.
- Devillers, C. 1954. Structure et evolution de la colonne vertegbrale. *Traité de Zoologie* 12, 605–672.
- Dietz, U.H., Ziegelmeier, G., Bittner, K., Bruckner, P., Balling, R. 1999. Spatio-temporal distribution of chondromodulin-I mRNA in the chicken embryo: expression during cartilage development and formation of the heart and eye. *Developmental Dynamics* 216, 233–243.
- Dingerkus, G., Uhler, L.D. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology* 52, 229–232.
- Drury, R. A. B., Wallington, E. A. 1967. *Carleton's histological technique*. Oxford University Press, New York, Toronto.
- Dryden, I.L., Mardia, K.V. 1998. *Statistical Shape Analysis*. Wiley, New York.
- Dunne, T.T., Stone, M. 1993. Datedating the Moore–Penrose generalized inverse for crossvalidation of centred least squares prediction. *Journal of the Royal Statistical Society Series. B* 55, 369–375.
- Džukić, G., Vukov, T.D., Kalezić M.L. 2016. Fauna repatih vodozemaca Srbije. SANU. Beograd

- Estes, R., Darevsky, I. 1977. Fossil amphibians from the Miocene of the North Caucasus, USSR. *Journal of The Palaeontological Society of India* 20, 164–169.
- Estes, R. 1981. *Gymnophiona, Caudata. Encyclopedia of Paleoherpétology*. Gustav Fisher Verlag, New York.
- Ewan, K.B.R., Everett, A.W. 1992. Evidence for resegmentation in the formation of the vertebral column using the novel approach of retroviral-mediated gene transfer. *Experimental Cell Research* 198, 315–320.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125, 1–15.
- Figueirido, B., Serrano-Alarcón, F.J., Slater, G.J. Palmqvist, P. 2010. Shape at the cross-roads: homoplasy and history in the evolution of the carnivoran skull towards herbivory. *Journal of Evolutionary Biology* 23, 2579–2594.
- Fleming, A., Kishida, M.G., Kimmel, C.B., Keynes, R.J. 2015. Building the backbone: the development and evolution of vertebral patterning. *Development* 142, 1733–1744.
- Fowler, J.A. 1970. Control of vertebral number in teleosts-an embryological problem. *The Quarterly Review of Biology* 45, 148–167.
- Freckleton, R.P., Harvey, P.H., Pagel, M. 2002. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist* 160, 712–726.
- Furtula, M., Ivanović, A., Džukić, G., Kalezić, M.L. 2008. Egg size variation in crested newts from the western Balkans (Caudata, Salamandridae, *Triturus cristatus* superspecies). *Zoological Studies* 47, 585–590.
- Gadow, H., Abbott, E.C. 1895. On the evolution of the vertebral column of fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 186, 163–221.
- Gadow, H. 1896. On the evolution of the vertebral column of amphibian and amniota. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 187, 1–57.
- Galis, F. 1999. Why do almost all mammals have seven cervical vertebrae? Developmental constraints, Hox genes, and cancer. *Journal of Experimental Zoology* 285, 19–26.
- Galis, F., Metz, J.A.J. 2003. Anti-cancer selection as a source of developmental and evolutionary constraints. *Bioessays* 25, 1035–1039.

- Galis, F., Van Dooren, T.J., Feuth, J.D., Metz, J.A., Witkam, A., Ruinard, S., Steigenga, M.J., Wijnaendts, L.C. 2006. Extreme selection in humans against homeotic transformations of cervical vertebrae. *Evolution* 60, 2643–2654.
- Galis, F., Carrier, D.R., Alphen, J., Van derMije, S.D., Doorn, T.V., Metz, J.A.J., Ten Broek, C.M.A. 2014. Fast running restricts evolutionary change of the vertebral column in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111, 11401–11406.
- Gardiner, B.G. 1983. Gnathostome vertebrae and the classification of the Amphibia. *Zoological journal of the Linnean Society* 79, 1–59.
- Garside, E.T. 1959. Developmental rate and vertebral number in salmonids. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 23, 1537–155.
- Gegenbaur, C. 1862. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien*. W. Engelmann, Leipzig.
- Gerecht, A. 1929. Über die Richtung der phyletischen Wanderung der Sakralregion bei *Triton cristatus* und *Triton taeniatus*. *Bulletin de la Société de biologie de Lettonie* 1, 9–19.
- Gilbert, S.F. 2003. *Developmental biology*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Glücksohn, S. 1932. Äußere Entwicklung der Extremitäten und Stadieneinteilung der Larvenperiode von *Triton taeniatus* leyd. und *Triton cristatus* laur. *Development Genes and Evolution* 125, 341–405.
- Gomez, C., Özbudak, E.M., Wunderlich, J., Baumann, D., Lewis, J., Pourquié, O. 2008. Control of segment number in vertebrate embryos. *Nature* 454, 335–339.
- Gonzalez, J.E., Arano B., Sanchiz, B. 1986. Anatomical variation in *Triturus* (Salamandridae). In: Roček Z. (Eds.), *Studies in Herpetology* 285–288.
- Goodrich, E.S. 1930. *Studies on the structure and development of Vertebrates*. Macmillan, London.
- Gould, S.J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews* 41, 587–640.
- Govedarica, P., Cvijanović, M., Slijepčević, M., Ivanović, A. 2017. Trunk elongation and ontogenetic changes in the axial skeleton of *Triturus* newts. *Journal of morphology* 278, 1577–1585.

- Grafen, A. 1989. The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 326, 119–157.
- Griffith, H. 1990. Miniaturization and elongation in *Eumeces* (Sauria: Scincidae). *Copeia* 1990, 751–758.
- Grotmol, S., Kryvi, H., Keynes, R., Krossoy, C., Nordvik, K., Totland, G.K. 2006. Stepwise enforcement of the notochord and its intersection with the myoseptum: an evolutionary path leading to development of the vertebra? *Journal of Anatomy* 209, 339–357.
- Gvoždík, L., Van Damme, R. 2006. *Triturus* newts defy the running–swimming dilemma. *Evolution* 60, 2110–2121.
- Hall, B.K. 2005. *Bones and Cartilage: Developmental and evolutionary skeletal biology*. Elsevier Academic Press, San Diego, California.
- Haller-Probst, M., Schleich, H.H. 1994. Vergleichende osteologische Untersuchungen an einigen Urodelen Eurasiens (Amphibia: Urodela, Salamandridae, Proteidae). In: Schleich H. H. (Ed.), *Amphibien und Reptilien aus dem Känozoikum Eurasiens*. Curier Forsch.-Inst. Senckenberg. Frankfurt , pp. 23–77.
- Hansen, T.F., Orzack, S.H. 2005. Assessing current adaptation and phylogenetic inertia as explanations of trait evolution: the need for controlled comparisons. *Evolution* 59, 2063–2072.
- Harrison, R.G. 1993. *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford University Press, Demand.
- Harvey, P.H., Pagel, M.D. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford Univeristy Press, New York.
- Herrero, P. 1991. Polytypic chromosomal variation in *Triturus boscai* (Urodela: Salamandridae). *Genetics, selection, evolution* 23, 263–272.
- Hewitt, G.M. 1988. Hybrid zones – natural laboratories for evolutionary studies. *Trends in Ecology and Evolution* 3, 158–167.
- Highton, R. 1960. Heritability of geographic variation in trunk segmentation in the Red-Backed Salamander, *Plethodon cinereus*. *Evolution* 14, 351–360.
- Hilton, W.A. 1948. The vertebrae of Salamanders. *Journal of Entomology and Zoology Studies* 40, 47–65.

- Hodrova, M. 1984. Salamandridae of the Upper Pliocene Ivanovce locality (Czechoslovakia). *Acta Universitatis Carololinae Geologica* 4, 331–352.
- Hörstadius, S. 1944. Über die folge von chordaextripation an spaten gastrulae und neurulae von *Ambystoma punctatum*. *Acta Zoologica Stockholmn* 25, 75–88.
- Hubaud, A., Pourquié, O. 2014. Signalling dynamics in vertebrate segmentation. *Nature Reviews Molecular Cell Biology* 15, 709–721.
- Huxley, J.S. 1932. *Problems of relative growth*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Ikeya, M., Takada, S. 2001. Wnt-3a is required for somite specification along the anteroposterior axis of the mouse embryo and for regulation of *cdx-1* expression. *Mechanisms of Development* 103, 27–33.
- Ivanović, A., Vukov, T., Tomšević, N., Džukić, G., Kalezić, M.L. 2007. Ontogeny of skull size and shape changes within framework of biphasic lifestyle: A case study in six *Triturus* species (Amphibia, Salamandridae). *Zoomorphology* 126, 173–183.
- Ivanović, A., Tomašević, N., Džukić, G., Kalezić, M.L. 2008a. Evolutionary diversification of the limb skeleton in crested newts (*Triturus cristatus* superspecies, Caudata, Salamandridae). *Annales Zoologici Fennici* 45, 527–535.
- Ivanović A., Sotiropoulos, K., Vukov, T.D., Eleftherakos, K., Džukić, G., Polymeni, R., Kalezić, M.L. 2008b. Cranial shape variation and molecular phylogenetic structure of crested newts (*Triturus cristatus* superspecies: Caudata, Salamandridae) in the Balkans. *Biological Journal of Linnean Society* 95, 348–360.
- Ivanović, A., Cvijanović, M., Kalezić, M.L. 2011. Ontogeny of body size and shape and metamorphosis: insights from the crested newts. *Journal of Zoology* 283, 153–161.
- Ivanović, A., Kalezić, M. 2013. *Evoluciona morfologija: teorijske postavke i geometrijska morfometrija*. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu.
- Ivanović A., Arntzen, J.W. 2014. The evolution of skull and body shape in *Triturus* newts reconstructed from 3D morphometric data and phylogeny. *Biological Journal of Linnean Society* 113, 243–255.

- Jeannotte, L., Lemieux, M., Charron, J., Poirier, F., Robertson, E.J. 1993. Specification of axial identity in the mouse: role of the Hoxa-5 (Hox1. 3) gene. *Genes & Development* 7, 2085–2096.
- Jockusch, E.L. 1997. Geographic variation and phenotypic plasticity of number of trunk vertebrae in slender salamanders, *Batrachoseps* (Caudata: Plethodontidae). *Evolution* 51, 1966–1982.
- Kalezić, M.L., Džukić, G., Mesaroš, G., Crnobrnja-Isailović, J. 1997. The crested newt (*Triturus cristatus* superspecies) in ex-Yugoslavia: morphological structuring and distribution patterns. *The University Thought* 4, 39–46.
- Kalezić, M. 2001. *Osnovi morfologije kičmenjaka*. Zavod za udžbenike i nastavna sredstva, Beograd.
- Kardong, K.V. 2012. *Vertebrates. Comparative anatomy, function and evolution*. WCB/McGraw-Hill, New York.
- Kendall, D. 1977. The diffusion of shape. *Advances in Applied probability* 9, 428–430.
- Kessel, M., Gruss, P. 1991. Homeotic transformations of murine vertebrae and concomitant alteration of Hox codes induced by retinoic acid. *Cell* 67, 89–104.
- Keynes, R.J., Stern, C.D. 1988. Mechanisms of vertebrate segmentation. *Development* 103, 413–429.
- Kiernan, J. A. 2003. *Histological and histochemical methods: theory and practice*. Arnold, London.
- Kitchen, I.C. 1949. The effects of notochordectomy in *Ambystoma mexicanum*. *Journal of Experimental Zoology* 112, 393–415.
- Klingenberg, C.P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews* 73, 79–123.
- Klingenberg C.P. 2002. Morphometrics and the role of the phenotype in studies of the evolution of developmental mechanisms. *Gene* 287, 3–10.
- Klingenberg, C.P., Gidaszewski, N.A. 2010. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Systematic Biology* 59, 245–261.
- Klingenberg, C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11, 353–357.



- Klingenberg, C.P., Marugán-Lobón, J. 2013. Evolutionary covariation in geometric morphometric data: analyzing integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context. *Systematic biology* 62, 591–610.
- Knudson, C.B., Knudson, W. 2001. Cartilage proteoglycans. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 12, 69–78.
- Krumlauf, R. 1994. Hox genes in vertebrate development. *Cell* 78, 191–201.
- Lachenbruch, P.A. 1967. An almost unbiased method of obtaining confidence intervals for the probability of misclassification in discriminant analysis. *Biometrics* 23, 639–645.
- Lantz, L.A., Callan, H.G. 1954. Phenotypes and spermatogenesis of interspecific hybrids between *Triturus cristatus* and *T. marmoratus*. *Journal of Genetics* 52, 165–185.
- Lanza, B., Arntzen, J.W., Gentile, E. 2009. Vertebral numbers in the Caudata of the Western Palaearctic (Amphibia). *Atti del Museo Civico di Storia Naturale di Trieste* 54, 3–114.
- Laue, K., Jänicke, M., Plaster, N., Sonntag, C., Hammerschmidt, M. 2008. Restriction of retinoic acid activity by Cyp26b1 is required for proper timing and patterning of osteogenesis during zebrafish development. *Development* 135, 3775–3787.
- Lawson, R. 1966. The development of the centrum of *Hypogeophis rostratus* (Amphibia, Apoda) with specila reference to the notochordal (intravertebral) cartilage. *Journal of Morphology* 118, 137–148.
- Lehmann, F. E. 1935. *Die Entwicklung von Rückenmark, Spinalganglien und Wirbeln in chordalosen Körperregionen von Tritonlarven*. Albert Kundig, Imprimerie, Geneve.
- Lillie, R.D., 1965. *Histopathologic Technic and Practical Histochemistry, third ed.* McGraw-Hill Book Co, New York.
- Linde, M., Palmer, M., Gomez-Zurita, J. 2004. Differential correlates of diet and phylogeny on the shape of the premaxilla and anterior tooth in sparid fishes (Perciformes: Sparidae). *Journal of Evolutionary Biology* 17, 941–952.
- Lindell, L.E. 1994. The evolution of vertebral number and body size in snakes. *Functional Ecology* 8, 708–719.

- Lindsey, C.C. 1975. Pleomerism, the widespread tendency among related fish species for vertebral number to be correlated with maximum body length. *Journal of Fish Research Board Canada* 32, 2453–2469.
- Lwoff, B. 1889. *Vergleichend Anatomische studien uber die Chorda und die Chordascheide*. Bulletin de la Société des naturalists de Moscou, Moscou.
- Lynch, M. 1991. Methods for the analysis of comparative data in evolutionary biology. *Evolution* 45, 1065–1080.
- Macgregor, H.C., Sessions, S.K., Arntzen, J.W. 1990. An integrative analysis of phylogenetic relationship among newts of genus *Triturus* (family Salamandridae), using comparative biochemistry, cytogenetics and reproductive interactions. *Journal of Evolutionary Biology* 3, 329–373.
- Madej, Z. 1965 Variations in the sacral region of the spine in *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761) and *Bombina variegata* (Linnaeus, 1758) (Salientia, Discoglossidae). *Acta Biologica Cracow* 8, 185–197.
- Maddison, W.P. 1991. Squared-change parsimony reconstructions of ancestral states for continuous-valued characters on a phylogenetic tree. *Systematic Zoology* 40, 304–314.
- Mallo, M., Wellik, D.M., Deschamps, J. 2010. Hox *Genes* and Regional Patterning of the Vertebrate Body Plan. *Developmental Biology* 344, 7–15.
- Mancino, G., Matilde, R., Bucci-Innocenti, S. 1978. Experimental hybridization within the genus *Triturus* (Urodela: Salamandridae). I. Spermatogenesis of F1 species hybrids, *Triturus cristatus carnifex* x *T. vulgaris meridiionalis*. *Chromosoma* 73, 207–226.
- Mauger, A. 1962. Organogénèse de la colonne vertébrale et des côtes chez l’Urodèle *Pleurodeles waltl* Michahelles. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 87, 163–187.
- Merks, J.H., Caron, H.N., Hennekam, R.C. 2005. High incidence of malformation syndromes in a series of 1,073 children with cancer. *American Journal of Medical Genetics Part A* 135, 132–143.
- Meyer, J.D. 1748. *Angenehmer und nützlicher Zeit-Vertreib mit Betrachtung curioser Vorstellungen allerhand kriechender, fliegender und schwimmender, auf dem Land und im Wasser sich befindender und nährender Thiere, sowohl nach ihrer*

*Gestalt und äusserlichen Beschaffenheit als auch nach der accuratest davon verfertigten Structur ihrer Scelete oder Bein-Körper \_ nebst einer deutlichen so physicalisch und anatomisch besonders aber osteologisch und mechanischen Beschreibung derselben nach der Natur gezeichnet, gemahlet, in Kupfer gestochen und verlegt von Johann Daniel Meyer, Miniatur-Mahler in Nürnberg. Gedruckt bey Johann Joseph Fleischmann, Nürnberg.*

- Mikuliček, P., Horák, A., Zavadil, V., Kautman, J., Piálek J. 2012. Hybridization between three crested newt species (*Triturus cristatus* superspecies) in the Czech Republic and Slovakia: comparison of nuclear markers and mitochondrial DNA. *Folia Zoologica* 61, 202–218.
- Miles, R.S. 1970. Remarks on the vertebral column and caudal fin of acanthodian fishes. *Lethaia* 3, 343–362.
- Milner, A.R. 2000. Mesozoic and Tertiary Caudata and Albanerpetontidae. In: Heatwole, H., Carroll, R.L. (Eds.), *Amphibian Biology*. Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton, pp. 1412–1444.
- Mivart, G. 1870. On the axial skeleton of the Urodela. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1887, 260–278.
- Monteiro, L.R., Bordin, B., dos Reis, S.F. 2000. Shape distance, shape spaces and the comparison of morphometric methods. *Trends Ecology Evolution* 15, 217–220.
- Mookerjee, H.K. 1930. On the development of the vertebral column in Urodela. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 218, 415–446.
- Mookerjee, S. 1953. An experimental study of the development of the notochordal sheath. *Journal of Embryology and Experimental Morphology* 1, 411–416.
- Nakashima, K., Zhou, X., Kunkel, G., Zhang, Z., Deng, J.M., Behringer, R.R., de Crombrughe, B. 2002. The novel zinc finger-containing transcription factor osterix is required for osteoblast differentiation and bone formation. *Cell* 108, 17–29.
- Narita, Y., Kuratani, S. 2005. Evolution of the vertebral formulae in mammals: a perspective on developmental constraints. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 304, 1–16.

- Nicola, P.A., Monteiro, L.R., Pessôa, L., Von Zuben, F.J., Rohlf, F.J., Furtado, S. 2003. Congruence of hierarchical, localized variation in cranial shape and molecular phylogenetic structure in spiny rats, genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 80, 385–396.
- Nye, H.L.D., Cameron, J.A., Chernov, E.A.G., Stocum, D.L. 2003. Regeneration of the urodele limb: a review. *Developmental Dynamic* 226, 280–294.
- Orska, G., Imiolek, Z. 1962. Preliminary studies on the effect of temperature on the development of meristic characters in the Urodela. *Acta Universitatis Wratislaviensis* 3, 135–155.
- Pagel, M.D. 1997. Inferring evolutionary processes from phylogenies. *Zoologica Scripta* 26, 331–348.
- Pagel, M.D. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401, 887–884.
- Parsons, M.J., Pollard, S.M., Saude, L., Feldman, B., Coutinho, P., Hirst, E.M., Stemple, D.L. 2002. Zebrafish mutants identify an essential role for laminins in notochord formation. *Development* 129, 3137–3146.
- Peabody, R.B., Brodie, E.D. Jr. 1975. Effect of temperature, salinity and photoperiod on the number of trunk vertebrae in *Ambystoma maculatum*. *Copeia* 1975, 741–746.
- Perez-Campo, R., López-Torres, M., Cadenas, S., Rojas, C., Barja, G. 1998. The rate free radical production as a determinant of the rate of aging: evidence from the comparative approach. *Journal of Comparative Physiology B* 168, 149–158.
- Perez, S.I., Klaczko, J., Rocatti, G., dos Reis, S.F. 2011. Patterns of cranial shape diversification during the phylogenetic branching process of New World monkeys (Primates: Platyrrhini). *Journal of Evolutionary Biology* 24, 1826–1835.
- Piekarski, N., Olsson, L. 2014. Resegmentation in the mexican axolotl, *Ambystoma mexicanum*. *Journal of Morphology* 275, 141–152.
- Prasad, S.N., Kashyap, V.A. 1989. *Textbook of Vertebrate Zoology*. New Age International, New Delhi.
- Rage, J.C., Hossini, S. 2000. Les Amphibiens du Miocène moyen de Sansan. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 183, 177–217.

- Rage, J.C., Bailon, S. 2005. Amphibians and squamate reptiles from the late early Miocene (MN 4) of Béon 1 (Montréal-du-Gers, southwestern France). *Geodiversitas* 27, 413–441.
- Rancourt, D.E., Tsuzuki, T., Capecchi, M.R. 1995. Genetic interaction between *hoxb-5* and *hoxb-6* is revealed by nonallelic noncomplementation. *Genes & Development* 9, 108–122.
- Ratnikov, V.Y. 2002. Late Cenozoic amphibians and reptiles of the East-European plain. *Trudy NIIG VGU* 10, 1–138.
- Ratnikov, V.Y., Litvinchuk, S.N. 2007. Comparative morphology of trunk and sacral vertebrae of tailed amphibians of Russia and adjacent countries. *Russian Journal of Herpetology* 14, 177–190.
- Ratnikov, Y.V., Litvinchuk, S.N. 2009. Atlantal vertebrae of tailed amphibians of Russia and adjacent countries. *Russian Journal of Herpetology* 16, 57–68.
- Remak, R. 1855. *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere*. Reimer, Berlin.
- Remane, A. 1936. Die Wirbelsäule und Abkömmlinge. In: L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, W. Lubsch (Eds.), *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. Urgan and Schwarzenberg, Berlin. pp. 1–206.
- Revell, L.J., Harmon, L.J., Collar, D.C. 2008. Phylogenetic signal, evolutionary process, and rate. *Systematic Biology* 57, 591–601.
- Rohlf, F.J. 1990. Morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21, 299–316.
- Rohlf, F.J. 2001. Comparative methods for the analysis of continuous variables: geometric interpretations. *Evolution* 55, 2143–2160.
- Sachdev, S.W., Dietz, U.H., Oshima, Y., Lang, M.R., Knapik, E.W., Hiraki, Y., Shukunami, C. 2001. Sequence analysis of zebrafish chondromodulin-1 and expression profile in the notochord and chondrogenic regions during cartilage morphogenesis. *Mechanisms of Development* 105, 157–162.
- Scaal, M., Wiegrefe, C. 2006. Somite compartments in amniotes. *Anatomy and Embryology* 211, 9–19.
- Schaeffer, B. 1967. Osteichthyan vertebrae. *Zoological journal of the Linnean Society* 47, 185–195.

- Schauinsland, H. 1905. Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. In: *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*. Hertwig (Eds.), Hrsg. von Hertwig, pp. 339–572.
- Schmidt, J. 1919. Racial investigations III. Experiments with *Lebistes reticulatus* (Peters) Ragan. *Carlsberg Laboratory* 14, 1–7.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge University Press, Cambridge.
- Shapiro, F. 1992. Vertebral development of the chick embryo during days 3–29 of incubation. *Journal of Morphology* 213, 317–333.
- Sheehan, D., Hrapchak, B., 1980. *Theory and Practice of Histotechnology, second ed.* Battelle Press, Ohio.
- Shingleton, A.W., Frankino, W.A., Flatt, T., Nijhout, H.F., Emlen, D.J. 2007. Size and shape: the developmental regulation of static allometry in insects. *BioEssays* 29, 536–548.
- Shingleton, A. 2010. Allometry: The Study of Biological Scaling. *Nature Education Knowledge* 3, 2.
- Sive, H.L., Draper, B.W., Harland, R.M., Weintraub, H. 1990. Identification of a retinoic acid-sensitive period during primary axis formation in *Xenopus laevis*. *Genes & Development* 4, 932–942.
- Slijepčević, M., Galis, F., Arntzen J.W., Ivanović, A. 2015. Homeotic transformations and number changes in the vertebral column of *Triturus* newts. *PeerJ* 3, e1397.
- Small, K.M., Potter, S.S. 1993. Homeotic transformations and limb defects in *Hox A11* mutant mice. *Genes & Development* 7, 2318–2328.
- Starck, D. 1979. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Springer Verlag, Berlin.
- Steinfartz, S., Vicario, S., Arntzen, J.W., Caccone, A. 2007. A Bayesian approach on molecules and behavior: reconsidering phylogenetic and evolutionary patterns of the Salamandridae with emphasis on *Triturus* newts. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 308, 139–162.
- Stemple, D.L. 2005. Structure and function of the notochord: an essential organ for chordate development. *Development* 132, 2503–2512.
- Struhl, G. 1981. A homoeotic mutation transforming leg to antenna in *Drosophila*. *Nature* 292, 635–638.

- Stojković, B., Tucić, N. 2012. *Od molekula do organizma: molekularna i fenotipska evolucija*. Službeni glasnik, Beograd.
- Teege, M.J. 1957. Studien zur Entwicklung und Gestalt der Urodelenwirbel. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 160, 95–163.
- Ten Broek, C.M., Bakker, A.J., Varela-Lasheras, I., Bugiani, M., Van Dongen, S., Galis, F. 2012. Evo-Devo of the human vertebral column: on homeotic transformations, pathologies and prenatal selection. *Evolutionary Biology* 39, 456–471.
- Tomašević Kolarov, N. 2013. Heterochrony and limb form variation in crested newts. *Journal of Zoology* 290, 68–79.
- Tuan, R.S., Lynch, M.H. 1983. Effect of experimentally induced calcium deficiency on the developmental expression of collagen types in chick embryonic skeleton. *Developmental Biology* 100, 374–386.
- Urošević, A., Slijepčević, M.D., Arntzen, J.W., Ivanović, A. 2016. Vertebrae shape and body elongation in *Triturus* newts. *Zoology* 119, 439–446.
- Vallée, L. 1959. Recherches sur *Triturus blasii* de l'Isle, hybride naturel de *Triturus cristatus* Laur. x *Triturus marmoratus* Latr. Mém. *Bulletin de la Société zoologique de France* 31, 1–95.
- Van Buskirk, J., Schmidt, B. R. 2000. Predator-induced phenotypic plasticity in larval newts: trade-offs, selection and variation in nature. *Ecology* 81, 3009–3028.
- Van Buskirk, J. 2009. Natural variation in morphology of larval amphibians: phenotypic plasticity in nature? *Ecological monographs* 79, 681–705.
- Varela-Lasheras, I., Bakker, A., Mije, S., Metz, J., Alphen, J., Galis F. 2011. Breaking evolutionary and pleiotropic constraints in mammals: On sloths, manatees and homeotic mutations. *EvoDevo* 2, 11.
- Veith, M. 1992. The fire salamander, *Salamandra salamandra* L. in central Europe: subspecies distribution and intergradation. *Amphibia–Reptilia* 13, 297–313.
- Venczel, M. 1999. Land salamanders of the family Hynobiidae from the Neogene and Quaternary of Europe. *Amphibia–Reptilia* 20, 401–412.
- Vukov, T.D., Ivanović, A., Tomašević, N., Džukić, G., Kalezić, M.L. 2007. Braincase–body size relations in European newts (*Triturus* spp., Salamandridae, Caudata): does size matter? *Annales Zoologici Fennici* 44, 232–239.

- Vukov, T.D., Sotiropoulos, K., Wielstra, B., Džukić, G., Kalezić, M.L. 2011. The evolution of adult body form in the crested newts (*Triturus cristatus* superspecies, Caudata, Salamandridae). *Journal of Zoological Systematics and evolutionary research*, 49, 324–334.
- Wake, D.B. 1966. Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders, family Plethodontidae. *Memoirs of the California Academy of Sciences* 4, 1–111.
- Wake, D., Lawson, R. 1973. Developmental and adult morphology of the vertebral column in the plethodontid salamander *Eurycea bislineata*, with comments on vertebral evolution in the Amphibia. *Journal of Morphology* 139, 251–299.
- Wake, B.D. 1991. Homoplasy: the result of natural selection, or evidence of design limitations. *American Naturalist* 138, 543–567.
- Wallace, H. 1994. The balanced lethal system of crested newts. *Heredity* 73, 41–46.
- Wallin, J., Wilting, J., Koseki, H., Fritsch, R., Christ, B., Balling, R. 1994. The role of *Pax-1* in axial skeleton development. *Development* 120, 1109–1121.
- Wallis, G.P., Arntzen, J.W. 1989. Mitochondrial DNA variation in the crested newt superspecies: Limited cytoplasmic gene flow among species. *Evolution* 43, 88–104.
- Wellik, D.M., Capecchi, M.R. 2003. Hox10 and Hox11 genes are required to globally pattern the mammalian skeleton. *Science* 301, 363–367.
- Wellik, D.M. 2007. Hox patterning of the vertebrate axial skeleton. *Developmental Dynamics* 236, 2454–2463.
- Werner, Y.L. 1971. The ontogenic development of the vertebrae in some gekkonoid lizards. *Journal of Morphology* 133, 41–91.
- Wiedersheim, R. 1875. *Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus: Versuch einer vergleichenden Anatomie der Salamandrinen mit Berücksichtigung der Skelet-Verhältnisse*. Institute de Sordo-Muti, German.
- Wielstra, B., Espregueira, T.G., Güclü, Ö., Olgun, K., Poyarkov, N.A., Arntzen, J.W. 2010. Cryptic crested newts diversity at the Eurasian transition: the mitochondrial DNA phylogeography of Near Eastern *Triturus* newts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56, 888–896.



- Wielstra, B., Arntzen, J.W. 2011. Unraveling the rapid radiation of crested newts (*Triturus cristatus* superspecies) using complete mitogenomic sequences. *BMC Evolutionary Biology* 11, 162.
- Wielstra, B., Litvinchuk, S.N., Naumov, B., Tzankov, N., Arntzen, J.W. 2013. A revised taxonomy of crested newts in the *Triturus karelinii* group (Amphibia: Caudata: Salamandridae), with the description of a new species. *Zootaxa* 3682, 441–453.
- Wielstra, B., Arntzen, J.W. 2016. Description of a new species of crested newt, previously subsumed in *Triturus ivanbureschi* (Amphibia: Caudata: Salamandridae). *Zootaxa* 4109, 073–080.
- Wiley, D.F., Amenta, N., Alcantara, D., Ghosh, D., Kil, Y.J., Delson, E., Harcourt-Smith, W., Rohlf, F.J., St John, K., Hamann, B. 2005. Evolutionary morphing. *Proceedings of IEEE Visualization 2005*, 431–438.
- Williams, E.E. 1959. Gadow's arcualia and the development of tetrapod vertebrae. *The Quarterly Review of Biology* 34, 1–32.
- Woltering, J.M. 2012. From lizard to snake; behind the evolution of an extreme body plan. *Current genomics* 13, 289–299.
- Wolterstorff, W. 1923. Übersicht der Unterarten und Formen des *Triton cristatus* Laur. *Blätter Aquarien Terrarienkunde, Stuttgart* 34, 120–126.
- Woolfenden, G.E. 1961. Postcranial osteology of the waterfowl. *Bulletin of the Florida State Museum* 6, 1–129.
- Worthington, R.D., Wake, D.B. 1971. Larval morphology and ontogeny of the ambystomatid salamander *Rhyacotriton olympicus*. *The American Midland Naturalist* 85, 349–365.
- Zajc, I., Arntzen, J.W., 1999. Phylogenetic relationships of the European newts (genus *Triturus*) tested with mitochondrial DNA sequence data. *Contribution to Zoology*. 68, 73–81.
- Zhang, P., Papenfuss, T.J, Wake, M.H, Qu, L.H, Wake, D.B. 2008. Phylogeny and biogeography of the family Salamandridae (Amphibia: Caudata) inferred from complete mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49, 586–597.

- Zhang, G. 2009. An evo-devo view on the origin of the backbone: evolutionary development of the vertebrae. *Integrative and Comparative Biology* 49, 178–186.
- Zelditch, M.L., D.L. Swiderski, H.D. Sheets, W.L. Fink. 2004. *Geometric Morphometrics for biologists: a primer*. Elsevier Academic Press, London.
- Zykoff, W. 1893. Uber das verhaltniss der knorpels zur chorda bei *Sirenoden pisciformes*. *Bulletin de la Société. impériale des naturalists de Moscou* 7, 30–36.

## 8. PRILOZI

### Prilog 1.

#### **Priprema tkiva za histološku analizu**

**Fisacija tkiva** - 48 sati u Buenovom fiksativu (75 ml pikrinske kiseline, 25 ml 40% formalina i 5 ml sircetne kiseline)

**Dehidracija tkiva**- u seriji etanola rastuće koncentracije:

- 2 x 30 min. u 30% etanolu
- 2 x 30 min. u 50% etanolu
- 70% etanol
- 2 x 60 min. u 96% etanolu
- 2 x 60 min. u 100% etanolu

**Prosvetljavanje tkiva**- 2 x 15 min. u ksilolu

**Kalupljenje tkiva** - u paraplastu

**Sečenje tkiva** - na rotacionom mikrotomu. Histološki preseči debljine 5 µm postavljaju se na površinu zagrejane vode a zatim na predmetna stakla.

#### **Bojenje histoloških preseka metodom hematoksilin-eozin**

**Deparafinizacija preseka**- 2 x 5 min. u ksilolu

**Rehidracija preseka**- 5 min. u 100% etanolu

- 5 min. u 96% etanolu
- 5 min. u 70% etanolu
- 5- 10 min. u vodi (do obezbojavanja)

**Bojenje preseka**- 3-5 min. u hematoksinu

- 5 min. ispiranje u tekućoj česmenskoj vodi
- 5 min. u eozinu

#### **Dehidracija i montiranje**

**Dehidracija preseka** - u seriji etanola rastuće koncentracije:

- 5 min. u 96% etanolu
- 5 min. u 100% etanolu
- 2 x 5 min. u ksilolu

Montiranje pokrovnog stakla pomoću DPX-a.

## Prilog Tabela 1.

Pregled analiziranog uzorka roda *Triturus*: vrste, geografske populacije, njihova pozicija u odnosu na kontaktne zone vrsta kao i broj jedinki u populaciji. Znak # stoji kod nepouzdanog lokaliteta. Hibridne zone su generalno dosta uzane (Arntzen, 2014). Međutim, prostorni i genetički podaci pokazuju da vrste smenjuju jedna drugu i da se hibridne zone zapravo pomeraju (Wielstra i Arntzen, 2012; Wielstra i sar., 2013), odnosno dolazi do njihovog širenja. Populacije su označene kao “centralne” i “marginalne” na osnovu njihove geografske pozicije dalje od (>50km) ili bliže (< 50 km) vrsti kojoj pripadaju.

Locality	Country	No	Latitude	Longitude	Position
<b><i>T. pygmaeus</i></b>					
Chao das Pias	Portugal	10	39 55	-08 81	central
Puerto de Galiz	Spain	11	36 41	-05 27	central
Arichidona-Loja	Spain	11	37 06	-04 23	central
Villalba	Spain	12	40 38	-04 00	central
Rio Alberite	Spain	1	36 24	-05 39	fringe
Venta del Charco	Spain	10	38 12	-04 16	central
<b><i>T. marmoratus</i></b>					
Confolens	France	1	46 01	00 40	central
Mayenne	France	45	48 30	-06 17	central
El Berrueco	Spain	8	40 54	-03 53	central
Rochechouart	France	4	45 49	00 50	central
<b><i>T. ivanbureschi</i></b>					
Mersimbeleni	Turkey	19	37 65	27 68	central
Reşadiye	Turkey	20	40 24	37 19	central
Şerefiye	Turkey	19	40 09	37 46	central
Klaros	Turkey	19	38 00	27 18	central
Kalecik	Turkey	15	40 08	33 35	central
Arifiye	Turkey	6	40 68	30 36	central
Afyon	Turkey	11	38 68	30 45	central
Trabzon	Turkey	4	40 99	39 73	central
Tosya	Turkey	18	41 01	34 03	central
Bursa	Turkey	20	40 11	29 03	central
Guberevac	Serbia	9	43 49	20 46	fringe
Istanbul	Turkey	9	41 02	28 57	central
Karlovo	Bulgaria	3	42 38	24 49	central
Trešnja	Serbia	34	44 36	20 35	fringe
Dafnohori	Greece	3	40 57	22 48	fringe
Gornja Sabanta	Serbia	1	43 54	21 00	fringe
Karacaby	Turkey	3	40 15	28 18	central
Mitrašinci	FYR Macedonia	12	41 75	22 76	fringe
Resavica Pečina	Serbia	3	44 05	21 60	fringe
Sevlievo	Bulgaria	2	43 46	25 21	fringe
Sićevac	Serbia	4	43 95	21 58	fringe
Vitanovac	Serbia	9	43 73	20 80	fringe
Đurinci	Serbia	2	44 49	20 65	fringe
Kentriko	Greece	13	41 16	22 90	fringe
Levski	Bulgaria	9	43 41	25 13	fringe
Rakovski	Bulgaria	4	42 26	24 96	central
Bartin	Turkey	9	41 37	32 20	central
Adapazari	Turkey	6	40 47	30 24	central
Bigla	FYR Macedonia	5	41 93	22 66	fringe
Arandjelovac	Serbia	8	44 28	20 66	fringe
Grivac	Serbia	9	43 96	20 66	fringe
Vlasi #	Serbia	31	42 98	22 63	fringe
Berovo #	FYR Macedonia	22	41 71	22 86	fringe

<b><i>T. karelinii</i></b>					
Ersi	Georgia	6	41 90	45 47	central
Tabasaranskii	Dagestan	18	42 00	48 01	central
Kutuzovsko lake	Ukraine	15	44 75	30 24	central
Dizabad	Iran	2	49 18	34 18	central
Akhaldaba	Georgia	2	41 68	44 65	central
<b><i>T. macedonicus</i></b>					
Rataje	Serbia	55	43 29	21 08	fringe
Galičica	FYR Macedonia	15	41 04	20 52	central
Todorovce	Serbia	15	42 52	21 51	central
Divčibare	Serbia	31	44 11	19 93	fringe
Višegrad	Bosnia-Hercegovina	14	43 78	19 33	central
Stanišinci	Serbia	4	43 51	20 88	fringe
Ano Kalliniki	Greece	7	40 52	21 26	central
Karan	Serbia	6	43 88	19 92	fringe
Manastir Tavna	Bosnia-Hercegovina	7	44 60	19 06	fringe
GornjaČadjavica	Bosnia-Hercegovina	9	44 75	19 08	fringe
Probistip	FYR Macedonia	4	42 00	22 90	central
Grčak	Serbia	8	43 46	20 95	fringe
Lučane	Serbia	12	42 41	21 71	central
Rtanj #	Serbia	20	43 76	21 93	fringe
Vranje #	Serbia	19	42 60	21 85	fringe
<b><i>T. carnifex</i></b>					
Podstrmec	Slovenia	19	45 48	14 34	central
Bominaco	Italy	5	42 35	13 40	central
Farma	Italy	6	43 13	11 16	central
Haidlhof	Austria	7	47 96	16 16	fringe
Geneve	Switzerland	38	46 25	06 30	fringe
Sinac	Croatia	2	44 49	15 22	central
Etzmannsdorf	Austria	1	48 65	15 75	fringe
Fuscaldo	Italy	12	39 41	16 03	central
Locarno	Switzerland	5	46 10	08 48	central
Pisa	Italy	3	43 71	10 40	central
Firenze	Italy	6	43 47	11 15	central
<b><i>T. cristatus</i></b>					
BelaCrkva	Serbia	33	44 88	21 54	fringe
Miroč	Serbia	34	44 48	22 33	fringe
Negotin	Serbia	20	44 25	22 53	fringe
Mayenne	France	88	48 30	-06 17	central
Lanckorona	Poland	8	49 54	19 29	central
Ambleteuse	France	2	50 46	01 37	central
Bor	Serbia	4	44 03	22 13	fringe
Sebis	Romania	4	46 22	22 06	central
Biel	Switzerland	5	47 15	07 27	central
Kladovo	Serbia	2	44 55	22 55	fringe
Klokočevac	Serbia	4	44 33	22 20	fringe
Ottenstein	Austria	1	48 46	14 28	fringe
Štubik	Serbia	4	44 29	22 35	fringe
Tirgovište	Romania	9	44 93	25 45	fringe
Videle	Romania	10	44 26	25 51	fringe
Canterbury	United Kingdom	3	51 28	01 05	central
Saint-Lô	France	1	49 07	-01 05	fringe
Campeni	Romania	10	46 38	23 08	fringe
Limanowa	Poland	5	49 43	20 25	central
Milanovac	Serbia	7	44 18	21 60	fringe
Virfuri	Romania	10	46 28	22 46	fringe
Braila	Romania	1	45 20	27 98	central
Jabukovac	Serbia	5	44 20	22 24	fringe
Lukovo	Serbia	1	43 48	21 50	fringe
Peterborough	United Kingdom	5	52 58	-00 15	central
Sinaia	Romania	10	45 33	25 55	fringe
<b><i>T. dobrogicus</i></b>					
Ivanovo	Serbia	51	44 73	20 70	fringe
Opovo	Serbia	20	45 03	20 44	fringe
Kikinda	Serbia	9	45 67	20 47	central
Marchegg	Austria	1	48 28	16 90	fringe
Öcsöd	Hungary	9	46 93	20 38	central
Sebis	Romania	5	46 36	22 10	fringe

Svistov	Bulgaria	2	43 61	25 35	fringe
Szolnok	Hungary	1	47 10	20 10	central
Županja	Croatia	6	45 08	18 70	fringe
Debrc	Serbia	26	44 60	19 86	fringe
Podgorac	Croatia	2	45 48	18 20	central
Zimnicea	Romania	2	43 65	25 35	fringe
Tadten	Austria	3	47 76	17 00	fringe
Alap	Hungary	7	46 80	18 68	central
Beograd	Serbia	6	44 83	20 50	fringe
Drösing	Austria	5	48 55	16 91	fringe
Ečka	Serbia	15	45 28	20 45	central
Glušci	Serbia	9	44 85	19 54	fringe
Jamena	Serbia	9	44 87	19 06	fringe
Senta	Serbia	15	45 91	20 10	central
Donja Čadavica	Bosnia-Hercegovina	11	44 75	19 10	fringe
Dugo Selo	Croatia	1	45 81	16 25	fringe
Körmend	Hungary	1	47 01	16 60	fringe

## Prilog Tabela 2.

Pregled analiziranog uzorka za varijabilnost u veličini i obliku trupnih pršljenova kod roda *Triturus*, zajedno sa uzorkom vrste *Calotriton asper* koja pripada sestrijskom rodu. Pored lokaliteta u tabeli su date kordinate, ukupan broj jedinki kod kojih su analizaizirani prvi i drugi trupni pršljen kao i kolekcijski broj jedinki.

Vrsta i lokalitet	Koordinate		Broj pršljenova		Kolekcijski broj u zbirci
	Geografska širina	Geografska dužina	Prvi trupni pršljen	Drugi trupni pršljen	
<i>Calotriton asper</i>			<b>12</b>	<b>5</b>	
Španija: Pyrenee Mts	40°35'	04°08'	3	1	RenA.ZMA_6337/c,d; RenA.ZMA_4395
Španija: Ibón de Bernaturo	42°43'	00°06'	5	4	RenA.ZMA_5640/a,b,c,d,f
Unknown	42°08'	00°25'	2		RenA.RMNH_9432/1,2
Francuska: Castelnou	42°37'	02°42'	2		RenA.RMNH_39377, 39379
<i>Triturus pygmaeus</i>			<b>13</b>	<b>13</b>	
Španija: Archidona	37°05'	04°23'	5	5	RenA.ZMA_9087/40-44
Španija: Andujar, Puertollano	38°03'	04°04'	8	8	RenA.ZMA_7677/11 -18
<i>Triturus marmoratus</i>			<b>24</b>	<b>23</b>	
Portugal: Saide	40°27'	08°20'	6	3	RenA.ZMA_9377/1749-1754
Portugal: Pedra do Altar	39°42'	07°49'	12	13	RenA.ZMA_9379/1759-1768
Francuska: Rochechouart	45°49'	00°49'	3	4	RenA.ZMA_9151/535-537
Francuska: Confolens	46°01'	00°40'	3	3	RenA.ZMA_9339/a,e,f
<i>Triturus ivanbureschi</i>			<b>13</b>	<b>11</b>	
Bugarska: Ostar Kamak	41°53'	25°51'	8	7	RenA.RMNH_47200- 47204; 47211-47213
Bugarska: Levski	43°22'	25°08'	5	4	RenA.ZMA_9134/442-445,771
<i>Triturus macedonicus</i>			<b>17</b>	<b>14</b>	
Grčka: Ano Kaleniki	39°37'	19°55'	6	4	RenA.ZMA_9085/658-676
Bosnia i Hercegovina: Višegrad	44°18'	17°54'	11	10	RenA.ZMA_9118/898-909
<i>Triturus carnifex</i>			<b>16</b>	<b>16</b>	
Italija: Fuscaldo	39°25'	16°02'	6	6	RenA.ZMA_9108/405-410
Italija: Farma	43°05'	11°20'	4	3	RenA.ZMA_9106/474-477

Italija: Florence	43°46'	11°15'	4	4	RenA.ZMA_9107/780-783
Italija: Napoli	40°50'	14°15'	2	3	RenA.ZMA_9252/318-320
<i>Triturus cristatus</i>			<b>19</b>	<b>18</b>	
Poljska: Limanowa	49°42'	20°26'	9	8	RenA.ZMA_9153/584-592
Rumunija: Virfuri	41°52'	25°51'	10	10	RenA.ZMA_9167/711-715,757,758, 355, 356, 359
<i>Triturus dobrogicus</i>			<b>32</b>	<b>24</b>	
Srbija: Jamena	44°88'	19°06'	7	7	RenA.ZMA_9120/846-852
Mađarska: Alap	46°48'	18°41'	4	3	RenA.ZMA_9083/512-514,744
Srbija: Beograd	44°49'	20°27'	1		RenA.ZMA_9090/296
Bosnia i Hercegovina: Donja Čadavica	44°48'	19°05'	6	5	RenA.ZMA_9101/837-843
Srbija: Senta	45°55'	20°04'	13	9	RenA.ZMA_9153/427-434, 745
Mađarska: Öcsöd	46°54'	20°24'	1		RenA.ZMA_9141/365
<b>Ukupno</b>			<b>146</b>	<b>124</b>	



### Prilog Tabela 3.

Pregled analiziranog uzorka roda *Triturus*: Vrste, geografske populacije, broj jedinki, kao i varijabilnost u broju pršljenova. Za svaku vrstu standardna formula broja kičmenih pršljenova je data pored imena vrste. Znak # stoji kod nepouzdanog lokaliteta.

Locality	Country	No	12	12.5	13	13.5	14	14.5	15	15.5	16	16.5	17	17.5	18
<b><i>T. pygmaeus</i></b> <b>(1C 12T 1S)</b>															
Chao das Pias	Portugal	10	9	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Puerto de Galiz	Spain	11	9	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Arichidona-Loja	Spain	11	10	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Villalba	Spain	12	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rio Alberite	Spain	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Venta del Charco	Spain	10	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b><i>T. marmoratus</i></b> <b>(1C 12T 1S)</b>															
Confolens	France	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mayenne	France	45	40	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
El Berrueco	Spain	8	4	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rochechouart	France	4	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b><i>T. ivanbureschi</i></b> <b>(1C 13T 1S)</b>															
Mersimbeleni	Turkey	19	1	1	15	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Reşadiye	Turkey	20	0	0	19	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Şerefiye	Turkey	19	0	0	16	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Klaros	Turkey	19	0	2	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Kalecik	Turkey	15	0	0	12	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Arifiye	Turkey	6	0	0	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Afyon	Turkey	11	0	0	8	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Trabzon	Turkey	4	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tosya	Turkey	18	0	0	17	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Bursa	Turkey	20	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Guberevac	Serbia	9	0	0	8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Istanbul	Turkey	9	0	0	6	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
Karlovo	Bulgaria	3	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Trešnja	Serbia	34	0	0	16	1	17	0	0	0	0	0	0	0	0
Dafnohori	Greece	3	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Gornja Sabanta	Serbia	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Karacaby	Turkey	3	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Mitrašinci	FYR Macedonia	12	1	0	8	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
Resavica Pećina	Serbia	3	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Sevlievo	Bulgaria	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Sićevac	Serbia	4	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Vitanovac	Serbia	9	0	0	5	1	2	1	0	0	0	0	0	0
Đurinci	Serbia	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
Kentriko	Greece	13	0	0	8	0	5	0	0	0	0	0	0	0
Levski	Bulgaria	9	0	0	7	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Rakovski	Bulgaria	4	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Bartin	Turkey	9	0	0	8	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Adapazari	Turkey	6	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bigla	FYR Macedonia	5	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Arandjelovac	Serbia	8	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Grivac	Serbia	9	1	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Vlasi #	Serbia	31	0	0	11	3	16	1	0	0	0	0	0	0
Berovo #	FYR Macedonia	22	0	0	10	2	9	1	0	0	0	0	0	0
<b><i>T. karelinii</i></b> <b>(IC 13T 1S)</b>														
Ersi	Georgia	6	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tabasaranskii	Dagestan	18	0	1	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Kutuzovsko lake	Ukraine	15	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dizabad	Iran	2	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Akhaldaba	Georgia	2	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<b><i>T. macedonicus</i></b> <b>(IC 14T 1S)</b>														
Rataje	Serbia	55	0	0	5	1	48	1	0	0	0	0	0	0
Galičica	FYR Macedonia	15	0	0	0	0	14	1	0	0	0	0	0	0
Todorovce	Serbia	15	0	0	0	1	14	0	0	0	0	0	0	0
Divčibare	Serbia	31	0	0	5	0	26	0	0	0	0	0	0	0
Višegrad	BiH	14	0	0	2	2	9	0	1	0	0	0	0	0
Stanišinci	Serbia	4	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
Ano Kalliniki	Greece	7	0	0	0	1	6	0	0	0	0	0	0	0
Karan	Serbia	6	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0
Manastir Tavna	BiH	7	0	0	1	0	5	0	1	0	0	0	0	0
Gornja Čadjavica	BiH	9	0	0	0	0	4	1	2	0	2	0	0	0
Probitip	Macedonia	4	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0
Grčak	Serbia	8	0	0	4	0	4	0	0	0	0	0	0	0
Lučane	Serbia	12	0	0	3	1	8	0	0	0	0	0	0	0
Rtanj #	Serbia	20	0	0	6	1	11	1	1	0	0	0	0	0
Vranje #	Serbia	19	0	0	3	14	1	1	0	0	0	0	0	0
<b><i>T. carnifex</i></b> <b>(IC 14T 1S)</b>														
Podstrmec	Slovenia	19	0	0	1	1	17	0	0	0	0	0	0	0
Bominaco	Italy	5	0	0	0	0	2	0	3	0	0	0	0	0
Farma	Italy	6	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0
Haidlhof	Austria	7	0	0	0	0	4	0	3	0	0	0	0	0
Geneve	Switzerland	38	0	0	4	0	31	0	3	0	0	0	0	0
Sinac	Croatia	2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Etzmannsdorf	Austria	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0

Fuscaldo	Italy	12	0	0	1	0	10	0	0	1	0	0	0	0	0
Locarno	Switzerland	5	0	0	1	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
Pisa	Italy	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
Firenze	Italy	6	0	0	0	2	4	0	0	0	0	0	0	0	0
Klein-Meiseldorf	Austria	11	0	0	0	0	1	3	7	0	0	0	0	0	0
Kramplje	Slovenia	6	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0
Napoli	Italy	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b><i>T. cristatus</i></b> <b>(1C 15T 1S)</b>															
Bela Crkva	Serbia	33	0	0	0	0	0	0	20	3	10	0	0	0	0
Miroč	Serbia	34	0	0	0	0	4	0	30	0	0	0	0	0	0
Negotin	Serbia	20	0	0	0	0	1	0	17	0	2	0	0	0	0
Mayenne	France	88	0	0	1	0	4	1	71	4	7	0	0	0	0
Lanckorona	Poland	8	0	0	0	0	1	0	7	0	0	0	0	0	0
Ambleuse	France	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Bor	Serbia	4	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
Sebis	Romania	4	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
Biel	Switzerland	5	0	0	0	0	0	0	3	0	2	0	0	0	0
Kladovo	Serbia	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
Klokočevac	Serbia	4	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0
Ottenstein	Austria	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Štubik	Serbia	4	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
Tirgoviște	Romania	9	0	0	0	0	0	1	8	0	0	0	0	0	0
Videle	Romania	10	0	0	0	0	2	0	8	0	0	0	0	0	0
Canterbury	United Kingdom	3	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0
Saint-Lô	France	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Campeni	Romania	10	0	0	0	0	0	1	9	0	0	0	0	0	0
Limanowa	Poland	5	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0
Milanovac	Serbia	7	0	0	0	0	1	1	5	0	0	0	0	0	0
Virfuri	Romania	10	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	1	0	0
Braila	Romania	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Jabukovac	Serbia	5	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0
Lukovo	Serbia	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Peterborough	United Kingdom	5	0	0	0	0	0	0	4	0	1	0	0	0	0
Sinaia	Romania	10	0	0	0	0	1	1	8	0	0	0	0	0	0
<b><i>T. dobrogicus</i></b> <b>(1C 17T 1S)</b>															
Ivanovo	Serbia	51	0	0	0	0	0	0	0	0	19	3	27	1	1
Opovo	Serbia	20	0	0	0	0	0	0	1	0	7	3	9	0	0
Kikinda	Serbia	9	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	8	0	0
Marchegg	Austria	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Öcsöd	Hungary	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	1
Sebis	Romania	5	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	2	0	0
Svistov	Bulgaria	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
Szolnok	Hungary	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Županja	Croatia	6	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0

Debrc	Serbia	26	0	0	0	0	0	0	0	0	15	3	8	0	0
Podgorac	Croatia	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
Zimnicea	Romania	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
Tadten	Austria	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0
Alap	Hungary	7	0	0	0	0	0	0	1	0	5	0	1	0	0
Beograd	Serbia	6	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	4	0	0
Drösing	Austria	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0
Ečka	Serbia	15	0	0	0	0	0	0	1	0	3	1	10	0	0
Glušci	Serbia	9	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	4	0	0
Jamena	Serbia	9	0	0	0	0	0	0	0	0	6	1	2	0	0
Senta	Serbia	15	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	14	0	0
Donja Čadavica	BiH	11	0	0	0	0	1	1	6	0	3	0	0	0	0
Dugo Selo	Croatia	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Körmend	Hungary	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0

#### Prilog Tabela 4.

Vertebralna formula 1436 adultne jedinke iz 126 populacija i osam vrsta velikih mrmoljaka roda *Triturus*. Vertebralna formula je determinisana na osnovu broja cervikalnih (C), trupnih (T) i sakralnih (S) pršljenova. Homeotske transformacije trupnog u sakralni pršljen i obratno (tranzicioni sakralni pršljen ima izgled i sakralnog i trupnog pršljena, tj. polovina je sakralni a druga polovina trupni) su računane kao 0.5 i taj broj je dodat kompletnom broju trupnih pršljenova. Samo kompletne promene identiteta jedne strane pršljena (jedna strana trupni druga sakralni pršljen) su označene kao tranzicione promene pršljena i kao takve su skorovane. Skraćenice: IBISS- Institut za biološka istraživanja “Siniša Stanković” Beograd; ZMA.RenA- Nacionalni centar za biodiverzitet u Lajdenu, Holandija.

Vrsta	Populacija	Kolekcijski broj	Vertebralna formula	Skor
<i>T. pygmaeus</i>	Chao das Pias	IBISS_G22582	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Chao das Pias	IBISS_G22579	1C 11T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	12.5
<i>T. pygmaeus</i>	Chao das Pias	IBISS_G22576	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Chao das Pias	IBISS_G22577	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Chao das Pias	IBISS_G22584	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Chao das Pias	IBISS_G22578	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Chao das Pias	IBISS_G22581	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Chao das Pias	IBISS_G22585	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Chao das Pias	IBISS_G22583	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Chao das Pias	IBISS_G22575	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Puerto de Galiz	ZMA.RenA_9148	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Puerto de Galiz	ZMA.RenA_9148	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Arichidona-Loja	ZMA.RenA_9087	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Arichidona-Loja	ZMA.RenA_9087	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Arichidona-Loja	ZMA.RenA_9087	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Arichidona-Loja	ZMA.RenA_9087	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Arichidona-Loja	ZMA.RenA_9087	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Arichidona-Loja	ZMA.RenA_9087	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. pygmaeus</i>	Arichidona-Loja	ZMA.RenA_9087	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Arichidona-Loja	ZMA.RenA_9087	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Arichidona-Loja	ZMA.RenA_9087	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Arichidona-Loja	ZMA.RenA_9087	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Arichidona-Loja	ZMA.RenA_9087	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Villalba	ZMA.RenA_7615	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Villalba	ZMA.RenA_7615	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Villalba	ZMA.RenA_7615	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Villalba	ZMA.RenA_7615	1C 11T 1S_Cd	12

<i>T. pygmaeus</i>	Villalba	ZMA.RenA_7615	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Villalba	ZMA.RenA_7615	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Villalba	ZMA.RenA_7615	1C 12T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Villalba	ZMA.RenA_7615	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Villalba	ZMA.RenA_7615	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Villalba	ZMA.RenA_7615	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Villalba	ZMA.RenA_7615	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Villalba	ZMA.RenA_7615	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Rio Alberite	ZMA.RenA_7618	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Puerto de Galiz	ZMA.RenA_7676	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Puerto de Galiz	ZMA.RenA_7676	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. pygmaeus</i>	Puerto de Galiz	ZMA.RenA_7676	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Puerto de Galiz	ZMA.RenA_7676	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Puerto de Galiz	ZMA.RenA_7676	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Puerto de Galiz	ZMA.RenA_7676	1C 11T 1S_Cd	11
<i>T. pygmaeus</i>	Puerto de Galiz	ZMA.RenA_7676	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Puerto de Galiz	ZMA.RenA_7676	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Puerto de Galiz	ZMA.RenA_7676	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Puerto de Galiz	ZMA.RenA_7676	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Venta del Charco	ZMA.RenA_7677	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Venta del Charco	ZMA.RenA_7677	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Venta del Charco	ZMA.RenA_7677	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Venta del Charco	ZMA.RenA_7677	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Venta del Charco	ZMA.RenA_7677	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Venta del Charco	ZMA.RenA_7677	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Venta del Charco	ZMA.RenA_7677	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Venta del Charco	ZMA.RenA_7677	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Venta del Charco	ZMA.RenA_7677	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Venta del Charco	ZMA.RenA_7677	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Venta del Charco	ZMA.RenA_7677	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Venta del Charco	ZMA.RenA_7677	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. pygmaeus</i>	Venta del Charco	ZMA.RenA_7677	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Confolens	ZMA.RenA_9095	1C 11T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	12.5
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9267	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9267	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9267	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7418	0.5C/T 11.5T 1S_Cd	12.5
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7418	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7418	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7418	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7418	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7418	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7418	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7551	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7551	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7551	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7551	1C 12T 1S_Cd	13

<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7551	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7551	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7551	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	El Berrueco	ZMA.RenA_7614	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. marmoratus</i>	El Berrueco	ZMA.RenA_7614	1C 11T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	12.5
<i>T. marmoratus</i>	El Berrueco	ZMA.RenA_7614	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	El Berrueco	ZMA.RenA_7614	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	El Berrueco	ZMA.RenA_7614	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	El Berrueco	ZMA.RenA_7614	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	El Berrueco	ZMA.RenA_7614	1C 11T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	12.5
<i>T. marmoratus</i>	El Berrueco	ZMA.RenA_7614	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8049	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9074	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9074	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9074	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9074	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9074	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9074	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9074	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9074	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9074	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9074	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9074	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9074	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9074	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9075	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9076	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9076	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9076	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9077	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9077	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9080	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9080	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9081	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9081	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9081	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9242	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9242	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9242	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9266	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9266	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. marmoratus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9266	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Rochechouart	ZMA.RenA_9151	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. marmoratus</i>	Rochechouart	ZMA.RenA_9151	1C 11T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	12.5
<i>T. marmoratus</i>	Rochechouart	ZMA.RenA_9151	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. marmoratus</i>	Rochechouart	ZMA.RenA_9151	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. ivanbureschi</i>	Mersimbeleni	IBISS_G22464	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mersimbeleni	IBISS_G22462	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Mersimbeleni	IBISS_G22475	1C 13T 1S_Cd	14

<i>T. ivanbureschi</i>	Mersimbeleni	IBISS_G22470	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mersimbeleni	IBISS_G22460	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mersimbeleni	IBISS_G22467	1C 11T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	12.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Mersimbeleni	IBISS_G22468	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mersimbeleni	IBISS_G22472	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mersimbeleni	IBISS_G22459	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mersimbeleni	IBISS_G22476	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mersimbeleni	IBISS_G22466	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mersimbeleni	IBISS_G22474	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mersimbeleni	IBISS_G22473	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. ivanbureschi</i>	Mersimbeleni	IBISS_G22469	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mersimbeleni	IBISS_G22471	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mersimbeleni	IBISS_G22461	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mersimbeleni	IBISS_G22477	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mersimbeleni	IBISS_G22463	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mersimbeleni	IBISS_G22465	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22502	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22507	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22504	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22506	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22516	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22512	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22501	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22505	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22503	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22508	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22514	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22509	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22500	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22510	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22519	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22518	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22517	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22515	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22513	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Reşadye	IBISS_G22511	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Serefiye	IBISS_G22439	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Serefiye	IBISS_G22457	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Serefiye	IBISS_G22454	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Serefiye	IBISS_G22442	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Serefiye	IBISS_G22440	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Serefiye	IBISS_G22450	0.5C 12.5T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Serefiye	IBISS_G22453	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Serefiye	IBISS_G22451	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Serefiye	IBISS_G22443	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Serefiye	IBISS_G22455	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Serefiye	IBISS_G22458	1C 12T 1S_Cd	13



<i>T. ivanbureschi</i>	Serefiye	IBISS_G22441	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Serefiye	IBISS_G22444	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Serefiye	IBISS_G22445	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Serefiye	IBISS_G22452	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Serefiye	IBISS_G22456	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Serefiye	IBISS_G22448	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Serefiye	IBISS_G22449	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Serefiye	IBISS_G22447	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Klaros	IBISS_G22527	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Klaros	IBISS_G22528	1C 11T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	12.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Klaros	IBISS_G22532	1C 11T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	12.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Klaros	IBISS_G22521	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Klaros	IBISS_G22526	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Klaros	IBISS_G22523	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Klaros	IBISS_G22522	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Klaros	IBISS_G22529	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Klaros	IBISS_G22525	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Klaros	IBISS_G22524	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Klaros	IBISS_G22520	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Klaros	IBISS_G22539	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Klaros	IBISS_G22534	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Klaros	IBISS_G22530	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Klaros	IBISS_G22538	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Klaros	IBISS_G22535	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Klaros	IBISS_G22533	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Klaros	IBISS_G22531	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Klaros	IBISS_G22536	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kalecik	IBISS_G22492	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kalecik	IBISS_G22484	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kalecik	IBISS_G22488	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kalecik	IBISS_G22490	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kalecik	IBISS_G22491	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kalecik	IBISS_G22489	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Kalecik	IBISS_G22493	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kalecik	IBISS_G22480	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kalecik	IBISS_G22487	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kalecik	IBISS_G22479	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Kalecik	IBISS_G22483	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kalecik	IBISS_G22486	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kalecik	IBISS_G22482	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kalecik	IBISS_G22485	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Kalecik	IBISS_G22481	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Arifiye	IBISS_G22497	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Arifiye	IBISS_G22494	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Arifiye	IBISS_G22495	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Arifiye	IBISS_G22498	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Arifiye	IBISS_G22499	1C 12T 1S_Cd	13

<i>T. ivanbureschi</i>	Arifiye	IBISS_G22496	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Afyon	IBISS_G22882	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Afyon	IBISS_G22880	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Afyon	IBISS_G22877	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Afyon	IBISS_G22879	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Afyon	IBISS_G22883	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Afyon	IBISS_G22881	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Afyon	IBISS_G22878	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Afyon	IBISS_G22876	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Afyon	IBISS_G22885	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Afyon	IBISS_G22886	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Afyon	IBISS_G22887	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Trabzon	IBISS_G22888	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Trabzon	IBISS_G22891	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Trabzon	IBISS_G22889	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Trabzon	IBISS_G22890	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Tosya	IBISS_G22853	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Tosya	IBISS_G22851	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Tosya	IBISS_G22839	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Tosya	IBISS_G22840	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Tosya	IBISS_G22842	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Tosya	IBISS_G22838	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Tosya	IBISS_G22844	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Tosya	IBISS_G22845	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Tosya	IBISS_G22846	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Tosya	IBISS_G22841	1C 12T 1S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Tosya	IBISS_G22843	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Tosya	IBISS_G22855	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Tosya	IBISS_G22849	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Tosya	IBISS_G22847	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Tosya	IBISS_G22852	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Tosya	IBISS_G22854	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Tosya	IBISS_G22850	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Tosya	IBISS_G22848	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22874	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22869	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22859	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22865	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22864	0.5C 12.5T 1S_Cd	13.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22856	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22875	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22858	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22868	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22863	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22857	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22860	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22862	1C 12T 1S_Cd	13

<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22861	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22866	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22867	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22871	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22870	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22872	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bursa	IBISS_G22873	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Guberevac	ZMA.RenA_ 8186	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Guberevac	ZMA.RenA_ 8186	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Guberevac	ZMA.RenA_ 8186	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Guberevac	ZMA.RenA_ 8186	1C 12T 1S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Guberevac	ZMA.RenA_ 9116	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Guberevac	ZMA.RenA_ 9116	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Guberevac	ZMA.RenA_ 9116	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Guberevac	ZMA.RenA_ 9116	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Guberevac	ZMA.RenA_ 9116	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Istanbul	ZMA.RenA_9118	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Istanbul	ZMA.RenA_ 9118	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Istanbul	ZMA.RenA_ 9118	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Istanbul	ZMA.RenA_ 9118	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Istanbul	ZMA.RenA_ 9118	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Istanbul	ZMA.RenA_ 9118	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Istanbul	ZMA.RenA_ 9118	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Istanbul	ZMA.RenA_9118	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Istanbul	ZMA.RenA_9118	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Karlovo	ZMA.RenA_ 9125	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Karlovo	ZMA.RenA_9125	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Karlovo	ZMA.RenA_ 9125	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	ZMA.RenA_9164	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	ZMA.RenA_ 9164	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	ZMA.RenA_ 9164	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	ZMA.RenA_ 9164	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	ZMA.RenA_9164	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	ZMA.RenA_ 9164	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	ZMA.RenA_ 9164	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	ZMA.RenA_9164	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	ZMA.RenA_ 9164	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Bartin	ZMA.RenA_7564	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bartin	ZMA.RenA_7564	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bartin	ZMA.RenA_7564	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Bartin	ZMA.RenA_7564	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bartin	7ZMA.RenA_564	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bartin	7ZMA.RenA_564	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bartin	ZMA.RenA_7564	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bartin	ZMA.RenA_7564	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bartin	ZMA.RenA_7564	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_11c9	1C 13T 1S_Cd	14

<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_4c9	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_8c9	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_7c9	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_3c9	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_5c9	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_13c9	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_6c9	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_9c9	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_1c9	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_16c9	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_35c9	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_54c9	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_33c9	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_51c9	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_5c9	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_48c9	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_42c9	1C 12T 1S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_49c9	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_52c9	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_46c9	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_28c9	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_37c9	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_22c9	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Trešnja	IBISS_47c9	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Dafnohori	ZMA.RenA_9096	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Dafnohori	ZMA.RenA_9096	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Dafnohori	ZMA.RenA_9096	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Gornja Sabanta	ZMA.RenA_9113	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Karacaby	ZMA.RenA_9121	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Karacaby	ZMA.RenA_9121	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Karacaby	ZMA.RenA_9121	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mitrašinci	ZMA.RenA_9140	1C 12T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Mitrašinci	ZMA.RenA_9140	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mitrašinci	ZMA.RenA_9140	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. ivanbureschi</i>	Mitrašinci	ZMA.RenA_9140	1C 13T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mitrašinci	ZMA.RenA_9140	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mitrašinci	ZMA.RenA_9140	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mitrašinci	ZMA.RenA_9140	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mitrašinci	ZMA.RenA_9140	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mitrašinci	ZMA.RenA_9140	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Mitrašinci	ZMA.RenA_9140	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Mitrašinci	ZMA.RenA_9140	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Mitrašinci	ZMA.RenA_9140	0.5C/T 12.5T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Resavica Pećina	ZMA.RenA_9150	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Resavica Pećina	ZMA.RenA_9150	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Resavica Pećina	ZMA.RenA_9150	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Sevlievo	ZMA.RenA_9154	1C 12T 1S_Cd	13

<i>T. ivanbureschi</i>	Sevlievo	ZMA.RenA_9154	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Sićevac	ZMA.RenA_9157	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Sićevac	ZMA.RenA_9157	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Sićevac	ZMA.RenA_9157	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Sićevac	ZMA.RenA_9157	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Vitanovac	ZMA.RenA_46933	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Vitanovac	ZMA.RenA_46933	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Vitanovac	ZMA.RenA_46933	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Vitanovac	ZMA.RenA_46933	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Đurinci	ZMA.RenA_9099	1C 12T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Đurinci	ZMA.RenA_9099	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Kentriko	ZMA.RenA_9127	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Kentriko	ZMA.RenA_9127	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kentriko	ZMA.RenA_9127	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kentriko	ZMA.RenA_9127	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kentriko	ZMA.RenA_9127	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kentriko	ZMA.RenA_9127	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kentriko	ZMA.RenA_9127	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kentriko	ZMA.RenA_9127	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kentriko	ZMA.RenA_9127	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kentriko	ZMA.RenA_9127	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Kentriko	ZMA.RenA_9127	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Kentriko	ZMA.RenA_9127	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Kentriko	ZMA.RenA_9127	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Kentriko	ZMA.RenA_9127	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Levski	ZMA.RenA_9134	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Levski	ZMA.RenA_9134	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Levski	ZMA.RenA_9134	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Levski	ZMA.RenA_9134	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Levski	ZMA.RenA_9134	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Levski	ZMA.RenA_9134	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Levski	ZMA.RenA_9134	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Levski	ZMA.RenA_9134	1C 13T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Levski	ZMA.RenA_9134	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Rakovski	ZMA.RenA_9149	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Rakovski	ZMA.RenA_9149	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Rakovski	ZMA.RenA_9149	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Rakovski	ZMA.RenA_9149	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Vitanovac	ZMA.RenA_9169	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Vitanovac	ZMA.RenA_9169	1C 13T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	14.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Vitanovac	ZMA.RenA_9169	0C 14T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Vitanovac	ZMA.RenA_9169	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Vitanovac	ZMA.RenA_9169	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Arandelovac	ZMA.RenA_9086	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Arandelovac	ZMA.RenA_9086	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Arandelovac	ZMA.RenA_9086	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Arandelovac	ZMA.RenA_9086	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Arandelovac	ZMA.RenA_9086	1C 12T 1S_Cd	13

<i>T. ivanbureschi</i>	Arandelovac	ZMA.RenA_9086	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Arandelovac	ZMA.RenA_9086	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Arandelovac	ZMA.RenA_9086	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Adapazari	ZMA.RenA_9082	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Adapazari	ZMA.RenA_9082	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Adapazari	ZMA.RenA_9082	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Adapazari	ZMA.RenA_9082	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Adapazari	ZMA.RenA_9082	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Adapazari	ZMA.RenA_9082	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Adapazari	ZMA.RenA_9082	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bigla	ZMA.RenA_9092	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bigla	ZMA.RenA_9092	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bigla	ZMA.RenA_9092	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bigla	ZMA.RenA_9092	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Bigla	ZMA.RenA_9092	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Grivac	ZMA.RenA_9115	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Grivac	ZMA.RenA_9115	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Grivac	ZMA.RenA_9115	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Grivac	ZMA.RenA_9115	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Grivac	ZMA.RenA_9115	1C 11T 1S_Cd	12
<i>T. ivanbureschi</i>	Grivac	ZMA.RenA_9115	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Grivac	ZMA.RenA_9115	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Grivac	ZMA.RenA_9115	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Grivac	ZMA.RenA_9115	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Grivac	ZMA.RenA_9115	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Georgia	IBISS_G22246	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Georgia	IBISS_G22247	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Georgia	IBISS_G22245	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Georgia	IBISS_G22242	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Georgia	IBISS_G22243	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Georgia	IBISS_G22244	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Kutuzovsko lake	IBISS_G22829	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Kutuzovsko lake	IBISS_G22832	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Kutuzovsko lake	IBISS_G22827	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Kutuzovsko lake	IBISS_G22822	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Kutuzovsko lake	IBISS_G22823	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Kutuzovsko lake	IBISS_G22837	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Kutuzovsko lake	IBISS_G22824	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Kutuzovsko lake	IBISS_G22828	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Kutuzovsko lake	IBISS_G22831	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Kutuzovsko lake	IBISS_G22830	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Kutuzovsko lake	IBISS_G22826	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Kutuzovsko lake	IBISS_G22825	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Kutuzovsko lake	IBISS_G22833	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Kutuzovsko lake	IBISS_G22835	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Kutuzovsko lake	IBISS_G22836	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Tabasaranskii	IBISS_G22809	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Tabasaranskii	IBISS_G22802	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Tabasaranskii	IBISS_G22805	1C 11T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	12.5

<i>T. karelinii</i>	Tabasaranskii	IBISS_G22813	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Tabasaranskii	IBISS_G22811	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Tabasaranskii	IBISS_G22807	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Tabasaranskii	IBISS_G22806	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Tabasaranskii	IBISS_G22808	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Tabasaranskii	IBISS_G22804	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Tabasaranskii	IBISS_G22821	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Tabasaranskii	IBISS_G22818	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Tabasaranskii	IBISS_G22820	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Tabasaranskii	IBISS_G22817	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Tabasaranskii	IBISS_G22816	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Tabasaranskii	IBISS_G22814	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Tabasaranskii	IBISS_G22819	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Tabasaranskii	IBISS_G22810	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Tabasaranskii	IBISS_G22815	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Dizabad	ZMA.RenA_2389	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. karelinii</i>	Dizabad	ZMA.RenA_2390	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. karelinii</i>	Akhaldaba	ZMA.RenA_9343	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. karelinii</i>	Akhaldaba	ZMA.RenA_9343	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_57c1	0.5C/T 13.5T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_47c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_30c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_43c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_49c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_28c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_37c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_54c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_36c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_41c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_38c1	1C 13T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	14.5
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_53c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_51c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_33c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_55c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_34c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_32c1	1C 13T 1S 0.5S/Cd_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_42c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_44c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_45c1	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_52c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_48c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_31c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_39c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_35c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_46c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_29c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_50c1	1C 13T 1S_Cd	13

<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_56c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_13c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_11c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_9c1	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_4c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_26c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_27c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_1c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_3c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_20c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_18c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_10c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_16c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_7c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_5c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_25c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_19c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_2c1	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_8c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_14c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_17c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_24c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_15c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_23c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_21c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_6c1	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Rataje	IBISS_22c1	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Galičica	IBISS_10c5	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Galičica	IBISS_1c5	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Galičica	IBISS_22c5	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Galičica	IBISS_23c5	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Galičica	IBISS_2c5	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Galičica	IBISS_28c5	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Galičica	IBISS_13c5	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Galičica	IBISS_30c5	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Galičica	IBISS_26c5	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Galičica	IBISS_15c5	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Galičica	IBISS_19c5	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Galičica	IBISS_8c5	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Galičica	IBISS_16c5	1C 13T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	14.5
<i>T. macedonicus</i>	Galičica	IBISS_25c5	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Galičica	IBISS_21c5	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Todorovce	IBISS_␣18931	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Todorovce	IBISS_␣18948	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Todorovce	IBISS_␣18945	1C 13T 1S_Cd	13.5
<i>T. macedonicus</i>	Todorovce	IBISS_␣18944	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Todorovce	IBISS_␣18933	1C 13T 1S_Cd	14



<i>T. macedonicus</i>	Todorovce	IBISS_ϣ18939	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Todorovce	IBISS_ϣ18941	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Todorovce	IBISS_ϣ18942	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Todorovce	IBISS_ϣ18934	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Todorovce	IBISS_ϣ18943	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Todorovce	IBISS_ϣ18929	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Todorovce	IBISS_ϣ18923	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Todorovce	IBISS_ϣ18924	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Todorovce	IBISS_ϣ18938	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Todorovce	IBISS_ϣ18940	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G23012	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G23007	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G23008	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G23009	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G23003	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G23002	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G23004	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G23011	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G23010	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G23006	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G23001	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G23000	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G22999	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G22998	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G22995	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G22993	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G22997	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G22996	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G22994	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	IBISS_G23005	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Višegrad	ZMA.RenA_9244	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Višegrad	ZMA.RenA_9244	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Stanišinci	ZMA.RenA_9158	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Stanišinci	ZMA.RenA_9158	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Stanišinci	ZMA.RenA_9158	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Stanišinci	ZMA.RenA_9158	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Ano Kalliniki	ZMA.RenA_9085	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Ano Kalliniki	ZMA.RenA_9085	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Ano Kalliniki	ZMA.RenA_9085	1C 13T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. macedonicus</i>	Ano Kalliniki	ZMA.RenA_9085	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Ano Kalliniki	ZMA.RenA_9085	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Ano Kalliniki	ZMA.RenA_9085	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Ano Kalliniki	ZMA.RenA_9085	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Karan	ZMA.RenA_9122	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Karan	ZMA.RenA_9122	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Karan	ZMA.RenA_9122	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Manastir Tavna	ZMA.RenA_9162	1C 14T 1S_Cd	15

<i>T. macedonicus</i>	Manastir Tavna	ZMA.RenA_9162	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Manastir Tavna	ZMA.RenA_9162	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Manastir Tavna	ZMA.RenA_9162	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Manastir Tavna	ZMA.RenA_9162	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Manastir Tavna	ZMA.RenA_9162	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Manastir Tavna	ZMA.RenA_9162	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Višegrad	ZMA.RenA_9168	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Višegrad	ZMA.RenA_9168	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Višegrad	ZMA.RenA_9168	1C 13T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. macedonicus</i>	Višegrad	ZMA.RenA_9168	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Višegrad	ZMA.RenA_9168	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Višegrad	ZMA.RenA_9168	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Višegrad	ZMA.RenA_9168	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Višegrad	ZMA.RenA_9168	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Višegrad	ZMA.RenA_9168	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Višegrad	ZMA.RenA_9168	1C 13T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. macedonicus</i>	Višegrad	ZMA.RenA_9168	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. macedonicus</i>	Gornja Čadavica	ZMA.RenA_9112	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. macedonicus</i>	Gornja Čadjavica	ZMA.RenA_9112	1C 14T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	14.5
<i>T. macedonicus</i>	Gornja Čadjavica	ZMA.RenA_9112	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. macedonicus</i>	Gornja Čadjavica	ZMA.RenA_9112	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Gornja Čadjavica	ZMA.RenA_9112	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. macedonicus</i>	Gornja Čadjavica	ZMA.RenA_9112	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Gornja Čadjavica	ZMA.RenA_9112	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Gornja Čadjavica	ZMA.RenA_9112	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Gornja Čadjavica	ZMA.RenA_9112	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. macedonicus</i>	Karan	ZMA.RenA_9123	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Karan	ZMA.RenA_9123	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Karan	ZMA.RenA_9124	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Lučane	ZMA.RenA_9137	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Lučane	ZMA.RenA_9137	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Lučane	ZMA.RenA_9137	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Lučane	ZMA.RenA_9137	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Lučane	ZMA.RenA_9137	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Lučane	ZMA.RenA_9137	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Lučane	ZMA.RenA_9137	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Lučane	ZMA.RenA_9137	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. macedonicus</i>	Lučane	ZMA.RenA_9137	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Lučane	ZMA.RenA_9137	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Lučane	ZMA.RenA_9137	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Lučane	ZMA.RenA_9137	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Probitip	ZMA.RenA_9147	1C 12T 1S_Cd	13

<i>T. macedonicus</i>	Probistip	ZMA.RenA_9147	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Probistip	ZMA.RenA_9147	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Probistip	ZMA.RenA_9147	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	ZMA.RenA_9098	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	ZMA.RenA_9098	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	ZMA.RenA_9098	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	ZMA.RenA_9098	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	ZMA.RenA_9098	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	ZMA.RenA_9098	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	ZMA.RenA_9098	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	ZMA.RenA_9098	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	ZMA.RenA_9098	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	ZMA.RenA_9098	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Divčibare	ZMA.RenA_9098	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Grčak	ZMA.RenA_9114	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Grčak	ZMA.RenA_9114	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Grčak	ZMA.RenA_9114	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Grčak	ZMA.RenA_9114	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Grčak	ZMA.RenA_9114	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Grčak	ZMA.RenA_9114	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Grčak	ZMA.RenA_9114	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Grčak	ZMA.RenA_9114	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. carnifex</i>	Podstrmec	IBISS_25c11	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Podstrmec	IBISS_13c11	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Podstrmec	IBISS_24c11	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Podstrmec	IBISS_22c11	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Podstrmec	IBISS_14c11	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Podstrmec	IBISS_17c11	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Podstrmec	IBISS_19c11	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Podstrmec	IBISS_18c11	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Podstrmec	IBISS_15c11	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. carnifex</i>	Podstrmec	IBISS_23c11	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Podstrmec	IBISS_14c11	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Podstrmec	IBISS_11c11	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. carnifex</i>	Podstrmec	IBISS_13c11	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Podstrmec	IBISS_12c11	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Podstrmec	IBISS_18c11	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Podstrmec	IBISS_17c11	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Podstrmec	IBISS_19c11	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Podstrmec	IBISS_15c11	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Podstrmec	IBISS_16c11	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Bominaco	ZMA.RenA_7473	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. carnifex</i>	Bominaco	ZMA.RenA_7473	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. carnifex</i>	Bominaco	ZMA.RenA_7473	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. carnifex</i>	Farma	ZMA.RenA_8034	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Farma	ZMA.RenA_8034	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Haidlhof	ZMA.RenA_8051	1C 14T 1S_Cd	15

<i>T. carnifex</i>	Haidlhof	ZMA.RenA_8051	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Geneve	ZMA.RenA_8074	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. carnifex</i>	Geneve	ZMA.RenA_8074	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Geneve	ZMA.RenA_8074	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Geneve	ZMA.RenA_8074	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Geneve	ZMA.RenA_8074	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Geneve	ZMA.RenA_8074	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Geneve	ZMA.RenA_8074	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Geneve	ZMA.RenA_8074	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Geneve	ZMA.RenA_8074	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Sinac	ZMA.RenA_8082	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Etzmannsdorf	ZMA.RenA_9105	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Farma	ZMA.RenA_9106	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Farma	ZMA.RenA_9106	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Farma	ZMA.RenA_9106	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Farma	ZMA.RenA_9106	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Fuscaldo	ZMA.RenA_9108	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Fuscaldo	ZMA.RenA_9108	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Fuscaldo	ZMA.RenA_9108	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. carnifex</i>	Fuscaldo	ZMA.RenA_9108	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Fuscaldo	ZMA.RenA_9108	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. carnifex</i>	Fuscaldo	ZMA.RenA_9108	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Fuscaldo	ZMA.RenA_9108	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Fuscaldo	ZMA.RenA_9108	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Fuscaldo	ZMA.RenA_9108	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Fuscaldo	ZMA.RenA_9108	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Fuscaldo	ZMA.RenA_9108	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Geneve	ZMA.RenA_9109	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. carnifex</i>	Geneve	ZMA.RenA_9109	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. carnifex</i>	Geneve	ZMA.RenA_9109	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Geneve	ZMA.RenA_9109	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Locarno	ZMA.RenA_9136	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Locarno	ZMA.RenA_9136	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Locarno	ZMA.RenA_9136	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. carnifex</i>	Locarno	ZMA.RenA_9136	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Locarno	ZMA.RenA_9136	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Pisa	ZMA.RenA_9145	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Pisa	ZMA.RenA_9145	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Pisa	ZMA.RenA_9145	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Sinac	ZMA.RenA_9155	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. carnifex</i>	Firenze	ZMA.RenA_9107	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Firenze	ZMA.RenA_9107	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Firenze	ZMA.RenA_9107	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Firenze	ZMA.RenA_9107	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. carnifex</i>	Firenze	ZMA.RenA_9107	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. carnifex</i>	Firenze	ZMA.RenA_9107	1C 13T 1S_Cd	14



<i>T. carnifex</i>	Kramplje	ZMA.RenA_ 9132	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Kramplje	ZMA.RenA_ 9132	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. carnifex</i>	Napoli	ZMA.RenA_ 9252	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. carnifex</i>	Napoli	ZMA.RenA_ 9252	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20159	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20150	1C 14T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	15.5
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20156	1C 14T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	15.5
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20133	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20147	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20151	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20135	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20152	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20155	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20161	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20157	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20137	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20144	1C 14T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	15.5
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20160	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20158	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20153	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20141	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20154	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20148	0.5C/T 15.5T 1S_Cd	16
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20142	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20143	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20134	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20138	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20140	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20163	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20136	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20145	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20162	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20131	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20132	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20149	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20139	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bela Crkva	IBISS_20146	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20062	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20060	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20063	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20061	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20064	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20047	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20043	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20045	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20065	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20058	1C 14T 1S_Cd	15

<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20054	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20052	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20042	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20049	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20055	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20079	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20075	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20070	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20073	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20072	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20071	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20080	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20077	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20074	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20069	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20057	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20059	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20056	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20066	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20050	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20067	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20068	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20053	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Miroč	IBISS_20051	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_6c27	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_13c27	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_2c27	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_7c27	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_9c27	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_5c27	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_12c27	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_3c27	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_11c27	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_1c27	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_7c27	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_11c27	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_13c27	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_8c27	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_15c27	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_10c27	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_3c27	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_4c27	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_16c27	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Negotin	IBISS_1c27	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7420	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7420	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7420	1C 14T 1S_Cd	15





<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8090	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8090	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8090	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8090	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8090	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8090	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8090	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8090	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9068	1C 14T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	15.5
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9069	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9069	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9069	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9069	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9069	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9071	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Biel	ZMA.RenA_9071	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bor	ZMA.RenA_9093	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bor	ZMA.RenA_9093	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Bor	ZMA.RenA_9093	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Kladovo	ZMA.RenA_9128	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. cristatus</i>	Kladovo	ZMA.RenA_9128	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. cristatus</i>	Klokočevac	ZMA.RenA_9130	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. cristatus</i>	Klokočevac	ZMA.RenA_9130	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Klokočevac	ZMA.RenA_9130	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. cristatus</i>	Klokočevac	ZMA.RenA_9130	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Ottenstein	ZMA.RenA_9143	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Sebis	ZMA.RenA_9152	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Stubik	ZMA.RenA_9159	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Stubik	ZMA.RenA_9159	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Stubik	ZMA.RenA_9159	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Stubik	ZMA.RenA_9159	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Stubik	ZMA.RenA_9159	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Tirgovište	ZMA.RenA_9163	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Tirgovište	ZMA.RenA_9163	1C 13T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	14.5
<i>T. cristatus</i>	Tirgovište	ZMA.RenA_9163	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Tirgovište	ZMA.RenA_9163	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Tirgovište	ZMA.RenA_9163	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Tirgovište	ZMA.RenA_9163	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Tirgovište	ZMA.RenA_9163	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Tirgovište	ZMA.RenA_9163	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Tirgovište	ZMA.RenA_9163	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Virfuri	ZMA.RenA_9167	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Virfuri	ZMA.RenA_9167	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Virfuri	ZMA.RenA_9167	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Virfuri	ZMA.RenA_9167	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Virfuri	ZMA.RenA_9167	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Virfuri	ZMA.RenA_9167	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Virfuri	ZMA.RenA_9167	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Virfuri	ZMA.RenA_9167	1C 14T 1S_Cd	15

<i>T. cristatus</i>	Virfuri	ZMA.RenA_9167	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Virfuri	ZMA.RenA_9167	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9263	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9263	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9264	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9264	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. cristatus</i>	Braïla	ZMA.RenA_9304	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. cristatus</i>	Jabukovac	ZMA.RenA_9119	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Jabukovac	ZMA.RenA_9119	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Jabukovac	ZMA.RenA_9119	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Jabukovac	ZMA.RenA_9119	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Jabukovac	ZMA.RenA_9119	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Lukovo	ZMA.RenA_9138	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. cristatus</i>	Peterborough	ZMA.RenA_9144	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. cristatus</i>	Sinaia	ZMA.RenA_9156	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. cristatus</i>	Sinaia	ZMA.RenA_9156	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Sinaia	ZMA.RenA_9156	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Sinaia	ZMA.RenA_9156	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Sinaia	ZMA.RenA_9156	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Sinaia	ZMA.RenA_9156	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Sinaia	ZMA.RenA_9156	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Sinaia	ZMA.RenA_9156	1C 13T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	14.5
<i>T. cristatus</i>	Sinaia	ZMA.RenA_9156	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Sinaia	ZMA.RenA_9156	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Peterborough	ZMA.RenA_9199	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Peterborough	ZMA.RenA_9199	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Peterborough	ZMA.RenA_9199	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Peterborough	ZMA.RenA_9199	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Tirgoviste	ZMA.RenA_9163	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Videle	ZMA.RenA_9166	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Videle	ZMA.RenA_9166	0C 15T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Videle	ZMA.RenA_9166	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Videle	ZMA.RenA_9166	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Videle	ZMA.RenA_9166	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Videle	ZMA.RenA_9166	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. cristatus</i>	Videle	ZMA.RenA_9166	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Videle	ZMA.RenA_9166	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. cristatus</i>	Videle	ZMA.RenA_9166	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Videle	ZMA.RenA_9166	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Canterbury	ZMA.RenA_9200	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Canterbury	ZMA.RenA_9200	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Canterbury	ZMA.RenA_9200	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. cristatus</i>	Saint-Lô	ZMA.RenA_9265	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9240	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9240	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9240	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8408	1C 14T 1S_Cd	15



<i>T. cristatus</i>	Limanowa	ZMA.RenA_9135	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Milanovac	ZMA.RenA_9139	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Milanovac	ZMA.RenA_9139	0C 15T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Milanovac	ZMA.RenA_9139	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. cristatus</i>	Milanovac	ZMA.RenA_9139	1C 13T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	14.5
<i>T. cristatus</i>	Milanovac	ZMA.RenA_9139	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Milanovac	ZMA.RenA_9139	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. cristatus</i>	Milanovac	ZMA.RenA_9139	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22550	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22552	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22555	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22556	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22558	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22540	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22557	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22547	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22559	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22554	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22549	1C 15T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	16.5
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22546	1C 17T 1S_Cd	18
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22544	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22551	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22543	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22542	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22545	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22541	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22553	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_G22548	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_15c10	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_16c10	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_18c10	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_9c10	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_3c10	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_2c10	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_1c10	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_17c10	1C 16T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	17.5
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_14c10	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_14c10	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_8c10	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_11c10	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_5c10	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_6c10	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_7c10	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_30c10	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_20c10	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_16c10	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_6c10	1C 16T 1S_Cd	17

<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_13c10	1C 15T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	16.5
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_24c10	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_11c10	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_10c10	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_2c10	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_23c10	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_3c10	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_1c10	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_17c10	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_12c10	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_4c10	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ivanovo	IBISS_4c10	1C 15T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	16.5
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	IBISS_G22924	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	IBISS_G22925	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	IBISS_G22928	1C 15T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	16.5
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	IBISS_G22929	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	IBISS_G22930	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	IBISS_G22931	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	IBISS_G22932	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	IBISS_G22933	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	IBISS_G22934	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	IBISS_G22935	1C 15T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	16.5
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	IBISS_G22936	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	IBISS_G22937	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Kikinda	IBISS_G22938	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Kikinda	IBISS_G22939	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Kikinda	IBISS_G22940	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Kikinda	IBISS_G22941	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Kikinda	IBISS_G22942	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Kikinda	IBISS_G22943	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Kikinda	IBISS_G22944	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Kikinda	IBISS_G22945	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Kikinda	IBISS_G22946	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Marchegg	ZMA.RenA_7640	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Öcsöd	ZMA.RenA_8040	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Alap	ZMA.RenA_8067	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Alap	ZMA.RenA_8067	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Alap	ZMA.RenA_8067	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ečka	ZMA.RenA_8068	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ečka	ZMA.RenA_8068	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	ZMA.RenA_8069	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. dobrogicus</i>	Senta	ZMA.RenA_8070	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Öcsöd	ZMA.RenA_8071	1C 17T 1S_Cd	18
<i>T. dobrogicus</i>	Donja Čađavica	ZMA.RenA_8077	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. dobrogicus</i>	Donja Čađavica	ZMA.RenA_8077	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. dobrogicus</i>	Donja Čađavica	ZMA.RenA_8077	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. dobrogicus</i>	Jamena	ZMA.RenA_8084	1C 16T 1S_Cd	17

<i>T. dobrogicus</i>	Donja Čađavica	ZMA.RenA_9101	1C 13T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	14.5
<i>T. dobrogicus</i>	Donja Čađavica	ZMA.RenA_9101	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Donja Čađavica	ZMA.RenA_9101	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. dobrogicus</i>	Donja Čađavica	ZMA.RenA_9101	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Donja Čađavica	ZMA.RenA_9101	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. dobrogicus</i>	Donja Čađavica	ZMA.RenA_9101	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. dobrogicus</i>	Donja Čađavica	ZMA.RenA_9101	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. dobrogicus</i>	Donja Čađavica	ZMA.RenA_9101	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Dugo Selo	ZMA.RenA_9103	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Körmend	ZMA.RenA_9131	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Öcsöd	ZMA.RenA_9141	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Öcsöd	ZMA.RenA_9141	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Öcsöd	ZMA.RenA_9141	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Öcsöd	ZMA.RenA_9141	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Öcsöd	ZMA.RenA_9141	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Öcsöd	ZMA.RenA_9141	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Öcsöd	ZMA.RenA_9141	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Sebis	ZMA.RenA_9152	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Sebis	ZMA.RenA_9152	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Sebis	ZMA.RenA_9152	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Sebis	ZMA.RenA_9152	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. dobrogicus</i>	Sebis	ZMA.RenA_9152	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. dobrogicus</i>	Svistov	ZMA.RenA_9160	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Svistov	ZMA.RenA_9160	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Szolnok	ZMA.RenA_9161	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Zupanja	ZMA.RenA_9172	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Zupanja	ZMA.RenA_9172	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Zupanja	ZMA.RenA_9172	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Zupanja	ZMA.RenA_9172	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Zupanja	ZMA.RenA_9172	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Zupanja	ZMA.RenA_9172	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 15T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	16.5
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 15T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	16.5
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 16T 1S_Cd	17

<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 15T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	16.5
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Debrc	ZMA.RenA_9097	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Podgorac	ZMA.RenA_9146	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Podgorac	ZMA.RenA_9146	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Zimnicea	ZMA.RenA_9171	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Zimnicea	ZMA.RenA_9171	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Tadten	ZMA.RenA_8041	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Tadten	ZMA.RenA_8041	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Tadten	ZMA.RenA_8041	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Alap	ZMA.RenA_9083	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Alap	ZMA.RenA_9083	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Alap	ZMA.RenA_9083	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. dobrogicus</i>	Alap	ZMA.RenA_9083	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Belgrade	ZMA.RenA_9090	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Belgrade	ZMA.RenA_9090	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Belgrade	ZMA.RenA_9090	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Belgrade	ZMA.RenA_9090	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Belgrade	ZMA.RenA_9090	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Belgrade	ZMA.RenA_9090	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Drösing	ZMA.RenA_9102	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Drösing	ZMA.RenA_9102	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Drösing	ZMA.RenA_9102	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Drösing	ZMA.RenA_9102	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Drösing	ZMA.RenA_9102	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ečka	ZMA.RenA_9104	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ečka	ZMA.RenA_9104	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ečka	ZMA.RenA_9104	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ečka	ZMA.RenA_9104	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ečka	ZMA.RenA_9104	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ečka	ZMA.RenA_9104	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ečka	ZMA.RenA_9104	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ečka	ZMA.RenA_9104	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ečka	ZMA.RenA_9104	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ečka	ZMA.RenA_9104	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ečka	ZMA.RenA_9104	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Ečka	ZMA.RenA_9104	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Ečka	ZMA.RenA_9104	1C 15T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	16.5
<i>T. dobrogicus</i>	Glušci	ZMA.RenA_9111	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Glušci	ZMA.RenA_9111	1C 16T 1S_Cd	17

<i>T. dobrogicus</i>	Glušci	ZMA.RenA_9111	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Glušci	ZMA.RenA_9111	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Glušci	ZMA.RenA_9111	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Glušci	ZMA.RenA_9111	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Glušci	ZMA.RenA_9111	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Glušci	ZMA.RenA_9111	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Glušci	ZMA.RenA_9111	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Jamena	ZMA.RenA_9120	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Jamena	ZMA.RenA_9120	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Jamena	ZMA.RenA_9120	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Jamena	ZMA.RenA_9120	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Jamena	ZMA.RenA_9120	1C 15T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	16.5
<i>T. dobrogicus</i>	Jamena	ZMA.RenA_9120	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Jamena	ZMA.RenA_9120	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Jamena	ZMA.RenA_9120	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	ZMA.RenA_9142	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	ZMA.RenA_9142	1C 15T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	16.5
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	ZMA.RenA_9142	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	ZMA.RenA_9142	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	ZMA.RenA_9142	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	ZMA.RenA_9142	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Opovo	ZMA.RenA_9142	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Senta	ZMA.RenA_9153	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Senta	ZMA.RenA_9153	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Senta	ZMA.RenA_9153	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Senta	ZMA.RenA_9153	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Senta	ZMA.RenA_9153	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Senta	ZMA.RenA_9153	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Senta	ZMA.RenA_9153	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Senta	ZMA.RenA_9153	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Senta	ZMA.RenA_9153	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Senta	ZMA.RenA_9153	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Senta	ZMA.RenA_9153	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Senta	ZMA.RenA_9153	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Senta	ZMA.RenA_9153	1C 15T 1S_Cd	16
<i>T. dobrogicus</i>	Senta	ZMA.RenA_9153	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. dobrogicus</i>	Senta	ZMA.RenA_9153	1C 16T 1S_Cd	17
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9834	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9819	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9833	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9831	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9824	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9835	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9827	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9814	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9825	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9815	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9823	1C 13T 1S_Cd	14



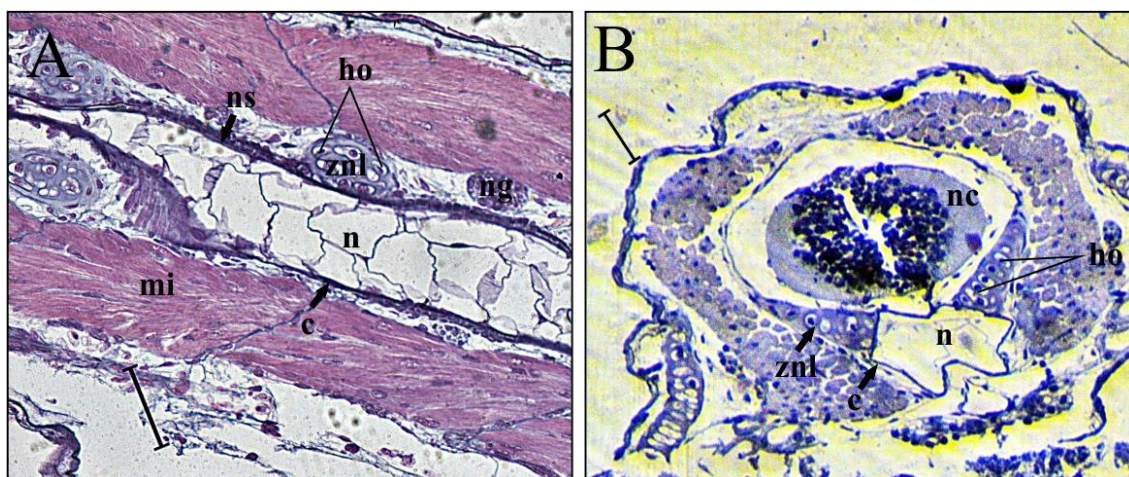
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9816	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9822	1C 14T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	15
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9828	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9829	1C 12T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9830	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9832	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9818	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9821	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9817	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9826	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_9820	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_G23025	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_G23026	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_G23027	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_G23028	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_G23029	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_G23030	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_G23031	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_G23032	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Vlasi	IBISS_G23033	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_6c33	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_8c33	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_4c33	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_1c33	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_3c33	1C 14T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	15
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_7c33	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_11c33	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_2c33	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_12c33	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_5c33	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_9c33	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_13c33	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_10c33	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_4c33	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_9c33	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_7c33	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_3c33	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_6c33	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_1c33	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_5c33	1C 12T 1S_Cd	14
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_8c33	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13,5
<i>T. ivanbureschi</i>	Berovo	IBISS_2c33	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22953	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22954	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22955	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22956	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22957	1C 13T 1S_Cd	14

<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22958	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22959	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22960	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22961	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22962	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22970	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22971	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22969	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22972	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22964	1C 13T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	14.5
<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22963	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22965	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22966	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22968	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Rtanj	IBISS_G22967	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Vranje-Sveti Ilija	IBISS_ϰ6220	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Vranje-Sveti Ilija	IBISS_ϰ6216	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Vranje-Sveti Ilija	IBISS_ϰ6215	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Vranje-Sveti Ilija	IBISS_14c7	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Vranje-Sveti Ilija	IBISS_ϰ6224	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Vranje-Sveti Ilija	IBISS_ϰ6222	1C 14T 1S_Cd	15
<i>T. macedonicus</i>	Vranje-Sveti Ilija	IBISS_ϰ6226	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Vranje-Sveti Ilija	IBISS_ϰ6221	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Vranje-Sveti Ilija	IBISS_ϰ6214	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Vranje-Sveti Ilija	IBISS_ϰ6228	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Vranje-Sveti Ilija	IBISS_ϰ6230	1C 13T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	14.5
<i>T. macedonicus</i>	Vranje-Sveti Ilija	IBISS_ϰ6213	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Vranje-Sveti Ilija	IBISS_ϰ6223	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Vranje-Sveti Ilija	IBISS_ϰ6232	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Vranje-Sveti Ilija	IBISS_11c7	1C 12T 1S_Cd	13
<i>T. macedonicus</i>	Vranje-Sveti Ilija	IBISS_11c7	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Vranje-Sveti Ilija	IBISS_21c7	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Vranje-Sveti Ilija	IBISS_18c7	1C 13T 1S_Cd	14
<i>T. macedonicus</i>	Vranje-Sveti Ilija	IBISS_17c7	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7364	1C 14T 1S_Cd	15
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7419	1C 13T 1S_Cd	14
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7525	1C 14T 1S_Cd	15
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7526	1C 13T 1S_Cd	14
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7527	1C 13T 1S_Cd	14
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7528	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7529	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7531	1C 13T 1S_Cd	14
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7532	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7533	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7534	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7535	1C 13T 1S_Cd	14
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7536	1C 12T 1S_Cd	13

<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7537	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7538	1C 13T 1S_Cd	14
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7539	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7541	1C 11T 1S_Cd	12
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7542	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7543	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7544	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7545	1C 13T 1S_Cd	14
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7598	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7607	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7608	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7609	1C 14T 1S_Cd	15
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7610	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7611	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7612	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7620	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7621	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7624	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7625	1C 13T 1S_Cd	14
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_7864	1C 11T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	12.5
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8033	1C 11T 1S_Cd	12
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8033	1C 13T 1S_Cd	14
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8033	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8052	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8057	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8058	1C 14T 1S_Cd	15
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8058	1C 14T 1S_Cd	15
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8058	1C 14T 1S_Cd	15
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8058	1C 13T 1S_Cd	14
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8058	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8058	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_8058	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9058	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9058	1C 13T 1S_Cd	14
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9058	1C 13T 1S_Cd	14
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9059	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9060	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9060	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9060	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9061	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9062	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9062	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9063	1C 13T 1S_Cd	14
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9064	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9065	1C 13T 1S_Cd	14
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9066	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9067	1C 12T 1S_Cd	13

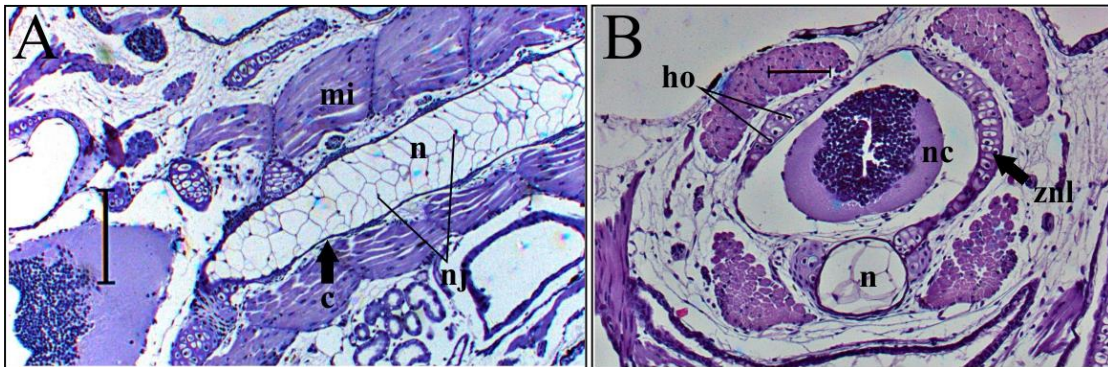
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9067	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9067	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Jublians	ZMA.RenA_9243	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Jublians	ZMA.RenA_9243	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9322	1C 12T 1S_Cd	13
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9241	1C 13T 1S_Cd	14
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9241	1C 13T 1S_Cd	14
<i>Hibridi</i>	Mayenne	ZMA.RenA_9241	1C 12T 0.5T/S 0.5S/Cd_Cd	13.5

Prilog Slika 1.



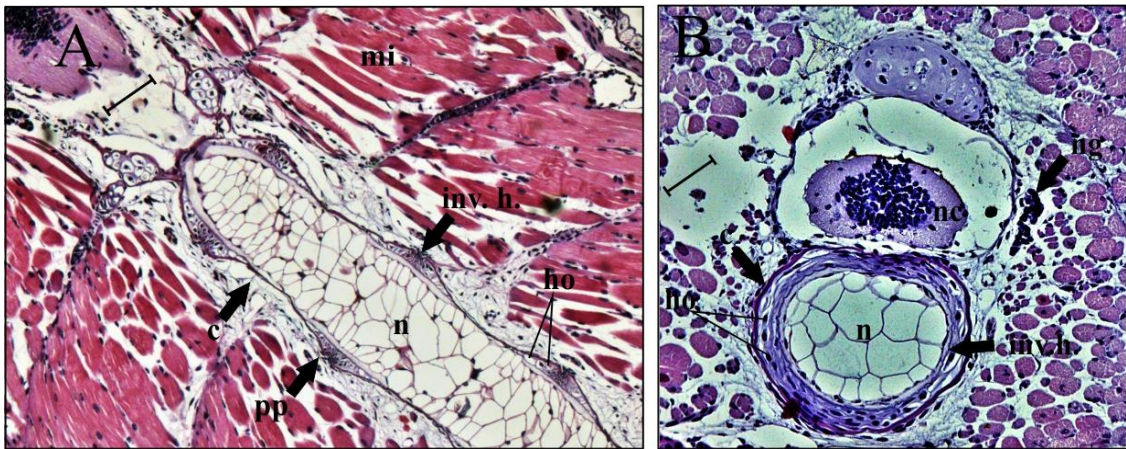
Histološki preseki kroz trupni pršljen na stadijumu 47 vrste *Triturus dobrogicus*. A) Uzdužni presek (H i E) uveličanje (skala uveličanja=50 $\mu$ m) B) Uzdužni presek (HE) uveličanje (skala uveličanja=50 $\mu$ m). Skraćenice: c-centrum, ho-hondrocite, n-notohorda, nc-nervna cev, ng-nervna ganglija, ns-notohordine sare, mi-miotom, znl-začetci neuralnih lukova.

**Prilog Slika 2.**



Histološki preseki kroz trupni pršljen na stadijumu 52 vrste *Triturus dobrogicus*. A) Uzdužni presek (H i E) uveličanje (skala uveličanja=100 $\mu$ m) B) Uzdužni presek (HE) uveličanje (skala uveličanja=100 $\mu$ m). Skraćenice: c-centrum, ho-hondrocite, n-notohorda, nc-nervna cev, nj-notohordina jedra, mi-miotom, znl-začetci neuralnih lukova.

**Prilog Slika 3.**



Histološki preseki kroz trupni pršljen na stadijumu 62. A) Uzdužni presek (HE) uveličanje (bar=200 $\mu$ m) B) Uzdužni presek (H i E) uveličanje (bar=200 $\mu$ m). Skraćenice: c-centrum, ho-hondrocite, inv.h-intervertebralna hrskavica, n-notohorda, nc-nervna cev, ng-nervna ganglija, mi-miotom, pp-perihordalni prsten.

## **Biografija autora**

Maja D. Slijepčević rođena je 05.07.1985. godine u Glini. Osnovnu i srednju školu završila je u Beogradu. Diplomirala je 2011. godine na Biološkom fakultetu Univerziteta u Beogradu (studijska grupa Biologija, studijski program Morfologija, sistematika i filogenija životinja) sa prosečnom ocenom 8,32. Diplomski rad pod naslovom “Morfološka varijabilnost glavenog skeleta malih mrmoljaka (*Lissotriton sp.*): interspecijska varijabilnost” odbranila je sa ocenom 10. Školske 2011/2012. upisala je doktorske studije na Biološkom fakultetu Univerziteta u Beogradu (studijski program Biologija, modul Morfologija, sistematika i filogenija životinja). Od novembra 2011. godine angažovana je na projektu 173043 “Diverzitet vodozemaca i gmizavaca Balkana: evolucionni aspekti i konzervacija”. Iste godine zaposlena je kao istraživač pripravnik na Odeljenju za evolucionu biologiju Instituta za biološka istraživanja “Siniša Stanković” Univerziteta u Beogradu. U zvanje istraživač saradnik izabrana je 23.09.2014. godine.

Rezultate svog dosadašnjeg istraživačkog rada objavila je u okviru 7 naučnih radova u časopisima međunarodnog značaja i tri saopštenja prezentovana na skupovima međunarodnog značaja.



Прилог 1.

## Изјава о ауторству

Потписани-а Маја Д. Слијепчевић

број индекса Б3031/2011

### Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

"Морфолошка варијабилност, еволуција и развиће кичменице код великих мрмољака (*Triturus*, Salamandridae, Caudata)"

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

Потпис докторанта

У Београду, 08.01.2018.

Слијепчевић Маја

Прилог 2.

## Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора Маја Д. Слијепчевић

Број индекса Б3031/2011

Студијски програм Морфологија, систематика и филогенија животиња

Наслов рада "Морфолошка варијабилност, еволуција и развиће кичменице код великих мрмољака (*Triturus*, Salamandridae, Caudata)"

Ментори

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

др Александар Урошевић, научни сарадник, Универзитет у Београду, Институт за биолошка истраживања "Синиша Станковић"

Потписани/а Маја Д. Слијепчевић

Изјављујем да је штампана верзија мог докторског рада истоветна електронској верзији коју сам предао/ла за објављивање на порталу **Дигиталног репозиторијума Универзитета у Београду**.

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

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

Потпис докторанта

У Београду, 08.01.2018

Слијепчевић Маја

Прилог 3.

### Изјава о коришћењу

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

“Морфолошка варијабилност, еволуција и развиће кичменице код великих мрмољака (*Triturus*, Salamandridae, Caudata)”

која је моје ауторско дело.

Дисертацију са свим прилозима предао/ла сам у електронском формату погодном за трајно архивирање.

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

1. Ауторство
2. Ауторство - некомерцијално
3. Ауторство – некомерцијално – без прераде
4. Ауторство – некомерцијално – делити под истим условима
5. Ауторство – без прераде
6. Ауторство – делити под истим условима

(Молимо да заокружите само једну од шест понуђених лиценци, кратак опис лиценци дат је на полеђини листа).

Потпис докторанта

У Београду, 08.01.2018.



1. Ауторство - Дозвољавање 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. Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела.
3. Ауторство - некомерцијално – без прераде. Дозвољавање 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. Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада.
5. Ауторство – без прераде. Дозвољавање 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. Дозвољавање 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.