

UNIVERZITET U BEOGRADU
RUDARSKO-GEOLOŠKI FAKULTET

Gordana S. Paunović

**ANALIZA KRANIJALNOG SKELETA
PLEISTOCENSKIH KRUPNIH BILJOJEDA
SA TERITORIJE SRBIJE PRIMENOM
GEOMETRIJSKE MORFOMETRIJE**

doktorska disertacija

Beograd, 2020.

UNIVERSITY OF BELGRADE
FACULTY OF MINING AND GEOLOGY

Gordana S. Paunović

**ANALYSIS OF THE CRANIAL SKELETON OF
PLEISTOCENE LARGE HERBIVORES FROM THE
TERRITORY OF SERBIA USING GEOMETRIC
MORPHOMETRICS**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2020

Mentor: Dr Katarina Bogićević, redovni profesor, uža naučna oblast – Paleontologija, Univerzitet u Beogradu, Rudarsko-geološki fakultet

Komentor: Dr Aleksandar Urošević, viši naučni saradnik, uža naučna oblast – Evolucionarna biologija, Univerzitet u Beogradu, Institut za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ – Institut od nacionalnog značaja, Beograd

Članovi komisije:

Dr Draženko Nenadić, redovni profesor, uža naučna oblast – Istorijaska geologija, Univerzitet u Beogradu, Rudarsko-geološki fakultet

Dr Zorica Lazarević, vanredni profesor, uža naučna oblast – Paleontologija, Univerzitet u Beogradu, Rudarsko-geološki fakultet

Dr Aleksandar Urošević, viši naučni saradnik, uža naučna oblast – Evolucionarna biologija, Univerzitet u Beogradu, Institut za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ – Institut od nacionalnog značaja, Beograd

Datum odbrane:

Zahvalnica

Veliku zahvalnost dugujem, pre svega, mentorki Prof. dr Katarini Bogićević i komentoru dr Aleksandru Uroševiću na velikoj podršci, stručnim savetima i pomoći tokom analiza materijala, pisanja teze kao i pri publikovanju radova. Takođe se zahvaljujem članovima komisije Prof. dr Draženku Nenadiću, Prof. dr Zorici Lazarević za sve korisne savete i pomoći prilikom izrade ove doktorske disertacije.

Želim da se zahvalim Aleksandru Uroševiću i Ljubomiru Zlatanoviću za fotografisanje analiziranog materijala.

Zahvaljujem se mr Dragani Nedeljković, Sanji Alaburić, Bobanu Filipoviću što su mi svesrdno ustupili materijal na obradu.

Hvala mojim prijateljima što su verovali u mene.

Hvala mojoj porodici, koja mi je bila podsticaj da doktorat privedem kraju. Ovo je naš zajednički uspeh.

*Ovu doktorsku disertaciju posvećujem
Teodori, Eleni i uspomeni na oca*

ANALIZA KRANIJALNOG SKELETA PLEISTOCENSKIH KRUPNIH BILJOJEDA SA TERITORIJE SRBIJE PRIMENOM GEOMETRIJSKE MORFOMETRIJE

Sažetak:

Na kranijalnom skeletu krupnih pleistocenskih biljojeda (sa akcentom na mamute i džinovske jelene), pronađenih na tlu Srbije, primenjene su metode geometrijske morfometrije. Ovakav fosilni materijal prvi put je prošao kroz takvu vrstu analize. Obradeni materijal je sakupljen na teritoriji Srbije i tezauriran u muzejima i privatnim zbirkama. Analiza je rađena samo na dobro očuvanim primercima donjih vilica sukcesivnih vrsta mamuta kao i na dobro očuvanim lobanjama mužjaka i ženki džinovskog jelena. Najveći deo dobijenih rezultata je publikovan ili je u procesu publikacije.

Primena geometrijske morfometrije, urađena je na dve grupe fosilnog materiala.

Kod prve, mamut-grupe, dobijeni su rezultati koji nedvosmisleno ukazuju na značajne morfološke razlike kod dve sukcesivne vrste (*Mammuthus trogontherii* i *Mammuthus primigenius*). Te razlike se mogu interpretirati kao posledica dejstva paleoekoloških faktora, pre svega drugačijeg režima ishrane, na promene oblika donje vilice u toku procesa specijacije. Pored toga, detaljno su ilustrovane ontogenetske promene oblika u okviru vrste *Mammuthus primigenius*, ali bez statističke potvrde tih rezultata. Iako je analiza fosilnog materijala u velikoj meri problematična zbog dostupnosti malog broja uzoraka i činjenice da je materijal u velikom procentu oštećen, naš uzorak pokazao se dovoljnim da ilustruje morfološke promene između dve sukcesivne vrste i da pruži statističku potvrdu tih rezultata.

Primenom geometrijske morfometrije, kod druge, jelen-grupe, na dobro očuvanim lobanjama mužjaka i ženki džinovskog jelena potvrdili smo prisustvo moguće intraspecijske diferencijacije i polnog dimorfizma u obliku. Dve moguće podvrste razlikovale su se u ukupnoj elongaciji i robusnosti lobanje. Glavna razlika između polova bila je vezana za elongaciju maksilarnog regiona, kao i povećanje orbitalnog regiona kod ženki i širenje bazikranijalnog regiona kod mužjaka. Kod krupnijih mužjaka ove promene su više izražene. Zbog male veličine uzorka nije moglo da se utvrdi statistička značajnost polnog dimorfizma u veličini i permutacioni test nije dao statističku potvrdu alometrije.

Ključne reči: paleontologija, krupni sisari, mamuti, džinovski jeleni, pleistocen, geometrijska morfometrija, Srbija.

Naučna oblast: Geo-nauke

Uža naučna oblast: Paleontologija

UDK broj: 56:591.4(497.11)(043.3)

ANALYSIS OF THE CRANIAL SKELETON OF PLEISTOCENE LARGE HERBIVORES FROM THE TERRITORY OF SERBIA USING GEOMETRIC MORPHOMETRICS

Abstract:

Geometric morphometrics was performed on the cranial skeleton of large Pleistocene herbivores (with emphasis on mammoths and giant deer) found in the Serbian territory. This kind of fossil material went through this kind of analysis for the first time. The processed material was collected in the territory of Serbia and stored in museums and private collections. The analysis was performed only on well-preserved specimens of the lower jaws of successive mammoth species as well as on the well-preserved skulls of male and female giant deer. Most of the results obtained have been published or are in the process of being published.

The application of geometric morphometrics was done on two groups of fossil material.

In the first, mammoth-group, results were obtained that indicate significant morphological differences in two successive species (*Mammuthus trogontherii* and *Mammuthus primigenius*). These differences can be interpreted as a consequence of the effect of paleoecological factors, primarily a different diet, on changes in the shape of the lower jaw during the speciation process. Also, ontogenetic changes of shape within the species *Mammuthus primigenius* are illustrated in detail, but without statistical confirmation of these results. Although the analysis of fossil material is largely problematic due to the availability of a small number of samples and the fact that the material is heavily damaged, our sample has proved sufficient to illustrate the morphological changes between the two successive species and to provide statistical confirmation of these results.

By applying geometric morphometrics in the second, deer-group, on the well-preserved skulls of male and female giant deer, we confirmed the presence of possible intraspecific differentiation and sexual dimorphism in shape. The two possible subspecies differed in overall skull elongation and robustness. The main difference between the sexes was related to the elongation of the maxillary region, as well as an increase in the orbital region in females and the widening of the basicranial region in males. In larger males, these changes are more pronounced. Due to the small sample size, the statistical significance of sexual dimorphism in size could not be determined and the permutation test did not give statistical confirmation for allometry.

Key words: paleontology, megafauna, mammoths, giant deer, Pleistocene, geometric morphometrics, Serbia.

Scientific field: Geo-sciences

Scientific subfield: Palaeontology

UDC number: 56:591.4(497.11)(043.3)

SADRŽAJ

1. UVOD	1
1.1. PLEISTOCEN (OSNOVNA PODELA, PALEOKLIMATSKE I PALEOGEOGRAFSKE KARAKTERISTIKE).....	1
1.2. DOSADAŠNJA ISTRAŽIVANJA PLEISTOCENSKIH KRUPNIH SISARA.....	3
1.2.1. PALEONTOLOŠKA ISTRAŽIVANJA NA TLU NEKADAŠNJE JUGOSLAVIJE I KASNIJE SAME SRBIJE.....	3
1.2.2. PRIMENA METODA GEOMETRIJSKE MORFOMETRIJE U PALEONTOLOGIJI.....	4
1.3. STRATIGRAFSKE I PALEONTOLOŠKE KARAKTERISTIKE NASLAGA IZ KOJIH POTIČU OSTACI PLEISTOCENSKE MEGAFaUNE.....	5
1.3.1 PALEOGEOGRAFSKE PRILIKE SMEDEREVA I NJEGOVE ŠIRE OKOLINE TOKOM PLEISTOCENA.....	9
1.4. OPŠTE ODLIKE I VRSTE PLEISTOCENSKIH MEGAHERBIVORA (SA FOKUSOM NA STEPSKOG I RUNASTOG MAMUTA, DŽINOVSKE JELENA) KOJI SU NALAŽENI NA TLU SRBIJE.....	10
1.4.1. MAMUTI.....	10
1.4.1.1. NALAZI MAMUTA NA TLU SRBIJE.....	14
1.4.2. DŽINOVSKI JELEN.....	15
1.4.2.1. NALAZI DŽINOVSKE JELENA NA TLU SRBIJE.....	16
1.5. OPŠTE ODLIKE I MORFOLOGIJA GLAVENOG SKELETA MAMUTA I DŽINOVSKE JELENA (OSRVT NA DOSADAŠNJA ISTRAŽIVANJA)	16
1.5.1. MORFOLOŠKE KARAKTERISTIKE VRSTA <i>M. TROGONThERII</i> I <i>M. PRIMIGENIUS</i>.....	16
1.5.2. MORFOLOŠKE KARAKTERISITIKE I POLNI DIMORFIZAM VRSTE <i>MEGALOCEROS GIGANTEUS</i>.....	17
1.6. CILJEVI ISTRAŽIVANJA.....	17
2. MATERIJAL I METODE.....	18
2.1. PREGLED MATERIJALA (DOSADAŠNJA ISTRAŽIVANJA, METODE ZAŠTITE PALEONTOLOŠKOG MATERIJALA).....	18
2.2. PRIPREMA MATERIJALA ZA ANALIZE.....	23
2.2.1. FOTOGRAFISANJE ODABRANIH PRIMERAKA.....	23
2.3 MORFOMETRIJSKE ANALIZE.....	23
2.3.1. ODREĐIVANJE SPECIFIČNIH TAČAKA.....	24

2.3.2. GEOMETRIJSKA MORFOMETRIJA I STATISTIČKA OBRADA PODATAKA.....	29
Generalizovana Prokrustova analiza (GPA).....	29
Analiza glavnih komponenti (PCA).....	29
Prokrustove i Mahalanobisove distance	29
Regresija.....	30
2.3.2.1. ANALIZE KORIŠĆENE ZA MAMUT-GRUPU.....	30
2.3.2.2. ANALIZE KORIŠĆENE ZA JELEN-GRUPU.....	31
3. REZULTATI	32
3.1. REZULTATI ZA MAMUT GRUPU.....	32
3.2. REZULTATI ZA JELEN GRUPU.....	38
4. DISKUSIJA	43
4.1. MAMUT GRUPA.....	43
4.1.1. INTERSPECIJSKA DIFERENCIJACIJA.....	43
4.1.2. ALOMETRIJSKI ODNOSI.....	45
4.2. JELEN GRUPA.....	45
4.2.1. INTRASPECIJSKA DIFERENCIJACIJA U VELIČINI I OBLIKU.....	45
4.2.2. POLNI DIMORFIZAM U VELIČINI I OBLIKU.....	46
4.2.3. RAZLIKE IZMEĐU BAZALNE I LATERALNE PERSPEKTIVE.....	46
4.2.4. ALOMETRIJSKI ODNOSI.....	46
5. ZAKLJUČCI I PRERSPEKTIVE.....	47
6. LITERATURA	48
PRILOZI.....	62

1. UVOD

Tema ove doktorske disertacije je sublimacija mog višegodišnjeg rada na proučavanju materijala iz muzejskog fonda "Muzeja u Smederevu". Kao kustos muzeja, osnovala sam Paleontološku zbirku 2002. godine. Zbirka je tokom ovih godina proširivana, obrađivana, a rezultati publikovani. Ona danas broji 177 ostataka, kako kranijalnog i vankranijalnog skeleta krupnih sisara pleistocenske starosti, koji su pretežno nalaženi u rečnim sedimentima, tako i raznovrsne malakofaune neogene starosti.

Tokom 2015. godine odslušala sam kurs na Biološkom fakultetu Univerziteta u Beogradu pod nazivom "Geometrijska morfometrija" i zaključila da te metode mogu da primenim na paleontološkom materijalu koji je tezaus muzeja. Međutim, mali broj dobro očuvanih primeraka u fundusu Muzeja u Smederevu nije bio dovoljan za istraživanje, tako da je u analizu uključen sav materijal koji je bio dostupan, a koji je bio dobro očuvan, sa teritorije cele Srbije. U okviru ovih analiza, osim pleistocenskih ostataka krupnih sisara iz fundusa Muzeja u Smederevu, korišćen je materijal još i iz Prirodnjačkog muzeja u Beogradu, Muzeja Srema iz Sremske Mitrovice i iz privatnih kolekcija Dragana Nikolića iz Rama i Bobana Filipovića iz Užica. Analize su rađene na dobro očuvanim primercima kranijalnih skeleta pleistocenskih krupnih kičmenjaka, u ovom slučaju mamuta (*Mammuthus trogontherii* i *M. primigenius*) i džinovskih jelena (*Megaloceros giganteus*). Analize geometrijske morfometrije, u kombinaciji sa metodama multivarijatne statistike, dale su evidentne rezultate koji su predstavljeni u ovoj disertaciji.

Primena geometrijske morfometrije u Srbiji do sada je bila vezana za recentni materijal (Blagojević i Milošević - Zlatanović, 2011; Ćirović, 2000; Ivanović et al., 2013; Milenković i sar., 2010; Trbojević i Ćirović, 2016; Jojić et al. 2012a, 2012b, 2014a, 2014b, 2017; Urošević, 2012; Urošević et al. 2013), što studiju u sklopu ovog doktorata čini pionirskom u našoj zemlji, a i šire. Zbog malog uzorka i generalno lošeg stanja paleomaterijala, geometrijska morfometrija je i u svetu retko primenjivana u ovoj oblasti. Ova studija prezentuje prvi u svetu primer primene geometrijske morfometrije na glavenom skeletu mamuta i džinovskih jelena.

1.1 PLEISTOCEN (OSNOVNA PODELA, PALEOKLIMATSKE I PALEOGEOGRAFSKE KARAKTERISTIKE)

Pleistocen je geološka epoha u okviru kvartarnog perioda, koja je počela pre 2,588 miliona godina i završila se pre 11.700 godina. Još od 1932. godine, od drugog kongresa INQUA u Sankt Petersburgu (tadašnjem Lenjingradu), pleistocen je podeljen na donji, srednji i gornji (Litt & Gibbard, 2008; Subcommission on Quaternary Stratigraphy, 2019).

Početak pleistocena definisan je granicom između normalnog Gaus (Gauss) i reversnog Matujama (Matuyama) ciklusa, pre 2,59 miliona godina, u vreme kada dolazi do značajnog zahlađenja na severnoj polulopti i smene suvih hladnih i toplih vlažnih razdoblja. Definisanjem donje granice pleistocena od strane Međunarodne zajednice za geološke nauke (IUGS) od 2009. godine, period od pre 2,58 miliona godina, koji predstavlja početak gelasijena (Gelasian), kata koji je ranije ubrajan u pliocen, prihvaćen je kao početak kvartara (slika 1). Smatra se da se ova granica poklapa sa početkom morskog izotopnog stadijuma 103 (MIS 103). Granica između donjeg i srednjeg pleistocena nalazi se na granici reversne paleomagnetne epohe Matujama i normalne Brines epohe, hronološki utvrđene na oko 781.000 godina. Granica između srednjeg i

gornjeg pleistocena utvrđena je na 126.000 godina i smatra se da se poklapa sa početkom morskog izotopnog stadijuma 5 (MIS 5) (Ohno et al., 2008).

Granica između pleistocena i holocena definisana je krajem poslednje glacijacije, utvrđena je na oko 11.500 godina pre savremenog doba, što otprilike odgovara početku morskog izotopnog stadijuma 1 (MIS 1) (Stevanović i dr., 1992; Nenadić i Bogićević, 2010).

Klimatske karakteristike pleistocena

Specifičnost pleistocena ogleda se u ponavljanju klimatskih oscilacija, koje su obeležene glacijalnim i interglacijalnim etapama (glacijalima i interglacijalima). Glacijali su hladna razdoblja u geološkoj prošlosti (bilo ih je nekoliko i u starijim etapama geološke istorije Zemlje), tokom kojih dolazi do formiranja centara zaglečavanja i širenja ledničkih pokrova, dok su interglacijali toplija razdoblja, kada dolazi do otopljanja i povlačenja ledničkih pokrova. Najveće godišnje temperaturne oscilacije u nekim delovima sveta, između hladnih i toplih intervala, iznosile su i više od 15°C (Stevanović i dr., 1992).

Smene klimatskih prilika tokom kvartara potpuno objašnjava astronomska teorija ili “Milankovićeve ciklusi osunčavanja” (Milanković, 1941). Tri varijable orbitalnog odnosa Sunce–Zemlja, koje utiču na količinu sunčevog zračenja, a dolazi na Zemlju čine:

- promena ekscentričnosti Zemljine orbite oko Sunca,
- promena nagiba Zemljine ose rotacije u odnosu na ravan orbite i
- precesija, odnosno revolucija Zemljine rotacione ose.

Milanković je egzaktno matematički utvrdio da povremeno povećanje ili slabljenje primljenog Sunčevog zračenja, usled promene astronomskih elemenata, direktno utiče na klimatski sistem Zemlje, odnosno na pojavu i smenu glacijalnih i interglacijalnih doba (Maksimović i dr., 2013).

U poslednjih 700.000 godina na Zemlji uglavnom preovladavaju glacijalni uslovi, a prekidaju ih daleko kraći interglacijali. Glacijali počinju postepenim padom temperature, traju dugo, oko 100.000 godina, a završavaju se naglim porastom temperature, dok toplija razdoblja (interglacijali), traju samo oko 10.000 godina, posle čega ponovo dolazi do postepenog pada temperature (Nenadić i Bogićević, 2010).

Paleogeografske prilike tokom kvartara

Tokom pleistocena na tlu današnje Evrope došlo je do promene biotopa, tj. oblasti sa jedinstvenim ekološkim uslovima koje su podobne za život određenih biljaka i životinja. Početkom pleistocena, veliki procenat krupne faune živeo je na pašnjacima ili umereno toplim savanama, a krajem starijeg i tokom mlađeg srednjeg pleistocena fauna je adaptirana na klimatske uslove u kojima je dominirao uglavnom aridni režim. U srednjem pleistocenu, dominira tipično hladna klima sa niskim travnatim rastinjem koje je rasprostranjeno do mediteranske obale. Na ovakvim staništima karakterističnu megafaunu činili su džinovski jeleni, mamuti i runasti nosorozi. Tokom mlađeg pleistocena fauna zapadne Evrope je postepeno stekla modernu konfiguraciju (Palombo & Valli, 2003/4).

datovanje u milionima god.	stara podela	nova podela (od 2009. god.)
0.0117	aurelijen	Tarantian
0.126		
0.126	galerijen	Ionian/Cibanian
~		
~0.350		
0.781	gornji i srednji	Calabrian
0.781		
~1.200	vilafrank	Gelasian
1.806		
1.806	vilafrank	Gelasian
2.588		

Slika 1. Shematski prikaz korelativnih odnosa između geohronološkog datovanja

1.2. DOSADAŠNJA ISTRAŽIVANJA PLEISTOCENSKIH KRUPNIH SISARA

1.2.1. PALEONTOLOŠKA ISTRAŽIVANJA NA TLU NEKADAŠNJE JUGOSLAVIJE I SRBIJE

Istraživanje pleistocenskih krupnih sisara koji su pronađeni na tlu Srbije zaokuplja pažnju geologa više od jednog veka.

Među prvim radovima sa ovom tematikom nalaze se članci osnivača Geološkog zavoda Velike Škole, Jovana Žujovića, koji je (1896) analizirao skelet nosoroga, a 1900. godine objavio publikaciju o pojedinačnim nalazima zuba mamuta kod Višnice.

Detaljan opis pleistocenskih nalaza nosoroga sa tla Hrvatske i Slovenije publikuje Gorjanović – Kramberger (1913).

U periodu između dva svetska rata i kasnije, ovom tematikom se bavi Laskarev V. (1949), proučavajući stratigrafiju neogena i kvartara fosilnih sisara u Srbiji.

Rakovec (1954) daje detaljan opis fosilnih vrsta surlaša u Sloveniji i 1955. godine isti autor objavljuje rad o bovidima na slovenačkom tlu, a naredne 1956. godine, rad o losovima u tadašnjoj Jugoslaviji.

Nekoliko radova sa paleontološkim opisima i morfometrijskim podacima za pleistocenske krupne sisare u Hrvatskoj i Jugoslaviji uopšte, publikuje Malez (1961a, 1961b).

Tokom 1981. godine, Pavlović u svom radu obrađuje ostatke bovida iz fundusa Prirodnjačkog muzeja u Beogradu.

Iz istog fundusa, tačnije, iz zbirke kvartarnih sisara Prirodnjačkog muzeja u Beogradu, Marković (1988) je detaljno opisao osteološke i odontološke ostatke mamuta.

Pregledan i detaljan rad o osnovnim metodama merenja lobanje i izolovanih zuba kod surlaša objavljuje Lenardić (1991a, 1991b).

Iste godine, Dimitrijević iznosi rezultate detaljne analize kvartarnih sisara u Smolučkoj pećini u jugozapadnoj Srbiji.

Nedeljković (2002, 2004, 2005, 2012) u radovima predstavlja morfometrijsku analizu više lobanja džinovskog jelena koje su pronađene na različitim lokacijama u koritu reke Save.

Prve rezultate o konzervacionom radu na mamutu, koji je pronađen u Kikindi, publikuje Milivojević (2011).

Naredne godine, publikuje se detaljna analiza pronađenog skeleta stepskog mamuta u Kostolcu (Lister et al., 2012).

Paunović (2012) publikuje detaljan morfometrijski prikaz jedine do sada obrađene lobanje juvenilne individue runastog mamuta. Paunović i Filipović (2016) publikuju pionirski zahvat u Srbiji rekonstrukcije nedostajućih delova rogova na primerku džinovskog jelena. U svom radu Paunović (2018) prezentuje detaljnu morfometrijsku analizu odlično očuvane lobanje ženke džinovskog jelena pronađene u srednjem toku Dunava kod Rama.

Nedeljković (u štampi) objavljuje rad o nalasku kompletno očuvane lobanje ženke džinovskog jelena iz korita reke Save.

1.2.2. PRIMENA METODA GEOMETRIJSKE MORFOMETRIJE U PALEONTOLOGIJI

Geometrijska morfometrija je najčešće primenjivana na recentnim vrstama faune i flore zbog velike zastupljenosti primeraka. Glavni razlog što je ovaj vid analize slabije korišćen za analizu paleontološkog materijala je mali broj dobro očuvanih primeraka na kojima je mogao da se istražuje matematički oblik morfoloških celina preko njihove geometrije (Rohlf, 2000).

Primena geometrijske morfometrije u paleontologiji počinje od kraja 90-ih godina XX veka kao alat za eksplorativne studije ili potvrđivanje hipoteza. Goswami u većini svojih radova primenjuje geometrijsku morfometriju na fosilnim sisarima (2006a, 2006b, 2007), Alvarez – Lao & Mendez (2011) primenili su metode linearne (tradicionalne) morfometrije kako bi istražili ontogenetske promene i polni dimorfizam na većem broju primeraka kod mandibula runastih mamuta. Morfološke studije rađene su i na fosilima koji su pronađeni na terenima Srbije. Radović (2013) primenjuje multivarijatnu statistiku na linearnim merama kod vilica pleistocenskih hominida, Paunović et al. (2017) publikuju rezultate eksplorativne analize varijabilnosti oblika mandibule i ontogenetskih promena oblika kod stepskog i runastog mamuta. Takođe, Paunović et al. (u reviziji) predstavljaju rezultate analize intraspecijske diferencijacije i polnog dimorfizma na lobanjama džinovskog jelena.

Za morfološke studije, posebno za ontogenetske optimalan je veliki broj uzoraka (Cardini & Elton, 2007; Álvarez-Lao & Mendez, 2011). Kada je u pitanju fosilni materijal, retkost je sakupiti veći broj dobro očuvanih primeraka na kojima bi mogle da se urade analize. To je slučaj i sa vrstom *M. trogontherii*, čiji se dobro očuvani nalazi smatraju retkim (Lenardić, 1994; Mol & Lacombat, 2009; Lister & Stuart, 2010;

Athanassiou, 2012; Paunović et al., 2017). Takođe, kod džinovskog jelena postoji problem tafonomske pristrasnosti, jer su lobanje ženki obično sačuvane u mnogo manjem broju od lobanja mužjaka, koje su prepoznavaone kao atraktivnije (Barnosky, 1985; Paunović et al., u reviziji). S druge strane, male veličine uzorka ($N < 10$) mogu dati relativno precizne procene srednje veličine, standardne devijacije i varijanse oblika (Cardini & Elton, 2007). Eksplorativne studije mogu, primenom metoda geometrijske morfometrije, dati validne rezultate čak i sa ekstremno ograničenim veličinama uzorka (Ivanović et al., 2013).

U ovoj disertaciji zadatak je bio da se, primenom metode geometrijske morfometrije na malom broju primeraka koji je pronađen na terenu Srbije, ispituju morfološke karakteristike donjih vilica mamuta i lobanja džinovskih jelena.

1.3 STRATIGRAFSKE I PALEONTOLOŠKE KARAKTERISTIKE NASLAGA IZ KOJIH POTIČU OSTACI PLEISTOCENSKE MEGAFaUNE

Kranijalni skelet krupnih biljojeda, analiziran u ovoj disertaciji potiče iz pleistocenskih naslaga Dunava kod Rama, iz srednjeg toka Morave kod ušća u Dunav, zatim iz Save kod Sremske Mitrovice, Hrtkovaca i Polaja (Gilić, 1997; Paunović, 2012, 2013a, 2016). Primena geometrijske morfometrije na ovoj vrsti materijala je otežana i retko primenjivana (Paunović et al., 2017) zato što je dobro očuvan materijal dostupan u malom broju uzoraka, za razliku od fragmetovanog paleontološkog materijala, čiji su nalazi u fluvijalnim naslagama veoma česti. Međutim, detaljnim pregledom muzejskih zbirki i privatnih kolekcija na području Srbije napravljen je dovoljan broj uzoraka koji je dao statistički potvrđan rezultat (Paunović et al., 2017).

Pleistocenske fluvijalne naslage imaju značajno rasprostranjenje na području Srbije, posebno u priobalju Dunava i Save kao južnom delu Panonskog basena, gde su skoro uvek prekrivene naslagama mlađeg pleistocena ili holocena. Njihova debljina varira u intervalu od 20 do 30 metara u perifernim delovima, dok u depresijama vojvođanskog dela Panonskog basena prelazi i preko 100 metara (Rakić, 1977; Nenadić, 2003). Problematikom ovih sedimenata, koja je bila predmet višedecenijskih proučavanja, bavili su se stručnjaci različitih profila (Laskarev, 1938; Stevanović, 1977; Rakić, 1976, 1977, 1985, 1990; Rakić i dr. 1997, 2002; Knežević i dr., 1998; Jevremović & Kuzmić, 1999; Nenadić, 2003; Nenadić et al., 2009, 2013, 2015, 2016; Gaudenyi et al., 2015; Nenadić et al., 2015; Nenadić & Bogičević, 2014 i dr.)

Ove naslage, poznate i kao „slojevi sa *Corbicula fluminalis*“ ili „makiški slojevi“, dobile su naziv na osnovu prisustva vrste školjaka roda *Corbicula* identifikovanih prvi put od strane Laskareva (1938). Litološki, pleistocenske fluvijalne naslage izgrađene su od ciklične smene tvorevina korita (šljunkovi i peskovi) i tvorevina povodnja (alevriti i gline). Pored repernih vrsta *Corbicula fluminalis* (Müller) i *Viviparus boeckhi* (Halavats), najčešći prisutni mekušci u ovim naslagama su *Microcoplia daudebartii acicularis* (Férrusac), *Esperia esperi* (Férrusac), *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer), *L. fuscus* (Pfeiffer), *Holandriana holandri* (Pfeiffer), *Theodoxus transversalis* (Pfeiffer), *T. danubialis* (Pfeiffer), *Bithynia tentaculata* (Linnaeus) itd. (Nenadić, 2003; Nenadić et al., 2009, 2015, 2016).

Na osnovu superpozicije i litofacijalnih karakteristika u ovim naslagama mogu se uočiti dva ciklusa aluvijalne sedimentacije: stariji ciklus, u kome dominiraju peskovi i šljunkovi (policiklična rečna faza) i mlađi ciklus, izgrađen pretežno od alevrita (rečno-barske tvorevine). U priobalju Dunava i Save na području Srema ove tvorevine su uglavnom taložene preko različitih nivoa pleistocenskih paludinskih slojeva i heterogenih peskova i šljunkovitih glina barsko-jezerskih sedimenata plio-pleistocena, dok na ušću ove dve reke čine povlatu laporovito-glinovitim tvorevinama gornjeg miocena (panona i ponta). Njihovu povlatu čine pleistocenske eolske naslage prostrane Sremske lesne zaravni i holocenski aluvijalni nanosi u domenu rečnih dolina Dunava i Save (Knežević i dr., 1998; Nenadić et al., 2009, 2015, 2016).

Na prostorima južnog Banata tvorevine sličnih litoloških karakteristika (šljunkovi i peskovi, sa sporadičnom pojavom alevrita i glina) leže preko tvorevina punta ili različitih litoloških članova paludinskih slojeva, ekvivalenta starijeg dela gornjeg pliocena. Povlatu ovim naslagama čine ili tvorevine eolskog tipa, kao što je Tamiški lesni plato i lesni obod Deliblatske peščare ili aluvijalni nanosi Dunava, Tise, Tamiša, Begeja i drugih tokova (Rakić, 1977; Nenadić i Bogičević, 2010).

Na osnovu prisustva rukovodećih vrsta kao što su *Corbicula fluminalis* (Müller), *Viviparus boeckhi* (Halavats) i *Esperia esperi* (Férrusac), za ove rečne naslage može se pretpostaviti da pripadaju delu donjeg i srednjeg pleistocena (Nenadić et al., 2009, 2015, 2016; Gaudenyi et al., 2015).

Naslage sličnih karakteristika, a koje je moguće korelisati sa sinhronim tvorevinama severno od Dunava i Save, grade visoke terase dolinskih sistema Dunava i Morave. U morfološkom pogledu, ovi terasni nivoi su eroziono-akumulacionog karaktera, a ispod pleistocenskih fluvijalnih tvorevina nalaze se prekvartarne naslage različitog sastava i starosti.

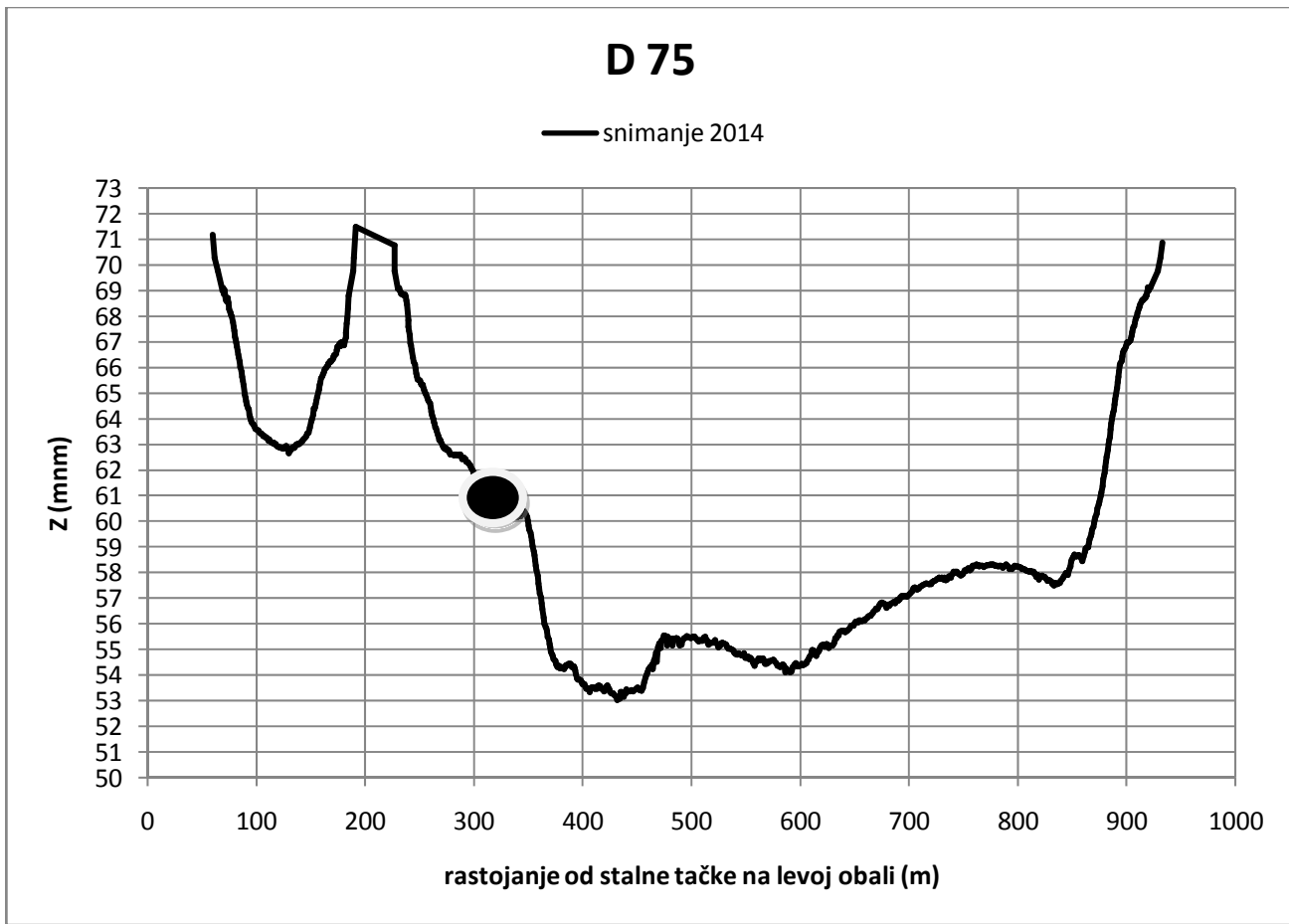
Prema Rakiću (1977, 1990) i Nenadiću et al. (2014, 2015) fluvijalne pleistocenske naslage Vojvodine mogu se korelisati sa šljunkovima visokih dunavskih terasa (150-160 mrv, 90-110 mrv i 50-60 mrv). Sedimenti koji izgrađuju ove terase odlikuju se višekratnom smenom šljunkova i peskova uz sporadičnu pojavu alevrita u okviru kojih se mogu uočiti 2-4 akumulaciona ciklusa, tj. vertikalnih smenjivanja naslaga korita (šljunkova i peskova) i naslaga povodnja (alevrita). To su naslage uvećane debljine čije se vrednosti kreću od 15-30 m, dok se niže terase (ispod 50-60 mrv) karakterišu normalnom debljinom aluvijona, od 3-15 m.

Stratigrafska pozicija pleistocenskih rečnih naslaga kod dunavskih terasa je složenija nego što je to slučaj sa ovim sedimentima formiranim u domenu Panonskog basena. Postponti tektonski pokreti i povlačenje vode iz Panonskog domena, doveli su do formiranja složenog akvatorija tokom starijeg i srednjeg pleistocena. Tu su se stvarali rečni policiklični sedimenti koji čine povlatu pontskim i donjepaludinskim slojevima (Rakić, 1977; Nenadić et al., 2015), a takav odnos naslaga je karakterističan i na području Kladovskog ključa.

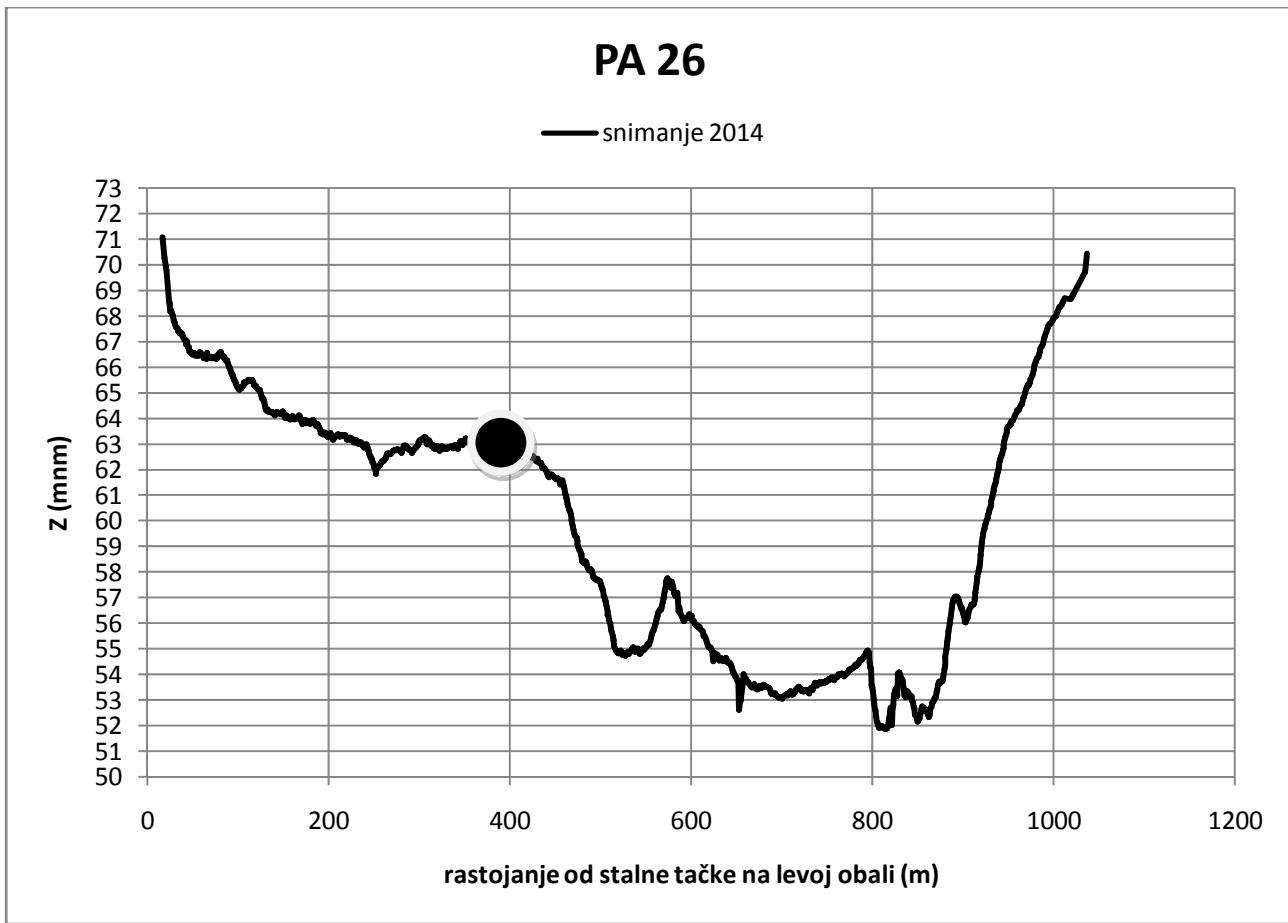
Pojava cikličnih alternacija sedimenata korita i povodnja, kao i zaobljenost i orijentacija krupnog sedimenta, ukazuju na dug transport materijala (Rakić, 1977). U takvim naslagama nađen je najveći broj fosilnih ostataka krupnih sisara (*Mammuthus*, *Megaloceros*, *Coelodonta*, *Bos*, *Bison* i dr.). Od malakofaune u ovim sedimentima najbrojniji su predstavnici vrsta *Viviparus boeckhi* i *Corbicula apsheronica* (Rakić, 1976). Znatne visinske razlike između pleistocenskih fluvijalnih naslaga na području Vojvodine u odnosu na visoke terase Dunava, posledica su diferencijalnih tektonskih pokreta koji se u Panonskom basenu ogledaju spuštanjem od 0,5-2 mm/god., dok se u rečnim kotlinama manifestuju stagnacijom ili izdizanjem od 0,5 mm/god (Nenadić & Bogičević, 2014; Toljić et al., 2015).

Na osnovu litofacijalnih karakteristika i oblika akumulativne ravni može se reći da su pleistocenske fluvijalne naslage nastale u veoma širokim aluvijalnim ravnima koje su stvarane dejstvom meandrirajućih rečnih tokova. Kosa slojevitost i paleontološki sadržaj pomenutih naslaga ukazuju na to da se taloženje vršilo u pokretljivoj vodenoj sredini, a velike količine peska i šljunka očigledno ukazuju na toplu i vlažnu klimu sa obilnim padavinama (Nenadić, 2001, 2003; Nenadić et al., 2009, 2015).

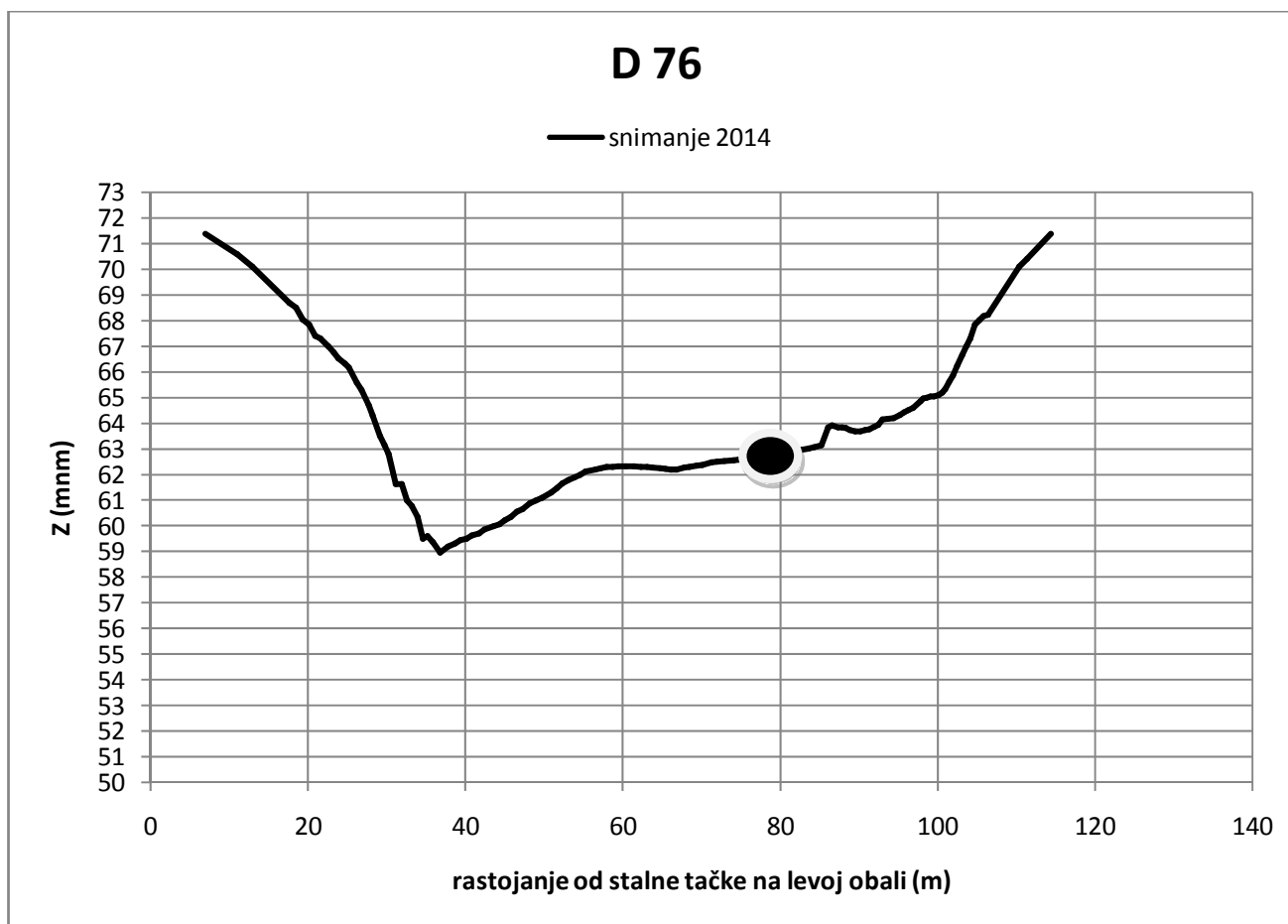
Osteološki i odontološki materijal analiziran u ovoj tezi nemaju tačne stratigrafske odrednice zato što su nalaženi *ex situ* zbog dužeg ili kraćeg transportovanja kroz vodenu sredinu Dunava (slika 2,3), Save i Velike Morave (slika 4).



Slika 2. Poprečni presek Dunava kod Rama – mesto gde je pronađen deo analiziranog materijala (preuzeto iz dokumentacije instituta za vodoprivredu “Jaroslav Černi“)



Slika 3. Poprečni presek Dunava kod Rama – mesto gde je pronađen deo analiziranog materijala (preuzeto iz dokumentacije instituta za vodoprivredu “Jaroslav Čerņi“)



Slika 4. Poprečni presek reke Velika Morava kod ušća – mesto nalaska dela analiziranog materijala (preuzeto iz dokumentacije instituta za vodoprivredu “Jaroslav Černi“)

1.3.1 PALEOGEOGRAFSKE PRILIKE SMEDEREVA I NJEGOVE ŠIRE OKOLINE TOKOM PLEISTOCENA

Pleistocenske naslage okoline Smedereva su raznovrsne i prekrivaju starije, pretežno neogene formacije. Od nekadašnjih pliocenskih jezera u pleistocenu (starijem i srednjem) na području šire okoline Smedereva nastaju barski i močvarni predeli. Tokom mlađeg pleistocena, usled hladnih i aridnih klimatskih uslova, jaki vetrovi nanosili su velike količine periglacialnog, ali i lokalno pretaloženog alevritskog materijala, od koga su se formirale prostrane lesne zaravni. Pleistocen šire okoline Smedereva obeležen je izraženim padinskim procesima i fluvijalnom erozijom sa intenzivnim vertikalnim usecanjima rečnih korita. U starijem pleistocenu utvrđeno je i prisustvo deluvijalno–proluvijalnih sedimenata i složenih rečnih sistema, koji još uvek nisu detaljno proučeni (Paunović, 2013b). Tokom 1983/84. godine vršena su sondažna bušenja u sklopu geoloških i geotehničkih ispitivanja u vezi sa programom sanacija klizišta u Smederevu (Kosovoprojekt – Beograd). Pregledom jezgra bušotine RB – 1, na potezu Plavinac – Provalije (Marović i Knežević, 1984) utvrđeno je da je najstariji kvartarni horizont Petrijevska rečna terasa, koja diskordantno leži preko pontskih peskova. Iznad se nalaze kopnene, deluvijalno-proluvijalne gline, nastale u uslovima tople interglacialne klime tokom srednjeg pleistocena. Preko njih formiran je paket eolskih sedimenata, nastao tokom glacialnih zahlađenja, a koji se sastoji od tri nivoa paleozemljišta (pogrebenih zemalja) i četiri nivoa lesa. Debljina tih slojeva je 18 metara. Paleozemljišta (pogrebene zemlje) su tamniji horizonti fosilnog

zemljišta i predstavljaju indikator toplije i vlažnije klime, dok su svetliji lesni horizonti taloženi u uslovima hladne i suve klime (Paunović, 2013b).

1.4. OPŠTE ODLIKE I VRSTE PLEISTOCENSKIH MEGAHERBIVORA (SA FOKUSOM NA STEPSKOG I RUNASTOG MAMUTA I DŽINOVSKEG JELENA) KOJI SU NALAŽENI NA TLU SRBIJE

Najzastupljeni fosilni ostaci pleistocenskih megaherbivora na tlu Srbije su ostaci runastog mamuta, ređe stepskog mamuta, orijaškog jelena, stepskog bizona i runastog nosoroga.

Fokus ovog rada je na dobro očuvanim kranijalnim primercima stepskog i runastog mamuta, kao i orijaškog jelena, koji su tezaurski u Smederevu, Prirodnjačkom muzeju, Muzeju Srema i delom potiču iz privatnih kolekcija Dragana Nikolića i Bobana Filipovića.

1.4.1. MAMUTI

Fosilni surlaši roda *Mammuthus* (Bookes, 1828) su proučavani tokom više od dva veka. Sistematizacija roda je nekoliko puta bila menjana (Lister & Bahn, 1994; McKenna & Bell, 1997; Lister et al., 2005; Van Essen, 2011). Tokom evolucije roda specijacija se odvijala po više modela (alopatrička specijacija, anageneza i kladogeneza), što je bilo uslovljeno klimatskim promenama za vreme pliocena i pleistocena, kao i migracijama (Lister & Bahn, 1994; Lister, 2001; Lister & Sher, 2001; Lister et al., 2005). Jedan od primera sukcesije vrsta odigrao se u Evropi tokom kasnog pliocena i celog pleistocena. U pitanju je postepena transformacija od kasnoplIOCenskog *Mammuthus rumanus* (Ștefănescu, 1924), preko ranopleistocenskog *Mammuthus meridionalis* (Nesti, 1825), zatim srednjepleistocenskog *M. trogontherii* (Pohlig, 1885) do kasnopleistocenskog *M. primigenius* (Blumenbach, 1799) (Lister, 1996; Lister et al., 2005; Kahlke et al., 2014).

U novije vreme u paleontologiji, geografska varijacija i migracije postali su važni faktori prilikom određivanja evolutivnog niza mamuta.

Modeli specijacije koji su uočeni u evolutivnom nizu mamuta su:

Alopatrička (geografska) specijacija - kada jedinke iste vrste postanu izolovane pomoću nekih geografskih barijera i na taj način se sprečava razmena genetskog materijala. Ukoliko ponovo dođu u kontakt više neće biti u mogućnosti da stvaraju potomke. Primer: vrsta *M. meridionalis* se alopatričkom specijacijom diferencira u dve vrste: u Evroaziji na *M. trogontherii*, dok na američkom kontinentu evolutivno prelazi u *M. columbi*.

Anageneza je postepena morfološka promena kroz vreme na širem geografskom prostoru – transformacija vrste bez grananja (jedna predačka vrsta evoluira u samo jednu naslednu vrstu). Primer: prelazak iz vrste *M. trogontherii* u vrstu *M. primigenius*.

Kladogeneza (divergencija populacije) je evolutivni događaj razdvajanja vrsta u kojoj svaka grana i njene manje grane čine proces adaptivne evolucije koji vodi do razvoja više različitih sestrinskih vrsta. Ovaj događaj se obično dešava kada nekoliko organizama migrira u nova, često udaljena mesta, ili kada ekološke promene izazovu delimična istrebljenja, otvarajući ekološku nišu za preživljavanje. Primeri kladogeneze su kod mamuta uočeni prilikom stvaranja novih podvrsta: *M. meridionalis voigtstedtensis* gde jedan broj primeraka ima značajne morfo-genetske razlike u jednom horizontu gde je došlo do dorzalnog proširenja lobanje koja je u korelaciji sa velikim dimenzijama kljova (Lister et al., 2005); patuljasti mamut *M. primigenius wrangeliensis* koji je nastanio ostrvo Wrangel i tu egzistirao do pre 3700 godina (Lister & Bahn, 1994).

Kladogeneza je u suprotnosti sa anagenezom.

Mammuthus rumanus (Ștefănescu 1924)

U poslednjih par godina sve više je naučnih polemika o pojavi prvih mamuta na evroazijskom tlu. Najnovije studije pokazuju da se ova vrsta pojavila u Africi pre 3,5 miliona godina. Migrirala je u Evroaziju preko Levanta pre oko 3 miliona godina (Markov & Spasov, 2003, Markov, 2012, Lister et al., 2005).

Ova vrsta prvobitno je bila prihvaćena kao *Elephas antiquus* po Ștefănescu (1924). Američki paleontolog Osborn (1942) sistematizuje je kao *Archidiskodon planifrons*. Maglio (1973) je uključuje u takson *M. meridionalis*. U novije vreme Lister & van Essen (2003), Wei et al. (2006), Markov & Spasov (2003) navode u svojim radovima postojanje vrste *M. rumanus* na teritoriji od Britanije do Kine.

Radulescu & Samson (1995) su mišljenja da postojanje vrste *Mammuthus rumanus* na lokalitetima Cernatesti i Tulutesti (Rumunija) datira od pre 3 miliona godina. Van den Made & Mazo (2001) mišljenja su da se najstariji nalazi u zapadnoj Evropi nalaze na lokalitetu Huelago (Španija) i da su starosti od oko 2,7 miliona godina. Najstariji ostaci mamuta u Italiji su pronađeni na lokalitetu Montopoli i stari su oko 2,58 miliona godina (Azzaroli et al., 1988), dok su u Engleskoj najstariji nalazi mamuta sa lokaliteta Crvena stena (Red Crag) i njihova starost procenjena je na oko 2,5 - 3 miliona godina (Lister, 1996).

Karakteristika ove vrste je da M^3 ima 8 – 10 lamela (bez talona) i 10 lamela na M_3 , kao i rombičan oblik u centralnim delovima lamela (Lister et al., 2005).

Drugi naziv za prve evroazijske mamute je *Mammuthus gromovi* (Alexeeva & Garutt, 1965: iz Titov, 2001), a nađeni su na lokalitetu na jugu evropske Rusije u kompleksu faune Khapry; određena starost je 2,6-2,2 miliona godina (Titov, 2001). Ovi mamuti su po morfološkim osobinama primitivniji od vrste *M. meridionalis*. Po broju lamela, 12-14 na M^3 ne razlikuju se od vrste *M. meridionalis*, ali po lamelarnoj frekvenci i debljini gledi primitivniji su od *meridionalis* forme. Detaljnije metričke metode pokazale su da primerci iz Rusije nemaju morfološke karakteristike za stvaranje novog taksona i da ipak ulaze u varijacione okvire vrste *M. meridionalis* (Lister et al., 2005).

M. meridionalis (Nesti 1825) - ***M. trogontherii*** Pohlig 1885 – ***M. primigenius*** (Blumenbach 1799)

Promene ekoloških uslova tokom pleistocena bitno su uticale na brojne morfološke promene u evolutivnom nizu mamuta, uključujući skraćivanje i podizanje lobanje i donje vilice, povećanje molarne hipsodoncije, povećanje broja lamela, tanjenja zubne gledi, zatim progresivno skraćenje korpusa, širenje ramusa, povećanje visine kondila.

Na osnovu ovih morfoloških promena mamuta izvršena je podela u tri klasične vrste (Maglio, 1973; Lister, 1996):

ranopleistocenski *M. meridionalis*

srednjepleistocenski *M. trogontherii*

kasnopleistocenski *M. primigenius*

Kod vrste *M. meridionalis* broj lamela na M^3 kreće se od 12-14, kod vrste *M. trogontherii* raspon varira od 18-22, dok je kod vrste *M. primigenius* išao do 26. Debljina i nabranost gledi zavise od stepena istrošenosti samog zuba. Kod najprogresivnije vrste debljina gledi ne prelazi 2 mm (Siegfried, 1983). Lamelarna frekvencija je važan indikator za pokazivanje indeksa evolutivnog napretka. Ovaj indeks je odnos broja lamela sa cementnim međuprostorom na dužini zubne krune od 10 cm i kreće se kod *primigenius* vrste od 7,5- 9 za M_2 , za M_3 (gornji/donji) od 7,7-10 (Vaufrey, 1958). Kod drugih autora (Maglio, 1973; Lenardić, 1991b) donje granične vrednosti indeksa idu do 6,5, pa čak i do 6,2. Merenje ovog indeksa najjasnije je kod drugog i trećeg molara. Mada, mora da se uzme u obzir, da lamelarna frekvencija može da bude pogrešno indeksirana evolutivnim napretkom, ako se dužina molara menja u isto vreme (Lister, 2001).

Dužinsko-lamelarni koeficijent (količnik dužine i broja lamela zuba - LLQ) kreće se kod vrste *M. trogontherii* od 12-21 (Malez & Lenardić-Fabić 1988), niže vrednosti karakteristične su za evolutivniju *primigenius* vrstu, dok su više vrednosti specifične za primitivnu *meridionalis* vrstu. Evolutivne promene

zbog promene klimatskih uslova ostvarene su i putem sledećih adaptacija: razvoj guste dlake, smanjenje dimenzija ušiju i repa, gornja i donja vilica se produbljuju, vrh lobanje raste u visinu, na taj način se obezbeđuje veća povezanost tetiva i mišića na leđima koji drže lobanju u balansu sa kljovama čija se težina povećava. Skraćivanje lobanje sa prednje strane je još jedan vid adaptacije zbog lakšeg pokretanja masivne lobanje gore – dole, dok se kljove više usmeravaju na dole nego ka napred. Visoka i kratka lobanja je karakteristična za vrste *M. primigenius* i *M. columbi*.

U vremenskom intervalu od 2,6-2,0 miliona godina *M. rumanus* je zamenjen dentalno naprednijom vrstom *M. meridionalis*, ali detalji evolutivne transformacije, kao i pitanje gde se to događalo i da li je došlo do anagenetske ili kladogenetske specijacije, još nisu detaljno razjašnjeni.

Najstariji osteološki i odontološki ostaci vrste *M. meridionalis* nađeni su na lokalitetima centralne i zapadne Evrope. Magnetnostratigrafskom analizom određena im je starost od 2,0-1,77 miliona godina (Lister et al., 2005), a neki ostaci datiraju i do pre milion godina. Kompletan skelet pokazuje da je ovo bila veoma krupna životinja visine oko 4 metara i težine oko 10 tona. Živeo je u vreme blage, pretežno tople klime, koja je bila čak i nešto toplija nego danas u Evropi. *M. meridionalis* nije imao gusto, krzno već je više podsećao na današnjeg slona, ali zakrivljene kljove, zašiljena glava i karakteristična građa molara su primarni atributi koji ga označavaju kao mamuta. Stanište mu je bilo u mešovitim šumama sa listopadnim i egzotičnim drvećem. Živeo je do pre milion godina, kada se klimatske promene ubrzavaju. Klimatske promene koje nastupaju uzrokuju adaptacije kod mnogih vrsta pa i kod vrste *M. meridionalis*. Globalno zahlađenje postaje sve intenzivnije, pa od šumskog staništa nastaju otvoreni, travnati predeli.

Lister & Bahn (1994) navode da je pre oko 1,8 miliona godina došlo do migracije vrste *M. meridionalis* preko zemljouza Beringija koji je povezivao Aljasku sa Severnom Amerikom. Pretpostavlja se da je tada bila faza veoma blage klime jer je vrsta bila adaptirana na toplije klimatske uslove. Kada su došli na novi kontinent brzo su se proširili ka jugu.

Prelazni oblici između tipičnog predstavnika vrste *M. meridionalis* i *M. trogontherii* podrazumevaju jednu ili više faza geografskog odvajanja i nezavisne evolucije. Međutim, pojava nekih morfoloških osobina (lokalni fenomen jedne populacije mamuta u Italiji, gde je došlo do dorzalnog proširenja lobanje koja je u korelaciji sa velikim dimenzijama kljova) predstavlja zapravo mehaničku adaptaciju i treba prihvatiti sa rezervom podvrstu *M. meridionalis vestinus* (iz Lister et al., 2005; Palombo & Ferretti, 2004).

Vrsta *M. meridionalis* se alopatričkom specijacijom diferencira u dve vrste: u Evroaziji na *M. trogontherii*, dok na američkom kontinentu evolutivno prelazi u *M. columbi*. Nisu nađeni primerci vrste *M. meridionalis* na arktičkom Sibiru.

Pre milion godina, klimatske promene se ubrzavaju i uzrok su niza adaptacija kod velikog broja sisara pa i kod mamuta. Kako su se globalna hlađenja intenzivirala, velika šumska staništa postepeno se transformišu u travnata sa sve manjom količinom vegetacije. U vremenskom intervalu od pre 0,75-0,5 miliona godina na evroazijskom kontinetu vrsta *M. meridionalis* zamenjena je vrstom *M. trogontherii*.

Lister & Bahn (1994) navode da su se prvi primerci vrste *M. trogontherii* pojavili u severnim delovima Azije pre oko milion godina, a da su migrirali tek pre oko 0,75 miliona godina na teritoriju Evrope. Tokom hladnih klimatskih uslova u južnijim delovima Evrope zamenili su predačku vrstu *M. meridionalis* koja je tada izumrla. Zapravo, stepski mamut može da se smatra evolutivnom karikom između pretka iz toplih klimatskih uslova – šumskog južnog mamuta i potomka adaptiranog na hladnu klimu i travnato stanište – runastog mamuta.

Morfološke karakteristike trećeg (gornjeg/donjeg) molara za vrstu *M. trogontherii* za oblast severoistočnog Sibira su: broj lamela koji se kreće od 18 do 22, a indeks hipsodoncije je 1,75 (Sher, 1986).

Aktuelne su tri teorije nastanka prvih primeraka vrste *M. trogontherii* u Evropi:

I – nastao u Kini od vrste *M. meridionalis* u vremenskom intervalu od 2,0-1,5 miliona godina, raširio se po Sibiru do pre 1,2 miliona godina, gde je došlo do evolucije u napredniju vrstu *M. trogontherii*. Oblast današnje Kine u vreme ranog pleistocena bila je pokrivena šumskim i stepskim predelima i bila je pogodan habitat za život južnog mamuta do pre milion godina (Wei et al., 2003);

II - nastali su alopatričkom specijacijom iz vrste *M. meridionalis* u SI Sibiru od predstavnika koji su migrirali na jug i zapad Evrope pre milion godina (Lister & Sher, 2001);
III - pojava vrste *M. trogontherii* u Evropi je sigurna od pre milion godina. Moguće je da su u to vreme istovremeno migrirali iz Sibira i Kine u Evropu (Lister et al., 2005);
Prvi evropski primerci *M. trogontherii* imaju mali broj lamela - do 18. Lister & Sher (2001) objašnjavaju da su prelazni oblici *meridionalis/trogontherii* nastali alopatričkom specijacijom, ali da to nije jedini vid evolutivne promene.

Mammuthus trogontherii je predstavnik stepskog staništa. Osteološki ostaci ove vrste nađeni su u asocijacijama sa biljnim ostacima koji ukazuju na dominaciju travnatog staništa. U istočnoj Engleskoj pronađen je jedan kompletan skelet stepskog mamuta u tresetnim naslagama sa šumskim biljkama starosti oko 0,6 miliona godina i dokaz je da je ova populacija mogla i dalje da živi u toplim šumovitim oblastima, ali i u hladnijim i otvorenijim staništima, koja su za njih bila optimalna. Imao je mogućnost prilagođavanja na temperaturne promene ali se ipak vezuje za toplije interglacijale srednjeg pleistocena. Prvi primitivniji oblici na evropskom tlu pojavili su se krajem donjeg pleistocena, dok su tipični predstavnici egzistirali u srednjem pleistocenu. Početkom gornjeg pleistocena poprimaju oblike *primigenius* vrste i tada preovladava prelazni tip *trogontherii / primigenius*. Kod prelaznih formi specifično je mešanje morfoloških karakteristika predačkih i naslednih predstavnika. Lister & Sher (2001) navode jedan takav primer sa lokaliteta Balka Siniaia: visok hipsodontni indeks (*trogontherii* osobina) i manji broj lamela (*meridionalis* osobina). Do ovakve pojave može da dodje u hibridnoj zoni gde dolazi do genetskog mešanja dve populacije. Sublimacijom rezultata istraživanja sa velikog broja lokaliteta može sa sigurnošću da se tvrdi da je *M. trogontherii* živeo do pre 0,2 miliona godina, nakon čega morfologija evropskih predstavnika počinje da se menja (npr. povećava se broj lamela kod gornjih i donjih trećih molara na 23), i to sve do pre 0,15 miliona godina, pa čak i dalje.

Fosilni ostaci mamuta pronađeni su i u Japanu. Starost ostataka datira u intervalu 1,0-0,5 miliona godina. Verovatno predstavljaju migraciju iz Kine i Sibira. Molari, opisani od strane Takahashi & Namatsu (2000), su male veličine i imaju uske krune. Određeni su kao vrsta *Mammuthus protomammonteus*, ali su u drugim aspektima veoma slični *trogontherii* vrsti, sa 19 lamela kod gornjih i donjih M3. Takahashi et al. (2001) ukazuju na širenje ove vrste daleko na jug, čak do Tajvana.

M. primigenius je tipičan predstavnik poslednje glacijacije. Diskutabilan je prelazak iz vrste *M. trogontherii* u *M. primigenius*. Većina naučnika prihvata anagenezu kao adekvatno rešenje transformacije sa hronološkom podelom na podvrste, drugi pak, zastupaju teoriju alopatričke specijacije (Lister, 1996).

Lister & Bahn (1994) navode da su se prvi predstavnici vrste *M. primigenius* pojavili na SI Sibira i da su se kasnije proširili po Evropi.

Dve teorije su aktuelne za migraciju vrste *M. primigenius* na severoamerički kontinent:

I - pre oko 100.000 godina dolazi do druge velike migracije mamuta preko Beringovog zemljouza. Naime, ovog puta je vrsta *M. primigenius* prešla na novi kontinent. Ta činjenica potkrepljena je većim brojem osteoloških i odontoloških nalaza na teritoriji Aljaske, Kanade i u severnom delu SAD.

II - sa pojavom novog ledenog doba koje je trajalo od pre 35.000 do 18.000 godina i padom nivoa svetskog mora preko 120 metara (Dale Guthrie, 2004), runasti mamuti su prešli u Severnu Ameriku preko ponovo nastalog Beringovog zemljouza. Južna migracija runastog mamuta produžena je na jug do današnjeg Kanzasa (Lister et al., 2005).

Opseg geografskog rasprostranjenja je gotovo isti kao u Evroaziji. Dve vrste mamuta (*primigenius* i *columbi*) u Americi se ponekad nalaze na istim lokalitetima (npr. u Južnoj Dakoti).

M. primigenius je predstavnik izrazito hladne klime gornjeg pleistocena. Za vreme najjačeg zahlađenja stigao je na Balkansko i Pirinejsko poluostrvo (Melentis, 1963), a na američkom kontinentu do Meksika.

Najviši predstavnici dostizali su visinu i do 3,7 metara, a težina adultnih individua kretala se od 4 do 6 tona. Pojedini primerci imali su kljove duge do 3 metra.

Kraus (1978) navodi da vrsta nije mogla da živi u uslovima arktičke klime. Novijim istraživanjima utvrđeno je da su na ostrvu Wrangel, u Arktičkom okeanu, pronađeni patuljasti runasti mamuti. Njihova starost utvrđena je metodom radioaktivnog ugljenika na oko 7000 pa čak do 3700 godina. Dostizali su visinu od 1,8 do 2,3 metara (Lister & Bahn, 1994). U interglacijalu pre 12000 godina ostrvo Wrangel bilo je povezano zemljouzom sa kontinentom. Na kraju ledenog doba nivo mora je porastao, pa je Wrangel postao ostrvo. Populacija mamuta koja se našla na tom ostrvu je postala izolovana. Sa ograničenom količinom hrane počela je adaptivna promena smanjenja visine. Pretpostavlja se, da se ta evolutivna promena odigrala u vremenskom intervalu od svega 5000 godina. Takođe, jedan od važnih uslova egzistencije patuljastih formi na ostrvu je i izostanak predatora (Lister & Bahn, 1994).

Fosilni ostaci još jedne populacije mamuta pronađeni su na ostrvu Svetog Pavla u Beringovom moru. Starost je određena na pre 6000 godine pre n.e.

Opstanak mamuta na ostrvima može da se objasni očuvanjem stepskog staništa, kao i dobrom izolacijom koja je odlagala kolonizaciju ostrva od strane ljudi. Nestanak mamuta sa ostrva Sveti Pavle verovatno nije delo paleolitskih lovaca (Dale Guthrie, 2004).

1.4.1.1. NALAZI MAMUTA NA TLU SRBIJE

Najveći broj fosilnih ostataka mamuta nalažen je prilikom vađenja šljunka iz korita Dunava, Save, Tise, Velike Morave i dr.

Kod mesta Ram, širina Dunava je preko 5 kilometara i vodeni tok je u tom delu usporen. Na dnu se stvara velika količina akumulacionog materijala koji je često pomešan sa fosilnim ostacima pleistocenskih sisara. Na tim delovima aktivnim vađenjem šljunka sa dubine od 30 metara često se nalaze i dobro očuvani fosilni ostaci mamuta (Paunović, 2006, 2012, 2013a; Paunović et al., 2017). Najveći broj primeraka sa ovog mesta nalazi se u fondu Muzeja u Smederevu, Prirodnjačkom muzeju u Beogradu i dr.

Na reci Savi, najčešći nalazi ostataka mamuta su na njenom toku kroz Srem, od Sremske Rače do Šapca, kao i kod sela Ravnja, na bosutskoj krivini i između sela Lačarka i Martinaca (Gilić, 1997). Na lokaciji Koruške i Petrovaradina "Ciglane" takođe su pronađeni ostaci mamuta. Ovi fosilni ostaci nalaze se u Muzeju Srema.

Veliki broj osteoloških i odontoloških ostataka mamuta pronađen je na ušću Save u Dunav, kao i za vreme izgradnje Pančevačkog mosta (Marinčić, 1997) i drugih građevinskih radova u blizini velikih panonskih reka (Marković, 1989). Kod Slankamena pronađeni su delovi donje vilice mamuta (Pešić, 1969). Ovaj materijal je sastavni deo zbirke krupnih sisara Prirodnjačkog muzeja u Beogradu.

U koritu reke Tise, 5 km južno od Novog Bečeja, u kvartarnim aluvijalnim naslagama, otkrivena je 1947. godine dobro očuvana lobanja sa kljovama i tri molara u gornjoj vilici vrste *Mammuthus primigenius* (Marinčić i Nedeljković, 2000). Lobanja se čuva u Pokrajinskom zavodu za zaštitu prirode Vojvodine.

U mnogo manjem procentu nalaženi su osteološki i odontološki ostaci u autohtonim sredinama (lesnim naslagama, pećinskim sedimentima). Najbolje očuvani skeleti pronađeni su na dva lokaliteta. Prvi je skelet ženke stepskog mamuta koji je nađen u glinokopu fabrike "Toza Marković" u Kikindi, na dubini od 21 metra, u slojevima gline. Očuvano je 90 % koštane mase. Izložen je u okviru stalne postavke Narodnog muzeja u Kikindi. Popularno je nazvan Kika. Starost individue procenjena je na 64 godine.

Drugi je pronađen na kopu Drmno kod Kostolca na dubini od 30 metara. To je skelet mužjaka stepskog mamuta, popularno nazvan Vika. Procenjeno je da je u trenutku uginuća imao 62 godine (Lister et al., 2012). Na kopu Drmno pronađeno je još pet dobro očuvanih skeleta mamuta na dubini od 15 metara.

Ostaci mamuta su retki u gornjopleistocenskim pećinskim naslagama Srbije, a registrovani su u samo nekoliko pećina, a to su: Risovača, Jerinina pećina, Baranica i Janda (Dimitrijević, 1997, 2011; Dimitrijević i dr., 2013).

1.4.2. DŽINOVSKI JELEN

Vrsta *Megaloceros giganteus* pripada megacerinima koje su posebno pleme (tribus) u okviru porodice Cervidae. Detaljnim analizama mitohondrijskog materijala vrste *M. giganteus* (Kuehn et al., 2005; Lister et al., 2005; Hughes et al., 2006; Hassanin et al., 2012; Vislobokova, 2013) ustanovljeno je da pleme (tribus) pripada subfamiliji Cervinae. Ova vrsta živela je u srednjem i mlađem pleistocenu Evrope i Azije, dok poslednji primerci datiraju iz holocena.

Intraspejcijska diferencijacija džinovskog jelena je veoma diskutabilna. Podeljena su mišljenja naučnika oko sistematike i taksonomije u okviru ove vrste. Još je Beckhmer (1941) zastupao teoriju da je podvrsta *Megaloceros giganteus antecedens* iz srednjeg pleistocena u Nemačkoj primitivan oblik od koga su nastale kasnije forme. Vislobokova (2012) smatra da je forma *M. giganteus ruffi* sinonim sa *M. giganteus germaniae* i *M. giganteus italiae*. Prema Scheglova (1950, 1958) to je arhaična šumska forma koja je živela na području istočne Evrope i severne Azije tokom Mindel-Risa i Risa. Ova forma se odlikovala kraćim rasponom rogova, kraćim ekstremitetima i robusnijom formom (Lister, 1994; Van der Made, 2006; Croitor et al., 2014). Van den Made (2006) zastupa mišljenje da se nominotipska forma *Megaloceros giganteus giganteus* (sinonim *M. giganteus hiberniae*), pojavila tokom kasnog pleistocena i da je bila adaptirana na otvorenije prostore. Prema Croitor et al. (2014) i Croitor (2018) nalazi obe forme su bili prisutni u istočnoj Evropi. Osnovne odontološke razlike ove dve forme su kratka serija gornjih premolara i jak cingulum kod napredne forme i dugačka serija gornjih premolara i slab cingulum kod primitivne forme (Croitor, 2008).

Caloi (1973) u svom radu navodi i podvrste *M. giganteus latiformis* iz Holandije koju karakteriše veliko rastojanje između supraorbitalnih otvora i dug premolarni niz. Takođe, ovaj autor daje i procene razlika u dimenziji lobanja *M. giganteus hiberniae* iz Irske i *M. giganteus germaniae* iz Nemačke, Italije i Istočne Evrope, za koje Lister (1994) smatra da nemaju statističku značajnost.

Van der Made (2006) i Lister (1994) zastupaju mišljenje da je džinovski jelen iz Irske forma sa najdužim ekstremitetima (karakterišu je gracilnije metakarpalne kosti) i da je ta podvrsta stigla iz zapadne u istočnu Evropu pre 13.000 do 10.000 godina. Ta forma je takođe, usled adaptiranosti na otvorena staništa, imala veći raspon rogova i generalno vitkiju građu (Lister, 1994; Van der Made, 2006; Croitor et al., 2014).

Najkasniji datovan primerak je iz Sibira (Stuart et al., 2004), dok su evropske populacije izumrle 3000 godina ranije. Džinovski jelen imao je širok areal rasprostiranja od Irske do Bajkalskog jezera. Jedna je od najvećih vrsta jelena koja je do sada živela (Hughes et al., 2006). Mužjaci su dostizali visinu od preko 2 metra u predelu leđa, a raspon rogova je kod nekih primeraka prelazio i 3,5 metra. Gould (1974) napominje da je veličina rogova očekivana u odnosu na dimenzije tela džinovskog jelena. Ovaj proces hipomorfoze, dalje navodi Gould, rezultat je seksualne selekcije „da uplaši protivnika i privuče ženke”.

Lister (1984) navodi da je džinovski jelen nastanjivao Britanska ostrva od Holsteina–Hoxniana (topla faza koja se datuje od pre oko 374–424 000 godina) sve do Weichseliana (hladne faze koja je bila od pre 71–12000 godina). To znači da je ova vrsta mogla da se adaptira na različite stadijume (tope i hladne) koji su se sukcesivno menjali u toku pleistocena.

Prema Barnosky (1986), promena kvaliteta staništa i resursa na kraju pleistocena mogla je dovesti do izumiranja džinovskog jelena. Naime, pretpostavlja se da je razlog njegovog izumiranja smanjenje količine kalcijuma i fosfora u ishrani, a to su bili neophodni suplementi pri izgradnji rogova. Pojava osteoporoze je takođe, mogla da bude direktan uzrok njihovog izumiranja (Ivanović & Kalezić, 2009).

Lister & Stuart (2019) navode da su glavni faktori izumiranja džinovskog jelena klimatske i paleoekološke promene, a da je čovek, izlovljavanjem poslednjih fragmentisanih populacija, mogao doprineti izumiranju.

1.4.2.1. NALAZI DŽINOVSKOG JELENA NA TLU SRBIJE

Ostaci džinovskog jelena se ređe nalaze nego ostaci mamuta na tlu Srbije. Najčešći nalazi su *ex situ* u alohtonim sredinama, tačnije u aluvijalnim naslagama reka Dunav, Save i Tise (Gilić, 1997; Nedeljković, 2004, 2005, 2012, u štampi; Paunović i Filipović, 2016; Paunović, 2018). Ređi su nalazi ove vrste u pećinskim slojevima, i to u Risovači, Jandi, Smolučkoj i Jerininoj pećini (Dimitrijević, 1996, 1997; Dimitrijević i dr., 2013). Najimpresivniji teaurirani primerci ove vrste su lobanje mužjaka sa raskošnim rogovima, koji su u većini slučajeva fragmentovani. Najbolje očuvani primerak lobanje mužjaka čuva se u Muzeju Srema. To je lobanja sa delimično očuvana oba roga. U Muzeju u Smederevu teaurirana je lobanja mužjaka na kojoj je urađena nadogradnja nedostajućih delova rogova. Tako restauriran primerak sa kompletnim rogovima je jedinstven na teritoriji Srbije. Restauracija ovakvog tipa je pionirski zahvat u Srbiji (Paunović i Filipović, 2016).

Broj pronađenih lobanja ženki ove vrste je procentualno mnogo manji. Postoji više razloga za to. Prvi je da lobanje ženki nisu prepoznavane, drugi da su odbacivane kao neinteresantan fosilni materijal jer nemaju rogove i treći, najvažniji razlog je da su mužjaci najčešće uginuli u zoni gde je verovatnoća fosilizacije najveća, tj. u nizijama i dolinama reka (Barkonsky, 1985). Mužjaci su kao životinje individualci bili lak plen predatorima, dok su ženke živele u grupama u višim predelima i njihovi fosilni ostaci su ređi u nizijskim delovima (Walch, 1995; Paunović, 2018).

Samo dva dobro očuvana primerka lobanje ženke džinovskog jelena su teaurirana u Srbiji; jedan se nalazi u Muzeju u Smederevu (Urošević i dr., 2017; Paunović, 2018), a drugi u Muzeju Srema (Nedeljković, u štampi).

1.5. OPŠTE ODLIKE I MORFOLOGIJA GLAVENOG SKELETA MAMUTA I DŽINOVSKOG JELENA (OSRVT NA DOSADAŠNJA ISTRAŽIVANJA)

U ovoj disertaciji dat je prikaz opštih odlika glavenog skeleta pleistocenskih krupnih sisara, i to dve sukcesivne vrste mamuta (*M. trogontherii* i *M. primigenius*) i jedinog roda iz tribusa megacerina, džinovskoj jelena (*Megaloceros giganteus*), sa mogućom intraspecijskom diferencijacijom na dve podvrste (*M. giganteus ruffi* i *M. giganteus giganteus*). Na terenima Srbije, mali broj je dobro očuvanih ostataka navedenih megaherbivora.

1.5.1. MORFOLOŠKE KARAKTERISTIKE VRSTA *M. TROGONThERII* I *M. PRIMIGENIUS*

Promene ekoloških uslova tokom pleistocena bitno su uticale na brojne morfološke promene u evolutivnom nizu mamuta. Osnovne promene, osim u samoj veličini, desile su se i u morfologiji glavenog sekeleta. Najznačajnije su: skraćivanje i podizanje lobanje i donje vilice, povećanje molarne hipsodoncije, povećanje broja lamela i tanjenja zubne gleđi, zatim progresivno skraćenje korpusa, širenje ramusa, povećanje visine kondila. Morfološke karakteristike mamuta proučavao je veliki broj naučnika (Soergel, 1913; Osborn, 1942; Maglio, 1973; Lister, 1996 i mnogi drugi). Klasičan način merenja donje vilice mamuta dala je Dubrovo 1960. godine. Taj način merenja se primenjuje i danas kod linearnog merenja ovakvih uzoraka. Međutim, geometrijska morfometrija na ovom materijalu je retko primenjivana (Paunović et al., 2017). U svom radu Alvarez & Mendez (2011) navode da je rast visine i širine mandibule tokom ontogenije *M. primigeniusa* kontinuiran, dok Maschenko (2002) zaključuje da su najveće ontogenetske promene u prve četiri godine života mamuta.

Inače, generalni trend evolucije lobanje i donje vilice mamuta bio je vezan za povećanje visine i širine ovih skeletnih elemenata, sa proporcionalnim skraćenjem (Maglio, 1973; Lister et al., 2005), a do sada opisane

ontogenetske promene oblika donje vilice mamuta bile su analogne sa evolutivnim promenama oblika opisanim između sukcesivnih vrsta (Fisher & Beld, 2003; Álvarez-Lao & Mendez, 2011; Paunović et al., 2017).

1.5.2 MORFOLOŠKE KARAKTERISTIKE I POLNI DIMORFIZAM VRSTE *MEGALOCEROS GIGANTEUS*

Intraspecijska taksonomija džinovskog jelena još uvek nije dovoljno dobro poznata. Ipak, nekoliko formi je opisano i označeno kao moguće podvrste. Forma *M. giganteus ruffi* smatra se sinonimom sa *M. giganteus germaniae* i *M. giganteus italiae* (Vislobokova, 2012). Prema Scheglova (1950,1958) to je arhaična šumska forma koja je živela na području istočne Evrope i severne Azije tokom mindel-risa i risa. Tokom kasnog pleistocena pojavljuje se nominotipska forma *M. giganteus giganteus* sinonim *M. giganteus hiberniae*, koja je bila adaptirana na otvorenije prostore (Van der Made, 2006). Prema Croitor et al. (2014) i Croitor (2018) nalazi obe forme su prisutni u istočnoj Evropi. Dve forme se mogu razlikovati prema relativno kratkoj seriji gornjih premolara i jakom cingulumu kod napredne forme i relativno dugačkoj seriji gornjih premolara i slabom cingulumu kod primitivne forme (Croitor et al., 2014; Croitor, 2018; Paunović et al., u reviziji).

Kod džinovskog jelena, očekivana masa ženki bila je oko 80 procenata mase mužjaka i razlike u dimenzijama lobanje adultnih formi bi trebalo da su relativno male (Geist, 1998). U literaturi postoje podaci o lobanjama ženki koje su po dimenzijama bile približno duge kao lobanje mužjaka (Iz Geist, 1998: Owen, 1846; Whitehead, 1993). Ipak, lobanje ženki su obično uže, gracilnije i sa manje izraženom pahistozom. Takođe, kod ženki potiljačne i maksilarne kosti su manje zadebljale, nazolakrimalna fisura je veća, fronto-orbitalni region je uži, orbite su manje izražene i *foramen ovale* je veći (Vislobokova, 2013). Specifično je da mlađi mužjaci imaju lobanje koje su po veličini i proporcijama veoma slične lobanjama ženki (Vislobokova, 2013).

Prisustvo rogova kod mužjaka, čiji je razvoj pod direktnim dejstvom polne selekcije, može uticati na oblik lobanje, naročito u frontalnom i bazikranijalnom regionu (Vanpe, 2007; Blagojević i Milošević-Zlatanović, 2011, Paunović et al., u reviziji).

1.6. CILJEVI ISTRAŽIVANJA

Predmet ove doktorske disertacije je primena metoda geometrijske morfometrije na strukturama mandibule dve sukcesivne vrste mamuta (*Mammuthus trogontherii* i *Mammuthus primigenius*) u bazalnoj, okluzalnoj i lateralnoj projekciji, kao i lobanje džinovskog jelena (*Megaloceros giganteus*) u bazalnoj i lateralnoj projekciji. Navedenim metodama se ispituju obrasci varijabilnosti u obliku i veličini, interspecijske promene u obliku, ontogenetske promene oblika i polni dimorfizam.

Osnovni ciljevi istraživanja definisani u ovoj disertaciji su:

- proučavanje morfoloških odlika donje vilice predačke i potomačke pleistocenske vrste mamuta (*M. trogontherii* i *M. primigenius*) i test da li su razlike u tim odlikama statistički značajne.

- analiza ontogenetskih promena oblika u okviru vrste *Mammuthus primigenius*, da bi se utvrdili obrasci alometrijskih promena oblika,

- proučavanje lobanja vrste *Megaloceros giganteus*, da bi se odredio stepen moguće intraspecijske diferencijacije i polnog dimorfizma u veličini i obliku lobanje,

- analiza alometrijske komponente oblika lobanje kod vrste *Megaloceros giganteus*.

2. MATERIJAL I METODE

Osteološki ostaci pleistocenskih krupnih sisara, koji su analizirani u ovoj disertaciji, pronađeni su na teritoriji Srbije. Najčešći nalazi su iz alohtonih sredina i to iz aluvijalnih nanosa reka, kao što su Dunav, Sava, Morava, Tisa i dr. Tako pronađen materijal nema tačne stratigrafske podatke (Gilić, 1997; Nedeljković, 2002, u štampi; Marinčić & Nedeljković, 2000; Paunović, 2006, 2012, 2013, 2018, u reviziji; Paunović et al., 2017; Paunović i Filipović, 2016). Takođe, pronađen je i autohtoni material u pleistocenskim sedimentima (lesu, glini, pećinskim sedimentima), međutim taj materijal je u većem procentu neobrađen, nekompletan, oštećen ili enkapsuliran u karbonatu (Milivojević, 2011; Dimitrijević et al., 2015). Pronađeni ostaci mamuta i džinovskih jelena čuvaju se u više muzeja i privatnih zbirki, a sistematizacija materijala nađenog na teritoriji Srbije još uvek nije urađena. Uvođenjem centralizacije podataka, putem IMUS-a počela je sistematska obrada podataka svih prirodnačkih zbirki na teritoriji cele Srbije.

U ovom doktoratu prikazana je primena geometrijske morfometrije na dve grupe uzoraka:

- na sukcesivnim vrstama mamuta (*M. trogontherii* i *M. primigenius*),
- na lobanjama mužjaka i ženki vrste *Megaloceros giganteus*.

Konkretno, analizirana je varijabilnost u obliku i veličini u uzorku dve sukcesivne vrste mamuta (*M. trogontherii* i *M. primigenius*) i da li se one mogu pouzdano razlikovati na osnovu morfoloških karakteristika. Takođe, prikazana je analiza ontogenetskih promena oblika kod vrste *M. primigenius*.

Kod primeraka džinovskog jelena ispitivana je varijacija u veličini i obliku, urađena je analiza morfološke diferencijacije između dve moguće podvrste, zatim polnog dimorfizma u veličini i obliku lobanje, kao i alometrije lobanje.

2.1. PREGLED MATERIJALA

(DOSADAŠNJA ISTRAŽIVANJA, METODE ZAŠTITE PALEONTOLOŠKOG MATERIJALA)

Korišćeno je 15 donjih vilica mamuta dve sukcesivne vrste (12 *Mammuthus primigenius* i 3 *M. trogontherii*). U uzorku su determinisane dve juvenilne individue vrste *M. primigenius*. Primerci su nalaženi u aluvijalnim nanosima Dunava i Save i čuvaju se u Prirodnačkom muzeju u Beogradu (8) i Muzeju u Smederevu (7). Generalni podaci o uzorku (inventarni brojevi, lokalitet, tezaurus) dati su u tabeli 1.

Svi uzorci iz Muzeja u Smederevu su obrađeni metodom klasične morfometrije i publikovani (Paunović, 2006; 2012, 2013, 2018; Paunović i Filipović, 2016). Kompletan uzorak je obrađen metodama geometrijske morfometrije i publikovan (Paunović et al., 2017). Pripadnost vrsti određena je pre svega na osnovu morfoloških karakteristika zuba, kao i čitave donje vilice (Maglio, 1973; Siegfried, 1983; Lenardić, 1991; Lister, 1996). Svi parametri donje vilice od značaja za ovu studiju, dati su u tabeli 2. Iako je u našem slučaju veličina uzorka mala (N reda veličine 10 primeraka po grupi ili manje), statističke metode kao što su procena srednje vrednosti veličine, standardne devijacije i varijanse oblika, mogu da daju relativno precizne rezultate (Cardini & Elton, 2007). Isto tako, validni rezultati mogu da se dobiju i primenom geometrijske morfometrije na ekstremno ograničenoj veličini uzorka (Ivanović i sar., 2013), što je prikazano i u ovim studijama (Paunović et al., 2017, u reviziji).

Tabela 1. Uzorak donjih vilica *M. primigenius* i *M. trogontherii* nađenih u Srbiji

ID	Vrsta	Lokalitet	Tezaurus
432	<i>M. primigenius</i>	Dunav kod Rama	Prirodnjački muzej u Beogradu
433	<i>M. primigenius</i>	Dunav kod Rama	Prirodnjački muzej u Beogradu
435	<i>M. primigenius</i>	Dunav kod Rama	Prirodnjački muzej u Beogradu
437	<i>M. primigenius</i>	Dunav kod Rama	Prirodnjački muzej u Beogradu
444	<i>M. primigenius</i>	Dunav kod Rama	Prirodnjački muzej u Beogradu
473	<i>M. primigenius</i>	Dunav kod Rama	Prirodnjački muzej u Beogradu
474	<i>M. primigenius</i>	Dunav kod Rama	Prirodnjački muzej u Beogradu
475	<i>M. primigenius</i>	Dunav kod Rama	Prirodnjački muzej u Beogradu
Ram 7	<i>M. trogontherii</i>	Dunav kod Rama	Muzej u Smederevu
Ram 6	<i>M. primigenius</i>	Dunav kod Rama	Muzej u Smederevu
Ram 1	<i>M. primigenius</i>	Dunav kod Rama	Muzej u Smederevu
Ram 2	<i>M. primigenius</i>	Dunav kod Rama	Muzej u Smederevu
Ram 3	<i>M. primigenius</i>	Dunav kod Rama	Muzej u Smederevu
Ram 4	<i>M. trogontherii</i>	Dunav kod Rama	Muzej u Smederevu
Ram 9	<i>M. trogontherii</i>	Dunav kod Rama	Muzej u Smederevu

Tabela 2. Parametri donjih vilica *M. primigenius* i *M. trogontherii* nađenih u Srbiji – vrsta, starost, tip donje vilice, širina donje vilice, zubni niz u trenutku uginuća, širina zubnog niza, lamelarna frekvenca (LF) i publikacija.

ID	Vrsta	Starost	Tip donje vilice	Širina donje vilice (cm)	Zubni niz	Širina zubnog niza (cm)	LF	Objavljeno
432	<i>M. primigenius</i>	40	Visoka, uzana	42,2	M2, M3	8,1 L 7,9 D	9L 9D	Paunović i dr., 2017.
433	<i>M. primigenius</i>	35	Visoka, uzana	47,9	M2, M3	7,8 L 8,6 D	8L 8D	Paunović i dr., 2017
435	<i>M. primigenius</i>	45	Visoka, uzana	50,1	M3	8,0 L 8,6 D	9L 9D	Paunović i dr., 2017.
437	<i>M. primigenius</i>	40-45	Visoka, uzana	47,8	M3	8,3 L 8,0 D	8.5L 8.5D	Paunović i dr., 2017.
444	<i>M. primigenius</i>	40	Visoka, uzana	45,8	M2, M3	7,8 L 7,5 D	10L 10D	Paunović i dr., 2017
473	<i>M. primigenius</i>	15	Visoka, uzana	48,3	M1, M2	8,2 L 7,5 D	7L 7.5D	Paunović i dr., 2017.
474*	<i>M. primigenius</i>	10?	Visoka, uzana	43,5	dP4?, M1?	7,4 L 7,6 D	8.5L 7.5D	Paunović i dr., 2017.
475	<i>M. primigenius</i>	7-8	Pljosnata, uzana	34,5	dP4, M1	5,3 L 5,7 D	8.5L 9D	Paunović i dr., 2017.
Ram 7	<i>M. trogontherii</i>	20	Pljosnata, široka	49,8	M2	10,4 L 10,7 D	6.5L 6.5D	Paunović, 2006.
Ram 6	<i>M. primigenius</i>	3-6	Pljosnata, uzana	26,8	dP4	4,2 L 3,9 D	11L 11D	Paunović, 2012.
Ram 1	<i>M. primigenius</i>	25	Visoka, uzana	48,7	M2	10,2 L 10,1 D	7L 7D	Paunović, 2013.
Ram 2	<i>M. primigenius</i>	30	Visoka, uzana	49,6	M2	9,3 L 8,7 D	8L 8D	Paunović, 2013.
Ram 3	<i>M. primigenius</i>	20	Visoka, uzana	49,4	M1	9,4 L 9,5 D	7.5L 7.5D	Paunović, 2013.
Ram 4	<i>M. trogontherii</i>	15-20	Pljosnata, široka	54,1	M1 ili M2	9,5 L 9,3 D	6.5L 6.5D	Paunović, 2013.
Ram 9	<i>M. trogontherii</i>	60	Pljosnata, široka	52	M3	7,9 L 8,7 D	6L 6.5D	Paunović, 2013.

Geometrijska morfometrija lobanje džinovskog jelena rađena je samo na dobro očuvanim primercima. Selekcijom pronađenih primeraka na teritoriji Srbije, odabrano ih je samo 12 (tabela 3), od toga 10 lobanja pripada mužjacima, a 2 ženjkama. Svi primerci lobanja pripadaju adultnim individuama. Analizirani primerci su tezaurus muzeja u Beogradu (5), Sremskoj Mitrovici (3) i Smederevu (2), izuzev primeraka koji se nalaze u Lovačkom domu u Sremskoj Mitrovici (1) i u privatnoj zbirci u Užicu (1). Paleontološka analiza publikovana je samo za 5 primerka (Gilić, 1996; Nedeljković, 2012, u štampi; Paunović, 2016, 2018). Analizirani primerci koji se čuvaju u Muzeju u Smederevu i u Muzeju Srema, konzervirani su smesom polivinil acetata i vode u određenoj proporciji. Generalni podaci o uzorku (inventarni brojevi, lokalitet, tezaurus) dati su u tabeli 3. A priori mogući supspecijski status u uzorku džinovskog jelena određen je na osnovu zubnih parametara (Croitor, 2008, 2018; Croitor et al., 2014). Jedinke koje su imale i jake cingulume i relativno kratak premolarni niz su označene kao *Megaloceros giganteus* cf. *giganteus*, dok su ostale označene kao starija forma, *M. giganteus* cf. *ruffii*. Pol, subspecijska pripadnost, zubni parametri kao i relativna starost svake jedinke (određena na osnovu trošenja zuba) dati su u tabeli 4. U analiziranom uzorku samo dva primerka mužjaka su označeni kao mogući *M. giganteus* cf. *giganteus*.

Tabela 3. Lobanje *Megaloceros giganteus* nađene u Srbiji.

Inventarni broj	Lokalitet	Tezaurus
RAM-15	Dunav kod Rama	Muzej u Smederevu
RAM -36	Dunav kod Rama	Muzej u Smederevu
P-V/158	Sava kod Sremske Mitrovice	Muzej Srema
P- V/107	Sava kod mesta Hrtkovci	Muzej Srema
P-V/001	Sava kod mesta Martinci	Muzej Srema
SMLD-1	Sava kod mesta Poloj	Lovački dom u Sremskoj Mitrovici
BG-352	Dunav kod Rama	Prirodnjački muzej u Beogradu
BG-353	Dunav kod Rama	Prirodnjački muzej u Beogradu
BG-355	Dunav kod Rama	Prirodnjački muzej u Beogradu
BG-358	Dunav kod Rama	Prirodnjački muzej u Beogradu
UE-1	Dunav kod Rama	Privatna zbirka Bobana Filipovića (Užice)

Tabela 4. Parametri lobanja *M. giganteus* nađenih u Srbiji – pol, *a priori* subspezijska klasifikacija, srednja vrednost zubnih parametara leve i desne strane: L P²-M³- ukupna dužina zubnog niza, L P²-P⁴-dužina premolara, L M¹-M³- dužina molara, PP/MM – odnos premolara i molara, prisustvo i stepen izraženosti cinguluma, starost jedinki (procenjena na osnovu trošenja zuba) i publikacija.

Inventarni broj	Pol	Podvrsta (cf.)	L P ² -M ³	LP ² -P ⁴	L M ¹ -M ³	PP/MM	Cingulum	Starost jedinki	Objavljeno u:
RAM-15	m	<i>giganteus</i>	152,50	66,40	90,65	0,732	molar, jak	mlada	Paunović i Filipović, 2016.
RAM -36	ž	<i>ruffii</i>	140,30	64,35	81,55	0,789	nema	srednja	Paunović, 2018.
P-V/158	ž	<i>ruffii</i>	144,46	63,14	85,49	0,739	premolar, molar, slab	stara	Nedeljković, u štampi
P- V/107	m	<i>ruffii</i>	143,60	61,90	80,30	0,771	nema	stara	Gilić, 1997.
P-V/001	m	<i>ruffii</i>	150,90	63,90	86,10	0,742	molar, slab	stara	Nedeljković, 2004.
SMLD-1	m	<i>ruffii</i>	138,70	60,50	81,60	0,741	premolar, molar, slab	mlada	Nedeljković, 2012.
BG-352	m	<i>ruffii</i>	148,70	71,45	84,55	0,845	nema	stara	Paunović et al., u recenziji
BG-353	m	<i>giganteus</i>	156,65	66,65	90,55	0,736	molar, jak	mlada	Paunović et al., u recenziji
BG-355	m	<i>ruffii</i>	155,95	68,15	90,75	0,751	nema	mlada	Paunović et al., u recenziji
BG-358	m	<i>ruffii</i>	150,30	64,90	86,50	0,750	nema	stara	Paunović et al., u recenziji
UE-1	m	<i>ruffii</i>	139,75	60,80	81,70	0,744	nema	srednja	Paunović et al., u recenziji

2.2 PRIPREMA MATERIJALA ZA ANALIZE

Za morfološke studije, a posebno ontogenetske, najbolje je da se analizira veliki broj jedinki u uzorku (Cardini & Elton, 2007; Álvarez-Lao & Mendez, 2011). Međutim, veliki broj jedinki teško je prikupiti kada je u pitanju fosilni materijal. To je slučaj sa vrstom *M. trogontherii* (Lenardić, 1994; Mol & Lacombat, 2009; Lister & Stuart, 2010; Athanassiou, 2012), kao i sa lobanjama ženki vrste *M. giganteus* čiji se nalazi na terenima Srbije smatraju retkim. Tafonomska pristrasnost je dobro poznat problem u studijama džinovskog jelena (Barnosky, 1985). Lobanje ženki najčešće su odbacivane zato što nisu bile interesantan fosilni materijal ili jednostavno nisu bile prepoznate. Takođe, mužjaci su najčešće, zbog velikih rogova, bivali zarobljeni u naslagama blata i mulja u nizijama i dolinama reka, odnosno u zoni gde je verovatnoća fosilizacije najveća (Barnosky, 1985). Mužjaci džinovskog jelena bili su individualci. Zbog takvog načina života bili su lak plen predatorima. Za razliku od mužjaka, ženke su živеле u grupama u višim predelima i njihovi fosilni ostaci su ređi u nizijskim delovima i dolinama reka (Walch, 1995).

Mali broj analiziranih primeraka mamuta i džinovskih jelena se još više umanjuje jer su za ovaj vid analiza potrebni dobro očuvani primerci.

2.2.1. FOTOGRAFISANJE ODABRANIH PRIMERAKA

Sve donje vilice mamuta kao i primerke džinovskog jelena koji se nalaze u fundusu Prirodnjačkog muzeja fotografisao je Ljubomir Zlatanović, koristeći digitalni SLR foto aparat Canon EOS 60D (rezolucije 18 MP, Canon inc., Tokyo, Japan) sa objektivom žižne daljine 85 mm (135 mm ekvivalent).

Primerke džinovskog jelena iz fundusa muzeja u Smederevu, Sremske Mitrovice i privatne kolekcije iz Užica fotografisao je Aleksandar Urošević, fotoaparatom Nikon D5300 sa objektivom žižne daljine 85 mm. Rastojanje između uzoraka i ravni fotografisanja držano je konstantnim. Donje vilice mamuta i lobanje džinovskih jelena postavljane su paralelno sa ravni fotografisanja i u centar vidnog polja, kako bi se eliminisali efekti distorzije i paralakse (Mullin & Taylor, 2002). Prilikom fotografisanja, ispred svake lobanje postavljen je lenjir kako bi postojao zajednički faktor veličine, zbog skaliranja. Lenjir je postavljen u istoj ravni u kojoj će biti postavljene specifične tačke. Pošto su svi primerci fotografisani pod istim uslovima, foto aparatima slične rezolucije i objektivima iste žižne daljine, pretpostavljeno je da tip foto aparata kao i drugi fotograf neće značajno uticati na razlike u morfologiji, što se u preliminarnim analizama pokazalo kao tačno.

Primerci donjih vilica mamuta fotografisani su okluzalno, anteriorno i lateralno, dok su primerci džinovskog jelena fotografisani lateralno i bazalno. Svi primerci obeleženi su jedinstvenom šifrom koja označava ime vrste, broj individue, gde je pronađena i gde se čuva (tabele 2 i 4).

Na slici svake individue data je referentna dužina (10 cm) radi skaliranja.

2.3 MORFOMETRIJSKE ANALIZE

Morfometrija je deo morfologije u kojoj se na kvantitativan način proučavaju promene veličine i oblika živih i izumrlih organizama i njihovih delova (Rolf, 1990; Bookstein, 1991; Ivanović & Kalezić, 2009; Urošević et al. 2019; Paunović et al., 2017). Veličina se može definisati kao parametar koji opisuje raspon variranja mera morfoloških karakteristika (Ivanović i Kalezić, 2009). Oblik se, matematički, definiše kao sve geometrijske informacije o određenoj morfološkoj celini nezavisne od efekata veličine, položaja i orijentacije u prostoru (Bookstein, 1996).

Glavni cilj morfometrije je da se statistički testiraju hipoteze o činiocima koji utiču na promenu oblika i veličine (Rohlf & Slice, 1990; Bookstein, 1991; Ivanović i Kalezić, 2009). U okviru morfometrije razlikuju se dva pristupa: tradicionalni i geometrijski. Tradicionalni (stariji pristup) zasniva se na analizi linearnih distanci, njihovih odnosa i uglova koje zaklapaju, odnosno veličina se uzima kao mera oblika i prikazuje se u

jednoj ravni (Oxnard, 1978; Reyment, 1996). Geometrijska morfometrija (GM) je analiza konstelacija specifičnih tačaka u dve ili tri ravni prostora (Rohlf, 2000; Adams et al., 2004, 2013). Na taj način, ona primenjuje geometriju za opisivanje morfoloških celina pri čemu se promene oblika mogu pratiti nezavisno od promene veličine. Ovom metodom se takođe pokazuje vizualizacija promena oblika morfoloških celina (Ivanović & Kalezić, 2009). Klingenberg et al. (2002) navode da se primenom geometrijske morfometrije mogu uočiti i male morfološke promene koje klasičnim metodama ne mogu da se utvrde.

Prva primena geometrijske morfometrije bila je početkom XX veka. Njen začetnik je bio D'Arcy Wentworth Thompson, škotski biolog i matematičar, koji je pomoću deformacionih mreža prikazao promene oblika živih bića kroz prizmu matematičke transformacije. Tek sa razvojem tehnike i multivarijatne statistike omogućena je praktična primena GM u nauci.

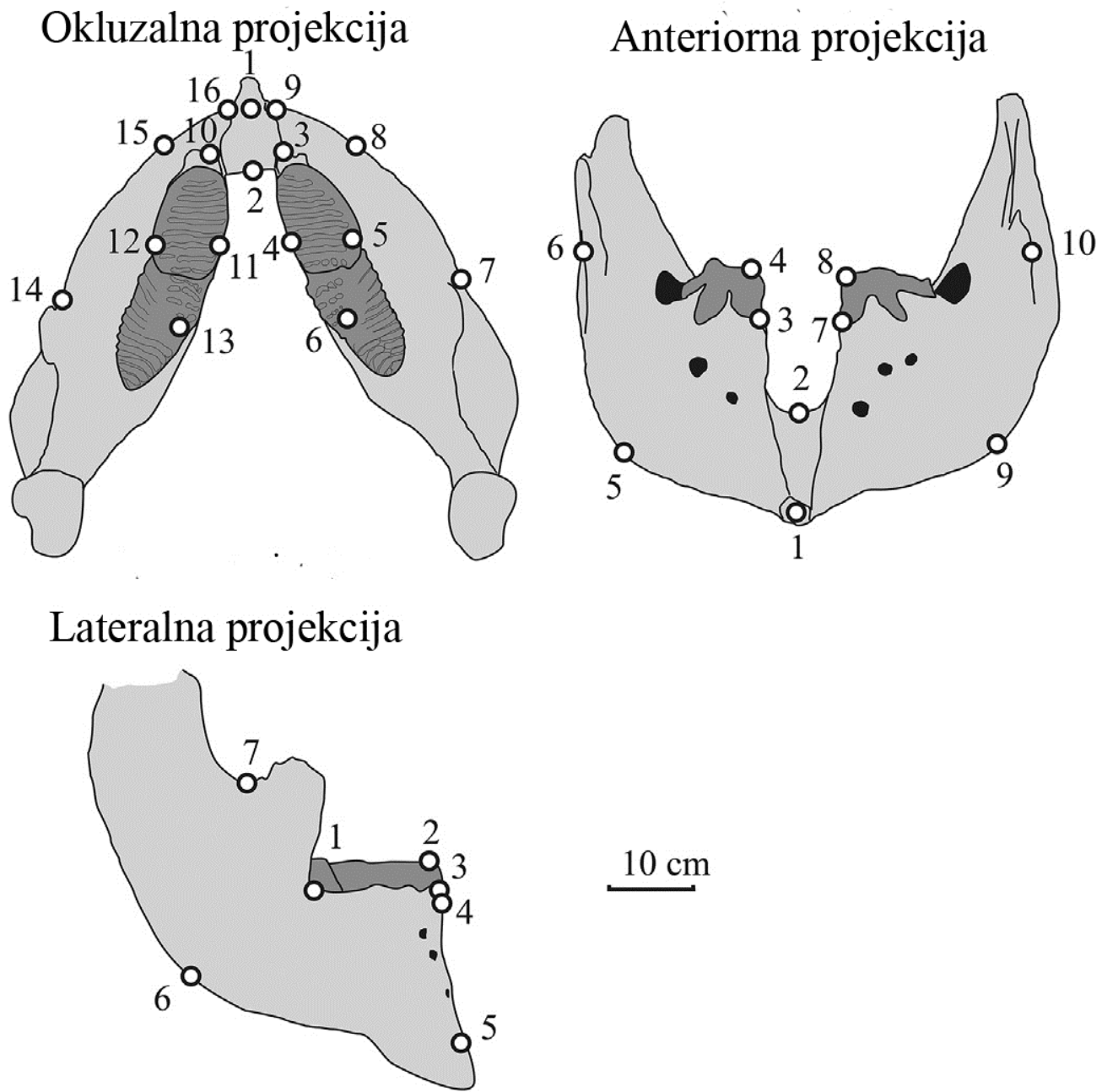
U Srbiji se GM u nauci, primenjuje nešto više od desetak godina. Prva primena bila je u evolucionoj biologiji pri analizi ontogenetskih nizova i filogenetskih odnosa repatih vodozemaca (Ivanović et al., 2007, 2008). Pionirski rad sa primenom GM u paleontologiji na primercima iz Srbije, Paunović et al. (2017), pokazuje da su metode GM postale dobar alat za eksplorativne studije ili potvrđivanje hipoteza i u ovoj grani nauke.

2.3.1. ODREĐIVANJE SPECIFIČNIH TAČAKA

Na donjim vilicama mamuta označene su specifične tačke, čiji je raspored određen prema prisustvu tačaka na svim jedinkama, njihovoj pouzdanosti u adekvatnom predstavljanju morfologije donje vilice i podudarnošću sa prethodnim studijama o morfologiji kod mamuta, koje su se bazirale na linearnim merama (Dubrovo, 1960; Álvarez-Lao & Méndez, 2011; Paunović, 2013). Zbog oštećenja na ramusu (vertikalnoj grani) mandibule, kod većine primeraka, na toj strukturi nisu postavljane specifične tačke. Bilo je očekivano da specifične tačke na zubima budu varijabilnije, zbog okluzalnog trošenja zuba. Međutim, uključili smo ih u analize jer ih je bilo moguće tačno identifikovati na svim jedinkama i funkcijski su značajne. Specifične tačke na okluzalnoj, anteriornoj i lateralnoj projekciji mandibule mamuta date su na slici 5 i u tabeli 5.

Specifične tačke na svim fotografijama lobanja džinovskog jelena određene su u bazalnoj i lateralnoj projekciji. Tačke su odabrane po kriterijumu da dobro opisuju oblik lateralne i bazalne strane lobanje, da su na jasno definisanim morfološkim celinama i da se mogu sa sigurnošću identifikovati na svim jedinkama. Zbog malog uzorka, i kako bi se izbegle redundantne informacije sadržane u simetričnim strukturama, tačkana je samo jedna strana lobanje. Specifične tačke na okluzalnoj i lateralnoj projekciji za džinovskog jelena date su na slici 6 i u tabeli 6.

Specifične tačke za obe grupe uzoraka postavljene su uz pomoć programa TpsDig2 (Rohlf 2013), pri čemu je za svaki primerak unet i faktor veličine prema skali od 10 cm sa lenjira fotografisanog pored svakog primerka.

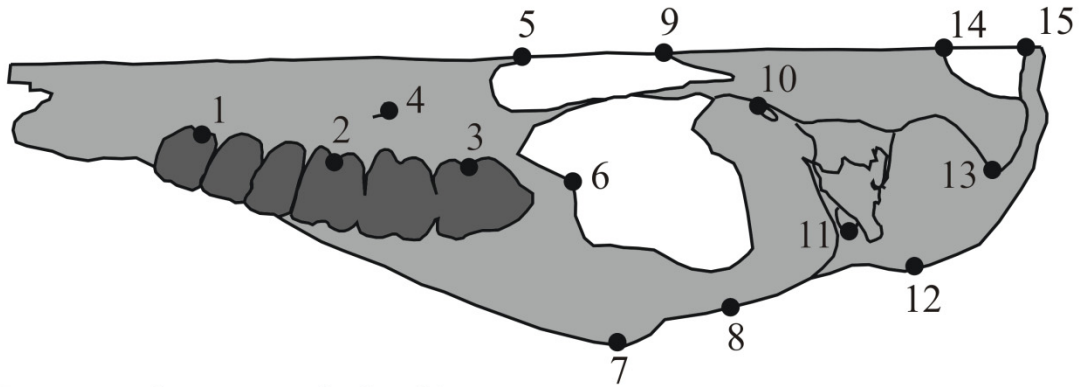


Slika 5. Specifične tačke na donjim vilicama vrsta *Mammuthus trogontherii* i *Mammuthus primigenius* prikazanim u tri projekcije: 1.okluzalna 2. lateralna 3. bazalna (preuzeto iz Paunović et al., 2017)

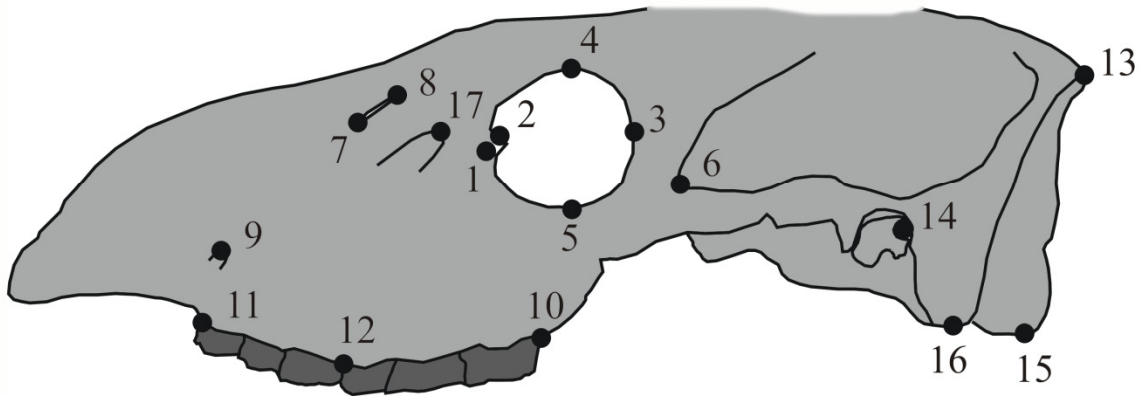
Tabela 5. Oznake i opis specifičnih tačaka na okluzalnoj, anteriornoj i lateralnoj projekciji donjih vilica mamuta. P – projekcija (sa modifikacijama preuzeto iz Paunović et al., 2017)

P	Specifične tačke	Opis specifičnih tačaka
Okluzalna	1)	Medijalna tačka simfiznog žljeba u nivou njegove prednje ivice
	2)	Posteriorna medijalna tačka simfiznog žljeba
	3) 10)	Prednja ivica alveolusa
	4) 11)	Medijalna ivica najšire lamele na okluzalnoj površini
	5) 12)	Lateralna ivica najšire lamele na okluzalnoj površini
	6) 13)	Posteriorna ivica okluzalne površine
	8) 15)	Tačka najvišeg zakrivljenja donje vilice u nivou prednje ivice alveolusa
	9) 16)	Tačke spoja simfiznog žljeba i korpusa donje vilice
Anteriorna	1)	Medijalna ventralna ivica mandibule (bez mentalnog nastavka)
	2)	Medijalna tačka simfiznog žljeba u nivou njegove prednje ivice
	3) 7)	Medijalna ivica alveolusa
	4) 8)	Medijalna ivica molara
	5) 9)	Tačka najvećeg zakrivljenja na ventralnoj ivici donje vilice
	6) 10)	Najšira ivica mandibule u nivou koronoidnog nastavka, u visini molara
Lateralna	1)	Posteriorna intersekcija alveolusa i vertikalne grane
	2)	Anteriorno-dorzalna ivica molara
	3)	Anteriorno-ventralna ivica molara
	4)	Prednja ivica alveolusa
	5)	Prednja ivica donje vilice, bez mentalnog nastavka
	6)	Tačka najvećeg zakrivljenja na ventralnoj ivici mandibule
	7)	Posteriorna tačka koronoidnog nastavka u nivou njegove baze

Bazalna projekcija



Lateralna projekcija



10 cm



Slika 6. Specifične tačke na lobanji vrste *Megaloceros giganteus* za bazalnu i lateralnu projekciju (preuzeto iz Paunović et al., u reviziji).

Tabela 6. Oznake i opis specifičnih tačaka na bazalnoj i lateralnoj projekciji lobanje džinovskog jelena. P – projekcija (sa modifikacijama preuzeto iz Paunović et al., u reviziji).

P	Specifične tačke	Opis tačaka
Bazalna	1)	Alveolus prvog premolara na mestu spoja protokona i hipokona
	2)	Alveolus prvog molara na mestu spoja protokona i hipokona
	3)	Alveolus trećeg molara na mestu spoja protokona i hipokona
	4)	Foramen palatinum majus – posteriorna ivica
	5)	Posteriorna ivica na suturi levog i desnog palatinuma
	6)	Tuber maxillare (spojili smo dve tačke u ovu jednu)
	7)	Najveće spoljašnje zakrivljenje zigomatične (jagodične) kosti
	8)	Spoj jugalne i skvamozne kosti (ili mesto spoja processus temporallis i procesus zygomaticus slepoočne kosti)
	9)	Bazisfenoidna i presfenoidna sutura
	10)	Foramen ovale – prednja ivica
	11)	Najveće udubljenje u nivou slušnog kanala (spolja)
	12)	Bočna ivica (ili najispupčenija tačka) processus paraoccipitalis
	13)	Bočna ivica (ili najispupčenija tačka) processus occipitalis
	14)	Prednja ivica foramen magnum
	15)	Zadnja ivica foramen magnum
Lateralna	1)	Lakrimalni otvor
	2)	Najanteriorniji deo orbite
	3)	Posteriorni deo orbite
	4)	Dorzalni deo orbite (najviša tačka)
	5)	Ventralni deo orbite (najniža tačka)
	6)	Anteriorni deo zigomatičnog ugla
	7)	Anteriorni deo nazolakrimalne fisure
	8)	Posteriorni deo nazolakrimalne suture
	9)	Infraorbitalni otvor
	10)	Najposteriornija tačka alveolarne ivice poslednjeg molara
	11)	Anteriorna alveolarna ivica prvog molara
	12)	Alveolarna ivica između premolara i molara
	13)	Crista nuchalis – najposteriorniji deo
	14)	Otvor slušnog kanala
	15)	Ventralna ivica okcipitalnog kondilusa
	16)	Ventralna ivica parakondilusa ili jugalne kosti

2.3.2. GEOMETRIJSKA MORFOMETRIJA I STATISTIČKA OBRADA PODATAKA

Generalizovana Prokrustova analiza (GPA)

Prvi korak u analizama geometrijske morfometrije je Generalizovana Prokrustova analiza (GPA). Ime je dobila po Prokrustu, liku iz grčke mitologije koji je svoje goste “prilagođavao” dimenzijama svoje postelje, tako što ih je rastezao ili sekao. Ova analiza iz uzorka izdvaja varijable oblika analizom Prokrustove superimpozicije (poravnanja): reskaliranje, translacija i rotacija svake jedinke u uzorku, kako bi se eliminisali efekti veličine, položaja i orijentacije. Time se zadržavaju informacije koje su vezane isključivo za oblik – Prokrustove koordinate. Pritom, informacija o veličini svake jedinke biva zapamćena kao veličina centroide (centroid size – CS). To je mera disperzije specifičnih tačaka od središta određene konstelacije. Matematički, to je kvadratni koren sume kvadratnih rastojanja specifičnih tačaka od geometrijske sredine date konstelacije (Bookstein, 1991). U daljim analizama veličina centroide koristi se kao mera veličine, a Prokrustove koordinate kao mera oblika i na taj način je moguće nezavisno analizirati veličinu i oblik. Pored toga, u geometrijskoj morfometriji promene oblika se mogu detaljno prikazati primenom deformacionih mreža (Thin Plate Spline - TPS), ili deformacionih konturnih dijagrama, što predstavlja još jednu prednost ove metode.

Deformacione mreže zasnovane su na modelu beskonačno tanke ploče koja se nalazi između dve konstelacije specifičnih tačaka. Ona se deformiše prilikom povezivanja istih tačaka na različitim jedinkama (Bookstein, 1991; Klingenberg, 2002, 2013).

Ukoliko se radi o bilateralno simetričnim strukturama, prilikom Prokrustove superimpozicije može se odvojiti simetrična od asimetrične komponente oblika. Svaka konstelacija specifičnih tačaka se poravnava sa svojim likom u ogledalu pri čemu se sve asimetrije u obliku odvajaju od potpuno simetričnih informacija i na taj način se dobiju dve zasebne komponente oblika koje se mogu dalje nezavisno analizirati (Klingenberg et al., 2002). U ovom radu, za dalje analize kod simetričnih struktura korišćena je simetrična komponenta. Sa setom varijabli oblika i veličine dobijenim nakon GPA urađene su sve preostale statističke analize.

Analiza glavnih komponenti (PCA)

Sledeća analiza je PCA (Principal Component Analysis) – analiza glavnih komponenti koja služi da se njome ispita varijabilnost u obliku u okviru uzorka. Da bi se ova analiza uradila, originalne varijable oblika se prevode u matricu kovarijansi koja daje ulazni set podataka. PCA analizom, ulazni podaci se prevode u skup novih promenljivih. One nisu međusobno korelisane i svaka naredna opisuje manji procenat ukupne varijabilnosti. Ove promenljive nazivaju se glavne komponente (Principal Components - PC) i grafički su prikazane kao PC ose. Suma svih PC osa je 100% varijabilnosti u obliku. Prve dve ili tri PC ose obično opisuju najveći procenat varijabilnosti u obliku, pri čemu prva osa prikazuje najizrazitije promene.

Nakon urađene PCA analize, uzorak biva vizuelno prikazan u morfološkom prostoru (grafički prikaz varijabilnosti u obliku) čije su dimenzije definisane PC osama. Svaka tačka u morfološkom prostoru predstavlja jednu jedinku iz uzorka. Promene oblika karakteristične za svaku PC osu daju se u vidu deformacionih mreža ili deformacionih konturnih dijagrama.

Prokrustove i Mahalanobisove distance

Osnovna mera razlike u obliku u geometrijskoj morfometriji je Prokrustova distanca. Definiše se kao linearna mera distance između konstelacija koje se porede. Izračunava se kao kvadratni koren sume kvadratnih rastojanja između odgovarajućih tačaka, nakon Prokrustove superimpozicije. Prilikom poređenja razlika u obliku između predefinisanih grupa (vrsta, pol, populacija, itd.) računaju se Prokrustove distance između srednjih oblika svake od definisanih grupa. Statistička značajnost Prokrustovih distanci u obliku

između dve ili više proučavanih grupa može se ustanoviti permutacionim testom. Ukoliko postoje grupe čije srednje vrednosti se porede, permutacioni test utvrđuje da li su uočene razlike između srednjih vrednosti dovoljno velike da bi se, sa određenim nivoom značajnosti, odbacila nulta hipoteza (da između poređenih grupa nema statistički značajnih razlika). Pri permutacionom testu, prvo se utvrdi uočeni nivo razlike između grupa, a zatim test nasumično deli kompletan uzorak u dve grupe, za unapred zadat broj iteracija (ponavljanja) i računa razlike srednjih vrednosti između tako nasumično definisanih grupa. P-vrednost testa računa se kao proporcija tih iteracija čija je vrednost veća ili jednaka uočenom nivou razlike između grupa. Ukoliko je ta vrednost manja od 0,05 odbacuje se nulta hipoteza, odnosno zaključuje se da razlike između grupa nisu mogle nastati slučajno.

Alternativno Prokrustovim distancama, razlike u obliku između grupa mogu se prikazati i kao Mahalanobisove distance. One predstavljaju distance između srednjih oblika grupa izračunate u odnosu na unutargrupnu varijabilnost. Mahalanobisove distance daju značajne razlike u obliku onda kada su razlike između grupa veće od unutargrupne varijabilnosti. Značajnost Mahalanobisovih distanci se takođe može porediti permutacionim testom.

Regresija

Analiza regresije ispituje međusobni odnos jedne zavisne i druge nezavisne promenljive koja kontinuirano varira. U slučaju multivarijatne regresije, kao što je slučaj u GM, ispituje se odnos nezavisne promenljive koja je geometrijska mera veličine (CS) i više zavisnih promenljivih koje su varijable oblika. Multivarijatna regresija koristi se za ispitivanje alometrijskih odnosa u uzorku (Klingenberg, 1996; Ivanović & Kalezić, 2009).

2.3.2.1. ANALIZE KORIŠĆENE ZA MAMUT-GRUPU

Pre primena metoda geometrijske morfometrije, na mamut-grupi urađen je test ponovljivosti specifičnih tačaka zasnovan na linearnim rastojanjima između specifičnih tačaka (Inter landmark distances-ILD) i testu ANOVA odnosno analizi varijanse (Ross & Williams, 2008). Ovaj test pokazuje sa kolikom sigurnošću se može ponavljati postavljanje specifičnih tačaka, odnosno koliko su ulazni podaci pouzdani. Broj ILD ekvivalentan je broju kombinacija parova specifičnih tačaka za svaku konstelaciju. Svako tačkanje na svim primercima odrađeno je dva puta, za sve tri projekcije. Set od 121 ILD za okluzalnu, 46 za anteriornu i 22 za lateralnu projekciju je izračunat za oba tačkanja. Zatim se radi ANOVA na linearnim merama izračunatim u oba tačkanja, kako bi se odredio nivo greške u tačkanju. Statistički značajan rezultat podrazumevao bi da postoji značajna greška između dva tačkanja.

Na mamut-grupi primenjena je generalizovana Prokrustova analiza na sve tri projekcije, kako bi dobili matricu koordinata oblika, sa uklonjenim efektima veličine, pozicije i orijentacije (Rohlf & Slice, 1990; Bookstein, 1996; Dryden & Mardia, 1998). Za okluzalnu i anteriornu projekciju, korišćene su srednje vrednosti originalne konfiguracije i njenog lika u ogledalu kako bi se dobila simetrična komponenta varijacije oblika (Klingenberg et al., 2002). Kao meru veličine koristili smo veličinu centroide (CS), koja se računa kao kvadratni koren sume kvadratnih rastojanja svake specifične tačke od centroide forme (Bookstein, 1991; Zelditch et al., 2012).

Kako bi se ispitala varijacija u obliku mandibule između dve sukcesivne vrste mamuta, kao i varijacija oblika između juvenilnih i adultnih runastih mamuta, korišćena je analiza glavnih komponenti (PCA) na kovarijacionoj matrici varijabli oblika. Ovom analizom vizuelno su prikazani morfološki prostori: matematički način vizuelnog predstavljanja oblika fenotipa u odnosu na jednu ili više promenljivih (Polly, 2008).

Kako bi se ilustrovale alometrijske promene oblika između juvenilnih i adultnih runastih mamuta, primenjena je multivarijatna regresija varijabli oblika na logaritmovanu veličinu centroide.

Konfiguracija srednjeg oblika je izračunata za obe vrste, uključujući samo adultne individue. Mahalanobisove distance, koje prikazuju distance između vrsta u odnosu na varijaciju unutar vrsta i Prokrustove distance, koje prikazuju sumu distanci između specifičnih tačaka srednjih konfiguracija oblika, su računane između srednjih oblika obe vrste (Klingenberg & Monteiro, 2005). Razlike u obliku su vizuelno prikazane deformacionim konturnim dijagramima. Permutacioni test sa 10.000 iteracija je izvršen da bi se utvrdila statistička značajnost divergencije u obliku između vrsta, za Mahalanobisove i Prokrustove distance.

Sve analize oblika rađene su MorphoJ softverskim paketom (Klingenberg, 2011).

2.3.2.2. ANALIZE KORIŠĆENE ZA JELEN-GRUPU

Generalizirana Prokrustova Analiza (GPA) je urađena kako bi se eliminisali efekti veličine, položaja i orijentacije. Prokrustove koordinate korišćene su kao varijable oblika. Kao mera veličine korišćena je veličina centroide (CS), odnosno, zbir kvadratnih udaljenosti svake specifične tačke od geometrijskog centra konstelacije.

Srednje vrednosti CS računane su za svaku moguću podvrstu, i za svaki pol. Polni dimorfizam u veličini (sexual size dimorphism - SSD) kvantifikovan je izračunavanjem standardnog indeksa polnog dimorfizma veličine (I_{SSD}) za srednje vrednosti CS za svaki pol, prema formuli $I_{SSD} = \text{veličina većeg pola (mužjaka) / veličina manjeg pola (ženke)}$. Izračunata je i standardna devijacija (CS) za CS vrednosti mužjaka i ženki. Zbog male veličine uzorka, statistička značajnost između podvrsta u veličini i SSD nije mogla da se utvrdi. Varijacija oblika ventralne i lateralne projekcije lobanje procenjena je analizom glavnih komponenti (PCA). Uz to, izračunate su srednje konfiguracije oblika za svaku moguću podvrstu i za polove. Kako bi se odredio nivo intraspecijske diferencijacije, Mahalanobisove distance (distance između podvrsta poredene sa varijabilnošću u okviru grupe) i Prokrustove distance (zbir rastojanja između odgovarajućih specifičnih tačaka konfiguracija srednjeg oblika) su računane između srednjih oblika podvrste i polova za ventralnu i lateralnu projekciju (Klingenberg & Monteiro, 2005). Polni dimorfizam u obliku (sexual shape dimorphism - SShD) takođe je kvantifikovan preko Mahalanobisovih (između polova) i Prokrustovih distanci (između srednjih oblika polova), pri čemu se za indeks polnog dimorfizma u obliku (I_{SShD}) uzimaju Prokrustove distance (Ljubisavljević et al., 2010). Statistička značajnost intraspecijske diferencijacije i SShD-a ocenjena je permutacionim testom sa 10.000 iteracija, dok su razlike u oblicima između mogućih podvrsta i polova vizuelno prikazane deformacionim mrežama (Klingenberg, 2013). Urađena je multivarijatna regresija varijabli oblika na logaritmovanu CS da bi se procenio nivo i značaj alometrije. Promene oblika koje se odnose na varijacije veličine (alometrija) prikazane su deformacionim mrežama (Klingenberg, 2013). GPA i sve statističke analize rađene su korišćenjem softverskog paketa MorphoJ (Klingenberg, 2011).

3. REZULTATI

3.1. REZULTATI ZA MAMUT GRUPU

Rezultati analiza za mamut grupu su publikovani u Paunović et al., 2017.

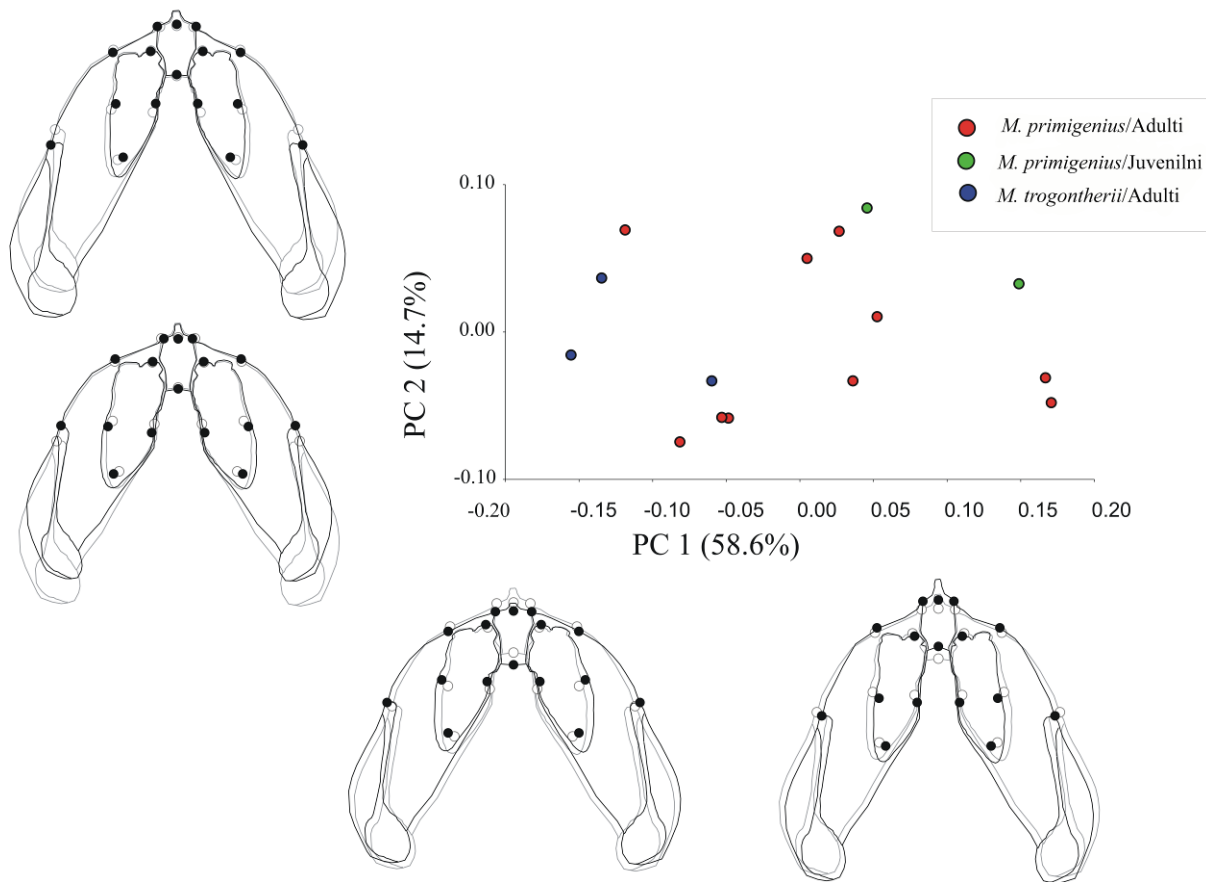
Test ponovljivosti nije dao statistički značajne rezultate ni za jednu od linearnih distanci između specifičnih tačaka (ILD), za sve tri projekcije ($p < 0,05$ u svim slučajevima). Na osnovu toga, može da se zaključi da je pouzdanost tačkanja zadovoljavajuća, te da se može nastaviti dalje sa analizama geometrijske morfometrije.

Da bi se ustanovile razlike u veličini između grupa mamuta, poređene su srednje vrednosti veličine centroide (CS) i njihove standardne devijacije za svaku grupu. Juvenilne jedinke runastog mamuta imaju značajno manju veličinu centroide od adultnih jedinki. Iako stepski mamut ima, u proseku, krupniju veličinu centroide za okluzalnu i anteriornu projekciju (ali manju za lateralnu) od runastog mamuta, vrednosti standardnih devijacija kod ove dve vrste se preklapaju (tabela 7).

Tabela 7. Srednje vrednosti veličina centroide \pm standardna devijacija. Preuzeto iz Paunović et al., 2017.

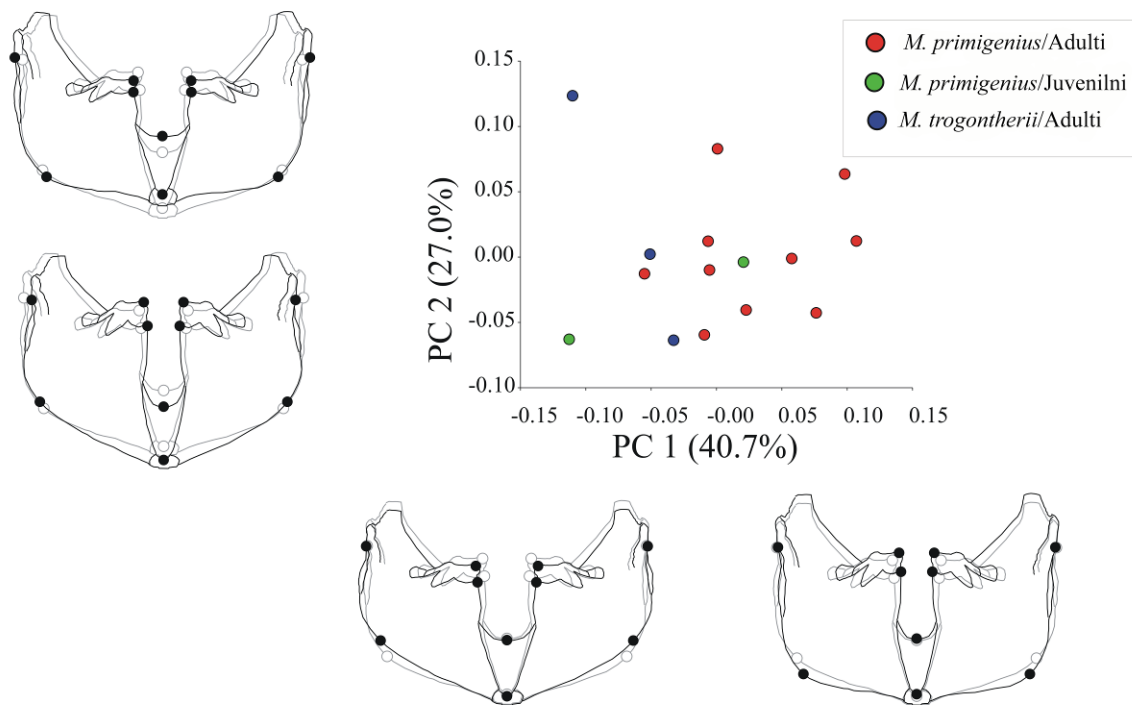
Vrsta	Starost	Okluzalna projekcija	Anteriorna projekcija	Bočna projekcija
<i>M. primigenius</i>	Adulti	59,5 \pm 4,3	58,1 \pm 5,9	38,9 \pm 3,2
<i>M. primigenius</i>	Juvenilni	39,2 \pm 4,9	36,7 \pm 3,0	26,5 \pm 1,8
<i>M. trogontherii</i>	Adulti	61,7 \pm 2,8	61,3 \pm 4,3	36,2 \pm 8,3

Varijabilnost u obliku celokupnog uzorka za sve tri projekcije prikazana je u morfološkim prostorima koje opisuje prva i druga osa dobijene analizom glavnih komponenti (PCA). Prve dve PC ose opisuje 73% totalne varijanse u obliku za okluzalnu projekciju. Prva osa (PC 1) opisuje razlike u obliku od širih donjih vilica sa simfizom pomerenom anteriorno, koje odgovaraju vrsti *M. trogontherii* do suženih vilica sa simfizom pomerenom posteriorno, koje odgovaraju vrsti *M. primigenius*. Druga osa (PC 2) opisuje posteriorno izmeštanje bočne ivice mandibule u nivou vertikalne grane i anteriorno izmeštanje najšire lamele. Ove promene oblika odgovaraju juvenilnim jedinkama runastog mamuta, koje se odvajaju od adultnih po obe ose (slika 7).



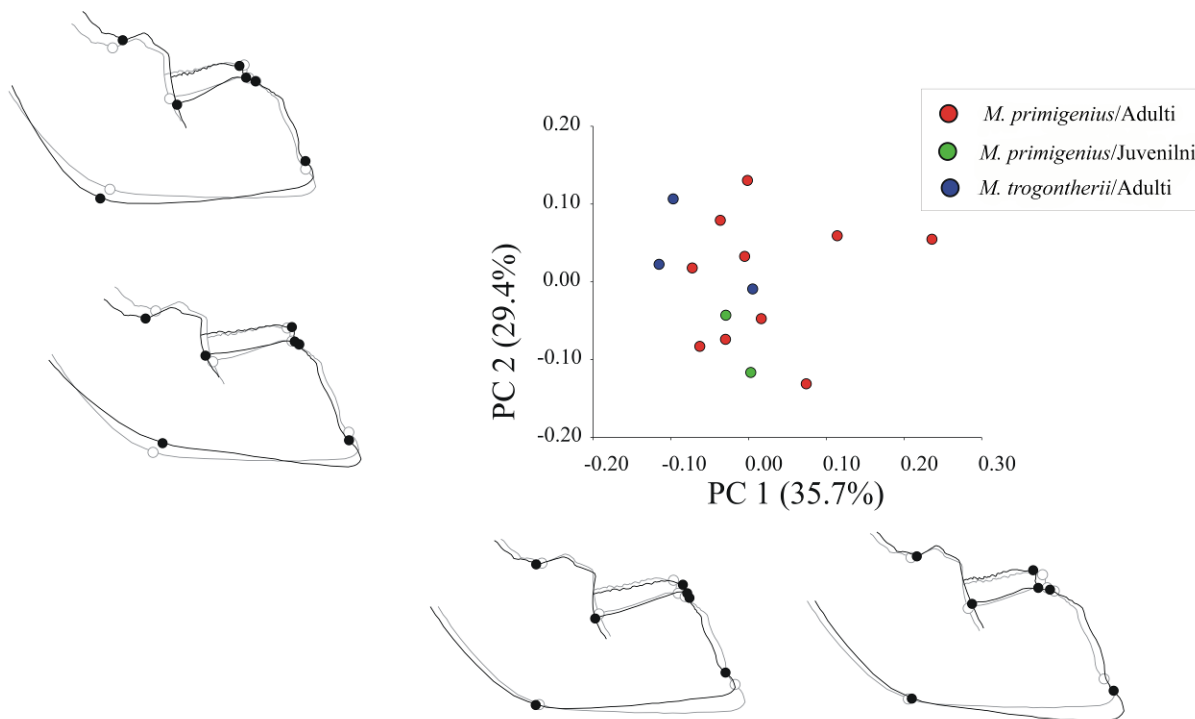
Slika 7. Morfološki prostor okluzalne projekcije donje vilice obe vrste mamuta, dobijen PCA analizom. Deformacioni konturni dijagrami opisuju promene oblika vezane za prve dve PC ose. Sive linije i prazni krugovi: srednji oblik. Crne linije i puni krugovi: konfiguracije sa skorom -0,1 i +0,1 Prokrustovih distanci na odgovarajućoj PC osi. Preuzeto iz Paunović et al., 2017.

Za anteriornu projekciju, prve dve PC ose opisuju 68% ukupne varijanse u obliku. Prva osa (PC 1) opisuje promene u obliku od širih, dorzoventralno nižih donjih vilica sa molarima pomerenim lateralno, koje odgovaraju vrsti *M. trogontherii*, do užih i viših donjih vilica sa molarima pomerenim medijalno, koje odgovaraju vrsti *M. primigenius*. Po prvoj osi, juvenilne jedinke se nisu jasno odvajale od adultnih. Druga osa (PC 2) opisuje promene oblika vezane za širu i dorzoventralno nižu donju vilicu. Ove promene oblika odnose se isključivo na individualnu varijaciju u obliku, bez jasne separacije grupa po ovoj osi (slika 8).



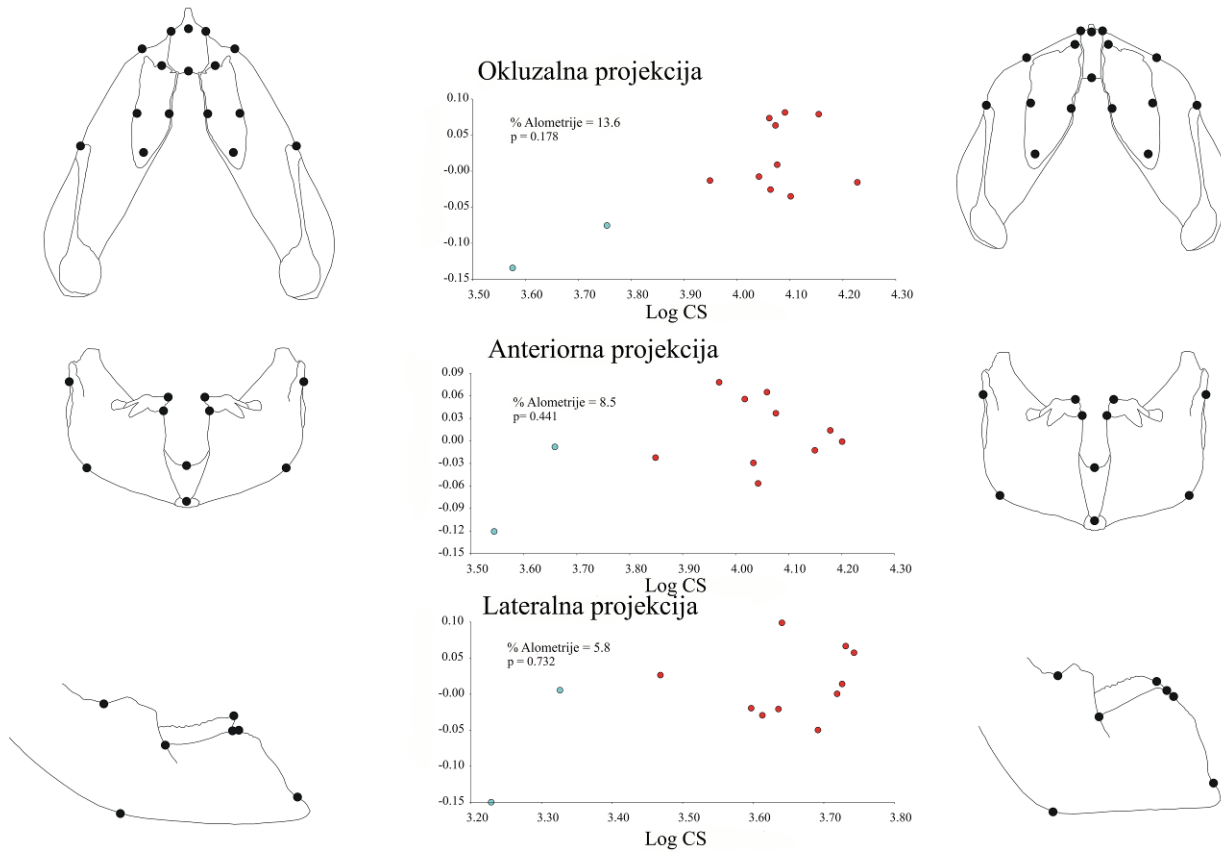
Slika 8. Morfološki prostor anteriorne projekcije donje vilice obe vrste mamuta, dobijen PCA analizom. Linearni dijagrami opisuju promene oblika vezane za prve dve PC ose. Sive linije i prazni krugovi: srednji oblik. Crne linije i puni krugovi: konfiguracije sa skorom -0,1 i +0,1 Prokrustovih distanci na odgovarajućoj PC osi. Preuzeto iz Paunović et al., 2017.

Za lateralnu projekciju, prve dve ose opisuju 65% ukupne varijanse u obliku. Prva osa (PC 1) daje prikaz promena oblika od donjih vilica sa izraženom kompresijom u anteriornom delu i anteriornim pomeranjem molara, koje odgovaraju vrsti *M. trogontherii*, do donjih vilica sa povećanjem visine u anteriornom delu i posteriornim pomeranjem molara, koje odgovaraju vrsti *M. primigenius*. Po drugoj osi (PC 2), sve grupe se u najvećoj meri preklapaju sa adultnim runastim mamutima. Ipak, kod juvenilnih jedinki, promene oblika dešavaju se pre svega u posteriornim delovima donje vilice, s tim što se baza koronoidnog nastavka i ramus pomeraju posteriorno, a ventralna ivica mandibule se pomera anteriorno. Po drugoj PC osi, vrstu *M. trogontherii* karakterišu sužavanje u anteriornom i širenje u posteriornom delu mandibule (slika 9).



Slika 9. Morfološki prostor lateralne projekcije donje vilice obe vrste mamuta, dobijen PCA analizom. Linearni dijagrami opisuju promene oblika vezane za prve dve PC ose. Sive linije i prazni krugovi: srednji oblik. Crne linije i puni krugovi: konfiguracije sa skorom -0,1 i +0,1 Prokrustovih distanci na odgovarajućoj PC osi. Preuzeto iz Paunović et al., 2017.

Alometrijske promene oblika između juvenilnih i adultnih jedinki runastog mamuta na okluzalnoj projekciji uključuju generalno skraćivanje i širenje donje vilice kod adultnih jedinki, sa posteriornim izmeštanjem simfznog žljeba, elongacijom i širenjem okluzalnih površina. Na anteriornoj projekciji, promene oblika kod adultnih jedinki vezane su za povećanje visine donje vilice, sužavanje simfznog žljeba i podizanje molara. Za lateralnu projekciju, promene oblika kod adultnih jedinki vezane su za skraćivanje donje vilice u anteriornom delu i povećanje visine u posteriornom delu. Procenat alometrijskih promena oblika najveći je za okluzalnu, a najmanji za lateralnu projekciju. Permutacioni test nije dao statistički značaj ni u jednom slučaju (slika10).

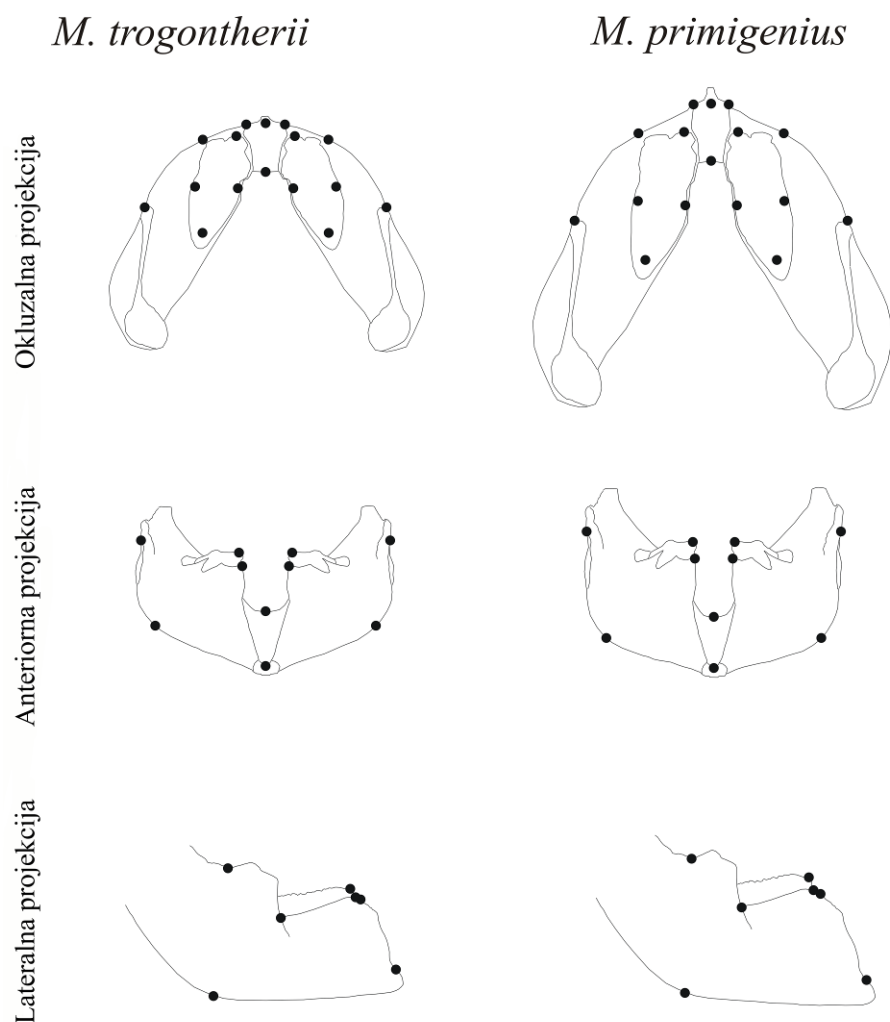


Slika10. Ontogenetska alometrija kod runastog mamuta, za okluzalnu, anteriornu i lateralnu projekciju, analizirana multivarijantnom regresijom oblika na logaritmovanu veličinu centroide (CS). Linearni dijagrami pokazuju promene oblika očekivane za promenu od -0,5 i +0,5 jedinica logaritmovane veličine centroide u odnosu na srednji oblik. Plave tačke – juvenilne jedinke, crvene tačke – adultne jedinke. Preuzeto iz Paunović et al., 2017.

Mahalanobisove distance između srednjih oblika vrsta značajne su za sve tri projekcije, i najveće su kod lateralne projekcije. Prokrustove distance između srednjih oblika najveće su za okluzalnu projekciju, i statistički značajne samo za okluzalnu i anteriornu projekciju (tabela 8). Kod vrste *M. trogontherii*, donje vilice su proporcionalno raširene i skraćene, sa raširenim okluzalnim površinama u odnosu na runastog mamuta. U anteriornoj projekciji, kod *M. trogontherii* dolazi do bukalnog širenja lateralnih delova donje vilice i dorzoventralne kompresije mandibule, a simfizični žljeb je plići i širi u odnosu na mlađu vrstu. U lateralnoj projekciji, kod vrste *M. trogontherii* dolazi do kompresije u anteriornom i širenja u posteriornom delu donje vilice. Kod runastog mamuta, donja vilica je sužena i izdužena, sa okluzalnim površinama užim u odnosu na predačku vrstu. U anteriornoj projekciji, donja vilica vrste *M. primigenius* je sužena i viša, sa užim i dubljim simfizičnim žljebom i podignutim molarima. U lateralnoj projekciji, dolazi do izdizanja i posteriornog pomeranja molara i izduživanja anteriornog dela donje vilice (slika 11).

Tabela 8. Divergenca u obliku između vrsta u Mahalanobisovim i Prokrustovim distancama, izračunata za sve tri projekcije donje vilice. Statistički značaj Mahalanobisovih i Prokrustovih distanci utvrđen je permutacionim testom (10.000 ponavljanja) i dat kao p vrednosti. Preuzeto iz Paunović et al., 2017.

projekcija	Mahalanobisove distance	p	Prokrustove distance	p
okluzalna	2,5835	0,0355	0,1422	0,0406
anteriorna	3,3832	0,0001	0,1014	0,0398
lateralna	3,7472	<,0001	0,1073	0,2865



Slika 11. Promene oblika donje vilice između stepskog i runastog mamuta, date za sve tri projekcije. Linearni dijagrami daju promene oblika za 1,0 Prokrustovih distanci između srednjih oblika dve sukcesivne vrste. Preuzeto iz Paunović et al., 2017.

3.2. REZULTATI ZA JELEN GRUPU

Rezultati analiza za jelen grupu su publikovani u Paunović et al., u reviziji.

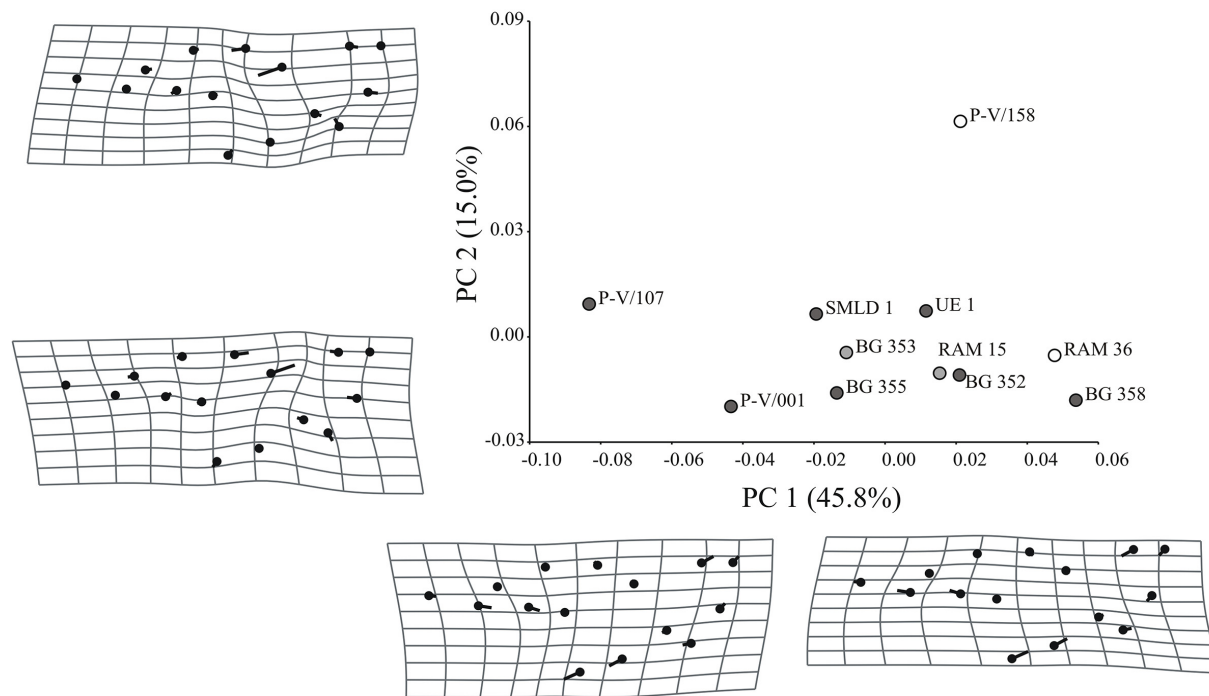
Srednje vrednosti veličine centroide i indeksi polnog dimorfizma u veličini su pokazali kod mužjaka kod lobanja mogućih *M. giganteus* cf. *ruffi* primeraka su za oko 3 posto za ventralni i 4,6 posto za lateralnu projekciju veći nego mogući *M. giganteus giganteus* primerci. Lobanje mužjaka *M. giganteus* cf. *ruffi* su oko 4,3 posto za ventralnu i 4,4 posto za lateralnu projekciju veći nego kod ženki. Ipak, srednje vrednosti veličine centroide za sve grupe su bile u okviru granica standardnih devijacija (tabela 9).

Tabela 9. Srednje vrednosti (μ) i standardna devijacija (SD) veličina centroide (CS) za svaku podvrstu, pol i projekciju lobanje, indeksi polnog dimorfizma u veličini (I_{SSD}). N–broj jedinki u uzorku.

Projekcija/pol/podvrsta (cf.)	N	μ CS	CS SD	I_{SSD}
Bazalna/Ž/ <i>ruffi</i>	2	418,098	2,4482	1,043
Bazalna/M/ <i>ruffi</i>	7	436,142	22,3940	
Bazalna/M/ <i>giganteus</i>	2	423,456	6,8068	
Lateralna/Ž/ <i>ruffi</i>	2	470,775	4,6489	1,044
Lateralna/M/ <i>ruffi</i>	7	491,637	22,2596	
Lateralna/M/ <i>giganteus</i>	2	469,764	18,5189	

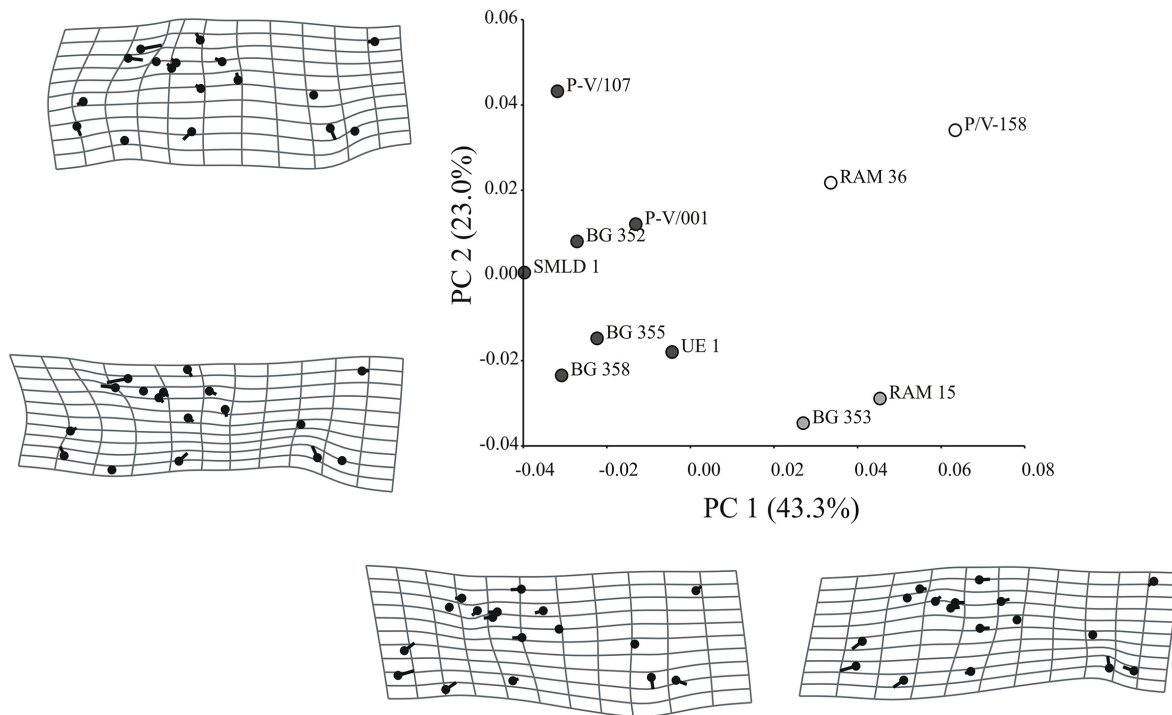
Analiza glavnih komponenti (PCA) za bazalnu projekciju pokazala je da duž PC1 ose koja nosi 45,8 % ukupne varijanse u obliku mogući *M.giganteus giganteus* mužjaci se preklapaju sa mogućim *M.giganteus ruffi* mužjacima, dok se primerak P/V-107 odvaja od ostatka uzorka. Većina primeraka se preklapala po PC2 osi koja nosi 15 % ukupne varijanse u obliku. Postojala je tendencija da se jedna ženka P/V-158 odvaja od svih drugih primeraka po ovoj osi.

Promene oblika duž prve ose (PC 1) koja nosi 45,8 % ukupne varijanse u obliku su vezane za generalnu varijaciju uzorka u obliku i opisuju proporcionalno sužavanje i elongaciju lobanje, anteriornog pomeranja zubnog niza, sužavanje jabučnog luka i sužavanje bazikranijalnog regiona sa povećanjem foramen magnuma. Duž druge ose (PC 2) koja nosi 15 % ukupne varijanse u obliku, razlike u obliku vezane za ženku P/V-158 su sužavanje lobanje u jugalnom regionu, anteriorno pomeranje foramena ovale i bazisfenoidne suture kao i sužavanje potiljačnog regiona. (slika 12).



Slika 12. Morfološki prostor bazalne projekcije lobanje džinovskog jelena, dobijen PCA analizom. Deformacije mreže opisuju promene oblika vezane za prve dve PC ose. Tamno sivi krugovi – mužjaci *M. giganteus* cf. *ruffii*, svetlo sivi krugovi – mužjaci *M. giganteus* cf. *giganteus*, beli krugovi – ženke *M. giganteus* cf. *ruffii*. Preuzeto iz Paunović et al., u reviziji.

Za lateralnu projekciju mogući *M.giganteus ruffii* mužjaci se odvajaju od ostatka uzorka duž PC1 ose dok se ženke odvajaju od mogućih *M. giganteus giganteus* mužjaka duž PC2 ose. Promene u obliku duž prve ose (PC 1) koja nosi 43,3 % totalne varijanse u obliku, su vezane za elongaciju anteriornog regiona (njuške i zubnog niza, naročito u molarnom regionu), posteriorno pomeranje orbita, povećanje nazolakrimalne fisure i smanjenje potiljačnog regiona. Duž PC2 ose koja nosi 23% ukupne varijanse u obliku, maksilarne kosti se šire, zubni niz se skraćuje, nazolakrimalna fisura se povećava i pomera posteriorno, orbite se povećavaju, *crista nuchalis* se pomera anteriorno i potiljačni region se spušta dole i pomera posteriorno (slika 13).

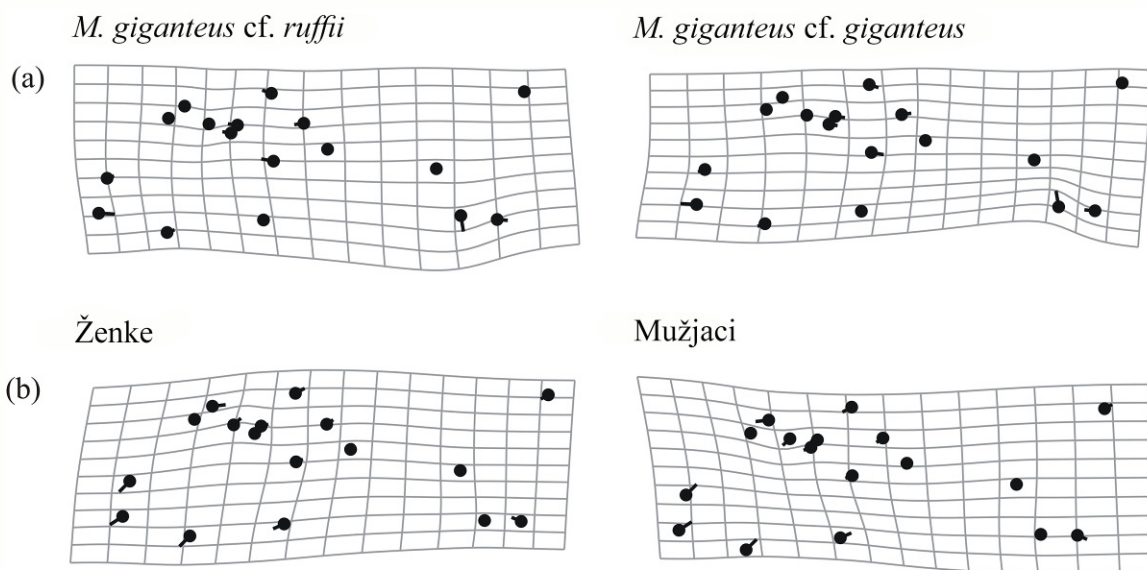


Slika 13. Morfološki prostor lateralne projekcije lobanje džinovskog jelena, dobijen PCA analizom. Deformacione mreže opisuju promene oblika vezane za prve dve PC ose. Tamno sivi krugovi – mužjaci *M. giganteus* cf. *ruffii*, svetlo sivi krugovi – mužjaci *M. giganteus* cf. *giganteus*, beli krugovi – ženke *M. giganteus* cf. *ruffii*. Preuzeto iz Paunović et al., u reviziji.

Intraspezijska diferencijacija i polni dimorfizam u obliku koji su ustanovljeni Mahalanobisovim i Prokrustovim distancama između srednjih oblika a priori podvrsta i polova, nisu bili značajni za ventralnu ali su bili značajni za lateralnu projekciju (tabela 10). Prema tome, data je vizualizacija promena oblika samo za bočnu stranu lobanje. Mužjaci *M. giganteus* cf. *giganteus* imaju izduženi maksilarni region, smanjenu bazu lobanje, nazolakrimalnu suturu pomerenu ka napred i orbitu pomerenu posteriorno. Za polni dimorfizam, ženke imaju veću i posteriornije postavljenu orbitu i veću nazolakrimalnu fisuru, zubni niz je spušten niže i potiljačni region je proporcionalno manji. Kod mužjaka, orbita je manja i pomerena anteriorno, nazolakrimalna sutura je manja, zubni niz je postavljen više i potiljačni region je uvećan. Sumarno, lobanja je više dorzoventralno spljoštena kod mužjaka (slika 14). Uočene razlike u obliku koje su vezane za intraspezijsku diferencijaciju i polni dimorfizam su analogne onima koje možemo da vidimo na dve PC ose.

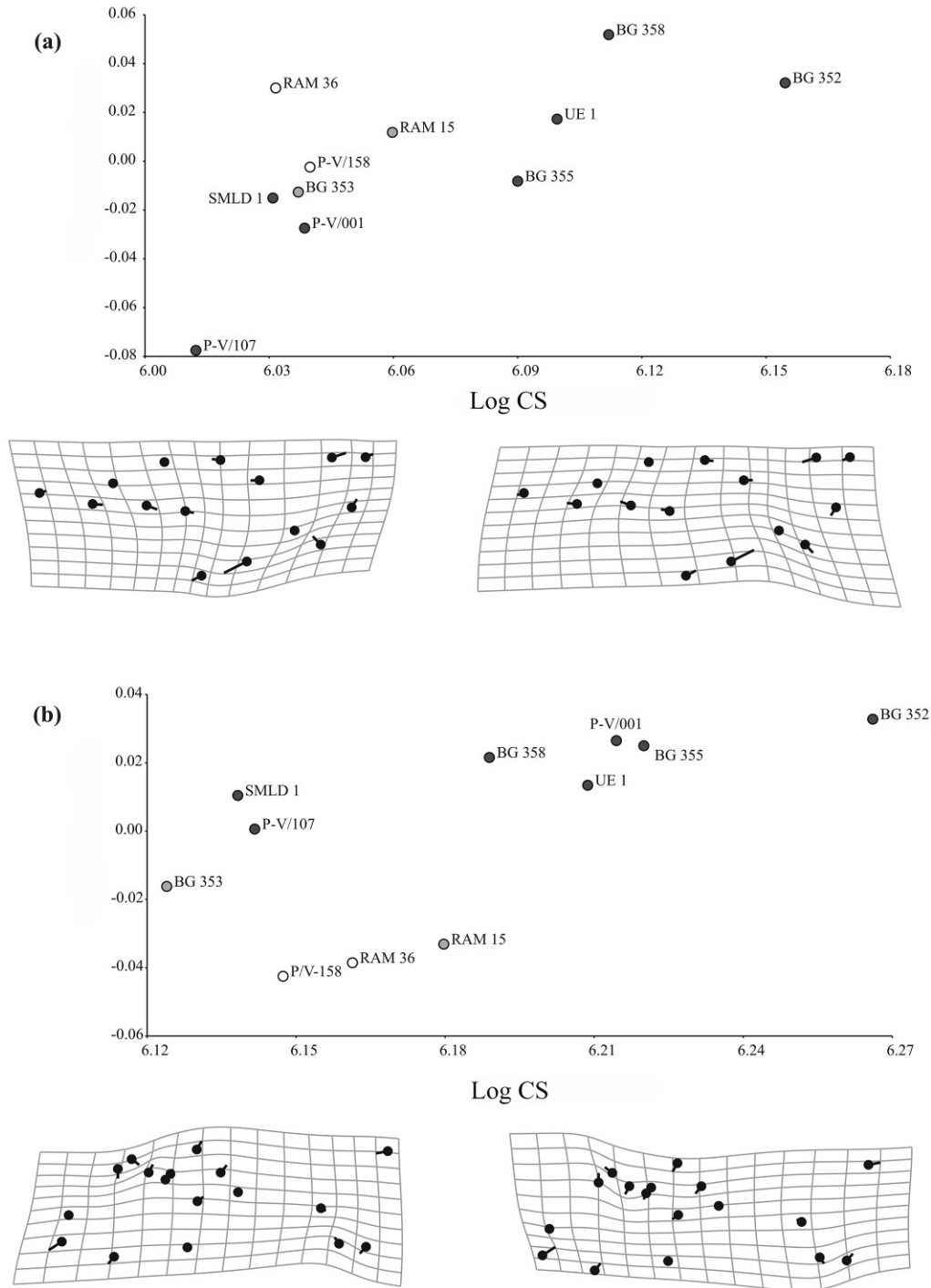
Tabela 10. Intraspezijska diferencijacija i indeksi polnog dimorfizma (I_{SSH_D}) procenjeni kao razlike u srednjem obliku između podvrsta i polova za bazalnu i lateralnu projekciju, predstavljene Mahalanobisovim i Prokrustovim distancama. Statistička značajnost razlika u srednjem obliku procenjena je pomoću permutacionog testa sa 10.000 ponavljanja i data kao p vrednost, pri čemu su p vrednosti veće od 0,05 statistički značajne. Preuzeto iz Paunović et al., u reviziji.

Grupa	Projekcija	Mahalanobisova distanca	p	Prokrustova distanca	p
Podvrsta	Bazalna	1,0352	0,9997	0,0321	0,8019
Podvrsta	Lateralna	3,7074	0,0185	0,0710	0,0244
Pol	Bazalna	1,8712	0,8350	0,0628	0,1091
Pol	Lateralna	3,6027	0,0269	0,0790	0,0285



Slika 14. Razlike u obliku između mogućih podvrsta –*ruffii* i –*giganteus* (a) i između polova *M. giganteus cf. ruffii* (b) za lateralnu projekciju lobanje. Preuzeto iz Paunović et al., u reviziji.

Za bazalnu projekciju, regresija varijabli oblika na logaritmovanu veličinu centroide opisala je 16,11 % totalne varijanse u obliku, ali nije bila statistički značajna ($p=0,1245$). Alometrijske promene oblika sastoje se od anteriornog pomeranja i skraćenja zubnog niza, sužavanja i elongacije jugalnog luka, posteriornog pomeranja bazisfenoidne suture i foramena ovale i širenja potiljačnog regiona kod najvećih individua (slika 15 a). Za bočnu projekciju regresija varijabli oblika na logaritmovanu veličinu centroide opisala je 11,05 % totalne varijanse u obliku ali nije bila statistički značajna ($p=0,3443$). Promene oblika kod najkrupnijih jedinki uključuju sužavanje maksilarne kosti, redukciju, pomeranje orbita ka napred i na dole, posteriorno pomeranje *crista nuchalis*, pomeranje na gore potiljačnog kondilusa i elongaciju parakondilusa (slika 15 b).



Slika 15. Alometrijske promene oblika bazalne (a) i lateralne (b) projekcije lobanje, dobijene regresijom varijabli oblika (Prokrustovih koordinata) na logaritmovanu veličinu centroide. Deformacione mreže pokazuju promene oblika između najmanjih i najvećih jedinki u uzorku. Tamno sivi krugovi – mužjaci *M. giganteus* cf. *ruffii*, svetlo sivi krugovi – mužjaci *M. giganteus* cf. *giganteus*, beli krugovi – ženke *M. giganteus* cf. *ruffii*. Preuzeto iz Paunović et al., u reviziji.

4. DISKUSIJA

Generalni trend evolucije lobanje i donje vilice mamuta bio je vezan za povećanje visine i širenje ovih skeletnih elemenata, sa proporcionalnim skraćanjem (Maglio, 1973; Lister et al., 2005), a do sada opisane ontogenetske promene oblika donje vilice mamuta bile su analogne sa evolutivnim promenama oblika opisanim između sukcesivnih vrsta (Fisher & Beld, 2003; Álvarez-Lao & Mendez, 2011). Naši rezultati se u velikoj meri poklapaju sa generalnim obrascem ontogenetskih i evolutivnih promena oblika kod mamuta. Novina je što ovi rezultati pružaju statističku potvrdu i detaljniji grafički prikaz promena oblika (Paunović et al., 2017; Urošević i sar., 2017).

Kod džinovskog jelena, razlike između evolutivno starije i mlađe forme ogledaju se u opštoj robusnosti lobanje i relativnoj dužini serije premolara (Lister, 1994; Van der Made, 2006; Croitor et al., 2014; Croitor, 2018). Što se tiče polnog dimorfizma, lobanje ženki su obično gracilnije od lobanja mužjaka, sa manje izraženom pahistozom (Vislobokova, 2013). Rezultati naše studije se u velikoj meri poklapaju sa ranijim rezultatima uz statističku potvrdu, a uz to daju i pregledniji grafički prikaz promena oblika (Urošević i sar., 2017; Paunović et al., u reviziji).

- Paunović G., Bogićević K., Urošević A., (2017). Mandible shape differentiation between *Mammuthus trogontherii* and *M. primigenius* and mandible shape ontogeny in *M. primigenius* specimens from Serbia: A preliminary explorative geometric morphometric study. *Quaternary International*, 443, 212–220.
- Urošević A., Paunović G., Bogićević K., (2017). Primena geometrijske morfometrije u paleontološkim studijama. str. 43–49 u: Nikola Pantić – pečat jednog vremena u istoriji Srpskog geološkog društva. Rudarsko – geološki fakultet, Univerzitet u Beogradu.
- Paunović G., Bogićević K., Urošević A., (u reviziji). Intraspecific differentiation and sexual dimorphism in giant deer (*Megaloceros giganteus* Blumenbach, 1799; Artiodactyla, Cervidae) skulls found in Serbia. *Acta Zoologica*, AZ-OM-07-2019-0064.

4.1 MAMUT GRUPA

Rezultati ove teze vezani za geometrijsku morfometriju urađenu na mamut-grupi publikovani su u radu Paunović et al. (2017) i na kongresnom saopštenju (Urošević i sar., 2017). U odnosu na paleontološke i metričke analize, geometrijska morfometrija daje detaljniji prikaz morfoloških promena između sukcesivnih vrsta.

4.1.1. INTERSPECIJSKA DIFERENCIJACIJA

Vrsta *M. trogontherii* ima mandibulu koja je dorzoventralno kompresovana i sa nižim molarima, ali je takođe proširena, sa skraćenim anteriornim delovima i širim simfiznim žljebom. Oblik donje vilice takođe može da bude korelisan sa oblikom molara i okluzalnih površina, koje su proširene i pomerene ka napred kod vrste *M. trogontherii*. Povećana hipsodoncija kod vrste *M. primigenius* je takođe vodila ka produblivanju horizontalnog ramusa (Maglio, 1973; Lister, 1996). Oblik molara može biti, sa druge strane, uslovljen brojem lamela. Povećani broj lamela kod progresivnije vrste (Vaufrey, 1958; Maglio 1973; Siegfried, 1983; Malez i Lenardić-Fabić, 1988; Lenardić, 1991) povećava mastikatornu površinu i omogućava smanjenje širine okluzalne površine u odnosu na predačku vrstu, kao što se može videti na našem uzorku kod vrste *M. primigenius*. Povećanje lamelarne frekvence je obrnuto proporcionalno širini molara kod vrste *M. primigenius*, koja ima viši LF po datoj širini molara nego *M. trogontherii* (Lister & Joysey, 1992).

Evolucija lobanje i mandibule mamuta išla je uporedo sa drugim evolutivnim promenama koje su bile pod uticajem klimatskih promena: razvoj guste dlake, smanjenje dimenzija ušiju i repa (Lister et al., 2005). Promene veličine i oblika lobanje i mandibule takođe su interpretirane kao posledica generalnog evolucionog trenda kod surlaša i mehanička kompenzacija za povećane kljove (Eales, 1931; Prothero & Schoch, 2002; Lister et al., 2005). Ipak, *M. primigenius* nije pratio ovaj trend generalnog povećanja telesnih dimenzija i kljova. Ova vrsta bila je znatno manja od predačke vrste. Visina u nivou ramenskog pojasa bila je od 2,4 do 3,7 metara, a telesna masa oko 6 tona, u poređenju sa vrstom *M. trogontherii* kod koje je visina u nivou ramena bila preko 4 metra, a telesna masa je prelazila 10 tona (Garutt & Nikolskaya, 1988; Lister & Bahn, 2007; Larramendi, 2015). Runasti mamut je takođe imao i manje kljove: maksimalno 4,2 metara kod mužjaka u ekstremnim slučajevima, dok je kod *M. trogontherii* dužina kljova bila do 5,2 metara (Lister & Bahn, 2007). Važno je napomenuti da, u našem uzorku, mandibule vrste *M. trogontherii* nisu značajno veće od mandibula vrste *M. primigenius*. Jedinke *M. trogontherii* do sad nalažene na teritoriji Srbije, pripadaju kasnom srednjem pleistocenu (Dimitrijević et al., 2015). Kasne forme stepskog mamuta sa područja zapadnog palearktika imale su sitniju telesnu građu i morfološki su bile sličnije kasnijoj formi, odnosno runastom mamutu (Kahlke, 2014). U našem uzorku, razlike u morfologiji mandibule vezane su isključivo za oblik. Proporcionalno šire mandibule vrste *M. trogontherii* mogu biti u vezi sa većim telesnim dimenzijama i većim kljovama. Sa druge strane, *M. primigenius* ima povećanu visinu molara i mandibule, što bi mogla biti kompenzacija za manje telesne dimenzije i proporcionalno užu mandibulu. Promene u morfologiji molara i hipsodonciji mogu biti vezane za razlike u ishrani, od stepske vegetacije srednjeg pleistocena do vegetacije tundro-stepe kasnog pleistocena (Lister et al., 2005). *Mammuthus trogontherii* je predstavnik srednjopleistocenskog stepskog staništa širokih rečnih dolina. Osteološki ostaci ove vrste nađeni su u asocijacijama sa biljnim ostacima koji ukazuju na dominaciju travnatog staništa. Međutim, drveće i grmlje su bili česta vegetacija duž reka tokom srednjeg pleistocena, njihovo lišće i grane je stepski mamut koristio kao dopunu ishrani (Lister & Bahn, 1994).

U tresetnom depozitu sa šumskim biljkama starosti oko 0,6 miliona godina u istočnoj Engleskoj pronađen je jedan kompletan skelet stepskog mamuta. Na osnovu toga, može da se zaključi da su stepski mamuti mogli da naseljavaju i tople šumovite oblasti, a ne samo hladnija i otvorenija staništa, koja su za njih bila optimalna (Lister & Stuart, 2010).

Tokom čitavog pleistocena, zaključno sa holocenom, na prostoru današnje Srbije utvrđena je tendencija postepene kserizacije klime, koja se odvijala u dva pravca: kserotermizacija (letnje suše) i frigorizacija (oštre i hladne zime). U glacijalnim periodima na području Panonske nizije dolazi do prelaska aridne stepe u mešovitu stepo-tundru i tundro-stepu, koje su bile glavna staništa runastog mamuta (Janković, 1990; Kahlke, 2014). Kseromorfija vegetacija tundro-stepe i stepo-tundre dovodi do pojave zuba sa većim brojem lamela, kao i povećane hipsodoncije koja inicira povećanje dubine mandibule.

Statistička potvrda razlika u obliku donje vilice između analiziranih sukcesivnih vrsta mamuta, uprkos veoma malom uzorku (deset adultnih jedinki vrste *M. primigenius* i samo tri jedinke *M. trogontherii*) sugeriše da su metode geometrijske morfometrije primenjive na paleontološkom materijalu čak i u slučajevima kada je veličina uzorka izuzetno ograničena. Neophodno je da se sa dozom rezerve tumače rezultati koji se tiču procene srednje vrednosti oblika na malom uzorku (Cardini & Elton, 2007). Ipak, metode geometrijske morfometrije su dovoljno pouzdane za eksplorativne analize morfološke divergencije, pogotovu kada je proučavani materijal redak ili pripada izumrlim taksonima (Bacon, 2000; Ivanović et al., 2013; Xiao et al., 2014; Lague, 2015).

4.1.2. ALOMETRIJSKI ODNOSI

Ontogenetske promene oblika kod runastog mamuta (*M. primigenius*) koje smo mi dobili (Paunović et al., 2017) odgovaraju promenama oblika koje su prethodno opisane – povećanje visine i širine donje vilice kod adultnih jedinki sa izduživanjem i produbljivanjem simfiznog žljeba kao i povećanjem visine simfize (Maschenko, 2002; Álvarez-Lao & Méndez, 2011). Ipak, permutacioni test nije pružio statističku potvrdu ontogenetske alometrije.

Alometrija, odnosno diferencijalni rast, je po pravilu prisutna u biološkim sistemima, naročito u toku ontogenije (Gould, 1966; Klingenberg, 1998; Shingleton, 2010). Ona predstavlja odstupanje od izometrijskog rasta, pri kome organizam tokom ontogenije zadržava iste telesne proporcije (Emerson, 1978). Naši rezultati, kroz vizuelni prikaz, jasno pokazuju prisustvo diferencijalnog rasta analiziranih delova donje vilice tokom ontogenije (Paunović et al., 2017). Prema tome, smatramo da je nedostatak statističke potvrde za ontogenetsku alometriju najverovatnije lažni negativni rezultat zbog neadekvatne veličine uzorka (dve juvenilne i deset adultnih jedinki) za analizu multivarijatne regresije i procenu alometrijske putanje (Cardini & Elton, 2007).

4.2. JELEN GRUPA

Rezultati ove teze vezani za geometrijsku morfometriju urađenu na jelen-grupi nalaze se u radu koji je trenutno u procesu revizije (Paunović et al., u reviziji).

4.2.1. INTRASPECIJSKA DIFERENCIJACIJA U VELIČINI I OBLIKU

Razlike u veličini procenjene na osnovu srednjih vrednosti veličine centroide između mogućih podvrsta *Megaloceros giganteus ruffi* i *Megaloceros giganteus giganteus* su relativno male. Primerci moguće podvrste *ruffi* su sveukupno krupniji, što nije u saglasnosti sa literaturom prema kojoj je forma *cf. giganteus* imala krupnije lobanje (Caloi, 1973, Croitor, 2008, Croitor et al., 2014). Doduše, treba napomenuti da su u ispitivanom uzorku samo mladi primerci identifikovani kao *M. giganteus cf. giganteus* dok su u uzorku *M. giganteus cf. ruffi* bile prisutne jedinke različitih uzrasnih doba.

Što se tiče oblika, razlike između dve moguće podvrste u našem uzorku vezane su za nekoliko karakteristika: maksilarni region koji se čini relativno kraći, zatim orbite koje su postavljene više anteriorno kao i povećani bazikranijum kod moguće podvrste *ruffi*. Podvrsta *Megaloceros giganteus cf. giganteus* ima izduženiju, gracilniju lobanju.

Podvrsta *Megaloceros giganteus cf. ruffi* je bila šumska forma sa manjim rasponom rogova, robusnijom građom, kraćim udovima i frontalnim kostima, dok je forma *M. giganteus cf. giganteus* bila adaptirana na otvorenija staništa. Ova forma imala je veliki raspon rogova, gracilniju građu sa dugačkim ekstremitetima i izduženim čeonim kostima (Lister, 1994; Van der Made, 2006; Croitor et al., 2014).

Pri interpretaciji ovih rezultata imali smo na umu da su u našem uzorku samo mladi primerci identifikovani kao *Megaloceros giganteus cf. giganteus*, tako da bi neke od razlika mogle da budu vezane za povećanu robusnost kod starih jedinki.

4.2.2. POLNI DIMORFIZAM U VELIČINI I OBLIKU

Procenjen nivo polnog dimorfizma u veličini u uzorku *M. giganteus* nađenom u Srbiji je u saglasnosti sa pretpostavkom da je kod džinovskog jelena veličina lobanja kod ženki neznatno manja ili gotovo jednaka veličini lobanje kod mužjaka (Owen, 1846; Whitehead, 1993; Geist, 1998). Dodatno, veličina lobanja ženki je u okviru opsega variranja u veličini lobanje mužjaka, dok su neki od mužjaka imali sitnije lobanje od ženki. Nije mogla da se povuče jasna korelacija između procenjene veličine i starosti jedinki. Lobanje najkrupnijih, ali i nekih od najmanjih primeraka, odgovarale su jedinkama najveće starosti.

Glavne razlike u obliku lobanje između ženki i mužjaka kod *M. giganteus* cf. *ruffi* nađenih u Srbiji bile su vezane za širenje maksilarnog regiona kod ženki i skraćivanje maksilarne kosti i širenje bazikranijalnog regiona kod mužjaka.

Razlike u bazikranijalnom i frontalnom regionu kod mužjaka vezane za veličinu rogova kao i za masu, su već posmatrane kod papkara (Vanpe, 2007; Blagojević & Milošević-Zlatanović, 2011; Vislobokova, 2013). U našem uzorku mužjaka, gornja vilica se skraćuje i orbite se pomeraju ka napred što bi moglo da bude povezano sa zadebljanjem frontalnih kostiju odnosno pahistozom.

4.2.3. RAZLIKE IZMEĐU BAZALNE I LATERALNE PERSPEKTIVE

Prilikom analiza, uočeno je da su razlike u obliku vezane za intraspecijsku diferencijaciju i polni dimorfizam bile statistički značajne samo za lateralnu projekciju lobanje. Kada je u pitanju generalna varijabilnost u obliku lobanje, između a priori definisanih grupa uočljivo je veliko preklapanje u obliku kod bazalne projekcije, dok je kod lateralne projekcije uočljivo odvajanje a priori definisanih grupa. To može biti vezano za činjenicu da su sve funkcijske komponente lobanje (facijalna, slepoočna, bazikranijalna i krov lobanje) vidljive iz bočne perspektive (Moss, 1968; Cheverud, 1982; Willmore et al., 2006; Porobić, 2017). Neke od kranijalnih perspektiva mogu da budu informativnije što se tiče moguće intraspecijske diferencijacije i polnog dimorfizma (Porobić, 2017). Kod nekih taksona je pokazano da razlike koje se dobijaju pri analizi različitih kranijalnih perspektiva mogu da budu specifične za vrstu (Loy et al., 2004). Obično je ventralna, odnosno bazalna, projekcija tretirana kao najinformativnija (Blagojević & Milošević – Zlatanović, 2011; Porobić et al., 2016; Jojić et al., 2017), ali u nekim slučajevima intraspecijske razlike i polni dimorfizam mogu da budu najizraženiji u lateralnoj projekciji kranijuma (Porobić 2017).

4.2.4. ALOMETRIJSKI ODNOSI

Alometrija, odnosno razlike u obliku vezane za veličinu, je obično prisutna u biološkim sistemima (Gould, 1966; Klingenberg, 1998; Shingleton, 2010). Alometrija je prepoznata kao jedan od ključnih faktora u polnom dimorfizmu u obliku (Klingenberg, 1996; 1998; O'Higgins & Collard, 2002). Međutim, ona je prisutna ali ne predstavlja značajnu komponentu polnog dimorfizma u obliku lobanje papkara, zbog malog nivoa polnog dimorfizma u veličini (Blagojević & Milošević – Zlatanović, 2011). Permutacioni test u ispitivanom uzorku nije dao statistički značajnu potvrdu alometrije, iako su razlike u obliku između najmanjih i najvećih jedinki mogle vizuelno da se prikažu. Te razlike u obliku odgovaraju generalnom trendu elongacije lobanje kod sisara (Cardidni & Poli, 2013). Ipak, treba da se naznači da je *M. giganteus* imao, uprkos svojoj veličini, proporcionalno kraći facijalni region od svih recentnih jelena osim vrste *Axis axis* (Vislobokova, 2013). Takođe, bazikranijalni region je proporcionalno povećan kod krupnijih životinja, što je donekele suprotno generalnom trendu alometrijske redukcije bazikranijalnog regiona kod tetrapoda

(Emerson & Bramble, 1993). Nedostatak statističke podrške za alometriju je verovatno lažni negativni rezultat zbog veoma male veličine uzorka (sedam mužjaka *M. giganteus* cf. *ruffi*, dva mužjaka *M. giganteus* cf. *giganteus* i dve ženke *M. giganteus* cf. *ruffi*). To je veoma mali uzorak za analizu multivarijatne regresije (Cardini & Elton, 2007; Paunović et al., 2017). Veći uzorak sa više ženki i više predstavnika obe moguće podvrste bi bio potreban da se na odgovarajući način istraže alometrijski odnosi i ontogenetske trajektorije obe moguće podvrste i oba pola kod lobanje džinovskog jelena.

5. ZAKLJUČCI I PERSPEKTIVE

U ovom radu su prikazani rezultati dobijeni primenom geometrijske morfometrije na materijalu koji, do sada, nije prošao kroz takvu vrstu analize. Obradeni materijal je sakupljen na teritoriji Srbije i tezauriran u muzejima i privatnim zbirka. Analiza je rađena samo na dobro očuvanim primercima donjih vilica sukcesivnih vrsta mamuta, kao i na dobro očuvanim lobanjama mužjaka i ženki džinovskog jelena. Najveći deo dobijenih rezultata je publikovan ili je u procesu publikacije.

Što se tiče mamut–grupe, dobijeni su rezultati koji nedvosmisleno ukazuju na značajne morfološke razlike kod dve sukcesivne vrste (*Mammuthus trogontherii* i *Mammuthus primigenius*). Te razlike se mogu interpretirati kao posledica dejstva paleoekoloških faktora, pre svega drugačijeg režima ishrane, na promene oblika donje vilice u toku procesa specijacije. Pored toga, detaljno su ilustrovane ontogenetske promene oblika u okviru vrste *Mammuthus primigenius*, ali bez statističke potvrde tih rezultata. Iako je analiza fosilnog materijala u velikoj meri problematična zbog dostupnosti malog broja uzoraka i činjenice da je materijal u velikom procentu oštećen, naš uzorak se pokazao dovoljnim da ilustruje morfološke promene između dve sukcesivne vrste i da pruži statističku potvrdu tih rezultata.

Dalja istraživanja trebalo bi usmeriti ka povećanju broja uzoraka i proširivanju analiziranog područja, što uključuje mogućnost uvođenja većeg broja vrsta kako bi se sveobuhvatnije ispitala donja vilica kroz evolutivno stablo mamuta.

Primenom geometrijske morfometrije, kod jelen–grupe, na dobro očuvanim lobanjama mužjaka i ženki džinovskog jelena potvrdili smo prisustvo moguće intraspecijske diferencijacije i polnog dimorfizma u obliku. Dve moguće podvrste razlikovale su se u ukupnoj elongaciji i robusnosti lobanje. Glavna razlika između polova bila je vezana za elongaciju maksilarnog regiona, kao i povećanje orbitalnog regiona kod ženki i širenje bazikranijalnog regiona kod mužjaka. Kod krupnijih mužjaka ove promene su više izražene. Zbog male veličine uzorka nije mogla da se utvrdi statistička značajnost polnog dimorfizma u veličini i permutacioni test nije dao statistički značajnu alometriju.

Buduće studije bi trebalo da uključe veći uzorak sa više lokaliteta gde su distribuirani džinovski jeleni. Naročito bi trebalo da se uključi veći broj ženki i sadržajni setovi podataka za obe moguće podvrste kako bi se omogućila odgovarajuća procena alometrije i kako bi se intraspecijska diferencijacija proučila na pravi način.

6. LITERATURA

- Subcommission on Quaternary Stratigraphy, 2019. Formal subdivision of the Pleistocene Series/Epoch. Accessed 20.12.2019. <http://quaternary.stratigraphy.org/definitions/pleistocene-subdivision/>
- Adams, D.C., Rohlf, F.J., Slice, D.E., 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the "revolution". *Italian Journal of Zoology*, 71, 5–16.
- Adams, D.C., Rohlf, F.J., Slice, D.E., 2013. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy*, 24, 7–14.
- Alvarez-Lao, D.J., Mendez, M., 2011. Ontogenetic changes and sexual dimorphism in the mandible of adult woolly mammoths (*Mammuthus primigenius*). *Geobios*, 44, 335–343.
- Athanassiou, A., 2012. A skeleton of *Mammuthus trogontherii* (Proboscidea, Elephantidae) from NW Peloponnese, Greece. *Quaternary International* 255, 9–28.
- Azzaroli, A., De Giuli, C., Ficarelli, G., Torre, D., 1988. Late Pliocene to Early Mid-Pleistocene Mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events - *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66, 77–100.
- Bacon, A.M., 2000. Principal components analysis of distal humeral shape in Pliocene to recent African hominids: the contribution of geometric morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology*, 111, 479–487.
- Barnosky, A. D., 1985. Taphonomy and Herd Structure of the Extinct Irish Elk, *Megaloceros giganteus*. *Science*, 228, 340–344. doi:10.1126/science.228.4697.340
- Barnosky, A. D., 1986. 'Big game' extinction caused by late Pleistocene climatic change: Irish elk (*Megaloceros giganteus*) in Ireland. *Quaternary Research*, 25, 128–135. doi:10.1016/0033-5894(86)90049-9
- Berckhemer, F., 1925. Eine Riesenhirsch stange aus den diluvialen Schottern von Steinhem a. d. Vuur, *Jahrb. Ver. Vaterland, Naturk. Wurttemberg*, 81, 99–108.
- Blagojević, M., & Milošević-Zlatanović, M., 2011. Sexual shape dimorphism in Serbian roe deer (*Capreolus capreolus* L.). *Mammalian Biology*, 76, 735–740. doi:10.1016/j.mambio.2011.06.004
- 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*. Plenum Press, New York, 131–151.
- Caloi, L., 1973. Cranio di *Megaceros giganteus* (Blum.) nel Museo del Servizio geologico d'Italia. *Bolettino del Servizio geologico d'Italia*, 93, 195–221.

- Cardini, A., & Elton, S., 2007. Sample size and sampling error in geometric morphometric studies of size and shape. *Zoomorphology*, 126(2), 121–134. doi:10.1007/s00435-007-0036-2
- Cardini, A., & Polly, P. D., 2013. Larger mammals have longer faces because of size-related constraints on skull form. *Nature Communications*, 4, 24–58. doi:10.1038/ncomms3458
- Cheverud, J. M., 1982. Phenotypic, genetic and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution*, 36, 499–516. doi:10.2307/2408096
- Croitor, R., 2008. Giant deer *Megaloceros giganteus* (Cervidae, Mammalia) from late Pleistocene of Moldova. *Oltenia. Studii și comunicări. Științele Naturii* 24, 262–266 (Craiova).
- Croitor, R., 2018. Date noi despre poziția sistematică a cerbului lopătar uriaș *Megaloceros giganteus* (Blumenbach, 1799) din pleistocenul superior al Moldovei. *Academos*, 4, 52–59.
- Croitor, R., Stefaniak, K., Pawłowska, K., Ridush, B., Wojtal, P., Stach M., 2014. Giant deer *Megaloceros giganteus* Blumenbach, 1799 (Cervidae, Mammalia) from Palaeolithic of Eastern Europe. *Quaternary International*, 326-327, 91–104. doi:10.1016/j.quaint.2013.10.068
- Ćirović, D., 2000. Morfološki varijabilitet i biogeografski status populacija lisice (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758) na području Vojvodine. Magistarska teza, Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd.
- Dale, Guthrie, R., 2004. Radiocarbon evidence of mid-Holocene mammoths stranded on an Alaskan Bering Sea island. *Nature*, 429 (6993), 746–749.
- Dimitrijević, V., 1991. Quaternary mammals of the Smolučka cave in southwest Serbia. *Paleont. Jugosl.* 41, Jugoslav. Akad. Zagreb, 1–88.
- Dimitrijević, V., 1996. Upper Pleistocene mammals from cave deposits in Serbia. *Acta zoologica cracoviensia*, 39(1). Kraków, 117–120.
- Dimitrijević, V., 1997. Upper Pleistocene mammals from cave deposits of Serbia. *Geološki anali Balkanskog poluostrva*, 61 (2), 179–370.
- Dimitrijević, V., 2011. Late Pleistocene hyaena *Crocota crocota spelaea* (Goldfuss, 1823) from Baranica Cave (south Serbia) competition for a den site in: Toškan, B., Fragments of Ice Age environments, Proceedings in Honour of Ivan Turk's Jubilee. *Opera Instituti Archaeologici Sloveniae*, 21, Institut za archeologijo Zrc SAZU, Založba ZRC, Ljubljana, 69–84.
- Dimitrijević, V., Dulić, I., Cvetković, N., 2013. The Janda Cavity at Fruška Gora, the First Cave Assemblage from the Southeast Pannonian Lowland (Vojvodina, Serbia), *Quaternary International*. 339-340, 97–111.
- Dimitrijević, V., Mrđić, N., Korać, M., Chu, S., Kostić, D., Jovičić, M., Blackwell, B.A.B., 2015. The latest steppe mammoths (*Mammuthus trogontherii* (Pohlig)) and associated fauna on the late middle Pleistocene steppe at Nosak, Kostolac Basin, Northeastern Serbia. *Quaternary International* 379, 14–27.

- Dryden, I.L., Mardia, K.V., 1998. *Statistical Shape Analysis*. Wiley, New York.
- Dubrovo, I.A., 1960. Drevni Sloni SSSR. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademya Nauk*. 85, 3–78.
- Eales, N.B., 1931. The development of the mandible in the elephant. *Proceedings of the Zoological Society of London* 101, 115–127.
- Emerson, S.B., 1978. Allometry and Jumping in Frogs: Helping the Twain to Meet. *Evolution*. Meet. *Evolution*. 32 (3), 551–564. doi:10.2307/2407721
- Emerson, S. B., & Bramble, D. M., 1993. Scaling, allometry and skull design. In J. Hanken, & B. K. Hall (Eds.), *The Skull, Volume 3: Functional and Evolutionary Mechanisms*. Chicago, IL: The University of Chicago Press. 384–421.
- Fisher, D.C., Beld, S.G., 2003. Growth and life history records from mammoth tusks. In: Storer, J. (Ed.), 3rd International Mammoth Conference, 2003: Program and Abstracts. *Occasional Papers in Earth Sciences* 5. Government of the Yukon, Whitehorse, 34–35.
- Garutt, V.E., Nikolskaya, V.N., 1988. Über das Skelett vom Steppenelefant aus Edersleben. *Beiträge zur Heimatforschung* 9, 3–13.
- Gaudenyi, T., Nenadić, D., Stejić, P., Jovanović M., Bogićević, K., 2015. The stratigraphy of the Serbian *Corbicula* beds. *Quaternary International*, 357, 4–21.
- Geist, V., 1998. *Deer of the world: their evolution, behaviour and ecology*. Mechanicsburg, PA: Stackpole Books.
- Gilić, D., 1997. Pleistocenski sisari iz zbirke Muzeja Srema. Magistarska teza. Rudarsko-geološki fakultet, Univerzitet u Beogradu.
- Gorjanović – Kramberger, D., 1913. Fosilni rinocerotidi Hrvatske i Slovenije s osobitim obzirom na *Rhinoceros Merckii* var. *Krapinensis* Mih., JAZU, knj. XXII, Zagreb.
- Goswami, A., 2006 a. Morphological integration in the carnivoran skull. *Evolution* 60, 169–183.
- Goswami, A., 2006 b. Cranial modularity shifts during mammalian evolution. *American Naturalist* 168, 270–280.
- Goswami, A., 2007. Cranial modularity and sequence heterochrony in mammals. *Evolution & Development* 9,3, 290–298. doi: 10.1111/j.1525-142X.2007.00161.x
- Gould, S. J., 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews*, 41,587–640. doi:10.1111/j.1469-185X.1966.tb01624.x
- Gould, S. J., 1974. Origin and function of “bizarre” structures antler size and skull size in “Irish Elk”, *Megaloceros giganteus*. *Evolution*, 28, 191–220. doi:10.2307/2407322

- Hassanin, A., Delsuc, F., Ropiquet, A., et al., 2012. Pattern and Timing of Diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasitheria), As Revealed by a Comprehensive Analysis of Mitochondrial Genomes, *CR Biol.*, 335, 32–52.
- Hughes, S., Nayden, T.J., Douady, C.J., et al., 2006. Molecular Phylogeny of the Extinct Giant Deer, *Megaloceros giganteus*, *Mol. Phylogenet. Evol.*, 40(1), 285–291.
- Ivanović, A., Vukov, T.D., Džukić, G., Tomašević, N. & Kalezić, M.L., 2007. Ontogeny of skull size and shape changes within a framework of biphasic lifestyle: a case study in six *Triturus* species (Amphibia, Salamandridae). *Zoomorphology*, 126, 173–183.
- Ivanović, A., Sotiropoulos, K., Furtula, M., Džukić, G., Kalezić, M.L., 2008. Sexual size and shape evolution in European newts (Amphibia: Caudata: Salamandridae) on the Balkan Peninsula. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 46, 381–387.
- Ivanović, A., Kalezić, M., 2009. Evolucionarna morfologija. Teorijske postavke i geometrijska morfometrija. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd.
- Ivanović, A., Aljančić, G., Arntzen, J. W., 2013. Skull shape differentiation of black and white olms (*Proteus anguinus anguinus* and *Proteus a. parkelj*): an exploratory analysis with micro-CT scanning. *Contributions to Zoology*, 82, 107–114.
- Janković, M., 1990. Fitogeografija. Naučna knjiga, Beograd.
- Jevremović, M., Kuzmić, V., 1999. Zakonitost u taloženju aluvijalno jezerskih i aluvijalno barskih naslaga od leve obale Save prema Batajnici. Zbornik referata, XII Jugoslovenski Simpozijum o hidrogeologiji i inženjerskoj geologiji, 2, Novi Sad, 115–123.
- Jojić, V., Nenadović, J., Blagojević, J., Paunović, M., Cvetković, D., Vujošević, M., 2012a. Phenetic relationships among four *Apodemus* species (Rodentia, Muridae) inferred from skull variation. *Zoologische Anzeiger* 251, 26–37.
- Jojić, V., Momčilović, A., Porobić, J., Ćirović, D., 2012b. Population differentiation based on geometric morphometric analyses of the golden jackal (*Canis aureus*) skull from two different habitats in Serbia. 4th Congress of the Ecologists of the Republic of Macedonia with international participation, Ohrid, Macedonia, 48.
- Jojić, V., Porobić, J., Ćirović, D., 2014a. Skull variability of the golden jackal (*Canis aureus*) from the territory of Serbia: insights from geometric morphometric data. First International Jackal Symposium, Veliko Gradište, Serbia, 22.
- Jojić, V., Bugarski-Stanojević, V., Blagojević, J., Vujošević, M., 2014b. Discrimination of the sibling species *Apodemus flavicollis* and *A. sylvaticus* (Rodentia, Muridae). *Zoologische Anzeiger*, 253, 261–269.
- Jojić, V., Porobić, J., & Ćirović, D., 2017. Cranial variability of the Serbian red fox. *Zoologischer Anzeiger*, 267, 41–48. doi:10.1016/j.jcz.2017.02.001

- Kahlke, R.D., 2014. The origin of Eurasian Mammoth Faunas (Mammuthus e Coelodonta Faunal Complex). *Quaternary Science Reviews* 96, 32–49.
- Klingenberg, C. P., 1996. Multivariate allometry. In L. F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor, & D. E. Slice (Eds.), *Advances in Morphometrics*. New York, NY: Plenum Press. 23–49.
- Klingenberg, C. P., 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews*, 73, 79–123. doi:10.1017/S000632319800512X
- Klingenberg, C.P., Barluenga, M., Meyer, A., 2002. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution*, 56, 1909–1920.
- Klingenberg, C. P., Monteiro, L. R., 2005. Distances and directions in multidimensional shape spaces: implications for morphometric applications. *Systematic Biology*, 54(4), 678–688. doi:10.1080/10635150590947258.
- Klingenberg, C. P., 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11, 353–357. doi:10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x
- Klingenberg, C. P., 2013. Visualizations in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing shape changes. *Hystrix*, 24, 15–24. doi:10.4404/hystrix-24.1-7691
- Knežević, S., Nenadić, D., Stejić, P., 1998. Prelesni kvartarni i pliocenski sedimenti Zemuna i Novog Beograda. - *Geološki anali Balkanskoga poluostrva*, 62, 57-73.
- Kraus H., 1978. *The Mammoth in Ice and Snow, Cold – Adaption of Wolly Mammoth: Fact of Fiction*, Stuttgart.
- Kuehn, R., Ludt, Ch.J., Schroeder, W., and Rottmann, O., 2005. Molecular Phylogeny of *Megaloceros giganteus*– the Giant Deer or Just a Giant Red Deer?, *Zool. Sci.*, 2005, 22, (9), 1031–1044.
- Lague, M.R., 2015. Taxonomic identification of Lower Pleistocene fossil hominins based on distal humeral diaphyseal cross-sectional shape. *PeerJ* 3, 1084. <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.1084>.
- Larramendi, A., 2015. Shoulder height, body mass and shape of proboscideans. *Acta Palaeontologica Polonica*, 61 (3), 537–574. <http://dx.doi.org/10.4202/app.00136.2014>.
- Laskarev, V., 1938. Treća beleška o kvartarnim naslagama u okolini Beograda. - *Geološki anali Balkanskoga poluostrva*, 15,1–35.
- Laskarev, V., 1949. O novim nalascima fosilnih sisara kod Despotovcaca kratkim pregledom tercijarnih sisaranađenih u Srbiji. *Glas SAN-a*, 192, odelj. Prirod. nauk. Nova ser. I, Beograd.
- Lenardić, J., 1991a. Kranijalni delovi, mandibule i izolirani zubi pleistocenskih slonova s raznih lokaliteta Hrvatske i Vojvodine. *Geološki Vjesnik* 44, 15–23.
- Lenardić, J., 1991b. Osnovne metode mjerenja zuba i lubanja fosilnih slonova. *Rad HAZU*, 458. Razred za prirodne znanosti 25, 37–60.

- Lenardić, J., 1994. Description and morphometric analysis of the *Mammuthus armeniacus* (Falconer) skull from Slavonski Brod (Croatia). *Geologia Croatica* 47, 157–166.
- Lister, A., 1984. The evolutionary and ecological origins British deer. *Proc. R. Soc. Edinb.* 82B. 205–229.
- Lister, A.M., 1996. Evolution and taxonomy of Eurasian mammoths. In: Shoshani, J., Tassy, P. (Eds.), *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives*. Oxford University Press, New York, 203–213.
- Lister, A.M., 2001. “Gradual” evolution and molar scaling in the evolution of the mammoth. In: Cavarretta, G., Gioia, P., Mussi, M., Palombo, M.R. (Eds.), *The World of Elephants. Proceedings of the First International Congress, Rome*, 648–651.
- Lister, A.M., Joysey, K.A., 1992. Scaling effects in elephantid dental evolution e the example of Eurasian *Mammuthus*. In: Smith, P., Tchernov, E. (Eds.), *Structure, Function and Evolution of Teeth*. Freund, Jerusalem, 185–213.
- Lister, A.M., Bahn, P., 1994. *Mammoths*. Boxtree, London.
- Lister, A.M., Sher, A.V., 2001. The origin and evolution of the woolly mammoth. *Science*, 294, 1094–1097.
- Lister, A.M., van Essen, H., 2003. *Mammuthus rumanus* (Stefánescu), the earliest mammoth in Europe. In: Petculescu, A., Stiucă, E. (Eds.), *Advances in Vertebrate Paleontology. Hen to Panta*, Bucharest, 47–52.
- Lister, A.M., Bahn, P., 2007. *Mammoths e Giants of the Ice Age*, third ed. Frances Lincoln, London.
- Lister, A.M., Sher, A.V., 2001. The origin and evolution of the woolly mammoth. *Science* 294, 1094–1097.
- Lister, A.M., Stuart, A.J., 2010. The West Runton mammoth (*Mammuthus trogontherii*) and its evolutionary significance. *Quaternary International*, 228, 180–209.
- Lister, A.M., Sher, A.V., van Essen, H., Wei, G., 2005. The pattern and process of mammoth evolution in Eurasia. *Quaternary International*, 126-128, 49–64.
- Lister, A. M., Stuart, A. J., 2019. The extinction of the giant deer *Megaloceros giganteus* (Blumenbach): New radiocarbon evidence. *Quaternary International* 500, 185–203.
doi:10.1016/j.quaint.2019.03.025
- Lister, A.M., Dimitrijević, V., Marković, Z., Knežević, S, Mol, D. 2012. A skeleton of “steppe” mammoth (*Mammuthus trogontherii* (Pohlig)) from Drmno, near Kostolac, Serbia. *Quaternary International*, 276-277, 1291–44.
- Litt, T., Gibbard, Ph. L., 2008. A proposed Global Stratotype Section and Point (GSSP) for the base of the Upper (Late) Pleistocene Subseries (Quaternary System/Period).
doi: 10.18814 / epiugs / 2008 / v31i2 / 015

- Ljubisavljević, K., Urošević, A., Aleksić, I., Ivanović, A. 2010. Sexual dimorphism of skull shape in lacertid lizard species (*Podarcis spp.*, *Dalmatolacerta sp.*, *Dinarolacerta sp.*) revealed by geometric morphometrics. *Zoology*, 113, 168–174.
- Maglio, V.J., 1973. Origin and evolution of the Elephantidae. *Transactions of the American Philosophical Society*, 63, 1–149.
- Maksimović, S., Spasova, D., Bajić, S., 2013. Milutin Milanković - putnik kroz vasionu i vekove, Pravoslavna reč, Novi Sad, str. 300.
- Malez, M., 1961a. Nalaz dvaju pleistocenskih sisavaca kod Zagreba i pregled okolnih nalazišta, *Geol. vjesnik* 14, Zagreb, 63–88.
- Malez, M., 1961b. *Megaceros giganteus* (Blumenbach) iz naplavine Save kod Siska, *Geol. vjesnik* 14, Zagreb, 345–354.
- Malez, M., Lenardić-Fabić, J., 1988. New subspecies of the Southern elephant (*Mammuthus meridionalis adriaticus* n. ssp.) from the bottom of the Adriatic Sea (Croatia, Yugoslavia). *Paleontologija Jugoslavije*, 37, 1–36.
- Marinčić, S., 1997. Kvartarni sisari iz zbirke Rudarsko – geološkog fakulteta, dipl. rad, RGF, Univerzitet u Beogradu. Beograd.
- Marinčić, S., Nedeljković, D., 2000. Lobanja runastog mamuta (*Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799) iz korita reke Tise. *Zaštita prirode*, 52, 87–103.
- Markov, G.N., 2012. *Mammuthus rumanus*, early mammoths, and migration out of Africa: Some interrelated problems. *Quaternary International*, 276-277, 23–26.
- Markov, G.N., Spassov, N., 2003. Primitive mammoths from northeast Bulgaria in the context of the earliest mammoth migrations in Europe. In: Petculescu, A., Stiuca, E. (Eds.), *Advances in Vertebrate Paleontology 'Hen to Panta'*. Romanian Academy Institute of Speleology 'Emil Racovita', Bucharest, 53–58.
- Marković, Z., 1988. Pleistocenski proboscidi okoline Beograda, dipl. rad, Rudarsko – geološkog fakulteta, Beograd.
- Marović, M., Knežević, S., 1984. Geološke karakteristike šireg područja klizišta Plavinac – Provalije (kod Smedereva), *Geol. anal. Balk. pol.* XLVIII, Beograd, 59–68.
- Maschenko, E.N., 2002. Individual development, biology and evolution of the woolly mammoth. *Cranium* 19, 4-120.
- McKenna, M.C., Bell, S.K., 1997. *Classification of Mammals above the Species Level*. Columbia University Press, New York.
- Melentis, J., 1963. Die osteologie der Pleistozänen proboscider des beckens von Megalopolis im Peloponnes (Griechenland), *Studien über fossile vertebraten Griechenlands*, Athen, 1–99.

- Milenković, M., Jojić Šipetić, V., Blagojević, J., Tatović, S., Vujošević, M., 2010. Skull variation in Dinaric-Balkan and Carpathian gray wolf populations revealed by geometric morphometric approaches. *Journal of Mammalogy*, 91, 376–386.
- Milivojević, M., 2011. Excavation, reconstruction and conservation of steppe elephant from the clay pit of the building material factory “Toza Marković” at Kikinda (Serbia). *Bulletin of the Natural History Museum* 4, 51-64.
- Milanković, M. 1941. *Kanon der Erdbestrahlung*. Srpska kraljevska akademija, Beograd, 1941. str . 633.
- Mol, D., Lacomat, F., 2009. *Mammuthus trogontherii* (Pohlig, 1885), the steppe mammoth of Nolhac. Preliminary report on a left and right upper m3, excavated at the ancient maar of Nolhac, HauteLoire, Auvergne, France. *Quaternaire*, 20, 569-574.
- Moss, M. L., 1968. The primacy of functional matrices in orofacial growth. *Dental Practitioner and Dental Record*, 19, 65–73.
- Mullin, S. K., Taylor, P. J., 2002. The effects of parallax on geometric morphometric data. *Computers in Biology and Medicine*, 32, 455–464. doi:10.1016/S0010-4825(02)00037-9
- Nedeljković, D., 2002. Ostaci mamuta iz savskih naslaga okoline Bosuta. *Zbornik Muzeja Srema*, 5, 117–145.
- Nedeljković, D., 2004. *Megaloceros giganteus* (Blumenbach, 1803) iz korita reke Save. *Zaštita prirode*, 55 (1–2), 45–56.
- Nedeljković, D., 2005. Nov nalaz orijaškog jelena (*Megaloceros giganteus* Blumenbach, 1803) iz korita reke Save. *Zbornik Muzeja Srema*, 6, 125–136.
- Nedeljković, D., 2012. Orijaški jelen (*Megaloceros giganteus* Blumenbach, 1803) iz zbirke lovačkog društva "Srem". *Zbornik Muzeja Srema*, 9, 9–24.
- Nedeljković, D., (u štampi). Lobanja ženke pleistocenskog jelena iz korita reke Save (Vojvodina, Srbija). *Zbornik Muzeja Srema*, 11.
- Nenadić, D., 2001. Paleogeografske karakteristike prelesnih kvartarnih naslaga Beograda i bliže okoline. *Vesnik*, 51, Beograd, 1–12.
- Nenadić, D., 2003. Pleistocenske naslage istočnog Srema. *Doktorska teza*, Rudarsko-geološki fakultet, 1-224, Beograd. (nepublikovano).
- Nenadić, D., Knežević, S., Bogočević, K., 2009. Stratigraphical and Paleogeographical characteristics of Pleistocene series in the Sava riparian area at Belgrade (Serbia). *Bulletin of the Natural History Museum*, 2, Belgrade, 63–83.
- Nenadić, D., Bogičević, K., 2010. *Geologija kvartara*. Rudarsko – geološki fakultet, Univerzitet u Beogradu. Beograd, 1–270.

- Nenadić, D., Gaudenyi, T., 2013. Stratigraphical position of pleistocene fluvial polycyclic deposits of Serbia. Neogene and Quaternary stratigraphy, actual terminology and nomenclature, Serbian Geological Society, Belgrade, 44–47. (prošireni apstrakt)
- Nenadić, D., Bogičević, K., 2014. Pleistocenske fluvijalne naslage jugoistočnog Srema i dolina Dunava i Morave. (Pleistocene fluvial deposits from the southeastern Srem and the valleys of the Danube and Morava). Zbornik radova XVI Kongresa geologa Srbije, Donji Milanovac, 22-25.05.2014., 78–81. (prošireni apstrakt)
- Nenadić, D., Gaudenyi, T., Tošović, R., Bogičević, K., 2015. Stratigraphical characteristics of Pleistocene fluvial deposits of southeastern Srem near Belgrade (Serbia). Comptes rendus de l'Académie bulgare des Sciences (Proceedings of the Bulgarian Academy of Sciences), 68, 225–231.
- Nenadić, D., Gaudenyi, T., Bogičević, K., Tošović, R., 2016. Stratigraphic and Lithologic characteristics of Pleistocene fluvial Deposits in the Danube and Sava Riparian area near Belgrade (Serbia). Stratigraphy and Geological Correlation, 24 (4), 427–437.
- O'Higgins, P., & Collard, M., 2002. Sexual dimorphism and facial growth in papionin monkeys. Journal of Zoology, 257, 255–272. doi:10.1017/S0952836902000857
- Ohno, M., Murakami, F., Komatsu, F., Guyodo, Y., Acton, G., Kanamatsu, T., Evans, H.F., Nanayama, F., 2008. Earth planets Space, 60, 13-16.
- Osborn, H. F. 1942. Proboscidea: A Monograph of the Discovery, Evolution, Migration and Extinction of the Mastodonts and Elephants of the World, Vol. 2, Stegodontoidea, Elephantoidea, American Museum Press, New York.
- Owen, R., 1846. A history of British fossil mammals and birds. London, UK: J. Van Voorst.
- Oxnard, C.E., 1978. On biologist's view of morphometrics. Annual Review of Ecology and Systematics, 9, 219–241.
- Palombo, M. R., Valli, A. F., 2003/4. Remarks on the biochronology of mammalian faunal complexes from the Pliocene to the middle Pleistocene in France. Geologica Romana, 37, 145–163.
- Paunović, G., 2006. Zbirka pleistocenskih sisara Muzeja u Smederevu. Smederevski Zbornik, 1, 77–109.
- Paunović, G., 2012. Ostaci mladih individua mamuta (*Mammuthus primigenius* Blum.) iz aluvijalnih naslaga Dunava kod Rama (Srbija). Smederevski Zbornik, 3, 245–257.
- Paunović, G., 2013a. Ostaci mamuta iz paleontološke zbirke Muzeja u Smederevu (akvizirano od 2003. do 2011). Smederevski Zbornik, 4, 250–277.
- Paunović, G., 2013b. Najstarija priča smederevskog kraja, Muzej u Smederevu, Smederevo, str.21.
- Paunović, G., 2018. Paleontološka analiza lobanje ženke džinovskog jelena (*Megaloceros giganteus* /Blumenbach/) iz fundusa Muzeja u Smederevu. Smederevski zbornik, 6, 123–139.

- Paunović, G., Filipović, B. 2016. Paleontološka analiza i restauracija lobanje i rogova džinovskog jelena (*Megaloceros giganteus* Blumenbach, 1803) iz fundusa Muzeja u Smederevu. Smederevski zbornik, 5, 27–43.
- Paunović, G., Bogičević, K., Urošević, A., 2017. Mandible shape differentiation between *Mammuthus trogontherii* and *M. primigenius* and mandible shape ontogeny in *M. primigenius* specimens from Serbia: A preliminary explorative geometric morphometric study. Quaternary International, 443(2A), 212–220. doi:10.1016/j.quaint.2016.07.048
- Paunović, G., Bogičević, K., Urošević, A., (u reviziji). Intraspecific differentiation and sexual dimorphism in giant deer (*Megaloceros giganteus* Blumenbach, 1799; Artiodactyla, Cervidae) skulls found in Serbia. *Acta Zoologica*. Manuscript ID AZ-OM-07-2019-0064.R1
- Pavlović, G., 1981. Peistocenski bovidi okoline Beograda, Dipl. rad, Rudarsko – geološkog fakulteta, Beograd.
- Pešić, L., 1969. Paleontološki pregled pleistocenskih surlaša Srbije. Zbor. rad. stud. RGF, 1, III, 1–30, Beograd.
- Polly P.D., 2008. Developmental dynamics and G-matrices: can morphometric spaces be used to model phenotypic evolution? *Evolutionary Biology*, 35, 83–96.
- Porobić, J., M., 2017. Geometrijsko-morfometrijske analize glavenog skeleta šakala (*Canis aureus*) i lisice (*Vulpes vulpes*) sa područja Srbije: biogeografski aspekti morfološke varijabilnosti. Doktorska disertacija. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu.
- Porobić, J., Ćirović, D., & Jojić, V., 2016. Cranial variability of the Serbian golden jackal: Geographic variation, sexual dimorphism and allometry. *Zoologischer Anzeiger*, 261, 38–47. doi:10.1016/j.jcz.2016.03.004
- Prothero, D.R., Schoch, R.M., 2002. Horns, Tusks and Flippers. The Evolution of Hoofed Mammals. The Johns Hopkins University Press, London.
- Hughes, S., Nayden, T.J., Douady, C.J., et al., 2006. Molecular Phylogeny of the Extinct Giant Deer, *Megaloceros giganteus*, *Mol. Phylogenet. Evol.*, 40 (1), 285–291.
- Radović, P., Alaburić, S., Marković, Z., Vlastić, S., 2013. New view on the old collection – Pikermian fauna' from the vicinity of Veles (Republic of Macedonia). Part 1 – Primates. *Bulletin of the Natural History Museum in Belgrade*, 6, 7–29.
- Rakić, M., 1976. Geneza i stratigrafija kvartarnih sedimenata u slivu Južne i Zapadne Morave (sa kraćim osvrtom na prilike u Dakijskom i Panonskom basenu), Doktor. Disert. Rasprave Zavoda za reg. geo. i geofiz. istr., XVIII, Beograd. 1 – 88.
- Rakić, M., 1977. Pleistocen Srema i Banata, Kvartar, *Geologija Srbije II – 3*, Stratigrafija – Kenozoik, Zavod za reg. geol. i plaeont. Rudarsko – geološkog Fakulteta, Beograd. 399 – 405.

- Rakić, M., 1985. Kvartarni sedimenti južnog Banata, regionalni pregled. Vesnik geologija, hidrogeologija i inženjerska geologija 43, 5-17.
- Rakić, M., 1990. Regionalni pregled kvartarnih naslaga kotlina i dela Panonskog basena u Srbiji. - Geološki anali Balkanskoga poluostrva 53(1), 315-327.
- Rakić, M., Simonović, S., 1997. Quaternary deposits of Danube valley between Kostolac and Brza Palanka. In: Grubić, A., Berza, T.: Geology of Djerdap Area. Geoinstitut, Special Edition 25, 81–87.
- Rakić, M., Stejić, P., Simonović, S., 2002. Paleogeography of Southeastern part of Pannonian basin during Pliocene and Quaternary. Proceedings of the 17th. Congress of Carpatian – Balkan Geological Association, 1st – 4th September 2002, Bratislava (Slovakia). *Geologica Carpathica* 53, special issue, 6 pp. (in electronical form).
- Radulesco, C., Samson, P., 1995. Review of the Villafranchian s.s. faunas of Romania. Il Quaternario, 8, 377–382.
- Rakovec, I., 1954. O fosilnih slonih Slovenije. Rasprave IV razred SAZU 2, 217–274.
- Rakovec, I., 1955. O pleistocenskih bovidih na slovenskom, SAZU, Dissert. III, Razred za prirod. vede., Ljubljana.
- Rakovec, I., 1956. O ostankih evropskoga losa v Jugoslaviji, Geol. anal. Balk. Pol. Knj. XXIV, Beograd. 1–10.
- Reyment, R.A., 1996. An idiosyncratic history of early morphometrics. In: Marcus L.F., Corti M., Loy A., Naylor G.J.P., Slice D.E. (Eds.), *Advances in Morphometrics*. Plenum Press, New York, 15–22.
- Ross, A.H., Williams, S., 2008. Testing repeatability and error of coordinate landmark data acquired from Crania. *Journal of Forensic Sciences*, 53, 782–785.
- Rohlf, F.J., Slice, D., 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39, 40–59.
- Rohlf, F.J., 2000. On the use of shape space to compare morphometric methods. *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy*, 11, 9–25.
- Rohlf, F.J., 2013. TpsDig 2.17. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, New York. <http://life.bio.sunysb.edu/morph>.
- Scheglova, V. V., 1950. On systematical position and history of development of giant deer. Reports of the Academy of Sciences of USSR, 73(6), 813–816.
- Scheglova, V. V., 1958. On giant deer (Genus *Megaloceros*) from USSR. Proceedings of the Belarusian State University, Geological Series, 43, 173–188.
- Shingleton, A., 2010. Allometry: the study of biological scaling. *Nature Education Knowledge*, 3(10), 2.

- 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(6), 536–548. doi:10.1002/bies.20584
- Siegfried, P., 1983. Fossilen Westfalens, Eiszeitliche Säugetiere - Eine Osteologie pleistozäner Großsäuger. Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie, 60, 1–163.
- Soergel, W., 1913. *Elephas trogontherii* Pohl. und *Elephas antiquus* Falc., Ihre Stammesgeschichte und Ihre Bedeute – für die Gliederung des Deutschen Diluviums. *Paleontographica*, LX, 1–114.
- Stevanović, P., 1977. Kvaratar (Antropogen), geologija Srbije II – 3 Stratigrafija – Kenozoik, Zavod za reg. geol. i pal. RGF, Beograd. 357–392.
- Stevanović, P., Marović, M., Dimitrijević, V., 1992. Geologija kvartara. Naučna knjiga. str. 239.
- Stuart, A. J., Kinsley, P. A., Higham, T. G. F., & Lister, A. M., 2004. Pleistocene to Holocene extinction dynamics in giant deer and woolly mammoth. *Nature*, 431, 684–689. doi:10.1038/nature02890
- Takahashi, K., Namatsu, K., 2000. Origin of Japanese Proboscidea in the Plio-Pleistocene. *Earth Science (Japan)*, 54, 257–267.
- Takahashi, K., Chang, C.H., Cheng, Y.N., 2001. Proboscidean fossils from the Japanese archipelago and Taiwan islands and their relationship with the Chinese mainland. In: Cavarretta, G., Gioia, P., Mussi, M., Palombo, M.R. (Eds.), *The World of Elephants. Proceedings of the First International Congress*, Rome. 148–151.
- Titov, V.V., 2001. Most ancient elephants from the south of Russia. In: Cavarretta, G., Gioia, P., Mussi, M., Palombo, M.R. (Eds.), *The World of Elephants. Proceedings of the First International Congress*, Rome. 152–156.
- Toljić, M., Nenadić, D., Stojadinović, U., Gaudenyi, T., Bogičević, K., 2014. Quaternary tectonic and depositional evolution of eastern Srem (northwest Serbia). *Geološki anali Balkanskoga poluostrva*, 75, 43-57. doi: 10.2298/GABP1475043T
- Trbojević, I., Ćirović, D., 2016. Sexual dimorphism and population differentiation of the wolf (*Canis lupus*) based on morphometry in the Central Balkans. *North-Western Journal of Zoology*, 12, 349–355.
- Urošević, A., 2012. Polni dimorfizam glavenog skeleta lacertidnih guštera. Doktorska disertacija, Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd.
- Urošević, A., Paunović, G., Bogičević, K., 2017. Primena geometrijske morfometrije u paleontološkim studijama. Simpozijum „Nikola Pantić –čovek i priroda u spirali vremena (90 godina od rođenja naučnika)“, 15. decembar 2017, Beograd (predavanje po pozivu).
- Urošević, A., Ljubisavljević, K., Ivanović, A., 2019. Multilevel assessment of the Lacertid lizard cranial modularity. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 57, 145–158.

- Van der Made, J., 2006. The evolution and biogeography of the Pleistocene giant deer *Megaloceros giganteus* (Cervidae, Mammalia). In R. D. Kahlke, L. C. Maul, & P. P. A.
- Van der Made, J. & Mazo, A.V., 2001. Spanish Pleistocene proboscidean diversity as a function of climate - in: Cavarretta, G., Gioia, P., Mussi, M. & Palombo, M.R. (eds.) - The world of elephants. Proceedings of the 1st international congress. Consiglio Nazionale delle Ricerche, Roma. 214- 218.
- Vanpe, C., 2007. Mating systems and sexual selection in ungulates. New insights from a territorial species with low sexual size dimorphism: the European roe deer (*Capreolus capreolus*). PhD Thesis. Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Van Essen, J.A., 2011. Tracing Transitions: An overview of the evolution and migrations of the genus *Mammuthus* Brookes, 1828 (Mammalia, Proboscidea). Doctoral Thesis. Leiden University, pp. 270.
- Vaufrey, R., 1958. Proboscidiens. Étude systématique. In: Piveteau, J. (Ed.) *Traité de Paléontologie*. – Masson et Cie, Paris, 203 – 303.
- Vislobokova, I.A., 2012. Giant deer: origin, evolution, role in the biosphere. *Paleontological Journal* 46(7), 643–775. doi:10.1134/S0031030112070027
- Vislobokova, I. A., 2013. Morphology, taxonomy, and phylogeny of Megacerines (Megacerini, Cervidae, Artiodactyla). *Paleontological Journal*, 47(8), 833–950. doi:10.1134/S0031030113080017
- Walch, K., 1995. De schedel van het vrouwelijk reuzenhert, *Megaloceros giganteus*, *Cranium*, jrg.12 (2), 95–105.
- Wei, G., Taruno, H., Jin, C., Xie, F., 2003. The earliest specimens of the steppe mammoth, *Mammuthus trogontherii*, from the Early Pleistocene Nihewan Formation, North China. *Earth Science (Japan)* 57, 269–278.
- Wei, G.B., Taruno, H., Kawamura, Y., Jin, C., 2006. Pliocene and Early Pleistocene primitive Mammoths of Northern China: their revised taxonomy, biostratigraphy and evolution. *Journal of Geosciences, Osaka City University* 49 (5), 59–101.
- Whitehead, G. K., 1993. *The Whitehead encyclopedia of deer*. Shrewsbury, UK: Swan-Hillpress.
- Willmore, K. E., Leamy, L., & Hallgrímsson, B., 2006. Effects of developmental and functional interactions on mouse cranial variability through late ontogeny. *Evolution & Development*, 8, 550–567. doi:10.1111/j.1525-142X.2006.00127.x
- Xiao, D., Baeb, C.J., Shenc, G., Delsond, E., Jinf, J.J.H., Webbe, N.M., Qiug, L., 2014. Metric and geometric morphometric analysis of new hominin fossils from Maba (Guangdong, China). *Journal of Human Evolution* 74, 1-20.
- Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., Sheets, D.H., 2012. *Geometric Morphometrics for Biologists: a Primer*, second ed. Elsevier Academic Press, San Diego.

Žujović, J., 1896. Kostur Rhinoceros-a u Maloj Drenovi (srez Leskovački). Zapos. Srp. geol. druš. (zbornik XXXVI), "Nastavnik" VI, Beograd.

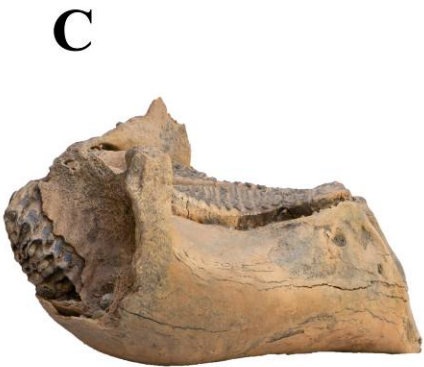
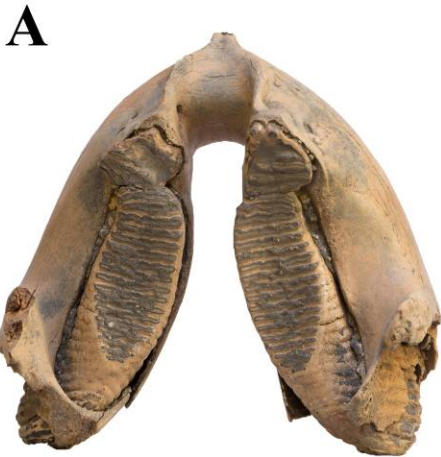
Žujović, J., 1900. Zubi mamuta u lesu kod Višnjice. Geol. Anal. Balk. pol.V/2, Beograd.

PRILOZI

TABLA I

Mammuthus primigenius (Blumenbach, 1799)
mandibula: a – okluzalno, b – anteriorno, c – lateralno
BG 432

TABLA I



10 cm

TABLA II

Mammuthus primigenius (Blumenbach, 1799)
mandibula: a – okluzalno, b – anteriorno, c – lateralno
BG 433

TABLA II



10 cm

TABLA III

Mammuthus primigenius (Blumenbach, 1799)
mandibula: a – okluzalno, b – anteriorno, c – lateralno
BG 435

TABLA III

A



C



B



10 cm

TABLA IV

Mammuthus primigenius (Blumenbach, 1799)
mandibula: a – okluzalno, b – anteriorno, c – lateralno
BG 437

TABLA IV

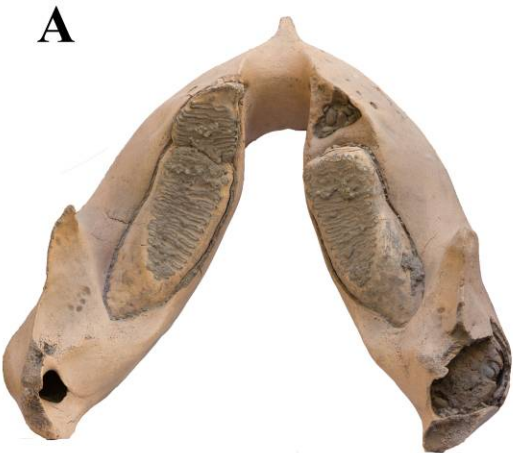


10 cm

TABLA V

Mammuthus primigenius (Blumenbach, 1799)
mandibula: a – okluzalno, b – anteriorno, c – lateralno
BG 444

TABLA V



10 cm

TABLA VI

Mammuthus primigenius (Blumenbach, 1799)
mandibula: a – okluzalno, b – anteriorno, c – lateralno
BG 473

TABLA VI

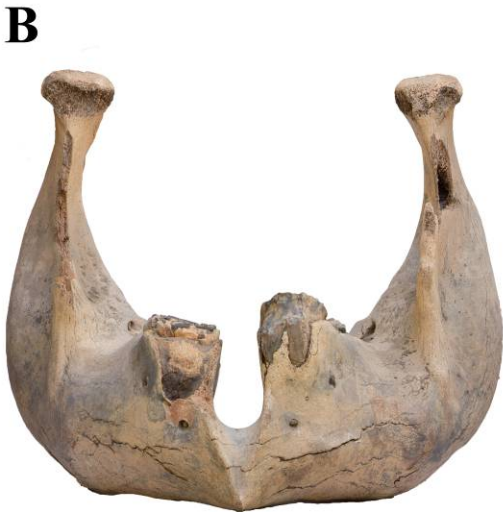


10 cm

TABLA VII

Mammuthus primigenius (Blumenbach, 1799)
mandibula: a – okluzalno, b – anteriorno, c – lateralno
BG 474

TABLA VII



10 cm

TABLA VIII

Mammuthus primigenius (Blumenbach, 1799)
mandibula: a – okluzalno, b – anteriorno, c – lateralno
BG 475

TABLA VIII



10 cm

TABLA IX

Mammuthus trigontherii (Pohlig, 1885)

mandibula: a – okluzalno, b – anteriorno, c – lateralno

Ram 7

TABLA IX

A



C



B



10 cm

TABLA X

Mammuthus primigenius (Blumenbach, 1799)
mandibula: a – okluzalno, b – anteriorno, c – lateralno
Ram 6

TABLA X

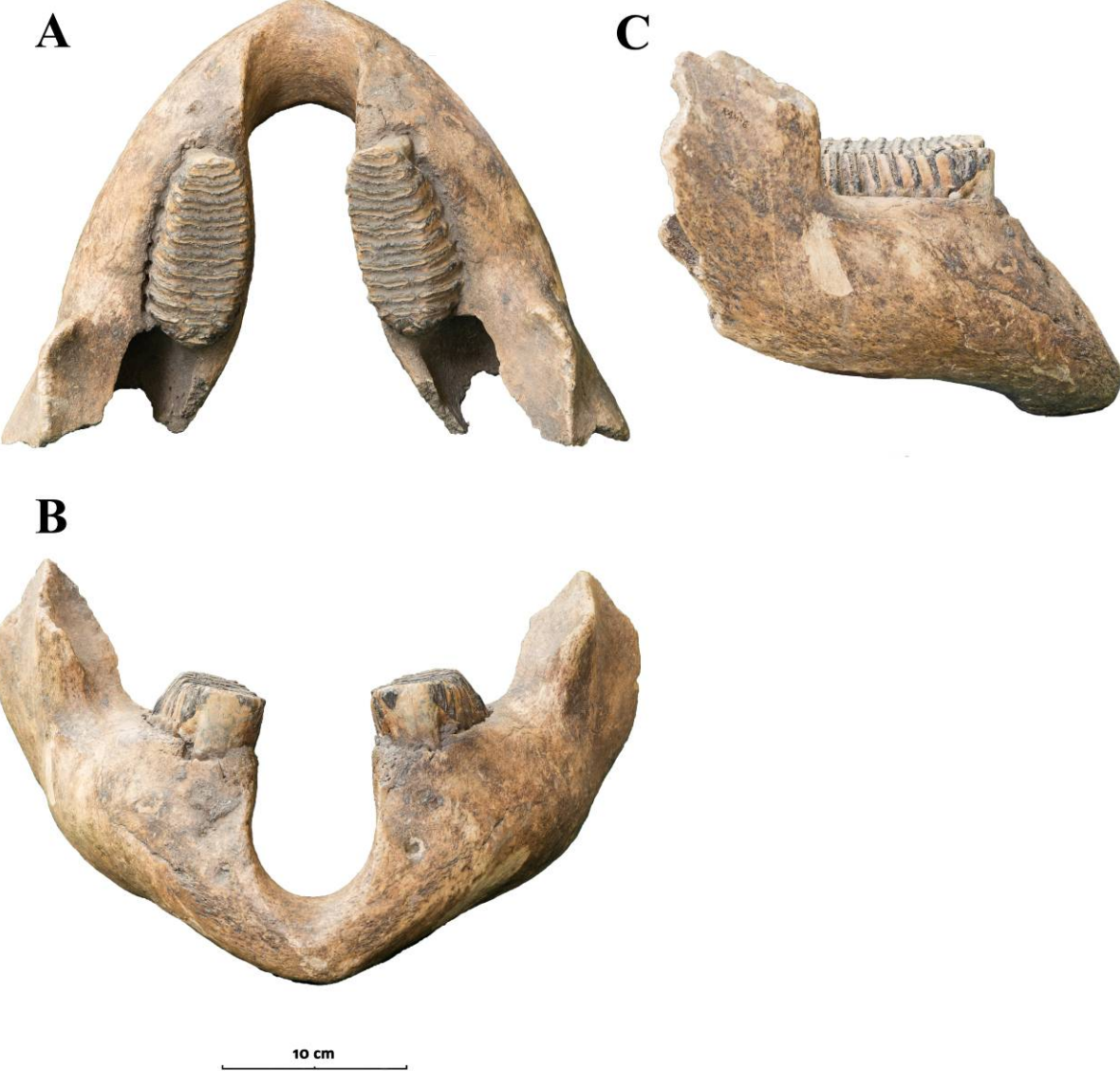
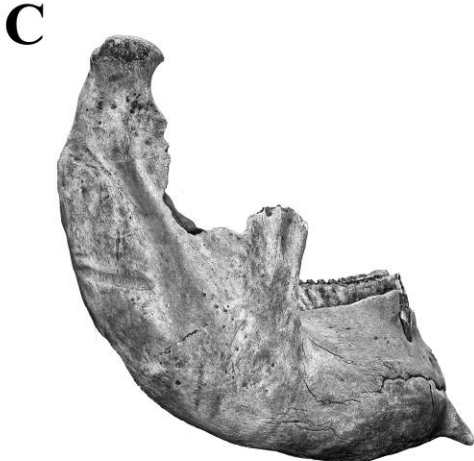


TABLA XI

Mammuthus primigenius (Blumenbach, 1799)
mandibula: a – okluzalno, b – anteriorno, c – lateralno
Ram 1

TABLA XI

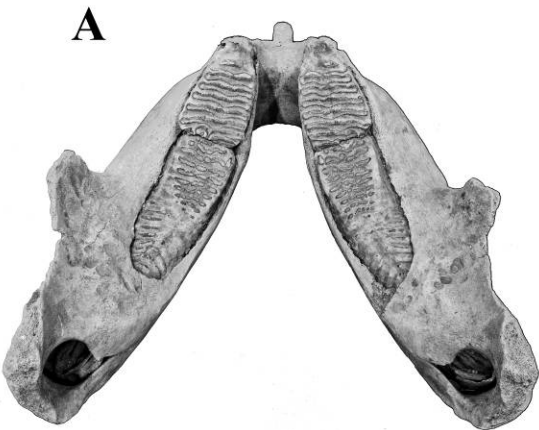


10 cm

TABLA XII

Mammuthus primigenius (Blumenbach, 1799)
mandibula: a – okluzalno, b – anteriorno, c – lateralno
Ram 2

TABLA XII



10 cm

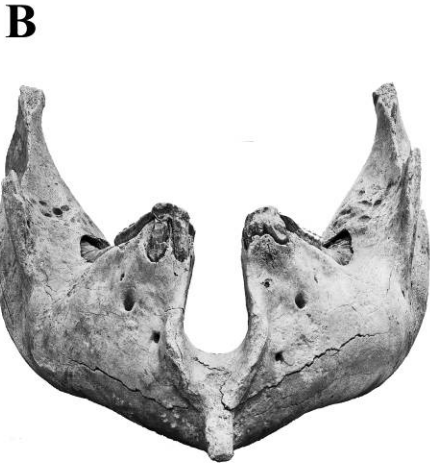
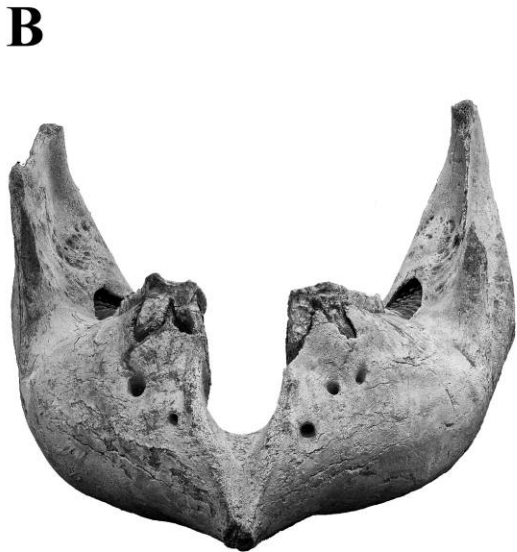
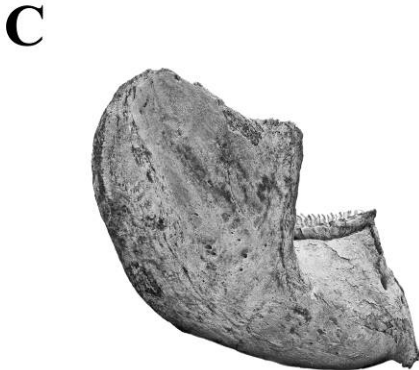


TABLA XIII

Mammuthus primigenius (Blumenbach, 1799)
mandibula: a – okluzalno, b – anteriorno, c – lateralno
Ram 3

TABLA XIII



10 cm

TABLA XIV

Mammuthus trigontherii (Pohlig, 1885)

mandibula: a – okluzalno, b – anteriorno, c – lateralno

Ram 4

TABLA XIV



10 cm

TABLA XV

Mammuthus trigontherii (Pohlig, 1885)

mandibula: a – okluzalno, b – anteriorno, c – lateralno

Ram 9

TABLA XV



10 cm

TABLA XVI

Megaloceros giganteus cf. *giganteus*
male
cranium: a – bazalno, b – lateralno,
RAM – 15

TABLA XVI



TABLA XVII

Megaloceros giganteus cf. *ruffi*
female
cranium: a – bazalno, b – lateralno,
RAM – 36

TABLA XVII



10 cm

TABLA XVIII

Megaloceros giganteus cf. *ruffi*
female
cranium: a – bazalno, b – lateralno,
P/V – 158

TABLA XVIII



10 cm

TABLA XIX

Megaloceros giganteus cf. *ruffi*
male
cranium: a – bazalno, b – lateralno,
P/V– 107

TABLA XIX



10 cm

TABLA XX

Megaloceros giganteus cf. *giganteus*
male
cranium: a – bazalno, b – lateralno,
P/V – 001

TABLA XX



10 cm

TABLA XXI

Megaloceros giganteus cf. *ruffi*
male
cranium: a – bazalno, b – lateralno,
SMLD – 1

TABLA XXI



10 cm

TABLA XXII

Megaloceros giganteus cf. *ruffi*
male
cranium: a – bazalno, b – lateralno,
BG – 352

TABLA XXII



TABLA XXIII

Megaloceros giganteus cf. *giganteus*

male

cranium: a – bazalno, b – lateralno,

BG – 353

TABLA XXIII



10 cm

TABLA XXIV

Megaloceros giganteus cf. *ruffi*
male
cranium: a – bazalno, b – lateralno,
BG – 355

TABLA XXIV



10 cm

TABLA XXV

Megaloceros giganteus cf. *ruffi*
male
cranium: a – bazalno, b – lateralno,
BG – 358

TABLA XXV



10 cm

TABLA XXVI

Megaloceros giganteus cf. *ruffi*
male
cranium: a – bazalno, b – lateralno,
UE – 1

TABLA XXVI



10 cm

BIOGRAFIJA

Gordana Paunović, rođena 25. januara 1971. godine u Smederevu, Srbija.

Osnovnu i srednju školu završila u Smederevu, prirodno – tehnički smer.

Diplomirala 25. januara 1999. godine na smeru za paleontologiju Rudarsko – geološkog fakulteta u Beogradu, sa diplomskim radom *Fauna mezolitskog sloja Velesnice* (mentor prof. dr Vesna Dimitrijević).

Apsolvent na Filozofskom fakultetu u Beogradu, na smeru – arheologija.

Zaposlila se u Muzeju u Smederevu, novembra 2002. godine i tada formira Paleontološku zbirku.

Poslove kustosa plaeontologa Muzeja u Smederevu vršila od 2003. godine, kada je odbranila stručni rad pod nazivom „Paleontološka zbirka Muzeja u Smederevu“ (mentor dr Vesna Dimitrijević) i stekla zvanje kustosa.

Stručno zvanje viši kustos stekla 2011. godine, sa radom „Ostaci mamuta iz Paleontološke zbirke Muzeja u Smederevu akvizirano od 2003 – 2011 godine,, (mentor dr Zoran Marković).

Doktorske akademske studije upisala 2012. godine.

Na Biološkom fakultetu na doktorskim studijama kod profesorke dr Ane Ivanović, 2016. godine, odslušala kurs pod nazivom “Morfometrija”.

U decembru 2019. godine, stekla zvanje muzejskog savetnika sa radom “Primena geometrijska morfometrije na ostacima pleistocenskih krupnih sisara (sa akcentom na mamute i džinovske jelene) iz muzejskih zbirki Srbije” (mentor prof. dr Katarina Bogiévić).

Autor i koautor je pet izložbi: *Okamenjeni svetovi* (2005), *Liturgija, harmonija, spirala (omaz akademiku Nikoli Pantiću)* (2007), *Istoričar prirode – Nikola Pantić* (2007), *Jezero Panon* (2013), *Džinovi ledenog doba* (2015).

Rukovodilac i korukovodilac je tri naučna i stručna projekta: „Paleontološko istraživanje gornjomiocenske faune Orešca kod Smedereva“, „Restauracija rogova orijaškog jelena“, i “Monografija – Geologija Smedereva i okoline”.

BIBLIOGRAFIJA

- **Paunović G.** 2004. Emil Talijan (1859 – 1911) sećanje na svetskog putnika i lovca (katalog), Muzej u Smederevu, Smederevo.
- Stefanović I., **Paunović G.** 2004. Okamenjeni svetovi (katalog), Muzej u Smederevu, Smederevo.
- Nikolić LJ., **Paunović G.**, i dr. 2005. Muzej u Smederevu (katalog), Muzej u Smederevu, Smederevo: 1 – 8.
- **Paunović G.** 2006. Zbirka pleistocenskih sisara Muzeja u Smederevu, Smederevski zbornik, 1, Muzej u Smederevu, 77 – 109. (recenzent prof dr Vesna Dimitrijević)
- **Paunović G.**, Rundić LJ., Petrović A., Dulić I., Mijović D., Đorđević – Milutinović D. 2007. Liturgija, harmonija, spirala - omaž akademiku Nikoli Pantiću (katalog), Muzej u Smederevu, 1 – 15.
- **Paunović G.** 2007. Fauna mezolitskog sloja Velesnice, Viminacium, 15, Narodni muzej Požarevac, 29 – 88. (recenzent prof. dr Vesna Dimitrijević)
- Jovanović G. i **Paunović G.** 2009. Gornji pont Orešca kod Smedereva, Smederevski zbornik, 2, Muzej u Smederevu, 167 – 177. (recenzent prof. dr Slobodan Knežević)
- Jovanović G., Knežević S., Đurić D. Bosnakoff M., **Paunović G.** 2010. Upper miocene fauna of Orešac near Smederevo, Bulletin, 3, NHM, 67 – 93. (dva recenzenta: Imre Magyar i Meri Šumar) **M52**
- Jovanović G., Đurić D., **Paunović G.** 2010. Kokine iz gornjeg miocena Orešca kod Smedereva, Smederevski zbornik, 3, Muzej u Smederevu, 259 – 270 (recenzent prof. dr Slobodan Knežević)
- **Paunović G.** 2010. Paleozoološka zbirka Muzeja rudarstva i metalurgije Bor, Zbornik radova ,10/12, Muzej rudarstva i metalurgije u Boru, 1 – 16. (recenzent prof. dr Vesna Dimitrijević)
- **Paunović G.** 2011. Ostaci mladih individua mamuta (*Mammuthus primigenius* Blum.) iz aluvijalnih naslaga Dunava kod Rama (Srbija), Smederevski zbornik, 3, Muzej u Smederevu, 245 – 257. (recenzent dr Zoran Marković)
- **Paunović G.** 2013. Ostaci mamuta iz paleontološke zbirke Muzeja u Smederevu (akvizirano od 2003. do 2011.), Smederevski zbornik, 4, Muzej u Smederevu, 227 – 250. (recenzent prof. dr Slobodan Knežević)
- Paunović G. 2013. Najstarija priča smederevskog kraja, Muzej u Smederevu, Smederevo, 21str. (recenzent dr. Slobodan Knežević)

- **Paunović G.** 2015. Džinovski ledeni doba, Muzej u Smederevu, Smederevo, 24 str. (recenzenti prof. dr. Draženko Nenadić i prof. dr. Katarina Bogićević)
- Knežević S., **Paunović G.**, Mladenović G. 2015. Geologija Smedereva i šire okoline, Muzej u Smederevu, Smederevo (elektronska publikacija)
- **Paunović G.**, Filipović B., 2016. Paleontološka analiza i restauracija lobanje i rogova džinovskog jelena (*Megaloceros giganteus* Blumenbach, 1803) iz fundusa Muzeja u Smederevu, Smederevski zbornik, 5, Muzej u Smederevu, 27 – 43. (recenzent prof. dr. Katarina Bogićević)
- **Paunović G.**, Bogićević K., Urošević A., 2017. Mandible shape differentiation between *Mammuthus trogontherii* and *M. primigenius* and mandible shape ontogeny in *M. primigenius* specimens from Serbia: A preliminary explorative geometric morphometric study. *Quaternary International*, 443, 212–220. **M22**
- Urošević A., **Paunović G.**, Bogićević K., 2017. Primena geometrijske morfometrije u paleontološkim studijama. Simpozijum „Nikola Pantić –čovek i priroda u spirali vremena (90 godina od rođenja naučnika)“, 15. decembar 2017, Beograd (predavanje po pozivu). **M61**
- **Paunović G.**, 2018. Paleontološka analiza lobanje ženke džinovskog jelena (*Megaloceros giganteus* /Blumenbach/) iz fundusa Muzeja u Smederevu, Smederevski zbornik, 6, Muzej u Smederevu, 123-139. (recenzent dr. Aleksandar Urošević)
- **Paunović G.**, Bogićević K., Urošević A., (u recenziji). Sexual dimorphism and allometry in giant deer (*Megaloceros giganteus*, Blumenbach, 1799; Artiodactyla, Cervidae) skull found in Serbia. *Acta Zoologica*. Manuscript ID AZ-OM-07-2019-0064.R1 **M22**

Изјава о ауторству

Име и презиме аутора Гордана Пауновић

Број индекса Г805/12

Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

Анализа кранијалног скелета плеистоценских крупних биљоједа са територије Србије применом геометријске морфометрије

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

Потпис аутора

У Београду, _____

Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора ___Гордана Пауновић_____

Број индекса _____Г805/12_____

Студијски програм _____Геологија (ДАГ)_____

Наслов рада _Анализа кранијалног скелета плеистоценских крупних биљоједа са територије Србије применом геометријске морфометрије_____

Ментор _____Др Катарина Богићевић_____

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

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

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

Потпис аутора

У Београду, _____

Изјава о коришћењу

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

Анализа кранијалног скелета плеистоценских крупних биљоједа са територије Србије применом геометријске морфометрије

која је моје ауторско дело.

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

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

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

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

Потпис аутора

У Београду, _____

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