

UNIVERZITET U BEOGRADU

BIOLOŠKI FAKULTET

Marko Z. Anđelković

**Morfološka varijabilnost kinetičkog
glavenog skeleta i pileusa zmija iz roda
*Natrix (N. natrix i N. tessellata)***

doktorska disertacija

Beograd, 2017

UNIVERSITY OF BELGRDE

FACULTY OF BIOLOGY

Marko Z. Anđelković

**Morphological variation of kinetic head
skeleton and pileus in snake from the
genus *Natrix* (*N. natrix* and *N. tessellata*)**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2017

MENTORI:

dr Ana Ivanović, redovni profesor
Univerzitet u Beogradu - Biološki fakultet

dr Ljiljana Tomović, redovni profesor
Univerzitet u Beogradu - Biološki fakultet

ČLANOVI KOMISIJE:

dr Ana Ivanović, redovni profesor
Univerzitet u Beogradu - Biološki fakultet

dr Ljiljana Tomović, redovni profesor
Univerzitet u Beogradu - Biološki fakultet

dr Vida Jojić, viši naučni saradnik
Univerzitet u Beogradu - Institut za biološka istraživanja „Siniša Stanković“

Datum odbrane:

Zahvalnica

Eksperimentalni deo doktorske disertacije urađen je u okviru projekata osnovnih istraživanja Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja Republike Srbije (173047 i 173007), u okviru Odeljenja za Evolucionu biologiju, Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“, Univerziteta u Beogradu.

Najmanje što mogu da uradim za ljude bez čije pomoći ne bi bilo ove teze je da se javno zahvalim na ovoj stranici gde neće biti tabela, figura i referenci. Puno hvala:

Mentoru dr Ljiljani Tomović od koje sam naučio kako profesionalno treba hvatati i meriti zmijske na terenu, kako prikupiti i sistematizovati sve te podatke, na koji način osmisliti istraživanje i kako treba pisati naučni rad. Pored toga Ljilji posebno želim da zahvalim što je uvek bila tu da me sasluša i da mi da dobre savete u teškim trenucima.

Mentoru dr Ani Ivanović od koje sam naučio sve o geometrijskoj morfometriji (koja je bila osnovni alat za dobijanje rezultata ove teze), koja mi je omogućila da savremenim metodama analiziram glaveni skelet zmijske, koja me usmeravala u odabiru pravih analiza i koja je jako doprinela uobličavanju i pisanju radova vezanih za tezu.

Dr Branki Tucić koja je primetila moj entuzijazam i želju da se profesionalno bavim izučavanjem zmijske pa mi je ukazala poverenje i dozvolila da se priključim njenom projektu nakon čega sam mogao da budem još posvećeniji poslu ne razmišljajući na finansijske probleme.

Kolegi Veljku Blagojeviću koji mi je puno pomogao i sa mnom delio dobro i zlo na terenu.

Kolegama Sonji Nikolić, Ani Golubović, Rastku Ajtiću za pomoć na terenu. Kolegama sa projekta: profesoru Milošu Kaleziću, Mileni Cvijanović, Tanji Vukov, Nataši Tomašević-Kolarov, Aleksandru Uroševiću, Maji Slijepčević na konsultacijama i odgovorima na moja brojna pitanja.

Članovima komisije dr Ani Ivanović, dr Ljiljani Tomović i dr Vidi Jojić na korisnim savetima i sugestijama prilikom izrade teze.

Roditeljima i sestri Mariji koji su zbog mene mnogo toga žrtvovali i od kojih sam uvek dobijao bezrezervnu pomoć i podršku tokom celog školovanja.

Supruzi Nikolini, koja me je uvek podržavala i koja je za mene uvek imala strpljenje i razumevanje.

Na kraju želim da se zahvalim ćerkici Teodori što je moj najveći izvor inspiracije i da joj se izvinim što često zbog posla nisam mogao da se igram sa njom, da joj posvetim dovoljno pažnje i što sam joj se nekad obraćao povišenim tonom iako to nije zaslužila.

Morfološka varijabilnost kinetičkog glavenog skeleta i pileusa zmijsa iz roda *Natrix* (*N. natrix* i *N. tessellata*)

Rezime

Većina dosadašnjih istraživanja strukture i obrazaca varijabilnosti glavenog skeleta odnosila su se na grupe sa akinetičkom lobanjom. Istraživanje kinetizma u okviru glavenog skeleta zmijsa može doprineti boljem razumevanju odnosa razvojne i funkcijske integracije, uticaja alometrije na varijabilnost oblika i morfološku integraciju glavenog skeleta, promena oblika tokom ontogenije, kao i morfološke divergencije između polova. Pored toga, analizama varijabilnosti pileusa može se steći uvid u opštu sliku varijabilnosti glavenog regiona. Osnovni zadatak ove disertacije je utvrđivanje obrazaca morfološke varijabilnosti i faktora koji utiču na varijabilnost glavenog skeleta i pileusa kod dve sestrinske vrste zmijsa iz roda *Natrix* (belouške, *N. natrix* i ribarice, *N. tessellata*) primenom metoda kompjuterizovane tomografije i geometrijske morfometrije. Rezultati su pokazali da se belouška i ribarica razlikuju u veličini i obliku elemenata glavenog skeleta. Uočene razlike najverovatnije odlikavaju razlike u tipu i veličini plena, sredini u kojoj love, strategijama lova i sposobnostima držanja i gutanja plena. Polni dimorfizam u veličini i obliku elemenata glavenog skeleta veoma je izražen kod belouške i ribarice. Kod obe vrste moždana čaura i elementi trofičkog aparata su visoko integrisani, dok se kosti njuške ponašaju kao zasebni moduli. Funkcija najviše doprinosi integrisanosti elemenata glavenog skeleta. Utvrđeno je da se tek rođene belouške i ribarice razlikuju u obliku pileusa, dok se unutar vrsta polni dimorfizam u obliku pileusa ispoljava tek kod adulata. Između moždane čaure i pileusa ustanovljeni su visoki nivoi korelisanosti, kako za veličinu, tako i za oblik.

Ključne reči: morfološka varijabilnost, polni dimorfizam, ontogenija, morfološka integracija i modularnost, alometrija, glaveni skelet, pileus, Natricinae, 3D modeli, geometrijska morfometrija

Naučna oblast: Biologija

Uža naučna oblast: Morfologija, sistematika i filogenija životinja

UDK: 575.85:598.115.31(043.3)

Morphological variation of kinetic head skeleton and pileus in snake from the genus
Natrix (*N. natrix* and *N. tessellata*)

Abstract

Most of the previous investigations on the structure and patterns of cranial skeletons variability were done in groups with akinetic skull. Research of snake's kinetic cranial skeleton can provide a better understanding of the relationship between developmental and functional integration, influence of allometry on shape variation and morphological integration of the cranial skeleton, shape changes during ontogeny, as well as morphological divergence between the sexes. In addition, analysis of pileus variability may provide insight into general pattern of head variability. The main aim of this thesis was to define the patterns of morphological variability and factors that affect the variability of head skeleton and pileus in two sister snakes species from the genus *Natrix* (Grass snake, *N. natrix* and Dice snake, *N. tessellata*) using the methods of computed tomography and geometric morphometrics. The results showed that *N. natrix* and *N. tessellata* differ in size and shape of cranial elements. Observed differences probably reflect differences in the type and size of the prey, hunting environment and strategies, handling abilities and prey swallowing. Sexual dimorphism in size and shape of cranial elements are pronounced among Grass and Dice snakes. In both species, braincase and elements of the trophic apparatus are highly integrated, while the bones of the snout can be considered as separate modules. The function is the main factor of morphological integration between cranial elements. Hatchlings of Grass and Dice snakes differed in pileus shape, while sexual dimorphism in pileus shape was detected in adults only. For both size and shape, high levels of correlation between braincase and pileus were estimated.

Key words: morphological variability, sexual dimorphism, ontogeny, morphological integration and modularity, allometry, skull, pileus, Natricinae, 3D models, geometric morphometrics

Scientific field: Biology

Specific scientific field: Morphology, Systematics and Phylogeny of Animals

UDC: 575.85:598.115.31(043.3)

Sadržaj:

1. Uvod	1
1.1. Morfološka varijabilnost.....	1
1.2. Morfološka integracija i modularnost	3
1.3. Polni dimorfizam.....	5
1.4. Ontogenija	7
1.5. Alometrija.....	8
1.6. Glaveni skelet kičmenjaka	9
1.6.1. Glaveni skelet zmija	10
1.7. Pileus zmija.....	15
1.8. Objekti istraživanja	16
1.8.1. Belouška (<i>Natrix natrix</i>).....	16
1.8.2. Ribarica (<i>Natrix tessellata</i>).....	17
2. Ciljevi istraživanja	19
3. Materijal i metode	20
3.1. Analizirani lokaliteti	20
3.2. Analizirani uzorak	21
3.3. Geometrijska morfometrija	23
3.4. Kompjuterizovana mikrotomografija, pravljenje 3D modela i određivanje specifičnih tačaka	25
3.5. Digitalna fotografija i prikupljanje 2D koordinata specifičnih tačaka	26
3.6. Analize inter i intraspecijske varijabilnosti veličine i oblika elemenata glavenog skeleta.....	27
3.7. Analize morfološke integracije elemenata glavenog skeleta	28
3.8. Analize varijabilnosti veličine i oblika pileusa	30
3.9. Analize kovariranja moždane čaure i pileusa	31
4. Rezultati	32
4.1. Interspecijska varijabilnost veličine i oblika elemenata glavenog skeleta....	32
4.2. Intraspecijska varijabilnost veličine i oblika elemenata glavenog skeleta ...	37
4.2.1. Polni dimorfizam u veličini i obliku elemenata glavenog skeleta	37
4.2.2. Uticaj alometrije na promene oblika elemenata glavenog skeleta.....	38

4.3. Obrasci funkcijske i razvojne integracije između elemenata glavenog skeleta	42
4.4. Uticaj alometrije na morfološku integraciju	48
4.5. Promene veličine i oblika pileusa tokom ontogenije – inter i intraspecijska varijabilnost.....	51
4.6. Kovariranje moždane čaure i pileusa	56
5. Diskusija.....	59
5.1. Interspecijska varijabilnost veličine i oblika elemenata glavenog skeleta....	59
5.2. Intraspecijska varijabilnost veličine i oblika elemenata glavenog skeleta ...	61
5.3. Obrasci funkcijske i razvojne integracije između elemenata glavenog skeleta	62
5.4. Uticaj alometrije na morfološku integraciju	65
5.5. Promene veličine i oblika pileusa tokom ontogenije – inter i intraspecijska varijabilnost.....	66
5.6. Kovariranje moždane čaure i pileusa	67
6. Zaključci.....	69
7. Literatura.....	71
8. Prilozi.....	97

1. Uvod

1.1. Morfološka varijabilnost

Fenotipska varijabilnost se definiše kao tendencija ili potencijal fenotipa organizma da varira (Wagner i Altenberg 1996). Proučavanje obrazaca varijabilnosti je važno za razumevanje procesa ekspresije genetičke varijabilnosti na fenotipsku varijabilnost kao jednog od osnovnih ciljeva evolucione biologije (Hallgrímsson i sar. 2002; Willmore i sar. 2007). Ono što je merljivo su morfološke osobine, koje su obično poligeno determinisane i podložne kontinuiranom variranju. U većini analiza, izmerena vrednost određene poligeno determinisane karakteristike označena je kao fenotipska vrednost. Fenotipska vrednost predstavlja rezultat delovanja gena (veliki broj lokusa) i raznih abiotičkih i biotičkih činilaca spoljašnje sredine pod kojima se odvija razviće jedinke uključujući i njihove interakcije (Stearns 1989; Tucić 2003).

Morfološka varijabilnost, odnosno varijabilnost morfoloških struktura (celina) na intra i interspecijskom nivou je predmet brojnih istraživanja još od Darvina. Intraspecijsku varijabilnost čine tri međusobno povezane komponente: ontogenetska varijabilnost, individualna varijabilnost i polni dimorfizam (Evans 2008). Morfološke razlike između jedinki iz iste populacije mogu biti toliko izražene da se za te jedinke može steći utisak da pripadaju različitim vrstama (Mayr 1963). Na primer, kod ciklida u jednoj populaciji postoji nekoliko različitih morfi trofičkih aparata koje predstavljaju adaptivni odgovor na različite uslove sredine (Hanken i Hall 1993). Pored intrapopulacione varijabilnosti, postoji i interpopulaciona (geografska) varijabilnost koja može biti kontinuirana (klinalna) i diskontinuirana (npr. između ostrvskih i kopnenih populacija). Morfološka varijabilnost obično je najveća kod vrsta koje su široko rasprostranjene i koje pripadaju rodovima sa velikim brojem vrsta (Darwin 1859). Interspecijska varijabilnost nastaje usled promena u razvojnim procesima morfoloških struktura tokom filogenije koje dovode do velike morfološke raznovrsnosti taksonomskih grupa.

Varijabilnost telesnih dimenzija, odnosno morfoloških osobina obično je izrazito velika. Variranje pojedinih morfoloških osobina može biti posledica

heterogenosti uzrasnih grupa u okviru uzoraka, mada Halliday i Verrell (1988) opisuju postojanje znatnog variranja veličine tela kod vodozemaca i gmizavaca i unutar iste uzrasne klase. Varijabilnost veličine i oblika morfoloških karaktera može biti zavisna ili nezavisna od veličine tela. Brojni faktori imaju izrazit uticaj na morfološku varijabilnost. Na primer, kod gmizavaca temperatura inkubacije može uticati na determinaciju pola, nivo aktivnosti i lokomotorne sposobnosti novorođenih (izležanih) jedinki, ali i na veličinu tela (Fox i sar. 1961; Bull 1980; Gutzke i Packard 1987; Burger 1989; Shine i sar. 1997), dok dostupnost hrane i temperaturni režim mogu uticati kako na reprodukciju, tako i na stopu rasta (Seigel i Ford 1992; Bonnet i sar. 2001).

Za utvrđivanje mehanizama koji dovode do morfološke varijabilnosti potrebno je detaljno proučavanje svih njenih komponenti. Morfometrija kao skup metoda za analizu i opisivanje promena veličine i oblika morfoloških celina se koristi za: procenu uticaja različitih faktora na evolucionu istoriju grupe, analizu bioloških uloga određene morfološke celine, kvantifikaciju morfološke integracije (Cheverud 1995, Adams i sar. 2004), kao i za procenu stabilnosti i kanalisnosti razvića morfoloških celina (Klingenberg 2003). Većina autora označava morfološku integraciju, kanalisnost i stabilnost razvića osnovnim komponentama morfološke varijabilnosti (Hallgrímsson i sar. 2002; Willmore i sar. 2007). Ove komponente su međusobno povezane (Hallgrímsson i sar. 2002), npr. integrisanije strukture pokazuju veću stopu razvojne stabilnosti dok su manje integrisane strukture izloženije stresu (Badyaev i Foresman 2000). Pošto mogu uticati na stopu i pravac evolucionih promena, analizom osnovnih komponenti morfološke varijabilnosti moguće je utvrditi mehanizme koji su doveli do divergencije morfoloških osobina tokom evolucije (Hallgrímsson i sar. 2002).

Pored toga što su komponente fenotipske varijabilnosti, kanalisnost i razvojna stabilnost istovremeno predstavljaju i elemente tzv. razvojne homeostaze (Jojić 2010). Razvojna homeostaza se definiše kao produkcija konzistentnih (uniformnih) fenotipova pod uticajem širokog opsega sredinskih i genetičkih faktora (Zakharov 1989, 1992). Kanalisnost razvića obezbeđuje da data osobina tokom svog razvića „odoli“ genetičkim i sredinskim faktorima (Waddington 1942, 1957; Wagner i sar. 1997), dok se pod razvojnom stabilnošću podrazumeva mehanizam samih razvojnih putanja da „odole“ genetičkim i sredinskim pritiscima (Waddington 1957). I kanalisnost i razvojna stabilnost su mehanizmi koji smanjuju fenotipsku varijabilnost unutar date

grupe jedinki. Razlika između kanalisnosti i razvojne stabilnosti je u tome što kanalisnost redukuje varijabilnost između jedinki, a razvojna stabilnost smanjuje varijabilnost unutar jedinki date grupe. Nivo kanalisnosti razvića se meri na osnovu nivoa fenotipske varijabilnosti između jedinki različitih genotipova koje su izložene delovanjima različitih sredinskih faktora. Visok nivo fenotipske (međuindividualne) varijabilnosti ukazuje na nizak nivo kanalisnosti. Nivo stabilnosti razvića se meri preko nivoa fluktuirajuće asimetrije (FA) koja predstavlja slučajna, mala odstupanja između leve i desne strane bilateralno simetričnih morfoloških celina koje dele istu genetičku osnovu i skoro identične sredinske faktore. Visok nivo unutarindividualne varijabilnosti, odnosno visok nivo FA, ukazuje na nizak nivo razvojne stabilnosti (Van Valen 1962; Klingenberg 2010).

Pored toga što smanjuju fenotipsku varijabilnost u uslovima delovanja sredinskih i genetičkih promena (Wagner i sar. 1997), kanalisnost i stabilnost razvića mogu uticati i na brzinu evolucionih promena fenotipa (Hallgrímsson i sar. 2002). Kod kanalisnosti razvića se smanjuje efekat genetičkih promena „skrivanjem“ jednog dela genetičke varijabilnosti koju prirodna selekcija „ne vidi“, čime se povećava genetička varijabilnost i potencijalno omogućava kasnija evolucija fenotipa.

I morfološka integracija kao međusobno kovariranje osobina usled deljenja razvojnih putanja i/ili funkcije može značajno uticati na pravce evolucionih promena tih osobina (Willmore i sar. 2006, Hallgrímsson i sar. 2007). Istraživanjem morfološke integracije i modularnosti može se proceniti potencijal neke osobine da evoluiru (Porto i sar. 2009), kao i uticaj različitih ograničenja na morfološku varijabilnost (Goswami i Polly 2010). Pošto je jedan od ciljeva ove teze utvrđivanje obrazaca morfološke integracije elemenata glavenog skeleta zmija, morfološka integracija je detaljnije elaborirana.

1.2. Morfološka integracija i modularnost

Integracija i modularnost su decenijama u žiži interesovanja brojnih evolucionih istraživanja i zabeleženi su na svim nivoima biološke organizacije (od molekula do složenih morfoloških struktura). Kao koncept, morfološka integracija pretpostavlja postojanje međuzavisnosti i povezanosti elemenata u okviru složenih morfoloških

struktura (Olson i Miller 1958). Kao jedna od osnovnih komponenti fenotipske varijabilnosti (Hallgrímsson i sar. 2002; Willmore i sar. 2007), morfološka integracija se odnosi na strukturiranost morfološke varijabilnosti nastale kao rezultat razvojne, genetičke i funkcijske povezanosti morfoloških osobina (Olson i Miller 1958; Cheverud 1996; Wagner 1996). Za razliku od kanalisiranosti i razvojne stabilnosti koje redukuju fenotipsku varijabilnost, morfološka integracija ne utiče na nivo morfološke varijabilnosti već na njenu strukturu. Iz koncepta morfološke integracije izveden je i koncept modularnosti. Organizmi (ili njihove morfološke celine) se sastoje od modula koji su koherentni unutar sebe i predstavljaju delove većih morfoloških celina. Prema svojoj prirodi moduli mogu biti: strukturni, funkcijski, genetički, moduli razvića i evolucionarni moduli (Klingenberg 2008). Data morfološka osobina može biti uključena u nekoliko modula, a modularna organizacija omogućava da moduli evoluiraju različitim brzinama i u različitim pravcima nezavisno od drugih modula (Wagner i Altenberg 1996; Müller 2007). Prema Carroll (2001), modularnost je zaslužna za evolucionu diverzifikaciju višecelijskih životinja. Modularnost i morfološka integracija su usko povezani i teško ih je precizno kvantifikovati (Hallgrímsson i sar. 2009). Willmore i sar. (2007) ilustrativno navode da su to dve strane istog novčića. Morfološka integracija kao obrazac i intenzitet kovariranja između osobina koje imaju isto razviće i/ili funkciju (Olson i Miller 1958) omogućava funkcionisanje složenih morfoloških celina (Hallgrímsson i sar. 2007). Morfološka integracija se smatra jednim od glavnih faktora morfološke evolucije (Cheverud 1982a, 1996; Klingenberg i Zaklan 2000; Goswami 2006a; Klingenberg 2008, 2013a; Kulemeyer i sar. 2009; Cooper i sar. 2011; Labonne i sar. 2014). Ona može ograničiti evoluciju morfoloških celina (Klingenberg 2010), ali može i omogućiti evolucione promene morfoloških celina povećanjem nivoa adaptacija na uslove životne sredine ili povećanjem nivoa integriranosti procesa razvića (Badyaev i Foresman 2000). Nizak nivo integracije između modula, odnosno modularnost, omogućava delovanje evolucije na različitim nivoima biološke organizacije, a da pri tome ne dolazi do narušavanja integracije viših nivoa organizacije (Klingenberg 2005).

Isti procesi koji dovode do morfološke varijabilnosti i koji utiču na obrasce kovariranja morfoloških osobina (Cheverud 1984, 1996; Wagner 1996; Klingenberg 2008; Mitteröcker 2009) dovode i do modularnosti i integracije morfoloških struktura. Tokom ontogenije, obrasci kovariranja morfoloških osobina nastali na ranijim

stupnjevima kao rezultat delovanja različitih razvojnih procesa mogu biti izbrisani ili maskirani obrascima kovariranja morfoloških osobina oblikovanih od strane razvojnih procesa na kasnijim ontogenetskim stupnjevima (Hallgrímsson i sar. 2007). Svakako, u brojnim empirijskim istraživanjima uticaj razvojne, ali i funkcijske integracije su razmatrani kao glavni faktori koji dovode do kovariranja morfoloških osobina (Zelditch i Carmichael 1989; Klingenberg i McIntyre 1998; Debat i sar. 2000; Willmore i sar. 2005; Breuker i sar. 2006; Ivanović i Kalezić 2010).

Postojanje interakcija između razvojnih putanja morfoloških osobina dovodi do njihovog kovariranja, odnosno integracije (Cheverud 1995; Klingenberg i sar. 2001). Zajednička funkcija takođe dovodi do visoke korelacije osobina (Cheverud 1996; Schwenk i Wagner 2001). Morfološka integracija je generalno visoka između funkcijski povezanih osobina (Cooper i sar. 2011). Preklapanje između funkcijske i razvojne integracije može nastati zbog procesa koji povezuju razviće i funkciju, pretvarajući razvojnu integrisanost u funkcionalni sistem (Zelditch i sar. 2009). Funkcija takođe može uticati na razvojne procese kroz biomehaničko remodelovanje obrazaca kovariranja morfoloških osobina (npr. remodelovanje kostiju kao odgovor na mehanička opterećenja) (Klingenberg 2010).

1.3. Polni dimorfizam

Kod velikog broja vrsta polovi se jasno razlikuju u morfološkim osobinama (veličina, oblik, obojenost) i ponašanju (teritorijalnost, socijalnost, udvaranje, ritualne borbe mužjaka) što se pripisuje različitim ulogama mužjaka i ženki u procesu reprodukcije (Badyaev 2002). Polni dimorfizam predstavlja izvor velikog dela morfološke varijabilnosti, a evolucija polnog dimorfizma je aktuelni problem evolucione biologije još od Darvina (Darwin 1871). Od tada je intenzivno proučavan i zabeležen kod riba (Parker 1992; Herler i sar. 2010), vodozemaca (Shine 1979; Monnet i Cherry 2002; Kupfer 2007), gmizavaca (Schoener 1967; Shine 1978, 1991a; Berry i Shine 1980; Fitch 1981; Cox i sar. 2007; John-Alder i sar. 2007), ptica (Selander 1966, 1972; Owens i Hartley 1998; Szekely i sar. 2007) i sisara (Glucksmann 1974; Isaac 2005; Lindenfors i sar. 2007). Generalno kod sisara i ptica mužjaci su veći od ženki (Isaac 2005), među gmizavcima sličan trend je zabeležen kod guštera i krokodila

(Vincent i Herrel 2007), dok je suprotni pravac seksualnog dimorfizma uočen kod zmija i kornjača (Shine 1978; Cox i sar. 2007). Razlike među polovima u veličini i obliku tela rezultat su delovanja seksualne i/ili prirodne selekcije koje često deluju zajedno ili se nadovezuju jedna na drugu (Lande 1980; Hedrick i Temeles 1989). Evolucija polnog dimorfizma u veličini se obično pripisuje seksualnoj selekciji (Darwin 1874). Prema Darwinu (Darwin 1871), seksualna selekcija se ispoljava kada postoje razlike u reproduktivnom uspehu među jedinkama istog pola, usled kompeticije između jedinki istog pola u prisustvu drugog pola ili zbog toga što jedan pol (uglavnom ženke) pokazuje preferenciju („aktivan izbor“) prema gametima pojedinih pripadnika suprotnog pola. Ova dva Darwinova mehanizma danas se najčešće označavaju kao intraseksualna (kompeticija između mužjaka) i interseksualna (izbor ženki) selekcija (Tucić 2003). Razlike između polova mogu biti i adaptacije na smanjenje interseksualne kompeticije za resurse poput hrane, skloništa, itd., a dokaz predstavljaju razlike u morfologiji trofičkog aparata ili lokomotornih struktura koje nisu povezane sa reprodukcijom (Slatkin 1984; Shine 1989).

U morfološkom smislu, polni dimorfizam se može odnositi na veličinu (engl. *sexual size dimorphism*, SSD) ili na oblik (engl. *sexual shape dimorphism*, SShD). Seksualni dimorfizam u veličini tela predstavlja „bilo koje statistički značajne razlike u dužini ili težini polno zrelih organizama unutar iste populacije tokom određenog vremenskog intervala“ (Lovich i Gibbons 1992). Shine (1979) je postulirao da, kod vrsta kod kojih se mužjaci bore za ženku, selekcija favorizuje krupnije mužjake, jer su oni uspešniji u intra i interseksualnim interakcijama. Mužjaci zmija sa dužim repovima su uspešniji u zauzimanju bolje pozicije za parenje u odnosu na mužjake sa kraćim repovima (Madsen i Shine 1993). Takođe, kod mužjaka može biti favorizovano i sitnije telo u slučajevima intraseksualne kompeticije, gde mobilnost i okretnost imaju selektivnu prednost u odnosu na snagu. Sitnije telo može biti i posledica selekcije za ranije sazrevanje i skraćanje vremena generacije (Anderson 1994). Pojava krupnijih ženki od mužjaka objašnjava se time da selekcija vezana za fekunditet favorizuje krupnije ženke, jer one mogu proizvoditi više potomaka. Pozitivna korelacija između fekunditeta i veličine tela ženki ustanovljena je kod mnogih vrsta. Veličina mužjaka i ženki može zasebno evoluirati prema svojim optimalnim veličinama tela, a koji će pol biti krupnijeg tela zavisi od relativne prednosti koju ta određena veličina tela donosi

(Fairbairn i sar. 2007). Zbog toga treba razmatrati efekte selekcije kod oba pola (Raynolds i Harvey 1994), kao i uzajamne promene u veličini tela oba pola (Fairbairn 1997). U populacijama brojni faktori i njihove interakcije mogu imati uticaja na ukupan polni dimorfizam u veličini i obliku tela. Tako, na polni dimorfizam u veličini i obliku tela mogu uticati razlike u stopama rasta (Cvetković i sar. 1997; Haenel i John-Alder 2002), odloženo dostizanje polne zrelosti kod jednog pola (Madsen i Shine 1994; Bonnet i sar. 2011) ili polno specifičan mortalitet kao rezultat delovanja seksualne selekcije (Fairbairn 1997). Polni dimorfizam u obliku uglavnom može biti uslovljen promenom u veličini kada je proporcionalan polnom dimorfizmu u veličini (Klingenberg 1996, 1998), ali dokumentovan je i između polova koji se ne razlikuju u veličini (Schwarzkopf 2005; Ivanović i Kalezić 2012). Kako bi se utvrdilo da li su razlike u obliku uslovljene razlikama u veličini, efekat veličine se može statistički ukloniti pre ispitivanja razlika u obliku.

1.4. Ontogenija

Morfološka varijabilnost između jedinki u populaciji može biti i posledica varijabilnosti, odnosno razlika u individualnom razviću morfoloških celina. Morfološke promene tokom individualnog razvića mogu se grafički prikazati ontogenetskim putanjama (Alberch i sar. 1979). Početak putanje predstavlja početak (ili odabrani stadijum razvića) promena veličine i oblika, a krajnja tačka označava završno stanje razvića nakon čega su promene veličine i oblika male ili ih uopšte nema. Osnovni parametri ontogenetskih putanja su: početni signal, stopa rasta i završni signal. Promena pravca ontogenetske putanje i/ili stope razvića mogu dovesti do pojave različitih formi (veličine i/ili oblika) tela na intra i interspecijskom nivou (Richardson 1999). Istraživanja su pokazala da su promene u dužini putanja češće od promene pravca ontogenetskih putanja (Ivanović i Kalezić 2012). Značajne promene morfoloških celina najčešće se dešavaju u početnim fazama razvića koje odlikuje eksponencijalni rast i gde male promene u kontrolnim parametrima kod potomaka u odnosu na predačke ontogenetske putanje mogu dovesti do velikih promena morfoloških celina.

Kod blisko srodnih vrsta se očekuje da su pravci ontogenetskih putanja konzervativni (npr. nagibi ontogenetskih alometrijskih prava se ne razlikuju) usled

razvojnih ograničenja koja su nasleđena od zajedničkog pretka (Weston 2003; Frederich i Sheets 2010; Wilson i Sánchez-Villagra 2010; Pélabon i sar. 2014). Svakako, ontogenetske putanje oblika se mogu značajno razlikovati između blisko srodnih vrsta (Gidaszewski i sar. 2009; Urošević i sar. 2013), kao i između ekoloških morfi unutar vrste (Kaliontzopoulou i sar. 2008). Ontogenetske promene veličine i oblika kod blisko srodnih vrsta mogu ukazati na procese evolucione diverzifikacije (Klingenberg i Spence 1993; Wilson i Sánchez-Villagra 2011) i pomoći u razumevanju mehanizama i ograničenja koji generišu morfološku varijabilnost (Alberch i sar. 1979; Klingenberg 2010; McNamara 2012; Pélabon i sar. 2014). Analiza evolucionih mehanizama (heterohronija, heterotopija) koji deluju tokom ontogenije može pomoći u rekonstruisanju predačkih stanja morfoloških karaktera i proceni brzine promene fenotipa tokom evolucione istorije grupe (Arthur 1984). Evolucija date morfološke celine se ne može razumeti ako se ne razume evolucija njenog razvića (Carroll 2008).

1.5. Alometrija

Tokom rasta date morfološke celine retko dolazi do izometrijskog rasta u kome postoji proporcionalan rast svih dimenzija morfološke celine. Nasuprot tome, sa promenom veličine često dolazi do menjanja međusobnih odnosa osobina morfoloških celina i njihovog oblika; ta pojava je poznata kao alometrija (Huxley 1950; Gould 1966; Klingenberg 1998). Alometrijske promene oblika mogu nastati usled različitih stopa rasta delova morfološke celine i mogu se smatrati posebnim oblikom ograničenja u evoluciji morfoloških celina delujući kao ograničavajući faktor promena oblika (Gould 2002; Klingenberg 2010).

Alometrija se može odnositi na sve biološke odnose skaliranja između morfoloških, fizioloških i ekoloških karakteristika. Postoje tri tipa alometrije: 1. statička alometrija koja podrazumeva alometrijske odnose unutar jedne uzrasne klase date populacije; 2. ontogenetska alometrija se odnosi na promene oblika morfološke celine tokom ontogenetskog razvića (između uzrasnih stupnjeva); 3. evolucionarna alometrija se odnosi na alometrijske promene određene filogenetske linije (Cheverud 1982b).

Alometrija često utiče na sve delove date morfološke strukture (celine) što dovodi do njene generalne integrisanosti. Takođe, alometrija može da maskira

modularnu organizaciju morfološke celine zbog čega se smatra jednim od glavnih faktora integracije i modularnosti (Rosas i Bastir 2004; Mitteröcker i Bookstein 2007; Klingenberg 2009, 2013a; Cardini i Polly 2013).

Iako je uticaj alometrije istraživana kod velikog broja taksona, alometrija na nivou glavenog skeleta zmija predmet je malog broja studija. Na primer, kod krotalida su zabeležene promene u proporcijama elemenata glavenog skeleta zavisne od veličine (Brattstrom 1964), kod viperida i krotalida je analizirana stopa rasta oka (Dullemeijer 1969), kod vrste *Nerodia rhombifera* su opisane ontogenetske promene u proporcijama glave (Rossman 1980), dok su kod *Thamnophis sirtalis parietalis* analizirane ontogenetske promene kostiju lobanje (Young 1989).

1.6. Glaveni skelet kičmenjaka

Glaveni skelet kičmenjaka, iako je izrazito varijabilan kod različitih kičmenjačkih grupa, u osnovi ima isti plan građe što se najbolje uočava na ranijim stupnjevima razvića koji pokazuju veliku konzervativnost. Glaveni skelet čine tri osnovna dela: neurokranijum koji štiti mozak i čulne organe, viscerokranijum koji podupire škrge ili čini deo viličnog aparata i dermatokranijum koga čine kožni skeletni elementi koji učestvuju u izgradnji spoljašnjeg dela glavenog regiona. Kostii neurokranijuma i viscerokranijuma uglavnom nastaju endohondralnom osifikacijom prethodno formiranih hrskavičavih elemenata, dok kostii dermatokranijuma nemaju hrskavičave prekursore i nastaju intramembranskom osifikacijom (Kalezić 2008; Vitt i Caldwell 2014). Tokom ontogenije, na morfologiju glavenog skeleta utiču brojni epigenetski faktori (Hanken i Thorogood 1993; Evans 2008).

Glaveni skelet predstavlja najkompleksiju skeletnu strukturu sačinjenu od nekoliko visoko integrisanih strukturnih i funkcijskih jedinica (Hanken i Hall 1993). Funkcionalno, glaveni skelet ima primarnu ulogu u zaštiti nervnog sistema i čulnih organa i uključen je u procese ishrane, ali može biti uključen i u lokomociju, socijalne interakcije, seksualnu kompeticiju, udvaranje ili imati odbrambenu ulogu (Smith 1993; Cundall 2000; Cundall i Greene 2000; Shine i sar. 2000; Herrel i sar. 2007).

Glaveni skelet odlikuje složeno razviće i različite funkcije zbog čega njegove karakteristike imaju značajnu ulogu u sistematici grupa i praćenju filogenetskih i

evolucionih promena. Takođe, glaveni skelet predstavlja najčešći model sistem u anatomskim, paleontološkim, kao i u studijama razvojne i funkcijske morfologije (Estes i sar. 1988; Evans 2008). Zbog kompleksnosti svog razvića i funkcije glaveni skelet predstavlja izazov i za istraživanja fenomena morfološke integracije i modularnosti. Neke od prvih empirijskih studija morfološke integracije su urađene na lobanji sisara (Cheverud 1982a, 1988), nakon kojih su usledila brojna istraživanja na akinetičkoj lobanji sisara (Cheverud 1996; Marroig i Cheverud 2001; Klingenberg i sar. 2003; Goswami 2006b; Wroe i Milne 2007; Mitteröcker i Bookstein 2008). Za razliku od nekoliko studija na delimično kinetičkim lobanjama ptica (Marugán-Lobón i Buscalioni 2006; Kulemeyer i sar. 2009) i guštera (Monteiro i Abe 1997; Sanger i sar. 2012), morfološka integracija i modularnost na nivou izrazito kinetičke lobanje zmijske do sada nije istraživana.

1.6.1. Glaveni skelet zmijske

Za razliku od drugih kičmenjačkih grupa, glaveni skelet zmijske karakteriše ekstremni kinetizam omogućen prisustvom brojnih pokretnih veza između skeletnih elemenata (Smith 1993; Herrel i sar. 2007; Cundall i Irish 2008), sa posebno izraženom streptostilnom vezom između kvadratuma i supratemporale sa jedne strane i donje vilice sa druge strane.

Lobanja zmijske se sastoji od sledećih grupa skeletnih elemenata: 1. čvrste i nepokretne moždane čaure koju čine frontale, postfrontale, parijetale, parasfenoideum, bazisfenoideum, baziokcipitale, supraokcipitale, ekzookcipitale, opisthotikum i prootikum, 2. prefrontalnih kostiju koje su povezane sa moždanom čaurom, 3. kostiju njuške (premaksile, nazale, septomaksile i vomeri), 4. gornje vilice (maksile, palatinumi, pterigoideumi i ektopterigoideumi) i 5. donje vilice (dentale, spleniale, angulare i srasle artikulare, supraangulare i preartikulare koje čine artikularni deo donje vilice) (Rieppel 1980, 2007; Dwyer i Kaiser 1997; Polachowski i Werneburg 2013) (Slika 1, Slika 2a). Kosti njuške, gornje i donje vilice su pokretno povezane sa nepokretnom moždanom čaurom. Brojne pokretne veze (Slika 2b) omogućavaju nezavisno pokretanje leve i desne strane gornje i donje vilice (Kardong 1977, 1979; Cundall i Gans 1979), uključujući kvadratume koji mogu da se pokreću u svim

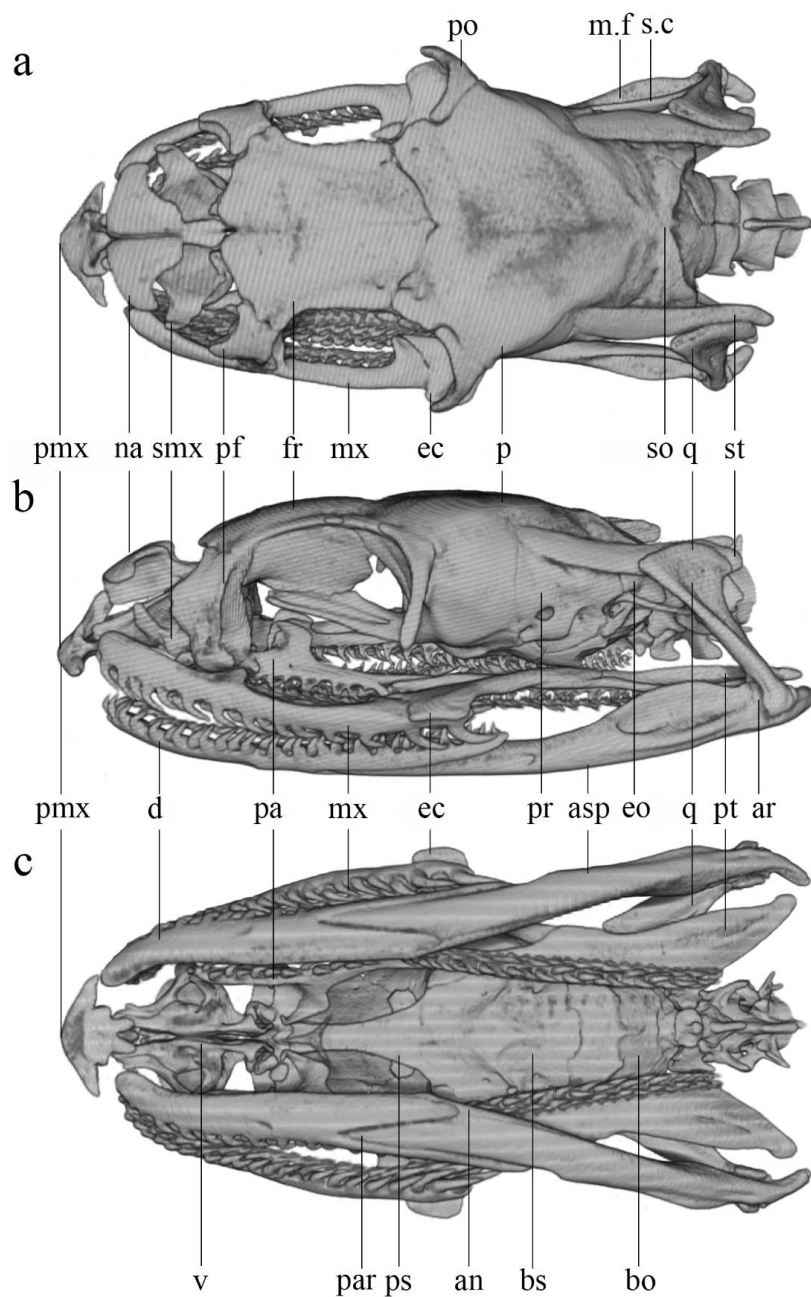
pravcima tokom ishrane (Nishikawa i Schwenk 2001). Kostii njuške su povezane fibrozniim tkivom sa prefrontale i kostima gornje vilice (palatinumi i maksile). Te veze omogućavaju veću fleksibilnost tokom gutanja plena (Dwyer i Kaiser 1997). Frontale imaju kontakt sa nazale i septomaksilama i pokretno su povezane sa prefrontale. Postfrontale su povezane ligamentima sa ektopterigoideumima. Maksile artikulišu sa prefrontale i ektopterigoideumima koji su na drugoj strani povezani sa pterigoideumima. Palatinumi su labavim vezama povezani sa pterigoideumima, a pomoću ligamenata su u artikulaciji sa prefrontale, dok su pterigoideumi ligamentima povezani sa kvadratimumima (Albright i Nelson 1959). Supratemporale su fibrozniim tkivom povezane sa moždanom čauirom (parijetale, prootikumi, supraokcipitale i ekzookcipitale) i sa kvadratimumima. Kvadratumi na drugoj strani artikulišu sa donjom vilicom. Leva i desna strana donje vilice nisu čvrsto srasle, već su povezane ligamentima. Pored toga, postoji i određen stepen pokretljivosti između dentalnih kostiju i sraslih kostiju zadnjeg dela donje vilice. Ovakva građa glavenog skeleta omogućava hvatanje i gutanje velikog plena.

Zahvaljujući specijalizovanosti zmija u pogledu hvatanja, imobilizacije i gutanja plena karakteristike lobanje predstavljaju dobre indikatore njihove ishrane (Gans 1961; Cundall i Greene 2000). Kod kolubrida, gutanje je konzervativan mehanizam, dok su hvatanje i manipulacija plenom varijabilni mehanizmi, što se odražava na razlike u strukturi i morfologiji lobanje (Cundall 1983). Naizmeničnim pokretima palatinuma i pterigoideuma plen se tokom gutanja potiskuje u ždrelo (Boltt i Ewer 1964). Pokreti donje vilice, palatinuma i pterigoideuma su konzervativni, dok su pokreti maksile varijabilni (Cundall 1983). Kostii donje vilice imaju ulogu u potiskivanju plena ka palatinimumima i pterigoideumima. Maksile imaju ključnu ulogu u hvatanju (Smith 1993), ali veoma ograničenu ulogu tokom gutanja plena (Kardong 1979, 1980).

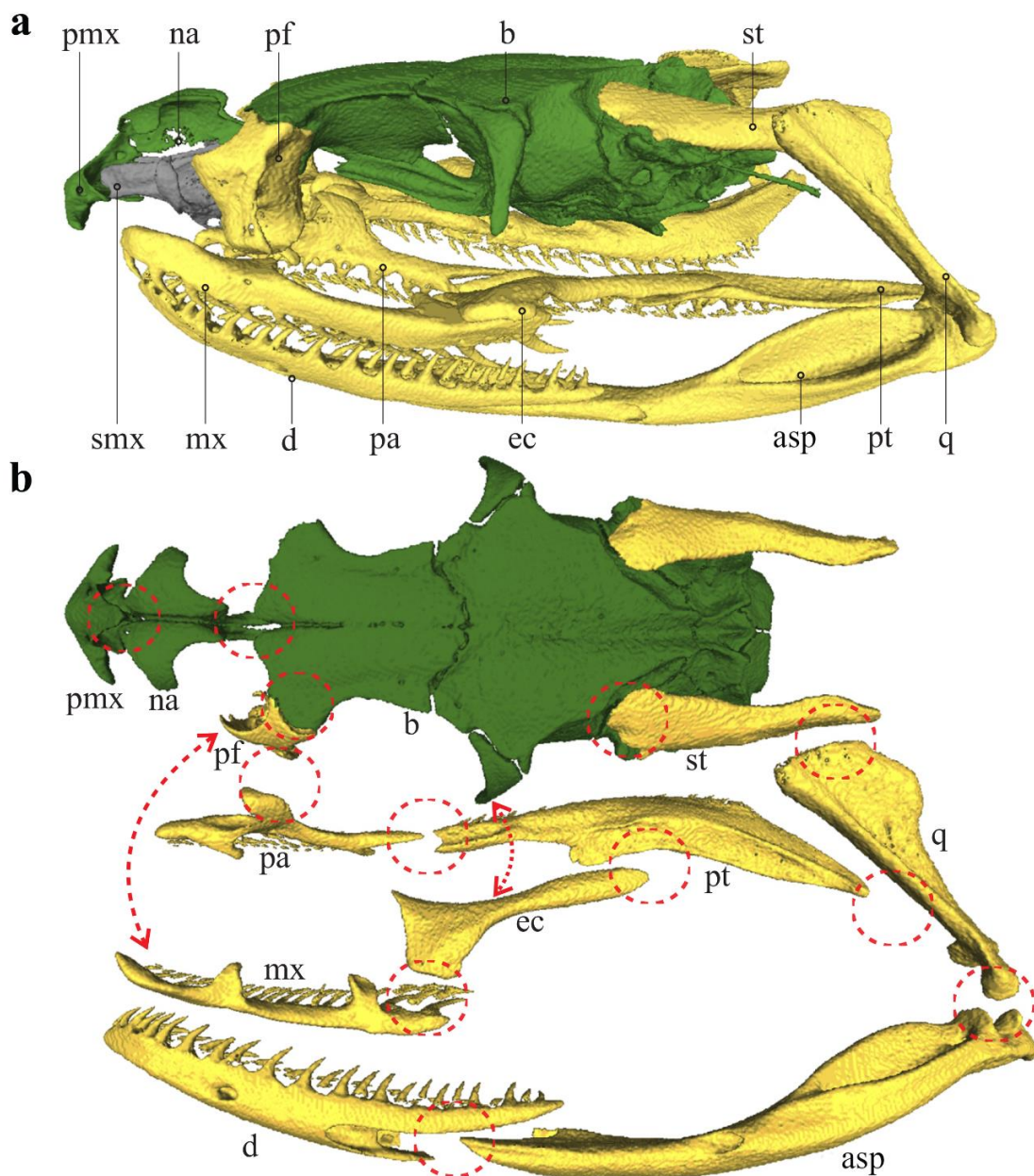
Karakteristike moždane čaure imaju taksonomski značaj (Kramer 1980; Gloyd i Conant 1990), pošto na njih ne utiče selekcija za optimizaciju procesa ishrane (Gentilli i sar. 2009). Camilleri i Shine (1990) su označili premaksile, nazale, moždanu čauru i prefrontale kao “netrofičke” strukture, dok su palatinume, pterigoideume, ektopterigoideume, maksile, supratemporale, kvadratume, srasle kostii zadnjeg dela donje vilice i dentale označili kao “trofičke strukture”, tj. elemente koji su uključeni u procese ishrane. Na osnovu utvrđenih razlika između skeletnih elemenata lobanje kod

različitih vrsta može se zaključivati o strategijama i uspešnosti u lovu, tipu i veličini plena (Gans 1961; Greene 1983; Young 1989).

Iako postoji jedinstvena strukturna organizacija lobanje kod svih Amniota, zbog brojnih funkcijskih zahteva neophodan je različit stepen koordinacije i integrisanosti između komponenti lobanje. Analizom međuindividualne i unutarindividualne varijabilnosti oblika mogu se utvrditi obrasci i intenzitet kovariranja između skeletnih elemenata lobanje. Korelisanost različitih elemenata lobanje na nivou unutarindividualne varijabilnosti može ukazati na interakciju između razvojnih putanja skeletnih elemenata i postojanje razvojnih modula. Korelisanost različitih elemenata lobanje na nivou međuindividualne varijabilnosti može ukazati na zajedničku funkciju skeletnih elemenata, odnosno na funkcijsku integraciju i postojanje funkcijskih modula (Klingenberg 2003, 2005, 2014). Morfološka organizacija glavenog skeleta zmija omogućava istraživanje obrazaca morfološke integracije između struktura na levoj i desnoj strani lobanje koje imaju istu genetičku osnovu i isto razviće, ali su prostorno odvojene, kao i između struktura na istoj strani lobanje koje nemaju istu genetičku osnovu i isto razviće, ali su mehanički i prostorno povezane.



Slika 1. Elementi glavenog skeleta belouške (*Natrix natrix*) prikazani u a) dorzalnoj, b) lateralnoj i c) ventralnoj perspektivi 3D modela. an – angulare, ar – artikulare, bo – baziokcipitale, bs – bazisfenoideum, asp – artikularni deo donje vilice, d – dentale, ec – ektopterigoideum, eo – ekzookcipitale, fr – frontale, m. f – mandibularna fosa, mx – maksila, na – nazale, p – parijetale, pa – palatinum, par – preartikulare, pf – prefrontale, pmx – premaksila, po – postfrontale, pr – prootikum, ps – parasfenoideum, pt – pterigoideum, q – kvadratum, s. c – surangularna kresta, smx – septomaksila, so – supraokcipitale, st – supratemporale, v – vomer.



Slika 2. Elementi glavenog skeleta belouške (*Natrix natrix*) prikazani u a) dorzolateralnoj perspektivi 3D modela i sa b) šematskim prikazom pokretnih veza između skeletnih elemenata označenih crvenim krugovima i strelicama. Interno simetrični skeletni elementi su obojeni zeleno (pmx – premaksila, na – nazale, b – moždana čaura), dok su parni skeletni elementi obojeni žuto (pa – palatinum, pt – pterigoideum, ec – ektopterigoideum, mx – maksila, st – supratemporale, q – kvadratum, asp – artikularni deo donje vilice, d – dentale i pf – prefrontale). Sivo obojene strukture (smx – septomaksila i vomeri) nisu analizirane u ovoj tezi.

1.7. Pileus zmija

Broj i raspored rožnih pločica na dorzalnoj strani glave guštera i zmija se naziva pileus. Rožne pločice pileusa su u direktnoj vezi sa kostima na dorzalnoj strani glave sa kojima u velikoj meri dele razvojne procese. Konačan broj i raspored pločica na glavi se definiše još tokom ranih faza razvića i ostaje konstantan tokom života (Shine i sar. 2005). Međutim, kod nekih vrsta kao što je *Vipera ursinii* zabeležene su promene u broju i rasporedu pločica na glavi i kod adultnih jedinki (Tomović i sar. 2008). Karakteristike pileusa korišćene su kao taksonomski karakteri (Wüster i Broadley 2003; Sanders i sar. 2004), mada analiza varijabilnosti pileusa može imati i mnogo širu primenu. Analiza pileusa, kao neinvazivna metoda i metoda kojom se relativno brzo mogu prikupiti podaci, pogodna je za utvrđivanje opšte varijabilnosti glavenog regiona, za populaciona i evolucionna istraživanja, o čemu svedoče brojne studije na gušterima koje su pokazale da pileus u velikoj meri odlikava promene glavenog skeleta (Bruner i sar. 2005; Bruner i Costantini 2007; Kaliontzopoulou i sar. 2007, 2008; Ljubisavljević i sar. 2011). Pileus zmija je u manjoj meri analiziran u odnosu na pileus guštera (Mangiacotti i sar. 2014), pa je potrebno utvrditi da li i kod ove grupe gmizavaca pileus odlikava promene oblika glavenog skeleta. Visok nivo korelisanosti između veličine i oblika pileusa i lobanje omogućio bi korišćenje pileusa u brojnim morfološkim, funkcijskim, evolucionim i filogenetskim istraživanjima. Kod natricina pileus je generalno konzervativan i ima taksonomski značaj.

1.8. Objekti istraživanja

U ovoj tezi inter i intraspecijska varijabilnost glavenog skeleta i pileusa analizirana je kod dve sestrinske vrste zmija iz roda *Natrix*: belouške (*Natrix natrix*) i ribarice (*Natrix tessellata*) koje su se odvojile od zajedničkog pretka pre 13-22 miliona godina (Guicking i sar. 2006). Obe vrste su akvatične, tj. žive u vodi ili u blizini vodenih staništa gde pronalaze hranu, dok se na kopnu sunčaju, vare hranu, razmnožavaju, presvlače i hiberniraju (Conelli i sar. 2011). Ribarice i belouške često žive u simpatriji. Iako dele isto stanište postoje razlike u preferencama mikrostaništa, strategijama lova i tipu plena. Jedinke obe vrste gutaju živ plen (Borczyk 2015), ne ubijaju ga davljenjem kao većina kolubrida, niti ubijaju otrovom pošto ne poseduju otrovni aparat. Ukoliko se osete ugroženim mogu imitirati smrt, tako što se sklupčaju okrenute dorzalnom stranom tela ka tlu, otvorenih usta iz kojih čak mogu i krvariti iako nisu povređene (Sterijovski i sar. 2011). Često šište i prave pokrete kao da će ujesti, ali gotovo nikada to ne čine. Iz kloakalnih žlezda često ispuštaju neprijatne mirise, što predstavlja još jedan odbrambeni mehanizam (Kabisch 1974).

1.8.1. Belouška (*Natrix natrix*)

Belouška (*Natrix natrix*, Linnaeus 1758) je široko rasprostranjena vrsta čiji areal obuhvata područje od srednje Skandinavije do južne Italije, Bliskog Istoka, centralne Azije i severozapadne Afrike (Gregory i Isaac 2004; Uetz i Hošek 2015). Preferira vlažna staništa pored bara i jezera, ali se može naći i u listopadnim i mešovitim šumama, na livadama, obalama mora ili u prigradskim naseljima.

Ženke su krupniji pol (Madsen 1983) dužine do 1.2 m, ali mogu dostići i 2 m dužine (Corti i sar. 2010). Boja dorzalne strane tela je veoma varijabilna, najčešće u nijansama zelene i braon, gde mogu postojati tamne mrlje ili uzdužne svetle pruge. Na ventralnoj strani uglavnom dominira crno-bela boja (ima izgled šahovskog polja). U prirodnim populacijama su često mogu naći i melanične jedinke (Arnold i Ovenden 2002). Iza glave se uglavnom nalazi prepoznatljiva bela, žuta, crna ili narandžasta šara (kragna), a gornja usna je obično bela ili žućkasta.

Belouška je aktivan predator, pri čemu oko 90% njene ishrane čine žabe (Luiselli i Rugiero 1991; Beebee i Griffiths 2000), ali su kao plen dokumentovane i ribe, gmizavci, sitni sisari i ptice (Kabisch 1999; Gruschwitz i sar. 1999).

Parenje se odvija u aprilu ili maju, zavisno od temperaturnih uslova, a jaja polažu od juna do avgusta. U zavisnosti od veličine ženki belouške polažu od šest do 39 jaja, veličine od 2.5 do 3.8 cm (Madsen 1983; Hagman i sar. 2015). Šest do osam nedelja nakon polaganja jaja izležu se mladi dužine od 19.2 do 21.8 cm i težine od 2.5 do 5 g (Luiselli i sar. 1997). Polni dimorfizam kod tek izleženih jedinki nije izražen (Madsen 1983).

1.8.2. Ribarica (*Natrix tessellata*)

Ribarica (*Natrix tessellata*, Laurenti 1768) je jedna od najšire rasprostranjenih palearktičkih vrsta gmizavaca. Nastanjuje delove srednje, južne i jugoistočne Evrope, Bliskog Istoka i pojedine oblasti u Avganistanu i Kini (Gasc i sar. 1997; Gruschwitz i sar. 1999). Obično se nalazi na nadmorskim visinama ispod 1000 m, ali se može naći i iznad 2200 m n. v. (Bruno i Maugeri 1990). Naseljava staništa pored jezera, bara, potoka, reka, a ponekad se može naći i na obali mora.

Ribarica spada u zmijske srednje veličine, maksimalne dužine tela od 1.5 m (Bruno i Maugeri 1990), uske i duguljaste glave i okruglih zenica. Ženke su obično veće od mužjaka (Mebert 2011). Osnovna boja dorzalne strane tela je varijabilna, najčešće zelena, ali može da bude i žućkasta ili braonkasta (postoje i melanične forme), često sa 4–5 redova tamnih mrlja. Mrlje mogu da budu male, velike ili da odsustvuju. Ventralna strana tela najčešće ima izgled šahovskog polja usled smenjivanja crnih i belih površina na ventralnim pločicama.

Ova amfibijska zmijska se hrani u vodi aktivno tražeći hranu (Luiselli i Rugiero 1991; Fillippi i sar. 1996) ili plen lovi iz zasede (Gruschwitz i sar. 1999). Ispod površine vode može da bude satima. Postoji dosta podataka o ishrani ribarice. Najčešći plen (60–100%) su joj ribe (Luiselli i Rugiero 1991; Fillippi i sar. 1996; Šukalo i sar. 2014). Pored riba, u ishrani ribarice prisutne su i vrste koje pripadaju drugim kičmenjačkim (Actinopterygii, Amphibia, Reptilia i Mammalia) i beskičmenjačkim (Gastropoda i Insecta) grupama (Gocmen i sar. 2011).

Parenje se odvija u periodu od aprila do maja. Tokom juna i jula ženke polažu jaja u pukotine, ispod kamenja ili u materijal biljnog porekla koji se raspada (Luiselli i Zimmermann 1997; Ghira i sar. 2009). Autori navode različite opsege za broj jaja u leglu: od jedan do 10 (Luiselli i Zimmermann 1997) i od pet do 35 (Arnold i Ovenden 2002). Mladunci se izležu od kraja avgusta do početka septembra, a po izleganju su dugi od 20 do 26 cm i teški od dva do pet grama (Trobisch i Glaber-Trobisch 2011).

Kod ribarice, kao i kod većine vrsta iz podporodice Natricinae, postoji veoma izražen polni dimorfizam (Mebert 1993, 2010). Ženke imaju veću standardnu i ukupnu dužinu tela i veći obim tela (Luiselli i sar. 1997; Madsen 1983; Mebert 2011). Polni dimorfizam u dužini repa može biti izražen još kod mladunaca (Mebert 1993).

2. Ciljevi istraživanja

U cilju analize varijabilnosti glavenog skeleta i pileusa primenjena je geometrijska morfometrija, koja predstavlja moćan alat za utvrđivanje suptilnih razlika na inter i intraspecijskom nivou. Do sada je objavljen mali broj istraživanja koja se bave polnim dimorfizmom u veličini i obliku i ontogenetskim promenama skeletnih elemenata glave, kao i morfološkom integracijom i modularnošću izrazito kinetičke lobanje zmija.

U ovoj studiji su analizirane razlike između skeletnih elemenata glave i pileusa kod dve sestrinske vrste zmija (belouške, *N. natrix* i ribarice, *N. tessellata*), koje često žive u sintopiji, ali imaju različite strategije lova i preferiraju drugačiti tip plena. Kod obe vrste je prethodno zabeležen izražen polni dimorfizam u veličini tela, a u ovoj tezi je razmatrano pitanje da li polni dimorfizam postoji i kada su u pitanju veličina i oblik elemenata glavenog skeleta i pileusa. Utvrđeni su i obrasci morfološke integracije između elemenata kinetičke lobanje. Takođe, analiziran je i uticaj alometrije, kako na varijabilnost oblika skeletnih elemenata glave, tako i na njihovu integraciju. Takođe, za pileus je procenjen uticaj ontogenetske alometrije na promene njegovog oblika, a analizirana je i kovarijabilnost oblika pileusa i moždane čaure kako bi se utvrdilo da li promene oblika pileusa odlikavaju promene oblika moždane čaure.

U skladu sa prethodno navedenim definisani su sledeći osnovni ciljevi:

- Analize interspecijske varijabilnosti veličine i oblika elemenata glavenog skeleta.
- Analize intraspecijske varijabilnosti veličine i oblika elemenata glavenog skeleta – polni dimorfizam u veličini i obliku i utvrđivanje uticaja alometrije na promene oblika skeletnih elemenata glave.
- Utvrđivanje obrazaca integrisanosti elemenata glavenog skeleta – uticaj razvića i funkcije na integrisanost skeletnih elemenata.
- Utvrđivanje uticaja alometrije na integraciju i modularnost glavenog skeleta.
- Analize promena veličine i oblika pileusa tokom ontogenije – inter i intraspecijska varijabilnost.
- Utvrđivanje efekta ontogenetske alometrije na oblik pileusa i karakteristika ontogenetskih putanja.
- Analize korelisanosti veličine i oblika između glavenog skeleta i pileusa.

3. Materijal i metode

3.1. Analizirani lokaliteti

Za analize varijabilnosti veličine i oblika elemenata glevenog skeleta belouške (*N. natrix*) i ribarice (*N. tessellata*) na inter i intraspecijskom nivou, kao i obrazaca morfološke integracije, korišćeni su uzorci sa tri lokaliteta: Pančevački rit, Obedska bara (Srbija) i ostrvo Golem Grad (Prespansko jezero, Makedonija). Takođe, za utvrđivanje korelisanosti veličine i oblika između moždane čaure i pileusa korišćeni su uzorci sa navedena tri lokaliteta. Za analize varijabilnosti veličine i oblika pileusa između vrsta, polnog dimorfizma u veličini i obliku pileusa, kao i ontogenetskih promena u veličini i obliku pileusa korišćene su jedinke iz Pančevačkog rita.

Pančevački rit (44°50'6.42" N; 20°29'59.73" E) je prigradsko područje Beograda koje se nalazi između reka Dunav i Tamiš. To je plavna zona sa veoma bogatim biljnim i životinjskim svetom, pogodna za mrest riba, razmnožavanje vodozemaca i gmizavaca, razmnožavanje i zimovanje ptica. Klima ovog područja je umereno kontinentalna, sa visokim letnjim i niskim zimskim temperaturama vazduha i amplitudama od preko 60 °C . Srednja januarska temperatura je 0.7 °C, dok je srednja julska temperatura 22.2 °C. Prosečna količina padavina iznosi 686 mm godišnje (http://www.palilula.org.rs/site_images/media/dokumenti/servisne_inf_odluke/Palilula-LEAP.pdf). Nažalost ovo područje nije pod zaštitom i izloženo je dejstvu različitih zagađujućih agenasa komunalnog i industrijskog porekla.

Obedska bara (44°44'9.43" N, 19°59'16.74" E) je specijalni rezervat prirode i prostire se na površini od 9820 ha, sa zaštitnom zonom od 19611 ha. Predstavlja napušteni meandar reke Save koji se između Obreža i Kupinova pruža na dužini od oko 13.5 km i prosečne širine od 750 m. Korito bare je muljevito i zamočvareno, zaraslo u trsku i travu. Uz obalu rastu vrbe i topole. Klima ovog područja je kontinentalna. Srednja godišnja temperatura je 10.9 °C, srednja januarska -4.5 °C, a srednja julska 27.7 °C. Prosečna količina padavina iznosi 701 mm godišnje. Predstavlja jedno od najstarijih zaštićenih područja u Evropi (pod zaštitom je od 1874. godine), a 1977. godine je zaštićena i Ramsarskom konvencijom kao vlažno područje od međunarodnog značaja. Obedska bara predstavlja stanište brojnim retkim i ugroženim vrstama od nacionalnog i

međunarodnog značaja, kao i reproduktivni centar brojnih vrsta riba, vodozemaca, gmizavaca i ptica (<http://www.vojvodinasume.rs/wp-content/uploads/2012/04/Plan%20upravljanja%20SRP%20Obedska%20bara.pdf>).

Ostrvo Golem Grad u Prespanskom jezeru (40°52'8.88" N, 20°59'22.22" E) nalazi se na tromeđi između Makedonije, Albanije i Grčke. Ima površinu od oko 18 ha, ovalnog je oblika, s uskim obalnim zonama, platoom i okomitim stenama između njih visine od 10 do 30 m (Ajtić i sar. 2013). Klima ovog područja je vlažna, submediteranskog tipa, s toplim i sušnim letima (srednja julska temperatura je 23.6 °C) i blagim i vlažnim zimama (srednja januarska temperatura je 0.8 °C – Hollis i Stevenson 1997). Prosečna količina kišnih padavina iznosi 647 mm, a snežnih 300 mm godišnje. Ostrvo je strogi prirodni rezervat u okviru Nacionalnog parka Galičica. Zbog povoljnih uslova i izolovanosti naseljavaju ga velike populacije ribarice, šumske kornjače i kormorana, pored drugih vrsta gmizavaca, ptica i malog broja sisara. Iako je zaštićeno područje, ostrvo Golem Grad je izloženo krivolovu koji se prvenstveno odnosi na izlov ribe mrežama u kojima stradaju i ribarice (Ajtić i sar. 2013).

3.2. Analizirani uzorak

Za potrebe analiza varijabilnosti veličine i oblika elemenata glevenog skeleta na inter i intraspecijskom nivou, kao i za utvrđivanje obrazaca morfološke integracije i kovariranja moždane čaure i pileusa korišćeno je ukupno 66 adultnih jedinki (41 jedinka ribarice i 25 jedinki belouške) (Tabela 1). Analizirani uzorak čine jedinke koje su prvenstveno sakupljane za potrebe ekotoksikoloških studija (odobrene od strane Ministarstva energetike, razvoja i zaštite životne sredine Republike Srbije, broj dozvola: 353-01-640/2012-03 i 353-01-77/2013-08) ili su stradale na saobraćajnicama ili u ribarskim mrežama. Sve analizirane jedinke su disekovane i konzervirane u 70% etanolu.

Tabela 1. Pregled uzorka korišćenog za analize inter i intraspecijske varijabilnosti veličine i oblika elemenata glevenog skeleta, kao i za utvrđivanje obrazaca morfološke integracije i kovariranja moždane čaure i pileusa.

	Golem Grad	Pančevački rit	Obedska bara	Ukupno
<i>N. natrix</i> ♀	/	9	7	16
<i>N. natrix</i> ♂	/	9	/	9
<i>N. tessellata</i> ♀	9	3	9	21
<i>N. tessellata</i> ♂	10	10	/	20

Za sve analize pileusa korišćen je uzorak od 423 jedinke obe vrste, oba pola i svih uzrasnih kategorija iz Pančevačkog rita (Tabela 2). Analizirani uzorak belouške i ribarice je prikupljen sa jednog lokaliteta kako bi se eliminisala moguća geografska varijabilnost (Ajtić i sar. 2013; Luiselli i sar. 2005). Jedinke su sakupljene ručno, čuvane u platnenim vrećicama do merenja, markiranja i slikanja, nakon čega su puštane na mesta sa kojih su izlovljene.

Tabela 2. Pregled uzorka korišćenog za analize inter i intraspecijske varijabilnosti veličine i oblika, kao i ontogenetskih promena u veličini i obliku pileusa.

Pol	Uzrast	<i>N. natrix</i>	<i>N. tessellata</i>
Ženke	novorođeni	5	6
	subadulti	60	88
	adulti	39	24
Mušjaci	novorođeni	6	8
	subadulti	46	73
	adulti	33	60
	Ukupno	178	245

Kod disekovanih jedinki korišćenih za analize glavenog skeleta pol i reproduktivna zrelost su određeni na osnovu morfologije gonada, dok su kod živih životinja pol i uzrasna kategorija određeni na osnovu prisustva hemipenisa (istiskivan

kod novorođenih i subadultnih jedinki) i na osnovu oblika korena repa kod adultnih jedinki (Mebert 1993). Na osnovu izmerenih standardnih dužina tela (SVL, engl. *snout-to-vent length*), mužjaci iznad 48 cm SVL i ženke iznad 55 cm SVL su klasifikovani kao adulti (Luiselli i Rugiero 2005), dok su jedinke ispod navedenih vrednosti klasifikovane kao subadultne.

3.3. Geometrijska morfometrija

Geometrijska morfometrija obuhvata različite metodološke pristupe za precizne analize varijabilnosti veličine i oblika morfoloških struktura. Najzastupljeniji pristup u geometrijskoj morfometriji je pristup koji se zasniva na konfiguracijama 2D ili 3D specifičnih tačaka koje odgovaraju jasno definisanim anatomskim tačkama analizirane morfološke strukture. Geometrijskom morfometrijom mogu se otkriti suptilne razlike u obliku morfoloških struktura koje se ne mogu utvrditi klasičnom, tradicionalnom morfometrijom (Rohlf 1990; Rohlf i Slice 1990; Klingenberg 2002). Velika prednost geometrijske u odnosu na tradicionalnu morfometriju je mogućnost nezavisnih analiza varijabilnosti veličine i promena oblika koje mogu biti zavisne ili nezavisne od veličine (Klingenberg 1996, 1998; Mitteröecker i Gunz 2009). U geometrijskoj morfometriji se kao mera veličine koristi veličina centroida (engl. *centroid size*, CS), koja predstavlja meru disperzije tačaka od centra date konstelacije tačaka (Zelditch i sar. 2012). Matematički, CS se izračunava kao kvadratni koren sume kvadrata distanci svake tačke od centra konstelacije (Bookstein 1991). Varijable oblika (tzv. Prokrustove koordinate) izoluju se korišćenjem generalizovane Prokrustove superimpozicije (engl. *Generalized Procrustes Analysis*, GPA), gde se skaliranjem, translacijom i rotacijom konstelacija tačaka eliminišu informacije koje nisu vezane za varijabilnost oblika, već se odnose na razlike u veličini, poziciji i orijentaciji (Rohlf i Slice 1990; Dryden i Mardia 1998). Skaliranjem konfiguracija specifičnih tačaka na jediničnu veličinu centroida eliminiše se efekat veličine. Translacijom konfiguracija specifičnih tačaka se vrši njihovo centriranje čime se eliminiše efekat položaja, dok se njihovom rotacijom do položaja u kom se one u najvećoj mogućoj meri preklapaju eliminiše efekat orijentacije.

Ukupna varijabilnost oblika bilateralno simetričnih morfoloških struktura sadrži dve komponente: simetričnu i asimetričnu (Klingenberg i sar. 2002). Simetrična

komponenta predstavlja variranje među individuama (međuindividualno variranje), dok asimetričnu komponentu čini variranje unutar samih individua (unutarindividualno variranje). Kod parnih morfoloških struktura sa tzv. preklapajućim tipom bilateralne simetrije (engl. *matching symmetry*), simetričnu komponentu čini međuindividualno variranje u srednjim vrednostima levih i desnih konfiguracija tačaka, dok asimetrična komponenta obuhvata razlike između levih i desnih konfiguracija tačaka. Kod interno bilateralno simetričnih morfoloških struktura koje odlikuje tzv. simetrija objekta (engl. *object symmetry*), simetričnu komponentu čini međuindividualno variranje u srednjim vrednostima originalnih i reflektovanih konfiguracija, dok unutarindividualno variranje u odstupanjima originalnih konfiguracija od srednjih vrednosti originalnih i reflektovanih konfiguracija predstavlja asimetričnu komponentu (Klingenberg i sar. 2002). Geometrijsko-morfometrijski pristup sa mogućnošću analiza simetrične i asimetrične komponente varijabilnosti oblika, odnosno analiza međuindividualne i unutarindividualne varijabilnosti, pogodan je i za istraživanja morfološke integracije i modularnosti kao i za procene uticaja razvika i funkcije na morfološku integraciju i testiranje prisustva razvojnih i funkcijskih modula unutar složenih morfoloških struktura (Laffont i sar. 2009; Ivanović i Kalezić 2010; Jojić i sar. 2011, 2012).

Poslednjih godina se intenzivno koristi kombinacija geometrijske morfometrije i kompjuterizovane mikrotomografije u cilju preciznog kvantifikovanja razlika u veličini i obliku trodimenzionalnih skeletnih struktura (Kulemeyer i sar. 2009; Drake 2011), ali i mekih tkiva (Boughner i sar. 2008; Metscher 2009; Hallgrímsson i sar. 2015). Još jedna od prednosti geometrijske u odnosu na tradicionalnu morfometriju je mogućnost grafičkog prikazivanja i vizuelizacije promena oblika na osnovu postojećih razlika u konfiguracijama specifičnih tačaka, što omogućava sagledavanje mogućih faktora i mehanizama koji dovode do varijabilnosti oblika (Monteiro i sar. 2000).

Za analize glavenog skeleta korišćene su 3D koordinate kojima su opisane kompleksne trodimenzionalne strukture glavenog skeleta, dok su za analize pileusa korišćene 2D koordinate.

3.4. Kompjuterizovana mikrotomografija, pravljenje 3D modela i određivanje specifičnih tačaka

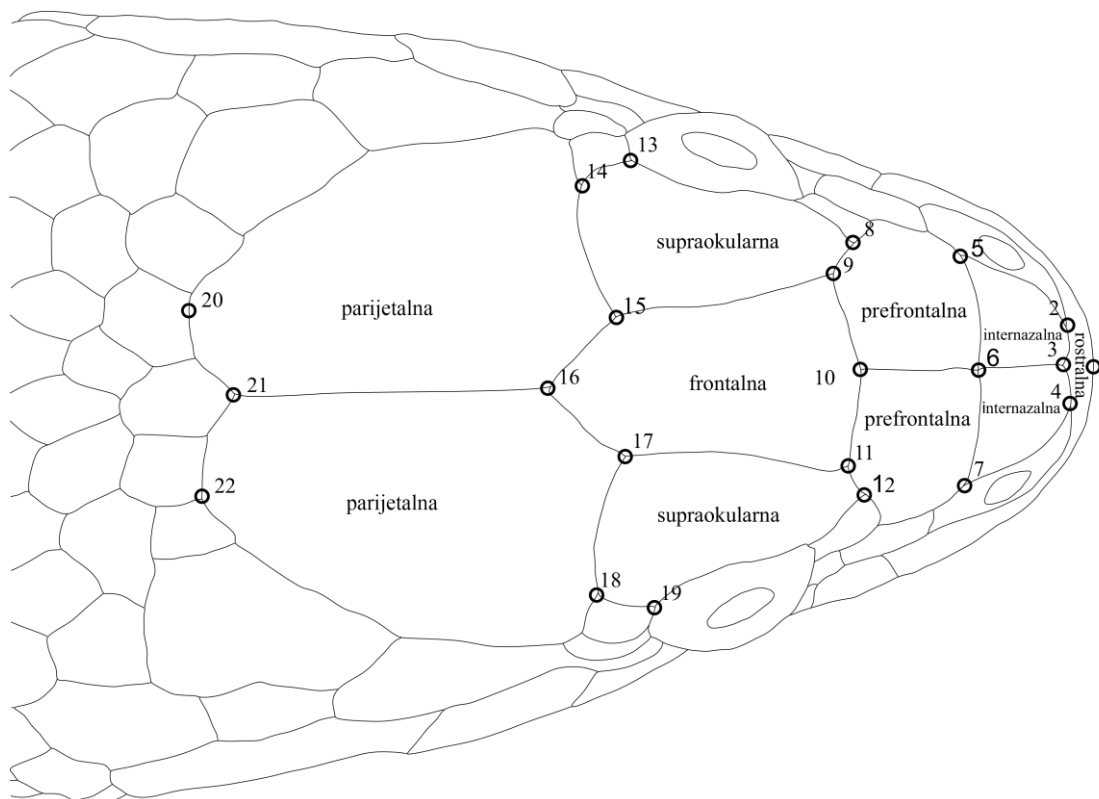
Kompjuterizovana mikrotomografija (μ CT) je tehnika gde se uz pomoć rendgenskih zraka dobija veliki broj dvodimenzionalnih slika, koje se mogu iskoristiti za precizno rekonstruisanje površine i oblika spoljašnjih i unutrašnjih struktura skeniranog objekta. Primenjuje se za preciznu vizuelizaciju i kvantifikaciju varijabilnosti morfoloških celina, npr. za analize mekih tkiva embriona (Metscher 2009; Wong i sar. 2014) ili praćenje morfogeneze glavenog skeleta (Boughner i sar. 2008; Schmidt i sar. 2010). Za potrebe ove teze jedinke belouške i ribarice su skenirane u Naturalisu (Naturalis Biodiversity Center, Lajden, Holandija) mikrotomografom Skyscan 1172 100 kV pod sledećim uslovima: aluminijumski filter 0.5 mm, 74 kV, 0.8 rotacioni korak, vreme ekspozicije od 145 ms, praveći srednju vrednost od četiri slike. Sirovi podaci (serija rendgenskih snimaka) su pomoću programa NRECON prebačeni u bmp format slike, koje su potom korišćene za pravljenje 3D modela (ply format) lobanja zmija upotrebom programa Skyscan CT-analyser (verzija 1.10) sa rezolucijom od 26.3 μ m. 3D koordinate su prikupljene postavljanjem specifičnih tačaka na 3D modele pomoću programa Landmark IDAV verzija 3.0 (Wiley i sar. 2005).

Moždana čaura i pokretni skeletni elementi glavenog skeleta su posebno analizirani. Specifične tačke kod interno bilateralno simetričnih skeletnih struktura su postavljane na levu i desnu polovinu moždane čaure (45), premaksile (osam) i nazale (osam). Kod parnih skeletnih struktura specifične tačke su postavljane posebno na levu i desnu kopiju i to po: devet na prefrontale, sedam na palatinumu, osam na pterigoideumu, sedam na ektopterigoideumu, 14 na maksili, pet na supratemporale, šest na kvadratumu, 11 na artikulacionom delu donje vilice (srasle artikulare, supraangulare i preartikulare) i sedam na dentalnoj kosti (Prilog Tabela 1). Konstalacije tačaka su nakon toga uvezene u program MorphoJ (Klingenberg 2011) gde je urađena Prokrustova superimpozicija.

3.5. Digitalna fotografija i prikupljanje 2D koordinata specifičnih tačaka

Glava zmije je pozicionirana na stalak sa digitalnim fotoaparatom (Olympus SP 590 uz, 12 MP), sa pileusom postavljenim u centar optičkog polja i paralelno u odnosu na objektiv fotoaparata. Svaka jedinka je fotografisana nekoliko puta kako bi se izabrala fotografija sa optimalnim položajem glave.

Za potrebe analiza varijabilnosti veličine i oblika pileusa definisana je konfiguracija od 22 specifične tačke (Slika 3). Tačke su pozicionirane pomoću programa tpsDig2 (Rohlf 2010, 2015) od strane jedne osobe (MA). Pošto je preliminarnim analizama na manjem uzorku pokazano da je greška pozicioniranja tačaka manja od 4%, specifične tačke su postavljene samo jednom.



Slika 3. Položaj i definicije specifičnih tačaka na pileusu. Neparne (medijalne) tačke: 1 – tačka najveće ispupčenosti rostralne pločice, 3 – mesto spajanja internazalnih i rostralne pločice, 6 – mesto spajanja prefrontalnih i internazalnih pločica, 10 – mesto

spajanja prefrontalnih i frontalne pločice, 16 – mesto spajanja frontalne i parijetalnih pločica, 21 – najposteriornija tačka linije spajanja parijetalnih pločica. Parne tačke: 2 i 4 – mesto spajanja internazalne, rostralne i nazalne pločice, 5 i 7 – mesto spajanja internazalne, prefrontalne i nazalne pločice, 8 i 12 – mesto spajanja prefrontalne, supraokularne i preokularne pločice, 9 i 11 – mesto spajanja prefrontalne, frontalne i supraokularne pločice, 13 i 19 – mesto spajanja supraokularne, postokularne pločice i ivice oka, 14 i 18 – mesto spajanja supraokularne, postokularne i parijetalne pločice, 15 i 17 – mesto spajanja supraokularne, frontalne i parijetalne pločice, 20 i 22 – najposteriornija tačka parijetalne pločice.

3.6. Analize inter i intraspecijske varijabilnosti veličine i oblika elemenata glavenog skeleta

Za potrebe analiza varijabilnosti veličine i oblika elemenata glavenog skeleta korišćena je trodimenzionalna (3D) geometrijska morfometrija. Razlike u veličini (veličini centroida, CS) između vrsta i polova testirane su analizom varijanse (ANOVA). Analiza glavnih komponenti (engl. *Principal Component Analysis*, PCA) primenjena je da bi se ispitala opšta varijabilnost u obliku analiziranih skeletnih struktura između i unutar vrsta. Za generisanje kovarijacionih matrica, koje su potom korišćene za PCA analize, korišćena je simetrična komponenta varijabilnosti oblika.

Uticaj alometrije na varijabilnost oblika analiziranih skeletnih struktura je procenjen primenom multivarijantne regresije varijabli oblika na CS. Udeo promena oblika zavisnih od promena veličine je kvantifikovan procentom ukupne varijanse oblika opisane razlikama u veličini, a statistička značajnost efekta alometrije dobijena je na osnovu permutacionog testa sa 10000 iteracija. Polazna hipoteza za ovaj test je da su veličina i oblik nezavisni (Good 1994; Klingenberg 2011). Rezidualne vrednosti izračunate iz multivarijantne regresije varijabli oblika na CS korišćene su kao nealometrijska komponenta varijabilnosti oblika.

Za utvrđivanje i testiranje razlika u obliku elemenata glavenog skeleta, računata su Prokrustove distance (engl. *Procrustes distances*, Pd), koje predstavljaju kvadratni koren suma kvadrata rastojanja između parova odgovarajućih specifičnih tačaka nakon Prokrustove superimpozicije (Marcus i sar. 1996). Prokrustove distance između srednjih

vrednosti oblika skeletnih elemenata kod ženki i mužjaka su računane dva puta: za podatke sa uključenom alometrijskom komponentom varijabilnosti i za podatke oslobođene alometrijske komponente varijabilnosti (rezidualne vrednosti iz multivarijantne regresije varijabli oblika na CS). Statistička značajnost Prokrustovih distanci je podržana permutacionim testom sa 10000 iteracija.

Prokrustova superimpozicija, PCA i multivarijantna regresija su urađene korišćenjem programa MorphoJ (Klingenberg 2011), dok je za analize varijanse (ANOVA) korišćen program R (R Development Core Team 2012). Vizuelizacija promena oblika je urađena u programu Landmark IDAV verzija 3.0 i MeshLab 64bit verzija 1.3.3 (<http://meshlab.sourceforge.net>).

3.7. Analize morfološke integracije elemenata glavenog skeleta

Ranije studije morfološke integracije su pokazale da je generalni obrazac integracije relativno konzervativan kod blisko srodnih taksona (Jamniczky 2008; Porto i sar. 2009). Zahvaljući prethodno navedenom, analize kovariranja oblika skeletnih elemenata i procene uticaja razvojne i funkcijske integracije na utvrđene kovarijacione obrasce između elemenata glavenog skeleta izvršene su na objedinjenim jedinkama obe vrste. Poređenje kovarijacionih matrica simetrične komponente za svaku skeletnu strukturu ponaosob je pokazalo da belouška i ribarica imaju slične kovarijacione matrice, što je i statistički opravdalo objedinjavanje jedinki ove dve vrste.

Nakon Prokrustove superimpozicije, primenjena je Prokrustova ANOVA (Klingenberg i McIntyre 1998) da bi se ispitao stepen i pravac razlika u obliku elemenata glavenog skeleta na levoj i desnoj strani i da bi se odvojile simetrična i asimetrična komponenta varijabilnosti oblika. Za parne strukture (prefrontale, palatinum, pterigoideum, ektopterigoideum, maksila, supratemporale, kvadratum, artikularni deo donje vilice i dentale –Slika 2b), koje predstavljaju prostorno odvojene, nezavisne kopije iste strukture na levoj i desnoj strani, simetrična komponenta predstavlja srednju vrednost oblika strukture na levoj i desnoj strani, dok asimetrična komponenta varijabli oblika predstavlja razliku u obliku između leve i desne strane. Za interno simetrične strukture kod kojih linija simetrije prolazi kroz sredinu same strukture (premaksila, nazale i moždana čaura – Slika 2a), simetrična komponenta

predstavlja srednju vrednost oblika stukture i njegove slike u ogledalu, dok asimetrična komponenta predstavlja razlike između strukture i njegove slike u ogledalu. Prokrustova ANOVA je korišćena za ispitivanje efekata nekoliko faktora na ukupnu varijabilnost oblika analiziranih skeletnih elemenata: 1. Efekta jedinke (Ind - međuindividualna varijabilnost), 2. Efekta strane (DA – prisustvo direkcione asimetrije), 3. Efekta interakcije između jedinke i strane (FA – prisustvo fluktuirajuće asimetrije) i 4. Efekta greške merenja.

Metoda parcijalnih najmanjih kvadrata dva odvojena seta varijabli (engl. *Two-Block Partial Least Squares*, 2B-PLS) je korišćena da bi se utvrdili obrasci kovariranja između elemenata glavenog skeleta (Bookstein 1991; Rohlf i Corti 2000; Mitteröcker i Bookstein 2008; Klingenberg 2013a). Nakon što je prethodno uklonjena varijabilnost u obliku skeletnih elemenata između vrsta i polova (Mitteröcker i Bookstein 2008; Klingenberg 2009), i za potrebe ove analize objedinjene su jedinke obe vrste i oba pola. Korelacija između skeletnih elemenata je kvantifikovana pomoću RV koeficijenata (Escoufier 1973), koji predstavljaju multivarijantnu generalizaciju kvadrata Pirsonovog koeficijenta korelacije (Klingenberg 2009). RV koeficijent kvantifikuje ukupno kovariranje kao sumu kvadrata kovariranja između dva skupa promenljivih i jačinu njihove međusobne povezanosti (Mitteröcker i Bookstein 2008; Mitteröcker i sar. 2012; Klingenberg 2013a). Statistička značajnost RV koeficijenata je testirana permutacionim testovima sa 10000 iteracija nasuprot nultoj hipotezi tj. nezavisnosti između poređenih skeletnih elemenata (Klingenberg 2011). RV koeficijenti mogu biti u opsegu od nule do jedinice, gde vrednost nula ukazuje da su dva seta varijabli potpuno nekorelisana, dok se vrednost jedinica dobija za strukture koje imaju potpuno isti obrazac varijabilnosti (Klingenberg 2009; Laffont i sar. 2009). Statističke vrednosti su korigovane Bonferoni korekcijom za višestruka poređenja (Miller 1981).

Kako bi se utvrdilo da li su funkcijski i međusobno prostorno povezani skeletni elementi glave integrisaniji u odnosu na prostorno razdvojene skeletne elemente kao ulazni podaci za 2B-PLS analize korišćene su njihove simetrične komponente varijabilnosti. Za utvrđivanje uticaja razvojnih procesa na integraciju elemenata glavenog skeleta kao ulazni podaci za 2B-PLS analize korišćene su njihove asimetrične komponente varijabilnosti. Pored toga, 2B-PLS analizima simetričnih komponenti varijabilnosti oblika levih i desnih kopija skeletnih elemenata koje odlikuje preklapajući

tip bilateralne simetrije utvrđeni su i obrasci kovariranja između struktura na levoj i desnoj strani lobanje koje imaju istu genetičku osnovu i isto razviće, ali su prostorno odvojene. Da bi se utvrdilo da li alometrija ima uticaj na integraciju glavenog skeleta zmija, primenjena je multivarijantna regresija varijabli oblika (simetrične i asimetrične komponente) na veličinu centroida (Monteiro 1999), pri čemu su najpre eliminisane razlike između polova. Reziduali iz multivarijantne regresije predstavljaju varijable oblika korigovane za alometriju, na kojima su ponovljene sve analize za morfološku integraciju.

Sve analize su urađene u programu MorphoJ (Klingenberg 2011).

3.8. Analize varijabilnosti veličine i oblika pileusa

Nakon primene Generalizovane Prokrustove Analize (GPA) izdvojene su varijable veličine (CS) i oblika (simetrična komponenta) pileusa. Razlike u veličini pileusa (CS) između vrsta i polova su analizirane zasebno za novorođene i adultne jedinke korišćenjem deskriptivne statistike i analize varijanse (dvofaktorska ANOVA, pri čemu su kao faktori uzeti vrsta, pol i njihova interakcija). Za analize varijabilnosti oblika pileusa korišćena je simetrična komponenta dobijena na osnovu srednje vrednosti originalne konfiguracije i njenog odraza u ogledalu (Klingenberg i sar. 2002). Upotrebom simetrične komponente se eliminiše asimetrija i smanjuje eventualna greška usled pozicioniranja pileusa u odnosu na objektiv fotoaparata. Analiza glavnih komponenti (PCA) je urađena na kovarijacionim matricama simetrične komponente posebno za novorođene i adultne jedinke, kao i za objedinjene uzrasne kategorije (novorođene, subadultne i adultne jedinke) za obe vrste. Razlike u obliku pileusa između vrsta i polova su procenjene multivarijantnom analizom varijanse (dvofaktorska MANOVA, pri čemu su kao faktori uzeti vrsta, pol i njihova interakcija).

Da bi se testiralo da li su razlike u obliku pileusa između vrsta i/ili polova posledica različitih ontogenetskih putanja, urađena je multivarijantna analiza kovarijanse (MANCOVA), sa varijablama oblika kao zavisnim varijablama, vrstom i/ili polom kao faktorima i logaritmovanom veličinom centroida (log CS) kao kovarijablom. Statistički značajna interakcija između faktora i kovarijable (log CS) bi ukazivala da su ontogenetske putanje vrsta, odnosno polova, različite (Ivanović i Kalezić 2013).

Kao varijable oblika u prethodnim analizama (MANOVA i MANCOVA) korišćeni su PC skorovi (skorovi dobijeni nakon PCA analize) (Webster i Sheets 2010). Potrebno je naglasiti da su za potrebe ovih analiza uzeti skorovi prvih deset PC osa koje opisuju više od 90% varijabilnosti oblika pileusa kod svih analiziranih grupa (Prilog Tabela 2), sa pretpostavkom da je preostala varijabilnost (na ostalim PC osama) povezana sa greškom merenja.

Veza između veličine i oblika pileusa tokom ontogenije (ontogenetska alometrija) pojedinačno je procenjena za svaku vrstu i pol multivarijantnom regresijom varijabli oblika (simetrične komponente) na log CS. Zavisnost oblika pileusa sa porastom njegove veličine tokom ontogenije grafički je prikazana položajem jedinki na tzv. regresionom plotu, a promene oblika pileusa zavisne od promene veličine su vizualizovane konturnim graficima (Klingenberg 2013b). Ovaj pristup je ranije korišćen za ispitivanje alometrijskih promena oblika pileusa kod različitih lacertidnih vrsta guštera (Kaliontzopoulou i sar. 2007, 2008; Ljubisavljević i sar. 2011). Varijabilnost oblika pileusa zavisna od varijabilnosti njegove veličine je predstavljena kao procenat ukupne varijabilnosti koja se može objasniti promenom veličine, a statistička značajnost je procenjena permutacionim testom sa 10000 iteracija nasuprot nultoj hipotezi da su veličina i oblik nezavisni (Good 1994). Za Prokrustovu superimpoziciju, multivarijantnu regresiju i vizuelizaciju promena oblika korišćen je program MorphoJ (Klingenberg 2011), dok su ANOVA, MANOVA i MANCOVA urađene u programu SAS verzija 9.12 (SAS Institute Inc).

3.9. Analize kovariranja moždane čaure i pileusa

Odnosi između veličine centroida (CS) moždane čaure i pileusa, dužinskih mera glave (dužina vilice, dužina lobanje, postparijetalna dužina i širina glave) i standardne dužine tela analizirani su Pirsonovim testom korelacije. U cilju utvrđivanja da li promene oblika pileusa prate promene oblika moždane čaure, urađena je 2B-PLS analiza za simetrične komponente varijabilnosti analiziranih morfoloških struktura. Korelacija je kvantifikovana pomoću RV koeficijenta (Escoufier 1973), a statistička značajnost RV koeficijenta je procenjena permutacionim testom (10000 iteracija).

4. Rezultati

4.1. Interspecijska varijabilnost veličine i oblika elemenata glavenog skeleta

Srednje vrednosti i standardne devijacije za veličinu centroida (CS) analiziranih skeletnih elemenata za ženke i mužjake belouške i ribarice date su u Prilogu (Prilog Tabela 3). Za sve analizirane skeletne elemente (osim za prefrontale kod oba pola) srednje vrednosti CS imaju više vrednosti kod ribarice u odnosu na beloušku. Međutim, rezultati ANOVA testa (Tabela 3) nisu pokazali statističku značajnost razlike u veličini prefrontale kod oba pola. Statistički značajno veće srednje vrednosti CS kod ribarice u odnosu na beloušku su utvrđene za većinu analiziranih skeletnih elemenata osim za premaksilu i palatinum kod oba pola, ektoptergoideum kod ženki i nazale kod mužjaka (Tabela 3).

Rezultati Analiza glavnih komponenti (PCA) sa položajem jedinki u morfološkom prostoru opisanom sa prve dve PC ose (opisuju najveći deo ukupne varijabilnosti oblika analiziranih skeletnih elemenata) predstavljeni su na Slikama 4. i 5. Za sve analizirane skeletne elemente, osim za dentale, ustanovljeno je da se analizirane vrste zmija u manjoj ili većoj meri razdvajaju po prvoj PC osi.

Tabela 3. Razlike u veličini skeletnih elemenata između vrsta (ANOVA test na CS). SS – suma kvadrata, F – vrednost F testa sa stepenima slobode (df modela i df greške), p – nivo statističke značajnosti. asp – artikularni deo donje vilice. Statistički značajne vrednosti su obeležene podebljanim fontom.

	Ženke ♀			Mužjaci ♂		
	SS	F(1, 35)	p	SS	F(1, 27)	p
premaksila	0.000001	0.42	0.519	0.000001	0.47	0.499
nazale	0.000003	5.50	0.025	0.000001	4.14	0.052
moždana čaura	0.000132	7.58	0.009	0.000064	6.59	0.016
prefrontale	0.000001	0.46	0.502	0.000001	0.44	0.514
palatinum	0.000001	0.54	0.468	0.000001	1.27	0.270
pterigoideum	0.000151	19.26	<0.001	0.000094	25.91	<0.001
ektopterigoideum	0.000005	2.03	0.163	0.000008	6.09	0.020
maksila	0.000279	58.88	<0.001	0.000133	38.82	<0.001
supratemporale	0.000009	4.64	0.038	0.000014	16.58	<0.001
kvadratum	0.000061	18.15	<0.001	0.000031	19.97	<0.001
asp	0.000100	9.67	0.004	0.000071	14.14	0.001
dentale	0.000119	26.65	<0.001	0.000056	23.88	<0.001

Premaksila (Slika 4a): po PC1 osi vrste se jasno odvajaju. Premaksile su izduženije kod belouške sa suženim prednjem delom i dužim nastavcima.

Nazalne kosti (Slika 4b): vrste se jasno razlikuju u obliku nazalnih kostiju, koje su dosta šire i robusnije kod belouške.

Moždana čaura (Slika 4c): belouške imaju robusniju moždanu čauru u odnosu na ribarice. Ona je dosta šira kod belouške sa relativno kraćim i širim frontalnim kostima, širim i višim parijetalnim kostima, širim bazisfenoideumom i parasfenoideumom, širim, kraćim i anteriornije pozicioniranim okcipitalnim regionom u odnosu na ribarice.

Prefrontale (Slika 4d): kod belouške prefrontalne kosti su kraće i šire.

Palatinumi (Slika 4e): belouške imaju palatinume sa višim, odnosno dorzo-ventralno izduženijim prednjim delom i neznatno dužim nastavcima.

Pterigoideumi (Slika 4f): kod belouške u odnosu na ribarice, pterigoideumi su dorzoventralno spljošteniji, sa kraćim anteriornim delom, širim posteriornim delom, dužim, širim i anteriornije pozicioniranim ektopterigoidnim nastavkom.

Ektopterigoideumi (Slika 5a): kod belouške ektopterigoideumi su kraći, dorzoventralno spljošteniji i sa užim delom koji naleže na maksilu.

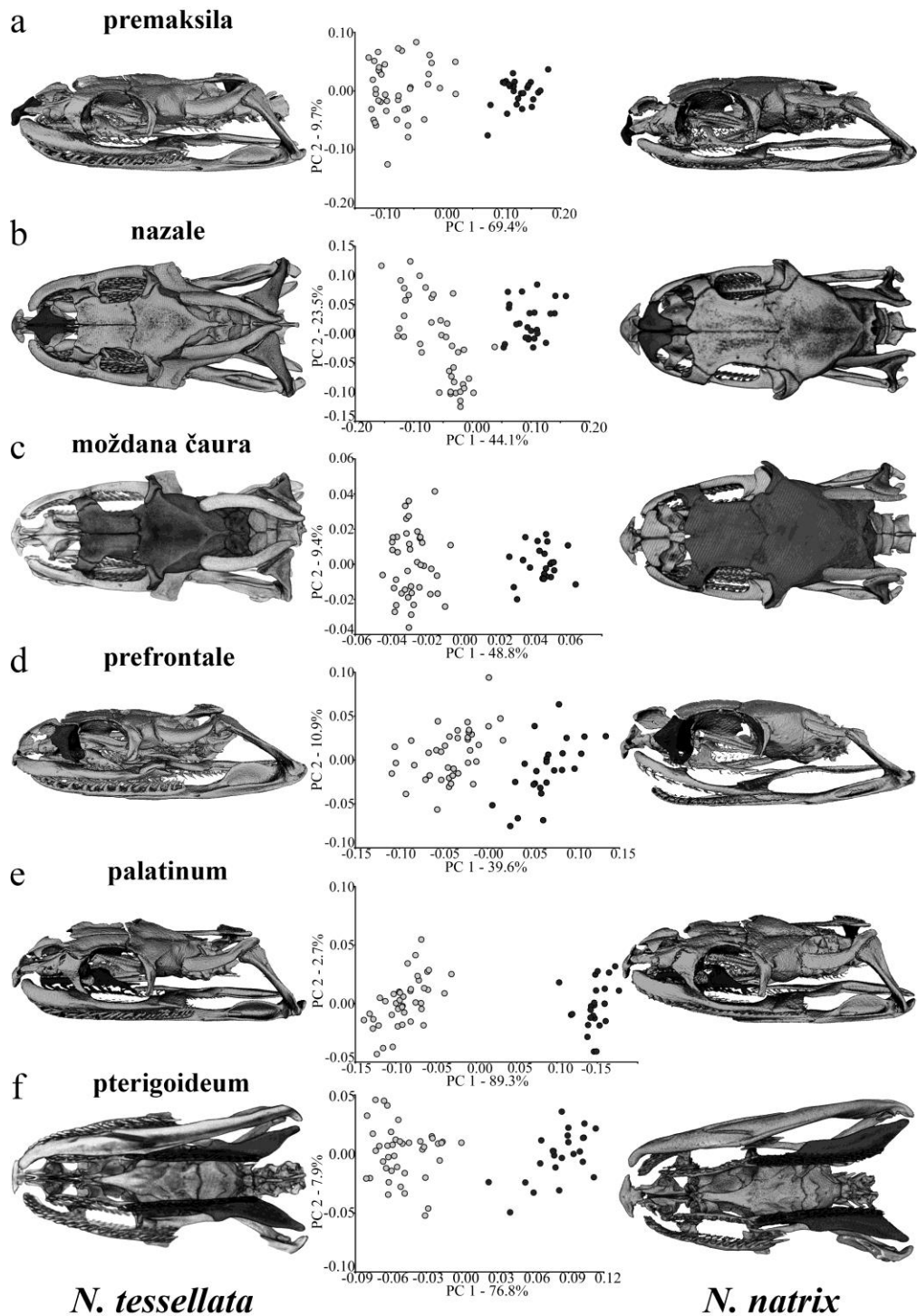
Maksile (Slika 5b): belouške u odnosu na ribarice imaju relativno duže i šire maksile, duže palatalne nastavke, duže i anteriornije pozicionirane ektopterigoidne nastavke. Belouške imaju i zakrivljenije maksile sa većim zubima na zadnjem delu.

Supratemporale (Slika 5c): kod belouške supratemporalne kosti su bočno spljoštenije, manje visine u prednjem, a više u zadnjem delu.

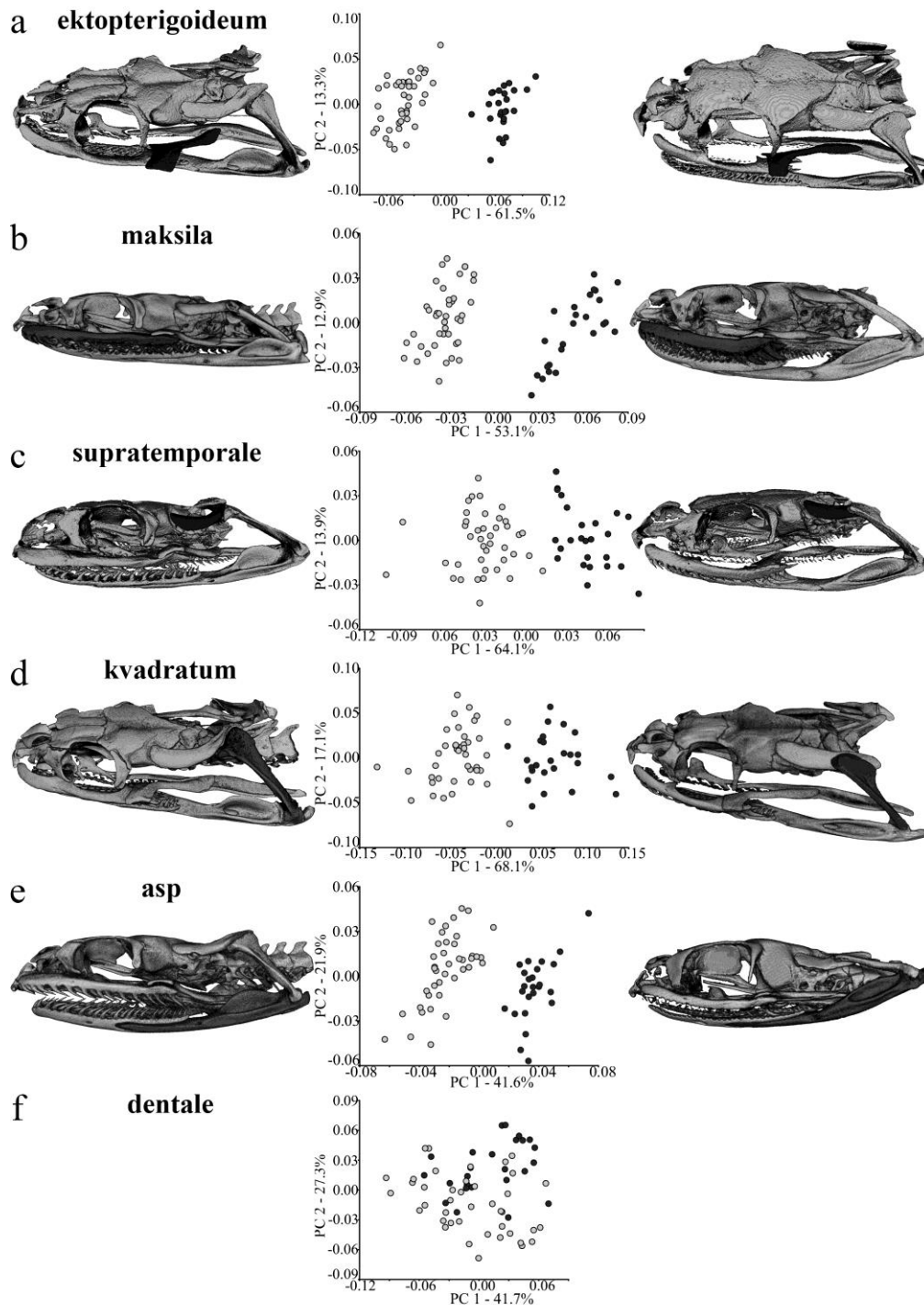
Kvadratumi (Slika 5d): u odnosu na ribarice, belouške imaju izduženije i šire kvadratum na dorzalnem delom (zglobna površina sa supratemporale) i šire zglobne površine sa donjom vilicom.

Artikularni deo donje vilice (Slika 5e): u poređenju sa ribaricama, belouške imaju duži artikularni deo donje vilice (srasle artikulare, supraangulare i preartikulare), sa nižim surangularnim krestama i mandibularnim fosama i manjim zglobnim površinama sa kvadratumom.

Promene oblika za dentale nisu prikazane zbog preklapanja vrsta po PC1 osi (Slika 5f).



Slika 4. Pozicije jedinki u morfološkom prostoru definisanom sa prve dve PC ose i grafički prikaz promena oblika elemenata glavenog skeleta kod jedinki sa minimalnim i maksimalnim vrednostima skorova PC1 ose za a) premaksilu, b) nazale, c) moždanu čauru, d) prefrontale, e) palatinum i f) pterigoideum (zasenčeni na figurama). Zbog boljeg prikaza oblika pterigoideuma, deo donje vilice je digitalno uklonjen. Crnim tačkama su označene jedinke belouške, a belim jedinke ribarice.



N. tessellata

N. natrix

Slika 5. Pozicije jedinki u morfološkom prostoru definisanom sa prve dve PC ose i grafički prikaz promena oblika elemenata glavenog skeleta kod jedinki sa minimalnim i maksimalnim vrednostima skorova PC1 ose za a) ektoptergoideum, b) maksilu, c) supratemporale, d) kvadratum, e) srasle kosti donje vilice (zasenčeni na figurama) i f) dentale (promene oblika za dentale nisu prikazane zbog preklapanja vrsta po PC1 osi). Crnim tačkama su označene jedinke belouške, a belim jedinke ribarice.

4.2. Intraspecijska varijabilnost veličine i oblika elemenata glavenog skeleta

4.2.1. Polni dimorfizam u veličini i obliku elemenata glavenog skeleta

I kod ribarice i kod belouške ženke imaju statistički značajno veće srednje vrednosti veličine centroida (CS) analiziranih skeletnih elementa u odnosu na mužjake (Tabela 4).

Tabela 4. Polni dimorfizam u veličini elemenata glavenog skeleta predstavljen je indeksom CS F/M (količnik srednje vrednosti CS ženki i srednje vrednosti CS mužjaka). Statistička značajnost (p) polnog dimorfizma u veličini je dobijena analizom varijanse (ANOVA test). Polni dimorfizam u obliku elemenata glavenog skeleta je predstavljen Prokrustovom distancom (Pd) između srednjih oblika ženki i mužjaka. Statistička značajnost (p) polnog dimorfizma u obliku dobijena je permutacionim testom. asp – artikularni deo donje vilice. Statistički značajne vrednosti su obeležene podebljanim fontom.

	<i>N. natrix</i>				<i>N. tessellata</i>			
	veličina		oblik		veličina		oblik	
	CS F/M	p	Pd F/M	p	CS F/M	p	Pd F/M	p
premaksila	1.185	0.003	0.033	0.073	1.180	0.003	0.043	0.029
nazale	1.165	0.007	0.055	0.031	1.189	0.001	0.019	0.573
moždana čaura	1.161	<0.001	0.031	<0.001	1.163	<0.001	0.023	<0.001
prefrontale	1.174	0.002	0.066	<0.001	1.174	0.002	0.040	0.005
palatinum	1.215	<0.001	0.035	<0.001	1.186	0.001	0.034	<0.001
pterigoideum	1.383	<0.001	0.020	0.247	1.302	<0.001	0.037	<0.001
ektopterigoideum	1.372	<0.001	0.041	<0.001	1.274	<0.001	0.015	0.425
maksila	1.175	0.001	0.045	<0.001	1.182	<0.001	0.028	<0.001
supratemporale	1.500	<0.001	0.022	0.078	1.315	<0.001	0.020	0.015
kvadratum	1.471	<0.001	0.027	0.132	1.381	<0.001	0.024	0.037
asp	1.389	<0.001	0.024	0.012	1.320	<0.001	0.015	0.153
dentale	1.256	<0.001	0.057	<0.001	1.244	<0.001	0.054	<0.001

Kod obe vrste, polni dimorfizam u obliku zabeležen je za većinu analiziranih skeletnih struktura. Izuzetak su premaksila, pterigoideum, supratemporale i kvadratum kod belouške i nazale, ektopterigoideum i artikularni deo donje vilice kod ribarice (Tabela 4).

Kada je analizirana nealometrijska komponenta varijabilnosti oblika (reziduali dobijeni nakon multivarijantne regresije), statistički značajan polni dimorfizam u obliku je zabeležen kod belouške za prefrontale, a kod ribarice za premaksilu, moždanu čauru, ektopterigoideum i maksilu.

4.2.2. Uticaj alometrije na promene oblika elemenata glavenog skeleta

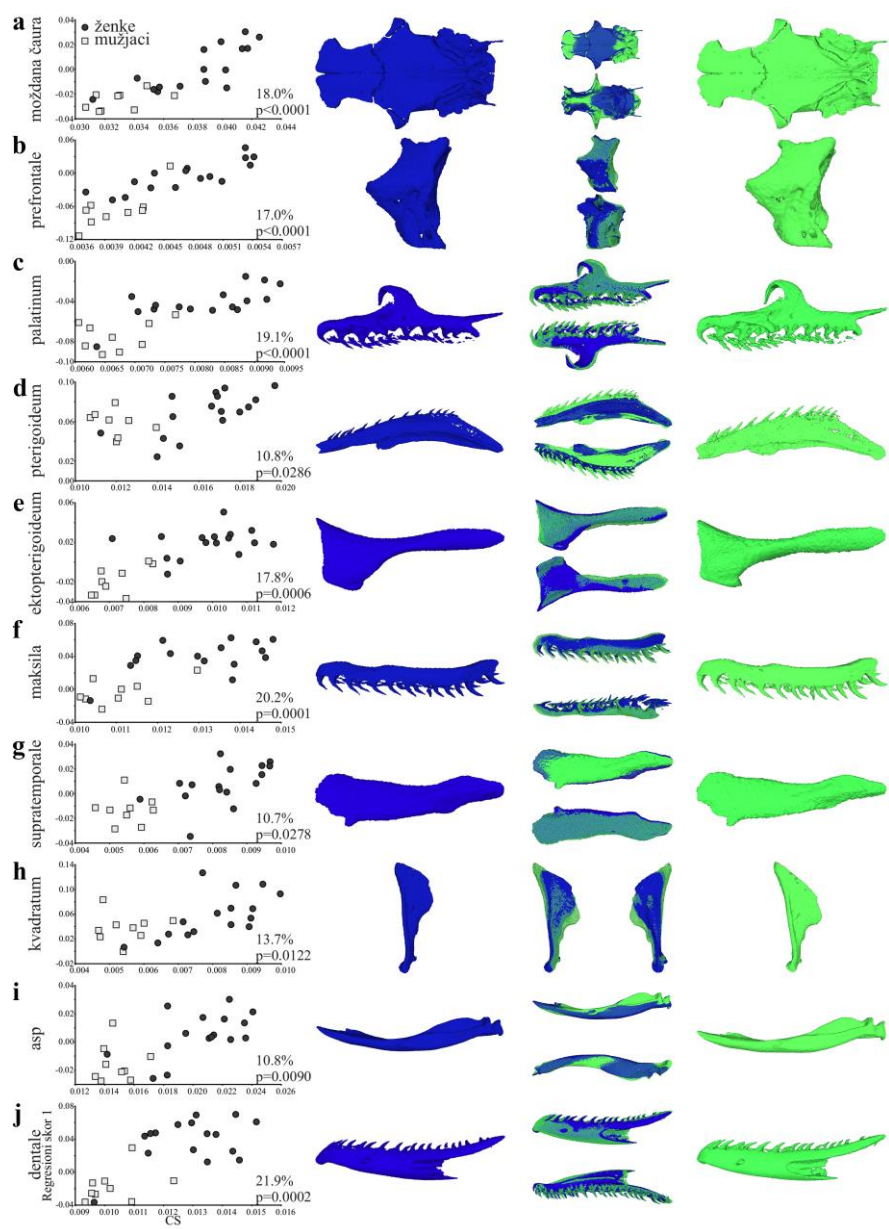
Statistički značajan uticaj alometrije utvrđen je za sve skeletne strukture (Slike 6 i 7), osim za premaksilu i nazale kod obe vrste i kvadratum kod belouške. Rezultati multivarijantne regresije pokazuju da je veliki procenat varijabilnosti oblika uzrokovan alometrijskim promenama oblika (od 6,1 do 34,8% – Slike 6 i 7).

Moždana čaura: kod belouške sa povećanjem veličine dolazi do relativnog sužavanja anteriornog i medijalnog dela moždane čaure, izduživanja i povećanja visine posteriornog dela moždane čaure, kao i blagog sužavanja postfrontalnih kostiju (Slika 6a). Kod ribarice, veće jedinke imaju dorzoventralno spljoštenu moždanu čauru sa relativno širim prednjim delom u odnosu na zadnji i izduženije frontale (Slika 7a).

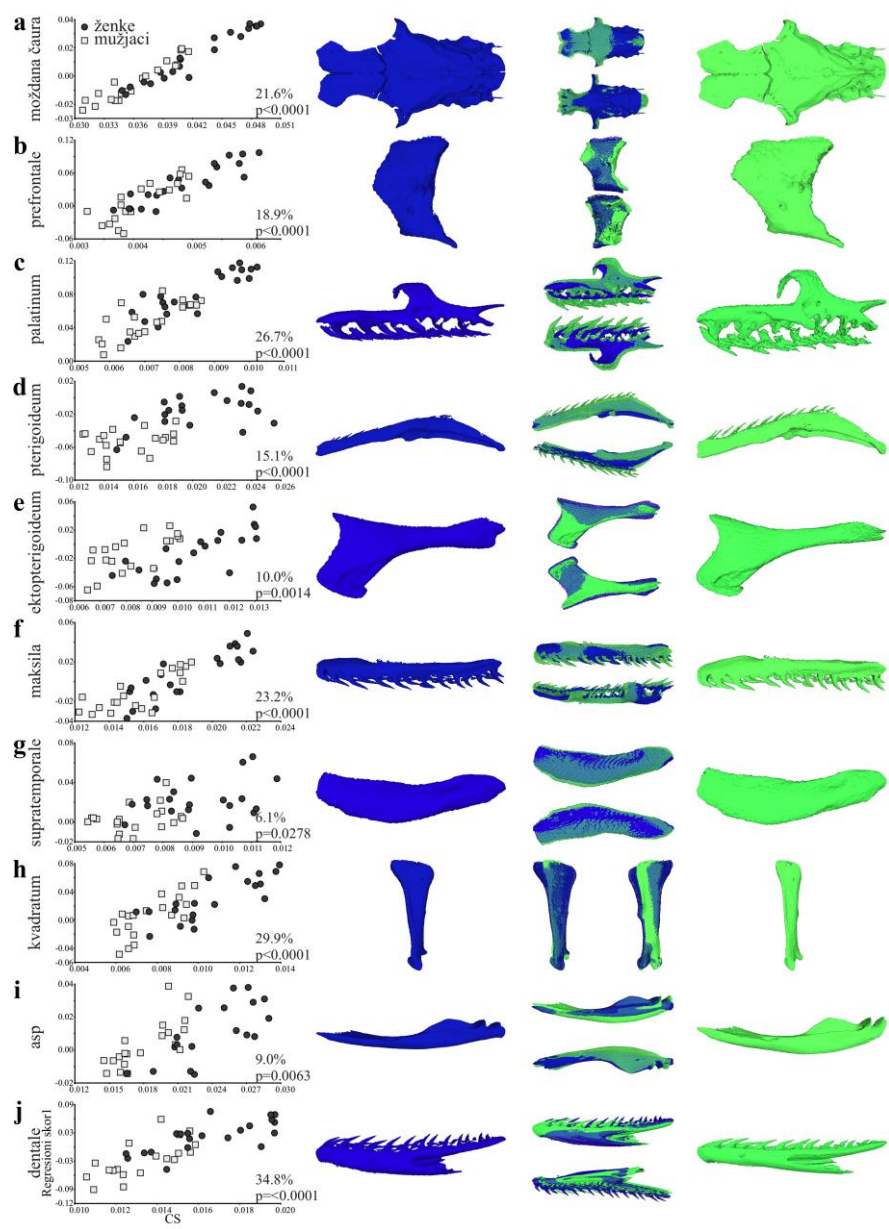
Prefrontale: kod većih jedinki obe vrste dolazi do izduživanja, bočnog spljoštavanja i smanjenja visine prefrontale, pri čemu su te alometrijske promene izraženije kod ribarice (Slika 6b i Slika 7b).

Palatinum: kod belouške sa povećanjem veličine dolazi do izduživanja prednjeg dela palatinuma, povećanja visine cele strukture, izduživanja lateralnog nastavka i povećanja svoda medijalnog nastavka (Slika 6c). Kod ribarice dolazi do izduživanja anteriornog i skraćivanja posterodorzalnog dela, izraženog povećanja visine cele strukture, izduživanja lateralnog (maksilarnog) nastavka i povećanja svoda medijalnog nastavka (Slika 7c).

Pterigoideum: kod belouške veće jedinke imaju izrazito dorzoventralno spljoštene i šire pterigoideume (posebno prednji deo koji nosi zube), sa izduženijim posteriornim i kraćim anteriornim delom (Slika 6d). Kod ribarice veće jedinke imaju šire i više pterigoideume (Slika 7d).



Slika 6. Multivarijantna regresija varijabli oblika na veličinu centroida (CS) kod belouške. Plavi model predstavlja oblik skeletnog elementa jedinke sa minimalnom vrednošću CS, zeleni model predstavlja oblik skeletnog elementa jedinke sa maksimalnom vrednošću CS. Modeli sa kombinovanim bojama predstavljaju promene oblika povezane sa promenama veličine. Kombinovani modeli su predstavljeni sa dve slike (gornja i donja). Slike kombinovanih modela pokazuju dorzalnu i ventralnu stranu moždane čaure, levog pterigoideuma i ektopterigoideuma, kao i bočnu i medijalnu projekciju prefrontale, palatinuma, maksile, supratemporale, kvadratuma, asp (artikularni deo donje vilice) i dentalne kosti sa leve strane glave.



Slika 7. Multivarijantna regresija varijabli oblika na veličinu centroida (CS) kod ribarice. Plavi model predstavlja oblik skeletnog elementa jedinke sa minimalnom vrednošću CS, zeleni model predstavlja oblik skeletnog elementa jedinke sa maksimalnom vrednošću CS. Modeli sa kombinovanim bojama predstavljaju promene oblika povezane sa promenama veličine. Kombinovani modeli su predstavljeni sa dve slike (gornja i donja). Slike kombinovanih modela pokazuju dorzalnu i ventralnu stranu moždane čaure, levog pterigoideuma i ektopterigoideuma, kao i bočnu i medijalnu projekciju prefrontale, palatinuma, maksile, supratemporale, kvadratuma, asp (artikularni deo donje vilice) i dentalne kosti sa leve strane glave.

Ektoptergoideum: kod većih jedinki belouške dolazi do povećanja obima cele strukture, povećanja širine središnjeg i zadnjeg dela, kao i do povećanja zakrivljenosti dela koji naleže na maksilu (Slika 6e). Kod većih jedinki ribarice dolazi do smanjenja obima cele strukture, smanjenja dužine i širine, kao i do povećanja zakrivljenja dela koji naleže na maksilu (Slika 7e).

Maksila: kod belouške veće jedinice imaju robusnije maksile sa relativno širim i izduženijim prednjim delom, dok su palatalni i ektoptergoidni nastavci bliži jedan drugom (Slika 6f). Kod ribarice, maksile su izduženije i šire u nivou nastavaka, a palatalni i ektoptergoidni nastavci su širi i bliže postavljeni jedan drugom kod većih jedinki (Slika 7f).

Supratemporale: kod većih jedinki belouške dolazi do povećanja visine anteriornog dela, smanjenja visine srednjeg i posteriornog dela i bočnog širenja cele strukture (Slika 6g). Kod većih jedinki ribarice dolazi do povećanja visine cele strukture osim posteroventralnog dela koji je kraći kod većih jedinki i bočnog širenja cele strukture (Slika 7g).

Kvadratum: kod belouške alometrijske promene oblika se kod većih jedinki ispoljavaju u vidu izduživanja (posebno dorzalnog dela) i izraženog širenja artikulacione površine sa moždanom čaurom (Slika 6h). Kod ribarice veće u odnosu na manje jedinice imaju proporcionalno uža kvadrata, posebno artikulacione površine sa supratemporale (Slika 7h).

Artikularni deo donje vilice (asp - artikulare, supraangulare i preartikulare): kod belouške veće u odnosu na manje jedinice imaju kraći anteriorni, izduženiji posteriori deo, relativno veće mandibularne fose, surangularne kreste i artikulacione površine sa kvadratomom (Slika 6i). Kod ribarice srasli, artikularni deo donje vilice je kod većih u odnosu na manje jedinice konkavniji (u anteroposteriornom smeru), širi, kraći, sa većim i posteriorno pozicioniranim artikulacionim površinama sa kvadratomom (Slika 7i).

Dentale: kod većih jedinki belouške dolazi do skraćivanja anteriornog i izduživanja posteriornog dela, povećanja zakrivljenja anteriornog dela i povećanja obima (posebno anteriornog i srednjeg dela) (Slika 6j). Kod većih jedinki ribarice dolazi do skraćivanja anteriornog i posterodorzalnog dela, izduživanja posteroventralnog dela, smanjenja obima cele strukture i smanjenja zakrivljenja u anteroposteriornom smeru (Slika 7j).

4.3. Obrasci funkcijske i razvojne integracije između elemenata glavenog skeleta

Prokrustova ANOVA je pokazala statistički značajnu direkcionu (DA) i fluktuirajuću asimetriju (FA) kod svih analiziranih skeletnih elementa (Tabela 5). Poredeći vrednosti MS greške merenja i MS interakcije jedinka x stana, utvrđeno je da su vrednosti greške merenja nekoliko puta manje od vrednosti FA (Tabela 5).

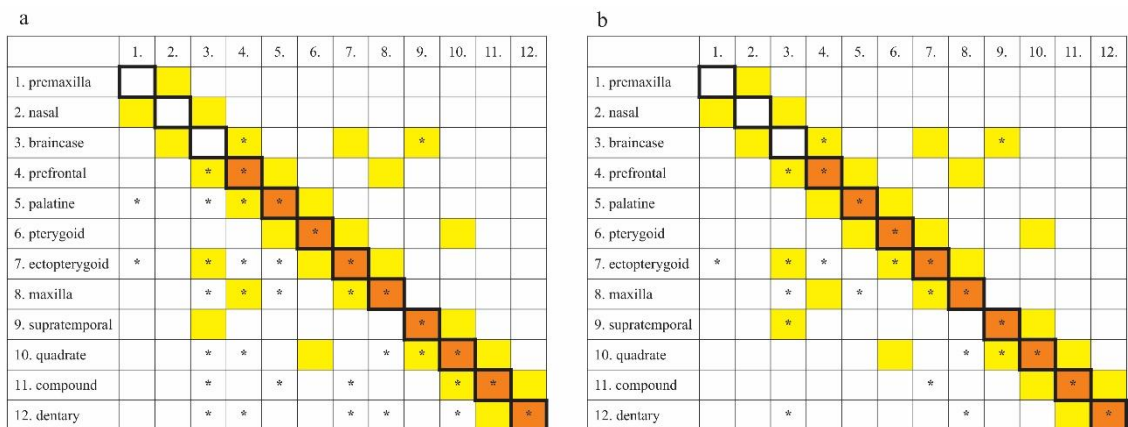
Tabela 5. Prokrustova ANOVA oblika elemenata glavenog skeleta za efekte jedinke (Ind – međuindividualna varijabilnost), strane (DA – direkciona asimetrija), interakcije jedinke i strane (FA – fluktuirajuća asimetrija) i greške merenja. MS – srednja vrednost sume kvadrata, df – stepeni slobode, F – vrednost F testa, p – nivo statističke značajnosti. asp – artikularni deo donje vilice. Statistički značajne vrednosti su obeležene podebljanim fontom.

	jedinka (Ind)				strana (DA)				jedinka x strana (FA)				greška merenja	
	MS	df	F	p	MS	df	F	p	MS	df	F	p	MS	df
premaksila	0.003315	585	31.98	0.0001	0.000353	8	3.41	0.0008	0.000104	520	2.97	0.0001	0.000035	969
nazale	0.002742	520	21.39	0.0001	0.000324	9	2.53	0.0075	0.000128	585	3.35	0.0001	0.000038	952
moždana čaura	0.000083	4355	15.94	0.0001	0.000019	61	3.63	0.0001	0.000005	3965	4.75	0.0001	0.000001	8448
prefrontale	0.001898	1280	8.10	0.0001	0.002233	20	9.54	0.0001	0.000234	1280	3.48	0.0001	0.000067	2600
palatinum	0.004421	910	47.58	0.0001	0.000366	14	3.94	0.0001	0.000093	910	6.8	0.0001	0.000014	1848
pterygoideum	0.001431	1088	18.54	0.0001	0.000471	17	6.10	0.0001	0.000077	1088	5.39	0.0001	0.000014	2210
ektapterigoideum	0.001450	910	12.63	0.0001	0.000635	14	5.53	0.0001	0.000115	910	4.26	0.0001	0.000027	1848
maksila	0.000418	2275	10.62	0.0001	0.000473	35	12.03	0.0001	0.000039	2275	2.56	0.0001	0.000015	4620
supratemporale	0.001393	520	10.88	0.0001	0.003234	8	25.28	0.0001	0.000128	520	3.07	0.0001	0.000042	1056
kvadratum	0.001991	704	20.71	0.0001	0.000340	11	3.54	0.0001	0.000096	704	7.39	0.0001	0.000013	1430
asp	0.000338	1612	9.94	0.0001	0.000112	26	3.31	0.0001	0.000034	1612	2.49	0.0001	0.000014	3276
dentale	0.001128	910	6.22	0.0001	0.002197	14	12.12	0.0001	0.000181	910	6.38	0.0001	0.000028	1848

Najveće vrednosti RV koeficijenata su zabeležene između kopija parnih struktura na levoj i desnoj strani glavenog skeleta: prefrontale, palatinum, pterigoideum, ektopterigoideum, maksila, supratemporale, kvadratum, artikularni deo donje vilice i dentale (Prilog Tabele 4. i 5.).

Simetrična komponenta varijabilnosti – statistički značajno kovariranje jedino nije uočeno između nazale, pterigoideuma i ostalih skeletnih elemenata. Nešto niži stepen kovariranja u obliku uočen je između premaksile, supratemporale i ostalih elemenata, dok je kovariranje u obliku između ostalih skeletnih elemenata veoma izraženo i statistički značajno (Slika 8 i Prilog Tabela 4). Promene oblika skeletnih elemenata (za simetričnu komponentu varijabilnosti) prikazane su od negativnog ka pozitivnom kraju PLS1 ose i date na Slici 9.

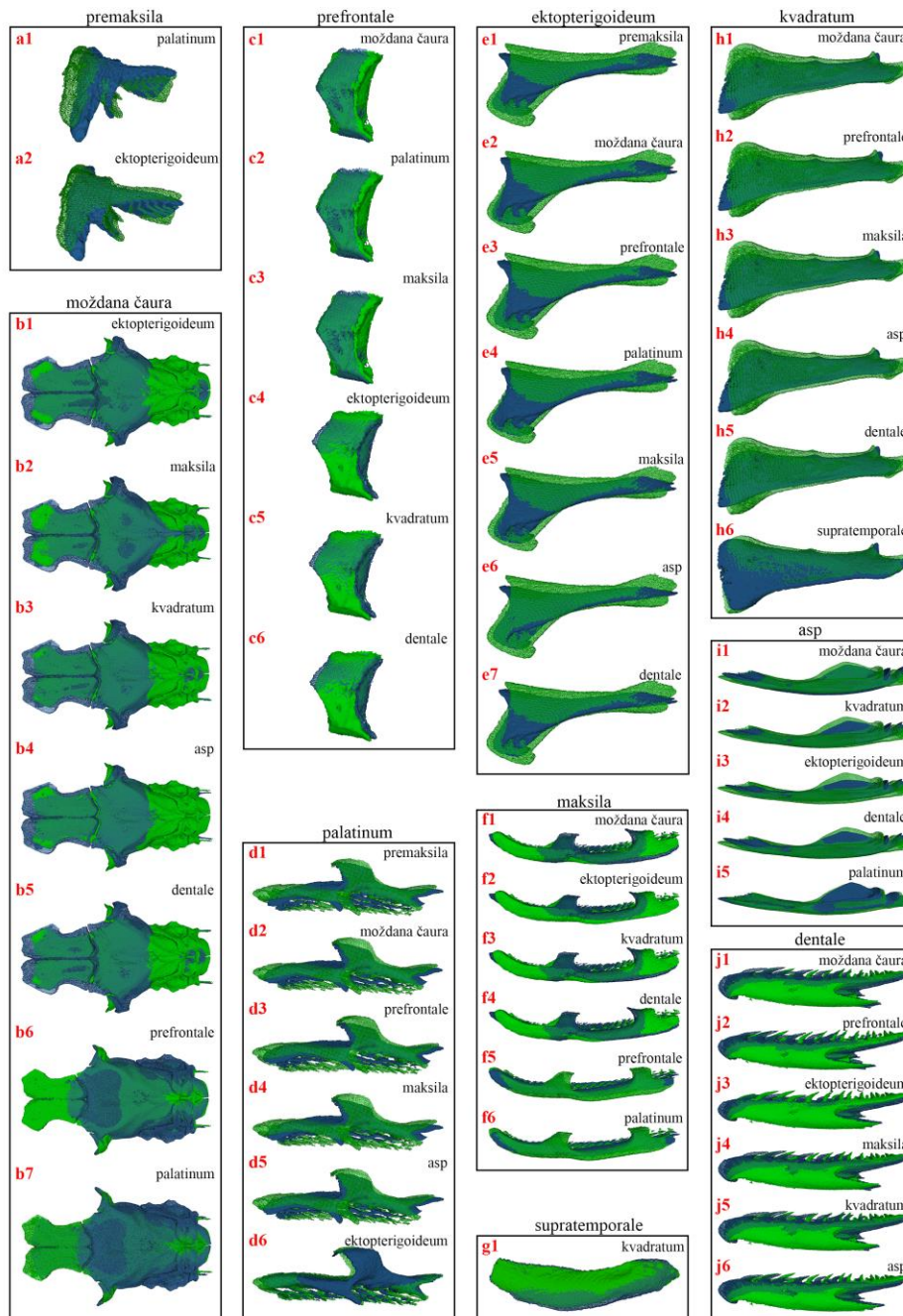
Asimetrična komponenta varijabilnosti – statistički značajni RV koeficijenti su ustanovljeni samo između moždane čaure i prefrontale kao i između moždane čaure i supratemporale (Slika 8 i Prilog Tabela 4).



Slika 8. Šematski prikaz kovariranja (na osnovu RV koeficijenata) između elemenata glavenog skeleta dve vrste iz roda *Natrix*, *N. natrix* i *N. tessellata*. Simetrična komponenta – levo ispod dijagonale, asimetrična komponenta – desno iznad dijagonale. Kovariranje između leve i desne kopije parnih skeletnih struktura je predstavljeno na dijagonali (označeno narandžastom bojom). Skeletni elementi trofičkog aparata koji su prostorno povezani su označeni žutom bojom. a) Podaci sa uključenom alometrijskom komponentom varijabilnosti, b) Podaci korigovani za alometriju. Statistički značajni RV koeficijenti (nakon Bonferoni korekcije za višestruka poređenja) su označeni zvezdicom.

Premaksila kad kovarira sa palatinumom (Slika 9d1) i ektopterigoideumom (Slika 9e1) pokazuje slične promene oblika: skraćivanje i širenje anteriornog dela i skraćivanje nastavaka. Skraćivanje i povećanje visine posteriornog dela premaksile su karakteristični za kovariranje sa palatinumom, dok su izduživanje i smanjenje visine posteriornog dela premaksile karakteristični za kovariranje sa ektopterigoideumom (Slika 9a1-a2). Promene oblika moždane čaure u kovarijaciji sa maksilom (Slika 9f1), ektopterigoideumom (Slika 9e2), kvadratumom (Slika 9h1), artikularnim delom donje vilice (Slika 9i1) i dentale (Slika 9j1) pokazuju sličan obrazac (Slika 9b1-b5), a ispoljavaju se kao širenje prednjeg i srednjeg dela i sužavanje posteriornog dela moždane čaure. Drugačiji obrazac variranja je uočen kada promene oblika moždane čaure zavise od promene oblika prefrontale (Slika 9c1) i palatinuma (Slika 9d2). Ove promene oblika se ispoljavaju kao skraćivanje i sužavanje anteriornog dela, širenje medijalnog i posteriornog dela i skraćivanje posteriornog dela moždane čaure, izduživanje i sužavanje postfrontale (Slika 9b6-b7). Promene oblika prefrontale zavisne od promena oblika moždane čaure (Slika 9b6), palatinuma (Slika 9d3) i maksile (Slika 9f5) se odnose na skraćivanje, širenje i povećanje visine cele strukture (Slika 9c1-c3), dok se promene oblika moždane čaure koje kovariraju sa oblikom ektopterigoideuma (Slika 9e3), kvadratura (Slika 9h2) i dentale (Slika 9j2) ispoljavaju u vidu izduživanja i smanjenja visine prefrontale (Slika 9c4-c6). Promene oblika palatinuma u odnosu na promene oblika premaksile (Slika 9a1), moždane čaure (Slika 9b7) i prefrontale (Slika 9c2), maksile (Slika 9f6) i artikularnog dela donje vilice (Slika 9i5) pokazuju isti obrazac variranja: sužavanje i dorzoventralno spljoštavanje, skraćivanje prednjeg i izduživanje zadnjeg dela palatinuma (Slika 9d1-d5). U kovarijaciji sa ektopterigoideumom (Slika 9e4) dolazi do širenja, povećanja zakrivljenosti u anteroposteriornom pravcu i skraćivanja prednjeg dela palatinuma (Slika 9d6). Promene oblika ektopterigoideuma koje kovariraju sa premaksilom (Slika 9a2), moždanom čaurom (Slika 9b1), prefrontale (Slika 9c4), palatinumom (Slika 9d6), maksilom (Slika 9f2), artikularnim delom donje vilice (Slika 9i3) i dentale (Slika 9j3) se ispoljavaju u vidu izduživanja cele strukture i povećanja zakrivljenosti prednjeg dela ektopterigoideuma (Slika 9e1-e7). Promene oblika maksile u kovarijaciji sa moždanom čaurom (Slika 9b2), ektopterigoideumom (Slika 9e5), kvadratumom (Slika 9h3) i dentale (Slika 9j4) se ispoljavaju u vidu izduživanja cele strukture, širenja palatalnog i

ektopterigoidnog nastavka i povećanja zakrivljenosti u anteroposteriornom pravcu maksile (Slika 9f1-f4). Drugačiji obrazac promene oblika maksile je uočen kad maksila kovarira sa prefrontale (Slika 9c3) i palatinumom (Slika 9d4), pri čemu dolazi do skraćivanja i sužavanja cele strukture, sužavanja i povećanja razdaljine između palatalnog i ektopterigoidnog nastavka (Slika 9f5-f6). Promene oblika supratemporale koje su povezane sa promenom oblika kvadratuma (Slika 9h6) ispoljavaju se povećanjem zapremine cele strukture i skraćivanjem posteriornog dela supratemporale (Slika 9g1). Varijabilnost oblika kvadratuma kad kovarira sa moždanom čaurom (Slika 9 b3), prefrontale (Slika 9c5), maksilom (Slika 9f3), artikularnim delom donje vilice (Slika 9i2) i dentale (Slika 9j5) pokazuje isti obrazac i ispoljava se kao sužavanje i izduživanje cele strukture a posebno njegovog anteriornog dela (Slika 9h1-h5). Kad kovarira sa supratemporale (Slika 9g1), dolazi do skraćivanja anteriornodorzalnog i ventrolateralnog dela, izduživanja posterodorzalnog i ventromedijalnog dela kvadratuma (Slika 9h6). Promene oblika artikularnog dela donje vilice koje kovariraju sa promenama oblika moždane čaure (Slika 9b4) i kvadratuma (Slika 9h4) se ispoljavaju u vidu skraćivanja, bočnog spljoštavanja i povećanja visine artikularnog dela donje vilice, kao i pomeranja zglobne površine sa kvadratumom posteriornije (Slika 9i1-i2). U kovarijaciji sa ektopterigoideumom (Slika 9e6) i dentale (Slika 9j6) dolazi do smanjenja visine artikularnog dela donje vilice (Slika 9i3-i4). Drugačiji obrazac promena oblika je uočena u kovarijaciji sa palatinumom (Slika 9d5) i ispoljava se kao izduživanje i širenje artikularnog dela donje vilice, povećanje visine surangularne kreste i pomeranje artikulacione površine sa kvadratumom anteriornije (Slika 9i5). Dentale u kovarijaciji sa moždanom čaurom (Slika 9b5), prefrontale (Slika 9c6), ektopterigoideumom (Slika 9e7), maksilom (Slika 9f4), kvadratumom (Slika 9h5) i artikularnim delom donje vilice (Slika 9i4) duž PLS1 ose pokazuje širenje anteriornog, sužavanje medijalnog, skraćivanje posterodorzalnog i izduživanje posteroventralnog dela, kao i smanjenje zakrivljenosti u antero-posteriornom pravcu (Slika 9j1-j6).



Slika 9. Prikaz promena oblika elemenata glavenog skeleta duž PLS1 ose. Zelenom bojom su predstavljeni oblici struktura sa negativnog kraja, dok su plavom bojom predstavljeni oblici sa pozitivnog kraja PLS1 ose. Prikazani su: dorzalna strana moždane čaure, leve kopije maksile i ektopterigoideuma, bočna strana premaksile, leve kopije prefrontale, palatinuma, kvadratuma, asp (artikularni deo donje vilice), dentale i supratemporale. 2B-PLS analize su urađene na podacima sa uključenom alometrijskom komponentom varijabilnosti oblika. Skeletni elementi nisu prikazani u prirodnim proporcijama.

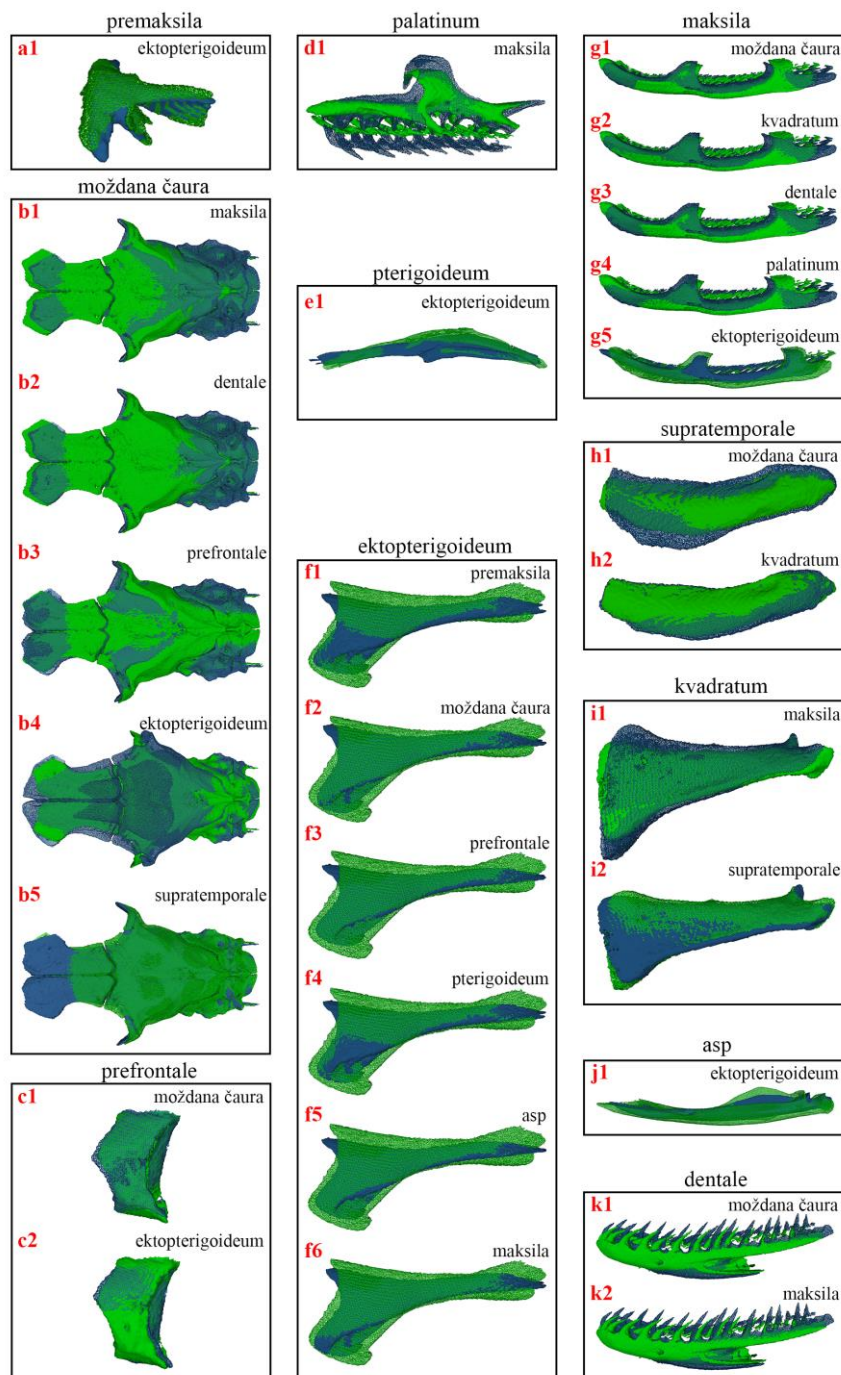
4.4. Uticaj alometrije na morfološku integraciju

Kao što je već navedeno, za potrebe analiza morfološke integracije i modularnosti uzorak je objedinjen (pulirane su jedinice različitih vrsta i polova). Statistički značajan efekat alometrije na simetričnu komponentu varijabilnosti oblika utvrđen je za sve analizirane skeletne strukture, osim za premaksilu. Za asimetričnu komponentu, statistički značajan uticaj alometrije zabeležen je samo za premaksilu i ektoptergoideum (Tabela 6). Nakon korekcije za alometriju uočava se znatno manji broj značajnih kovarijacija između skeletnih elemenata, osim za moždanu čauru, ektoptergoideum i maksilu (Slika 8 i Prilog Tabela 5). Broj značajnih kovarijacija između palatinuma, kvadratura, dentale, artikularnog dela donje vilice i ostalih skeletnih elemenata je tri puta manji na podacima koji su korigovani za alometriju.

Tabela 6. Multivarijantna regresija varijabli oblika (simetrična i asimetrična komponenta) na veličinu centroida elemenata glavenog skeleta. % – procenat varijabilnosti oblika zavisen od varijabilnosti veličine, p – nivo statističke značajnosti (značajne vrednosti su obeležene podebljanim fontom). asp – artikularni deo donje vilice.

	Simetrična		Asimetrična	
	%	p	%	p
premaksila	2.7	0.089	3.7	0.0179
nazale	4.5	0.0155	1.5	0.4432
moždana čaura	17.4	0.0001	1.4	0.5738
prefrontale	15.5	0.0001	0.7	0.9484
palatinum	22.2	0.0001	1.6	0.4390
ptergoideum	13.1	0.0001	2.6	0.0940
ektoptergoideum	9.2	0.0001	3.9	0.0384
maksila	16.9	0.0001	1.8	0.2589
supratemporale	6.4	0.0012	2.8	0.0985
kvadratum	17.3	0.0001	1.9	0.2647
asp	6.3	0.0015	2.0	0.2328
dentale	26.6	0.0001	1.3	0.4964

Promene oblika nakon korekcije za alometriju predstavljene su na Slici 10. Promene oblika ektoptergoideuma u kovarijaciji sa ostalim elementima su slične prethodno opisanim promenama na nekorigovanim podacima, dok su obrasci promena oblika maksile i dentale u kovarijaciji sa ostalim elementima suštinski različiti od prethodno opisanih za nekorigovane podatke. Promene oblika maksile, koje su zavisne od promena oblika moždane čaure (Slika 10b1), palatinuma (Slika 10d1), kvadratuma (Slika 10i1) i dentale (Slika 10k2) se ispoljavaju u vidu skraćivanja i širenja anteriornog, izduživanja posteriornog dela i palatalnog nastavka, skraćivanja i širenja ektoptergoidnog nastavka i pozicioniranja oba nastavka anteriornije (Slika 10g1-g4). Korelisane promene oblika moždane čaure se ispoljavaju kao sužavanje i skraćivanje anteriornog dela, širenje srednjeg, širenje i izduživanje posteriornog dela (Slika 10b1). Korelisane promene oblika palatinuma se odnose na spljoštavanje i povećanje visine (Slika 10d1). Promene oblika kvadratuma koje su korelisane sa promenom oblika maksile se ispoljavaju u vidu širenja dorzalnog dela, skraćivanja ventrolateralnog i izduživanja ventromedijalnog dela kvadratuma (Slika 10i1). Povezane promene oblika uključuju povećanje visine i spljoštavanje anteriornog, izduživanje posterodorzalnog i skraćivanje posteroventralnog dela dentale (Slika 10k2). Sa promenom oblika ektoptergoideuma dolazi do izduživanja i sužavanja anteriornog, skraćivanja i sužavanja posteriornog dela maksile, kao i do skraćivanja i sužavanja oba nastavka (Slika 10g5). U kovarijaciji dentale i moždana čaure, obe strukture pokazuju sličan obrazac promena oblika koje su prethodno opisane za te strukture u kovarijacijama sa maksilom (Slika 10b1-b2, k1-k2).



Slika 10. Prikaz promena oblika elemenata glavenog skeleta duž PLS1 ose. Zelenom bojom su predstavljeni oblici struktura sa maksimalnim negativnim, a plavom sa maksimalnim pozitivnim skorovima duž PLS1 ose. Prikazani su: dorzalna strana moždane čaure, leve kopije maksile i ektopteroideuma, bočna strana premaksile, leve kopije prefrontale, palatinuma, kvadratuma, asp (artikularni deo donje vilice), dentale i supratemporale. 2B-PLS analize su urađene na podacima koji su korigovani za alometriju. Skeletni elementi nisu prikazani u realnim međusobnim proporcijama.

4.5. Promene veličine i oblika pileusa tokom ontogenije – inter i intraspecijska varijabilnost

Srednja vrednost i standardna devijacija veličine centroida (CS) pileusa novorođenih belouški je 14.7 ± 0.7 za ženke i 14.7 ± 0.8 za mužjake, dok kod novorođenih ribarica iznosi 15.6 ± 0.6 za ženke i 15.2 ± 0.6 za mužjake. Kod adultnih belouški srednja vrednost i standardna devijacija veličine centroida (CS) pileusa iznosi 34.9 ± 3.9 za ženke i 28.1 ± 1.9 za mužjake, dok je kod ribarice 33.2 ± 4.2 za ženke i 28.5 ± 2.5 za mužjake. Rezultati analize varijanse su pokazali da se vrste značajno razlikuju u veličini pileusa kod novorođenih, ali ne i kod adultnih jedinki (Tabela 7). Polni dimorfizam u veličini pileusa je zabeležen jedino kod adultnih jedinki, pri čemu je utvrđena i marginalna značajnost interakcije između vrsta i polova (Tabela 7). Belouška i ribarica se značajno razlikuju u obliku pileusa i kod novorođenih i kod adultnih jedinki. Polni dimorfizam u obliku pileusa je zabeležen jedino kod adultnih jedinki, kod kojih je i interakcija između vrsta i polova statistički značajna (Tabela 7). Promene oblika pileusa između novorođenih belouški i ribarica su predstavljene na Slici 11. Belouške imaju proporcionalno kraći i širi pileus u odnosu na ribarice (posebno internazalne i prefrontalne pločice).

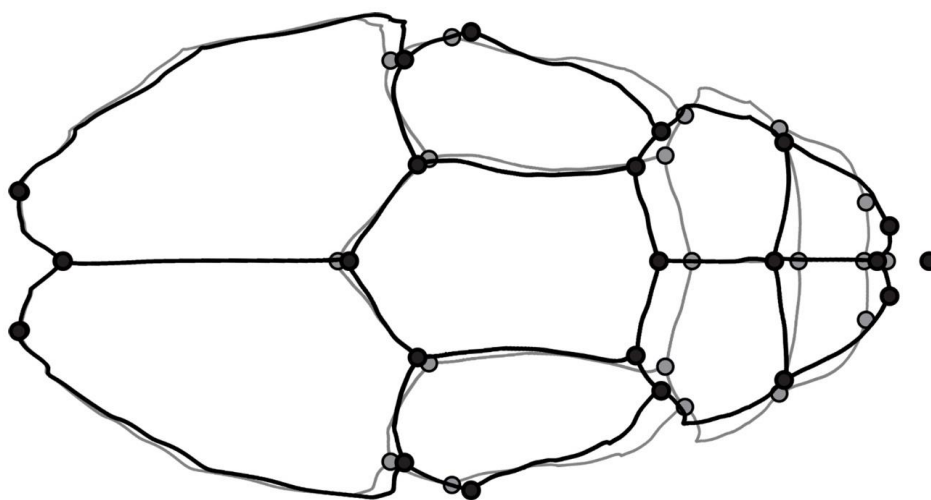
Tabela 7. Rezultati analize varijanse (veličina: dvofaktorska ANOVA na log CS; oblik: dvofaktorska MANOVA na PC skorovima) za pileuse a) novorođenih i b) adultnih jedinki. df – broj stepeni slobode, SS – suma kvadrata; F – vrednost F testa, λ_{Wilks} – vrednost Wilks' lambda testa, p – nivo statističke značajnosti. Statistički značajne vrednosti su obeležene podebljanim fontom.

a)

	Veličina				Oblik			
	SS	df	F	p	λ_{Wilks}	df1/df2	F	p
Vrsta	0.0028	1	6.97	0.015	0.0175	10/12	67.33	0.001
Pol	0.0002	1	0.6	0.447	0.4232	10/12	1.64	0.208
Vrsta x Pol	0.0002	1	0.46	0.503	0.6709	10/12	0.59	0.796

b)

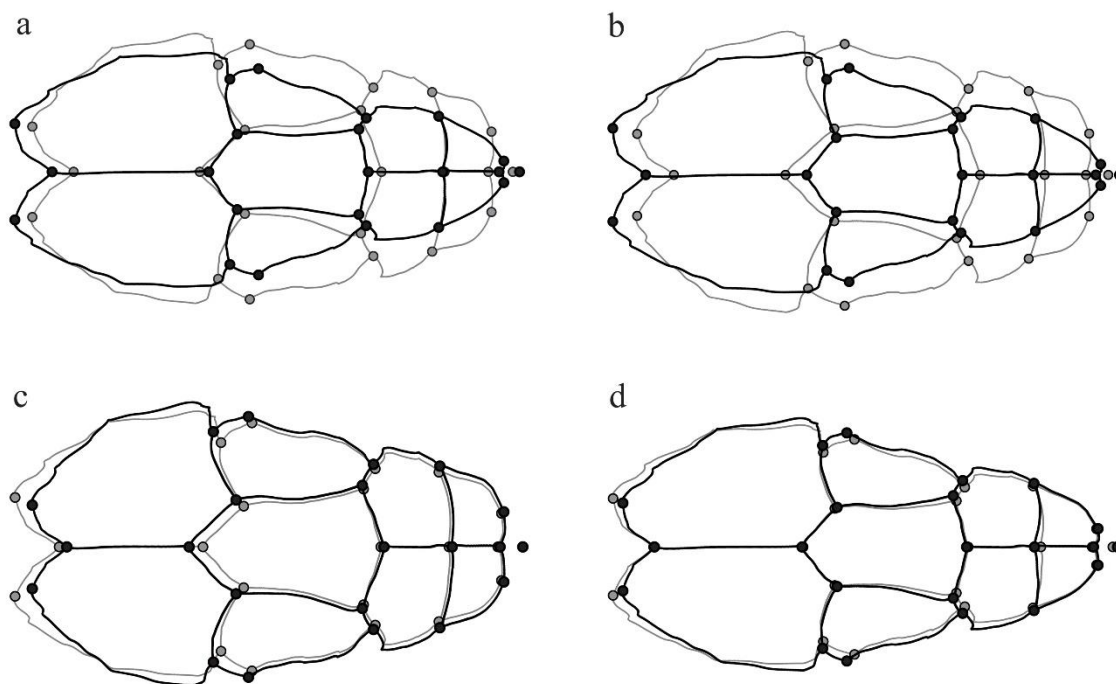
	Veličina				Oblik			
	SS	df	F	p	λ_{Wilks}	df1/df2	F	p
Vrsta	0.0028	1	1.6	0.205	0.0537	10/143	251.91	0.001
Pol	0.2147	1	122.6	0.001	0.6223	10/143	8.68	0.001
Vrsta x Pol	0.0072	1	4.1	0.045	0.7229	10/143	5.48	0.001



Slika 11. Razlike u obliku pileusa između vrsta za novorođene jedinke. Sive linije predstavljaju oblik pileusa belouške, dok crne linije predstavljaju oblik pileusa ribarice.

Na adultnom stupnju, ženke i mužjaci belouške imaju proporcionalno kraći i širi pileus od ribarice (Slika 12a,b). Skraćivanje i širenje pileusa kod belouške najvećim delom nastaje zbog skraćivanja i širenja internazalnih, prefrontalnih i parijetalnih pločica i širenja supraokularnih pločica. Takođe, frontalne pločice su relativno veće kod belouške u odnosu na ribarice.

Kod obe vrste, mužjaci imaju neznatno kraći i širi pileus nego ženke (Slika 12c, d). Takođe, parijetalne pločice su kraće kod mužjaka. Mužjaci belouške imaju izduženiju frontalnu pločicu od ženki.



Slika 12. Razlike u obliku pileusa između a) ženki belouške (sive linije) i ribarice (crne linije), b) mužjaka belouške (sive linije) i ribarice (crne linije), c) ženki (sive linije) i mužjaka (crne linije) belouške i d) ženki (sive linije) i mužjaka (crne linije) ribarice. Sve promene oblika su uvećane dva puta zbog bolje preglednosti.

MANCOVA za objedinjene vrste sa vrstom i polom kao faktorima i log CS kao kovarijablom je pokazala značajnu interakciju između vrsta, pola i log CS (Tabela 8a). MANCOVA za pojedinačne vrste sa polom kao faktorom i log CS kao kovarijablom je pokazala značajnu interakciju između pola i log CS kod obe vrste (Tabela 8b). Ovi rezultati, dobijeni na nivou oblika pileusa, ukazuju na to da su ontogenetske putanje vrsta i polova različite.

Tabela 8. Rezultati multivarijantne analize kovarijanse (MANCOVA na PC skorovima) oblika pileusa za a) objedinjene i b) pojedinačno analizirane vrste. Wilk's lambda – vrednost Wilks' lambda testa, df – broj stepeni slobode, F – vrednost F testa, p – nivo statističke značajnosti. Statistički značajne vrednosti za interakcije kovarijable (log CS) i faktora su obeležene podebljanim fontom.

a)

	Wilks' lambda	df1/df2	F	p
Vrsta	0.6724	10/406	19.78	0.001
Pol	0.8963	10/406	4.70	0.001
Log CS	0.2005	10/406	161.88	0.001
Log CS x Vrsta	0.7111	10/406	16.49	0.001
Log CS x Pol	0.8777	10/406	5.66	0.001
Vrsta x Pol	0.9504	10/406	2.12	0.022
Log CS x Vrsta x Pol	0.9473	10/406	2.26	0.014

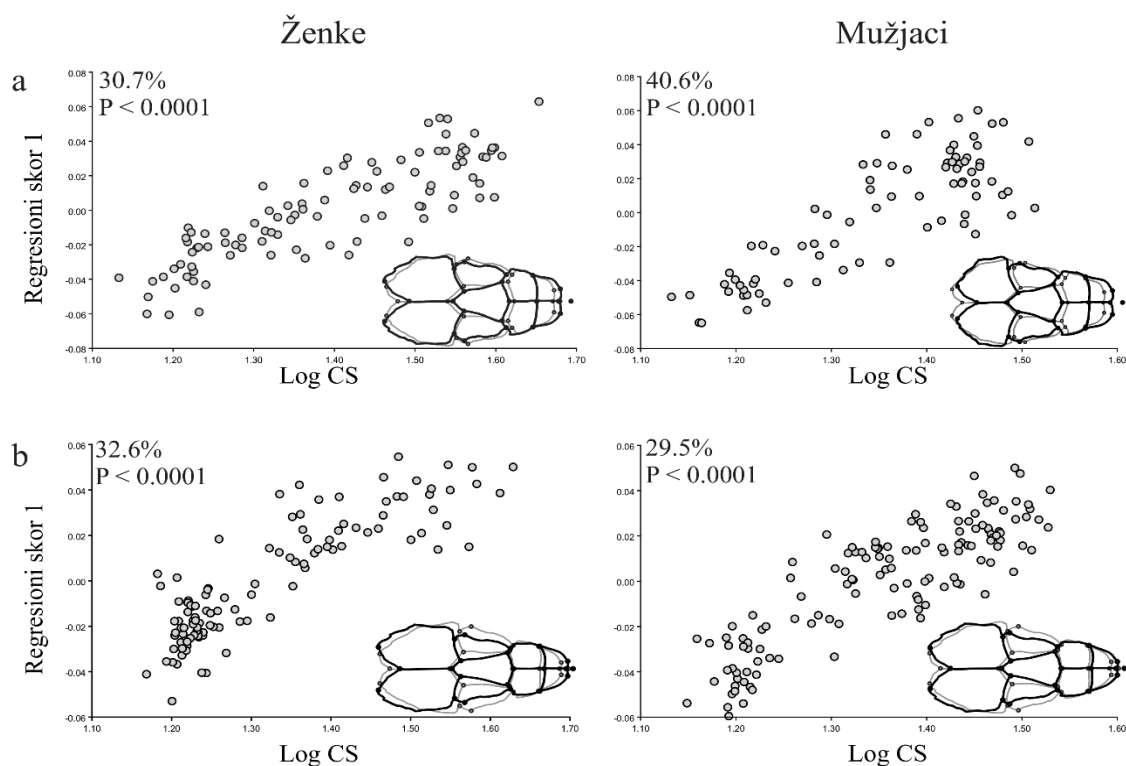
b)

	Wilks' lambda	df1/df2	F	p
	<i>Natrix natrix</i>			
Pol	0.8049	10/165	4.00	0.001
Log CS	0.1951	10/165	68.05	0.001
Log CS x Pol	0.7821	10/165	4.60	0.001
	<i>Natrix tessellata</i>			
Pol	0.9297	10/232	1.75	0.070
Log CS	0.1886	10/232	99.78	0.001
Log CS x Pol	0.9171	10/232	2.10	0.025

Kod oba pola obe vrste utvrđen je statistički značajan efekat ontogenetske alometrije na varijabilnost oblika pileusa. Kod belouške, alometrijske promene oblika tokom ontogenije čine 31% kod ženki, odnosno 41% kod mužjaka, ukupne varijabilnosti oblika pileusa. Kod oba pola, ontogenetske promene oblika se ispoljavaju kao izduživanje i širenje internazalnih i prefrontalnih pločica i sužavanje frontalnih i supraokularnih

pločica. Promene u dužini parijetalnih pločica pokazuju suprotne trendove kod ženki i mužjaka (izduživanje kod ženki i skraćivanje kod mužjaka) (Slika 13a).

Kod ribarice, alometrijske promene oblika tokom ontogenije čine 33% (kod ženki) i 30% (kod mužjaka) ukupne varijabilnosti oblika pileusa. Ontogenetske promene oblika pileusa se mogu opisati povećanjem relativne veličine njegovog anteriornog dela (posebno internazalnih pločica) i promenom oblika frontalne i supraokularnih pločica, koje postaju skoro trouglaste kod adultnih jedinki. Promene oblika frontalne i supraokularnih pločica su uglavnom povezane sa smanjenjem dužine suture između frontalne i parijetalnih pločica. Promene oblika posteriornog dela pileusa su slične promenama opisanim kod belouške i ogledaju se u smanjenju dužine suture između parijetalnih pločica kod adultnih jedinki, dok posteriorni deo postaje neznatno izduženiji (Slika 13b).



Slika 13. Promene oblika pileusa uslovljene ontogenetskom alometrijom (od juvenilnih ka adultnim jedinkama) za a) ženke i mužjake belouške i b) ženke i mužjake ribarice. Statistička značajnost multivarijantne regresije varijabli oblika na log CS i procenat varijabilnosti oblika pileusa opisan ontogenetskom alometrijom su dati za svaku grupu posebno. Konturni grafici ilustruju promene oblika pileusa tokom ontogenije (novorođeni – sive linije, adulti – crne linije).

4.6. Kovariranje moždane čaure i pileusa

Veličine centroida pileusa i moždane čaure su visoko korelisane (0.83) i statistički značajne. Poređenjem pomenutih veličina centroida sa dužinskim merama glave (dužina vilice, dužina lobanje, postparijetalna dužina i širina glave) i standardne dužine tela zmija, utvrđena je statistički značajna i visoka korelisanost (veća od 0.84) svih mera osim mere za širinu glave (Tabela 9).

Tabela 9. Pirsonovi koeficijenti korelacije između mera veličine moždane čaure, pileusa, glave i tela. Statistički značajne korelacije su date podebljanim fontom. CS pileus – veličina centroida pileusa, CS m. čaura – veličina centroida moždane čaure, SVL – standardna dužina tela, TL – ukupna dužina tela, CL – dužina lobanje, PPS – postparijetalna dužina, HW – širina glave, J – dužina vilice.

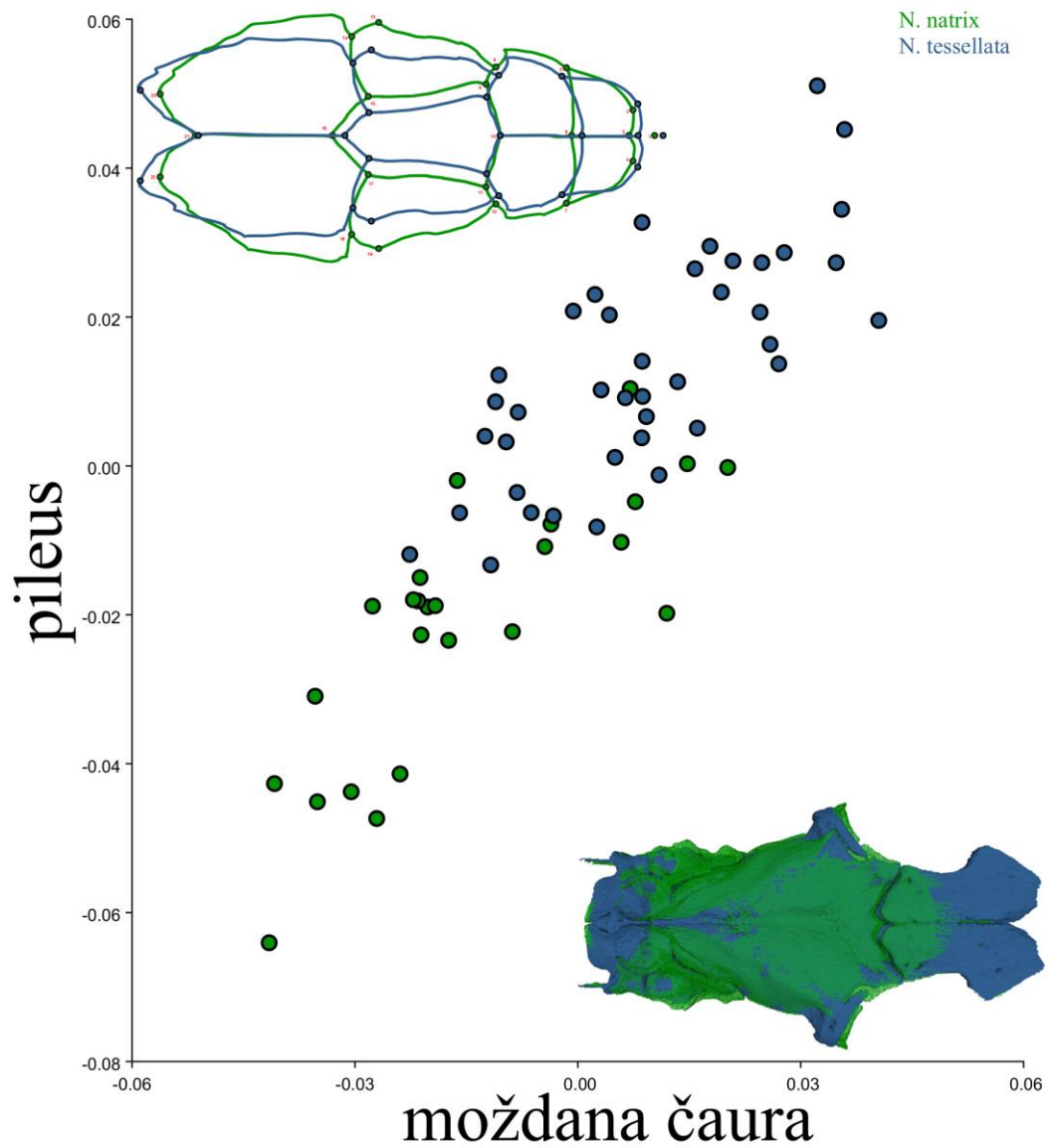
	CS pileus	CS m. čaura	SVL	TL	CL	PPS	HW	J
CS pileus								
CS m. čaura	0.83							
SVL	0.92	0.84						
TL	0.91	0.84	0.98					
CL	0.88	0.84	0.93	0.94				
PPS	0.80	0.79	0.86	0.87	0.90			
HW	0.23	0.17	0.21	0.17	0.10	-0.18		
J	0.92	0.90	0.94	0.95	0.93	0.95	0.71	

2B-PLS analize pokazuju statistički značajno kovariranje između simetrične komponente moždane čaure i simetrične komponente pileusa. Statistička značajnost se ne menja bez obzira da li se vrste objedinjuju ili analiziraju posebno, da li se uklanja alometrijska komponenta varijabilnosti ili da li se prilikom objedinjavanja vrsta najpre uklanja varijabilnost između vrsta, polova i lokaliteta (pri čemu se samo smanjuju vrednosti RV koeficijenata) (Tabela 10).

Tabela 10. 2B-PLS analiza između oblika moždane čaure (3D set varijabli) i oblika pileusa (2D set varijabli). Prikazane su vrednosti RV koeficijenata i njihova značajnost (p) za svaku vrstu pojedinačno (na varijablama oblika koje uključuju alometriju kao i na varijablama oblika korigovanim za alometriju – na rezidualima) i za objedinjene vrste (sa ili bez uklanjanja razlika između vrsta, polova i lokaliteta). Statistički značajne vrednosti RV koeficijenata su obeležene podebljanim fontom.

2B-PLS između moždane čaure (sa svim definisanim specifičnim tačkama) i pileusa	RV	p
objedinjene vrste	0.80	<0.0001
objedinjene vrste / uklonjena varijabilnost između vrsta	0.25	<0.0001
objedinjene vrste / uklonjena varijabilnost između vrsta, polova i lokaliteta	0.23	0.0003
kod <i>N. tessellata</i>	0.42	<0.0001
kod <i>N. tessellata</i> na rezidualima	0.24	0.2256
kod <i>N. natrix</i>	0.47	0.0002
kod <i>N. natrix</i> na rezidualima	0.28	0.144
2B-PLS između moždane čaure (specifične tačke sa dorzalne strane) i pileusa		
objedinjene vrste	0.78	<0.0001
objedinjene vrste / uklonjena varijabilnost između vrsta	0.23	<0.0001
objedinjene vrste / uklonjena varijabilnost između vrsta, polova i lokaliteta	0.21	0.0008

Promene oblika moždane čaure koje su povezane sa promenom oblika pileusa, duž PLS1 ose (Slika 14) ispoljavaju se kao izduživanje i blago širenje prednjeg dela frontalnih kostiju i zadnjeg dela egzookcipitalnih kostiju, skraćivanje i posteriornije pozicioniranje postfrontalnih kostiju, smanjenje obima zadnjeg dela moždane čaure (u nivou parijetale, bazisfenoideuma, prootikuma i basiokcipitale). Paralelno sa opisanim promenama na moždanoj čauri, dešavaju se promene na pileusu u vidu izduživanja rostralne, internazalnih i parijetalnih pločica, širenja prednjeg dela internazalnih pločica i izraženog sužavanja prefrontalnih, supraokularnih, frontalne i parijetalnih pločica.



Slika 14. Prikaz koreliranih promena oblika između moždane čaure i pileusa. Zelenom bojom su predstavljeni oblici struktura na negativnom, dok su plavom bojom predstavljeni oblici struktura na pozitivnom kraju PLS1 ose. Pre 2B-PLS analize je uklonjena varijabilnost između vrsta.

5. Diskusija

5.1. Interspecijska varijabilnost veličine i oblika elemenata glavenog skeleta

Za razliku od guštera kod kojih na veličinu i oblik glavenog skeleta utiču brojni selekcionarni pritisci koji deluju u istom ili suprotnom smeru, a vezani su za ishranu, osvajanje i odbranu teritorije, udvaranje i parenje (Stamps 1983; Herrel i sar. 1996; Gvozdík i Damme 2003), kod zmija na veličinu i oblik glavenog skeleta najveći uticaj imaju selekcionarni pritisci vezani za ishranu. Belouške se najčešće hrane žabama (Luiselli i Rugiero 1991; Beebe i Griffiths 2000), dok su ribaricama preferentni plen ribe (Luiselli i Rugiero 1991; Filippi i sar. 1996; Šukalo i sar. 2014). Belouške i ribarice se značajno razlikuju u veličini i obliku glavenog skeleta, pri čemu su analizirani elementi glavenog skeleta belouške širi i robusniji u poređenju sa ribaricom, kod koje su elementi gracilniji i znatno izduženiji. Literaturni podaci pokazuju da zmije koje se hrane žabama imaju izduženije skeletne elemente gornje vilice i nepca što im omogućava lakše gutanje plena (Mutoh 1981; Phillips i Shine 2006; Vincent i sar. 2007). Međutim, u ovoj tezi dobijeni su nešto drugačiji rezultati. Naime, detaljne analize oblika skeletnih elementata pokazale su da su maksile, pterigoideumi i ektopterigoideumi značajno veći kod ribarice.

Uočene razlike u veličini i obliku glavenog skeleta između vrsta mogu biti povezane sa različitom ishranom, veličinom plena, strategijama lova i sposobnostima držanja i gutanja plena (Shine 1991b; Forsman i Shine 1997; Adams i Rohlf 2000; Krause i sar. 2003; Herrel i sar. 2008; Mori i Vincent 2008). Generalno je pokazano da razlike u relativnim dimenzijama glave mogu imati efekat na sposobnost gutanja plena (Pough i Groves 1983; Forsman i Lindell 1993; King 2002). Razlog tome je što kod zmija veličina glave limitira maksimalnu veličinu plena koji mogu da progutaju (Forsman i Lindell 1993, Vincent i sar. 2004a).

Oblik glavenog skeleta kod belouški, koje se hrane žabama, može biti rezultat funkcijskih i strukturnih zahteva povezanih sa jačim zagrižajem. Povećanje mišićne snage i jačine zagrižaja dovodi do većeg opterećenja skeletnih elemenata, koji su u

direktnoj vezi sa mišićima i moraju da obezbede njihovu funkcionalnost (Herrel i sar. 2007; Mori i Vincent 2008; Borczyk 2015). Na primer, duži nastavci kostiju gornje vilice i nepca koji su uočeni kod belouške, mogu smanjiti pokretljivost, ali povećati njihovu snagu prilikom hvatanja i gutanja žaba, koje se dodatno odupiru snažnim nogama (Young 1989; Krause i Burghardt 2001). Sa druge strane, izduženiji i uži glaveni skelet ribarice sa relativno dužim vilicama i većom distancom između gornje i donje vilice prilikom hvatanja i gutanja plena, može biti prednost za ishranu ribom (Hampton 2011) i može umanjiti utrošenu energiju prilikom gutanja plena (Pough i Groves 1983; Forsman i Lindell 1993). Hidrodinamičniji oblik glave ribarice se takođe može smatrati adaptacijom za lakše kretanje kroz vodu i brže hvatanje plena pod vodom (Bullock i Tanner 1966; Hibbitts i Fitzgerald 2005; Herrel i sar. 2008).

Na osnovu dobijenih rezultata ustanovljeno je da su razlike u obliku moždane čaure i pokretnih skeletnih elemenata dosta kompleksne (Anđelković i sar. 2016a). Kod belouške, većina analiziranih elemenata (moždana čaura, nazale, prefrontale, ektopterigoideumi, pterigoideumi i maksile) su robusniji, širi i kraći u odnosu na iste elemente kod ribarice. Belouške imaju veće površine za inserciju mišića na pterigoideumu, koje mogu biti korelisane sa jačim povlačenjem pterigoideuma tokom gutanja žaba (Bolt i Ewer 1964). Šire i duže maksile, kao i duže srasle kosti donje vilice kod belouške, takođe mogu biti povezane sa hvatanjem i gutanjem preferentnog plena. Posteriozni deo maksile je izduženiji i nosi veće zube kod belouške nego kod ribarice, što verovatno služi za čvršće držanje žaba. Kod belouške, kvadratumi se odlikuju širim artikulacionim površinama sa supratemporalnim kostima i sa donjom vilicom, koje verovatno obezbeđuju veću snagu i stabilnost trofičkog aparata. Belouške imaju užu surangularnu krestu i mandibularnu fosu, a ribarice relativno duže kvadratne kosti. Vincent i sar. (2009) su ustanovili da povećanje relativne dužine kvadratuma smanjuje potrebno vreme za gutanje plena kod zmija koje se hrane ribom.

Prema Gentilli i sar. (2009), selekcija za optimizaciju procesa ishrane ne utiče na karakteristike moždane čaure zbog čega se njena veličina i oblik koriste kao taksonomski karakteri kod zmija (Kramer 1980; Gloyd i Conant 1990). Rezultati ove teze su pokazali da je moždana čaura izrazito integrisana sa pokretnim elementima trofičkog aparata što znači da su promene oblika kostiju trofičkog aparata korelisane sa promenama oblika moždane čaure.

5.2. Intraspecijska varijabilnost veličine i oblika elemenata glavenog skeleta

Kod obe analizirane vrste alometrija opisuje značajan udeo ukupne varijabilnosti oblika za većinu elemenata glavenog skeleta, osim za premaksilu i nazale. Alometrijske promene oblika se najvećim delom podudaraju sa uočenim razlikama između polova u obliku trofički povezanih struktura (pterigoideuma, kvadratuma i artikularnog dela donje vilice). Međutim, kod ribarice je za premaksilu, moždanu čauru, ektopterigoideum i maksilu ustanovljeno prisustvo polnog dimorfizma u obliku i na nivou nealometrijske komponente varijabilnosti. Polni dimorfizam je uobičajena pojava kod zmija (Mertens 1947; Fitch 1981; King 1989; Arnold 1993; Shine 1994; Krause i sar. 2003), pri čemu razlike u veličini i obliku glave između polova mogu biti posledica različite veličine tela mužjaka i ženki ili se mogu razlikovati samo dimenzije glave bez uočenih razlika u veličini tela (Luiselli i sar. 1996). Poznato je da su ženke krupniji pol od mužjaka kod obe analizirane vrste (Madsen 1983; Mebert 2011). Generalno, polni dimorfizam može biti posledica seksualne selekcije (Darwin 1871), selekcije vezane za fekunditet (Olsson i sar. 2002; Cox i sar. 2003) ili razdvajanja ekoloških niša (Slatkin 1984; Shine 1989). Kod zmija, polni dimorfizam u veličini i obliku glave nije pod dejstvom seksualne selekcije, pošto većina zmija ne koristi glavu i/ili vilice u borbama, udvaranju i ostalim socijalnim interakcijama (Camilleri i Shine 1990; Shine 1991a). Elapidae predstavljaju izuzetak ovog generalnog fenomena. Naime, kod njih, iako su ženke duže od mužjaka, mužjaci imaju veću relativnu dužinu glave koju koriste u borbi sa drugim mužjacima zbog čega se uočeni polni dimorfizam pripisuje seksualnoj selekciji (Shine i sar. 2007). Nekoliko autora je sugerisalo da polni dimorfizam u veličini tela i obliku glave zmija može biti posledica razdvajanja ekoloških niša, odnosno da mužjaci i ženke mogu zauzimati različite ekološke niše u pogledu ishrane (različito ponašanje tokom ishrane, različite preference plena) (Schoener 1977; Shine 1986, 1993; Vincent i Herrel 2007). Međutim, da bi se polni dimorfizam kod zmija objasnio mehanizmima delovanja prirodne selekcije, prema kojima se polnim dimorfizmom kao adaptivnim odgovorom mužjaka i ženki na različite ekološke niše smanjuje kompeticija za resurse između polova, potrebno je ustanoviti da li između mužjaka i ženki zmija postoje razlike u veličini i/ili tipu plena kojim se hrane. Takođe,

na razlike u veličini tela i/ili veličini i obliku elemenata trofičkog aparata između polova može uticati nivo testosterona koji kod mužjaka može inhibirati rast (Crews i sar. 1985; Lerner and Mason 2001). Kod belouške i ribarice, razlike u ishrani između polova praćene su relativno većom glavom kod ženki (Thorpe 1979; Kabisch 1999; Gregory i Isaac 2004; Mebert 2011). Stoga se može očekivati da je veća glava adaptacija za efikasnije hvatanje i gutanje velikog plena (Pough i Groves 1983), čime se može obezbediti energija potrebna za reprodukciju (Mebert 2011).

Kod belouške i ribarice, uočene alometrijske promene oblika elemenata glavenog skeleta, gde sa povećanjem dužine lobanje dolazi do izduživanja elemenata vilica i elemenata koji su podrška trofičkom aparatu, dok se elementi moždane čaure skraćuju ili ostaju skoro nepromenjeni, slične su promenama oblika koje su prethodno zabeležene kod zmija (Rossman 1980). Opisane alometrijske promene oblika glavenog skeleta zmijama mogu obezbediti ishranu većim plenom. Promene oblika analiziranih elemenata glavenog skeleta uočene između polova se u velikoj meri poklapaju sa alometrijskim promenama oblika. Svakako, postoje neke razlike u obrascu varijabilnosti između moždane čaure i pokretnih kostiju. Za razumevanje evolucije polnog dimorfizma potrebno je ispitati alometrijske obrasce i heterohronične procese koji su povezani sa razlikama između mužjaka i ženki (Shine 1990; Stamps 1993; Fairbairn 1997).

5.3. Obrasci funkcijske i razvojne integracije između elemenata glavenog skeleta

U poređenju sa drugim grupama Amniota koje imaju uglavnom kompaktnu lobanju sa ograničeno pokretnim ili nepokretnim vezama između elemenata glavenog skeleta, lobanju zmija karakterišu pokretne veze između moždane čaure i elemenata gornje vilice i nepca koji predstavljaju karike izrazito pokretnog lanca (Kardong 1977, 1979). Serije povezanih kostiju na levoj i na desnoj strani (prefrontale, maksila, palatinum, pterigoideum, ektopterigoideum, supratemporale, kvadratum, artikularni deo donje vilice i dentale) su prostorno odvojene i funkcijski nezavisne. Kao što je i očekivano, najviši nivo integrisanosti je zabeležen između kopija parnih struktura koje imaju istu genetičku osnovu, razvojne programe i funkciju (Klingenberg 2004; Labonne

i sar. 2014). Većina analiziranih elemenata glavenog skeleta je dermalnog porekla (premaksila, nazale, maksile, palatinumi, pterigoideumi, ektopterigoideumi, dentale i artikularni deo donje vilice). Moždana čaura je analizirana kao celina iako je čine kosti dermatokranijuma i neurokranijuma, a kvadratum i artikulare pripadaju viscerokranijumu. Zbog kompleksnosti razvića analiziranih skeletnih elemenata nije bilo moguće zaključiti u kojoj meri njihovo poreklo utiče na obrasce njihove integrisanosti. Generalno, funkcijski povezani elementi često pokazuju viši nivo kovariranja od elemenata koji nisu funkcijski povezani (Murren 2002; Cooper i sar. 2011). Funkcijska integracija elemenata lobanje u cilju postizanja optimalne ishrane prethodno je zabeležena kod sisara (Cheverud i sar. 2004; Hallgrímsson i sar. 2004; Monteiro i sar. 2005; Drake i Klingenberg 2010). Tako je utvrđeno da se facijalni region i moždana čaura ponašaju kao odvojeni moduli i pored jake integrisanosti elemenata cele lobanje (Bookstein i sar. 2003; Bastir i sar. 2005; Bastir i Rosas 2006; Mitteröcker i Bookstein 2008; Singh i sar. 2012). Kod zmija iz roda *Natrix* postoji visok nivo integracije između kompaktne moždane čaure i elemenata koji su uključeni u ishranu, dok elementi njuške (premaksila i nazale) pokazuju niži stepen integracije sa ostalim skeletnim elementima (Anđelković i sar. 2017). Supratemporale i pterigoideum, koji su takođe deo funkcijskog lanca odgovornog za ishranu, pokazuju neočekivano nizak stepen kovariranja sa ostalim funkcijski povezanim skeletnim elementima. Moguće je da visok nivo integrisanosti između moždane čaure i elemenata koji su uključeni u procese ishrane predstavlja adaptaciju za optimalno hvatanje i gutanje hrane i prevenciju od mehaničkih povreda čulnih organa i mozga (Evans 2008). Sa druge strane, za nizak nivo integracije skeletnih elemenata njuške postoje dva objašnjenja. Prvo, nizak nivo njihove integracije može biti posledica njihove neznatne uloge u procesima ishrane (Camilleri i Shine 1990). U osnovi drugog objašnjenja stoji pokretna prokinetička veza između skeletnih elemenata njuške i moždane čaure zahvaljujući kojoj se povećava fleksibilnost trofičkog aparata i efikasnost gutanja plena (Schwenk 2000) i amortizuje stres koji nastaje prilikom hvatanja i gutanja plena (De Vree i Gans 1994). Slaba funkcijska integracija pterigoideuma nije očekivana imajući u vidu njegovu značajnu ulogu prilikom gutanja plena (Cundall i Greene 2000). Objašnjenje za nizak nivo integrisanosti pterigoideuma može biti njegova funkcijska optimizacija i povezanost sa drugim skeletnim elementima, mišićima i ligamentima.

Značajna razvojna integracija elemenata glavenog skeleta je zabeležena kod sisara (Zelditch i Carmichael 1989; Hallgrímsson i sar. 2004). Kod analiziranih vrsta zmija, razvojna integracija je uočena samo između moždane čaure i prefrontale, kao i između moždane čaure i supratemporale. Prefrontale i supratemporale imaju ograničenu pokretljivost pošto su blisko povezane sa moždanom čaurom fibroznom tkivom. Iako nisu direktno uključeni u pokretni lanac skeletnih elemenata, one omogućavaju potporu vilicama i kostima nepca koji su povezani sa moždanom čaurom (Kardong 1977, 1979). Odsustvo značajne kovarijacije za asimetričnu komponentu varijabilnosti između ostalih pokretnih skeletnih elemenata može biti rezultat jake funkcijske integracije koja maskira ili prepisuje druge kovarijaciono-generišuće procese, uključujući i razvojne procese (Hallgrímsson i sar. 2009). Nekoliko autora je pokazalo da se veza između razvojne i funkcijske integrisanosti između osobina menja tokom ontogenije (Zelditch 1988; Zelditch i Carmichael 1989; Zelditch i sar. 1992).

U brojnim istraživanjima modularnosti i integracije prostorna povezanost, kao odraz razvojne i funkcijske interakcije među tkivima, se smatra preduslovom modularnosti (Jojić i sar. 2007; Ivanović i Kalezić 2010; Sanger i sar. 2012; Labonne i sar. 2014). Takođe, kovariranje morfoloških osobina ne može se tumačiti bez prostorne i geometrijske povezanosti (Mitteröcker 2009). Početna pretpostavka da su funkcijski i prostorno povezani skeletni elementi integrisaniji od prostorno nepovezanih elemenata nije potvrđena u ovoj tezi. Nasuprot očekivanju, broj značajnih kovarijacija između prostorno povezanih elemenata je više od dva puta manji u odnosu na prostorno nepovezane skeletne elemente, što može biti posledica razmatranja samo direktnih artikulacija i ligamentoznih veza između skletnih elemenata.

Moguće je pretpostaviti da, zbog drugačijeg oblika i veličine elemenata glavenog skeleta usled prisustva otrovnih žlezdi (Vonk i sar. 2008), vrste zmija koje svoj plen ubijaju otrovom imaju drugačije obrasce integracije. Buduća istraživanja integracije elemenata glavenog skeleta zmija mogla bi pružiti odgovore na sledeća pitanja: 1) Da li ishrana drugačijim tipom plena u drugačijoj sredini može imati uticaj na obrasce integracije elemenata glavenog skeleta (Monteiro i sar. 2005; Polanski i Franciscus 2006)? 2) Da li jaka funkcijska integracija između elemenata koji su uključeni u hvatanje i gutanje plena može ograničiti ili kanalisati morfološke promene na nivou glavenog skeleta? 3) Da li zmije sa drugačijim tipom otrovnog aparata

(solenoglifni, proteroglifni, opistoglifni) i sa drugačijom strategijom ubijanja plena (davljenje ili ubrizgavanje otrova) imaju iste obrasce varijabilnosti između elemenata glavenog skeleta? Takođe, tokom ontogenije može doći do promena veličine i oblika elemenata glavenog skeleta zmija (Vincent i sar. 2004b), zbog čega uticaj ontogenije na obrasce integracije elemenata glavenog skeleta ne može biti zanemaren.

5.4. Uticaj alometrije na morfološku integraciju

Alometrija se smatra jednim od dominantnih faktora morfološke integracije (Zelditch i Fink 1995; Rosas i Bastir 2004; Mitteröecker i Bookstein 2007; Klingenberg 2009, 2013a), a promene oblika povezane sa rastom organizma od ključnog su značaja za ekspresiju fenotipa i uspostavljanje proporcija tela kod adultnih jedinki. U skladu sa rezultatima prethodnih studija morfološke integracije, i u ovoj tezi je pokazano da alometrija značajno utiče na integraciju između elemenata glavenog skeleta kod obe analizirane vrste zmija. Međutim, utvrđeni uticaj alometrije nije ujednačen, odnosno alometrija kod nekih struktura doprinosi integraciji, kod drugih smanjuje integrisanost, dok kod nekih nema uticaja na njihovu integrisanost (videti Sliku 8). Tako, alometrija značajno doprinosi integraciji palatinuma, kvadratuma i kostiju donje vilice. Broj značajnih kovarijacija tih elemenata za nekorigovane podatke je trostruko veći od broja kovarijacija za podatke koji su korigovani za alometriju. Međutim, uočene promene oblika između skeletnih elemenata veoma su slične i za alometrijsku i za nealometrijsku komponentu varijabilnosti oblika svih skeletnih elemenata, osim za maksilu i dentale. Interesantno je da uočene kovarijacije između skeletnih elemenata nisu zavisne od njihove prostorne i funkcijske povezanosti (videti Sliku 8). Svakako, uticaj alometrijskih promena oblika na kovariranje skeletnih elemenata donje vilice, kvadratuma i palatinuma sa ostalim elementima može biti od suštinskog značaja za njihovo koordinisano funkcionisanje u vremenu i prostoru.

Utvrđeni kovarijacioni obrasci ukazuju na činjenicu da je integracija glavenog skeleta kod belouške i ribarice najvećim delom uslovljena funkcijskim ograničenjima i alometrijskim promenama oblika, posebno alometrijskim promenama visceralnog dela glavenog skeleta. Iz razloga što promene u veličini imaju uticaja na mehaniku vilica, kao i na funkcijsku povezanost između skeletnih elemenata, uočeni efekat alometrije je

očekivan. Evolucioni značaj integracije kinetičke lobanje zmijsa se ogleda u tome što pored izražene pokretljivosti među skeletnim elementima (posebno elementa koji su uključeni u hvatanje i gutanje plena) postoji i visoka integrisanost skeletnih elemenata koja očigledno omogućava optimalno funkcionisanje glavenog skeleta.

5.5. Promene veličine i oblika pileusa tokom ontogenije – inter i intraspecijska varijabilnost

Pored interspecijskih razlika u obliku pileusa uočenih i kod novorođenih i kod adultnih jedinki, rezultati ove teze su pokazali da dve sestrinske vrste zmijsa, belouška i ribarica, imaju značajno različite ontogenetske putanje promena oblika pileusa. Takođe, za mužjake i ženke belouške je ustanovljeno da imaju različite ontogenetske putanje. Prethodna istraživanja na blisko srodnim vrstama su pokazala da su njihove alometrijske putanje konzervativne (Marroig 2007; Üzüm i sar. 2014), ali i da se alometrijske putanje blisko srodnih vrsta mogu značajno razlikovati međusobno (Gidaszewski i sar. 2009; Cvijanović i sar. 2014), čak i između povezanih ontogenetskih stadijuma sa različitim režimima ishrane (Frederich i sar. 2008). Promene oblika pileusa od novorođenih ka adultnim jedinkama obe vrste, možda odslikavaju prethodno dokumentovane promene u režimima ishrane tokom ontogenije (Mushinsky i sar. 1982; Fillippi i sar. 1996; Luiselli i sar. 1997, 2007; Velensky i sar. 2011).

Razlike između vrsta u obliku pileusa mogu odslikavati generalne razlike u obliku glave, a te razlike kod natricina se mogu objasniti različitim preferencama ishrane i visokom korelisanošću oblika, funkcije i ishrane (Shine 1991a; Herrel i sar. 2008). Ribarice imaju izduženiju glavu i uglavnom se hrane ribom (Mebert 2011), dok belouške imaju robusniju glavu i uglavnom se hrane žabama (Beebee i Griffiths 2000). Takođe, na veličinu i oblik glave mogu uticati razlike između tipova staništa (voda ili kopno) u kojima jedinke dve vrste hvataju plen (De Queiroz 1992; Werler i Dixon 2000; Hibbitts i Fitzgerald 2005), kao i različito predatorsko ponašanje (Herrel i sar. 2008; Van Wassenbergh i sar. 2010). Uočeni polni dimorfizam u obliku pileusa kod adultnih jedinki može odslikavati generalne razlike u obliku glave između polova kod zmijsa (Arnold 1993; Shine 1994).

Analizom oblika pileusa tokom ontogenije mogu se dobiti informacije o efektima prirodne selekcije na varijabilnost glave. Tako su Barahona i Barbadillo (1998) pokazali da zmije i gušteri pokazuju sličan generalni obrazac promena oblika lobanje tokom rasta, pri čemu dolazi do smanjenja moždane čaure, posteriornog pomeranja frontoparijetalne suture, skraćivanja posteriornog dela lobanje, izometrijskog rasta njuške i pozitivnog alometrijskog rasta vilice. Kod belouške i ribarice takođe dolazi do posteriornog pomeranja frontoparijetalne suture, ali i do pozitivnog alometrijskog rasta njuške (širenje i izduživanje internazalnih i prefrontalnih pločica), sužavanja glave u nivou očiju i blagog izduživanja posteriornog dela pileusa.

Utvrđivanjem ontogenetskih izvora morfološke varijabilnosti mogu se rasvetliti evolucionni procesi, poput određivanja ontogenetskog stupnja na kome su se prvobitno pojavle razlike među vrstama (Klingenberg 1996). Poređenjem parametara ontogenetskih putanja vrsta može se utvrditi koje su promene u razvojnim procesima odgovorne za divergenciju između vrsta i polova (Monteiro i sar. 1997, Ivanović i sar. 2007). Novorođene jedinke belouške i ribarice imaju različite oblike pileusa, što ukazuje na činjenicu da se njihove ontogenetske putanje razilaze na prenatalnom stupnju, dok dalje razilaženje tokom ontogenije znači da su ontogenetske alometrijske promene oblika izrazito evolutivne osobine (Anđelković i sar. 2016b).

5.6. Kovariranje moždane čaure i pileusa

Rezultati ove teze su pokazali da se kod belouške i ribarice promene veličine i oblika pileusa u velikoj meri podudaraju sa promenama veličine i oblika moždane čaure. Slični rezultati su prethodno zabeleženi kod guštera (Costantini i sar. 2009; Ljubisavljević i sar. 2011). Bruner i Costantini (2007) navode da je pileus pogodan za analize rasta i morfogeneze zato što dobro odslikava promene na kostima i mišićima. Velika korelisanost dužinskih mera glave sa veličinom centroida pileusa i moždane čaure pruža mogućnost da se na osnovu pileusa i dužinskih mera sa većom pouzdanošću mogu tumačiti intra i interspecijske razlike u veličini i obliku glave zmijsa. Analiza pileusa je neinvazivna metoda kojom se brzo mogu prikupiti podaci o veličini i obliku glave većeg broja jedinki, dok je za kompjuterizovanu mikrotomografiju (iako je veoma precizna, ali skupa i vremenski zahtevna metoda), neophodno žrtvovanje životinja.

Međutim, zbog prisustva mekog tkiva i mišića koji možda nemaju identične razvojne puteve (Polachowski i Werneburg 2013), spoljašnje mere glave ne moraju u potpunosti odslikavati oblik i veličinu glavenog skeleta. S obzirom da se na pileusu nekada mogu uočiti anomalije u vidu deljenja ili spajanja određenih pločica, one mogu ukazati na anomalije u razvojnim procesima glavenog skeleta ili uticaj različitih faktora spoljašnje sredine (temperatura, vlažnost, itd.) koji su bitni za normalan proces razvića (Osypka i Arnold 2000; Zhdanova i Zakharov 2006).

Rezultati ove teze su pokazali da se obrasci variranja pileusa poklapaju sa obrascima variranja glavenog skeleta, što omogućava da se u prirodnim populacijama sagleda opšti obrazac varijabilnosti veličine i oblika glave. Međutim, analiza pileusa ne može da pruži detaljne informacije o veličini i obliku elemenata glavenog skeleta koje se mogu dobiti kompjuterskom tomografijom.

6. Zaključci

- Dve sestrinske vrste iz roda *Natrix*, belouška i ribarica, se razlikuju u veličini elemenata glavenog skeleta. Ribarice imaju izduženije skeletne elemente od belouške, osim premaksile i palatinuma kod oba pola, ektopterigoideuma kod ženki i nazale kod mužjaka. Analizirane vrste se razlikuju i u obliku svih elemenata glavenog skeleta, osim dentalne kosti.
- Uočene razlike u veličini i obliku elemenata glavenog skeleta između vrsta najverovatnije odlikavaju razlike u tipu i veličini preferentnog plena, sredini u kojoj love, strategijama lova i sposobnostima držanja i gutanja plena. Kod belouške većina analiziranih elemenata (moždana čaura, nazale, prefrontale, ektopterigoideumi, pterigoideumi i maksile) deluje robusnije, šire i kraće u odnosu na iste elemente kod ribarice. Karakteristike oblika elemenata glavenog skeleta uočene kod belouške verovatno obezbeđuju veću snagu i stabilnost trofičkog aparata prilikom hvatanja i gutanja žaba, dok karakteristike oblika elemenata glavenog skeleta uočene kod ribarice omogućavaju hidrodinamičnost, umanjuju utrošenu energiju prilikom gutanja plena i povećavaju efikasnost hvatanja i gutanja riba.
- Polni dimorfizam u veličini (sa većim ženkama u odnosu na mužjake) i obliku elemenata glavenog skeleta je veoma izražen kod obe vrste. Polni dimorfizam u obliku skeletnih elemenata je zabeležen za većinu analiziranih skeletnih struktura.
- Na polni dimorfizam u obliku najviše utiče alometrija. Nakon njene korekcije polni dimorfizam u obliku je zabeležen samo kod belouške za prefrontale i kod ribarice za premaksilu, moždanu čauru, ektopterigoideum i maksilu.
- Uočeni polni dimorfizam karakteristika lobanje se može objasniti mehanizmima delovanja seksualne selekcije za povećanje veličine tela ženki (selekcija vezana za fekunditet), ali i mehanizmima delovanja prirodne selekcije (ekološka divergencija niša između polova u pogledu ishrane).
- Alometrija objašnjava značajan udeo varijabilnosti oblika za sve elemente glavenog skeleta, osim premaksile i nazale kod obe vrste i kvadratuma kod belouške. Obrasci alometrijskih promena se razlikuju između vrsta.

- Kod obe vrste moždana čaura i elementi trofičkog aparata su visoko integrisani, dok se elementi njuške (premaksila i nazale) ponašaju kao zasebni moduli. Najintegrisanije strukture su one koje imaju prostorno odvojene kopije na levoj i desnoj strani sa istom genetičkom osnovom, razvojnim programima i funkcijom. Razvojna integrisanost je zabeležena samo između moždane čaure i prefrontale kao i između moždane čaure i supratemporale. Funkcija je glavni faktor integrisanosti elemenata glavenog skeleta, pri čemu funkcijski i prostorno povezani skeletni elementi nisu integrisaniji od prostorno nepovezanih elemenata.
- Alometrija doprinosi integrisanosti glavenog skeleta kod obe vrste, ali njen uticaj nije ujednačen. Nakon korekcije i eliminisanja alometrijske komponente varijabilnosti oblika broj značajnih kovarijacija između palatinuma, kvadratuma, dentale, artikularnog dela donje vilice i ostalih skeletnih elemenata je tri puta manji. Obrasci promena oblika uslovljeni kovarijacijom su slični za korigovane i nekorigovane podatke, osim za maksilu i dentale. Efekat alometrije je očekivan iz razloga što promene u veličini imaju uticaja na mehaniku vilica, kao i na funkcijsku povezanost između skeletnih elemenata.
- Vrste se značajno razlikuju u veličini pileusa kod novorođenih, ali ne i kod adultnih jedinki. Razlike u obliku pileusa između vrsta postoje i kod novorođenih i kod adultnih jedinki što ukazuje na činjenicu da se njihove ontogenetske putanje razilaze na prenatalnom stupnju. Na adultnom stupnju, ženke i mužjaci belouške imaju proporcionalno kraći i širi pileus od ribarice.
- Polni dimorfizam u veličini i obliku pileusa je zabeležen jedino kod adultnih jedinki. Unutar vrsta, mužjaci imaju neznatno kraći i širi pileus nego ženke.
- Na nivou oblika pileusa, ontogenetske putanje vrsta i polova se razlikuju. Na promenu oblika pileusa tokom ontogenije u velikoj meri utiče alometrija.
- Utvrđen je visok nivo korelisanosti veličine pileusa, moždane čaure, dužinskih mera glave i standardne dužine tela. Takođe je pokazano statistički značajno kovariranje oblika moždane čaure i pileusa, odnosno da promene oblika pileusa u velikoj meri odlikavaju promene oblika glavenog skeleta.
- Ova studija je pokazala da kod zmija postoji drugačiji obrazac morfološke integracije glavenog skeleta u odnosu na druge grupe Amniota.

7. Literatura

- Adams D. C. and Rohlf F. J. (2000). Ecological character displacement in *Plethodon*: biomechanical differences found from a geometric morphometric study. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97, 4106–4111.
- Adams D. C., Rohlf F. J. and Slice D. E. (2004). Geometric morphometrics: ten years of progress following the ‘revolution’. *Ital. J. Zool.* 71, 5–16.
- Ajtić R., Tomović L., Sterijovski B., Crnobrnja-Isailović J., Đorđević S., Đurakić M., Golubović A., Simović A., Arsovski D., Anđelković M, Krstić M., Šukalo G., Gvozdenović S., Aïdam A., Michel C. L., Ballouard J-M. and Bonnet X. (2013). Unexpected life history traits in a very dense population of dice snakes. *Zool. Anz.* 252, 350–358.
- Alberch P., Gould S. J., Oster G. F. and Wake D. B. (1979). Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5, 296–317.
- Albright R. G. and Nelson E. M. (1959). Cranial kinetics of the generalized colubrid snake *Elaphe obsoleta quadrivittata*. II. Functional morphology. *J. Morphol.* 105, 241–291.
- Anderson S. (1994). Sexual selection. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Anđelković M., Tomović L. and Ivanović A. (2016a). Variation in skull size and shape of two snake species (*Natrix natrix* and *Natrix tessellata*). *Zoomorphology* 135, 243–253.
- Anđelković M., Blagojević V., Tomović L. and Ivanović A. (2016b). Ontogeny of pileus shape in *Natrix natrix* and *N. tessellata*. *Herpetol. J.* 26, 3–9.
- Anđelković M., Tomović L. and Ivanović A. (2017). Morphological integration of the kinetic skull in *Natrix* snakes. *J. Zool.* (in press) doi:10.1111/jzo.12477.
- Arnold S. J. (1993). Foraging theory and prey size-predator size relations in snakes. In: Seigel R. A. and Collins J. T. (eds.) *Snakes: ecology and behavior*. McGraw-Hill, New York, pp 87–115.
- Arnold E. N. and Ovenden D. W. (2002). *A field guide to the reptiles and amphibians of Britain and Europe*. Harper Collins Publishers, London.
- Arthur W. (1984). *Mechanisms of morphological evolution. A combined genetic, developmental and ecological approach*. John Wiley and Sons, Inc., New York.

- Badyaev A. V. (2002). Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends Ecol. Evol.* 17, 369–378.
- Badyaev A. V. and Foresman K. R. (2000). Extreme environmental change and evolution: stress-induced morphological variation is strongly concordant with patterns of evolutionary divergence in shrew mandibles. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 267, 371–377.
- Barahona F. and Barbadillo L. J. (1998) Inter- and intraspecific variation in the post-natal skull of some lacertid lizards. *J. Zool.* 245, 393–405.
- Bastir M. and Rosas A. (2006). Correlated variation between the lateral basicranium and the face: a geometric morphometric study in different human groups. *Arch. Oral Biol.* 51, 814–824.
- Bastir M., Rosas A. and Sheets H. D. (2005). The morphological integration of the hominoid skull: a partial least squares and PC analysis with implications for European Middle Pleistocene mandibular variation. In: Slice D. (ed.) *Modern morphometrics in physical anthropology*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp 265–284.
- Beebee T. and Griffiths R. A. (2000). *Amphibians and reptiles: A natural history of the British herpetofauna*. Harper Collins, London.
- Berry J. F. and Shine R. (1980). Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (order Testudines). *Oecologia* 44, 185–191.
- Boltt R. and Ewer R. (1964). The functional anatomy of the head of the puff adder, *Bitis arietans* (Merr.). *J. Morphol.* 114, 83–105.
- Bonnet X., Shine R., Naulleau G. and Thiburce C. (2001). Plastic vipers: influence of food intake on the size and shape of Gaboon vipers (*Bitis gabonica*). *J. Zool.* 255, 341–351.
- Bonnet X., Lориoux S., Pearson D., Aubret F., Bradshaw D., Delmas V. and Fauvel T. (2011): Which proximate factor determines sexual size dimorphism in Tiger snakes? *Biol. J. Linn. Soc.* 103, 668–680.
- Bookstein F. L. (1991). *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Bookstein F. L., Gunz P., Mitteröcker P., Prossinger H., Schaefer K. and Seidler H. (2003). Cranial integration in Homo: singular warps analysis of the midsagittal plane in ontogeny and evolution. *J. Hum. Evol.* 44, 167–187.
- Borczyk B. (2015). Allometry of head size and shape dimorphism in the grass snake (*Natrix natrix* L.). *Turk. J. Zool.* 39, 340–343.
- Boughner J. C., Wat S., Diewert V. M., Young N. M., Browder L. W. and Hallgrímsson B. (2008). Short-faced mice and developmental interactions between the brain and the face. *J. Anat.* 213, 646–662.
- Brattstrom B. H. (1964). Evolution of the pit vipers. *Trans. San Diego SOC. nat. Hist.* 13, 185–268.
- Breuker C. J., Patterson J. S. and Klingenberg C. P. (2006). A single basis for developmental buffering of Drosophila wing shape. *PLoS One* 1, e7.
- Bruner E. and Costantini D. (2007). Head morphological variation in *Podarcis muralis* and *Podarcis sicula*: a landmark-based approach. *Amphibia-Reptilia* 28, 566–573.
- Bruner E., Costantini D., Fanfani A. and Dell’Omo G. (2005). Morphological variation and sexual dimorphism of the cephalic scales in *Lacerta bilineata*. *Acta Zool.* 86, 245–254.
- Bruno S. and Maugeri S. (1990). *Serpenti d’Italia e d’Europa*. Mondadori, Milano.
- Bull J. J. (1980). Sex determination in reptiles. *Q. Rev. Biol.* 55, 3–21.
- Bullock R. E. and Tanner W. W. (1966). A comparative osteological study of two species of Colubridae: (*Pituophis* and *Thamnophis*). *Brigham Young Univ. Sci. Bull., Biol. Ser.* 8, 1–29.
- Burger J. (1989). Incubation temperature has long-term effects on behaviour of young pine snakes (*Pituophis melanoleucus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24, 201–207.
- Camilleri C. and Shine R. (1990). Sexual dimorphism and dietary divergence: differences in trophic morphology between male and female snakes. *Copeia* 1990, 649–658.
- Cardini A. and Polly P. D. (2013). Larger mammals have longer faces because of size-related constraints on skull form. *Nat. Commun.* 4, 2458.
- Carroll S. B. (2001). Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity. *Nature* 409, 1102–1109.

- Carroll S. B. (2008). Evo-Devo and an expanding evolutionary synthesis: a genetic theory of morphological evolution. *Cell* 134, 25–36.
- Cheverud J. M. (1982a). Phenotypic, genetic and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution* 36, 499–516.
- Cheverud J. M. (1982b). Relationships among ontogenetic, static, and evolutionary allometry. *Am. J. Phys. Anthropol.* 59, 139–149.
- Cheverud J. M. (1984). Quantitative genetics and developmental constraints on evolution by selection. *J. Theor. Biol.* 110, 155–171.
- Cheverud J. M. (1988). Spatial-analysis in morphology illustrated by rhesus macaque cranial growth and integration. *Am. J. Phys. Anthropol.* 75, 195–196.
- Cheverud J. M. (1995). Morphological integration in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) cranium. *Am. Nat.* 145, 63–89.
- Cheverud J. M. (1996). Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *Am. Zool.* 36, 44–50.
- Cheverud J. M., Ehrich T. H., Vaughn T. T., Koreishi S. F., Linsey R. B. and Pletscher L. S. (2004). Pleiotropic effects on mandibular morphology II: differential epistasis and genetic variation in morphological integration. *J. Exp. Zoolog. B Mol. Dev. Evol.* 302, 424–435.
- Conelli A. E., Nembrini M. and Mebert K. (2011). Different habitat use of dice snakes, *Natrix tessellata*, among three populations in Ticino Canton, Switzerland. *Mertensiella* 18, 100–116.
- Cooper W. J., Wernle J., Mann K. and Albertson R. C. (2011). Functional and genetic integration in the skulls of Lake Malawi cichlids. *Evol. Biol.* 38, 316–334.
- Corti C., Capula M., Luiselli L., Razzetti E. and Sindaco R. (2010). Fauna D'italia Vol. XIV, Reptilia. Edizioni Calderini de Il Sole 24 Ore Milano.
- Costantini D., Lapresa Alonso M., Moazen M. and Bruner E. (2009). The relationship between cephalic scales and bones in lizards: A preliminary microtomographic survey on three lacertid species. *Anat. Rec.* 293, 183–194.
- Cox R. M., Skelly S. L. and John-Alder H. B. (2003). A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57, 1653–1669.
- Cox R. M., Butler M. A. and John-Alder H. B. (2007) The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. In: Fairbairn D. J., Blanckenhorn W. U. and Székely T.

- (eds.) Sex, size and gender roles – Evolutionary studies of sexual size dimorphism. Oxford University Press, New York, pp 49–60.
- Crews D., Diamond M., Whittier M. J. and Mason R. (1985). Small male body size in garter snakes depends on testes. *Am. J. Physiol.* 249, R62–R66.
- Cundall D. (1983). Activity of head muscles during feeding by snakes: a comparative study. *Am. Zool.* 23, 383–396.
- Cundall D. (2000). Drinking in snakes: kinematic cycling and water transport. *J. Exp. Biol.* 203, 2171–2185.
- Cundall D. and Gans C. (1979). Feeding in water snakes: an electromyographic study. *J. Exp. Zool.* 209, 189–207.
- Cundall D. and Greene H. W. (2000). Feeding in snakes. In: Schwenk K. (ed.) Feeding: form, function, and evolution in Tetrapod vertebrates. Academic Press, San Diego, CA, pp 293–333.
- Cundall D. and Irish F. J. (2008). The snake skull. In: Gans C., Gaunt A. S. and Adler K. (eds.) Biology of the Reptilia, Vol. 20 Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York, pp 349–692.
- Cvetković D., Kalezić L. M. and Džukić V. G. (1997). Sexual size and shape difference in the crested newt (*Triturus cristatus*): ontogenetic growth aspects. *Alytes* 15, 37–48.
- Cvijanović M., Ivanović A., Kalezić M. L. and Zelditch M. L. (2014). The ontogenetic origins of skull shape disparity in the *Triturus cristatus* group. *Evol. Dev.* 16, 306–317.
- Darwin C. (1859). On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.
- Darwin C. (1871). The descent of man and selection in relation to sex. Murray, London.
- Darwin C. (1874). The descent of man and selection in relation to sex. 2nd edn. J. Murray, London.
- De Queiroz A. (1992). The evolutionary lability of behavior. Cornell University, Ithaca, New York.
- De Vree F. and Gans C. (1994). Feeding in tetrapods. In: Bels V., Chardon M. and Vandewalle P. (eds.) Advances in comparative and environmental physiology: biomechanics of feeding in vertebrates. Springer, Berlin, Germany, pp 93–118.

- Debat V., Alibert P., David P., Paradis E. and Auffray J. C. (2000). Independence between developmental stability and canalization in the skull of the house mouse. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 267, 423–430.
- Drake A. G. (2011). Dispelling dog dogma: an investigation of heterochrony in dogs using 3D geometric morphometric analysis of skull shape. *Evol. Dev.* 13, 204–213.
- Drake A. G. and Klingenberg C. P. (2010). Large-scale diversification of skull shape in domestic dogs: disparity and modularity. *Am. Nat.* 175, 289–301.
- Dryden I. L. and Mardia K. V. (1998). Statistical shape analysis. John Wiley and Sons, New York.
- Dullemeijer P. (1969). Growth and size of the eye in viperid snakes. *Archs neerl. Zool.* 19, 249–276.
- Dwyer C. M. and Kaiser H. (1997). Relationship between skull form and prey selection in the thamnophiine snake genera *Nerodia* and *Regina*. *J. Herpetol.* 31, 463–475.
- Escoufier Y. (1973). Le traitement des variables vectorielles. *Biometrics* 29, 751–760.
- Estes R., de Queiroz K. and Gauthier J. (1988). Phylogenetic relationships within Squamata. In: Estes R. and Pregill G. (eds.) Phylogenetic relationships of the lizard families — Essays Commemorating Charles L. Camp. Stanford University Press, Stanford, California, pp 119–281.
- Evans S. E. (2008). The skull of lizards and tuatara. In: Gans C. and Gaunt A. S. (eds.) The skull of Lepidosauria, Biology of the Reptilia, Vol. 20. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York, pp 1–347.
- Fairbairn D. J. (1997). Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 29, 659–687.
- Fairbairn D. J., Blanckenhorn W. U. and Székely T. (2007) Sex, size and gender roles – Evolutionary studies of sexual size dimorphism. Oxford University Press, New York.
- Fillippi E., Capula M., Luiselli L. and Agrimi U. (1996). The prey spectrum of *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) and *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) in sympatric populations. *Herpetozoa* 8, 155–164.

- Fitch H. S. (1981). Sexual size differences in reptiles. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kans.* 70, 1–72.
- Forsman A. and Lindell L. (1993). The advantage of a big head: swallowing performance in adders, *Vipera berus*. *Funct. Ecol.* 7, 183–189.
- Forsman A. and Shine R. (1997). Rejection of non-adaptive hypotheses for intraspecific variation in trophic morphology in gape-limited predators. *Biol. J. Linn. Soc.* 62, 209–223.
- Fox W., Gordon C. and Fox M. H. (1961). Morphological effects of low temperatures during the embryonic development of the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Zoologica* 46, 57–71.
- Frederich B. and Sheets H. D. (2010). Evolution of ontogenetic allometry shaping giant species: a case study from the damselfish genus *Dascyllus* (Pomacentridae). *Biol. J. Linn. Soc.* 99, 99–117.
- Frederich B., Adriaens D. and Vandewalle P. (2008). Ontogenetic shape changes in Pomacentridae (Teleostei, Perciformes) and their relationships with feeding strategies: a geometric morphometric approach. *Biol. J. Linn. Soc.* 95, 92–105.
- Gans C. (1961). The feeding mechanism of snakes and its possible evolution. *Am. Zool.* 1, 217–227.
- Gasc J.-P., Cabela A., Crnobrnja-Isailović J., Dolmen D., Grossenbacher K., Haffner P., Lescure J., Martens H., Martinez Rica J. P., Maurin H., Oliveira M. E., Sofianidou T. S., Veith M. and Zuiderwijk A. (1997). Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. Societas Europaea Herpetologica and Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Gentilli A., Cardini A., Fontaneto D. and Zuffi M. A. L. (2009). The phylogenetic signal in cranial morphology of *Vipera aspis*: a contribution from geometric morphometrics. *Herpetol. J.* 19, 69–77.
- Ghira I., Butanescu D. and Marosi B. (2009). Feeding behavior of the Dice Snake (*Natrix tessellata*). *Herpetologica Romanica* 3, 1–7.
- Gidaszewski N. A., Baylac M. and Klingenberg C. P. (2009). Evolution of sexual dimorphism of wing shape in the *Drosophila melanogaster* subgroup. *BMC Evol. Biol.* 9, 110.

- Gloyd H. K. and Conant R. (1990). Snakes of the Agkistrodon complex: a monographic review. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford, Ohio.
- Glucksmann A. (1974). Sexual dimorphism in mammals. *Biol. Rev.* 49, 423–475.
- Gocmen B., Cicek K., Yildiz M. Z., Atatur M. K., Dincaslan Y. E. and Mebert K. (2011). A preliminary study on the feeding biology of the dice snake, *Natrix tessellata*, in Turkey. *Mertensiella* 18, 365–369.
- Good P. (1994). Permutation tests: a practical guide to resampling methods for testing hypotheses. Springer-Verlag, New York.
- Goswami A. (2006a). Cranial modularity shifts during mammalian evolution. *Am. Nat.* 168, 270–280.
- Goswami A. (2006b). Morphological integration in the carnivoran skull. *Evolution* 60, 169–183.
- Goswami A. and Polly P. D. (2010). The influence of modularity on cranial morphological disparity in Carnivora and Primates (Mammalia). *PloS One* 5, e9517.
- Gould S. J. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.* 41, 587–638.
- Gould S. J. (2002). The structure of evolutionary theory. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Greene H. W. (1983). Dietary correlates of the origin and radiation of snakes. *Am. Zool.* 23, 431–441.
- Gregory P. T. and Isaac L. A. (2004). Food habits of the grass snake in southeastern England: Is *Natrix natrix* a Generalist Predator? *J. Herpetol.* 38, 88–95.
- Gruschwitz M., Lenz S., Mebert K. and Lanka V. (1999). *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768)–Würfelnatter. In: Bohme W. (ed.) Handbuch der reptilien und amphibien Europas. AULA-Verlag, Wiesbaden, Germany, pp 581–644.
- Guicking D., Lawson R., Joger U. and Wink M. (2006). Evolution and phylogeny of the genus *Natrix* (Serpentes: Colubridae). *Biol. J. Linn. Soc.* 87, 127–143.
- Gutzke W. H. N. and Packard G. C. (1987). Influence of the hydric and thermal environments on eggs and hatchlings of bull snakes *Pituophis melanoleucus*. *Physiol. Zool.* 60, 9–17.

- Gvozdík L. and Damme R. (2003). Evolutionary maintenance of sexual dimorphism in head size in the lizard *Zootoca vivipara*: a test of two hypotheses. *J. Zool.* 259, 7–13.
- Haenel G. J. and John-Alder H. B. (2002). Experimental and demographic analyses of growth rate and sexual size dimorphism in a lizard, *Sceloporus undulatus*. *Oikos* 96, 70–81.
- Hagman M., Löwenborg K. and Shine R. (2015). Determinants of anti-predator tactics in hatchling grass snakes (*Natrix natrix*). *Behav. Process.* 113, 60–65.
- Hallgrímsson B., Wilmore K. and Hall B. K. (2002). Canalization, developmental stability, and morphological integration in primate limbs. *Yearb. Phys. Anthropol.* 45, 131–158.
- Hallgrímsson B., Willmore K., Dorval C. and Cooper D. M. (2004). Craniofacial variability and modularity in macaques and mice. *J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol.* 302, 207–225.
- Hallgrímsson B., Lieberman D. E., Young N. M., Parsons T. and Wat S. (2007). Evolution of covariance in the mammalian skull. In: Bock G. and Goode J. (eds.) *Tinkering: the microevolution of development*. John Wiley, Chichester, pp 164–190.
- Hallgrímsson B., Jamniczky H., Young N. M., Rolian C., Parsons T. E., Boughner J. C. and Marcucio R. S. (2009). Deciphering the palimpsest: studying the relationship between morphological integration and phenotypic covariation. *Evol. Biol.* 36, 355–376.
- Hallgrímsson B., Percival C. J., Green R., Young N. M., Mio W. and Marcucio R. (2015). Chapter Twenty-Morphometrics, 3D Imaging, and Craniofacial Development. *Curr. Top. Dev. Biol.* 115, 561–597.
- Halliday T. R. and Verrell P. A. (1988). Body size and age in amphibians and reptiles. *J. Herpetol.* 2, 253–265.
- Hampton P. M. (2011). Comparison of cranial form and function in association with diet in natricine snakes. *J. Morphol.* 272, 1435–1443.
- Hanken J. and Hall B. K. (1993). Mechanisms of skull diversity and evolution. In: Hanken J. and Hall B. K. (eds.) *The skull. Functional and evolutionary mechanisms*, Vol 3. The University of Chicago Press, Chicago, pp 1–36.

- Hanken J. and Thorogood P. (1993). Evolution and development of the vertebrate skull: the role of pattern formation. *Trends Ecol. Evol.* 8, 9–15.
- Hedrick A. V. and Temeles E. J. (1989). The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Trends Ecol. Evol.* 4, 136–138.
- Herler J., Kerschbaumer M., Mitteröcker P., Postl L. and Sturmbauer C. (2010). Sexual dimorphism and population divergence in the Lake Tanganyika cichlid fish genus *Tropheus*. *Front. Zool.* 7, 4.
- Herrel A., Cleuren J. and Vree F. (1996). Kinematics of feeding in the lizard *Agama stellio*. *J. Exp. Biol.* 199, 1727–1742.
- Herrel A., Schaerlaeken V., Meyers J. J., Metzger K. A. and Ross C. F. (2007). The evolution of cranial design and performance in squamates: Consequences of skull-bone reduction on feeding behavior. *Integr. Comp. Biol.* 47, 107–117.
- Herrel A., Vincent S., Alfaro M., Van Wassenbergh S., Vanhooydonck B. and Irschick D. J. (2008). Morphological convergence as a consequence of extreme functional demands: examples from the feeding system of natricine snakes. *J. Evol. Biol.* 21, 1438–1448.
- Hibbitts T. J. and Fitzgerald L. A. (2005). Morphological and ecological convergence in two natricine snakes. *Biol. J. Linn. Soc.* 85, 363–371.
- Hollis G. E. and Stevenson A. C. (1997). The physical basis of the Lake Mikri Prespa systems: geology, climate, hydrology and water quality. *Hydrobiologia* 351, 1–19.
- Huxley J. S. (1950). Relative growth and form transformation. *P. Roy. Soc. Lond. B. Biol.* 137, 465–469.
- Isaac J. L. (2005). Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. *Mammal. Rev.* 35, 101–115.
- Ivanović A. and Kalezić M. L. (2010). Testing the hypothesis of morphological integration on a skull of a vertebrate with a biphasic life cycle: a case study of the alpine newt. *J. Exp. Zoolog. B Mol. Dev. Evol.* 314, 527–538.
- Ivanović A. and Kalezić M. L. (2012). Sexual dimorphism in the skull geometry of newt species (genera *Ichthyosaura*, *Triturus* and *Lissotriton*: Caudata, Salamandridae). *Zoomorphology* 131, 69–78.

- Ivanović A. and Kalezić M. L. (2013). Evolucionarna morfologija: teorijske postavke i geometrijska morfometrija. II izdanje. Biološki fakultet, Beograd.
- Ivanović A., Vukov T. D., Džukić G., Tomašević N. and 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.
- Jamniczky H. A. (2008). Phenotypic integration patterns support an account of homology as a manifestation of evolvability. *Evol. Biol.* 35, 312–316.
- John-Alder H. B., Cox R. M. and Taylor E. N. (2007). Proximate developmental mediators of sexual dimorphism in size: case studies from squamate reptiles. *Integr. Comp. Biol.* 47, 258–271.
- Jojić V. (2010). Održavanje B hromozoma u populacijama žutogrlog miša *Apodemus flavicollis* (Mammalia, Rodentia): Geometrijsko-morfometrijska analiza komponenti morfološke varijabilnosti. Doktorska disertacija, Univerzitet u Beogradu, Biološki fakultet, Beograd.
- Jojić V., Blagojević J., Ivanović A., Bugarski-Stanojević V. and Vujošević M. (2007). Morphological integration of the mandible in yellow-necked field mice: the effects of B chromosomes. *J. Mammal.* 88, 689–695.
- Jojić V., Blagojević J. and Vujošević M. (2011). B chromosomes and cranial variability in yellow-necked field mice (*Apodemus flavicollis*). *J. Mammal.* 92, 396–406.
- Jojić V., Blagojević J. and Vujošević M. (2012). Two-module organization of the mandible in the yellow-necked mouse: a comparison between two different morphometric approaches. *J. Evol. Biol.* 25, 2489–2500.
- Kabisch K. (1974). Die Ringelnatter. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- Kabisch K. (1999). *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) Ringelnatter. In: Bohme W. (ed.) Handbuch der reptilien und amphibien Europas. AULA-Verlag, Wiesbaden, Germany, pp 513–580.
- Kalezić M. (2008). Osnovi morfologije kičmenjaka. Četvrto dopunjeno izdanje. Zavod za udžbenike, Beograd.
- Kaliontzopoulou A., Carretero M. A. and Llorente G. A. (2007). Multivariate and geometric morphometrics in the analysis of sexual dimorphism variation in *Podarcis* lizards. *J. Morphol.* 268, 152–165.

- Kaliontzopoulou A., Carretero M. A. and Llorente G. A. (2008). Head shape allometry and proximate causes of head sexual dimorphism in *Podarcis* lizards: joining linear and geometric morphometrics. *Biol. J. Linn. Soc.* 93, 111–124.
- Kardong K. V. (1977). Kinesis of the jaw apparatus during swallowing in the cottonmouth snake, *Agkistrodon piscivorus*. *Copeia* 1977, 338–348.
- Kardong K. V. (1979) “Protovipers” and the evolution of snake fangs. *Evolution* 33, 433–443.
- Kardong K. V. (1980). Evolutionary patterns in advanced snakes. *Am. Zool.* 20, 269–282.
- King R. B. (1989). Body size variation among island and mainland snake populations. *Herpetologica* 45, 84–88.
- King R. B. (2002). Predicted and observed maximum prey size–snake size allometry. *Funct. Ecol.* 16, 766–772.
- Klingenberg C. P. (1996). Multivariate allometry. In: Marcus L. F., Corti M., Loy A., Naylor G. J. P. and Slice D. E. (eds.) *Advances in Morphometrics*. Plenum Press, New York, pp 23–49.
- Klingenberg C. P. (1998) Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biol. Rev.* 73, 79–123.
- Klingenberg C. P. (2002). Morphometrics and the role of the phenotype in studies of the evolution of developmental mechanisms. *Gene* 287, 3–10.
- Klingenberg C. P. (2003). Developmental instability as a research tool: using patterns of fluctuating asymmetry to infer the developmental origins of morphological integration. In: Polak M. (ed.) *Developmental instability: causes and consequences*. Oxford University Press, New York, pp 427–442.
- Klingenberg C. P. (2004). Integration, modules, and development: molecules to morphology to evolution. In: Pigliucci M. and Preston K. (eds.) *Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes*. Oxford University Press, New York, pp 213–230.
- Klingenberg C. P. (2005). Developmental constraints, modules and evolvability. In: Hallgrímsson B. and Hall B. K. (eds.) *Variation: A central concept in biology*. Elsevier, Burlington, pp 219–247.

- Klingenberg C. P. (2008). Morphological integration and developmental modularity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39, 115–132.
- Klingenberg C. P. (2009). Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. *Evol. Dev.* 11, 405–421.
- Klingenberg C. P. (2010). Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. *Nat. Rev. Genet.* 11, 623–635.
- Klingenberg C. P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol. Ecol. Resour.* 11, 353–357.
- Klingenberg C. P. (2013a). Cranial integration and modularity: insights into evolution and development from morphometric data. *Hystrix. Ital. J. Mammal.* 24, 43–58.
- Klingenberg C. P. (2013b). Visualizations in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing shape changes. *Hystrix. Ital. J. Mammal.* 24, 15–24.
- Klingenberg C. P. (2014). Studying morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and analysis. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 369, 20130249.
- Klingenberg C. P. and Spence J. R. (1993). Heterochrony and allometry: lessons from the water strider genus *Limnopus*. *Evolution* 47, 1834–1853.
- Klingenberg C. P. and McIntyre G. S. (1998). Geometric morphometrics of developmental instability: Analyzing patterns of fluctuating asymmetry with procrustes methods. *Evolution* 52, 1363–1375.
- Klingenberg C. P. and Zaklan S. D. (2000). Morphological integration between developmental compartments in the *Drosophila* wing. *Evolution* 54, 1273–1285.
- Klingenberg C. P., Badyaev A. V., Sowry S. M. and Beckwith N. J. (2001). Inferring developmental modularity from morphological integration: analysis of individual variation and asymmetry in bumblebee wings. *Am. Nat.* 157, 11–23.
- Klingenberg C. P., Barluenga M. and Meyer A. (2002). Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution* 56, 1909–1920.
- Klingenberg C. P., Mebus K. and Auffray J. (2003). Developmental integration in a complex morphological structure: how distinct are the modules in the mouse mandible? *Evol. Dev.* 5, 522–531.

- Kramer E. (1980). Zum Skelett der Aspispiper, *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758). *Rev. Suisse. Zool.* 87, 3–16.
- Krause M. A. and Burghardt G. M. (2001). Neonatal plasticity and adult foraging behavior in garter snakes (*Thamnophis sirtalis*) from two nearby, but ecologically dissimilar, habitats. *Herpetol. Monogr.* 15, 100–123.
- Krause M. A., Burghardt G. M. and Gillingham J. C. (2003). Body size plasticity and local variation of relative head and body size sexual dimorphism in garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). *J. Zool.* 261, 399–407.
- Kulemeyer C., Asbahr K., Gunz P., Frahnert S. and Bairlein F. (2009). Functional morphology and integration of corvid skulls—a 3D geometric morphometric approach. *Front. Zool.* 6, 2.
- Kupfer A. (2007) Sexual size dimorphism in amphibians: An overview. In: Fairbairn D. J., Blanckenhorn W. U. and Szekely T. (eds.) Sex, size and gender roles – Evolutionary studies of sexual size dimorphism. Oxford University Press, New York, pp 61–70.
- Labonne G., Navarro N., Laffont R., Chateau-Smith C. and Montuire S. (2014). Developmental integration in a functional unit: deciphering processes from adult dental morphology. *Evol. Dev.* 16, 224–232.
- Laffont R., Renvoisé E., Navarro N., Alibert P. and Montuire S. (2009). Morphological modularity and assessment of developmental processes within the vole dental row (*Microtus arvalis*, Arvicolinae, Rodentia). *Evol. Dev.* 11, 302–311.
- Lande R. (1980). Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. *Evolution* 34, 292–305.
- Lerner D. T. and Mason R. T. (2001). The influence of sex steroids in the sexual size dimorphism in the red-spotted garter snake, *Thamnophis sirtalis concinnus*. *Gen. Comp. Endocr.* 124, 218–25.
- Lindenfors P., Gittleman J. L. and Jones K. E. (2007). Sexual size dimorphism in mammals. In: Fairbairn D. J., Blanckenhorn W. U. and Szekely T. (eds.) Sex, size and gender roles – Evolutionary studies of sexual size dimorphism. Oxford University Press, New York. pp 27–37.

- Ljubisavljević K., Polović L., Urošević A. and Ivanović A. (2011). Patterns of morphological variation in the skull and cephalic scales of the lacertid lizard *Algyroides nigropunctatus*. *Herpetol. J.* 21, 65–72.
- Lovich J. E. and Gibbons J. W. (1992). A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth. Dev. Aging.* 56, 269–281.
- Luiselli L. and Zimmermann P. (1997). Thermal ecology and reproductive cyclicity of the snake *Natrix tessellata* in south-eastern Austria and central Italy: a comparative study. *Amphibia-Reptilia* 18, 383–396.
- Luiselli L. and Rugiero L. (1991). Food niche partitioning by water snakes (genus *Natrix*) at a freshwater environment in central Italy. *J. Freshw. Ecol.* 6, 439–444.
- Luiselli L. and Rugiero L. (2005). Individual reproductive success and clutch size of a population of the semi-aquatic snake *Natrix tessellata* from central Italy: Are smaller males and larger females advantaged? *Rev. Ecol.* 60, 77–81.
- Luiselli L., Capula M. and Shine R. (1996). Reproductive output, costs of reproduction, and ecology of the smooth snake, *Coronella austriaca*, in the eastern Italian Alps. *Oecologia* 106, 100–110.
- Luiselli L., Capula M. and Shine R. (1997). Food habits, growth rates, and reproductive biology of grass snakes, *Natrix natrix* (Colubridae) in the Italian Alps. *J. Zool.* 241, 371–380.
- Luiselli L., Filippi E. and Capula M. (2005). Geographic variation in diet composition of the grass snake (*Natrix natrix*) along the mainland and an island of Italy: the effects of habitat type and interference with potential competitors. *Herpetol. J.* 15, 221–230.
- Luiselli L., Capizzi D., Filippi E., Anibaldi C., Rugiero L. and Capula M. (2007). Comparative diets of three populations of an aquatic snake (*Natrix tessellata*, Colubridae) from Mediterranean streams with different hydric regimes. *Copeia* 2, 426–435.
- Madsen T. (1983). Growth rates, maturation and sexual size dimorphism in a population of grass snakes, *Natrix natrix*, in southern Sweden. *Oikos* 40, 277–282.
- Madsen T. and Shine R. (1993). Male mating success and body size in European grass snakes. *Copeia* 1993, 561–564.

- Madsen T. and Shine R. (1994). Costs of reproduction influence the evolution of sexual size dimorphism in snakes. *Evolution* 52, 1389–1397.
- Mangiacotti M., Limongi L., Sannolo M., Sacchi R., Zuffi M. A. and Scali S. (2014). Head shape variation in eastern and western Montpellier snakes. *Acta Herpetol.* 9, 167–177.
- Marcus L. F., Corti M., Loy A., Naylor G. J. and Slice D. E. (1996). Advances in morphometrics. NATO ASI Series, Series A: Life Sciences, Vol. 284. Plenum, New York.
- Marroig G. (2007). When size makes a difference: allometry, life-history and morphological evolution of capuchins (*Cebus*) and squirrels (*Saimiri*) monkeys (Cebinae, Platyrrhini). *BMC Evol. Biol.* 7, 20.
- Marroig G. and Cheverud J. M. (2001). A comparison of phenotypic variation and covariation patterns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of New World monkeys. *Evolution* 55, 2576–2600.
- Marugán-Lobón J. and Buscalioni Á. D. (2006). Avian skull morphological evolution: exploring exo- and endocranial covariation with two-block partial least squares. *Zoology* 109, 217–230.
- Mayr E. (1963). Animal species and evolution. Belknap press, Cambridge.
- McNamara K. J. (2012). Heterochrony: the evolution of development. *Evol. Educ. Outreach.* 5, 203–218.
- Mebert K. (1993). Untersuchung zur Morphologie und taxonomie der wurfelnatter *Natrix tessellata* (Laurenti) 1768 in der Schweiz und im südlichen Alpenraum (Serpentes, Colubridae). Zoological Museum, University of Zurich, Switzerland.
- Mebert K. (2010). Massive hybridization and species concepts, insights from water snakes. VDM Verlag, Saarbrücken, Germany.
- Mebert K. (2011). Sexual dimorphism in the dice snake (*Natrix tessellata*) from the Central Alps. *Mertensiella* 18, 94–99.
- Mertens R. (1947). Studien zur eidonomie und taxonomie der ringelnatter (*Natrix natrix*). *Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges.* 476, 1–38.
- Metscher B. D. (2009). MicroCT for developmental biology: A versatile tool for high-contrast 3D imaging at histological resolutions. *Dev. Dynam.* 238, 632–640.

- Miller Jr R. G.. (1981). Simultaneous statistical inference. McGraw, Hill, New York.
- Mitteröcker P. (2009). The developmental basis of variational modularity: insights from quantitative genetics, morphometrics and developmental biology. *Evol. Biol.* 36, 377–385.
- Mitteröcker P. and Bookstein F. (2007). The conceptual and statistical relationship between modularity and morphological integration. *Syst. Biol.* 56, 818–836.
- Mitteröcker P. and Bookstein F. (2008). The evolutionary role of modularity and integration in the hominoid cranium. *Evolution* 62, 943–958.
- Mitteröcker P. and Gunz P. (2009). Advances in geometric morphometrics. *Evol. Biol.* 36, 235–247.
- Mitteröcker P., Gunz P., Neubauer S. and Müller G. (2012). How to explore morphological integration in human evolution and development? *Evol. Biol.* 39, 536–553.
- Monnet J. M. and Cherry M. I. (2002). Sexual size dimorphism in anurans. *P. Roy. Soc. Lond. B. Biol.* 269, 2301–2307.
- Monteiro L. R. (1999). Multivariate regression models and geometric morphometrics: the search for causal factors in the analysis of shape. *Syst. Biol.* 48, 192–199.
- Monteiro L. R. and Abe A. S. (1997). Allometry and morphological integration in the skull of *Tupinambis merianae* (Lacertilia: Teiidae). *Amphib.-Reptil.* 18, 397–405.
- Monteiro L. R., Cavalcanti M. J. and Sommer H. J. S. (1997). Comparative ontogenetic shape changes in the skull of Caiman species (Crocodylia, Alligatoridae). *J. Morphol.* 231, 53–62.
- Monteiro L. R., Bordin B. and dos Reis S. F. (2000). Shape distance, shape spaces and the comparison of morphometric methods. *Trends Ecol. Evol.* 15, 217–220.
- Monteiro L. R., Bonato V. and Dos Reis S. F. (2005). Evolutionary integration and morphological diversification in complex morphological structures: mandible shape divergence in spiny rats (Rodentia, Echimyidae). *Evol. Dev.* 7, 429–439.
- Mori A. and Vincent S. E. (2008). An integrative approach to specialization: relationships among feeding morphology, mechanics, behaviour, performance and diet in two syntopic snakes. *J. Zool.* 275, 47–56.

- Müller G. B. (2007). Evo–devo: extending the evolutionary synthesis. *Nat. Rev. Genet.* 8, 943–949.
- Murren C. J. (2002). Phenotypic integration in plants. *Plant Spec. Biol.* 17, 89–99.
- Mushinsky H. R., Hebrard J. J. and Vodopich D. S. (1982). Ontogeny of water snake foraging ecology. *Ecology* 63, 1624–1629.
- Mutoh A. (1981). Relationships between toad-eating habit and jaw elements in *Rhabdophis tigrinus*. *Yasei* 6, 27–30.
- Nishikawa K. and Schwenk K. (2001). Ingestion in Reptiles and Amphibians. In: Wiley J. and Sons (eds.) *Encyclopedia of Life Sciences*, Ltd, pp 1–7.
- Olson E. C. and Miller R. L. (1958). *Morphological integration*. 1st edn. University of Chicago Press, Chicago.
- Olsson M., Shine R., Wapstra E., Ujvari B. and Madsen T. (2002) Sexual dimorphism in lizard body shape: the roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution* 56, 1538–1542.
- Osycka N. M. and Arnold S. J. (2000). The developmental effects of sex ratio on a sexually dimorphic scale count in the garter snake *Thamnophis elegans*. *J. Herpetol.* 34, 1–5.
- Owens I. P. and Hartley I. R. (1998). Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism?. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 265, 397–407.
- Parker G. A. (1992). The evolution of sexual size dimorphism in fish. *J. Fish Biol.* 41, 1–20.
- Pélabon C., Firmat C., Bolstad G. H., Voje K. L., Houle D., Cassara J., Rouzic A. L. and Hansen T. F. (2014). Evolution of morphological allometry. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1320, 58–75.
- Phillips B. L. and Shine R. (2006). Allometry and selection in a novel predator–prey system: Australian snakes and the invading cane toad. *Oikos* 112, 122–130.
- Polachowski K. M. and Werneburg I. (2013). Late embryos and bony skull development in *Bothropoides jararaca* (Serpentes, Viperidae). *Zoology* 116, 36–63.
- Polanski J. M. and Franciscus R. G. (2006). Patterns of craniofacial integration in extant *Homo*, *Pan* and *Gorilla*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 131, 38–49.

- Porto A., de Oliveira F. B., Shirai L. T., De Conto V. and Marroig G. (2009). The evolution of modularity in the mammalian skull I: morphological integration patterns and magnitudes. *Evol. Biol.* 36, 118–135.
- Pough F. H. and Groves J. D. (1983). Specializations of the body form and food habits of snakes. *Am. Zool.* 23, 443–454.
- R Development Core Team. (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Raynolds J. D. and Harvey P. H. (1994). Sexual selection and the evolution of sex differences. In: Short R. V. and Balaban E. (eds.) The differences between the sexes. Cambridge University Press, Cambridge pp 53–70.
- Richardson M. K. (1999). Vertebrate evolution: the developmental origins of adult variation. *BioEssays* 21, 604–613.
- Rieppel O. (1980). The evolution of the ophidian feeding system. *Zool. Jahrbucher. Abt. Anat. Ontog. Tiere.* 103, 551–564.
- Rieppel O. (2007). The naso-frontal joint in snakes as revealed by high-resolution X-ray computed tomography of intact and complete skulls. *Zool. Anz.* 246, 177–191.
- Rohlf F. J. (1990). Morphometrics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21, 299–316.
- Rohlf F. J. (2010). TpsDig, version 2.12. Ecology and evolution. SUNY at Stony Brook: Available at <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.
- Rohlf F. J. (2015). The tps series of software. *Hystrix. Ital. J. Mammal.* 26, 9–12.
- Rohlf F. J. and Slice D. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst. Biol.* 39, 40–59.
- Rohlf F. J. and Corti M. (2000). Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Syst. Biol.* 49, 740–753.
- Rosas A. and Bastir M. (2004). Geometric morphometric analysis of allometric variation in the mandibular morphology of the hominids of Atapuerca, Sima de los Huesos site. *Anat. Rec. A. Discov. Mol. Cell. Evol. Biol.* 278, 551–560.
- Rossmann C. E. (1980). Ontogenetic changes in skull proportions of the diamondback water snake, *Nerodia rhombifera*. *Herpetologica* 36, 42–46.
- Sanders K. L., Malhotra A. and Thorpe R. S. (2004): Ecological diversification in a group of Indomalayan pitvipers (*Trimeresurus*): convergence in taxonomically

- important traits has implications for species identification. *J. Evol. Biol.* 17, 721–731.
- Sanger T. J., Mahler D. L., Abzhanov A. and Losos J. B. (2012). Roles for modularity and constraint in the evolution of cranial diversity among *Anolis* lizards. *Evolution* 66, 1525–1542.
- Schmidt E. J., Parsons T. E., Jamniczky H. A., Gitelman J., Trpkov C., Boughner J. C., Logan C. C., Sensen C. W. and Hallgrímsson B. (2010). Micro-computed tomography-based phenotypic approaches in embryology: Procedural artifacts in assessments of embryonic craniofacial growth and development. *BMC Dev. Biol.* 10, 18.
- Schoener T. W. (1967). The ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. *Science* 155, 474–477.
- Schoener T. W. (1977). Competition and the niche. In: Gans C. and Tinkle D. W. (eds.) *Biology of the Reptilia*. Academic Press, London, pp 35–136.
- Schwarzkopf L. (2005). Sexual dimorphism in body shape without sexual dimorphism in body size in water skinks (*Eulamprus quoyii*). *Herpetologica* 61, 116–123.
- Schwenk K. (2000). Feeding in lepidosaurs. In: Schwenk K. (ed.) *Feeding: form, function and evolution in tetrapod vertebrates*. Academic Press, San Diego, CA, pp 175–291.
- Schwenk K. and Wagner G. P. (2001). Function and the evolution of phenotypic stability: connecting pattern to process. *Am. Zool.* 41, 552–563.
- Seigel R. A. and Ford N. B. (1992). Effect of energy input on variation in clutch size and offspring size in a viviparous reptile. *Funct. Ecol.* 6, 382–385.
- Selander R. K. (1966). Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. *Condor* 68, 113–151.
- Selander R. K. (1972). Sexual selection and dimorphism in birds. In: Campbell B. (ed.), *Sexual selection and the descent of man*. Aldine, Chicago, pp 180–230.
- Shine R. (1978). Sexual size dimorphism and male combat in snakes. *Oecologia* 33, 269–277.
- Shine R. (1979). Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia* 1979, 297–306.

- Shine R. (1986). Sexual differences in morphology and niche utilization in an aquatic snake, *Acrochordus arafurae*. *Oecologia* 69, 260–267.
- Shine R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Q. Rev. Biol.* 64, 419–461.
- Shine R. (1990). Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *The Am. Nat.* 135, 278–283.
- Shine R. (1991a). Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *Am. Nat.* 138, 103–122.
- Shine R. (1991b). Why do larger snakes eat larger prey items? *Funct. Ecol.* 5, 493–502.
- Shine R. (1993). Sexual dimorphism in snakes. In: Seigel R. A. and Collins J. T. (eds.) *Snakes: ecology and behavior*. McGraw-Hill, New York, pp 49–86.
- Shine R. (1994). Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia* 1994, 326–346.
- Shine R., Madsen T., Elphick M. J. and Harlow P. (1997). The influence of nest temperatures and maternal brooding on hatchling phenotypes in water pythons. *Ecology* 78, 1713–1721.
- Shine R., Olsson M. M., Lemaster M. P., Moore I. T. and Mason R. T. (2000). Effects of sex, body size, temperature, and location on the antipredator tactics of free-ranging gartersnakes (*Thamnophis sirtalis*, Colubridae). *Behav. Ecol.* 11, 239–245.
- Shine R., Langkilde T., Wall M. and Mason T. (2005): The fitness correlates of scalation asymmetry in garter snakes *Thamnophis sirtalis parietalis*. *Funct. Ecol.* 19, 306–314.
- Shine R., Branch W. R., Webb J. K., Harlow P. S., Shine T. and Keogh J. S. (2007). Ecology of cobras from southern Africa. *J. Zool.* 272, 183–193.
- Singh N., Harvati K., Hublin J.-J. and Klingenberg C. P. (2012). Morphological evolution through integration: a quantitative study of cranial integration in *Homo*, *Pan*, *Gorilla* and *Pongo*. *J. Hum. Evol.* 62, 155–164.
- Slatkin M. (1984). Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution* 38, 622–630.
- Smith K. K. (1993). The form of the feeding apparatus in terrestrial vertebrates: studies of adaptation and constraint. In: Hanken J and Hall B. K. (eds.) *The skull. Functional and evolutionary mechanisms*, vol 3. The University of Chicago Press, Chicago, pp 150–196.

- Stamps J. A. (1983). Territoriality and the defence of predator-refuges in juvenile lizards. *Anim. Behav.* 31, 857–870.
- Stamps J. A. (1993). Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biol. J. Linn. Soc.* 50, 123–145.
- Stearns S. C. (1989). The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience* 39, 436–445.
- Sterijovski B., Ajtić R., Tomović L., Đorđević S., Đurakić M., Golubović A., Crnobrnja-Isailović J., Ballouard J-M., Desmont D., Groupf F. and Bonnet X. (2011). *Natrix tessellata* on Golem Grad, FYR of Macedonia: a natural fortress shelters a prosperous snake population. *Mertensiella* 18, 298–301.
- Šukalo G., Đorđević S., Gvozdrenović S., Simović A., Anđelković M., Blagojević V. and Tomović L. (2014). Intra-and inter-population variability of food preferences of two *Natrix* species on the Balkan peninsula. *Herpetol. Conserv. Biol.* 9, 123–136.
- Szekely T., Lislevand T. and Figuerola J. (2007) Sexual size dimorphism in birds. In: Fairbairn D. J., Blanckenhorn W. U. and Szekely T. (eds.) Sex, size and gender roles – Evolutionary studies of sexual size dimorphism. Oxford University Press, New York, pp 38–48.
- Thorpe R. (1979). Multivariate analysis of the population systematics of the ringed snake, *Natrix natrix* (L). *Proc. R. Soc. Edinb. Sect. B. Biol. Sci.* 78, 1–62.
- Tomović L., Carretero M. A., Ajtić R. and Crnobrnja-Isailović J. (2008). Evidence for post-natal instability of head scalation in the meadow viper (*Vipera ursinii*)– patterns and taxonomic implications. *Amphibia-Reptilia* 29, 61–70.
- Trobisch D. and Glaber-Trobisch A. (2011). The rearing of dice snakes: part of a concept for the sustainable conservation of endangered and isolated populations in Western Germany. *Mertensiella* 18, 49–57.
- Tucić N. (2003). Evolucionarna biologija. 2. dopunjeno i promjenjeno izdanje. NNK International, Beograd.
- Uetz P. and Hošek J. (eds.) (2015): The Reptile Database, <http://www.reptiledatabase.org>, accessed at: 20.04.2015.

- Urošević A., Ljubisavljević K. and Ivanović A. (2013). Patterns of cranial ontogeny in lacertid lizards: morphological and allometric disparity. *J. Evol. Biol.* 26, 399–415.
- Üzüm N., Ivanović A., Gümüş Ç., Avcı A. and Olgun K. (2014). Divergence in size, but not in shape: variation in skull size and shape within *Ommatotriton* newts. *Acta Zool.* 96, 478–486.
- Van Valen L. (1962). A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16, 125–142.
- Van Wassenbergh S., Brecko J., Aerts P., Stouten I., Vanheusden G., Camps A., Van Damme R. and Herrel A. (2010). Hydrodynamic constraints on prey-capture performance in forward-striking snakes. *J. R. Soc. Interface* 7, 773–785.
- Velensky M., Velensky P. and Mebert K. (2011). Ecology and ethology of dice snakes (*Natrix tessellata*) in the city district Troja, Prague. *Mertensiella* 18, 157–175.
- Vincent S. E. and Herrel A. (2007). Functional and ecological correlates of ecologically-based dimorphisms in squamate reptiles. *Integr. Comp. Biol.* 47, 172–188.
- Vincent S. E., Herrel A. and Irschick D. J. (2004a). Sexual dimorphism in head shape and diet in the cottonmouth snake (*Agkistrodon piscivorus*). *J. Zool. (Lond.)* 264, 53–9.
- Vincent S. E., Herrel A. and Irschick D. J. (2004b). Ontogeny of intersexual head shape and prey selection in the pitviper *Agkistrodon piscivorus*. *Biol. J. Linn. Soc.* 81, 151–159.
- Vincent S. E., Moon B. R., Herrel A. and Kley N. J. (2007). Are ontogenetic shifts in diet linked to shifts in feeding mechanics? Scaling of the feeding apparatus in the banded watersnake *Nerodia fasciata*. *J. Exp. Biol.* 210, 2057–2069.
- Vincent S. E., Brandley M., Herrel A. and Alfaro M. (2009). Convergence in trophic morphology and feeding performance among piscivorous natricine snakes. *J. Evol. Biol.* 22, 1203–1211.
- Vitt L. J. and Caldwell J. P. (2014). *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press, London.
- Vonk F. J., Admiraal J. F., Jackson K., Reshef R., de Bakker M. A. G., Vanderschoot K., van den Berge I., van Atten M., Burgerhout E., Beck A., Mirtschin P. J.,

- Kochva E., Witte F., Fry B. G., Woods A. E., Richardson M. K., (2008). Evolutionary origin and development of snake fangs. *Nature* 454, 630–633.
- Waddington C. H. (1942). The canalisation of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150, 563.
- Waddington C. H. (1957). *The strategy of the genes*. MacMillan, New York.
- Wagner G. P. (1996). Homologues, natural kinds and the evolution of modularity. *Am. Zool.* 36, 36–43.
- Wagner G. P. and Altenberg L. (1996). Perspective: complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution* 50, 967–976.
- Wagner G. P., Booth G. and Bagheri-Chaichian H. (1997). A population genetic theory of canalization. *Evolution* 51, 329–347.
- Webster M. and Sheets H. D. (2010). A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics. In: Alroy J. and Hunt G. (eds.) *Quantitative methods in paleontology*, Volume 16. Yale University Press, New Haven, pp. 163–188.
- Werler J. E. and Dixon J. R. (2000). *Texas snakes: identification, distribution, and natural history*. University of Texas Press, Austin, TX.
- Weston E. M. (2003). Evolution of ontogeny in the hippopotamus skull: using allometry to dissect developmental change. *Biol. J. Linn. Soc.* 80, 625–638.
- Wiley D. F., Amenta N., Alcantara D., Ghosh D., Kil Y. J., Delson E., Harcourt-Smith W., Rohlf F. J., St John K. and Hamann B. (2005). Evolutionary morphing. In *Proceedings of IEEE Visualization 2005*, 431–438.
- Willmore K. E., Klingenberg C. P., Hallgrímsson B. and Wainwright P. (2005). The relationship between fluctuating asymmetry and environmental variance in rhesus macaque skulls. *Evolution* 59, 898–909.
- Willmore K. E., Leamy L. and Hallgrímsson B. (2006). Effects of developmental and functional interactions on mouse cranial variability through late ontogeny. *Evol. Dev.* 8, 550–567.
- Willmore K. E., Young N. M. and Richtsmeier J. T. (2007). Phenotypic variability: its components, measurement and underlying developmental processes. *Evol. Biol.* 34, 99–120.

- Wilson L. A. B. and Sánchez-Villagra M. R. (2010). Diversity trends and their ontogenetic basis: an exploration of allometric disparity in rodents. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 277, 1227–1234.
- Wilson L. A. and Sánchez-Villagra M. R. (2011). Evolution and phylogenetic signal of growth trajectories: the case of chelid turtles. *J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol.* 316, 50–60.
- Wong M. D., Maezawa Y., Lerch J. P. and Henkelman R. M. (2014). Automated pipeline for anatomical phenotyping of mouse embryos using micro-CT. *Development* 141, 2533–2541.
- Wroe S. and Milne N. (2007). Convergence and remarkably consistent constraint in the evolution of carnivore skull shape. *Evolution* 61, 1251–1260.
- Wüster W. and Broadley D. G. (2003). A new species of spitting cobra (*Naja*) from north-eastern Africa (Serpentes: Elapidae). *J. Zool. (Lond)*. 259, 345–359.
- Young B. A. (1989). Ontogenetic changes in the feeding system of the red-sided garter snake, *Thamnophis sirtalis parietalis*. *J. Zool.* 218, 365–381.
- Zakharov V. M. (1989). Future prospects for population phenogenetics. *Sov. Sci. Rev. F. Physiol. Gen. Biol.* 4, 1–79.
- Zakharov V. M. (1992). Population phenogenetics: analysis of developmental stability in natural populations. *Acta Zool. Fenn.* 191, 7–30.
- Zelditch M. L. (1988). Ontogenetic variation in patterns of phenotypic integration in the laboratory rat. *Evolution* 42, 28–41.
- Zelditch M. L. and Carmichael A. C. (1989). Ontogenetic variation in patterns of developmental and functional integration in skulls of *Sigmodon fulviventer*. *Evolution* 43, 814–824.
- Zelditch M. L. and Fink W. L. (1995). Allometry and developmental integration of body growth in a piranha, *Pygocentrus nattereri* (Teleostei: Ostariophysi). *J. Morphol.* 223, 341–355.
- Zelditch M. L., Bookstein F. L. and Lundrigan B. L. (1992). Ontogeny of integrated skull growth in the cotton rat *Sigmodon fulviventer*. *Evolution* 46, 1164–1180.
- Zelditch M. L., Wood A. R. and Swiderski D. L. (2009). Building developmental integration into functional systems: function-induced integration of mandibular shape. *Evol. Biol.* 36, 71–87.

Zelditch M. L., Swiderski D. L. and Sheets H. D. (2012). Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier, San Diego, CA.

Zhdanova N. P. and Zakharov V. M. (2006). Developmental stability of sand lizard (*Lacerta agilis* L.) under optimal and non-optimal conditions. In: Corti C., Lo Cascio P. and Biaggini M., (eds.) Mainland and insular lacertid lizards. A Mediterranean perspective. Firenze University Press, Florence, pp 211–220.

8. Prilozi

Prilog Tabela 1. Detaljan opis specifičnih tačaka pozicioniranih na premaksili, nazalnim kostima, moždanoj čauri, prefrontale, palatinumu, pterigoideumu, ektopterigoideumu, maksili, supratemporale, kvadratumu, asp (artikularnom delu donje vilice) i dentalnoj kosti.

	Definicija specifičnih tačaka
premaksila	
1	najdistalnija tačka na desnoj strani premakile
2	anterolateralno najistaknutija tačka palatalnog nastavka na desnoj strani premaksile
3	posterodorsalo najistaknutija tačka premakile
4	anterolateralno najistaknutija tačka palatalnog nastavka na levoj strani premaksile
5	najdistalnija tačka na levoj strani premakile
6	najposteriornija tačka palatalnog nastavka na levoj strani premaksile
7	najposteriornija tačka palatalnog nastavka na desnoj strani premaksile
8	najposteriornija tačka nazalnog nastavka na premaksili
nazale	
1	najanteriornija tačka na levoj strani nazale
2	najanteriornija tačka na desnoj strani nazale
3	najdistalnija tačka na desnoj strani nazale
4	posterodorzalno najistaknutija tačka na desnoj strani nazale
5	posteroventrolateralno najistaknutija tačka na levoj strani nazale
6	posteroventrolateralno najistaknutija tačka na desnoj strani nazale
7	posterodorzsalno najistaknutija tačka na levoj strani nazale
8	najdistalnija tačka na levoj strani nazale
moždana čaura	
1	sutura frontalnih i parijetalne kosti
2	najanteriornija tačka na desnoj strani frontale
3	najanteriornija tačka na levoj strani frontale
4	najanteriornija tačka artikulacije frontalne i prefrontalne kosti na desnoj strani
5	najanteriornija tačka artikulacije frontalne i prefrontalne kosti na levoj strani
6	posterolateralno najistaknutija tačka artikulacije frontalne i prefrontalne kosti na desnoj strani
7	posterolateralno najistaknutija tačka artikulacije frontalne i prefrontalne kosti na levoj strani

Prilog Tabela 1. Nastavak. Detaljan opis specifičnih tačaka pozicioniranih na premaksili, nazalnim kostima, moždanoj čauri, prefrontale, palatinumu, pterigoideumu, ektopterigoideumu, maksili, supratemporale, kvadratumu, asp (artikularnom delu donje vilice) i dentalnoj kosti.

moždana čaura	Definicija specifičnih tačaka
8	dorzolateralo najistaknutija tačka fronto-parijetalne suture na desnoj strani
9	dorzolateralo najistaknutija tačka fronto-parijetalne suture na levoj strani
10	dorzalno najistaknutija tačka postfrontalne kosti na desnoj strani
11	dorzalno najistaknutija tačka postfrontalne kosti na levoj strani
12	posterolateralno najistaknutija tačka postfrontalne kosti na desnoj strani
13	posterolateralno najistaknutija tačka postfrontalne kosti na levoj strani
14	ventralno najistaknutija tačka postfrontalne kosti na desnoj strani
15	ventralno najistaknutija tačka postfrontalne kosti na levoj strani
16	sutura prootikuma, parijetalne i supraokcipitalne kosti na desnoj strani
17	sutura prootikuma, parijetalne i supraokcipitalne kosti na levoj strani
18	sutura prootikuma, supraokcipitalne – ekzookcipitalne kosti na desnoj strani
19	sutura prootikuma, supraokcipitalne – ekzookcipitalne kosti na levoj strani
20	dorzomedijalno najistaknutija tačka parijeto- supraokcipitalne suture
21	posterodorzalno najistaknutija tačka supraokcipito - ekzookcipitalne suture
22	sutura prootikuma, baziokcipitalne i bazisfenoidne kosti na desnoj strani
23	sutura prootikuma, baziokcipitalne i bazisfenoidne kosti na levoj strani
24	sutura prootikuma, baziokcipitalne i ekzookcipitalne kosti na desnoj strani
25	sutura prootikuma, baziokcipitalne i ekzookcipitalne kosti na levoj strani
26	lateralno najistaknutija tačka prootiko - ekzookcipitalnr suture na desnoj strani
27	lateralno najistaknutija tačka prootiko - ekzookcipitalnr suture na levoj strani
28	ventromedijalno najistaknutija tačka artikulacije atlasa i baziokcipitalne kosti
29	anteroventromedijalno najistaknutija tačka parasfenoideuma
30	najanteriornija tačka parasfenoideuma
31	najanteriornija tačka suture parijetalne i bazisfenoidne kosti na desnoj strani
32	najanteriornija tačka suture parijetalne i bazisfenoidne kosti na levoj strani
33	posterodorzalno najistaknutija tačka fronto - parasfenoidne suture
34	anteroventralno najistaknutija tačka fronto-parijetalne suture na desnoj strani
35	anteroventralno najistaknutija tačka fronto-parijetalne suture na levoj strani
36	posterodorzalno najistaknutija tačka ekzookcipitale na desnoj strani
37	posterodorzalno najistaknutija tačka ekzookcipitale na levoj strani

Prilog Tabela 1. Nastavak. Detaljan opis specifičnih tačaka pozicioniranih na premaksili, nazalnim kostima, moždanoj čauri, prefrontale, palatinumu, pterigoideumu, ektopterigoideumu, maksili, supratemporale, kvadratumu, asp (artikularnom delu donje vilice) i dentalnoj kosti.

moždana čaura	Definicija specifičnih tačaka
38	posteriorno najistaknutija tačka baziokcipito - ekzookcipitalne suture na desnoj strani
39	posteriorno najistaknutija tačka baziokcipito - ekzookcipitalne suture na levoj strani
40	posterolateralo najistaknutija tačka ekzookcipitalne kosti na desnoj strani
41	posterolateralo najistaknutija tačka ekzookcipitalne kosti na levoj strani
42	sutura prootikuma, parijetalne i bazisfenoidne kosti na desnoj strani
43	sutura prootikuma, parijetalne i bazisfenoidne kosti na levoj strani
44	najdistalnija tačka parijetalne kosti na desnoj strani
45	najdistalnija tačka parijetalne kosti na levoj strani
prefrontale	
1	najanteriornija tačka prefrontalne kosti
2	najanteriornija tačka fronto- prefrontalne artikulacije
3	posterolateralo najistaknutija tačka fronto- prefrontalne artikulacije
4	posteroventrolateralno najistaknutija tačka prefrontalne kosti
5	posteroventromedijalno najistaknutija tačka prefrontalne kosti
6	ventralno najistaknutija tačka fronto- prefrontalne artikulacije
7	medijalno najistaknutija tačka prefrontalne kosti
8	anteroventromedijalno najistaknutija tačka prefrontalne kosti
9	anterodorzalno najistaknutija tačka nastavka na prefrontalnoj kosti
palatinum	
1	posterodorzalno najistaknutija tačka palatinuma
2	najanteriornija tačka artikulacione površine sa pterigoideumom
3	posteroventralo najistaknutija tačka palatinuma
4	ventromedijalno najistaknutija tačka hoanalogog nastavka
5	najanteriornija tačka palatinuma
6	ventrolateralno najistaknutija tačka maksilarnog nastavka
7	dorzomedijalno najistaknutija tačka maksilarnog nastavka
pterigoideum	
1	posterolateralo najistaknutija tačka pterigoideuma
2	posteromedijalno najistaknutija tačka pterigoideuma
3	najposteriornija tačka niza zuba

Prilog Tabela 1. Nastavak. Detaljan opis specifičnih tačaka pozicioniranih na premaksili, nazalnim kostima, moždanoj čauri, prefrontale, palatinumu, pterigoideumu, ektopterigoideumu, maksili, supratemporale, kvadratumu, asp (artikularnom delu donje vilice) i dentalnoj kosti.

pterigoideum	Definicija specifičnih tačaka
4	najanteriornija tačka niza zuba
5	anterolateralno najistaknutija tačka pterigoideuma
6	lateralno najistaknutija tačka ektopterigoidnog nastavka
7	najanteriornija tačka ektopterigoidnog nastavka
8	najposteriornija tačka ektopterigoidnog nastavka
ektopterigoideum	
1	anterolateralno najistaknutija tačka artikulacione površine sa maksilom
2	posterolateralno najistaknutija tačka artikulacione površine sa maksilom
3	najposteriornija tačka artikulacione površine sa maksilom
4	posterolateralno najistaknutija tačka ektopterigoideuma
5	posteromedijalno najistaknutija tačka ektopterigoideuma
6	anteromedijalno najistaknutija tačka ektopterigoideuma
7	medijalno najistaknutija tačka prednjeg dela ektopterigoideuma
maksila	
1	najposteriornija tačka maksile
2	najposteriornija tačka baze ektopterigoidnog nastavka
3	najposteriornija tačka vrha ektopterigoidnog nastavka
4	najanteriornija tačka vrha ektopterigoidnog nastavka
5	najanteriornija tačka baze ektopterigoidnog nastavka
6	najposteriornija tačka baze palatalnog nastavka
7	najposteriornija tačka vrha palatalnog nastavka
8	najanteriornija tačka vrha palatalnog nastavka
9	najanteriornija tačka baze palatalnog nastavka
10	anterodorzalno najistaknutija tačka maksile
11	anteroventralno najistaknutija tačka maksile
12	tačka na ventralnoj strani maksile u nivou tačke br. 9
13	tačka na ventralnoj strani maksile u nivou tačke br. 6
14	tačka na ventralnoj strani maksile u nivou tačke br. 5

Prilog Tabela 1. Nastavak. Detaljan opis specifičnih tačaka pozicioniranih na premaksili, nazalnim kostima, moždanoj čauri, prefrontale, palatinumu, pterigoideumu, ektopterigoideumu, maksili, supratemporale, kvadratumu, asp (artikularnom delu donje vilice) i dentalnoj kosti.

supratemporale	Definicija specifičnih tačaka
1	anterodorzalno najistaknutija tačka supratemporalne kosti
2	anteroventralno najistaknutija tačka supratemporalne kosti
3	posteroventralno najistaknutija tačka supratemporalne kosti
4	posterodorzalno najistaknutija tačka supratemporalne kosti
5	lateralno najistaknutija tačka artikulacione površine sa kvadratuumom
kvadratam	
1	anterodorzalno najistaknutija tačka kvadratuma
2	posterodorzalno najistaknutija tačka kvadratuma
3	anterolateroventralno najistaknutija tačka kvadratuma
4	posterolateroventralno najistaknutija tačka kvadratuma
5	posteromedioventralno najistaknutija tačka kvadratuma
6	anteromedioventralno najistaknutija tačka kvadratuma
asp	
1	najanteriornija tačka preartikulare
2	posteroventralno najistaknutija tačka dentale
3	najposteriornija tačka angularne
4	posteroventralno najistaknutija tačka artikulare
5	posterodorzalno most najistaknutija tačka artikulare
6	posterodorzolateralno najistaknutija tačka artikulare
7	anterodorzolateralno najistaknutija tačka artikulare
8	anterodorzalno najistaknutija tačka mandibularne fose
9	najdorzalnija tačka surangularne kreste
10	posterodorsomedijalno najistaknutija tačka artikulare
11	anterodorsomedialno najistaknutija tačka artikulare
dentale	
1	najanteriornija tačka niza zuba
2	najposteriornija tačka dentale
3	najanteriornija tačka artikulacione površine sa asp
4	posteroventralno najistaknutija tačka dentale
5	anteroventralno najistaknutija tačka Mekelovog otvora
6	anteroventralno najistaknutija tačka dentale
7	anteroventralno najistaknutija tačka suture dentalne i splenialne kosti

Prilog Tabela 2. Sopstvene vrednosti (engl. *eigenvalues*) i procenti varijanse dobijeni Analizom glavnih komponenti (PCA) simetrične komponente varijabilnosti oblika pileusa za a) novorođene, b) adultne i c) sve jedinke.

a)

	Sopstvene vrednosti	Proporcija	Kumulativno
1	0.0016267	68.22	68.22
2	0.0002272	9.53	77.75
3	0.0001419	5.95	83.69
4	0.0001094	4.59	88.29
5	0.0000743	3.12	91.40
6	0.0000473	1.98	93.38
7	0.0000370	1.55	94.94
8	0.0000326	1.37	96.30
9	0.0000234	0.98	97.28
10	0.0000179	0.75	98.03
11	0.0000121	0.51	98.54
12	0.0000109	0.46	99.00
13	0.0000085	0.36	99.36
14	0.0000048	0.20	99.56
15	0.0000029	0.12	99.68
16	0.0000024	0.10	99.78
17	0.0000021	0.09	99.87
18	0.0000013	0.06	99.93
19	0.0000009	0.04	99.97
20	0.0000008	0.03	100

b)

	Sopstvene vrednosti	Proporcija	Kumulativno
1	0.0012526	49.39	49.39
2	0.0005755	22.69	72.08
3	0.0001386	5.47	77.55
4	0.0001206	4.75	82.30
5	0.0000864	3.41	85.71
6	0.0000694	2.74	88.45
7	0.0000604	2.38	90.83
8	0.0000367	1.45	92.27
9	0.0000302	1.19	93.46
10	0.0000281	1.11	94.57
11	0.0000273	1.08	95.64
12	0.0000210	0.83	96.47
13	0.0000191	0.76	97.23
14	0.0000172	0.68	97.91
15	0.0000159	0.63	98.53
16	0.0000136	0.54	99.07
17	0.0000103	0.41	99.47
18	0.0000081	0.32	99.79
19	0.0000034	0.14	99.93
20	0.0000018	0.07	100

c)

	Sopstvene vrednosti	Proporcija	Kumulativno
1	0.0011277	39.56	39.56
2	0.0008274	29.03	68.59
3	0.0002905	10.19	78.78
4	0.0001432	5.02	83.80
5	0.0000943	3.31	87.11
6	0.0000655	2.29	89.41
7	0.0000523	1.84	91.24
8	0.0000429	1.51	92.75
9	0.0000361	1.27	94.02
10	0.0000291	1.02	95.04
11	0.0000253	0.89	95.93
12	0.0000227	0.79	96.72
13	0.0000216	0.76	97.48
14	0.0000180	0.63	98.11
15	0.0000142	0.49	98.61
16	0.0000131	0.46	99.07
17	0.0000108	0.38	99.44
18	0.0000103	0.36	99.81
19	0.0000036	0.13	99.93
20	0.0000019	0.07	100

Prilog Tabela 3. Srednje vrednosti veličine centroida (CS) i standardne devijacije (SD) za premaksilu, nazale, moždanu čauru, prefrontale, palatinum, pterigoideum, ektopteroideum, maksilu, supratemporale, kvadratum, asp (artikularni deo donje vilice) i dentalnu kost.

	<i>N. natrix</i>		<i>N. tessellata</i>	
	Ženke	Mužjaci	Ženke	Mužjaci
premaksila	3.95 ± 0.49	3.33 ± 0.31	4.09 ± 0.72	3.46 ± 0.53
nazale	4.51 ± 0.57	3.87 ± 0.40	5.09 ± 0.86	4.28 ± 0.54
moždana čaura	38.32 ± 3.18	33.00 ± 1.93	42.13 ± 4.79	36.21 ± 3.49
prefrontale	4.85 ± 0.76	4.13 ± 0.54	4.70 ± 0.54	4.00 ± 0.33
palatinum	8.15 ± 0.93	6.70 ± 0.55	8.42 ± 1.25	7.10 ± 0.98
pteroideum	16.29 ± 2.15	11.78 ± 1.10	20.41 ± 3.22	15.67 ± 2.15
ektopteroideum	9.87 ± 1.21	7.19 ± 0.66	10.60 ± 1.75	8.32 ± 1.29
maksila	13.04 ± 1.37	11.10 ± 0.90	18.58 ± 2.63	15.72 ± 2.13
supratemporale	8.28 ± 1.09	5.52 ± 0.56	9.27 ± 1.57	7.05 ± 1.05
kvadratum	8.05 ± 1.25	5.47 ± 0.72	10.66 ± 2.18	7.72 ± 1.42
asp	20.53 ± 2.71	14.78 ± 1.18	23.98 ± 3.61	18.16 ± 2.55
dentale	12.91 ± 1.47	10.28 ± 0.97	16.53 ± 2.49	13.28 ± 1.71

Prilog Tabela 4. RV koeficijenti (gornji brojevi) i značajnosti (donji brojevi) pre korekcije za alometriju. Rezultati 2B-PLS analiza na objedinjenim kovarijacionim matricama korigovanim za efekte vrste i pola. Vrednosti za simetričnu komponentu varijabilnosti oblika date su ispod dijagonale (funkcijska integracija), a za asimetričnu komponentu iznad dijagonale (razvojna integracija). Vrednosti na dijagonali predstavljaju RV koeficijente između leve i desne kopije struktura sa preklapajućom simetrijom. Statistički značajne p vrednosti su date podebljanim fontom, a statistički značajne vrednosti nakon Bonferoni korekcije za višestruka poređenja su zasenčene. asp - artikularni deo donje vilice.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1 premaksila	–	0.12	0.16	0.12	0.17	0.07	0.12	0.16	0.12	0.08	0.10	0.05
	–	0.1955	0.2854	0.5689	0.0071	0.9597	0.0612	0.1819	0.0553	0.6709	0.6678	0.8756
2 nazale	0.07	–	0.16	0.12	0.12	0.17	0.07	0.19	0.15	0.12	0.12	0.08
	0.7246	–	0.5364	0.8537	0.4010	0.0099	0.9334	0.0423	0.0067	0.2029	0.5082	0.4989
3 moždana čaura	0.16	0.14	–	0.28	0.20	0.24	0.13	0.24	0.22	0.19	0.23	0.12
	0.0676	0.1067	–	0.0001	0.0823	0.0242	0.5178	0.1208	0.0005	0.0176	0.0214	0.3620
4 prefrontale	0.17	0.16	0.44	0.63	0.15	0.16	0.10	0.21	0.07	0.13	0.18	0.10
	0.0177	0.0099	0.0001	0.0001	0.3861	0.1165	0.8266	0.1002	0.9912	0.3432	0.0428	0.4848
5 palatinum	0.20	0.16	0.36	0.31	0.67	0.17	0.10	0.18	0.12	0.11	0.14	0.05
	0.0001	0.0058	0.0001	0.0001	0.0001	0.0522	0.5323	0.1905	0.1945	0.5188	0.2360	0.9885
6 ptergoideum	0.14	0.13	0.20	0.15	0.10	0.58	0.09	0.15	0.09	0.08	0.11	0.07
	0.0178	0.0251	0.0024	0.0758	0.3844	0.0001	0.5018	0.4522	0.5064	0.8084	0.6352	0.7656
7 ektopterigoideum	0.20	0.10	0.27	0.25	0.21	0.15	0.65	0.13	0.07	0.07	0.12	0.11
	0.0001	0.1929	0.0001	0.0001	0.0004	0.0066	0.0001	0.3981	0.5630	0.7982	0.1593	0.0389
8 maksila	0.19	0.16	0.40	0.30	0.42	0.16	0.32	0.71	0.14	0.18	0.16	0.13
	0.0018	0.0047	0.0001	0.0001	0.0001	0.0121	0.0001	0.0001	0.2040	0.0285	0.4217	0.1281
9 supratemporale	0.06	0.07	0.19	0.15	0.09	0.12	0.08	0.09	0.57	0.12	0.15	0.13
	0.8078	0.5217	0.0016	0.0288	0.3733	0.0318	0.4430	0.5943	0.0001	0.0703	0.0199	0.0085
10 kvadratum	0.09	0.07	0.29	0.20	0.16	0.08	0.15	0.19	0.29	0.74	0.12	0.06
	0.1731	0.3498	0.0001	0.0001	0.0030	0.3442	0.0020	0.0001	0.0001	0.0001	0.1865	0.6669
11 asp	0.17	0.11	0.25	0.20	0.20	0.13	0.24	0.18	0.12	0.20	0.63	0.14
	0.0030	0.1253	0.0001	0.0023	0.0007	0.0500	0.0001	0.0050	0.0413	0.0002	0.0001	0.0120
12 dentale	0.15	0.13	0.26	0.27	0.15	0.09	0.25	0.21	0.06	0.21	0.18	0.49
	0.0030	0.0103	0.0001	0.0001	0.0044	0.1408	0.0001	0.0001	0.4414	0.0001	0.0013	0.0001

Prilog Tabela 5. RV koeficijenti (gornji brojevi) i značajnosti (donji brojevi) nakon korekcije za alometriju. Rezultati 2B-PLS analiza na objedinjenim kovarijacionim matricama korigovanim za efekte vrste i pola. Vrednosti za simetričnu komponentu varijabilnosti oblika date su ispod dijagonale (funkcijska integracija), a za asimetričnu komponentu iznad dijagonale (razvojna integracija). Vrednosti na dijagonali predstavljaju RV koeficijente između leve i desne kopije struktura sa preklapajućom simetrijom. Statistički značajne p vrednosti su date podebljanim fontom, a statistički značajne vrednosti nakon Bonferoni korekcije za višestruka poređenja su zasenčene. asp - artikularni deo donje vilice.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	–	0.13	0.17	0.13	0.15	0.07	0.13	0.16	0.11	0.07	0.11	0.07
premaksila	–	0.0867	0.1512	0.3316	0.0277	0.9641	0.0373	0.1147	0.1749	0.8630	0.5366	0.6193
2	0.07	–	0.15	0.11	0.14	0.16	0.06	0.18	0.15	0.12	0.11	0.08
nazale	0.6361	–	0.6428	0.9248	0.1907	0.0282	0.9648	0.1069	0.0058	0.1692	0.6370	0.4966
3	0.16	0.12	–	0.27	0.20	0.25	0.13	0.22	0.23	0.20	0.24	0.11
moždana čaura	0.2435	0.5895	–	0.0006	0.1086	0.0209	0.4772	0.2385	0.0003	0.0084	0.0320	0.5337
4	0.15	0.14	0.29	0.54	0.17	0.16	0.09	0.20	0.08	0.13	0.18	0.09
prefrontale	0.1918	0.0719	0.0001	0.0001	0.1205	0.0817	0.8835	0.1431	0.9788	0.3630	0.0483	0.5436
5	0.16	0.14	0.20	0.18	0.57	0.16	0.09	0.17	0.11	0.10	0.14	0.05
palatinum	0.0083	0.0301	0.0578	0.1126	0.0001	0.0736	0.6686	0.2584	0.3535	0.5937	0.2861	0.9918
6	0.17	0.12	0.20	0.15	0.10	0.58	0.08	0.15	0.10	0.08	0.12	0.06
ptergoideum	0.0015	0.0302	0.0031	0.1678	0.7262	0.0001	0.6994	0.4552	0.3665	0.8634	0.4700	0.7768
7	0.19	0.10	0.24	0.21	0.15	0.22	0.63	0.14	0.07	0.07	0.11	0.11
ektoptergoideum	0.0003	0.1635	0.0001	0.0002	0.0380	0.0001	0.0001	0.2523	0.6254	0.7697	0.2353	0.0491
8	0.19	0.10	0.34	0.21	0.23	0.16	0.25	0.71	0.13	0.17	0.15	0.12
maksila	0.0012	0.2892	0.0001	0.0039	0.0001	0.0160	0.0001	0.0001	0.3097	0.0370	0.5712	0.2114
9	0.07	0.06	0.21	0.15	0.11	0.12	0.11	0.11	0.57	0.12	0.14	0.11
supratemporale	0.5401	0.7238	0.0007	0.0369	0.2747	0.0358	0.0779	0.1611	0.0001	0.0524	0.0455	0.0289
10	0.08	0.05	0.19	0.11	0.10	0.09	0.09	0.21	0.32	0.70	0.12	0.05
kvadratum	0.3578	0.7009	0.0024	0.3409	0.3098	0.1697	0.2076	0.0001	0.0001	0.0001	0.2638	0.8342
11	0.15	0.11	0.21	0.19	0.16	0.14	0.22	0.14	0.14	0.15	0.64	0.14
asp	0.0164	0.1268	0.0078	0.0177	0.0370	0.0241	0.0001	0.1054	0.0153	0.0055	0.0001	0.0179
12	0.12	0.09	0.20	0.13	0.11	0.11	0.17	0.23	0.07	0.08	0.16	0.42
dentale	0.0285	0.1417	0.0008	0.1784	0.2139	0.0756	0.0021	0.0001	0.3422	0.1439	0.0044	0.0001

Biografija autora

Marko Z. Anđelković rođen je 13.07.1987. godine u Vranju, gde je završio osnovnu školu i gimnaziju. Diplomirao je 2011. godine na Biološkom fakultetu Univerziteta u Beogradu (studijska grupa Biologija, studijski program Morfologija, sistematika i filogenija životinja) sa prosečnom ocenom 9,02. Diplomski rad pod naslovom „Uporedna analiza morfološke varijabilnosti i polnog dimorfizma ribarice (*Natrix tessellata*) iz dve populacije sa područja Republike Makedonije i Republike Srbije“ odbranio je sa ocenom 10. Školske 2011/2012. godine upisao je doktorske studije na Biološkom fakultetu Univerziteta u Beogradu (studijski program Biologija, modul Morfologija, sistematika i filogenija životinja). Kao stipendista Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja Republike Srbije, od aprila 2012. do juna 2013. godine, angažovan je na projektu 173043 „Diverzitet vodozemaca i gmizavaca Balkana: evolucionni aspekti i konzervacija“. Od juna 2013. godine zaposlen je kao istraživač pripravnik na Odeljenju za evolucionu biologiju Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ Univerziteta u Beogradu. U zvanje istraživač saradnik izabran je 13.11.2014. godine. Od 2013. godine angažovan je na projektu 173007 „Evolucija u laboratoriji i adaptacije u prirodi“.

Rezultate svog dosadašnjeg istraživačkog rada objavio je u okviru 16 naučnih radova u časopisima međunarodnog značaja i četiri saopštenja prezentovana na skupovima međunarodnog značaja.

Прилог 1.

Изјава о ауторству

Потписани-а Марко З. Анђелковић

број индекса Б3032/2011

Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

Морфолошка варијабилност кинетичког главеног скелета и пилеуса змија из

рода *Natrix* (*N. natrix* и *N. tessellata*)

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

Потпис докторанда

У Београду, 24.07.2017.

Анђелковић Марко

Прилог 2.

Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора Марко З. Анђелковић

Број индекса Б3032/2011

Студијски програм Морфологија, систематика и филогенија животиња

Наслов рада Морфолошка варијабилност кинетичког главног скелета и пилеуса
змија из рода *Natrix* (*N. natrix* и *N. tessellata*)

Ментори

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

др Љиљана Томовић, редовни професор, Универзитет у Београду - Биолошки
факултет

Потписани/а Марко З. Анђелковић

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

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

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

Потпис докторанда

У Београду, 24.07.2017.

Анђелковић Марко

Прилог 3.

Изјава о коришћењу

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

Морфолошка варијабилност кинетичког главеног скелета и пилеуса змија из рода *Natrix* (*N. natrix* и *N. tessellata*)

која је моје ауторско дело.

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

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

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

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

Потпис докторанда

У Београду, 24.07.2017.

Анђелковић Марко

1. Ауторство - Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце, чак и у комерцијалне сврхе. Ово је најслободнија од свих лиценци.

2. Ауторство – некомерцијално. Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела.

3. Ауторство - некомерцијално – без прераде. Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела. У односу на све остале лиценце, овом лиценцом се ограничава највећи обим права коришћења дела.

4. Ауторство - некомерцијално – делити под истим условима. Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада.

5. Ауторство – без прераде. Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела.

6. Ауторство - делити под истим условима. Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада. Слична је софтверским лиценцама, односно лиценцама отвореног кода.