

УНИВЕРЗИТЕТ У БЕОГРАДУ

ШУМАРСКИ ФАКУЛТЕТ

Филип А. Јовановић

**ТАКСОНОМИЈА И ЕКОЛОГИЈА ВРСТА  
РОДА *GALANTHUS* L.  
(AMARYLLIDACEAE)  
У СРБИЈИ**

докторска дисертација

Београд, 2019.

UNIVERSITY OF BELGRADE

FACULTY OF FORESTRY

Filip A. Jovanović

**TAXONOMY AND ECOLOGY OF THE  
GENUS *GALANTHUS* L.  
(AMARYLLIDACEAE)  
IN SERBIA**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2019

**Ментор:**

Др Драгица Обратов-Петковић, редовни професор  
Универзитет у Београду – Шумарски факултет

**Комисија:**

Др Ивана Бједов, доцент  
Универзитет у Београду – Шумарски факултет

Др Јелена М. Алексић, виши научни сарадник  
Универзитет у Београду – Институт за молекуларну генетику и генетичко  
инжењерство

Др Гордана Томовић, ванредни професор  
Универзитет у Београду – Биолошки факултет

Др Марина Мачукановић-Јоцић, редовни професор  
Универзитет у Београду – Пољопривредни факултет

**Датум одбране:**

Теренска истраживања представљена у докторској дисертацији су изведена у складу са дозволама које су дали Министарство животне средине, рударства и просторног планирања (бр. 355-01-833/2012-03), Министарство енергетике, развоја и заштите животне средине (бр. 353-01-423/2013-08), као и Министарство пољопривреде и заштите животне средине (бр. 353-01-535/2014-08 и 353-01-838/2015-17). Поједина истраживања су изведена у оквиру научно-истраживачких пројеката, које је финансирао Министарство просвете, науке и технолошког развоја (бр. 46009, 43007, 173030 и 31070).

Најпре, желим да изразим захвалност својој менторки, др Драгици Обратов-Петковић, редовном професору на Шумарском факултету – Универзитета у Београду, на стрпљењу, разумевању, предузетљивости, поверењу и корисним саветима у свим сегментима истраживања.

Посебну захвалност дугујем коменторки, др Јелени М. Алексић, вишем научном сараднику на Институту за молекуларну генетику и генетичко инжењерство – Универзитета у Београду, која је водила молекуларно-генетички део истраживања, дизајнирала прајмер за амплификацију једног региона, оспособила ме за рад у лабораторији и тумачење резултата, и пружила велику стручну подршку од готово самог почетка истраживања.

Захваљујем се такође др Гордани Томовић, ванредном професору на Биолошком факултету – Универзитета у Београду, на пруженој помоћи током морфометријских истраживања и сугестија које су допринеле квалитету докторске дисертације. Др Марини Мачукановић-Јоцић, редовном професору на Пољопривредном факултету – Универзитета у Београду, захваљан сам на помоћи и стручним саветима које ми је пружила током истраживања медоносности и палиноморфологије. Др Ивану Бједов, доценту на Шумарском факултету – Универзитета у Београду, захваљујем се на корисним саветима и подршци током истраживања и рада на дисертацији.

Такође, захваљујем се др Снежани Вукојичић, руководиоцу Хербаријума Института за ботанику – Универзитета у Београду (БЕОУ) и др Марјану Никетићу, музејском саветнику у Хербаријуму Природњачког музеја у Београду (БЕО), што су ми омогућили приступ хербарским збиркама, као и проф. др Божу Палу на литератури и приступу збирци Хербаријума Департамента за биологију и екологију, Природно-математичког факултета – Универзитета у Новом Саду (BUNS).

Захвалност желим да изразим колегама и осталим особама, које су ми пружиле драгоцену помоћ у сакупљању материјала за анализу и податке о распрострањењу истраживаних врста – Слободану Стевчићу, Михаилу Вујићу, Миодрагу Ђирковићу, Браниславу Вјергу, Бобану Матићу, Секули Опанчићу, Горану Стаменковићу, Зорану Пешићу, Ангелини Петричевић, Предрагу и Миодрагу Петровићу, дипл. инжењерима Марку Драгојловићу, Слободану Врљановићу, Николи Јовановићу, Александру Влаићу, Александру Живановићу и Славку Јовановићу, др Снежани Вукојичић, др

Марјану Никетићу, др Синиши Шкондрићу, др Ласлу Барти, проф. др Владимиру Стевановићу, проф. др Бојану Златковићу и проф. др Ивану Радосављевићу.

Захваљујем се др Петру Марину, редовном професору на Биолошком факултету – Универзитета у Београду, што ми је омогућио приступ и обуку у Лабораторији за молекуларна истраживања, као и колеги Урошу Бузуровићу што ме је упознао са правилима рада у лабораторији и практично демонстрирао изолацију ДНК. Захваљујем се проф. др Зори Дајић-Стевановић и проф. др Ивану Шоштарићу са Пољопривредног факултета – Универзитета у Београду, што су ми омогућили рад у Молекуларној лабораторији за таксономију биљака и резистентност на пестициде. Затим, захваљујем се Милошу Бокорову из Универзитетског центра за електронску микроскопију из Новог Сада, за обављен рад у Лабораторији за микробиологију. Такође, захваљујем се проф. др Мирјани Шијачић-Николић, руководиоцу Лабораторије за биотехнологију Шумарског факултета – Универзитета у Београду, за приступ и рад у овој лабораторији.

Посебно се захваљујем др Бојану Златковићу, ванредном професору на Департману за биологију и екологију, Природно-математичког факултета – Универзитета у Нишу, што ми је омогућио приступ шешко доступној литератури и уступио фотографије са терена.

Такође, захваљујем се др Марији Нешић, доценту на Шумарском факултету – Универзитета у Београду, што ме је упутила у рад са софтвером за статистичку обраду података. Захваљујем се и колегиницама са Института за шумарство Београд, мастер инж. Наталији Момировић, др Сузани Митровић, мастер инж. Марији Милосављевић, дипл. инж. Ивани Живановић, на изради и обради појединих графичких прилога докторске дисертације. За техничку помоћ, стрпљење и предусретљивост приликом обликовања ове дисертације, захвалност дугујем колегиници Др Соњи Брауновић, научном сараднику на Институту за шумарство Београд, без чије помоћи дисертација не би имала квалитет који има. Захваљујем се др Зорану Милетићу, вишем научном сараднику, и осталим колегама са Института за шумарство Београд, на челу са директором др Арубинком Ракоњцем, научним саветником, за пружену помоћ, подршку и разумевање у пресудним тренуцима. За лектуру текста на енглеском језику захваљујем се проф. Драгани Плић, наставнику страног језика на Шумарском факултету – Универзитета у Београду. За лектуру текста на српском језику завалност дугујем драгој пријатељици дипл. филологу Јелени Ђирић.

Неизмерно сам захвалан мајци, оцу, брату, тети Нади, Милошу и другим драгим особама, чија је подршка у најтежим тренуцима допринела да истрајем на одабраном путу.

Захвалност за највећу пожртвованост дугујем баби, која ми је пренела љубав према биљкама и без које би мој животни пут несумњиво био другачији, а ово дело не би угледало светлост дана. Стога ово дело њој посвећујем, са неисказивим жаљењем што она није дочекала овај дан.

## КЉУЧНА ДОКУМЕНТАЦИОНА ИНФОРМАЦИЈА

Редни број (РБ):	
Идентификациони број (ИБР):	
Тип документа (ТД):	Монографска публикација
Тип записа (ТЗ):	Текстуални штампани документ
Врста рада (ВР):	Докторска дисертација
Аутор (АУ):	Филип Јовановић, дипл. инж.
Ментор / Ко-ментор (МН):	Др Драгица Обратов-Петковић, редовни професор Универзитета у Београду – Шумарског факултета
Наслов рада (НР):	Таксономија и екологија врста рода <i>Galanthus</i> L. (Amaryllidaceae) у Србији
Језик публикације (ЈЗ):	Српски / ћирилица
Језик извода (ЈИ):	Српски / енглески
Земља публикавања (ЗП):	Србија
Географско подручје (УГП):	Србија
Година (ГО):	2019
Издавач (ИЗ):	Ауторски репринт
Место и адреса (МА):	11030 Београд, Кнеза Вишеслава 1
Физички опис рада (бр. погл./стр./лит.навода/таб./сл./граф./прил.):	7 поглавља, 230 страна, 421 лит. навод, 20 табела, 17 слика
Научна област (НО):	Биотехничке науке
Ужа научна област:	Пејзажна архитектура и хортикултура
Научна дисциплина (НД):	Таксономија биљака
УДК:	
Чува се (ЧУ):	Библиотека Шумарског факултета, Кнеза Вишеслава 1, 11030 Београд, Србија
Важна напомена (ВН):	Нема

## ТАКСОНОМИЈА И ЕКОЛОГИЈА ВРСТА РОДА *GALANTHUS* L. (AMARYLLIDACEAE) У СРБИЈИ

### Резиме

Врсте рода *Galanthus* су вишегодишње зељасте биљке са луковицом, распрострањене у Европи и Малој Азији. Због садржаја биоактивних састојака, привукле су велико интересовање у фармакологији, а због изгледа цвета и као ране пролећнице гаје се и у декоративне сврхе. Опстанак многих врста овога рода је у природи угрожен, услед уништавања њихових станишта и прекомерног сакупљања луковица за трговину у хортикултури. Због изразите варијабилности јединки и ограничених могућности у јасном дефинисању морфолошких карактера, многе припаднике рода *Galanthus* није могуће једноставно и поуздано идентификовати, што отежава примену трговинских и конзервационих стандарда. Бројна истраживања су спроведена ради расветљавања таксономских проблема присутних у оквиру овога рода, али је род остао недовољно истражен у Србији и централном делу Балканског полуострва. Истраживањем на терену установљено је да је род *Galanthus* у флори Србије представљен двама врстама. *Galanthus nivalis* L. је забележена у свим флористичким регионима земље у различитим шумским заједницама, на широком опсегу надморских висина (70 до изнад 2100 m), док је врста *G. elwesii* Hook. f. углавном заступљена у источној Србији, на падинама и вртачама планинских букових шума, изнад 1000 m н. в. На основу 13 анализираних морфометријских карактера, утврђена је диференцијација између проучаваних врста и диференцијација популација врсте *G. nivalis*. Популације врсте *G. nivalis* из долине реке Пчиње, Нишке Бање и са Озрена разликују се од популација ове врсте са других локалитета по уским листовима, који у младости често поседују воштану превлаку дуж средишњег нерва, док се популација са Радана може морфолошки одредити по стубићу тучка – који је у просеку краћи од прашника. Резултати фенолошких осматрања потврђују постојање значајних разлика између проучаваних популација. Популације показују релативну стабилност током три године осматрања у односу на почетак фенофазе цветања, стога је издвојено осам група, које се у великој мери подударују са генетичким групама. Компаративном анализом продукције нектара, у проучаваних врста су установљене мале и приближно једнаке вредности укупне дневне количине нектара по цвету (*G. nivalis*  $0,04 \pm 0,03$   $\mu\text{l}/\text{дан}$ ; *G. elwesii*  $0,05 \pm 0,02$   $\mu\text{l}/\text{дан}$ ). Укупна продукција нектара своди се на количину нектара која се лучи првога

дана по отварању цветова – у јутарњим часовима, када су коеволутивни инсекти опрашивачи најактивнији. У случају да опрашивање инсектима изостане, цветови врста овога рода су компатибилни и за самооплодњу, те су им и мале количине нектара сасвим довољне за одвијање репродукције. Палиноморфолошким анализом је утврђено да су поленова зрна двеју аутохтоних врста у Србији (и четири алохтоне врсте) билатерално симетрична, хетерополарна, моносулкатна, облатна, елиптична (поларно посматрано) и мале до средње величине (22,51–29,39  $\mu\text{m}$ ). Орнаментација егзине је по типу микроругулатно-микроперфоратна. Према односу поларне осе и екваторијалног дијаметра начињена је диференцијација врста, која се подудара са рапчлађењем рода *Galanthus* на серије и подсерије sensu Davis – што је углавном потврђено и резултатима молекуларно-генетичких анализа. На нивоу популационе варијабилности, пречник перфорација је једина палиноморфолошка одлика која омогућава интерспецијску диференцијацију врста овога рода на подручју Србије, као и инфраспецијску диференцијацију у оквиру врсте *G. nivalis*. Од три амплификована пластидна региона, за које је било могуће одредити примарни редослед нуклеотида, већи број супституција база и дужинских мутација имали су региони *trnL-trnF* и *rps16-trnK* (39), а мањи – регион *trnE-trnT* (21). У матриксу састављеном од три испитивана региона (*rps16-trnK*, *trnL-trnF*, *trnE-trnT*), поравнате дужине 2253 бр, у 48 представника рода *Galanthus* са централног дела Балканског полуострва и по једне јединке врста *G. plicatus*, *G. gracilis* и *G. woronovii*, детектована је 71 позиција са супституцијама база, 20 индела (инсерције и делеције) дужине 1–63 бр, четири дупликације дужине 4–8 бр, као и четири микросателита мотива T(n) и A(n). ML стабло, конструисано на основу GTR+G модела еволуције, показује да врсте *G. nivalis* и *G. reginae-olgae* чине једну добро подржану групу (Клада I, BS=83%), *G. gracilis* и *G. plicatus* су сестринске, чине другу умерено подржану кладу (Клада II, BS=61%), и имају заједничког претка са претходним двема врстама, *G. elwesii* и *G. woronovii* су сестринске, чине трећу добро подржану кладу (Клада III, BS=100%), и имају заједничког претка са свим осталим проучаваним врстама. Ово се подудара са рапчлађењем рода на серије sensu Davis, с тим што је *G. gracilis* груписана са врстама серије *Galanthus*, уместо са проучаваним врстама серије *Latifolii*. Међутим, односи врста *G. nivalis* и *G. reginae-olgae*, као и односи субклада у оквиру Кладе I, остали су неразјашњени, због недовољне варијабилности испитиваних хлоропластних региона, интра- и интерспецијске хибридизације и(ли) некомплетног сортирања линија. Односе линија врсте *G. nivalis* који филогенетском



анализом нису били разрешени и потенцијалне путање миграција којима се врста у прошлости ширила на Балканском полуострву откривају резултати филогеографске анализе. Поређењем генеалошки везаних линија и њихове садашње дистрибуције, може се закључити да је након древне колонизације Балканског полуострва неколико популација *G. nivalis*, које су данас географски међусобно удаљене, задржало древне полиморфизме. Након тога, долазило је до појава дивергенције, диференцијације и експанзије линија у овом региону у више праваца. Једна линија *G. nivalis* се ширила по западној, централној и источној Србији, као и Румунији, а друга по Војводини и источној, југоисточној и јужној Србији. Прва од ових линија је генеалошки блиска са популацијама *G. nivalis*, које су данас распрострањене у континенталној Хрватској и Словенији, као и са популацијама врсте у Истри. Присуство ретикуларне структуре у центру МЈ мреже указује на честу појаву интраспецијске хибридизације јединки, које су задржале древне молекуларне карактере, као и на интерспецијску хибридизацију врста *G. nivalis* и *G. reginae-olgae* у Хрватској, током које је дошло до цитоплазматске интрогресије хлоропластног генома прве врсте у другу врсту. Међутим, присуство јединки *G. reginae-olgae* у којих није уочена цитоплазматска интрогресија, а које су присутне на истом локалитету у Хрватској (Дубровник), те њихово позиционирање у МЈ мрежи указује на то да је *G. reginae-olgae* релативно млада врста, да је највероватније настала од линије *G. nivalis* која је данас распрострањена у источној, југоисточној и јужној Србији. У матриксу три хлоропластна региона, детектован је и одређен број молекуларних карактера, који су синапоморфни за врсте *G. plicatus* (6), *G. elwesii* (10), *G. gracilis* (3), *G. woronowii* (16), вероватно *G. reginae-olgae* (6) и један карактер који одваја проучаване припаднике серије *Latifolii* од врста серије *Galanthus*, те се може користити у таксономске сврхе. Иако филогенетска анализа није показала јасну дистинкцију популација *G. nivalis* из јужне, југоисточне и источне Србије од осталих проучаваних популација, услед њихове комплексне еволутивне историје на подручју Балканског полуострва, уочена је тенденција њиховог одвајања у оквиру филогеографске линије дистрибуиране дуж Велике и Јужне Мораве. Укључење додатних хлоропластних региона и узорака у анализу би највероватније допринело разрешењу ових односа. Дискутабилно је да ли ове популације завређују укључивање у званичну таксономију врсте *G. nivalis* на било којем инфраспецијском нивоу, но имајући у виду њихове декоративне особине селекционисане биљке могу бити уведене у културу као украсне биљке. Резултати истраживања доприносе бољем познавању биологије, еволуционе

историје, као и сродничких веза унутар комплексне групе врста из рода *Galanthus* у централном делу Балканског полуострва.

**Кључне речи:** *Galanthus*, централни Балкан, дистрибуција, екологија, морфологија, палиноморфологија, фенологија, продукција нектара и опрашивање, филогенија и филогеографија, таксономија

**Научна област:** Биотехничке науке

**Ужа научна област:** Пејзажна архитектура и хортикултура

**УДК:**

## KEY WORD DOCUMENTATION

Accession number (ANO):  
Identification number (INO):  
Document type (DT): Monograph documentation  
Type of record (TR): Textual printed document  
Contents code (CC): Doctoral dissertation  
Author (AU): BSc Filip Jovanović  
Menthor (MN): Dr Dragica Obratov-Petković, full professor  
University of Belgrade, Faculty of Forestry  
Title (TI): Taxonomy and ecology of the genus  
*Galanthus* L. (Amaryllidaceae) in Serbia  
Language of text (LT): Serbian / Cyrillic alphabet  
Language of abstract (LA): Serbian / English  
Country of publication (CP): Serbia  
Locality of publication (LP): Belgrade  
Publication year (PY): 2019  
Publisher (PU): The author's reprint  
Publication place (PP): 11030 Belgrade, 1 Kneza Višeslava  
Physical description (PD): 7 chapters, 230 pages, 421 references, 20  
tables, 17 figures  
Scientific field (SF): Biotechnical Sciences  
Special topics (ST): Landscape Architecture and Horticulture  
Scientific discipline (SD): Plant Taxonomy  
UC:  
Holding data (HD): Library of Faculty of Forestry, 1 Kneza  
Višeslava, 11030 Belgrade, Serbia  
Note (N): –

# TAXONOMY AND ECOLOGY OF THE GENUS *GALANTHUS* L. (AMARYLLIDACEAE) IN SERBIA

## Summary

Species of the genus *Galanthus* are perennial bulbous plants, native to Europe and Asia Minor. They have drawn considerable attention in pharmacology, due to the content of bioactive compounds. In addition, they are widely cultivated as ornamental plants, thanks to the early flowering period and attractive flowers. Survival of many species of the genus is threatened in the wild, as a result of the destruction of their habitats and the collection of bulbs for the horticultural trade. Because of the lack of clearly definable morphological characters and the presence of great variability, species of the genus *Galanthus* are difficult to distinguish and classify, which causes problems in the implementation of trade and conservation policies. Numerous studies have been conducted in order to clarify complex taxonomical issues within this genus, but the genus has remained insufficiently investigated in Serbia and the central part of the Balkan Peninsula. The latest field investigations have revealed that there are two species of the genus *Galanthus* in the flora of Serbia. *Galanthus nivalis* L. has been recorded in all regions of the country, in various forest communities and ranging altitudes from 70 m to above 2100 m, whereas *G. elwesii* Hook. f. is mostly found in eastern Serbia, on slopes and in sinkholes of montane beech forests, at altitudes above 1000 m. Based on the measurements of 13 morphological characters, differentiation between the two studied species and the infraspecific differentiation of *G. nivalis* have been determined. Populations of *G. nivalis* from Pčinja River valley, Niška Spa and Mt. Ozren are distinguishable from the others by their narrow leaves which often possess a conspicuous stripe of wax running along the central vein, while the population of Mt. Radan is easily recognizable by its styles that are shorter than the stamens. Results of the phenological observations have confirmed that there are significant differences between the studied populations. During the three-year observation period, the populations had relatively stable first flowering dates; thus, 8 phenological groups were established, which were mainly in agreement with the genetical groups. The analysis of nectar production and pollination shows that species *G. nivalis* and *G. elwesii* produce very small amounts of nectar (*G. nivalis*  $0.04 \pm 0.03$   $\mu\text{l/day}$ ; *G. elwesii*  $0.05 \pm 0.02$   $\mu\text{l/day}$ ). The total nectar production in both species is reduced to the amount of nectar secreted in the morning, the day after the flower opening, which coincides with the activity period of specialized insect pollinators. If the

pollination fails, the flowers are also partially self-compatible, so even small nectar amounts are sufficient for reproduction. The results of the palynomorphological study show that the pollen grains of the two autochthonous *Galanthus* species in Serbia (and four allochthonous species) are bilaterally symmetric, heteropolar, monosulcate, oblate, elliptic in polar view and small to medium in size (from 22.51  $\mu\text{m}$  to 29.39  $\mu\text{m}$ ). The exine sculpturing pattern is microperforate-microrugulate. Based on the polar axis to equatorial diameter ratio – differentiation of species was made that conformed to the division of the genus into series and subseries sensu Davis, which was also confirmed by the results of the molecular analysis. On the level of inter- and infra-population variability, perforation size is the only palynomorphological character that provided differentiation between the autochthonous species in Serbia, as well as infraspecific differentiation of *G. nivalis*. Out of three plastome regions, which were successfully PCR amplified and sequenced, larger number of base substitutions and length mutations was detected in *trnL-trnF* and *rps16-trnK* (39), smaller number of mutations was detected in *trnE-trnT* region (21). In the matrix comprised of all three plastome regions (*rps16-trnK*, *trnL-trnF* and *trnE-trnT*), whose aligned length was 2253 bp in 48 individuals of the genus *Galanthus* from the central part of the Balkan Peninsula and three individuals of *G. plicatus*, *G. gracilis* and *G. woronovii*, a total of 71 positions with base substitutions, 20 indels (insertions or deletions) (1–63 bp), four duplications (4–8 bp), as well as four microsatellites with mononucleotide motif (A or T) were detected. The maximum likelihood (ML) tree, constructed using the GTR+G model (General Time Reversible model with gamma correction) of evolution, revealed that species *G. nivalis* and *G. reginae-olgae* form one well supported clade (Clade I, bootstrap support – BS 83%), while *G. gracilis* and *G. plicatus* are sisters of common ancestry with the previously mentioned two species and form another moderately supported clade (Clade II, BS 61%), and *G. elwesii* and *G. woronovii* are sisters of common ancestry with the rest of four studied species and form the third well supported clade (Clade III, BS 100%). This is in agreement with the division of the genus into series sensu Davis – except for *G. gracilis* that is included in series *Galanthus*, instead of series *Latifolii*. However, the relationships between the individuals of *G. nivalis* and *G. reginae-olgae* and the sub-clades within the Clade I remained unresolved due to the low variability of the tested plastome regions, intra- and intraspecific hybridization and/or incomplete lineage sorting. The unresolved relationships between the lineages of *G. nivalis*, as well as the potential past migration routes of the species on the Balkan Peninsula, were revealed by the results of the phylogeographic analysis. By comparing the genealogical

lineages and their present distribution, it can be concluded that, after the ancient colonization of the Balkan Peninsula, several populations of *G. nivalis*, which are presently geographically distant, retained certain ancient polymorphisms. Afterwards, the divergence, differentiation and expansion of phylogeographical lineages occurred in this region and developed in several directions. One lineage of *G. nivalis* spread across the western, central and eastern Serbia, as well as Romania, while the other one dispersed in Vojvodina and southern, southeastern and eastern Serbia. The first one is genealogically close to the populations of *G. nivalis* presently distributed in the continental Croatia and Slovenia and to the populations of Istria. The presence of a reticulate structure in the centre of the median joining (MJ) network indicates the frequent occurrence of the intraspecific hybridization between individuals which retained ancient molecular characters, as well as the interspecific hybridization of *G. nivalis* and *G. reginae-olgae* in Croatia – characterized by cytoplasmic introgression of the chloroplast genome from the first species into the other one. However, the existence of individuals of *G. reginae-olgae*, also present in Croatia (Dubrovnik), in which cytoplasmic introgression has not been detected and their inferred position in the MJ network indicate that *G. reginae-olgae* is a relatively young species, most probably originating from the lineage of *G. nivalis* presently distributed in the southern, southeastern and eastern Serbia. Within the 2253 bp long matrix, several synapomorphies to certain taxa were observed, and they could be used for barcoding. Six characters were synapomorphic for *G. plicatus*, 10 for *G. ehvesii*, three for *G. gracilis*, 16 for *G. woronowii*, possible six for *G. reginae-olgae*, as well as one for the species belonging to the series *Latifolii*. Even though the ML tree failed to reveal differentiation at the infraspecific level, including populations of *G. nivalis* from southern, southeastern and eastern Serbia, due to their complex evolutionary history in the Balkan Peninsula, certain trends in grouping of individuals belonging to the species were apparent in the MJ network, suggesting that further analyses using additional plastome regions and samples would most likely contribute to resolving their relationships. It is questionable whether these populations merit formal taxonomic recognition at any infraspecific level, but given their decorative qualities, the selected plants can be introduced into cultivation as ornamental plants. The results of the study contribute to the knowledge of biology, evolutionary history and relationships within a complex group of species of the genus *Galanthus* from the central part of the Balkan Peninsula.

**Key words:** *Galanthus*, C Balkans, distribution, ecology, morphology, palynomorphology, phenology, nectar production and pollination, phylogeny and phylogeography, taxonomy

**Scientific field:** Biotechnical Sciences

**Narrow scientific field:** Landscape Architecture and Horticulture

**UDK:**

## САДРЖАЈ

1. УВОД.....	1
1.1. Опште карактеристике рода <i>Galanthus</i> .....	1
1.2. Таксономија рода <i>Galanthus</i> .....	7
1.2.1. Таксономија рода <i>Galanthus</i> у Србији.....	7
2. ДОСАДАШЊА ИСТРАЖИВАЊА РОДА <i>GALANTHUS</i> .....	14
3. ЦИЉ РАДА.....	30
4. МАТЕРИЈАЛ И МЕТОДЕ РАДА.....	31
4.1. Опис локалитетâ и поступак прикупљања биљног материјала за анализу.....	31
4.2. Хоролошка и еколошка истраживања.....	36
4.3. Метода морфолошке анализе.....	37
4.3.1. Поступак узорковања за морфолошку анализу.....	37
4.3.2. Анализиране морфолошке одлике.....	37
4.3.3. Статистичка обрада података добијених морфометријском анализом.....	39
4.4. Метода фенолошке анализе.....	40
4.5. Поступак квантитативног одређивања продукције нектара методом стаклене микрокапиларе и анализа опрашивања.....	40
4.6. Палиноморфолошко истраживање.....	42
4.7. Метода молекуларно-генетичких анализа.....	42
4.7.1. Поступак изолације тоталне геномске ДНК.....	42
4.7.2. Одабир региона хлоропластног генома за молекуларно-генетичке анализе.....	44
4.7.3. Умножавање одабраних хлоропластних региона ланчаном реакцијом полимеразе и секвенцирање.....	45
4.7.4. Филогенетска и филогеографска анализа.....	47



5. РЕЗУЛТАТИ ИСТРАЖИВАЊА .....	52
5.1. Хоролошка и еколошка анализа врста рода <i>Galanthus</i> у Србији .....	52
5.1.1. Преглед распрострањења врста рода <i>Galanthus</i> у Србији по флористичким регионима. ....	56
5.1.1.1. Распрострањење врсте <i>G. nivalis</i> у Србији.....	56
5.1.1.2. Распрострањење врсте <i>G. elwesii</i> у Србији.....	67
5.1.2. Преглед распрострањења инфраспецијских таксона врста рода <i>Galanthus</i> у Србији.....	69
5.1.2.1. Инфраспецијски таксони врсте <i>G. nivalis</i> и њихово распрострањење у Србији.....	69
5.1.2.2. Инфраспецијски таксон врсте <i>G. elwesii</i> и његово распрострањење у Србији.....	71
5.2. Анализа морфолошких карактеристика врста рода <i>Galanthus</i> у Србији.....	71
5.3. Фенолошка анализа рода <i>Galanthus</i> у Србији .....	90
5.4. Анализа продукције нектара и опрашивања рода <i>Galanthus</i> у Србији. ....	94
5.5. Палиноморфолошка анализа рода <i>Galanthus</i> у Србији и централном делу Балканског полуострва.....	97
5.6. Молекуларно-генетичка анализа врста рода <i>Galanthus</i> у Србији и централном делу Балканског полуострва.....	103
5.6.1. PCR амплификација и секвенцирање одабраних хлоропластних региона .....	103
5.6.2. Карактеристике секвенцираних региона.....	108
5.6.3. Филогенетска анализа .....	115
5.6.4. Филогеографска анализа.....	117
6. ДИСКУСИЈА.....	123
6.1. Распрострањење и екологија врста рода <i>Galanthus</i> у Србији.....	123
6.2. Морфологија врста рода <i>Galanthus</i> у Србији.....	134
6.3. Фенологија рода <i>Galanthus</i> у Србији .....	146
6.4. Продукција нектара и опрашивање рода <i>Galanthus</i> у Србији.....	154

6.5. Палиноморфологија врста рода <i>Galanthus</i> у Србији и централном делу Балканског полуострва .....	160
6.6. Еволутивна историја и таксономија врста рода <i>Galanthus</i> у Србији и централном делу Балканског полуострва.....	164
7. ЗАКЉУЧЦИ .....	194
Литература.....	201

# 1. УВОД

## 1.1. Опште карактеристике рода *Galanthus*

*Galanthus* L. је род луковичастих петалоидних монокотила, који обухвата 21 врсту и припада породици Amaryllidaceae J. St.-Hil. (Davis 1999; Bishop *et al.* 2001; Zubov, Davis 2012; Biel, Tan 2013; Tan *et al.* 2014). Назив рода потиче од грчких речи *γάλα* (=млеко) и *άνθος* (=цвет), због беле боје цветног омотача. То су вишегодишње зељасте биљке, чији се већи део годишњег циклуса развића одвија под земљом. Подземни преображени изданак им је права луковица, која је више или мање лоптастог облика и покривена је танким сувим смеђим омотачем (туником). На доњем заравњеном делу луковице (базалној плочи) образују се неразгранате коренове длаке, док се из њеног горњег суженог краја (врата) појављује надземни изданак сачињен од седећих листова и цветне стабљике. Обично се развијају три листа, два дуга, линеарна (асимилациони листови) и један скраћен, опнаст и цевасто обавијен око основе изданка (рукавац). Листови у пупољку могу бити постављени на три начина један насупрот другог – пљоснато (апланатна вернација), нагло повијених крајева ка наличју (експликативна вернација), или лучно тако да један од њих по ширини обавија други (суперволутна вернација). У зависности од врсте, листови су током цветања неколико центиметара дуги, врло кратки или одсутни, будући да се њихов потпун развој достиже након цветања. За време цветања, они могу бити усправни, полуусправни или готово по земљи полегли. На наличју листа учава се средишњи нерв, који се протеже целом дужином листа и најистакнутији је при његовој основи. Боја листа је зелена или плавичастозелена, до зеленкастоплава. Изданак обично садржи само једну цветну стабљику, која на краткој петељци носи појединачан на доле повијен бео цвет и један опнаст зеленкаст приперак у основи петељке. Омотач цвета је левкасто-звонаст, састављен из шест слободних листића, који су сложени у два венца – по три. Спољашњи листићи цвета су удубљени, издужено овални и најчешће потпуно бели, док су унутрашњи упола краћи од спољашњих, готово пљоснати, клинасти до обрнутокопљасте и орнаментисани зеленим мрљама (макулама). Прашника је шест. Тучак је састављен од три оплодна листића. Плодник тучка је потцветан, троок, са бројним семеним замесима у сваком окцу. Плод је кожаста чаура, жутозелене боје, у зрелости пуца на три дела и ослобађа

семе. Семе, у почетку беличасто а касније смеђе, овалног је облика и снадбевено је сочним рожастим додатком (елајозомом) (Davis 1999; Bishop *et al.* 2001).

Род *Galanthus* је заступљен у Европи, Малој Азији и на Блиском истоку (Davis 1999, 2001). Распрострањен је од Пиринеја (Француска и Шпанија) на западу, Кавказа и Ирана на истоку, до Сицилије, Пелопонеза, Егеја, јужне Турске, Либана и Сирије на југу. Како је унет, и гаји се као декоративна биљка, у многим земљама северне Европе, граница природног распрострањења овога рода се на северу не може сасвим поуздано одредити; међутим, сматра се да се његов ареал не пружа северније од 50. упоредника (Davis 1999). Центар специјског диверзитета рода *Galanthus* налази се у Грчкој, као и суседним областима Балкана, Турске и Кавказа (Davis 1999; Bishop *et al.* 2001). Већина врста рода јавља се у шумским пределима, особито у приземном спрату листопадних шума. Осим под шумским склопом, врсте овога рода расту на ивицама шума, у жбунастој вегетацији, на пропланцима, или пак крај потока. Захтевају влажна земљишта са дубоким слојем хумуса, која су по правилу развијена на кречњаку или другим карбонатним стенама. Углавном насељавају планинске области, изнад 1000 m надм. висине (Davis 1999). У *Флори СР Србије* (Stjepanović-Veselić 1975) забележене су две врсте рода *Galanthus*, и то *G. nivalis* L. и *G. graecus* Orph. (= *G. elwesii* Hook. f.). Према биљногеографским ознакама које даје Гајић (1980), прва од ових врста представља понтско-субмедитерански флорни елемент, док је друга западноезијски ендемит.

Род *Galanthus* се обично одликује диплоидним бројем хромозома ( $2n=24$ ), са изузетком појединих врста овога рода – у којих је забележена и триплоидија (*G. rizibensis* Stern, *G. elwesii* и *G. alpinus* Sosn.), тетраплоидија (*G. elwesii*) и хексаплоидија (*G. lagodechianus* Kem.-Nath.) (Davis 1999; Larsen *et al.* 2010). Репродуктивна стратегија врста рода *Galanthus* обухвата како генеративно тако и вегетативно размножавање. Осим што образују семе, врсте овога рода развијају секундарне изданке у пазуху љуспи луковице и око базалне плоче формирају бочне луковице из којих настају нове биљке (Davis 1999; Cox 2013). Цветове ових врста по правилу опрашују пчеле, али се у њих покаткад јавља и самооплодња. Грађа цветова, посебно њихова прилагођеност ентомофилији, ефикасно подстиче странаоплодњу, те се самоопрашивање своди на минимум. Многе врсте рода *Galanthus* су и међуоплодне (интерфертилне) и образују клијаво семе као резултат укрштања са другим врстама рода. Семе разносе мрави (мирмекохорија) (Davis 1999), који за исхрану својих ларви користе елајозом богат уљима и протеинима, а семе одбацују (Slade 2014). Према начину размножавања,

врсте рода *Galanthus* се сврставају у групу клоналних биљака, које одликује смена генеративног и вегетативног размножавања, што омогућава опстанак у хетерогеним условима животне средине. Промена начина размножавања је значајна појава, пошто може снажно утицати на генетичку структуру популација, просторну дистрибуцију и варијабилност биљних врста (Hamrick, Godt 1996; Albert *et al.* 2004; Tarasjev 2005). Генеративно размножавање биљака представља основни извор варијабилности, док клонално размножавање редукује степен укрштања и формирања нових генетичких комбинација у популацијама (Charpentier 2002; Honnay, Bossuyt 2005).

Род *Galanthus* има кратак вегетациони период. Ефемероидне пролећнице листопадних шума прилагођене су да искористе период интензивне инсолације, који траје током зиме и раног пролећа до олиставања дрвећа. Ове биљке се појављују кратко након топлења снега и завршавају своје онтогенетско развиће, укључујући образовање плода, у току само два месеца. Оформивши нове пупољке у луковици, одбацују листове и улазе у стадијум мировања. Међутим, мировање није потпуно у ових биљака, пошто се за време летњих месеци одвија диференцијација у њиховом пупољку (Lapointe 2001). Са унутрашње стране базалне плоче луковице налази се меристем на којем су зачеци будућих органа. У случају рода *Galanthus*, део животног циклуса који се одвија под земљом обично се дешава од касног пролећа до јесени и зиме, када је луковица физиолошки активна и нови изданак се развија у њој. Тако, у врсте *G. nivalis* нови пупољак отпочиње развој у марту, пре овогодишњег периода цветања, и наставља да се развија током наредних 11 месеци (Bishop *et al.* 2001). Ниске температуре земљишта прекидају период мировања и изданак и адвентивни коренови тада почињу да полагано расту из луковице, особито уколико је земљиште влажно (Bishop *et al.* 2001; Lapointe 2001; Cox 2013). На рачун хране ускладиштене у сочним метаморфним листовима луковице, као и воде и минералних материја које црпе адвентивни коренови а конично стабло спроводи до већ формираних органа у луковици, изданак се брзо пробија ка површини (Davis 1999; Lapointe 2001; Slade 2014). Изданак је у почетку потпуно обавијен рукавцем, који има улогу заштите од механичких оштећења која могу настати при проласку кроз тло (Davis 1999; Bishop *et al.* 2001; Cox 2013). На изданку, са развијеним листовима и цветоносном стабљиком, петељка и цвет су повијени, док приперак остаје усправан (Slade 2014). Након увенућа цветова, листови настављају да се развијају, а продукти фотосинтезе складиште се у луковици (Cox 2013). У зрелости, листови и цветна стабљика се све више повијају, те

на крају животног циклуса стабљика са плодом полеже на земљу, плод се отвара и ослобађа семе (Slade 2014). Када се резерве угљених хидрата у луковици надокнаде, индукује се одбацивање лишћа. Од основа листова из претходних година образују се нове љуспе луковице (Davis 1999; Bishop *et al.* 2001). Сваке године развијају се три љуспе – једна из рукавца, а две из основа асимилационих листова. Две су љуспе концентричне, а једна, која се образује из основе листа и најближа је цвету, није сасвим затворена (Artjushenko 1970). Туника се образује од старих и увелих љуспи луковице које се постепено потискују ка споља, како се у средишту образују нове (Cox 2013). У стадијуму мировања, љуспе су сочне и чврсте од накупљених органских супстанци, којима се биљка снабдева у наредној вегетационој сезони (Slade 2014).

Род *Galanthus* је привукао велико интересовање у области фармакологије. У народној медицини се врло мало употребљава (Stjepanović-Veseličić 1975), премда има мишљења да су лековита својства врсте *G. nivalis* била позната још од античког доба. Сматра се да је управо *G. nivalis* била чувена Хомерова биљка  $\mu\tilde{\omega}\lambda\nu$  – којом је Одисеј избавио своју дружину од Киркине магије (антихолинергичког тровања), при повратку из Тројанског рата у Итаку (око 1200 год. п. н. е.) (Plaitakis, Duvoisin 1983). Хемијске особине рода *Galanthus* су биле интензивно истраживане током последње половине прошлога века, када је установљено да органи ових биљака садрже низ биоактивних састојака, као што су галантамин, хемантамин, нарцисин (ликорин) и сцилаин (сцилотоксин) (Cox 2013). Најпознатији међу њима, алкалоид галантамин ( $C_{17}H_{21}NO_3$ ), изолован је први пут 1955. год. из врсте *G. woronowii* Losinsk. (Proskurnina *et al.* 1955). Као један селективни реверзибилни инхибитор ацетилхолинестеразе у централном нервном систему (Rainer 1997), галантамин се користио за ублажавање симптома полиомијелитиса, миастеније, миопатије, полинеуритиса и радикулитиса (Budnikov, Kricsfalasy 1994). Данас је он на тржишту доступан као хидробромидна со, под комерцијалним називима Razadyne® и Nivalin® и намењен је пацијентима који болују од Алцхајмерове болести, али и других неуролошких обољења (Heinrich, Teoh 2004). Специфични лектин GNA (*Galanthus nivalis* agglutinin), који је први пут био изолован из врсте *G. nivalis*, представља ефикасни инсектицид широког спектра, са дејством на штеточине из редова Homoptera, Coleoptera и Lepidoptera. Примењује се у заштити генетски модификованих култура грејпфрута, дувана, парадајза, кромпира, пиринча и пшенице. Постоје наговештаји да се може користити и у терапији ХИВ-а (Human Immunodeficiency Virus) (Cox 2013). Упркос томе што су сви органи врста

рода *Galanthus* отровни – цветови и луковице појединих врста се у неким земљама користе и за непосредну људску исхрану (Kaliszewska, Kołodziejska-Degórska 2015). С обзиром да цветају рано, врсте овога рода имају значаја и као медоносне биљке, нудећи пчелама скроман али драгоцен извор хране у време када нектара и полена нема у изобиљу у окружењу (Јовановић *et al.* 2014).

*Galanthus* је род биљака који се културолошки највише везује за почетак пролећа (Leeds 2000), те као такав представља чест мотив како у фолклору, тако и стваралаштву савремене културе (Slade 2014). У нашем народу, познат је под називом висибоба. Због лепог изгледа цвета и као весници пролећа – висибобе су одувек привлачиле пажњу људи, због чега су пренете у баште, и гаје се као декоративне биљке (Петковић *et al.* 1982). Спадају у најлепше зимске и ранопролећне луковичасте врсте. Отпорне су и једноставне за гајење и цветају у доба године када је већина баштенских биљака још увек у зимском мировању (Davis 1999). Висибобе се обично саде у подножје дрвенастих и жбунастих врста, као што су *Prunus serrulata* Lindl., *Corylus avellana* L., *Cornus mas* L., *Lonicera fragrantissima* Lindl. & Paxton и *Chimonanthus praecox* (L.) Link. У перењацима се комбинују са *Helleborus orientalis* Lam., *Eranthis hyemalis* Salisb., *Cyclamen coum* Mill., *Leucojum vernum* L., *L. aestivum* L., *Anemone blanda* Schott & Kotschy, *Crocus tommasinianus* Herb., *Iris reticulata* M. Bieb., *Narcissus* spp., *Scilla* spp., *Primula* spp., *Bergenia* spp., *Tiarella cordifolia* L., *Arum italicum* Mill., *Hosta* spp., *Asplenium trichomanes* L., *A. scolopendrium* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott и другим врстама. С друге стране, ређе се гаје заједно са зимзеленим биљкама густих крошњи, повијушама, као и инвазивним перенама и не примењују се на травњацима који се често косе. За разлику од многих других родова у култури (на пример, *Rosa* L. и *Narcissus* L.), висибобе имају уједначену морфологију која омогућава комбиновање различитих врста, варијетета и култивара на истом месту – без визуелног несклада. Друга њихова предност је то што чак и обимна колекција биљака не захтева велику површину за гајење (Slade 2014). Скоро све врсте рода су култивисане, укључујући више од 500 сорти. Примена висибоба у хортикултури је доживела нарочити развој током друге половине прошлога века, појавом бројних сорти и форми, од којих су многе завределе висока хортикултурна признања. Последњих година, ове биљке побуђују велико интересовање у Европи, какво није виђено још од почетка двадесетог века. Ентузијазам њихових љубитеља (тзв. галантофила) неретко поприма фанатичне размере, те ретке сорте на аукцијама достижу невероватно високе новчане понуде (Bishop *et al.* 2001).

*Galanthus* је род којим се највише тргује у свету, када је реч о декоративним луковичастим биљкама сакупљеним из природе (Marshall 1993). Највећа количина луковица извози се у Холандију, где се луковице сортирају, пакују и дистрибуирају до међународног тржишта. Продаја се углавном одвија у оквиру граница Европске уније и у Сједињеним Америчким Државама, мада постоје значајна тржишта и у другим деловима света, као што су Јапан и Канада (Bishop *et al.* 2001). Од укупног извоза у Холандију, Турска је снабдевач чак око 65% биљног материјала врста овога рода (Karagüzel *et al.* 2012). Процењује се да је само током петогодишњег периода, између касних осамдесетих и раних деведесетих година прошлога века, било извезено око 175 милиона луковица врсте *G. elwesii* из Турске у Холандију (Davis 1999). Грузија такође извози велике количине луковица, али је ова трговина ограничена само на луковице врсте *G. woronowii* (Bishop *et al.* 2001). Имајући у виду економску добит од извоза, луковице врста рода *Galanthus* у земљама као што су Турска, Грузија и Русија спадају у споредне или недрвне шумске производе. Да би се умањила експлоатација природних популација врста овога рода, компаније у Турској су експериментисале са вештачким узгајањем ових биљака. Успех је био врло ограничен, пошто плантажна производња врста рода *Galanthus* није подједнако исплатива као сакупљање луковица директно из природе (Bishop *et al.* 2001).

Род *Galanthus* има статус угроженог у природи. Опстанак многих врста овога рода је у природи угрожен, с једне стране, услед људске потребе за земљиштем (шумарство, пољопривреда, насељавање), која умањује површине под природним стаништима ових врста, и с друге стране као последица прекомерног сакупљања луковица за трговину у хортикултури, које умањује бројност њихових природних популација (Davis 1999). Осим ова два важна чиниоца, сматра се да на опстанак врста рода *Galanthus* у природи одређен утицај имају и климатске промене (Rønsted *et al.* 2013). Као резултат свих негативних чинилаца, неколико врста рода нашло се на Црвеној листи Међународне уније за заштиту природе (IUCN 2018), док је цео род сврстан у Прилог II, Конвенције о међународној трговини угроженим врстама дивље фауне и флоре (CITES 2018). Масовна трговина је дозвољена само за три врсте рода *Galanthus* – *G. nivalis*, *G. elwesii* и *G. woronowii*. С друге стране, сваки вид трговине забрањен је за врсте *G. krasnovii* Khokhr., *G. alpinus* и *G. cilicicus* Baker (Zonneveld *et al.* 2003). Врсте овога рода је забрањено сакупљати из природе у већини земаља, пошто су заштићене и локалним законима. У Србији су у природи заступљене две врсте и



обе су осим CITES-ом обухваћене националном легислативом као заштићене биљне врсте (Stojanović V. *et al.* 2015). Међутим, и поред свести о потреби за очувањем врста рода *Galanthus* у природи, и њихове светске популарности у хортикултури, односно укупном економском значају, многе припаднике овога рода још увек није могуће једноставно и поуздано идентификовати – што отежава примену трговинских и конзервационих стандарда (Rønsted *et al.* 2013). Због тога је потреба за таксономским истраживањима врста рода *Galanthus* и даље веома изражена.

## 1.2. Таксономија рода *Galanthus*

У систематици биљака, род *Galanthus* заузима следеће место:

Regnum – Plantae

Divisio – Tracheophyta

Subdivisio – Spermatophytina

Class – Magnoliopsida

Superordo – Lilianae

Ordo – Asparagales Link.

Familia – Amaryllidaceae J. St.-Hil.

Genus – ***Galanthus*** L. (Flora Europea 2006).

Према Müller-Doblies и Müller-Doblies (1978), род *Galanthus* спада у подтрибус Galanthinae Рах, заједно са родом *Leucojum* L. Овај подтрибус даље припада трибусу *Narcissinae* Endl. у коме се, осим родова *Galanthus* и *Leucojum*, налазе и родови *Narcissus* и *Sternbergia* Waldst. & Kit. Међутим, према новијим истраживањима (Lledo *et al.* 2004; Larsen *et al.* 2010), род *Galanthus* заједно са родовима *Leucojum* и *Acis* Salisb. чини засебан трибус – Galantheae Parlatores.

### 1.2.1. Таксономија рода *Galanthus* у Србији

Таксономија рода *Galanthus* и опис двеју врста рода у Србији представљени су према класификацији коју предлаже Davis (1999, 2001), уз коришћење расположиве литературе (Adamović 1901, 1911; Stjepanović-Veseličić 1975; Вожа, Obradović 1980; Гајић 1980; Obradović, Вожа 1985; Nikolić, Diklić 1986; Radić 2000) и хербарске грађе (БЕОУ), која се односи на представнике овога рода са подручја Србије.

У флори Србије јављају се две врсте, које су представници двеју серија рода.

Кључ за одређивање серија и подсерија (Davis 1999, 2001):

1а Листови у пупољку пљоснати (апланатна вернација) или са нагло повијеним крајевима ка наличју (експликативна вернација); листови апланатне вернације увек плавичастозелени, никада зеленкастоплави или зелени.

Ареал ограничен на Европу.....I series **Galanthus**

1б Листови у пупољку пљоснати (апланатна вернација) или обухватају један другог (суперволутна вернација); листови апланатне вернације зеленкастоплави или зелени, ређе плавичастозелени.

Ареал ограничен на Турску и Кавказ.....II series **Latifolii** (2)

2а Листови зеленкастоплави.....IIa. subseries **Glucaefolii**

2б Листови зелени.....IIb. subseries **Viridifolii**<sup>1</sup>

<sup>1</sup>У флори Србије нема аутохотних представника подсерије *Viridifolii*, али је у раду анализирана и врста *G. woronowii* која спада у споменуто подсерију.

Кључ за одређивање врста (Jovanović *et al.* 2016):

1а Листови пљоснати у пупољку, обично ужи од 1,5 cm, равни и усправни или благо повијени до готово полегли у зрелости, зелени до зеленкастоплави (али обично плавичастозелени). Листићи унутрашњег круга цвета на врху са једном зеленом полумесечастом мрљом.....1. **G. nivalis**

1б Листови обухватају један другог у пупољку, широки 0,5–3,5 cm, равни или благо спирално увијени до увијени и усправни у зрелости, зеленкастоплави (ређе мат зелени). Листићи унутрашњег круга цвета са две одвојене зелене мрље, на врху са полумесечастом а при основи са издуженом, које су покаткад здружене у једну велику облика слова „X”.....2. **G. elwesii**

I Series **Galanthus** A.P. Davis 1999. The Gen. Galanth.: 81; *Galanthus* Reihe [ser.] *Nivales* Beck 1894. Wr. Ill. Gartenz. 19: 47, *pro parte*; Stern 1956. Snowdr. & Snowfl.: 2 [ser. *Nivales* Beck], *pro parte*; *Galanthus* ser. *Nivales* Kem.-Nath. 1947. Trudy Tbilissk Bot. Inst. ser. 2, 11: 182, *pro parte*; A.P. Khokhr. 1966. Bull. Glavn. Bot. Sada Akad. Nauk SSSR 62: 61, *pro*

*parte*; *Galanthus* subgen. *Eugalanthus* Traub & Mold. 1947. *Herbertia* 14: 104, *nom. illeg., pro parte*; *Galanthus* sect. *Galanthus* Artjush. 1966. *Bot. Zhurn.* (Moscow & Leningrad) 51(10): 1442, *pro parte*; Artjush. 1970. *Amaryllidaceae SSSR*: 74, *pro parte*; A.P. Khokhr. 1966. *Bull. Glavn. Bot. Sada Akad. Nauk SSSR* 62: 61, *pro parte*; *Galanthus* subgen. *Galanthus* A.P. Khokhr. 1966. *Bull. Glavn. Bot. Sada Akad. Nauk SSSR* 62: 60; *Galanthus* Reihe [ser.] *Plicati* Beck 1894. *Wr. Ill. Gartenz.* 19: 56, *pro parte*; *Stern* 1956. *Snowdr. & Snowl.*: 20 [ser. *Plicatii* Beck], *pro parte, excl. G. woronovii*; *Galanthus* ser. *Plicatae* Kem.-Nath. 1947. *Trudy Tbilissk Bot. Inst. ser. 2*, 11: 167, *nom. nud.*; *Galanthus* subgen. *Plicatanthus* Traub & Mold. 1947. *Herbertia* 14: 112. Lectotyp.: *G. plicatus* M. Bieb. [design. Traub et Mold. 1947]; *Galanthus* sect. *Plicatus* (Beck) A.P. Khokhr. 1966. *Bull. Glavn. Bot. Sada Akad. Nauk SSSR* 62: 61, *typus: G. plicatus* M. Bieb. *Typus seriei: G. nivalis* L.

1. ***Galanthus nivalis*** L. 1753. *Sp. Pl.* 1: 288; Pančić 1874. *Fl. Kn. Srbije*: 673; Pančić 1882. *Fl. okol. beogradskoj ed. 3*: 424; Petrović 1882. *Fl. Agri Nyss.*: 826; Gottl.-Tann. 1904. *Abh. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien* 2(4): 29; Adamović 1911. *Fl. jugoist. Srbije*: 203; Hayek 1933. *Prodr. Fl. Penins. Balc.* 3: 101; Stjepanović-Veseličić 1975. in Josifović, *Fl. SR Srbije* 7: 598; *G. nivalis* f. *pictus* Maly 1904. *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien* 54: 302; Boža & Obradović 1980. *Zborn. rad. Prir.-mat. fak.* 10: 361; *G. nivalis* var. *lutescens* hort. ex Baker. 1888. *Handb. Amaryll.*: 17; Boža & Obradović 1980. *Zborn. rad. Prir.-mat. fak.* 10: 361; *G. nivalis* var. *europaeus* f. *trifolius* Beck. 1894. *Wr. Ill. Gartenz.* 19: 52; Obradović & Boža 1985. *Zborn. rad. Prir.-mat. fak.* 15: 5; *G. nivalis* f. *albus* Allen 1891. *J. Roy. Hort. Soc.* 13(2): 205, fig. 31; Nikolić & Diklić 1986. in Sarić, *Fl. SR Srbije* 10: 223; *G. nivalis* var. *europaeus* f. *biscapus* Beck 1894. *Wr. Ill. Gartenz.* 19: 52; Nikolić & Diklić 1986. in Sarić, *Fl. SR Srbije* 10: 223; *G. nivalis* var. *major* Ten. 1811–1815. *Fl. Nap.* 1: 140; Nikolić & Diklić 1986. in Sarić, *Fl. SR Srbije* 10: 223; *G. nivalis* var. *europaeus* f. *platytepalus* Beck 1894. *Wr. Ill. Gartenz.* 19: 50; Radić 2000. *Infrasp. var. vrste G. nivalis* L. 1753 na Fruškoj gori: 30; *G. nivalis* f. *latifolius* Zapal. 1906. *Consp. Fl. Gallic. Crit.* 1: ?; Radić 2000. *Infrasp. var. vrste G. nivalis* L. 1753 na Fruškoj gori: 28; *G. nivalis* f. *parviflorus* A. et G. 1906. in Radić 2000. *Infrasp. var. vrste G. nivalis* L. 1753 na Fruškoj gori: 30; *G. nivalis* f. *hemileucos* Domin 1934. in Radić 2000. *Infrasp. var. vrste G. nivalis* L. 1753 na Fruškoj gori: 32; *G. nivalis* f. *erdödensis* Prodan 1911. in Radić 2000. *Infrasp. var. vrste G. nivalis* L. 1753 na Fruškoj gori: 33. *Ind. loc.: Habitat ad radices Alpinum Veronae, Tridenti, Vienae.* *Typus: Herb. Linn. no. 409.1.* (слика 1.1.1a).

Вишегодишња биљка са луковицом, висока 10–30 (40) cm. Луковица ±

лоптаста до јајаста, дуга (14–) 15–24 mm, у пречнику 10–17 (–23) mm, обавијена сувим опнастим и мрким омотачем. Стабљика (2–) 7–15 (–30) cm висока, зелене до плавичастозелене боје, у доњем делу заједно са листовима обавијена цилиндричним беличастим и опнастим рукавцем, који је дуг (15–) 35–60 (–100) mm, у пречнику 5–8 mm. При основи стабљике налазе се два листа, пљосната,  $\pm$  линеарна до уско обланцетаста (и често благо проширена у пределу од половине до вршине трећине дужине), за време цветања широка (3–) 4–10 (–15) mm, дугачка (4,5–) 5–15 (–30) cm, после цветања се развијају у дужину и ширину, у зрелости усправна или благо лучно повијена, на лицу глатка, са равним или ка наличју слабо повијеним крајевима (особито при основи листа), на наличју са истакнутим средњим нервом, на врху затупаста до  $\pm$  зашиљена и пљосната (или се завршавају у виду мале капуљаче), плавичастозелене боје, мат, покаткад са плавичастом средишњом пругом на лицу, јављају се заједно са цветовима. На врху стабљике један цвет, на петељци дугој 12–50 mm, најчешће надоле повијен. При основи петељке приперак из два међу собом срасла залиска, која су опнаста а са горње стране зеленкаста; петељка једнаке дужине са приперком, дужа или краћа од њега. Цветни омотач са три спољашња листића, објајаста до широко објајаста или  $\pm$  елиптична, дуга 15–25 (–26) mm, широка (3–) 6–11 mm, у основи благо сужена; три унутрашња упола краћа од спољашњих,  $\pm$  јајаста до обрнуто клинаста, дуга 7–12 mm, широка 4–6 mm, при врху усечена и са варијабилном полумесечастом зеленом мрљом на спољашњој страни, на унутрашњој са бледим уздужним зеленим пругама које се пружају све до основе листића. Прашници са кратким и чврстим концима и издуженим прашницама, дугим 4–6 mm, према врху суженим и зашиљеним, а у доњем делу проширеним и приљубљеним једна уз другу. Плодник проширено ваљкаст, стубић танак, од основе се постепено сужава. Чаура  $\pm$  лоптаста или јајолика, дуга 10–12 (–16) mm, са 1–5 семена у сваком окцу. Семена дуга 3–4 mm, са танком опнастом, беличастом или смеђом семењачом и малим у облику рога повијеним додатком. I-IV(V). **v Mes G bulb scap.** 2n=24.

Станиште. Углавном расте у листопадним шумама, са буквом (*Fagus sylvatica* L.), храстовима (*Quercus* spp.) и грабовима (*Carpinus* spp.), ређе у четинарским шумама (*Picea* spp., *Abies* spp.). Среће се на папњацима, у шипражју, крај река и потока, на ливадама и каменитим падинама, особито на кречњаку или другим карбонатним стенама. Јавља се у широком распону надморских висина, од низина до субалпске зоне, али је чешћа у брдском и планинском региону.

Опште распрострањење. Албанија, Аустрија, Босна и Херцеговина, Бугарска, Грчка, Италија, Мађарска, Северна Македонија, Молдавија, Немачка, Пољска, Румунија, Словачка, Словенија, Србија, Турска (у Европи), Украјина, Француска, Хрватска, Црна Гора, Чешка, Швајцарска и Шпанија. Припада понтско-субмедитеранском флорном елементу.

Распрострањење у Србији. Широко распрострањена.

II Series **Latifolii** [‘Latifoliae’] Kem.-Nath. 1947. Trudy Tbilissk Bot. Inst. ser. 2, 11: 179, emend. A.P. Davis 1999. The Gen. Galant.: 81; *Galanthus* ser. *Latifolii* Stern 1956. Snowdr. & Snowfl.: 20, *nom. illeg.*, *typus*: *G. ikariae* Baker subsp. *latifolius* Stern; *Galanthus* ser. *Latifolii* A.P. Khokhr. 1966. Bull. Glavn. Bot. Sada Akad. Nauk SSSR 62: 60, *pro parte, nom. illeg.* *Typus seriei*: *G. platyphyllus* Traub & Mold. (= *G. latifolius* Rupr.)

IIa. Subseries **Glaucæfolii** (Kem.-Nath.) A.P. Davis 1999. The Gen. Galanth.: 81, *comb. nov. et emend.*; *Galanthus* sect. *Glaucæfolii* Kem.-Nath. 1947. Trudy Tbilissk Bot. Inst. ser. 2, 11: 182, *pro parte*; *Galanthus* subsect. *Glaucifolii* (Kem.-Nath.) A.P. Khokhr. 1966. Bull. Glavn. Bot. Sada Akad. Nauk SSSR 62: 61; *Galanthus* ser. *Elwesiae* Kem.-Nath. 1947. Trudy Tbilissk Bot. Inst. ser. 2, 11: 167, *nom. nud.*; *Galanthus* ser. *Elwesiani* Kem.-Nath. ex A.P. Khokhr. 1966. Bull. Glavn. Bot. Sada Akad. Nauk SSSR 62: 61, *typus*: *G. elwesii* Hook. f.; *Galanthus* ser. *Schaoricae* Kem.-Nath. 1947. Trudy Tbilissk Bot. Inst. ser. 2, 11: 183, *typus*: *G. schaoricus* Kem.-Nath.; *Galanthus* ser. *Alleniani* A.P. Khokhr. 1966. Bull. Glavn. Bot. Sada Akad. Nauk SSSR 62: 61, *nom. illeg.* – ser. *Schaoricae* Kem.-Nath., *in syn.*; *Galanthus* ser. *Caucasicus* A.P. Khokhr. 1966. Bull. Glavn. Bot. Sada Akad. Nauk SSSR 62: 61, *typus*: *G. caucasicus* (Baker) Grossh.; *Galanthus* sect. *Graeci* A.P. Khokhr. 1966. Bull. Glavn. Bot. Sada Akad. Nauk SSSR 62: 61, *pro min. parte.*, *typus*: ? *Lectotypus subseriei*: *G. caucasicus* (Baker) Grossh. [design. A.P. Khokhr. 1966].

2. **Galanthus elwesii** Hook. f. 1875. Bot. Mag. 101: tab. 6166, *nom. cons. prop.*; Boiss. 1884. Fl. Orient. 5: 145; *G. graecus* Orph. ex Boiss. 1884. Fl. Orient. 5: 145; Hayek 1933. Prodr. Fl. Penins. Balc. 3: 101; Stjepanović-Veseličić 1975. in Josifović, Fl. SR Srbije 7: 599; *G. nivalis* subsp. *graecus* (Orph. ex Boiss.) Gottl.-Tann. 1904. Abh. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien 2(4): 40, *pro parte*; *G. maximus* Velen. 1891. Fl. Bulg.: 539, *nom. nud.*; Adamović 1911. Fl. jugoist. Srbije: 203; *G. graecus* Orph. ex Boiss. β [var]. *maximus* (Velen.) Hayek 1932. Prodr. Fl. Penins. Balc. 30(1): 102; Nikolić & Diklić 1986. in Sarić, Fl. SR Srbije 10: 223; [*G. grandiflorus* auct. non Baker: Pančić 1879. in sched. in BEOU!]. *Ind. loc.*: Smyrnae,

Yamanlar. Typus: Turcia, Adana Prov., Giaour Dagh, 610 m, 18. V 1879, Danford *s.n.* (Kl). (слика 1.1.1b).

Вишегодишња биљка са луковицом, 10–40 cm висока. Луковица  $\pm$  лоптаста до јајаста, дуга (14–) 21–27 (–35) mm, у пречнику (10–) 15–25 (–30) mm, обавијена сувим смеђим омотачем. Листа два (три) при основи стабљике, обухватају један другог у основи,  $\pm$  линеарна, уско обланцетаста до обланцетаста (и благо до видно шириа у пределу од средине до вршине трећине дужине), за време цветања широка (5–) 6–34 (–36) mm, дугачка (2,3–4,8–) 5,5–25 (–28) cm, понекад сужена у основи, после цветања се развијају до ширине 7–35 (–37) mm и дужине 10–26 (–32) cm, у зрелости обично усправна, равна или слабо спирално увијена, на лицу глатка (или са два до четири слабо изражена подужна набора), равних крајева, на наличју са истакнутим средњим нервом, на врху затупаста до  $\pm$  зашиљена (са малим извученим врхом), пљосната или се завршавају у виду капуљаче, зеленкастоплаве (ређе мат зелене) боје. Стабљика (6–) 9–18 cm висока, зеленкастоплава, у доњем делу заједно са листовима обавијена цевастим опнастим рукавцем, дугим 30–60 mm, у пречнику 5–8 mm; на врху са једним повијеним цветом, који је на петељци дугој (10–) 14–31 mm; цветни приперак исте дужине или дужи од петељке. Листићи спољашњег круга цветног омотача објајаста до широко објајаста, ређе  $\pm$  округли или  $\pm$  елиптични, дуги 18–23 (–27) mm, широки (8–) 10–15 (–23) mm, удубљени, на врху заобљени, при основи слабо до видно сужени; листићи унутрашњег круга  $\pm$  објајаста до клинасти или  $\pm$  ромбоидни, дуги 10–12 mm, широки 6–8 mm, на врху усечени, равни (или ређе са крајевима савијеним ка споља), са две зелене мрље, једном издуженом при основи и једном варијабилном полумесечастом на врху, које су покаткад здружене у једну велику мрљу облика слова „X”. Прашнице се постепено сужавају ка врху и зашиљене су. Чаура  $\pm$  лоптаста, дуга 10–16 (–24) mm. Семе светлосмеђе, величине око 4 mm. II–IV(V). *v Mes G bulb scap.*  $2n=24, 36, 48.$

Станиште. Јавља се у шумама (*Quercus* spp., *Fagus* spp., и др.), у шипражју, на пропланцима, субалпским пашњацима и међу стенама, обично на кречњаку, на надморским висинама од 400 m до 1300 m.

Опште распрострањење. Бугарска, североисточна Грчка, источна Егејска острва (Хиос, Лезбос, Самос, Тасос), јужна Украјина, Северна Македонија, Србија и Турска. Представља западномезијски ендемит.

Распрострањење у Србији. У источном и југоисточном делу земље.



**Слика 1.1.1.** Врсте рода *Galanthus* у Србији: (а) *G. nivalis*, долина реке Пчиње (фото: Златковић Б. 2012); (б) *G. elwesii*, Сићевачка клисура (фото: Јовановић Ф. 2014).

## 2. ДОСАДАШЊА ИСТРАЖИВАЊА

### РОДА *GALANTHUS*

Род *Galanthus* се спомиње још у IV веку п. н. е., под називом *λευκόιον* (грч. бела љубичица). Грчки филозоф и природњак Теофраст (370–285 год. п. н. е.) употребио је овај назив за најмање две различите биљке, од којих је једна била *Matthiola incana* (L.) W. T. Aiton, а за другу се претпоставља да представља *Galanthus*, пошто опис биљке упућује на геофиту са белим цветовима (Stern 1956; Davis 1999).

У публикацијама из XVI и XVII века, род се најчешће спомиње као *Leucoium* (*Leucoion*), али су и називи *Narcissus* (и *Narcissee*), *Leuco-narcissolirion*, *Narcissolyrion*, *Narcisso-Leucojum* такође били у употреби (Davis 1999). Прва од публикација из XVI века која је укључила род *Galanthus* била је *Commentarii in sex libros pedacii Dioscoridis* (Mattioli 1544), у којој се овај род наводи под називом *Narcissus*. Публикација садржи оно што би могло да представља најранију штампану илустрацију рода *Galanthus* (Davis 1999). Касније, Dodoens (1568) издаје књигу са насловом *Florum, et coronariarum odoratarumque nonnullarum herbarum historia* у којој се назив *Leucoion* односно на врсту *Matthiola incana*, а назив *Leucoion luteum* – на врсту *Cheiranthus cheiri* L. У посебном поглављу књиге („De Leucoio bulboso”), аутор наводи следеће врсте (чији су савремени називи дати у заградама): *Leucoion bulbosum triphyllon* (= *Galanthus nivalis*), *Leucoion bulbosum hexaphyllum* (= *Leucojum vernum*) и *Leucoion bulbosum polyanthemum* (= *Leucojum aestivum*). Сматра се да је Dodoens био први ботаничар који је описао врсту *G. nivalis*, разликујући је од припадника рода *Narcissus* као и фамилије Brassicaceae (Stern 1956). Tabernaemontanus (1591) је аутор обимне књиге у два тома. Он раздељује род *Leucoium* на две групе врста, при чему у прву групу укључује врсте *L. maximum* и *L. purpureum* (обе из фамилије Brassicaceae), а у другу групу сврстава *L. bulbosum* I (= *L. vernum*), *L. bulbosum* II (= *G. nivalis*) и *L. bulbosum multiflorum* (= *L. aestivum*). Clusius (1601) објављује дело *Rariorum Plantarum Historia*, где постоји пет илустрација за родове *Leucojum* и *Galanthus*, под следећим називима: *Leucoium bulbosum praecox maius* (= *L. vernum*), *Leucoium bulbosum serotinus maius* (= *L. aestivum*), *Leucoium bulbosum praecox minimus* (? *Galanthus*), *Leucoium bulbosum minimum autumnale tenuifolium* (= *L. autumnale*), *Leucoium bulbosum byzantinum* (? *Galanthus*). Потом, Bauhin (1623) објављује дело *Pinax theatri botanici* у коме је таксон *Leucoium bulbosum* одвојен од назива *Leucoium* – којим су се означавале биљке из фамилије купусњача. Насупрот томе,



Tournefort (1703) објављује књигу под насловом *Institutiones Rei Herbariae* у којој се назив *Leucoium* задржава за врсте из породице купусњача – док се луковичастим биљкама овога рода додељује назив *Narcisso-Leucoium*.

Linnaeus (1735, 1737, 1753) одлучује да употребу назива *Leucoium* ограничи на род дремовца (*Leucojum*). У делу *Systema Naturae* (1735), он висибабима даје нови назив (*Galanthus*), затим описује прву врсту овога рода, *G. nivalis* (1737, 1753). У *Flora Orientalis*, Boissier (1882) даје опис за шест врста рода *Galanthus* (*G. graecus* Boiss., *G. olgae* Orph., *G. elwesii*, *G. plicatus* M. Bieb., *G. latifolius* Rupr.). Врсту *G. latifolius* одваја од осталих врста због њених заобљених врхова прапшница, а *G. olgae* као једину у то време познату врсту рода која цвета у јесен (Davis 1999). Baker (1888) у *Handbook of Amaryllidaceae* издваја две подврсте за *G. nivalis* (*imperati* Bertol., *caucasicus* Baker) и узима у обзир облик обода листова како би идентификовао врсту *G. plicatus* (Davis 1999). Потом, описује још седам нових врста (*G. fosteri*, *G. allenii*, *G. ikariae*, *G. perryi*, *G. maximus*, *G. byzantinus*, *G. cilicicus*).

Аутор који је први систематизовао род *Galanthus* на инфрагенеричком нивоу био је Günter Beck von Mannagetta (1894). Он је побројао само оне таксоне које је сматрао валидним и предложио систем за њихову класификацију. На овом списку наводи се приближно 35 таксона, при чему само четири од њих имају ранг врсте (*G. nivalis*, *G. graecus*, *G. elwesii* и *G. plicatus*). Врста *G. latifolius* је била изостављена, а *G. olgae* увршћена у форме *G. nivalis* (Davis 1999). Аутор је дао описе за три варијетета и 20 форми *G. nivalis*, међу којима има и хортикултурних таксона. У баштенске форме, сврстао је и оне биљке које ће касније бити прихваћене као засебне врсте. То су *G. reginae-olgae* и *G. fosteri* (Artjushenko 1970).

Конзервативнији приступ у систематици рода имао је Gottlieb-Tannenhain (1904). У кључу за одређивање врста, он је приказао само три врсте и осам подврста. Све подврсте налазе се у оквиру врсте *G. nivalis* (subsp. *nivalis*, subsp. *cilicicus*, subsp. *reginae-olgae*, subsp. *plicatus*, subsp. *allenii*, subsp. *elwesii*, subsp. *byzantinus* и subsp. *graecus*), док су преостале две врсте биле *G. latifolius* и *G. fosteri*. Ауторова студија садржи анализу морфологије и анатомије, карте распрострањења и хипотезу о еволуцији врста рода. Према броју макула на унутрашњим сегментима перигона, аутор је предложио издвајање два подрода (*Archi-Galanthus* и *Neo-Galanthus*), што није било прихваћено, будући да и сродне врсте рода *Galanthus* могу имати различит број макула. У кључу се користе две нове одлике за идентификацију врста рода (број макула на унутрашњим

сегментима перијанта, тип вернације листова), о чијем таксономском значају сведочи чињеница да су оне биле примењене и у наредним класификацијама рода *Galanthus* (Davis 1999).

У току прве половине XX века, мноштво нових врста рода *Galanthus* је било забележено у области Кавказа. То су *G. alpinus*, *G. voronowii*, *G. valentinae* Grossh., *G. lagodechianus*, *G. ketzkebovelii* Kem.-Nath. и *G. schaoricus* Kem.-Nath. Ранг врсте добијају и некадашње подврсте – *G. caucasicus* Grossh. и *G. caspius* Grossh. (Davis 1999). Због тога, Kemularia-Nathadze (1947) објављује таксономски преглед свих врста рода *Galanthus* заступљених на подручју Кавказа. У њеном раду се наводи осам врста. То су врсте *G. voronowii*, *G. caspius*, *G. valentinae*, *G. latifolius*, *G. lagodechianus*, *G. ketzkebovelii*, *G. caucasicus* и *G. schaoricus*. Све врсте рода, укључујући и оне које се не јављају у кавкаској области, ауторка уређује у две секције, као и осам серија. Морфолошка одлика за разликовање секција била је боја листова. Остале особине листа (облик и текстура лиске и облик врха) послужиле су за одређивање серија.

Наредне године, појавила се класификација рода коју су предложили Traub и Moldenke (1948). Ови аутори објављују преглед трибуса Galanthae (Herb. ex Baker) Hutchinson, са родовима *Lapiedra* Lag., *Leucojum* и *Galanthus*. Класификација обухвата 19 врста рода *Galanthus*, при чему су изостављене оне врсте које је описала Kemularia-Nathadze (1947). Род је рашичлањен на два подрода – *Eugalanthus* Traub & Moldenke и *Plicatanthus* Traub & Moldenke. Први од њих је окарактерисан као таксон са листовима равним дуж обода, а други са пресавијеним ободом листова. У кључу за одређивање врста, као помоћни карактери послужиле су остале одлике листа, затим одлике цвета, димензије цветне стабљике и време цветања. Међутим, у *Plicatanthus* су уврштене и оне врсте које се не одликују експликативном вернацијом, јер је овај тип вернације био поистовећен са набораношћу листова – одликом која није присутна на свим јединкама и често се губи при крају вегетационог периода (Artjushenko 1970).

Непуну деценију касније, Stern (1956) објављује књигу *Snowdrops and Snowflakes*, која ће дуго бити референтна публикација за родове *Galanthus* и *Leucojum*. Ова класификација рода *Galanthus* примарно се заснива на томе какав је положај листова и лисног рукавца у стадијуму пупољка. Аутор је у класификацији рода предвидео три серије – *Nivales* Beck (која обухвата врсте са пљоснатом вернацијом), *Plicati* Beck (врсте са пликатном вернацијом) и *Latifolii* Stern (врсте са конволутном вернацијом листова). Предложио је кључ за одређивање врста, са особитим освртом на развој листова,

узимајући у обзир и време цветања, затим тип макула на унутрашњим листићима перигона и боју листова (зелена и зеленкастоплава). У овој монографији се у оквиру рода *Galanthus* приказује 12 врста, три подврсте и један варијетет. Врсте *G. conyrensis* и *G. rizehensis*, Stern описује као нове. Међутим, он није био упознат са истраживањима обављеним у СССР-у. Наиме, као прилог врстама које је описала Kemularia-Nathadze (1947), Koss (1951) је забележио још три врсте са севера Кавказа (*G. bortkewitschianus*, *G. angustifolius*, *G. cabardensis*). Ово значи да услед недостатка биљног материјала са овог подручја, врсте као што су *G. alpinus*, *G. transcausicus* Fomin и *G. woronowii* нису могле бити задовољавајуће класификоване (Davis 1999). Илустрација за *G. latifolius* (= *G. platyphyllus* Traub & Mold.) не одговара изгледу ове врсте (Artjushenko 1970), док је врста *G. woronowii* погрешно сврстана у серију *Plicati*.

Увиђајући неопходност да се класификацијом рода *Galanthus* обухвате и врсте које се јављају изван Европе, Schwarz (1963) укључује и кавкаске врсте овога рода у пробни кључ за одређивање врста. Аутор је род разделио у две секције, према боји листова. Међутим, његова публикација и реакције које је изазвала (Stern 1963; Parker 1963) осликавају колико је у то време било несугласица у таксономији рода *Galanthus* (Davis 1999). У састављању кључа, Schwarz (1963) је начинио низ грешака. Називе *G. caspius* и *G. transcausicus*, који су синоними, навео је у различитим групама врста. Врсту *G. caspius*, са пљоснатим врхом листова, приказао је у групи врста са листовима који се завршавају у виду капуљаче. *G. valentinae* и *G. fosteri*, које имају различити број макула на унутрашњим листићима перијанта, он је сматрао синонимима. Врсту *G. caucasicus*, са суперволутном вернацијом, навео је као подврсту врсте *G. cilicicus*, премда су листови врсте *G. cilicicus* пљоснато сложени у пупољку. У групи врста са повијеним крајевима листова уврстио је врсту *G. alpinus*, чији листови обухватају један другог у пупољку. Врсту *G. bortkewitschianus* (= *G. alpinus* var. *bortkewitschianus*) са суперволутном вернацијом, сместио је у групу врста са апланатном вернацијом. Сви ови пропусти могу се објаснити чињеницом да аутор није имао свежег материјала за испитивање, него је за анализу користио хербарски, као и нерепрезентативан биљни материјал (Artjushenko 1970).

Таксономска истраживања Artjushenko (1970) обухватила су све у то време познате врсте рода *Galanthus*, са посебним освртом на кавкаске врсте овога рода. Она је сматрала да класификација рода треба да буде заснована на комплексу доступних одлика. Тако је она прва употребила анатомске карактере за уређивање врста рода

*Galanthus* у таксономске групе (Davis 1999). За ту сврху послужиле су јој две анатомске одлике листова – присуство или одсуство ваздушних шупљина у мезофилу и облик епидермалних ћелија. Користећи се наведеним одликама, у комбинацији са другим карактерима, ауторка је закључила да се врсте овога рода могу успешно организовати у природне јединице. Штавише, била је уверена да је ова класификација у већој подударности са географијом врста рода него претходне таксономске обраде рода *Galanthus*. Према њеним истраживањима, кавкаске врсте овога рода најчешће имају правоугаоне ћелије у епидермису листа, док оне врсте чије су ћелије епидермиса мање-више ромбичног облика по правилу расту у Европи и Анатолији. Ауторка је утврдила да одсуство или пак присуство шупљина у мезофилу исто тако одговара географији врста. Тако врсте које се јављају у централној и јужној Европи и на већем делу Кавказа поседују шупљине у мезофилу, док су врсте са западног Кавказа (*G. platyphyllus*, *G. woronowii*, *G. valentinae* и *G. krasnovii*) без ове одлике. Њена публикација (Artjushenko 1970) обрађује све до тада познате таксоне рода, са укупно 17 врста и две подврсте [*G. nivalis* subsp. *nivalis*, *G. nivalis* subsp. *angustifolius* (Koss) Artjush.].

Након ове публикације, род *Galanthus* није доживео значајнију ревизију све до класификације коју је предложио Davis (1999). Ипак, треба споменути да је овај род у међувремену систематизовао и руски научник Khokhrjakov (1966). На основу одлика луковице, стабљике и листића унутрашњег круга цветног омотача, Khokhrjakov је дефинисао два подрода – *Grinoides* Khokhr. (*Bulbus perennis*, *scapus fistulosus*, *perigonii phylla interna integra*) и *Galanthus* Khokhr. (*Bulbus biennis*, *scapus solidus*, *perigonii phylla interna excisa*). Но, у критичком осврту на значајније класификације рода *Galanthus*, Artjushenko (1970) није била благонаклона према класификацији коју је предложио Khokhrjakov. Сматрала је да су одлике које је овај аутор употребио за класификацију врста рода *Galanthus* непогодне за ту намену, као исувише варијабилне и недовољно карактеристичне за врсте овога рода.

У публикацији *Флора Европе* указано је на велики број таксономских проблема, присутних у класификацији европских врста рода *Galanthus*. У класификацију рода, аутор уводи једну нову комбинацију [*G. plicatus* subsp. *byzantinus* (Baker) D. A. Webb] и једну нову подврсту [*G. elwesii* subsp. *minor* D. A. Webb (= *G. gracilis* Čelak.)] (Webb 1978).

Научница Kamari (1981, 1982) је обрадила таксономију врста рода *Galanthus* које се јављају у Грчкој. Ауторка је за разграничавање специјских и инфраспецијских таксона користила кариолошку (1981) и морфолошку анализу (1982). Предложила је

увођење бројних нових таксономских комбинација и описала неколико подврста. Врсту *G. reginae-olgae* рашчланила је на три подврсте [subsp. *reginae-olgae*, subsp. *coryrensis* (Stern) Kamari, subsp. *vernalis* Kamari], док врсту *G. ikariae* на две [subsp. *ikariae* и subsp. *snogerupii* Kamari]. За врсту *G. elwesii* описала је три варијетета [var. *elwesii*, var. *stenophyllus* Kamari, var. *platyphyllus* Kamari], чији су савремени таксономски еквиваленти *G. elwesii* Hook. f., *G. graecus* sensu Stern (= *G. gracilis*) и *G. elwesii* var. *elwesii* sensu Stern (Davis 1999). Истраживањем рода *Galanthus* у Грчкој такође су се бавили Papanicolaou и Zacharof (1983). Ова студија била је усредсређена на популације врста овога рода из северне Грчке и обухватила је анализу кариотинова врста *G. nivalis* и *G. elwesii*, као и подврсте *G. elwesii* subsp. *minor* (= *G. gracilis*).

Врсте рода *Galanthus* које се јављају у Турској ревидирао је Brickell (1984). У *Флори Турске*, овај аутор дискутује о таксономским проблемима, подвлачећи проблеме који захтевају даља истраживања. У публикацији, аутор приказује укупно осам врста и три варијетета. Касније, Zeybek (1988) објављује нову ревизију турских представника рода *Galanthus*. У његовом раду се описује укупно 14 нових подврста за седам врста. У разграничавању таксона посебан нагласак се ставља на одређен број одлика за које се претходно сматрало да имају мало или нимало таксономског значаја. То су облик врха листа, затим облик врха прашника, као и морфологија жига тучка (Davis 1999). Обједињујући резултате претходних истраживања, Zeybek и Sauer (1995) објављују још једну књигу на тему рода *Galanthus* у Турској. У монографији се приказује осам врста, 15 подврста и два варијетета, али недостају одређене врсте за које се данас поуздано зна да се јављају у Турској. То су *G. caucasicus* (= *G. alpinus*) (Davis *et al.* 1988; Erik, Demirkuş 1986), *G. koenenianus* Lobin, C. D. Brickell & A. P. Davis (Lobin *et al.* 1993), *G. peshmenii* A. P. Davis & C. D. Brickell (Davis, Brickell 1993), *G. krasnovii* (Davis 1999). У кључу за одређивање врста, форми *G. elwesii* f. *melibae* Zeybek аутори додељују статус врсте, док у оквиру *G. fosteri* описују варијетет *antepensis* Zeybek & E. Sauer ex N. Kandemir & Акџин. Ова публикација пружа много података на тему рода *Galanthus* у Турској, садржи илустрације, карте распрострањења, описе врста, наводе локалитета.

У истраживању које су објавили Davis и Barnett (1997) приказују се детаљни описи анатомије листова сваке врсте рода *Galanthus* и доприноси се идентификацији и разграничавању појединих његових семикриптичних таксона. Ово истраживање је упоредиво са оним које је урадила Artjushenko (1966, 1970), с тим што се разликује по томе који су анатомски карактери били препознати као таксономски информативни.

Насупрот налазима које даје Artjushenko (1966, 1970), у истраживању британских аутора бележи се да је облик ћелија епидермиса веома варијабилан и да је као такав од минималног таксономског значаја за проучавање рода *Galanthus*. Овај карактер је једино користан у идентификацији врсте *G. plicatus*, чије су ћелије епидермиса јасно ромбичног облика, док су ћелије епидермиса свих осталих врста рода варијабилно правоугаоне до уско ромбичне. У истраживању је указано и на то да су и шупљине у мезофилу без великог таксономског значаја. Овај карактер је варијабилан у оквиру врста и тешко је образовати класе, с обзиром да међу њима постоји континуирана варијабилност. Но, за разлику од облика ћелија епидермиса, шупљине у мезофилу ипак пружају извесне таксономске податке, упркос томе што су врло варијабилне. Други применљиви карактери за систематику врста рода *Galanthus* који су били установљени овим истраживањем су присуство или одсуство мехурастих ћелија на наличју листа, присуство или одсуство палисадног ткива, присуство или одсуство средишњег нерва, положај стома у епидермису, као и облик ћелија епидермиса на попречном пресеку. Истраживање пружа информације за разумевање односа између врста *G. ikariae* и *G. woronowii*; *G. plicatus* и *G. woronowii*; *G. lagodechianus*, *G. rizibensis* и *G. trancausicus*; *G. nivalis* и *G. angustifolius*.

Да би се превазишле неусаглашености које су постојале између многобројних класификација рода *Galanthus*, Davis (1999) се бавио проучавањем таксономије рода у оквиру докторске дисертације. Аутор је имао на располагању бројне изворе података, савремене методе, као и обиман биљни материјал за анализу. То му је омогућило да оствари напредак у разумевању односа између припадника проучаваног рода. Из резултата његових истраживања проистекла је тренутно важећа класификација рода *Galanthus*, објављена у монографији *The Genus Galanthus* (Davis 1999). Класификација је резултат морфолошких, анатомских и молекуларно-генетичких анализа (Davis 1994; Davis, Barnett 1997) и обухвата 18 врста, две подврсте, један варијетет и два природна хибрида. Слична је оној коју је предложила Artjushenko (1970) и у мањој мери оној коју даје Stern (1956), но Davis (1999) чини извесне промене положаја (и односа између) серија, врста и подврста. Уместо секција и подродова, он за инфрагенеричку класификацију рода усваја серије и подсерије, сматрајући да морфолошке одлике на којима се класификација заснива нису довољно убедљиве како би имале било какав виши таксономски ранг. У монографији *Snowdrops – A Monograph of Cultivated Galanthus* (Bishop *et al.* 2001), ова класификација је допуњена са још четири таксона, од којих

један има ранг врсте (*G. trojanus* A. P. Davis & N. Ozhatay), други представља варијетет (*G. elwesii* var. *monostictus* P. D. Sell), а преостала два су подврсте природног хибрида [*G. xvalentinei* nothosubsp. *valentinei*, *G. xvalentinei* nothosubsp. *subplicatus* (Zeybek) A. P. Davis]. Како су до данашњег дана описане још две врсте рода *Galanthus* (*G. panjutinii* Zubov & A. P. Davis, *G. samothracicus* Kit Tan & Biel), род тренутно броји 21 врсту, три подврсте, два варијетета и три природна хибрида од којих један има и подврсту, што укупно чини 30 таксона.

Проблематика хорологије и екологије врста рода *Galanthus* је саставни део проучавања флоре многих области, као и других локалних истраживања (Delipavlov 1971; Artjushenko 1974; Webb 1978; Kamari 1981, 1982; Brickell 1984; Zeybek 1988; Krichfalushii, Budnikov 1992; Budnikov, Kricsfalasy 1994; Zeybek, Sauer 1995; Davis 2001a; Bavec 2009). Значајнијим проучавањима присуства и хорологијом врста овога рода на Балканском полуострву бавили су се Fritsch (1909), Hayek (1933), Delipavlov и Angeliew (1970) и други аутори. Према подацима које дају Delipavlov и Angeliew (1970), на Балканском полуострву је заступљено седам врста рода *Galanthus*, од којих највеће ареале имају *G. nivalis* и *G. graecus* (= *G. elwesii*), док су остале врсте са веома малим ареалима, само локално заступљене. Осим у *Флори СР Србије VII* (Stjepanović-Veselić 1975), присуство врста рода *Galanthus* на подручју Србије забележено је и у многим другим научним радовима (Pančić 1856, 1874, 1882; Godra 1872; Petrović 1882; Ničić 1894; Zorkóczy 1896; Adamović 1898, 1901, 1909, 1911; Wagner 1914; Prodan 1915), но, хорологијом и екологијом целог рода у нас посебно су се бавили само Petković и сарадници (1982). Према њима, у Србији су заступљене две врсте, и то *G. nivalis* и *G. graecus*. Присуство врсте *G. nivalis* констатовано је у највећем делу земље, у северном, западном, централном, јужном и делимично источном, док је *G. graecus* пронађена искључиво у југоисточној Србији, на два ареала, за које се претпоставља да представљају наставак распрострањења ове врсте из Бугарске. Као налазиште ових двеју врста, аутори наводе шуме типа *Fagetum montanum*, *Carpinetum orientalis*, шумске пропланке и ливаде за *G. nivalis*, а храстове шуме и брдске кречњачке ливаде за *G. graecus*.

Присуство инфраспецијских таксона врста рода *Galanthus* у Србији бележи се у више научних радова (Boža 1979; Boža, Obradović 1980; Obradović, Boža 1985; Boža, Vasić 1986; Radić 2000), при чему је најдетаљније истраживање спровела Radić (2000) на подручју Фрушке горе. У истраживању се бележи велики број форми и варијетета

у оквиру врсте *G. nivalis*. На локалитетима Главица и Парагово, констатована је форма *biscapus* Beck, која се одликује појавом да из једне луковице полазе по две цветне стабљике. Забележени су и примерци који се према ширини листова, дужини цветне стабљике и дужини спољашњих листића цветног омотача приближавају облику *major*, који има листове широке од 8 до 20 mm, листиће спољашњег круга цветног омотача дуге 3 до 4 cm, а биљка је висока од 20 до 50 cm. На основу броја и ширине листова нађени су инфраспецијски таксони f. *trifolius* Beck, са три асимилациона листа, на Стражилову, Парагову и Великој Ремети; и f. *latifolius* Zapal., са листовима широким 10–12 mm – и то на целом истраживаном подручју. На основу облика и величине спољашњих листића перигона, забележене су следеће форме: *platytepalus* Beck, са елиптичним или обрнуто јајастим листићима спољашњег круга цветног омотача, широким 8–12 mm – на целом истраживаном подручју; затим *parviflorus* A. et G., са листићима спољашњег круга цветног омотача дугачким до 1,5 cm – и то на Парагову, Стражилову, Венцу, као и Папратском долу. Форма *pictus* K. Malý, која се одликује присуством двеју зелених мрља на врху спољашњих листића цветног омотача, забележена је на Главици, Парагову и Лепенци. На основу облика и боје мрља на унутрашњим листићима перигона, забележени су следећи инфраспецијски таксони: f. *hemileucos* Domin, са потпуно белим унутрашњим листићима перигона – на Осовљу; var. *lutescens* Baker, са жутиим мрљама на листићима унутрашњег круга перигона – на Парагову; f. *albus* Allen, са малим зеленим тачкама на листићима унутрашњег круга перигона – крај Беочинског манастира, на локалитетима Црвени чот, Косматица, Широки до и Кусак. Најзад, према броју листића цветног омотача, на Рајковцу је констатована форма *erdödensis* Prodan, која има осам листића цветног омотача. За подручје Србије, тачније за ширу околину Пирота, Nikolić и Diklić (1986) бележе и варијетет врсте *G. elwesii*. То је *G. elwesii* var. *maximus* (Velen.) Beck. Налазишта овога варијетета су на локалитетима Белава, Видлич, Басара, Сарлах, Божурато и Црни врх.

Осим у оквиру таксономских истраживања, морфологија појединих врста рода *Galanthus* је обрађена и у посебним публикацијама. Stenzel (1890) је врло богато описао и илустровао морфолошку варијабилност цветова врсте *G. nivalis*. Анализе морфологије врсте *G. nivalis* у Украјини представљене су у радовима које су објавили Budnikov (2011) и Budnikov и Kricsfalussy (1994). Према резултатима ових анализа, већина морфолошких параметара *G. nivalis*, у складу са вредностима коефицијента варијације (CV, %), одликовала се умереним степеном варијабилности. На подручју



истраживања, аутори су издвојили три биохоролошке групе. Прва група укључила је популације ове врсте које су имале највећи број максималних средњих вредности за анализирани морфолошке карактере и у оквиру које је издвојен таксон *G. nivalis* var. *major* Red. Другој групи припале су популације пореклом из централног дела овога подручја, а трећој – популације проучаване врсте које расту на горњој висинској граници распрострањења.

Истраживањем морфолошке варијабилности у врсте *G. nivalis* у Словенији бавио се Vavcon (2007, 2008, 2010, 2011). Након што је прикупио и проучио обиман биљни материјал, аутор је класификовао варијабилност ове врсте у неколико група – према облику и величини цветова; броју цветова по јединки; облику спољашњих и унутрашњих листића омотача цвета; затим броју листића омотача цвета; присуству пигментације на спољашњим листићима омотача цвета; облику и боји макула на унутрашњим листићима омотача цвета; облику и боји плодника; облику и величини цветног приперка; броју брактеола у приперку; броју, ширини и боји асимилационих листова. Резултати његових истраживања су указали на то да нека станишта дају већу, а друга мању морфолошку варијабилност биљака. Тако су поједине популације биле морфолошки једноличне, док су се у другим одступања од типичних представника проучаване врсте лакше уочавала. По правилу, ливаде са великим бројем биљака и хомогена станишта дају мању разноврсност; на супрот томе, већа различитост биљака у вези је са пределима који су еколошки разноврснији. Стога је највећа варијабилност јединки врсте *G. nivalis* у Словенији била забележена на местима где се сустичу и смењују различити еколошки утицаји, као што су области Алпа и субмедитерана са разним геолошким подлогама, затим границе између различитих типова станишта (на прелазима између ливада и шума, између станишта на киселим и оних на базним подлогама), као и она станишта која су нетипична за врсте рода *Galanthus* (на пример, макије крај Јадранског мора).

Најдетаљније истраживање морфологије врсте *G. nivalis* у Србији спровела је Radić (2000), и то за подручје Фрушке горе. Према коефицијенту варијације (CV), ауторка је забележила да је карактер који највише варира – дужина асимилационог листа (CV=31,8%), док је дужина унутрашњих листића цветног омотача ове врсте – карактер који варира најмање (CV=12,78%). Према облику, дужини као и ширини листова, ауторка је утврдила да се морфолошки типови врсте могу поделити у две групе. У првој групи, листови су уски, дути и савијени у облику латиничног слова Р,

док у другу групу спадају биљке са листовима који су нешто шири и не савијају се. Висина цветне стабљике је у овом истраживању варијала у нешто ужим границама у односу на литературне податке, а дужина цветне дршке је знатно одступала од литературног максимума. Radić (2000) је пронашла и примерке проучаване врсте који имају по три брактеје. Вредности одговарајућег индекса су показале да брактеје могу бити дуже од своје ширине и до 2,3 пута, или пак шире од своје дужине 1,5 пута. Спољашњи листићи цветног омотача су били варијабилни, као и унутрашњи – по облику, величини и броју, као и облику зелених мрља на њима. Облик плодника је такође веома варирао. У тератолошке категорије, ауторка је уврстила примерке са четири спољашња и три унутрашња листића цветног омотача, као и обрнути случај.

С друге стране, морфометријску варијабилност јединки врсте *G. elwesii* гајених у природним условима проучио је Korkut (1994). Мерења су изведена на биљном материјалу од 198 јединки. Аутор је констатовао велику варијабилност готово свих проучаваних карактера – осим када је реч о дужини унутрашњих листића цветног омотача. Већина варијабли у овом истраживању одликовала се расподелом података која је одступала од нормалне. Korkut (1994) је закључио да је варијабилност једне популације ове врсте довољно велика да буде проучавана за различите намене у култури, као и у природним условима – као одговор на различите станишне услове. Прикупивши биљни материјал врсте *G. elwesii* са 29 локалитета, широм територије Републике Бугарске, Sidjimoва (2006) је извела морфолошку анализу на основу осам морфометријских карактера. Резултати њене анализе су показали да варијабилност проучаваних карактера има опсег вредности CV 6,1% до 29,4%, при чему се већина карактера одликовала ниским (CV<10) и средњим вредностима овога коефицијента (CV=10–20%). У поређењу са вредностима морфолошких одлика који су наведени у литератури, ширина асимилационих листова, ширина спољашњих листића цветног омотача и дужина и ширина унутрашњих листића су у овом истраживању одговарале како врсти *G. elwesii* тако и врсти *G. gracilis*. Међутим, кластер анализа је показала да су проучаване популације *G. elwesii* претежно морфометријски хомогене – са релативно високом морфолошком сличношћу. Изузетак томе је била популација с Родопских планина. Резултати анализе указују на то да је узорковани биљни материјал клонског порекла и да припада истој врсти, без диференцијације на инфраспецијском нивоу. Утврђена варијабилност је углавном континуирана и претпоставља се да представља последицу услова средине, пре свега влажности станишта.

Род *Galanthus* је био предмет многих фенолошких истраживања, углавном ради сагледавања, као и прогнозирања, локалних и глобалних климатских промена. Најзначајније фенолошко истраживање врсте *G. nivalis* спровели су Maak и Storch (1997). Аутори су констатовали статистички значајне разлике у времену цветања ове врсте у периоду од 1971. до 1990. год., на основу осматрања њене фенофазе цветања на укупно 74 локалитета у северној Немачкој. Половина прикупљених фенолошких података укључивала је датуме почетка цветања који су се догодили пре 28. фебруара, док је на другим локалитетима фенофаза цветања проучаване врсте била забележена у периоду између 38. и 85. дана у години. На основу прикупљених података, аутори су израдили модел климатских промена, према коме се прогнозира да ће у условима удвостручене концентрације CO<sub>2</sub> у ваздуху (која се очекују око 2035. год.), *G. nivalis* у северној Немачкој цветати две седмице раније него у садашњости, док ће у време утростручене концентрације CO<sub>2</sub> (око 2085. год.) почетак цветања ове врсте бити померен за чак четири седмице.

Врсте рода *Galanthus* су истраживане са аспекта физиологије (нпр. Којић 1964, 1966; Van Damme, Peumans 1990; Fediuk *et al.* 2016), при чему су се проблематиком продукције нектара у ових врста детаљније бавиле само Weryszko-Chmielewska и Chwil (2016). Према овом истраживању, нектар у цвету врсте *G. nivalis* је видљив већ у стадијуму пупољка и акумулира се у простору између прашничких конаца и стубића тучка до висине адаксијалне стране прашница. Штавише, констатована је просечно већа количина излученог нектара у стадијуму пупољка (2,66  $\mu$ г по цвету), него у стадијуму потпуно отвореног цвета (1,4  $\mu$ г по цвету). Концентрација шећера је била мања у нектару који је био излучен у пупољку (16,2%), него у ономе који је био излучен у фенофази пуног цветања (22,9%), али је укупна количина шећера била већа у стадијуму пупољка, него у фенофази пуног цветања – услед веће продукције нектара. Максимални век појединачног цвета био је 31 дан, при чему је секреција нектара констатована током 2/3 од укупног периода цветања (20 дана). Цветови *G. nivalis* сматрају се хомогамним, имајући у виду да се фаза пријемчивости жига тучка за опрашивање подудара са фазом расипања полена. Ова особина врсте упућује на могућност самоопрашивања, у прилог чему сведочи и податак да њени цветови имају дуг век, током којег је жиг у цвету пријемчив за опрашивање. Индекс укрштања (ОСИ) показао је да су цветови ове врсте делимично аутокомпатибилни за опрашивање. Но,

поједине особине цвета (крупан перијант, мирис, макуле, производња нектара) јасно указују на то да су цветови дате врсте прилагођени ентомофилији и ксеногамији.

Постоји одређен број палинолошких истраживања рода *Galanthus* (Budnikov, Kricsfalasy 1994; Şahin *et al.* 1997; Sahin 2000; Dönmez, Işik 2008; Didenko 2012; Yüzbaşıoğlu *et al.* 2013). Према резултатима које су објавили Budnikov и Kricsfalasy (1994), поленова зрна врсте *G. nivalis* су моносулкатна, објајаста, на дисталној страни елиптична, а пасуљастог облика када се посматрају екваторијално. Поларна оса је дужине 18,0–21,6  $\mu\text{m}$ , дужи екваторијални пречник износи (25,2) 28,8–36,6  $\mu\text{m}$ , а краћи – 25,2  $\mu\text{m}$ . Сулкус је дуг, неједнаких ивица, увучен, мање или више фисуралан, смештен је у средишту дисталне стране или благо померен ка латералној страни поленовог зрна. Он се пружа до оба краја поленовог зрна и покатакд прелази на проксималну страну, при чему поленово зрно има изглед семена пасуља. Егзина је танка, дебљине 1,5  $\mu\text{m}$  на проксималној, док 1,0–1,5  $\mu\text{m}$  на латералној страни. Боја поленових зрна је зеленкастосива. Клијавост полена је у различитих популација проучаване врсте варира од 95 до 96%. С друге стране, мофологију полена *G. elwesii* испитао је Sahin (2000). Према овом истраживању, поленова зрна проучаване врсте су билатерално симетрична и наводно изополарна, моноколпатна, субпролатна, дужине 26,38  $\mu\text{m}$  у поларном, а 20,36  $\mu\text{m}$  у екваторијалном положају. Орнаментација егзине је ретипилатна. Dönmez и Işik (2008) су проучили полен девет врста рода *Galanthus*. У овом раду се наводи да су поленова зрна врста рода моносулкатна, хетерополарна, елиптична у поларном положају и мале до средње величине (дужа оса 19–34  $\mu\text{m}$ , краћа оса 17–27  $\mu\text{m}$ ). Орнаментација егзине је микроругулатна. Didenko (2012) је извела палинолошка истраживања за седам врста рода. Према њеном истраживању, поленова зрна врста рода *Galanthus* су монадна, жута, елипсоидна, моносиметрична и наводно изополарна. Облик поленових зрна варира у зависности од врсте овог рода, од елиптичног до облика семена пасуља у поларном положају и готово троугластог у екваторијалном положају. Према скали коју предлаже Erdtman (1986), испитана поленова зрна припала су другој групи – *dimensio minuta* (10–25  $\mu\text{m}$ ), мада су неке врсте имале и полен средњих величина – *dimensio media* (25–50  $\mu\text{m}$ ). Орнаментација егзине је наводно у неких врста перфоратна, а у других коругатна. Према Yüzbaşıoğlu и сарадницима (2013), поленова зрна у врста *G. cilicicus* и *G. peshmenii* су монадна, моносулкатна и хетерополарна, средње величине (26–50  $\mu\text{m}$ ). Облик поленових зрна

је елиптичан у поларном положају, а према односу поларне и екваторијалне осе, он је пролатан. Орнаментација егзине је микроругулатна.

Род *Galanthus* је био предмет многих истраживања на молекуларном нивоу. Тако су одређене увиде у систематику овога рода дали и подаци о величини генома, то јест, количини ДНК у једру. Истраживачи са Универзитета у Лајдену, Zonneveld и сарадници (2003), испитали су могућност да се одређивање количине ДНК у једру примени као брз и приступачан метод за идентификацију врста проучаваног рода. Применом технике проточне цитометрије, анализа ДНК садржаја у различитих врста рода *Galanthus* са диплоидним бројем хромозома је показала малу инфраспецијску варијабилност. Резултати истраживања су потврдили да постоји блиска сродност између врста следећих парова: *G. nivalis* и *G. reginae-olgae*, *G. krasnovii* и *G. platyphyllus*, *G. gracilis* и *G. elwesii*. С друге стране, филогенетске студије изведене почетком века (Lledo *et al.* 2004; Friesen 2005; Meerow *et al.* 2006; Larsen *et al.* 2010) значајно су унапредиле познавање еволутивних односа у оквиру рода *Galanthus*, при чему су од особитог доприноса била истраживања која су извели Lledó и сарадници (2004) и Larsen и сарадници (2010). Тако су се Lledó и сарадници (2004) усредсредили на расветљавање односа између родова *Galanthus* и *Leucojum*. Ово истраживање се заснива на анализи секвенци пластидног (*trnL-F* и *matK*) и нуклеарног генома (ITS) и поређењу резултата анализе са матрицом морфолошких карактера. Резултати истраживања су потврдили да постоји статистички високо подржана клада сачињена од родова *Galanthus*, *Leucojum* и *Acis*, односно припадника трибуса Galantheae sensu stricto. Род *Galanthus* се показао као монофилетски, премда је на филогенетском стаблу позициониран између родова *Leucojum* и *Acis*. Резултати ове анализе су такође показали да постоје четири добро подржане класе у оквиру рода *Galanthus*. Клада која обухвата *G. nivalis*, *G. reginae-olgae* и *G. plicatus* је монофилетска (BS=100%) и одговара серији *Galanthus* sensu Davis (1999, 2001b). Остале три класе сачињавале су врсте које припадају серији *Latifolii* sensu Davis (1999, 2001b). Ова серија је парафилетска, имајући у виду да је у оквиру ње на филогенетском стаблу била смештена серија *Galanthus*.

Осим једарног и митохондријалног генома, све више се у филогеографским и филогенетским истраживањима користи и варијабилност секвенци хлоропластног генома (пДНК), који се у скривеносеменица најчешће наслеђује матрилинеално (Mogensen 1996). Особине пДНК у биљака, које га чине погодним за филогенетска и филогеографска истраживања су његова хаплоидна природа и одсуство класичног

Менделеевског наслеђивања; затим релативно мали циркуларни молекула; релативна стабилна структура и организација, што су особине које омогућавају дизајнирање универзалних прајмера за амплификацију потенцијално информативних региона у већине виших биљака. пЛДНК се обично састоји из четири дела – два инвертована сегмента (IR) варијабилне дужине, који углавном садрже рибозомалне гене, а остатак генома раздвајају на мали (SSC) и велики (LSC) уникатни регион (Guo *et al.* 2014; Jansen, Ruhlman 2012; Small *et al.* 2004; Wicke *et al.* 2011). Величина пЛДНК је обично од 120 до 160 kb, мада може варирати у различитих врста услед варијабилне дужине региона IR, дупликација, делеција гена или сегмената генома, те инсерција и делеција интрона (Jansen, Ruhlman 2012). Број гена у овом геному је обично од 101 до 118, од којих обично само 18 садржи интроне. Присуство ових интрона у генима пЛДНК је углавном високо конзервирано у семеница (Jansen, Ruhlman 2012). Некодирајући региони пЛДНК – интрони и интергенски спејсери – нису под утицајем природне селекције и у досадашњим студијама су показали изузетну варијабилност у великом броју врста.

Истраживање које су спровели Larsen и сарадници (2010) било је намењено стварању филогенетске основе – за селекцију потенцијалних извора биоактивних састојака, који могу бити значајни за терапију Алцхајмерове болести. Ова студија, такође заснована на анализи секвенци хлоропластног (*matK*, *trnL-F*) и нуклеарног (ITS) генома, потврдила је постојање монофилетског трибуса *Galanthaeae sensu stricto*. Инфрагенерички односи, који су установљени у студији, делимично су поткрепили класификацију рода *Galanthus* засновану на морфолошким карактерима (Davis 1999, 2001b). Потврђујући резултате претходног истраживања (Lledó *et al.* 2004), аутори су утврдили да постоје четири умерено до високо подржане кладе у оквиру рода. Једна од ових клада, која је статистички била добро подржана, обухватила је све врсте које припадају серији *Galanthus*, док су остале проучаване врсте припале серији *Latifolii*. Подсерије у серији *Latifolii* (*Glaucifolii* и *Viridifolii*) нису се показале као монофилетске.

Zubov и сарадници (2011) су испитали ДНК полиморфизам украјинских и кавкаских представника врста рода *Galanthus*, применом RAPD маркера. Резултати истраживања су указали на присуство генотипских разлика између широколисних и усколисних облика врсте *G. elwesii*, утврдили су инфраспецијску и интерпопулациону варијабилност у оквиру врста *G. alpinus* и *G. plicatus*. Истраживање филогеније рода *Galanthus*, које су према подацима добијеним анализом секвенци пластидног генома

(*matK*, *trnL-F*, *ndbF*, *psbK-psbI*) и ITS нуклеарног региона, те подацима о морфологији, биогеографији и величини генома, спровели Rønsted и сарадници (2013), бележи да овај род обухвата седам клада (*platyphyllus*, *trojanus*, *ikaiaae*, *elwesii*, *nivalis*, *woronowii*, *alpinus*). На основу података добијеним анализом ITS секвенци нуклеарног генома, ареал *G. nivalis* подељен је у две биогеографске групе. У прву групу спада централна и југоисточна Европа – док је друга група ограничена на југозападни део Европе. Међутим, такву поделу не одражавају разлике на нивоу морфологије ове врсте, нити је она подржана осталим доступним таксономски информативним подацима. Ареал *G. elwesii* је такође раздвојен у две географске групе. Европском групом означава се распрострањење ове врсте од јужне Украјине до северне Грчке, док се јужнотурски део ареала означава као друга група. Ова подела је знатно убедљивија од оне на примеру врсте *G. nivalis*, пошто се осим на географску основу ослања и на одређене морфолошке разлике.

Род *Galanthus* је био истраживан са аспекта цитологије (Perry 1932; Singh *et al.* 1940; Fel'dman *et al.* 1970; D'amato, Bianchi 1999; Fediuk, Bilyavska 2015), ембриологије (Karinos, Kulieva 1972; Bach *et al.* 2010), фитопатологије (Pape 1923; Arpine *et al.* 2010), конзервације и одрживог коришћења (Bogers, Van Leeuwen 1992; Ekim *et al.* 1992, 1997; Kikodze 2008; Smith 2008; Didukh 2010; Karagüzel *et al.* 2012; McGough *et al.* 2014; Sidjimova 2014). У последње време се веома интензивно истражује и дејство специфичних биоактивних састојака у врстама овога рода, ради њихове примене у медицини (Hudson *et al.* 2000; Balzarini *et al.* 2005) и заштити биљака (Ripoll *et al.* 2003; Romeis *et al.* 2003; Li, Romeis 2009). Одређена истраживања била су усредсређена и на процену економске вредности врста рода *Galanthus* у фармацији и хортикултури (Demir, Arisoy 2014; Demir 2015), као и на развој техника микропропагације (Girmen, Zimmer 1988; Van Leeuwen, Van der Weijden 1997; Tipirdamaz *et al.* 1999; Aksu, Çelikel 2003; Tipirdamaz 2003; Zencirkıran, Mengüç 2004; Nasircilar, Karagüzel 2006; Staikidou *et al.* 2006), криопрезервације (Pawłowska 2008; Mašlanka *et al.* 2013), те технологије за масовну производњу (Entwistle *et al.* 2002; Selby *et al.* 2005; Kahraman, Özzambak 2014; Kahraman 2015). Међутим, постоји веома мали број истраживања о потенцијалима врста и култивара овога рода за примену као декоративних биљака на јавним зеленим површинама (Ekici 2010; Arslan, Yanmaz 2010).

### 3. ЦИЉ РАДА

Циљеви рада су постављени саобразно претпоставци о недостатку сазнања о биологији, екологији и еволутивној историји рода *Galanthus* на подручју Србије и централног дела Балканског полуострва. Одређеније, претпоставља се да постоји потреба за:

- 1) Корекцијом података који се односе на распрострањење и екологију врста рода *Galanthus* на истраживаном подручју;
- 2) Утврђивањем интерпопулационе диференцијације проучаваних врста на нивоу морфолошких и других карактеристика;
- 3) Утврђивањем еволутивне историје врста рода *Galanthus* на подручју Србије и централног дела Балканског полуострва;
- 4) Компаративном анализом добијених молекуларних, морфолошких, као и других карактера ради разрешења недоследности у таксономији представника рода *Galanthus* на истраживаном подручју.

Тако је у складу са наведеним претпоставкама дефинисан следећи низ циљева докторске дисертације:

- а) Утврдити распрострањење врста рода *Galanthus* на истраживаном подручју и одредити типове станишта и екологију биљних заједница у којима се врсте јављају;
- б) Расветлити обрасце морфолошке варијабилности, затим утврдити степен морфолошке диференцијације у оквиру врста рода, те одредити који су карактери најинформативнији за идентификацију потенцијалних инфраспецијских таксона;
- в) Одредити потенцијалне обрасце у фенологији проучаваних врста;
- г) Испитати неке аспекте медоносности одабраних врста као што су нектарска продукција и секреција, морфологија полена и полинација, те установити у којој мери ове екофизиолошке карактеристике доприносе таксономским истраживањима;
- д) Утврдити еволутивне односе врста рода *Galanthus* филогенетском анализом, на основу варијабилности одабраних хлоропластних секвенци, те филогеографску структуру на истраживаном подручју;
- ђ) Утврдити таксономски значај испитиваних морфолошких, молекуларних и других карактера у проучаваних представника рода *Galanthus*, уз разматрање статуса тренутно невалидних инфраспецијских таксона.



## 4. МАТЕРИЈАЛ И МЕТОДЕ РАДА

### 4.1. Опис локалитетâ и поступак прикупљања биљног материјала за анализу

Биљни материјал за анализу је прикупљен током пролећних месеци, и то у периоду од 2012. до 2015. године, са територије Републике Србије, као и суседних подручја, водећи рачуна о што већем диверзитету станишта. Укупно је узоркована 41 популација трију врста рода *Galanthus*, односно, 32 популације врсте *G. nivalis*, седам популација врсте *G. elwesii* и две популације врсте *G. reginae-olgae*. Узорци проучаваних врста састоје се од 30 до 40 јединки по популацији, при чему их чине примерци пронађени на највећој међусобној удаљености у природи како би се вероватноћа узорковања клонског материјала свела на најмању меру. Поред примерака врсте *G. reginae-olgae*, у истраживање је ради упоредних анализа укључен материјал још трију алохтоних врста овога рода (*G. plicatus*, *G. gracilis* и *G. woronowii*), који је прибављен комерцијално (<https://www.rareplants.co.uk/>). Преглед и карактеристике локалитета на којима је биљни материјал прикупљен дати су у табели 4.1.1, док је просторно распрострањење популација приказано на слици 4.1.1. Упоредни биљни материјал приказан је на слици 4.1.2.

Да би се избегао утицај специфичних станишних чинилаца и микроклимата, биљни материјал је пре анализе пренет до места истраживања, пресађен у пластичне посуде и гајен у уједначеним условима на огледном пољу до тренутка испитивања (Универзитет у Београду, Шумарски факултет, 44.782750 N 20.425453 E) (слика 4.1.3). За садњу је коришћен супстрат „Humocvet” (Еко Фарма Ковачевић) који има повољне особине за гајење врста рода *Galanthus* – дезинфикован је и спреман за директну употребу (Решење Министарства пољопривреде и заштите животне средине 2091) (рН=6,0–6,7; органска једињења 59,79%; минерална једињења 37,96%; N=2,08%; P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>=0,75%; K<sub>2</sub>O=0,77%; CN=10,55%). Биљке су сваке године током трајања огледа пресађиване, по потреби заливане и штићене од јаког мраза.

Биљни материјал је детерминисан применом дијагностичких кључева за род *Galanthus* (Davis 1999, 2001b), као и применом допуњеног и прилагођеног кључа за одређивање врста рода *Galanthus* у Србији (Јовановић *et al.* 2016). Ваучер примерци и ексикати су депоновани у Хербаријуму Института за ботанику и Ботаничке баште

„Јевремовац” (ВЕОУ) (Thiers 2018), док се њихови дуплици чувају у Хербаријуму Шумарског факултета, Универзитета у Београду. Номенклатура је усклађена са базом података *Flora Europaea* (2006).

**Табела 4.1.1.** Узорковане популације врста рода *Galanthus* из Србије и суседних подручја, са географским, фитоценолошким и еколошким подацима о локалитетима на којима је биљни материјал за анализу прикупљен.

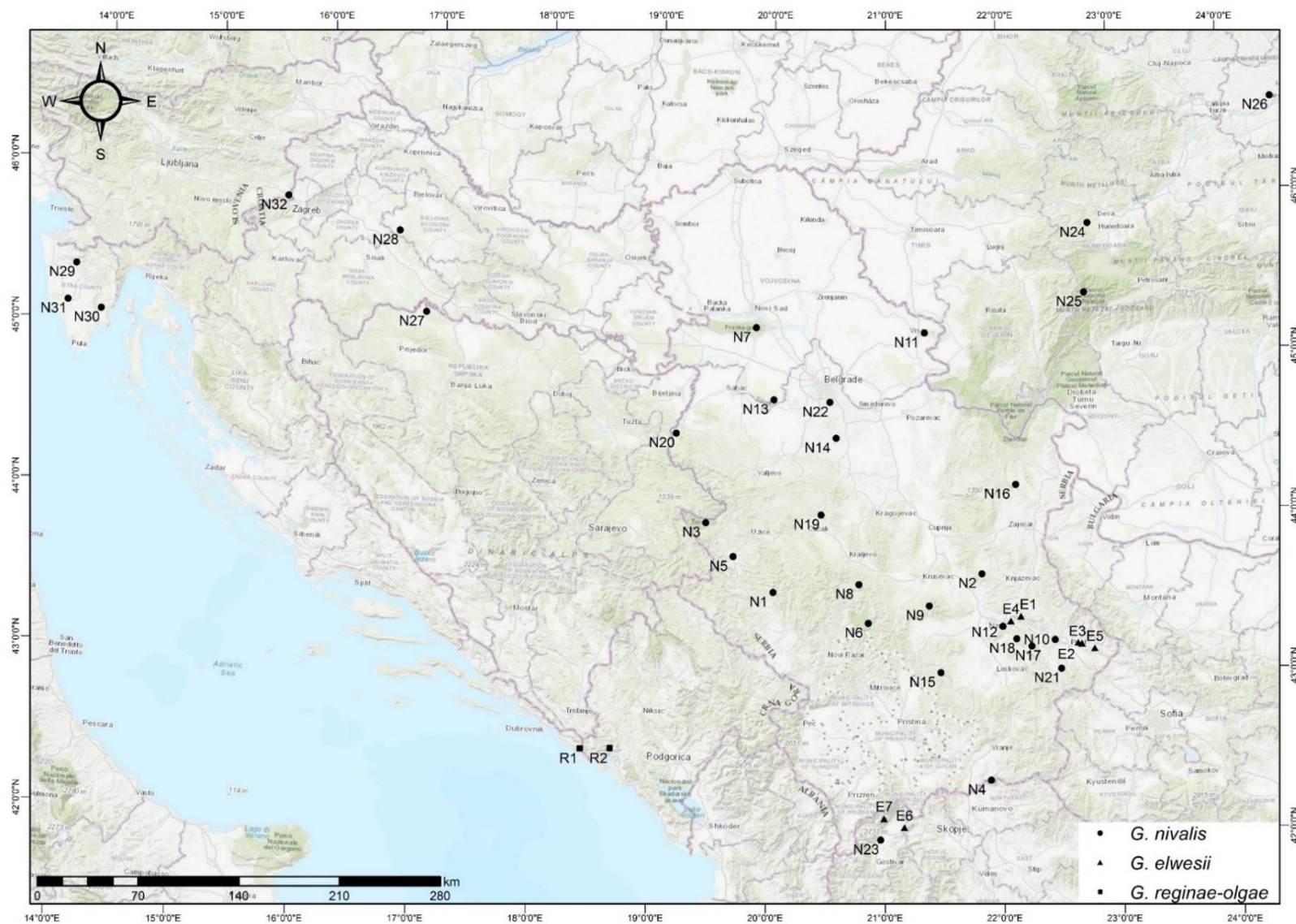
Ознака популације <sup>z</sup>	Локалитет	Биљна заједница
N1	Србија: Чемерница, Масково	<i>Piceo-Fago-Abietetum</i>
N2	Србија: Озрен, Јерменчић	<i>Carpinetum orientalis</i>
N3	Србија: Тара, Митровац	<i>Piceo-Fago-Abietetum</i>
N4	Србија: Пчиња, Св. Прохор Пчињски	<i>Quercu-Carpinetum orientalis</i>
N5	Србија: Златибор, Ђалдов вијадукут	<i>Fago-Carpinetum</i>
N6	Србија: Копаноник, Јелак	<i>Fageto-Piceetum</i>
N7	Србија: Фрушка гора, Норцев	<i>Tilio-Fagetum submontanum</i>
N8	Србија: Гоч, Тривуначки поток	<i>Fageto-Abietetum</i>
N9	Србија: Велики Јастребац, Прокоп	<i>Fagetum montanum</i>
N10	Србија: Белава, Дебели дел	<i>Fagetum montanum</i>
N11	Србија: Вршачке планине, Ђаков врх	<i>Quercu-Carpinetum</i>
N12	Србија: Нишка Бања, Бањско брдо	<i>Carpinetum orientalis</i>
N13	Србија: Обедска бара, Пландиште	<i>Saliceto cinereae-Fraxinetum angustifoliae</i>
N14	Србија: Космај, споменик	<i>Fagetum submontanum</i>
N15	Србија: Радан, Гајтан	<i>Fagetum montanum</i>
N16	Србија: Бор: Стол, врх	<i>Fagetum montanum</i>
N17	Србија: Сува планина, Мало Коњско	<i>Fagetum montanum</i>
N18	Србија: Сува планина, Бојанине воде	<i>Fagetum montanum</i>
N19	Србија: Вујан, врх	<i>Fagetum submontanum</i>
N20	Србија: Гучево, врх	<i>Fagetum submontanum</i>
N21	Србија: Бабушница, Големи Стол, Кијевац	<i>Fagetum montanum</i>
N22	Србија: Авала, Чарашићев брест	<i>Fagetum montanum tilietosum</i>
N23	Северна Македонија: Брвеница, Корнија	<i>Corylo-Populetum tremulae</i>
N24	Румунија: Хунедоара, Нандру	---
N25	Румунија: Хунедоара, Рау де Мори, Балан	---
N26	Румунија: Муреш, Панет, Далердо	---
N27	БиХ: Козарска Дубица, Међећа, Ријека	<i>Fago-Carpinetum betuli</i>
N28	Хрватска: Мославачка гора, Д. Миклоуп	---
N29	Хрватска: Истра, кањон Мирне, Мотовун	<i>Quercu rubori-Carpinetum betuli submediterraneum</i>
N30	Хрватска: Истра, кањон Рапце	<i>Ostryo-Quercetum pubescentis</i>
N31	Хрватска: Истра, Лимска драга	<i>Quercu-Carpinetum orientalis</i>
N32	Словенија: Брежице, Јесенице	---
E1	Србија: Сврљичке планине, Плеш	<i>Fagetum montanum</i>
E2	Србија: Пирот, Црни врх, репетитор	<i>Fagetum montanum</i>
E3	Србија: Пирот, Басарски камен	<i>Fagetum montanum</i>
E4	Србија: Сићевачка клисура, Кусача	<i>Carpino orientalis-Quercetum mixtum</i>
E5	Србија: Видлич, Велика Парамуница	<i>Fagetum montanum</i>
E6	Северна Македонија: Жеден	<i>Quercu-Carpinetum orientalis</i>
E7	С. Македонија: Шар-планина, Шурдолос	<i>Fagetum montanum</i>
R1	Хрватска: Дубровник, Конавле	<i>Orno-Quercetum ilicis pinetosum halepensis</i>
R2	Црна Гора: Бока Которска, Стрп	<i>Orno-Quercetum ilicis pinetosum halepensis</i>

Табела 4.1.1.

(наставак)

Ознака популације <sup>z</sup>	Геолошка подлога	Надморска висина (m)	Географске координате	Ваучер	Анализа <sup>y</sup> (и обим узорка)
N1	кречњак	1230	43.502089 N, 20.036717 E	BEOU16779	h, m(30), f(30), g(3)
N2	кречњак	595	43.619272 N, 21.834086 E	BEOU16781	h, m(30), f(30), g(3)
N3	кречњак	1086	43.932111 N, 19.448511 E	BEOU16782	h, m(30), f(30), g(3)
N4	алув. нанос	445	42.326583 N, 21.897494 E	BEOU16783	h, m(30), f(30), n(5), p(3), g(4)
N5	серпентинит	1000	43.723130 N, 19.688680 E	BEOU16784	h, m(30), f(30), n(5), g(4)
N6	кречњак	1270	43.311740 N, 20.856320 E	BEOU16785	h, m(30), f(30), n(5), g(4)
N7	флиш	510	45.158272 N, 19.863319 E	BEOU16786	h, m(30), f(30), n(5), p(3), g(4)
N8	серпентинит	1078	43.553800 N, 20.775242 E	BEOU16788	h, m(30), f(30), n(5)
N9	гранодиорит	599	43.420681 N, 21.380947 E	BEOU16790	h, m(30), f(30)
N10	кречњак	905	43.202075 N, 22.455447 E	BEOU16791	h, m(30), f(30)
N11	гнајс	373	45.129775 N, 21.347092 E	BEOU16792	h, m(30), f(30), g(4)
N12	кречњак	400	43.289153 N, 22.009783 E	BEOU16793	h, m(30), f(30), n(5), g(4)
N13	алув. нанос	72	44.707370 N, 20.026640 E	BEOU16796	h, m(30), f(30), g(3)
N14	флиш	517	44.470060 N, 20.572710 E	BEOU16798	h, m(30), f(30), g(4)
N15	андезит	1191	43.002406 N, 21.477114 E	BEOU16799	h, m(30), f(30), g(4)
N16	кречњак	1100	44.177050 N, 22.135344 E	BEOU16800	h, m(30), f(30), g(2)
N17	кречњак	1286	43.163681 N, 22.255658 E	BEOU16882	h, m(30), f(40), g(3)
N18	кречњак	1101	43.210572 N, 22.126756 E	BEOU16794	h, g(2)
N19	кречњак	436	43.989417 N, 20.445972 E	BEOU17091	h, g(4)
N20	кречњак	772	44.489036 N, 19.176408 E	BEOU17092	h, g(4)
N21	флиш	1019	43.021897 N, 22.506328 E	BEOU16795	h, g(4)
N22	флиш	389	44.694353 N, 20.516628 E	BEOU16789	h, n(5)
N23	алув. нанос	448	41.954681 N, 20.963039 E	BEOU17473	g(3)
N24	гранит	345	45.807472 N, 22.806278 E	---x	g(3)
N25	гранит	849	45.374083 N, 22.761222 E	---	g(4)
N26	гранит	396	46.568028 N, 24.483361 E	---	g(4)
N27	алув. нанос	111	45.193931 N, 16.944597 E	---	g(4)
N28	гранит	182	45.693889 N, 16.673389 E	BEOU17471	g(4)
N29	алув. нанос	19	45.349861 N, 13.829972 E	BEOU17475	g(4)
N30	кречњак	67	45.081861 N, 14.081500 E	BEOU17474	g(4)
N31	кречњак	81	45.119639 N, 13.783444 E	BEOU17476	g(3)
N32	доломит	159	45.869972 N, 15.662028 E	BEOU17472	g(4)
E1	кречњак	1235	43.351675 N, 22.165172 E	BEOU16801	h, m(30), f(30), n(5), g(4)
E2	кречњак	1146	43.182544 N, 22.652589 E	BEOU16802	h, m(30), f(30), n(5), p(3), g(3)
E3	кречњак	1167	43.177319 N, 22.684847 E	BEOU16803	h, m(30), f(30), n(5), g(3)
E4	кречњак	753	43.323167 N, 22.079094 E	BEOU16637	h, m(30), f(30), p(3), g(6)
E5	кречњак	1300	43.145861 N, 22.792614 E	BEOU16804	h, n(5), g(4)
E6	мерм. кречњак	908	42.033214 N, 21.163175 E	BEOU17477	g(2)
E7	кречњак	1224	42.089308 N, 20.992506 E	---	g(1)
R1	флиш	483	42.500925 N, 18.415625 E	BEOU17478	p(2), g(3)
R2	кречњак	85	42.506944 N, 18.669250 E	BEOU966/93	g(1)

<sup>z</sup>Врсте *Galanthus nivalis* (N), *G. elwesii* (E) и *G. reginae-olgae* (R).<sup>y</sup>Хоролошка и еколошка анализа (h), морфолошка анализа (m), фенолошка анализа (f), анализа продукције нектара и опрашивања (n), палиноморфолошка анализа (p) и молекуларно-генетичка анализа (g).<sup>x</sup>Податак недоступан.



Слика 4.1.1. Карта Србије и суседних земаља, са приказом локалитета на којима је проучавани биљни материјал прикупљен.



**Слика 4.1.2.** Врсте рода *Galanthus*: (a) *G. plicatus*, (b) *G. woronowii*, и (c) *G. gracilis*, коришћене у упоредним анализама са врстама рода *Galanthus* са подручја Србије и централног дела Балканског полуострва (фото: Јовановић Ф. 2016, 2019).



**Слика 4.1.3.** Јединке врста рода *Galanthus* прикупљене на подручју Србије и централног дела Балканског полуострва и до анализа одржаване на огледном пољу (Шумарски факултет – Универзитет у Београду) (фото: Јовановић Ф. 2014).

#### 4.2. Хоролошка и еколошка истраживања

С циљем утврђивања распрострањења врста рода *Galanthus* на подручју Србије и типова станишта и екологије фитоценоза у којима се ове врсте јављају, обављена су опсежна теренска истраживања, ревидиран је хербарски материјал у референтним хербарским збиркама и прикупљена је и проучена сва релевантна литература која се односи на распрострањење и екологију врста овога рода.

Ревизија хербарских збирки је изведена у Хербаријуму Института за ботанику, Универзитета у Београду (БЕОУ), Генералном хербаријуму Природњачког музеја у Београду (БЕО), Хербаријуму Департмана за биологију и екологију, Природно-математичког факултета, Универзитета у Новом Саду (BUNS), као и у Хербаријуму Шумарског факултета, Универзитета у Београду (нерегистрован хербаријум, у овом раду означен као SFB). Такође, коришћена је дигитална база Хербаријума Краљевске ботаничке баште у Кју (К) (<http://apps.kew.org/herbcat/navigator.do>) (Thiers 2018).

Распрострањење проучаваних врста рода *Galanthus* у Србији картирано је у квадрантима 10×10 km – у УТМ грид систему (УТМ зона 34Т) (Lampinen 2001). Распрострањење ових врста се текстуално детаљно приказује у прегледу 5.1.1, заједно са подацима који се односе на карактеристике њихових станишта. Преглед 5.1.2. који се односи на распрострањење инфраспецијских таксона врста овога рода у Србији сачињен је на основу доступних литературних извора. Сви хоролошки подаци су уређени према флористичкој рејонизацији, коју за територију Р. Србије предлаже Stevanović (1992).

### **4.3. Метода морфолошке анализе**

#### **4.3.1. Поступак узорковања за морфолошку анализу**

У сврху проучавања морфолошких карактеристика истраживаних врста рода *Galanthus*, извојено је по 30 индивидуа из сваке узорковане популације, пореклом са 21 локалитета на подручју Србије (N1–17; E1–4) (табела 4.1.1, слика 4.1.1). На свакој анализираној јединки мерено је више морфолошких карактера, који се односе на подземне и надземне делове биљака, њихове вегетативне и генеративне органе.

Мерења су обављена на свежем материјалу, у пролеће 2015. године, када су биљке биле на врхунцу цветања. Сва мерења су изведена нонијусом, са тачношћу од 0,01 mm.

#### **4.3.2. Анализиране морфолошке одлике**

Предмет морфолошке анализе чини шест вегетативних и 15 генеративних морфометријских карактера, од којих се три карактера односе на подземне органе испитаних индивидуа, а остали карактери су одређени на надземним органима ових биљака. Вредности 18 карактера резултат су непосредног мерења, док су вредности трију карактера изведене израчунавањем односа (то јест, индекса) између вредности одговарајућих мерених карактера. Пет карактера је одређено искључиво на нивоу проучаваних врста, док је преосталих 16 карактера анализирано како на нивоу врста тако и на нивоу популација (табела 4.3.1).

Дужина луковице је мерена од базалне плоче до врха луковице. Ширина луковице односи се на измерени пречник луковице – у њеном најширем делу. Однос

**Табела 4.3.1.** Анализирани морфометријски карактери.

Морфометријски карактер	Део биљке <sup>z</sup>	Орган <sup>y</sup>	Тип карактера <sup>x</sup>	Ниво мерења <sup>w</sup>
1. Дужина луковице	P	V	L	Sp
2. Ширина луковице	P	V	L	Sp
3. Однос дужине и ширине луковице	P	V	I	Sp
4. Пречник рукавца	N	V	L	Pop
5. Дужина листа	N	V	L	Pop
6. Ширина листа	N	V	L	Pop
7. Висина цветне стабљике	N	G	L	Pop
8. Дужина приперка	N	G	L	Pop
9. Ширина приперка	N	G	L	Pop
10. Дужина петељке	N	G	L	Pop
11. Дужина сп. листића цветног омотача	N	G	L	Pop
12. Ширина сп. листића цветног омотача	N	G	L	Pop
13. Дужина ун. листића цветног омотача	N	G	L	Pop
14. Ширина ун. листића цветног омотача	N	G	L	Pop
15. Однос дужина <sup>а</sup> сп. и ун. листића	N	G	I	Pop
16. Однос ширин <sup>а</sup> сп. и ун. листића	N	G	I	Pop
17. Дужина прашника	N	G	L	Pop
18. Пречник плодника	N	G	L	Pop
19. Дужина стубића	N	G	L	Pop
20. Пречник плода	N	G	L	Sp
21. Пречник семена	N	G	L	Sp

<sup>z</sup>P – подземни; N – надземни.

<sup>y</sup>V – вегетативни; G – генеративни.

<sup>x</sup>L – линеарни; I – индекси.

<sup>w</sup>Sp – врста; Pop – популација.

између дужине и ширине луковице представљен је количником ових двеју мерених одлика. Рукавац је мерен на његовом вршном и најширем делу. Дужина и ширина листа односе се на димензије најдужег листа сваке мерене јединке. Висина цветне стабљике обухвата дужину стабљике без приперка и дужину приперка. Дужина и ширина приперка мерене су на потпуно испруженим и размакнутиим приперцима. Дужина цветне петељке одређена је на слободном делу петељке (који се налази ван приперка). Дужина и ширина листића омотача цвета мерене су на испруженим и раширеним листићима. Односи између дужина<sup>а</sup>, као и између ширин<sup>а</sup>, спољашњих и унутрашњих листића цветног омотача добијени су као количници одговарајућих измерених морфолошких одлика. Дужина прашника и дужина стубића тучка мерене су од горње површине цветне ложе па до врха споменутих репродуктивних органа цвета. Плодник, плод и семе су мерени у њиховим најширим деловима.

Поред морфометријских карактера, посматране су квалитативне морфолошке одлике врста рода *Galanthus*. За сваку испитивану индивидуу, забележене су особине као што су боја и вернација листова, присуство или одсуство као и облик макула на



листићима перигона, као и друге одлике од потенцијалног таксономског значаја за проучавање врста овога рода.

#### 4.3.3. Статистичка обрада података добијених морфометријском анализом

Статистичка обрада података је обухватила преко 10000 нумеричких података, који су добијени мерењем морфолошких карактера на по 30 јединки у оквиру сваке испитиване популације. Добијени подаци су обрађени у складу са дескриптивним, униваријатним и мултиваријатним статистичким методама. За сваки мерени карактер, израчунати су параметри средња вредност ( $\bar{X}$ ), стандардна девијација ( $\pm SD$ ), као и коефицијент варијације ( $CV$ ). Значајност разлика између датих средњих вредности морфолошких одлика свих проучаваних популација и врста утврђена је анализом варијансе ( $ANOVA$ ). Поред тога, измерене морфолошке одлике су анализирани и поређењем минималних ( $MIN$ ), максималних ( $MAX$ ), као и средњих вредности свих узорака са релевантним литературним подацима. Анализа основних компоненти ( $PCA$ ) и дискриминантна анализа ( $CDA$ ) примењене су како би се установила међу- и унутарпопулациона варијабилност и да би се идентификовали најбољи карактери за дискриминацију. Анализама је претходило тестирање нормалности и колинеарности података морфометријских карактера. Након тестирања више различитих процедура за трансформацију података, карактери чије су вредности одступале од нормалне расподеле подвргнути су трансформацији  $Box$  и  $Cox$  (1964). Карактери који су међу собом високо корелирани ( $r \geq 0,9$ ) сматрају се редундантним, морају се одстранити из мултиваријатних анализа.  $PCA$  је примењена да би се утврдила општа морфолошка варијабилност и како би се одредили односи између индивидуа свих узоркованих популација.  $CDA$  је коришћена за тестирање хипотезе да је анализирани узорак састављен од морфолошки различитих група. Тако су добијени дводимензионални графикони дистрибуције тачака на нивоу проучаваног рода у Србији. За сваку осу ( $PC1$ ,  $PC2$ ,  $DA1$ ,  $DA2$ ) упоређене су својствене вредности (eigenvalues) и представљен је постотак са којим свака од ових оса учествује у описивању укупне варијабилности испитиваних популација, као и морфолошких карактера. Везе између популација, те опште разлике између упоређених група, дефинисане су Еуклидовим дистанцама, које су потом биле употребљене за кластер анализу, према  $UPGMA$  (unweighted pair

group method with arithmetic mean) (Sneath, Sokal 1973). Све статистичке анализе су изведене у рачунарским програмима Statistica (1997, StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA) и Statgraphics Centurion (Ver. XVI.I).

#### **4.4. Метода фенолошке анализе**

Фенолошким осматрањима у периоду од 2013. до 2015. год. утврђено је време цветања 21 популације врста рода *Galanthus* са подручја Србије (N1–17; E1–4) (табела 4.1.1, слика 4.1.1). Узорак је обухватио 30–40 индивидуа по популацији. Узорковани биљни материјал је гајен у уједначеним условима на огледном пољу током свих година испитивања. Фенолошка опажања су обављена методом визуелног осматрања, то јест, непосредним опажањем чулом вида (Јованчевић 1952). Опажања се односе на почетак фенофазе цветања. Датуми почетка цветања бележени су свакодневно током три узастопна вегетациона периода.

У свакој засебној вегетационој сезони, услови на огледном пољу били су уједначени за све анализиране индивидуе и популације, чиме је било омогућено фенолошко поређење међу популацијама независно од срединских фактора којима су популације биле изложене у природи. Како би статистичка обрада прикупљених података била могућа, датуми осматрања почетка цветања су метрички обрађени за сваку истраживачку годину, и то тако што су претворени у нумеричке вредности које представљају редне бројеве дана у датој календарској години. На основу нумеричких вредности, израчунати су параметри – средња вредност ( $\bar{X}$ ), стандардна девијација ( $\pm SD$ ) и коефицијент варијације (CV) за почетак цветања анализираних популација. Значајност статистичких разлика између утврђених средњих вредности тестирана је анализом варијансе (ANOVA), на основу чега су формиране хомогене фенолошке групе. Статистичке анализе су изведене у програму Statgraphics Centurion (Ver. XVI.I).

#### **4.5. Поступак квантитативног одређивања продукције нектара методом стаклене микрокапиларе и анализа опрашивања**

За одређивање интензитета продукције нектара у проучаваних врста рода *Galanthus*, коришћен је биљни материјал прикупљен са 11 локалитета на подручју

Србије (N4–8, N12, N22; E1–3, E5) (табела 4.1.1, слика 4.1.1). Испитивање је изведено на огледном пољу, на почетку вегетационе сезоне у 2014. години. Ова анализа је обухватила одређивање следећих вредности: (а) укупна дневна количина нектара по цвету; (б) дневна динамика секреције нектара; (в) динамика секреције нектара током онтогеније цвета.

Укупна дневна количина нектара по цвету одређена је узорковањем нектара у јутарњим часовима, наредног дана по отварању цветова, након 24 часа заштите газом ради превенирања посете опрашивача. Интензитет продукције нектара у испитаних врста утврђен је директно – методом стаклене микрокапиларе (McKenna, Thomson 1988). Дневна динамика секреције нектара установљена је узорковањем нектара у трочасовним интервалима, од 7.00 до 19.00 часова. Динамика лучења нектара током онтогеније цвета дефинисана је просечном дневном производњом нектара у периоду од отварања пупољака до првих знакова већења цветова. У време сакупљања нектара, праћени су микроклиматски параметри – температура и влажност ваздуха.

Запремина нектара у цвету одређена је пропорционално, помоћу стандардних калибрисаних микрокапилара (Drummond 32 mm, 0,5  $\mu$ l). Добијена количина нектара изражена је као средња вредност за неколико мерења ( $n=5$ ), са стандардном грешком ( $\pm SE$ ). Значајност разлика између установљених средњих вредности тестирана је анализом варијансе (ANOVA). Статистичке анализе су изведене помоћу рачунарског програма Statgraphics Centurion (Ver. XVI.I).

Како би се проценила успешност опрашивања у проучаваних врста рода *Galanthus*, поред медоносног потенцијала ових врста, анализирана је и атрактивност њихових цветова за медоносну пчелу (*Apis mellifera* L.). Резултати анализе су поређени са одговарајућим подацима који се у литератури наводе за остале врсте цветница, чије се време цветања подудара са цветањем проучаваних врста и забележене су на истим стаништима у Србији. Индекси продукције нектара ( $I_{np}$ ) и полена ( $I_{pp}$ ), који представљају нумеричко вредновање медоносног потенцијала конкурентских врста ( $I_{np}/I_{pp}$ : 1 – слаба производња; 2 – добра; 3 – врло добра; и 4 – одлична), наведени су према литератури (Ricciardelli D'Albore, Persano Oddo 1981; Ricciardelli D'Albore 1997; Umeljić 2003). Периоди цветања као и боја цвета ових врста дати су у складу са подацима из *Флоре СР Србије* (Josifović 1970–1977; Sarić 1986) и запажањима на терену. Преференција пчела за боје усвојена је према Giurfa и сарадницима (1995).

## 4.6. Палиноморфолошко истраживање

Основне морфолошке карактеристике поленових зрна, које би могле имати таксономски значај, проучене су и описане за шест врста рода *Galanthus*. У сврху одређивања међупопулационе палиноморфолошке варијабилности, као и њеног потенцијала за примену у таксономији рода, посебно је анализиран полен врста овога рода из међусобно удаљених популација са подручја Србије (N4, N7; E2, E4) (табела 4.1.1, слика 4.1.1). Осим полена двеју аутохоних врста у Србији, за потребе упоредне интерспецијске палиноморфолошке анализе, коришћен је и полен четири алахотоне врсте рода *Galanthus* (*G. plicatus*, *G. reginae-olgae*, *G. gracilis* и *G. woronowii*).

Опис, мерења и анализа основних морфолошких одлика полена обављени су на узорцима полена, који су прикупљени из свежих цветова, као и хербаризованог материјала. Коришћењем двострано лепљиве траке, ови узорци полена су директно нанети на припремљене металне носаче и након напаривања златом (BAL-TEC SCD 005 Sputter Coater, 100 секунди, 30 mA) посматрани под скенирајућим електронским микроскопом (JEOL JSM-6390 LV, 20 kV). Анализиране су следеће одлике: поларна оса, екваторијални дијаметар, тип, број и положај апертура, орнаментација, облик, величина, поларност, симетрија поленових зрна. Поленова зрна анализираних врста су снимљена у по два карактеристична положаја – поларном и екваторијалном. У анализи је коришћена терминологија коју предлаже Erdtman (1986).

У зависности од величине узорка, као и параметра који се испитује, за сваку проучавану врсту или популацију, урађен је већи број мерења за шест морфолошких параметара поленових зрна. На основу добијених нумеричких података, одређени су следећи параметри: средња вредност ( $\bar{X}$ ), стандардна девијација ( $\pm SD$ ) и коефицијент варијације (CV) за сваку мерену одлику. Минималне (MIN), максималне (MAX), као и средње вредности проучаваних одлика поленових зрна свих узорака, упоређене су са релевантним литературним подацима. Статистичке анализе су изведене у програму Statgraphics Centurion (Ver. XVI.I).

## 4.7. Метода молекуларно-генетичких анализа

### 4.7.1. Поступак изолације тоталне геномске ДНК

За потребе молекуларно-генетичких анализа узорковани су млади листови са

одабраних индивидуа, пореклом из 37 популација са подручја Србије и суседних региона (N1–7, N11–2 и N23–32; E1–7; R1–2) (табела 4.1.1, слика 4.1.1). Биљни материјал је сасушен силикагелом, и чуван на  $-20^{\circ}\text{C}$  до изолације ДНК. Тотална геномска ДНК је изолована из лисног ткива 1–15 јединки по популацији сваке од проучаваних врста рода *Galanthus*.

Изолација ДНК је изведена према протоколу СТАВ (cetyltrimethylammonium-bromide) (Doyle, Doyle 1990), модификованом за род *Narcissus* (Könyves 2014). Млади листови сваке индивидуе (30 mg) постављени су у стерилне тубе у које је додата по једна стерилна тунгстенска куглица. Тубе са материјалом су остављене преко ноћи на  $-70^{\circ}\text{C}$ , да би наредног дана материјал био хомогенизован у посебном уређају до финог праха (TissueLyser II, Qiagen, Hilden, Germany). Спрашеном ткиву је додато по 800  $\mu\text{l}$  екстракционог пуфера [2% СТАВ, 1,4 M NaCl, 0,2% 2-mercaptoethanol, 20 mM EDTA, 100 mM Tris HCl (pH=8,0), 1% PVPP]. Узорци су инкубирани на температури од  $65^{\circ}\text{C}$ , у трајању 60 min. Након центрифугирања на 13000 rpm, 3 min, издвојена је водена фаза (супернатант) и потом пребачена у нову тубу. Супернатанту је затим додато по 350  $\mu\text{l}$  смеше хлороформа и изоамил-алкохола (24:1) и обављено је центрифугирање (5 min, 13000 rpm). Добијена водена фаза је пребачена у нову тубу и поновљен је корак са додавањем 150  $\mu\text{l}$  смеше хлороформа и изоамил-алкохола. Воденој фази је потом додато 0,08 V хладног амонијум-ацетата (16  $\mu\text{l}$ ), као и 0,54 V изопропанола (117  $\mu\text{l}$ ), те су узорци остављени на  $-20^{\circ}\text{C}$ , 60 min, како би се ДНК исталожила. Узорци су онда центрифугирани (15 min, 13000 rpm), а водена фаза је уклоњена. ДНК која се уочава на дну тубе у виду белог пелата испрана је са 700 ml 70% етанола и узорци су још једном центрифугирани (1 min, 13000 rpm). Алкохол је после тога одстрањен и цео поступак испирања етанолом још једном поновљен. Након одстрањивања алкохола, узорци су сушени у стерилним условима до потпуног испарења заосталог етанола. ДНК је растворена у 100  $\mu\text{l}$  ТЕ пуфера (Tris-EDTA) и узорци су остављени на  $4^{\circ}\text{C}$  преко ноћи. По потреби, третман смешом хлороформа и изоамил-алкохола је још једном поновљен ради добијања ДНК веће чистоће. До даљих анализа, узорци су чувани на  $-20^{\circ}\text{C}$ .

С обзиром да је квалитет ДНК од кључне важности за поузданост добијених резултата, одређене су концентрације ДНК и чистоћа изолата. Концентрација ДНК је одређена спектрофотометријски (Agilent 8453, Agilent Technologies, Waldbronn, Germany). Од сваког узорка направљена су разблажења 1:100 (10  $\mu\text{l}$  раствора ДНК и

990 µl ddH<sub>2</sub>O) и мерене су апсорбанције на две таласне дужине (260 nm – максимум апсорбанције нуклеинских киселина; 280 nm – максимум апсорбанције претежно протеина; 230 nm – максимум апсорбанције контаминаната, попут фенола). Према литератури (Maniatis *et al.* 1982), чистом ДНК сматрају се узорци чији утврђени однос апсорбанција на 260/280 nm и 260/230 nm има опсег вредности од 1,8 до 2,0.

Направљени су радни раствори ДНК, концентрације 100 ng/µl, који су чувани на температури од 4°C, и коришћени као матрица за умножавање свих одабраних хлоропластних региона.

#### **4.7.2. Одабир региона хлоропластног генома за молекуларно-генетичке анализе**

Прегледом литературе, утврђено је који су региони хлоропластног генома до сада коришћени у филогенетским/филогеографским анализама врста рода *Galanthus* и који се наводе као информативни на инфраспецијском нивоу. Одабрано је шест региона, чије су карактеристике дате у табели 4.7.1. Они представљају некодирајуће интергенске спејсере, те се одликују већом варијабилношћу у односу на кодирајуће регионе и поседују довољну резолуцију (исказану у броју информативних места, то јест, мутација) за филогенетска и филогеографска истраживања.

Свих шест региона тестирано је на панелу од четири индивидуе, и то две индивидуе *G. nivalis* из удаљених популација N23 (BR10) и N32 (SL8), једне индивидуе *G. elwesii* из популације E4 (SK10), као и једне индивидуе *G. reginae-olgae* из популације R1 (DU4) (табела 5.6.1).

Хлоропластни региони су амплификовани ланчаном реакцијом полимеразе (*polymerase chain reaction* – PCR), према протоколима који су наведени у релевантним публикацијама (табела 4.7.1). Запремина реакционе смеше за амплификацију шест одабраних региона ДНК врста рода *Galanthus* износила је 25 µl, и састојала се из следећих компоненти: 25 ng ДНК; по 0,1 µM директног (F) и реверзног (R) прајмера, 1 × пуфера за PCR (Invitrogen), 1,5 mM MgCl<sub>2</sub>, 0,80% Bovine Serum Albumine (BSA, Fermentas), 0,2 mM дезоксинуклеотид-трифосфата (dNTP), 1U Таq ДНК полимеразе (Invitrogen). Реакција се одвијала у посебном уређају (Labnet, MultiGene OptiMax Thermal Cycler, 115V models, Labnet International, Inc.), према одговарајућем програму (табела 4.7.2).

Успешност умножавања свих шест региона проверена је путем агарозне електрофорезе. Добијени продукти су развојени хоризонталном електрофорезом на 1% агарозном гелу у  $1 \times$  TBE пуферу (Tris-borat-EDTA), након бојења са *Midori Green Direct stain* (Nippon Genetics). Процес је обављен у одговарајућем уређају (кадица Compact L. Whatman, Biometra GmbH, Goettingen, Germany; напајање Standard Power Pack P25, Biometra, Goettingen, Germany) и трајао је 60 min, на напону од 110 V.

Продукти амплификације су потом визуелизовани под UV светлом, на UV транслуминатору (ST4 3026-WL/26M, Vilber Lourmat, Torcy, France). С обзиром да није дошло до умножавања региона *rpl32-trnL<sup>(UAG)</sup>*, *psbA-trnH<sup>(GUG)</sup>* и *trnG<sup>(UUC)</sup>-trnS<sup>(GCU)</sup>*, ови региони су искључени из даљих анализа. Преостала три региона (*rps16-trnK*, *trnL-trnF* и *trnD-trnT*) су успешно умножена, што је утврђено на основу присуства јасних трака одговарајуће дужине, која је процењена на основу лествице O'GeneRuler 1 kb DNA Ladder (Thermo Scientific). Након утврђивања примарног редоследа нуклеотида, уочено је да сва три хлоропластна региона садрже информативне мутације. Стога су за молекуларно-генетичке анализе материјала, који ће бити коришћен у овој студији, одабрани региони *rps16-trnK* и *trnL-trnF*, умножени са оригиналним прајмерима путем ланчане реакције полимеразе, као и регион *trnD-trnT* (слика 4.7.1). Међутим, у случају региона *trnD-trnT* је уочено да је његов 5' крај мономорфан, док се информативне мутације налазе на 3' крају. Стога је др Јелена М. Алексић за потребе ових анализа дизајнирала нови директни (F) прајмер, који је позициониран 400 базних парова (bp) низводно од оригиналног директног прајмера (у гену *trnE*) и који је назван *trnEf*, тако да је за даље анализе коришћен нешто краћи регион – *trnE-trnT*. С обзиром да су Könyves и сарадници (2018) недавно секвенцирали комплетан хлоропластни геном блиско сродне врсте, *Narcissus poeticus* L., положај наведених региона у хлоропластном геному се може видети на слици 4.7.1.

#### 4.7.3. Умножавање одабраних хлоропластних региона ланчаном реакцијом полимеразе и секвенцирање

Одабрани хлоропластни региони су ланчаном реакцијом полимеразе били умножени у 130 јединки, и то 100 јединки из 28 популација врсте *G. nivalis*, 23 јединке из седам популација врсте *G. elwesii*, четири јединке из две популације врсте *G. reginae-olgae* и по једне јединке врста *G. plicatus*, *G. gracilis* и *G. woronowii* (табела 5.6.1).

**Табела 4.7.1.** Карактеристике одабраних хлорпластних региона и прајмери за њихову амплификацију и секвенцирање.

Регион	Тачан назив прајмера <sup>z</sup>	Локација прајмера	Секвенца (5'–3')	Смер	Очекивана дужина (bp)	Референца		
<i>rpβ2–trnL</i> <sup>(UAG)</sup>	rpl32-F	<i>rpβ2</i>	CTG CTT CCT AAG AGC AGC GT	F	543–1417	Shaw <i>et al.</i> 2007		
	trnL <sup>(UAG)</sup>	<i>trnL</i> <sup>(UAG)</sup>	CAG TTC CAA AAA AAC GTA CTT C	R				
3' <i>rps16</i> –5' <i>trnK</i>	<b>rpS16x2F2</b>	3' <i>rps16</i>	<b>AAA GTG GGT TTT TAT GAT CC</b>	F	529–1008	Shaw <i>et al.</i> 2007		
	trnK <sup>(UUU)</sup> x1	5' <i>trnK</i> <sup>(UUU)</sup>	TTA AAA GCC GAG TAC TCT ACC	R				
<i>psbA–trnH</i> <sup>(GUG)</sup>	psbA3f	3' <i>psbA</i>	GTT ATG CAT GAA CGT AAT GCT C	F	495	Tate, Simpson 2003		
	trnH_f05	<i>trnH</i>	CGC GCA TGG TGG ATT CAC AAT CC	R				
<i>trnG</i> <sup>(UUC)</sup> – <i>trnS</i> <sup>(GCU)</sup>	trnG <sup>(UUC)</sup>		GAA CGA ATC ACA CTT TTA CCA C	F	844	Hamilton 1999		
	trnS <sup>(GCU)</sup>		GCC GCT TTA GTC CAC TCA GC	R				
<i>trnL</i> <sup>(UAA)</sup> – <i>trnF</i> <sup>(GAA)</sup>	<b>e</b>	<i>trnL</i> <sup>(UAA)</sup> 3'exon	<b>GGT TCA AGT CCC TCT ATC CC</b>	F	158–438	Taberlet <i>et al.</i> 1991		
	<b>f</b>	<i>trnF</i> <sup>(GAA)</sup>	ATT TGA ACT GGT GAC ACG AG	R				
<i>trnD</i> <sup>(GUC)</sup> – <i>trnI</i> <sup>(GGU)</sup>	<b>trnEf</b>		<b>GAA GCA TCC CAT ACT ATT TCG</b>	F	1400	Aleksić J. M. <i>neobj.</i>		
	<b>trnD</b>		<b>ACC AAT TGA ACT ACA ATC C</b>	F			1800	Demesure <i>et al.</i> 1995
	<b>trnT</b>		<b>CTA CCA CTG AGT TAA AAG GG</b>	R				

<sup>z</sup>Масним словима су обележени прајмери који су коришћени за секвенцирање добијених PCR продуката.

**Табела 4.7.2.** Програм PCR амплификације тестираних хлоропластних региона.

Фазе PCR амплификације <sup>z</sup>	<i>rpβ2–trnL</i> <i>rps16–trnK</i>	<i>trnG–trnS</i>	<i>psbA–trnH</i>	<i>trnL–trnF</i>	<i>trnD–trnI</i>
1. Иницијална денатурација	95°C, 5 min	94°C, 10 min	94°C, 10 min	94°C, 10 min	95°C, 5 min
2. Денатурација	95°C, 45 s	95°C, 45 s	95°C, 45 s	94°C, 1 min	95°C, 1 min
3. Хибридизација	53°C, 45 s	53°C, 45 s	61°C, 1 min	55°C, 1 min	55°C, 1 min
4. Елонгација	72°C, 1 min	72°C, 1 min	72°C, 1 min	72°C, 2 min	72°C, 1,5 min
5. Финална екстензија	72°C, 10 min	72°C, 10 min	72°C, 10 min	72°C, 10 min	72°C, 10 min

<sup>z</sup>Кораци 2–4 су поновљени у 35 циклуса.



Продукти PCR амплификације хлоропластних маркера су секвенцирани с циљем утврђивања примарног редоследа нуклеотида. ДНК секвенцирање је урађено комерцијално (Macrogen, Korea, Geumcheon-gu, Seoul, <http://dna.macrogen.com/eng/>), према методи коју су дизајнирали Sanger и сарадници (1977).

Капиларна електрофореза је обављена на 96-капиларном 3730xl аутоматском ДНК секвенционеру (Applied Biosystems Inc., USA). Секвенцирање је рађено само у једном смеру, коришћењем F прајмера (региони *trnL-trnF* и *rps16-trnK*), или пак у оба смера, уз коришћење F и R прајмера (регион *trnE-trnT*).

Добијене секвенце су најпре обрађене у рачунарском програму Chromas Lite 2.0.1 (Technelysium, Australia), те су за даље анализе коришћени електроферограми без непоуздано прочитаних нуклеотида на 5' и 3' крајевима и самим секвенцама. За регион у коме је примарни редослед нуклеотида утврђен секвенционирањем помоћу више прајмера, најпре су склопљене концензус секвенце за сваку индивидуу. Ради утврђивања хомологије нуклеотида, секвенце сваког региона су поравнате применом програма MUSCLE (Edgar 2004), који је имплементиран у програм MEGA 6 (Tamura et al. 2013). Аутоматска поравнања су након тога проверена и мануелно коригована. На крају, конструисан је матрикс са успешно амплификованим и секвенцираним регионима свих испитиваних индивидуа.

#### 4.7.4. Филогенетска и филогеографска анализа

Еволутивни односи индивидуа су утврђени филогенетском анализом. Најпре је за сваки појединачни хлоропластни регион утврђен оптимални модел еволуције секвенци на основу оригиналних података, односно, поравнатог матрикса, а затим је коришћењем оптималног модела еволуције конструисано филогенетско стабло – у којем су приказани еволутивни односи индивидуа.

Различити модели еволуције односе се на различите моделе супституција нуклеотида у ДНК молекулу. Ови модели се разликују по томе да ли су учесталости четири базе у испитиваном делу генома једнаке или нису и да ли су једнаке брзине супституције једне базе другом ( $AC=AG=AT=CG=CT=GT$ ) или се оне међусобно разликују у паровима или потпуно. Постоји велики број модела еволуције секвенци, и за сваки модел, као и за онај модел који узима у обзир удео инваријабилних места (модел +I), или различите брзине супституција база у зависности од локације (модел

+G), или пак и једно и друго (модел +I +G) израчунавају се AIC (Akaike Information Criterion) вредности коришћењем софтверских пакета, као што је jModelTest (Posada 2008). Модел JC (Jukes, Cantor 1969) је најједноставнији. Он претпоставља да све базе имају подједнаку учесталост и да мутирају једнаком брзином. Остали ови модели претпостављају да постоје разлике у учесталости четири нуклеотида. Тако, модел HKY (Hasegawa *et al.* 1985) претпоставља да је учесталост између трансверзија и транзиција неједнака. Модел T92 (Tamura 1992) је применљив када постоји већи удео G+C нуклеотида и већи број транзиција од трансверзија. Модел TN93 (Tamura, Nei 1993) разликује два типа транзиција и претпоставља да се све трансверзије дешавају подједнако учестало. Најчешће коришћени модел еволуције секвенци је модел GTR (General Time Reversible) (Tavaré 1986), који подразумева различите вероватноће супституција једног нуклеотида другим (AC≠AG≠AT≠CG≠CT≠GT). AIC вредности су добијене применом рачунарског програма MEGA 6 (Tamura *et al.* 2013) за све испитиване регионе, који су успешно амплификовани и секвенцирани. Модел са најмањом вредношћу AIC уједно представља и оптимални модел за објашњење реалног процеса молекуларне еволуције региона који се испитује.

С обзиром да је за матрикс, који је сачињен од сва три испитивана региона, као оптимални модел еволуције секвенци на основу AIC вредности издвојен GTR+G (General Time Reversible са гама корекцијом), овај модел је коришћен за филогенетску анализу.

Филогенетске реконструкције су обављене коришћењем програма RAxML (Randomized Accelerated Maximum Likelihood) (Silvestro, Michalak 2012; Stamatakis 2014). То је програм за реконструкцију филогенетских стабала, на основу узастопних и паралелних *Maximum Likelihood* (ML) дистанци. При овоме је коришћена основна поставка параметара (-f функција). Статистичка подршка клада утврђена је применом методе *Bootstrap* (*Bootstrap support* – BS). Вредности BS које су веће или једнаке од 75% сматрају се високом или добром статистичком подршком, вредности BS између 50% и 74% сматрају се умереном статистичком подршком, док се вредности BS које су мање од 50% сматрају статистички неподржаним. Стабло је визуелизовано применом програма FigTree 1.0 (Rambaut 2006) и оживљено коришћењем опције *root at midpoint*.

За разлику од филогеније, филогеографија се бави еволутивном историјом гена (хомологих локуса ДНК), утврђивањем географске дистрибуције генеалошки структуриране генетичке варијабилности у испитиваном узорку. У филогеографским

анализама се могу користити хомологи гени, или ДНК секвенце, у којих нема рекомбинација, или су рекомбинације присутне у веома малом степену. Стога су хлоропластни интергенски спејсери и интрони погодни за овакве анализе.

Генеалогичка гена се најчешће приказује у виду хаплотип стабла или мреже, која заиста представља еволуциону реконструкцију генеалогичке структуре генетичке варијације. На добијеним мрежама се разликују изворни или предачки хаплотипови (у центру стабла) и изведени хаплотипови (вршни), који су представљени круговима, а величина кругова које заузимају одређени хаплотипови је пропорционална броју хаплотипова. Свака линија која повезује хаплотипове представља једну мутацију. На мрежи могу бити представљени и хипотетички хаплотипови који нису детектовани у анализираном узорку, али се њихово постојање мора претпоставити како би се објаснио настанак појединих хаплотипова. При конструисању хаплотип мрежа – транзицијама и трансверзијама може бити додељена различита тежина, док просте инсерције и делеције могу бити кодирани и стога могу бити укључене у анализе. С обзиром да се у филогеографској анализи хаплотипови посматрају независно од индивидуа, постоји могућност да је један хаплотип настао преко два алтернативна пута, што се представља ретикулацијом. Стога је након конструисања мреже могуће извести додатну обраду мреже, коришћењем методе максималне парсимоније (МП) чиме се елиминишу ретикулације и друге недоследности. Насупрот филогеографској мрежи, која може имати ретикулације, оне нису могуће у филогенетским стаблима у којима један хаплотип представља једну индивидуу.

Формирање филогеографске структуре резултат је географске изолованости субпопулација и акумулирања мутација у одређеним ДНК регионима током времена. Уколико нема протока гена између субпопулација, временом долази до локализовања сродних хаплотипова у одређеном географском региону. У случају да популација није панмиктична, нова мутација ће остати локализована у простору. Поклапање генеалогичке структуре и географске дистрибуције линија (то јест, групе сродних хаплотипова) ће се јавити када су блиско сродни хаплотипови груписани заједно у простору, један близу другог, и просторно изоловани од других хаплотипова који су им мање сродни. Непоклапање генеалогичке структуре и географске дистрибуције линија ће се јавити када су несродни хаплотипови груписани заједно у простору. То може да укаже на савремени проток гена између популација или опстанак предачких полиморфизама који су диференцијално сортирани током дивергенције популација.

О којем од ова два процеса је реч се може закључити према положају хаплотипова који одступају од очекиване географске расподеле хаплотипова у хаплотип мрежи. Ако се хаплотип који одступа налази ближе предачком хаплотипу, односно, ако је настао пре дивергенције популација – ово је знак да је вероватно реч о опстанку предачких полиморфизама, а не о савременом протоку гена. У супротном, ако се хаплотип који одступа налази на периферији мреже, онда се његово присуство у некој популацији може објаснити савременим протоком гена. То значи да се на основу поклапања/непоклапања генеалогске структуре и географске дистрибуције линија могу изводити закључци о историјским, генетичким и другим процесима који су деловали на популације током времена и довели до њихове садашње генетичке структуре.



Слика 4.7.1. Мапа хлоропластног генома врсте *Narcissus poeticus* L.. Илустрација преузета из литературе (Könyves *et al.* 2018).

Генеолошки односи хаплотипова испитиваних врста рода *Galanthus* утврђени су конструисањем хаплотип мреже, применом *Median-Joining* алгоритма (MJ) (Bandelt *et al.* 1999) у програму NETWORK 5 (Fluxus Technology). Затим је испитано присуство филогеографске структуре, путем утврђивања присуства или одсуства преклапања генеолошке структуре и географске дистрибуције линија и изведени су закључци о еволутивној историји испитиваних таксона на подручју Балкана.

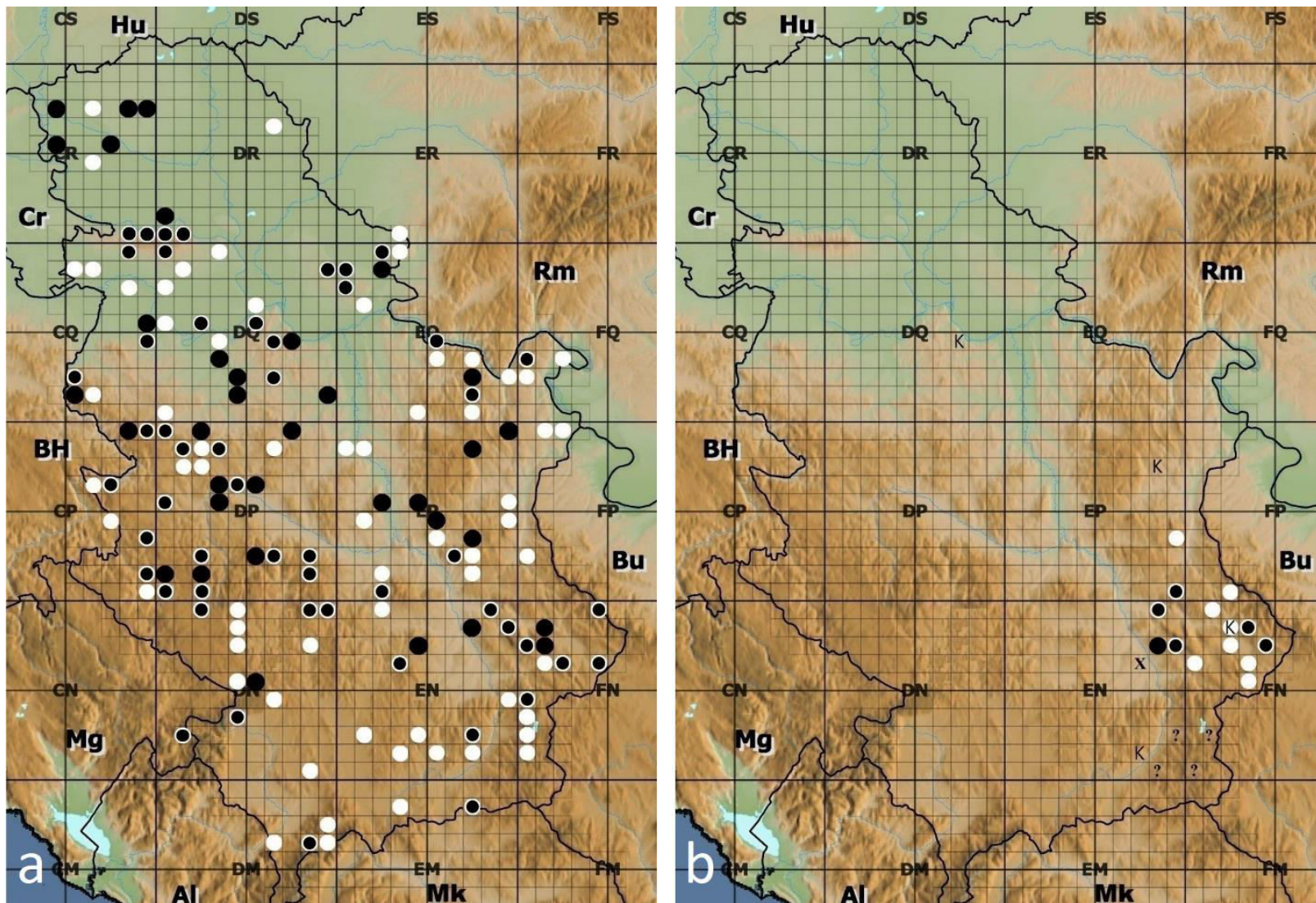
## 5. РЕЗУЛТАТИ ИСТРАЖИВАЊА

### 5.1. Хоролошка и еколошка анализа врста рода *Galanthus* у Србији

Хорологија и екологија рода *Galanthus* на подручју Србије сагледана је сходно подацима који су добијени истраживањем на терену и ревизијом биљног материјала у референтним хербарским збиркама, узимајући у обзир и расположиве усмене као и литературне податке. Према резултатима датих истраживања – проучавани род је представљен двама врстама у флори Србије. То су *G. nivalis* и *G. elwesii*. Подаци о распрострањењу, типовима станишта, те фитоценолошким карактеристикама ових двеју врста на подручју Р. Србије уређени су и приказани по регионалној подели Републике, са УТМ кодовима (преглед 5.1.1) на УТМ картама (слика 5.1.1). На основу релевантних литературних извора, дати су и подаци који се односе на хорологију инфраспецијских таксона забележених у флори Србије (преглед 5.1.2).

Из приказа хорологије врсте *G. nivalis* (преглед 5.1.1.1, слика 5.1.1а) запажа се да ова врста има широко распрострањење у Србији, будући да је пронађена у свим флористичким регионима наше земље. Најсевернији, као и најзападнији, локалитети распрострањења врсте *G. nivalis* у Србији забележени су у Бачкој, најисточнија њена станишта налазе се у околини Димитровграда, док је јужна граница распрострањења врсте пронађена на Шар-планини у Метохији. Међутим, многа налазишта ове врсте у Србији нису потврђена најновијим истраживањима на терену – стога се за одређене популације може претпоставити да су малобројне или су ишчезле. Ово је случај са налазиштима врсте у шумама Жеравинац и Блата крај Шида, Топчидер и Кошутњак крај Београда, резервату Буково крај Неготина, а могуће и на другим локалитетима. С друге стране, хоролошки податак који се односи на планину Видлич (Marković *et al.* 2010) може бити погрешан, с обзиром да је на овом локалитету утврђено присуство само врсте *G. elwesii*.

*G. nivalis* је у Србији забележена на широком спектру различитих станишта – у мешовитим шумама, шибљацима, на травнатим пропланцима, стеновитим местима, у долинама, поред река и потока. Станишта ове врсте на простору Србије најчешће се налазе у зони мезофилних и термо-мезофилних листопадних, као и листопадно-четинарских шума. То су шуме мешовитог састава, по правилу из класе Quercus-Fagetea Br.-Bl. et Vlieger., где *G. nivalis* свој оптимум претежно проналази у оквиру



Слика 5.1.1. Распрострањење врста рода *Galanthus* у Србији: (а) *G. nivalis*, (б) *G. elwesii*. Легенда: ● – нови или необјављени хоролошки подаци; ■ – литературни подаци поткрепљени хербарским материјалом и(ли) теренским истраживањима; ○ – литературни подаци; ? – сумњиви подаци; X – погрешни подаци; K – натурализоване културне биљке.



**Слика 5.1.2.** Врсте рода *Galanthus* на својим природним стаништима у Србији: (a) *G. nivalis* (Бабушница, Големи Стол, Кијевац) (фото: Јовановић Ф. 2015); (b) *G. elwesii* (Пирот, Видлич, Велика Парамуница) (фото: Златковић Б. 2012).



различитих фитоценоза букових шума. Ове шуме су неретко формиране у увалама и вртачама, или на падинама хладнијих експозиција (слика 5.1.2a). Спрат зељастих биљака у њима је разноврстан, где се заједно са проучаваном врстом обично појављују *Helleborus odorus* Waldst. & Kit. ex Willd., *Scilla bifolia* L., *Gagea lutea* (L.) Ker Gawl., *Corydalis solida* (L.) Clairv., *C. cava* subsp. *marshalliana* (Willd.) Hayek, *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Arum maculatum* L., *Allium ursinum* L., *Erythronium dens-canis* L., *Cyclamen hederifolium* Aiton, *Geranium macrorrhizum* L., *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz, *Asarum europaeum* L., *Galium odoratum* (L.) Scop., *G. aparine* L., *Anemone nemorosa* L., *Ficaria verna* Huds., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, као и друге врсте које расту на засењеним и влажним стаништима. Популације мање бројности или појединачни примерци врсте *G. nivalis* јављају се и ван поменутих шумских заједница. Пре свега, ово је случај у шибљањацима свезе *Ostrya-Carpinion* Ht. & Nic., као и на ивицама шума. Знатно ређе се ова врста среће на отвореном, поред река и потока, на ливадама и каменитим падинама.

У погледу геолошке подлоге, *G. nivalis* у Србији претежно насељава станишта која су развијена на карбонатним стенама (на пример кречњак), али се она такође јавља и на различитим типовима еруптивних стена (гранит, гранодиорит, андезит) и метаморфних стена (мермер). По правилу, ова врста расте на дубоким и плодним земљиштима, али се покаткад среће и на алувијалном наносу и песку.

На нивоу укупног ареала у Србији, врста *G. nivalis* се јавља у широком распону надморских висина, тако да се њено вертикално распрострањење протеже од низина (око 70 m н. в.), па све до субалпске зоне (преко 2100 m н. в.), премда се типична станишта ове врсте у Србији налазе на преко 500 m н. в.

Хоролошки подаци који су у вези са варијабилношћу врсте *G. nivalis* у Србији показују да је поред њене типичне форме забележен и велики број других варијетета и форми, особито на подручју АП Војводине (Вожа 1979; Вожа, Obradović 1980; Obradović, Вожа 1985; Вожа, Vasić 1986; Radić 2000) (види 5.1.2.1), упркос томе што тренутно не постоје званично признати инфраспецијски таксони у оквиру ове врсте (Davis 1999, 2001b).

За разлику од *G. nivalis*, врста *G. elwesii* је веома мало распрострањена у Србији, углавном се среће у источном делу земље у околини Пирота и Ниша (преглед 5.1.1.2. и слика 5.1.1b). Хоролошки податак који се односи на Брестовац, поред Прокупља (Petković *et al.* 1982), може се сматрати погрешним, имајући у виду да је теренским истраживањем у околини Брестовца пронађена само врста *G. nivalis*. Поред тога,

истраживањем на терену није потврђено присуство популација *G. maximus* (= *G. elwesii*) на Белави, Сарлаху и Божурату, крај Пирота (Adamović 1901, 1911). Хоролошки подаци за подручје Власине (Petković *et al.* 1982) сматрају се сумњивим, с обзиром да нису у сагласности са релевантним литературним подацима (Кошанин 1910; Јовановић, Niketić 1991; Randelović, Zlatković 2010), нису потврђени истраживањима на терену и нема одговарајућег биљног материјала у референтним хербарским збиркама (БЕОУ, ВЕО, BUNS, SFB). Најзад, јединке забележене у околини Врања (Stojanović V. *et al.* 2015), Брестовачке бање (Петровић П. *узм. саопшт.*) и Врчина (Вујић М. *узм. саопшт.*), као и у насељу Провалија у Пироту (Јовановић Ф. *тер. запаж.*), вероватно представљају натурализоване културне биљке, будући да су малобројне, расту у бокорима и јављају се на стаништима која нису карактеристична за ову врсту.

Врста *G. elwesii* је у Србији забележена у храстовим шумама и на брдским кречњачким ливадама (Petković *et al.* 1982), у шибиљацима, на пашњацима, као и међу стенама, од 400 до 1300 m н. в. (Adamović 1901, 1909; Fritsch 1909; Adamović 1911), но углавном се среће на падинама и у вртачама планинских букових шума (ass. *Fagetum montanum* s. l.), на висинама преко 1000 m (слика 5.1.2b). У спрату приземне флоре, заједно са овом врстом, често се срећу *Helleborus odoratus*, *Scilla bifolia*, *Gagea lutea*, *Corydalis solida*, *C. cava* subsp. *marshalliana*, *Arum maculatum*, *Erythronium dens-canis*, *Geranium macrorrhizum*, *Galium aparine*, *Anemone nemorosa*, *Ficaria verna* и друге зељасте биљке.

Осим типског облика врсте, за подручје Србије забележен је и таксон *G. elwesii* var. *maximus* (Stern 1956; Nikolić, Diklić 1986) (преглед 5.1.2.2) за који се у званичној таксономији рода сматра да није довољно морфолошки диференциран у односу на типски материјал врсте *G. elwesii* (Webb 1978; Davis 1999, 2001b).

### 5.1.1. Преглед распрострањења врста рода *Galanthus* у Србији по флористичким регионима

#### 5.1.1.1. Распрострањење врсте *G. nivalis* у Србији

БАНАТ: **Кикинда**, околина – DR66 (Petković *et al.* 1982); **Вршац**, околина – EQ29 (ор. cit.); **Вршачке планине**: Гудурички врх – ER30, листопадна шума (Sućević 1962; Panjković-Matanović 1989), ass. *Rusco aculeati-Quercus-Carpinetum*, SW, 18°, 280 m; ass. *Carici pilosae-Quercus-Carpinetum*, N0, 15°, 260 m (Pekanović 1991); Вршачки врх – EQ29, ass. *Aceri Fraxinetum excelsioris*, SW, 18–22°, 340–360 m; ass.

*Poo nemoralis-Quercetum polycarpae*, S0, 5–22°, 220 m; *Tilio-Fagetum submontanum* subass. *ranunculetosum cassubici*, N0-N, 20–23°, 280–580 m; ass. *Carici pilosae-Querceto-Carpinetum*, SW-W, 18–23°, 360–380 m (op. cit.); Кула – EQ29, ass. *Orno-Quercetum petraeae*, S0, 20°, 320 m (op. cit.); Ђаков врх – EQ29, падине, ass. *Querceto-Carpinetum*, заједно са *Helleborus odoratus* Waldst. & Kit. ex Willd., *Scilla bifolia* L., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Lunaria* sp., *Galium aparine* L., *Anemone ranunculoides* L., *Corydalis solida* (L.) Clairv., *Stellaria media* (L.) Cirillo, *Lamium purpureum* L., *Ranunculus* sp., гнајс, 373 m (leg. Jovanović F., 16792, 20.4.2013, ВЕОУ!); Широко било – EQ29, листопадна шума (Sućević 1962; Panjković-Matanović 1989), ass. *Carici pilosae-Querceto-Carpinetum*, S0, 18°, 190 m (Pekanović 1991); Месин – EQ39, ass. *Carici pilosae-Querceto-Carpinetum*, N0-N-W, 12–18°, 230–280 m (op. cit.); Сочница – EQ39, *Carpino betuli-Quercetum frainetto-cerris* subass. *ornetosum*, S0, 30°, 190 m (op. cit.); EQ39 (Stojanović V. et al. 2015); Кушћина – EQ28, мезофилне шуме (Seležan 1975; leg. Seležan S., 2791, 18.3.1973, BUNS!); **Делиблатска пешчара** (Вожа, Vasić 1986, subном. *G. nivalis* var. *major* Ten.), ass. *Querceto-Tilietum tomentosae* (Purić 1984); Девојачки бунар – DQ98 (Panjković 1977), шума храста и липе (Стевановић В. *усм. саопшт.*); Рошпијана – EQ08 (Wagner 1914), шума липе (leg. Veselinović, 40807, 5.4.1950, ВЕОУ!); Палосиће: Тлава: Вакареп – EQ08, падина пешчане дине, *Querceto-Tilietum tomentosae* subass. *quercetosum pubescentis*, N-N0, 15–20° (Stjepanović-Veseličić 1953); Тлава – EQ08, равна долина (op. cit.); Плуц – EQ08, падина пешчане дине, *Querceto-Tilietum tomentosae* subass. *quercetosum pubescentis*, N-N0, 10° (op. cit.); Шушара – EQ07 (leg. Sigunov A., Diklić N., s.n., 21.3.1973, ВЕОУ!); EQ16 (Stojanović V. et al. 2015).

БАЧКА: **Сомбор**: Козара – CR47 (Vajgand 1965); Чоношља – CR67 (Igić 1991; Petković et al. 1982, карта 2), поред пута (Grdinić 1996); **Бачка Топола** – CR97 (Igić 1991); Бајша-Средњи Салаш – CR87, крај шуме багрема (Вожа 1976); **Апатин**, периферија – CR45 (leg. Perić R., 2783, 20.2.1999, BUNS); **Кула**: Крушчић – CR75 (Grdinić 1996); **Оџаци**: Српски Милетић – CR64 (Petković et al. 1982, карта 2), ливада (Grdinić 1996).

СРЕМ: **Нови Сад**: Телеп – DR01, ливада (Stanković 1993); Руменка – DR01, шумарак (Ujhelji 2005; leg. Ujhelji S., 2784, 3.3.2004, BUNS!); **Фрушка гора** (Petković et al. 1982; Davis 1999, карта 1); Чотови – CR80 (Radić 2000; leg. Radić J., s.n., 1.3.1998, det. Вожа Р., Radić J., BUNS!); Венац – CR80 (ibid.); Сусек: Шевинац –

CR80, шумарци (Bugarski 1979; leg. Bugarski V., 2790, 17.3.1975, BUNSI!); Черевих – CR90 (Zorkóczy 1896); Трешњевац, Раван – CR90 (Вјерг Б. *усм. саопшт.*); Црвени чот – CR90 (Radić 2000; leg. Obradović M., 2782, 12.3.1975, BUNSI!; leg. Radić J., s.n., 1.3.1997, det. Вожа Р., Radić J., BUNSI!); Јабучка – CR90 (op. cit.; leg. Radić J., s.n., 2.3.1997, det. Вожа Р., Radić J., BUNSI!); Летенка, Косматица – CR90 (ibid.); Осовље – CR90 (ibid.; leg. Obradović M., 2776, 5.1963, BUNSI!); Андревље – CR90 (Radić 2000; leg. Radić J., s.n., 1.3.1998, det. Вожа Р., Radić J., BUNSI!); Папратски до – CR90 (ibid.); Норцев – CR90, шума, ass. *Tilio-Fagetum submontanum*, заједно са *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz, *Scilla bifolia*, *Gagea lutea* (L.) Ker Gawl., *Lilium martagon* L., *Polygonatum odoratum*, *Galium* sp., *Corydalis cava* subsp. *marshalliana* (Willd.) Hayek, *Galium odoratum* (L.) Scop., *Helleborus odoratus*, *Asarum europaeum* L., *Arum maculatum* L., *Urtica dioica* L., флшп, 500–560 m (leg. Jovanović F., 16786, 3.5.2012, БЕОУ!); CR90 (Stojanović V. *et al.* 2015); Велики Чот-Црни Чот – DR00 (Erdeši 1971), ass. *Tilio-Fagetum submontanum*, SW, 15–30°, 205 m (Janković, Mišić 1980); Црни чот – DR00, ass. *Tilio-Fagetum submontanum*, N-NE, 10–15°, 400–450 m (op. cit.); Велики поток – DR00, ass. *Chrysopenio-Carpinetum betuli*, алувијални нанос, N-NW, 1–4°, 220 m (op. cit.); Камењарски поток – DR00, ass. *Chrysopenio-Carpinetum betuli*, алувијални нанос, E-NW, 1–4°, 230 m (op. cit.); Лединци, Раковац, Сремска Каменица, Беоцин – DR00 (Zorkóczy 1896); Беоцински манастир – DR00 (Вожа, Obradović 1980); Поповица – DR00 (Obradović 1966), шума (leg. Savić D., 2794, 25.2.1990, BUNSI!); Парагово – DR00 (op. cit.; Вожа, Obradović 1980; Obradović, Вожа 1985; Radić 2000; leg. Radić J., s.n., 23.2.1997, det. Вожа Р., Radić J., BUNSI!); Рајковац – DR00 (Radić 2000; leg. Radić J., s.n., 2.3.1997, det. Вожа Р., Radić J., BUNSI!); Анатема, Исин чот, Главица, Змајевац, Широки до, Електровојводина – DR00 (ibid.); Буковац, Сремски Карловци – DR10 (Zorkóczy 1896; Butorac 1981); Чортановци – DR10 (Obradović 1966), поред пруге (Butorac 1981), шума (leg. Butorac B., 2786, 19.2.1975), ливада (leg. Butorac B., 2785, 4.4.1976, BUNSI!); Велика Ремета – DR10 (Radić 2000; leg. Radić J., s.n., 15.3.1997, det. Вожа Р., Radić J., BUNSI!); Игњатов храст, Кусак – DR10 (ibid.); Стражилово – DR10 (ibid.; Obradović 1966; leg. Obradović M., 2777, 22.4.1971, BUNSI!), падине, мезофилне шуме (Butorac 1981); Вучедол – CQ89 (Radić 2000; leg. Obradović M., 2781, 16.3.1975, BUNSI!); Липов поток – DQ09, ass.

*Chrysopenio-Carpinetum betuli*, алувијални нанос, SE, 1–4°, 200–230 m (Janković, Mišić 1980); Иришки венац – DQ09 (Obradović 1966; Radić 2000; leg. Radić J., s.n., 2.3.1997, det. Boža P., Radić J., BUNSI!); Мала Ремета – DQ09 (Radić 2000; leg. Obradović M., 2775, 18.3.1972, BUNSI!), поред потока (leg. Boža P., 2778, 3.1974, subnom. *G. nivalis* f. *biscapus* Beck, BUNSI!, rev. Јовановић F., 19.6.2013); Врџник – DQ09, шума (Kotur 2010); DQ39, DQ18 (Petković *et al.* 1982, карта 2); **Рума**: Јарак – DQ07 (Godra 1872); Кленак-Витојевци – DQ05 (op. cit.); **Шид**: Моровићке шуме – CQ68 (Stojanović V. *et al.* 2015); Жеравинац, Блата – CQ58, лужњакове шуме (Gajić, Karadžić 1991); **Обедска бара**: Кушиново, шуме – DQ25 (Asević 1976; leg. Asević N., 2793, 26.1.1973, BUNSI!); Кушинске греде – DQ25, лужњакове шуме (Gajić, Karadžić 1991); Планиште – DQ25, повремено плаваљена шума, ass. *Saliceto cinerae-Fraxinetum angustifoliae*, заједно са *Scilla bifolia*, *Helleborus odoratus*, *Arum maculatum*, *Rumex crispus* L., *Urtica dioica*, *Viola alba* Besser, *Leucopodium aestivum* L., алувијални нанос, 72 m (leg. Јовановић F., 16796, 2.5.2013, БЕОУ!).

ШУМАДИЈА: **Београд**, околина – DQ55 (Pančić 1882; Petković *et al.* 1982, карта 2); Топчидер – DQ55 (Pančić 1856; leg. Pančić J., 12224, 3.1839, БЕОУ!); Кошутњак – DQ55 (Stojanović V. *et al.* 2015), шуме лужњака и граба (Plić *et al.* 1972); Степин дуг – DQ56 (Stojanović V. *et al.* 2015); **Авала** – DQ64 (op. cit.; leg. Soška Th., 40830, 3.1929, БЕОУ!; leg. Sigunov A., s.n., 27.3.1955, БЕО!), букове шуме (Obratov-Petković, Đukić 2000); Чарапићев брест, одељење 22 – DQ64, *Fagetum montanum* subass. *tilietosum* (leg. Obratov D., s.n., 16.3.1984, SFB!), на падинама и поред потока, заједно са *Helleborus odoratus*, *Scilla bifolia*, *Arum maculatum*, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Carex pendula* Huds., флиш, 300–455 m (leg. Јовановић F., 16789, 3.3.2013, БЕОУ!); **Гроцка**, околина – DQ74, шуме и честари, влажна станишта (Sprasić 2008); **Лазаревац**: Вреоци-Скобаљ – DQ42, лужњакове шуме, алувијални нанос, 90–120 m (leg. Stojković N., Stojković S., 45240, 22.3.2010, БЕОУ!); Шопић – DQ41, лужњакове шуме, алувијални нанос, 100 m (leg. Stojković N., Stojković S., Корривца А., 45242, 20.3.2010, БЕОУ!); **Космај** – DQ62 (Stojanović V. *et al.* 2015), падине, ass. *Fagetum submontanum*, заједно са *Allium ursinum* L., *Dryopteris filix-mas*, *Arum maculatum*, *Corydalis solida*, *Urtica dioica*, *Lamium galeobdolon* (L.) Crantz, *Polygonatum odoratum*, *Scilla bifolia*, *Cardamine bulbifera*, флиш, 515–517 m (leg. Јовановић F., 16798, 30.4.2013,

ВЕОУ!); **Смедеревска Паланка**: Глибовац – DQ91, шума (leg. Tomić A., 40812, 24.3.1992, ВЕОУ!); **Топола**: Божурња: Бокоње – DP79 (leg. Niketić M., Vukojičić S., Tomović G., Lazarević P., 22594, 10.4.2004, ВЕОУ!); **Рудник** – DP68 (Stojanović V. *et al.* 2015), суббалски појас (Fritsch 1909); **Вујан**: Бања – DP56, ass. *Fagetum submontanum*, кречњак, 421 m (leg. Lakušić D., Vukojičić S., Kuzmanović N., Buzurović U., 39209, 12.4.2013, subnom. *Galanthus*, ВЕОУ!, rev. Jovanović F., 29.5.2013), заједно са *Viola odorata* L., *Scilla bifolia*, *Asarum europeum* L., *Corydalis solida*, *Chelidonium majus* L., *Doronicum columnae* Ten., *Helleborus odoratus*, *Symphytum tuberosum* L., *Ficaria verna* Huds., *Polygonatum odoratum*, *Arum maculatum*, *Euphorbia* sp., 436 m (leg. Jovanović F., 17091, 22.4.2015, ВЕОУ!); EP14 (Petković *et al.* 1982, карта 2).

ПОМОРАВАЉЕ: **Петровац** (Млава): Горњачка клисура: манастир Горњак – EQ40, подножје падине, *Fagetum submontanum mixtum* subass. *syringetosum*, E, 5–15° (Mišić 1981); **Крагујевац**, околина – EP08 (Petković *et al.* 1982, карта 2), шуме (Pančić 1856); **Баточина**: Брзан – EP18 (Fritsch 1909); **Јухор**: Глуваћ, Куруле, Добра вода, Црна грача – EP25, букове шуме, 200–300 m (Korać 1979); **Баба** – EP45, кречњак, 400–650 m (leg. Niketić M., Tomović G., 19514, 24.4.2005, ВЕОУ!); **Буковик**: Мратиња: Магарећи самар – EP54, ass. *Fagetum submontanum*, еутрична и кисела смеђа земљишта на песку, 570–670 m (Живановић А. *усм. саопшт.*).

СИ СРБИЈА: **Ђердап** – EQ73, EQ92 (Petrić *et al.* 2010; Stojanović V. *et al.* 2015); Голубац град, крај каменолома – EQ54 (leg. Nikolić V., Diklić N., s.n., 19.4.1968, ВЕОУ!); EQ53 (Petković *et al.* 1982, карта 2); Мироч: Велики Штрбац – FQ03 (leg. Nikolić V., Diklić N., s.n., 25.4.1968, ВЕОУ!); FQ02 (Stojanović V. *et al.* 2015); FQ23 (Petković *et al.* 1982, карта 2); **Мајданпек** (leg. ?, 40820, 1924, ВЕОУ!); Рајково – EQ72 (leg. Sigunov A., s.n., 3.4.1959, ВЕОУ!), гребен, ass. *Fagetum submontanum*, кречњак, 719 m (Врљановић С. *усм. саопшт.*); Ваља Сака – EQ72, увала, ass. *Fagetum submontanum*, кречњак, 482 m (*ibid.*); Ваља Фундата, крај Пека – EQ71 (leg. Sigunov A., 40820, 16.3.1948, ВЕОУ!); Мајданпечка домена: Дебели луг – EQ71, шуме китњака и граба, шуме јасена и јавора, букове шуме (Gajić 1985); EQ70 (Petković *et al.* 1982, карта 2); **Бор**: Стод – EP99, падине и јаруге, ass. *Fagetum montanum*, заједно са *Dryopteris filix-mas*, *Erythronium dens-canis* L., *Scilla bifolia*, *Gagea lutea*, *Cardamine bulbifera*, *Anemone nemorosa* L., *Carex pendula*, *Asarum europeum*, *Galium odoratum*, *Geranium macrorrhizum* L., *Arum maculatum*,

кречњак, 900–1110 m (leg. Jovanović F., 16800, 22.5.2013, ВЕОУ!); **Неготин**, околина – FP19 (Petković *et al.* 1982); **Буково**, манастир – FP29, *Fagetum submontanum silicicolum mixtum* subass. *juglandetosum* (Mišić 1981); **Дубапница**: **Будине воде** – EP78, увала поред потока, букова шума, кречњак, 991 m (Петровић П. *усм. саопшт.*); EP95 (Petković *et al.* 1982, карта 2); **Тупижница** – EP94 (Stojanović V. *et al.* 2015), планинске шуме (Fritsch 1909).

СЗ СРБИЈА: **Сремска Митровица**: **Засавица** – CQ87 (Stojanović V. *et al.* 2015); **Нопај**: Преска – CQ87 (Erdeši, Janjatović 2001); **Шабач**, околина – CQ94 (Petković *et al.* 1982, карта 2), мезофилне шуме (Ђурић 1989), шуме и честари, влажна станишта (Janković 1997; leg. Janković M., 2795, 1997, BUNS!); **Велики Забран**, **Мали Забран** – CQ95, полуприродна шума храста, црне тополе, багрема, клена, цанарике и јасеноликог јавора (Опанчић С. *усм. саопшт.*); **Обреновац**: **Велико поље**: Јозића колиба – DQ34 (Veselinović *et al.* 2010); Чекићева шума – DQ33, ass. *Querceto-Carpinetum* (leg. Stevanović V., Vukojičić S., Jovanović S., Lakušić D., 4905, 12.3.1997, ВЕОУ!), алувијални нанос, 75–80 m (leg. Simeunović B., 45241, 24.3.2010, ВЕОУ!); **Гучево** – CQ52 (Stojanović, Stevanović 2008; Stojanović V. *et al.* 2015); **Гаврића поток** – CQ52, ass. *Quercetum frainetto-cerris* (Mitrović 2006); **Ђокићи** – CQ52, ass. *Fagetum moesiacaе submontanum* (op. cit.); **Велика Раван-Црни врх** – CQ52, ass. *Fagetum moesiacaе submontanum* (op. cit.); **Ператоваци** – CQ52, ass. *Fagetum moesiacaе submontanum* (op. cit.); **врх** – CQ52, заједно са *Scilla bifolia*, *Arum maculatum*, *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Galium aparine*, *Helleborus odoratus*, *Glechoma hirsuta* Waldst. & Kit., *Veratrum album* L., *Asarum europaeum*, *Corydalis solida*, *Leopoldia comosa* (L.) Parl., *Gagea lutea*, *Euphorbia cyprisias* L., *Erythronium dens-canis*, *Cardamine bulbifera*, *Symphytum tuberosum*, кречњак, 772 m (Jovanović F., 17092, 1.5.2015, ВЕОУ!); **Борања**: **Радаљ** – CQ51 (leg. Sigunov A., s.n., 14.6.1980, ВЕО!); **Лозница**, околина – CQ61 (Petković *et al.* 1982); DQ00 (op. cit., карта 2); **Јабланик** – CP99 (Stojanović V. *et al.* 2015), крај планинске колибе, падине, шуме, N (leg. Nikolić V., Diklić N., s.n., 25.3.1954, ВЕО!); **Стабуља**, крај пута – CP99 (*ibid.*); **Медведник** – CP99, плато на врху и падине, букове шуме, S (*ibid.*); **Бобија**: **Торничка Бобија** – CP89 (Стаменковић Г. *фото*); **Капеганица** (Сушица) – DP09, букова шума (Војић 1997); **Клисура реке Градац** – DP09 (Stojanović V. *et al.* 2015); **Рибничка клисура**: **Мионица**: Паштрић – DP29, кречњак (leg. Niketić M., Tomović G., 26643, 29.3.2008,

ВЕОУ!); **Маљен:** Ожањ – DP18, *Quercetum montanum* subass. *brachypodietosum*, S, 20°, 890 m (Karadžić 1994); **Дивчибаре:** Буковска река – DP18 (Стаменковић Г. *фото*).

Ц СРБИЈА: **Гоч**, буково-јелове шуме (Гајић 1984); Савин Лаз, Црни врх, Прерово, Бела река – DP82, DP81 (Влаинић А. *усм. саопшт.*); Тривуначки поток – DP81, шума, ass. *Fageto-Abietetum*, серпентинит, 900–1000 m (leg. Jovanović F., 16788, 12.5.2012, ВЕОУ!); **Жељин** – DP81 (Stojanović V. *et al.* 2015); **Велики Јастребац** – EP20 (Petković *et al.* 1982); северна страна – EP21, шуме храста лужњака и граба, шуме китњака и граба, букове шуме, буково-јелове шуме (Гајић *et al.* 1992); Ломничка река: Равниште-Прокоп – EP20, крај потока, ass. *Fagetum moesiacaе montanum*, ass. *Betulo-Fagetum moesiacaе montanum*, заједно са *Dryopteris filix-mas*, *Allium ursinum*, *Asarum europeum*, *Cardamine bulbifera*, *Viola odorata*, *Paris quadrifolium* L., *Galium odoratum*, *Anemone nemorosa*, *Symphytum tuberosum*, *Arum orientale* M. Bieb., *Oxalis acetosella* L., гранодиорит, 600–635 m (leg. Jovanović F., 16790, 25.4.2013, ВЕОУ!); **Копаоник** (Lakušić 1996), од подножја до границе дрвенасте вегетације, букове шуме, буково-смрчеве шуме (Lakušić 1995); Брзеч: Јелак – DN99, падине и вододерине, ass. *Fageto-Piceetum*, заједно са *Cardamine bulbifera*, *Asarum europeum*, *Dryopteris filix-mas*, *Arum maculatum*, *Symphytum tuberosum*, *Erythronium dens-canis*, *Galium odoratum*, кречњак, >1250 m (leg. Jovanović F., 16785, 27.5.2012, ВЕОУ!); Лисинска река-планинска кућа – DN89, ass. *Fageto-Abietetum* (leg. ?, 40810, 23.4, ВЕОУ!); Новоселске бачије – DN89, *Piceto-Abietis* subass. *moesiacum fagetosum subalpinae*, ass. *Fagetum subalpinum*, гранит, с. 1600 m (leg. Lakušić D., 45244, 23.3.1989, ВЕОУ!); **Блаце**, околина – EN29 (Perišić *et al.* 2004; Stojanović V. *et al.* 2015); **Прокупље:** Видојевица – EN47, падина, ass. *Fagetum montanum*, заједно са *Helleborus odoratus*, *Scilla bifolia*, *Cardamine bulbifera*, *Galium odoratum*, *Alliaria petiolata* (M. Bieb.) Cavara & Grande, *Arum maculatum*, *Anemone nemorosa*, *Urtica dioica*, *Chelidonium majus*, *Hepatica nobilis* Schreb., *Galium aparine*, *Rumex acetosella* L., *Dryopteris filix-mas*, *Geranium robertianum* L., 1135–1137 m (leg. Jovanović F., 16797, 9.5.2013, ВЕОУ!).

И СРБИЈА: **Ртањ** – EP53 (Petković *et al.* 1982); **Сокобања**, околина – EP71 (ор. cit.); Јаниор – EP73 (leg. Antonijević R., 40825, 26.2.1957, ВЕОУ!); **Девица** – EP72 (Stojanović V. *et al.* 2015); Дуго поље – EP73, ass. *Fagetum submontanum*, еутрично и кисело смеђе земљиште, рендзина, 675–685 m (Живановић А. *усм. саопшт.*);



**Озрен** – EP62, ass. *Carpinetum orientalis* (leg. Nikolić V., Diklić N., s.n., 19.5.1957, ВЕОУ!); **Јерменчић** – EP62, падине, ass. *Carpinetum orientalis*, заједно са *Primula verris* L., *Erythronium dens-canis*, *Scilla bifolia*, *Helleborus odoratus*, *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Taraxacum officinale* (L.) Weber ex F. H. Wigg., *Symphytum tuberosum*, *Hepatica nobilis*, кречњак, 595 m (leg. Јовановић F., 16781, 26.4.2013, ВЕОУ!); **Лесковик** – EP62 (Stojanović V. et al. 2015); **Св. Стефан** – EP62 (Randelović et al. 2005); **врх** – EP62, плантаже смрче и белог бора, шумарци букве и глога, заједно са *Anemone nemorosa*, *Hepatica nobilis*, *Scilla bifolia*, *Corydalis solida*, *Helleborus odoratus*, *Viola odorata*, *Carex pendula*, 1031 m (leg. Јовановић F., 16780, 26.4.2013, ВЕОУ!); **Књажевац**, околина – FP02, шиљаци, шуме (Fritsch 1909); **Ниш**, околина – EN89 (Petrović 1882; Petković et al. 1982, карта 2; leg. Pančić J., 12228, 1879, ВЕОУ!); **Нишка Бања** – EN89 (leg. ?, 40814, 3.1910, ВЕОУ!); **Бањско брдо** – EN89, падина, ass. *Carpinetum orientalis*, заједно са *Ficaria verna*, *Corydalis solida*, *C. cava* subsp. *marschalliana*, *Primula acaulis* (L.) L., *Asarum europeum*, *Helleborus odoratus*, *Scilla bifolia*, кречњак, 400 m (leg. Јовановић F., Zlatković B., 16793, 28.3.2012, ВЕОУ!); **Стара планина** (Ivančević et al. 2007), подножје (Adamović 1911); **Дојкинци**: Јасеново лице – FN49, шумске падине, потоци, 1120 m (Ћирковић М. *усм. саопшт.*); **Селичевица** – EN78 (Стаменковић Г. *фото*); **Сува планина** (Petrović 1882; Јовановић 1980); **Бојанине воде-Соколов камен** – EN98, падине, ass. *Fagetum montanum*, заједно са *Allium ursinum*, *Cardamine bulbifera*, *Arum maculatum*, *Urtica dioica*, *Dryopteris filix-mas*, *Lamium galeobdolon*, *Galium odoratum*, *Cerastium glomeratum* Thuill., *Veronica chamaedrys*, *Taraxacum officinale*, *Polygonatum odoratum*, *Geranium robertianum*, кречњак, 1100 m (leg. Јовановић F., 16794, 8.5.2013, ВЕОУ!); **Ракош** – FN07 (Adamović 1911); **Мало Коњско-Смрдан** – FN07, папњаци и шуме, ass. *Fagetum montanum*, заједно са *Helleborus odoratus*, *Doronicum columnae*, *Geranium macrorrhizum*, *Viola odorata*, *Anemone nemorosa*, *Fragaria vesca* L., *Taraxacum officinale*, *Dryopteris filix-mas*, *Euphorbia* sp., *Cardamine bulbifera*, *Polypodium vulgare* L., *Carex sylvatica* Huds., *Glechoma hederacea*, кречњак, 1280–1400 m (leg. Јовановић F., 16882, 10.5.2014, ВЕОУ!); **Дивљана** – FN07, букова шума, >700 m (Јовановић Ф. *тер. запаж.*); **Белава: Петар**: Дебели дел – FN18, вртаче и падине, ass. *Fagetum montanum*, заједно са *Erythronium dens-canis*, *Helleborus odoratus*, *Doronicum columnae*, *Scilla bifolia*, *Ornithogalum* sp., *Corydalis solida*, *Gagea lutea*, *Primula verris*, *Carex pendula*, кречњак, 890–905 m (leg. Јовановић F., 16791, 30.3.2013, ВЕОУ!);

**Шљивовички вис:** Горња Коритница-Шљивовик – FN17, влажна станишта, ass. *Quercetum frainetto cerris*, кречњак, 600 m (leg. Jušković M., Randelović V., Zlatković B., 45245, 30.5.2002, ВЕОУ!), ass. *Quercus-Carpinetum orientalis serbicum*, кречњак, 600–800 m (leg. Jušković M., Jušković I., 45246, 14.5.2005, ВЕОУ!); FN16 (Petković *et al.* 1982, карта 2); **Бабушница:** ГОЛЕМИ СТОЛ: Кијевац – FN26, падине и потоци, ass. *Fagetum montanum*, заједно са *Scilla bifolia*, *Helleborus odorus*, *Erythronium dens-canis*, *Carex pendula*, *Polypodium vulgare*, *Asplenium scolopendrium* L., *Primula verris*, *Festuca* sp., *Gagea lutea*, флиш, 990–1000 m (leg. Jovanović F., 16795, 8.4.2013, ВЕОУ!); **Влашка планина** – FN26, шуме (Marković *et al.* 2010); Димитровград-Звонце – FN26, крај пута (Златковић Б. *усм. саопшт.*); **Видлич** – FN46, шуме (Marković *et al.* 2010); Димитровград – FN46 (leg. Simonović D., 40815, 22.2.1929, ВЕОУ!).

Ј СРБИЈА: **Куршумлија:** Пролом Бања: Бањски вис – EN36 (leg. Илић Ђ., 40803, 3, ВЕОУ!); **Соколовица** – EN36 (Stojanović V. *et al.* 2015); Раван-Алексино брдо – EN36, ass. *Fagetum moesiacaе montanum*, андезит, 850 m (Tomović *et al.* 2005; leg. Tomović G., Niketić M., 45239, 3.4.1998, ВЕОУ!); **Радан** – EN36 (Stojanović V. *et al.* 2015); Власово: Гајтан – EN36, на падинама и крај потока, ass. *Fagetum montanum*, заједно са *Dryopteris filix-mas*, *Allium ursinum*, *Galium odoratum*, *Corydalis solida*, *Scilla bifolia*, *Cardamine bulbifera*, *Arum maculatum*, *Erodium* sp., андезит, 1190–1195 m (leg. Jovanović F., 16799, 18.5.2013, ВЕОУ!); **Облик:** Сикирије, Дреновац – EN72 (Petković *et al.* 1982, карта 2; Петровић М. *усм. саопшт.*); **Врање** – EN71 (Stojanović V. *et al.* 2015), шуме (Ničić 1894), сува каменита места и пукотине на брдима (Adamović 1909); Марково кале – EN71, шуме (Fritsch 1909).

З СРБИЈА: **Маљен** – DP27, DP28 (Stojanović V. *et al.* 2015); Баре – DP28, *Quercetum montanum* subass. *brachypodietosum*, S-E, 15–20°, 800–830 m (Karadžić 1994); Велико Околиште – DP17, плато, subass. *potentilletosum albae*, 750 m (op. cit.); **Сувобор** – DP38 (Stojanović V. *et al.* 2015); Рајаци – DP38 (leg. Sigunov A., s.n., 26.3.1971, ВЕОУ!); Равна гора – DP38 (Stojanović V. *et al.* 2015); **Тара**, букове шуме, буково-јелове шуме, буково-јелово-смрчеве шуме (Gajić 1988); Митровац, одељење 92 – CP76, вртаче и падине, ass. *Piceo-Fago-Abietetum*, заједно са *Asplenium scolopendrium*, *Dryopteris filix-mass*, *Asarum europеum*, *Anemone nemorosa*, *Carex pendula*, кречњак, 1086 m (leg. Jovanović F., 16782, 16.4.2013, ВЕОУ!); CP66 (Stojanović V. *et al.* 2015); **Овчарско-Кабларска клисура:** Овчар – DP36,

кречњак (leg. Stevanović V., Niketić M., Vukojičić S., Tomović G., 19379, 13.4.2005, ВЕОУ!); Бањски поток – DP35 (leg. Sigunov A., s.n., 26.4.1975, ВЕОУ!); **Чачак**, околина – DP46 (Petković *et al.* 1982, карта 2; leg. Pavlović S., 40811, 1880, ВЕОУ!); **Ужице**: Забучје – DP05 (leg. Košanin N., 40801, 14.3.1889, ВЕОУ!); крај репетитора – DP05, падина, шума црног граба заједно са *Asplenium scolopendrium*, *Polypodium vulgare*, *Helleborus odoratus*, *Scilla bifolia*, *Ornithogalum* sp., *Asplenium trichomanes* L., *Arum maculatum*, кречњак, 780 m (leg. Jovanović F., Zlatković B., 16787, 5.5.2012, ВЕОУ!); Клисура реке Ђетине – DP05 (Stojanović V. *et al.* 2015); **Мокра Гора** – CP74 (op. cit.); **Златибор** – CP93 (op. cit.); Ђалдов вијадукт, поред тунела – CP93, падина, ass. *Fago-Carpinetum*, заједно са *Cardamine bulbifera*, *Symphitum tuberosum*, *Pulmonaria officinalis* L., *Corydalis cava* subsp. *marshalliana* (Willd.) Hayek, *Arum maculatum*, серпентинит, с. 1000 m (leg. Jovanović F., Zlatković B., 16784, 5.5.2012, ВЕОУ!); **Мучањ** – DP22 (Stojanović V. *et al.* 2015), ass. *Fagetum subalpinum*, кречњак, N (leg. Lakušić D. *et al.*, 45243, 1.5.1988, subnom. *Galanthus*, ВЕОУ!, rev. Jovanović F., 29.5.2013), бучке шуме, бучково-јелове шуме, бучково-јелово-смрчеве шуме (Гајић 1989); **Чемерно**: Рудовик – DP52, мермер (leg. Stevanović V., Niketić M., Vukojičić S., Tomović G., 18655, 1.5.2004, ВЕОУ!); **Столови** (Ибарска долина): Јелова, Бресник – DP62 (Slavković 1994); Добре стране-врх – DP62 (leg. Slavković Ž., Diklić N., s.n., 3.1970, ВЕОУ!); **Златар** – CP91, ass. *Fagetum montanum serbicum*, ass. *Abieti-Fagetum calcicolum*, ass. *Abieti-Piceetum serbicum typicum* (Obratov-Petković *et al.* 2007; leg. Obratov D., s.n., 1992, SFB!); **Нова Варош**: Шопот – DP01 (leg. Пић S., 40816, 25.4.1949, ВЕОУ!); **Чемерница**: Масково – DP21, падина, ass. *Piceo-Fago-Abietetum*, заједно са *Crocus veluchensis* Herb., *Corydalis solida*, *Anemone nemorosa*, *Veratrum album*, *Galium aparine*, *Anemone ranunculoides*, кречњак, 1230 m (leg. Jovanović F., 16779, 24.4.2013, ВЕОУ!).

ЈИ СРБИЈА: **Лесковац**: Предејанска река – EN94 (Stojanović V. *et al.* 2015); **Власина** (Košanin 1910; Jovanović, Niketić 1991); Острозуб – FN04 (leg. ?, 40808, 21.4.1953, subnom. *Galanthus*, ВЕОУ!, rev. Jovanović F., 29.5.2013); **Чемерник** – FN03 (Randelović, Zlatković 2010); Варденик – FN02, FN01 (op. cit.); FN02 (Stojanović V. *et al.* 2015); **Пчиња** – EM78 (op. cit.); **Козјак**: Делиновачки рид – EM78, ass. *Carpino orientalis-Quercetum mixtum*, мигматит, 640 m (Zlatković 2011); Преслоп – EM78, ass. *Fago-Aceri intermedii-Coryletum colurnae*, мигматит, 1027 m

(op. cit.); Св. Прохор Пчињски: Крст – ЕМ78, ass. *Quercus-Carpinetum orientalis*, ситнозрни биотитски и биотит-мусковитски гнајсеви, 450 m (op. cit.), речна обала, шума јове и граба, заједно са *Polygonatum odoratum*, *Helleborus odorus*, *Scilla bifolia*, *Isopyrum thalictroides* L., *Arum orientale*, *Alliaria petiolata*, *Ficaria verna* subsp. *calthifolia* (Rchb.) Nyman, *Myosotis sparsiflora* Pohl, *Lamium purpureum* L., *Cyclamen hederifolium* Aiton, *Geranium lucidum* L., *Viola alba*, *Lunaria annua* subsp. *pachyrbiza* (Borbás) Hayek, *Anthriscus cerefolium* (L.) Hoffm., *Chelidonium majus*, *Euphorbia amygdaloides* L., *Ornithogalum gussonei* Ten., *Corydalis solida*, *Ranunculus psilostachis* Griseb., *Cardamine hirsuta* L., *C. graeca* L., *Allium* sp., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Veronica hederifolia* L., *Leopoldia comosa*, *Potentilla micrantha* DC., алувијални нанос, 445 m (leg. Јовановић F., Zlatković B., 16783, 9.4.2012, БЕОУ!); Јабланица – ЕМ78, поред реке, влажна и сеновита станишта, храстове шуме (*Quercus-Fagetum*), ситнозрни биотитски и биотит-мусковитски гнајсеви, 560 m (Zlatković et al. 2014; leg. Zlatković B., 16856, 15.5.2005, БЕОУ!).

ЈЗ СРБИЈА: **Клисуре реке Милешевке** – СР90 (Ostojić, Zlatković 2010; Ostojić, Krsteski 2012; Stojanović V. et al. 2015); **Златар** – DP00, ass. *Fagetum montanum serbicum*, ass. *Abieti-Fagetum calcicolum*, ass. *Abieti-Piceetum serbicum typicum* (Obratov-Petković et al. 2007; leg. Obratov D., s.n., 1992, SFB!); **Јавор** – DP20, DN29, букове шуме, буково-јелове шуме, буково-јелове-смрчеве шуме (Гајић 1989); Ступ: Врело – DN29, кречњак, 1200 m (leg. Stevanović V., Niketić M., Vukojičić S., Tomović G., 20690, 27.4.2006, БЕОУ!); Василин врх – DP20 (Вукојићић С. *ум. саопшт.*); **Голија** – DN49, DN48, букове шуме, буково-јелове шуме, буково-јелово-смрчеве шуме (Гајић 1989); **Нови Пазар**, околина – DN47, DN45 (Petković et al. 1982, карта 2); **Мокра Гора**: Рачиће – DN55, шума (leg. Preljević N., 2792, BUNSI).

КОСОВО: **Копаоник** (јужна страна) – DN87 (Petković et al. 1982, карта 2); **Ибарска клисура** – DN87 (Stojanović V. et al. 2015); **Грмија** – EN12 (op. cit.); Софалија – EN12, депресија, шума букве и граба (Krivošej 2013); EN12, EN42, EN51 (Petković et al. 1982, к. 2); **Ново брдо**: Велика планина – EN31 (Stojanović V. et al. 2015); **Косовска Витина** – EM38 (op. cit.); **Ошљак** – DM97, DM96 (op. cit.); Севце – DM97, букова шума (Krivošej 1997); DM97 (Davis 1999, карта 1).

МЕТОХИЈА: **Пећ**: Чакор (јужна страна) – DN12, крај потока, листопадна шума, 1200 m (Davis 1999, карта 1; leg. Mathew B., Tomlinson A. J., 4032, 3.5.1965, К!);

**Проклетије** – DN43 (Stojanović V. *et al.* 2015); **Радавац** – DN43, букова шума (leg. Janković M., 40806, 2.5.1960, subnom. *Galanthus*, ВЕОУ!, rev. Jovanović F., 19.2.2014); **Призрен**: **Жур** – DM66 (Stojanović V. *et al.* 2015); **Родополе** – DN64 (op. cit.); **Дреница** – DN80 (op. cit.); **Шар-планина**: **Кобилица** – DM86, 2100–2150 m (leg. Duraki Š., 24840, 2006, subnom. *Galanthus*, ВЕОУ, rev. Jovanović F., 29.5.2013); **Ошљак** – DM86 (Stojanović V. *et al.* 2015).

#### 5.1.1.2. Распрострањење врсте *G. ehvesii* у Србији

ШУМАДИЈА: **Гроцка**: **Врчин** – DQ74, ливада, лес, 151 m (Вујић М. *усм. саопшт.*).

СИ СРБИЈА: **Бор**: **Брестовац**: Брестовачка бања – EP87, букова шума, 400 m (Петровић П. *усм. саопшт.*).

И СРБИЈА: **Књажевац**: **Тушижница**, врх – EP93, шиљаци и остаци букових шума, кречњак, 1140 m (Bogosavljević, Zlatković 2018); **Сврљиг**, околина (Petković *et al.* 1982, subnom. *G. graecus* Orph.); **Сврљичке планине**: **Плещ** – EP90 (leg. Pančić J., 12223, 1879, subnom. *G. grandiflorus* m., ВЕОУ!, rev. Jovanović F., 25.1.2012) (слика 5.1.3), шумарак, ass. *Fagetum montanum*, заједно са *Helleborus odoratus*, *Scilla bifolia*, *Arum maculatum*, *Geranium macrorrhizum*, *Doronicum columnae*, *Fragaria vesca*, *Alliaria petiolata*, *Sedum* sp., *Anemone ranunculoides*, кречњак, 1235 m (leg. Jovanović F., 16801, 7.5.2013, ВЕОУ!); **Стара планина** – FP20 (Petković *et al.* 1982, карта 2, id.; Ivančević *et al.* 2007); **Сићевачка клисура**: **Манастир**: Кусача: Вис – EN89, шумовита места у вртачама (Zlatković 1999, subnom. *G. ehvesii* subsp. *minor* Webb; leg. Zlatković B., Jović D., 2773, 12.4.1994, det. Zlatković B., BUNSI!), ass. *Carpino orientalis-Quercetum mixtum*, заједно са *Corydalis cava* subsp. *marshalliana*, *Anemone ranunculoides*, *Lunaria annua* subsp. *pachyrizga*, *Scilla bifolia*, *Viola odorata*, *Arum maculatum*, *Galium aparine*, *Potentilla micrantha*, *Stellaria holostea* L., *Aremonia agrimonoides* (L.) DC., *Arabis procurens* Waldst. & Kit., *Helleborus odoratus*, *Thalictrum aquilegifolium* L., *Glechoma hirsuta*, *Delphinium fissum* Waldst. & Kit., *Campanula persicifolia* L., *Crocus biflorus* subsp. *adamii* (J. Gay) K. Richt., кречњак, 753 m (Jovanović *et al.* 2012, subnom. *G. gracilis* Čelak; leg. Jovanović F., Zlatković B., 16637, 31.3.2012, det. Jovanović F., subnom. *G. gracilis*, ВЕОУ!, rev. Jovanović F., 19.2.2014; leg. Jovanović F., 16805, 4.4.2013, id., ВЕОУ!, rev. Jovanović F., 19.2.2014); FN19 (Petković *et al.* 1982, карта 2, id.); **Белава** – FN28 (Adamović 1901, 1911, subnom. *G. maximus* Velen.); **Пирот**, околина (op. cit.; Adamović

1909, id.; Petković *et al.* 1982, id.; Davis 1999, карта 7), пашњаци, камењари и шиљаци брског и жупног региона, 400–1300 m (Adamović 1901, 1911, id.), шуме, 1000–1300 m (Stern 1956, subnom. *G. elwesii* var. *maximus* /Velen./ Beck); Сарлах – FN28 (Adamović 1901, 1911, id.), воћњак крај пута, 440 m (Јовановић Ф. *тер. запаж.*); Провалија – FN28, култура црног бора, 435 m (ibid.); Божурато – FN27 (Adamović 1901, 1911, id.); Црни врх – FN38 (op. cit.), вртаче, ass. *Fagetum montanum*, заједно са *Scilla bifolia*, *Helleborus odoratus*, *Doronicum columnae*, *Erythronium dens-canis*, *Corydalis solida*, *Ornithogalum* sp., *Mercurialis perennis* L., *Allium* sp., *Geranium macrorrhizum*, *Hepatica nobilis*, *Gagea lutea*, кречњак, 1146 m (leg. Јовановић F., 16802, 2.4.2013, ВЕОУ!); **Видлич** (Adamović 1901, 1911, id.); Басара – FN38 (op. cit.; Stjepanović-Veseličić 1975, subnom. *G. graecus*; Davis 1999, карта 7), пашњаци и шиљаци, с. 1300 m (Fritsch 1909, subnom. *G. graecus*), падине, ass. *Fagetum montanum*, заједно са *Scilla bifolia*, *Helleborus odoratus*, *Geranium macrorrhizum*, *Lamium maculatum* (L.) L., *Crocus biflorus* subsp. *adamii*, *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) P. Beauv., кречњак, 1100–1300 m (leg. Јовановић F., 16803, 3.4.2013, ВЕОУ!); Велика Парамуница-Славињски камен – FN47, падине, ass. *Fagetum montanum*, заједно са *Scilla bifolia*, *Geranium macrorrhizum*, *Helleborus odoratus*, *Geum urbanum* L., *Corydalis solida*, *Lamium maculatum*, *Asplenium trichomanes*, *Anemone nemorosa*, *Adoxa moschatellina* L., *Ficaria verna*, *Lunaria rediviva* L., *Doronicum columnae*, *Aegopodium podagraria* L., *Mercurialis perennis*, *Arum maculatum*, *Stellaria holostea*, кречњак, 1290–1350 m (leg. Јовановић F., Zlatković B., 16804, 8.4.2012, ВЕОУ!); Каменица – FN47 (Petković *et al.* 1982, id.); **Бабичка гора**, близу врха – EN87, грмље испод багремара, почетак шуме *Robinia pseudoacacia* и *Quercus cerris*, 400 m (Стевчић С. *усм. саопшт.*); **Сува планина** (Fritsch 1909, id.; Randelović *et al.* 2000, id.), близу врха, кречњак (Fritsch 1909, id.); Големо Стражиште – EN97 (Никетић М. *фото*); EN97 (Stojanović V. *et al.* 2015); **Клисура реке Јерме** – FN35, FN36 (op. cit.).

- Ј СРБИЈА: **Прокупље**: Брестовац – EN76 (Petković *et al.* 1982, subnom. *G. graecus*); **Врање**: ул. Француска – EN71, влажне рудералне површине (Stojanović V. *et al.* 2015; leg. ?, 45236, 21.3.2000, BUNSI, subnom. *G. graecus*).
- ЈИ СРБИЈА: FN06 (Petković *et al.* 1982, карта 2, subnom. *G. graecus*); **Власина** – EN92, FN12 (loc. cit.); **Владичин Хан**, **Сурдулица**, околина – EN80 (loc. cit.); **Босилеград**, околина – FN00 (loc. cit.).

5.1.2. Преглед распрострањења инфраспецијских таксона врста  
рода *Galanthus* у Србији

- 5.1.2.1. Инфраспецијски таксони врсте *G. nivalis* и њихово распрострањење у Србији
1. **var. *lutescens*** Baker: **Фрушка гора: Парагово** – DR00 (Вожа, Obradović 1980; Radić 2000; leg. Radić J., s.n., 23.2.1997, det. Вожа Р., Radić J., BUNSI!).
  2. **var. *major*** Fiori: **Делиблатска пешчара** – DQ98, EQ08, EQ07 (Вожа, Vasić 1986, subnom. *G. nivalis* var. *major* Ten.); **Фрушка гора: Главица** – DR00 (Вожа 1979, subnom. *G. nivalis* var. *major* Red.; Вожа, Vasić 1986, id.; Radić 2000, subnom. *G. nivalis* var. *major* Red.; leg. Вожа Р., 2779, 3.1979, id., BUNSI!, rev. Jovanović F., 19.6.2013).
  3. **f. *albus*** Allen: **Фрушка гора: Црвени чот** – CR90 (Radić 2000; leg. Radić J., s.n., 2.3.1997, det. Вожа Р., Radić J., BUNSI!); **Косматица** – CR90, **Кусак** – DR10 (ibid.); **Беоцин**: Беоцински манастир – DR00 (Вожа, Obradović 1980; Вожа, Vasić 1986); **Широки до** – DR00 (Radić 2000; leg. Radić J., s.n., 2.3.1997, det. Вожа Р., Radić J., BUNSI!).
  4. **f. *biscapus*** Beck: **Фрушка гора: Парагово** – DR00 (Вожа 1979; Radić 2000; leg. Radić J., s.n., 23.2.1997, det. Вожа Р., Radić J., BUNSI!); **Главица** – DR00 (Вожа 1979; Вожа, Vasić 1986); **Мала Ремета** – DQ09 (leg. Вожа Р., 2778, 3.1974, BUNSI!).
  5. **f. *trifolius*** Beck: **Фрушка гора: Парагово** – DR00 (Obradović, Вожа 1985; Radić 2000; leg. Radić J., s.n., 23.2.1997, det. Вожа Р., Radić J., BUNSI!); **Велика Ремета** – DR10 (Radić 2000; leg. Radić J., s.n., 15.3.1997, det. Вожа Р., Radić J., BUNSI!); **Стражилово** – DR10 (ibid.).
  6. **f. *latifolius*** Zapal.: **Фрушка гора: Венац** – CR80 (Radić 2000; leg. Radić J., s.n., 1.3.1998, det. Вожа Р., Radić J., BUNSI!); **Црвени чот**, **Јабучка**, **Летенка**, **Косматица**, **Осовље**, **Андревље**, **Папратски до** – CR90 (ibid.); **Парагово**, **Рајковац**, **Анатема**, **Исин чот**, **Змајевац**, **Широки до** – DR00 (ibid.); **Велика Ремета**, **Игњатов хрст**, **Кусак**, **Стражилово** – DR10 (ibid.); **Иришки венац** – DQ09 (ibid.).
  7. **f. *platyterpalus*** Beck: **Фрушка гора: Чотови** – CR80 (Radić 2000; leg. Radić J., s.n., 1.3.1998, det. Вожа Р., Radić J., BUNSI!); **Венац** – CR80 (ibid.); **Црвени чот**, **Јабучка**, **Летенка**, **Косматица**, **Осовље**, **Андревље**, **Папратски до** – CR90 (ibid.); **Парагово**, **Рајковац**, **Анатема**, **Исин чот**, **Змајевац**, **Широки до** – DR00 (ibid.); **Велика Ремета**, **Кусак**, **Стражилово** – DR10 (ibid.); **Иришки венац** – DQ09 (ibid.).



**Слика 5.1.3.** Примерци врсте *G. elwesii*, коју је у Србији први приметно и сакупио Панчић, 1879. године, на Палцу (Сврљишке планине), дајући јој прелиминарни назив *G. grandiflorus* m. Примерци се чувају у Хербаријуму Института за ботанику, Универзитета у Београду (БЕОУ).



8. **f. *parviflorus*** A. et G.: **Фрушка гора: Венац** – CR80 (Radić 2000; leg. Radić J., s.n., 1.3.1998, det. Voža P., Radić J., BUNSI!); **Папратски до** – CR90, **Парагово** – DR00, **Стражилово** – DR10 (ibid.).
9. **f. *pictus*** K. Maly: **Фрушка гора: Летенка** – CR90 (Radić 2000; leg. Radić J., s.n., 2.3.1997, det. Voža P., Radić J., BUNSI!); **Парагово** – DR00 (ibid.); **Главица** – DR00 (ibid.), поред потока (Voža, Obradović 1980; leg. Voža P., 2780, 2.1979, BUNSI!).
10. **f. *hemileucos*** Domin: **Фрушка гора: Осовље** – CR90 (Radić 2000; leg. Radić J., s.n., 1.3.1997, det. Voža P., Radić J., BUNSI!).
11. **f. *erdödensis*** Prodan: **Фрушка гора: Рајковац** – DR00 (Radić 2000; leg. Radić J., s.n., 2.3.1997, det. Voža P., Radić J., BUNSI!).

5.1.2.2. Инфраспецијски таксон врсте *G. elwesii* и његово распрострањење у Србији

1. **var. *maximus*** (Velen.) Beck: **Белава** – FN28 (Nikolić, Diklić 1986, subnom. *G. graecus* f. *maximus* /Vel./ Hayek); **Пирот**, околина (Stern 1956); **Сарлаx** – FN28, **Божурато** – FN27, **Црни врх** – FN38 (Nikolić, Diklić 1986, id.); **Видлич** – FN47 (op. cit.); **Басара** – FN38 (op. cit.).

## 5.2. Анализа морфолошких карактеристика врста рода

### *Galanthus* у Србији

На основу 16 морфолошких карактера, мерених у 17 популација врсте *G. nivalis* (N1–17) и четири популације *G. elwesii* (E1–4), као и на основу пет карактера мерених на нивоу ових двеју врста, дат је преглед укупне варијабилности врста рода *Galanthus* на подручју Србије (табеле 5.2.1. и 5.2.2). На нивоу рода *Galanthus* у Србији, најмања дужина луковица је забележена за *G. nivalis* (15,20 mm), а највећа за *G. elwesii* (30,41 mm) и луковице су у просеку биле веће у *G. elwesii* (22,81 mm) него у *G. nivalis* (19,79 mm). Најмања ширина луковице измерена је на биљном материјалу *G. nivalis* (10,85 mm), а највећа у *G. elwesii* (21,40 mm). Врста *G. elwesii* је имала и већу средњу вредност ове мерене одлике (16,26 mm) у поређењу са оном одређеном за *G. nivalis* (14,56 mm). Најмања вредност односа дужине и ширине луковица одређена је за *G. nivalis* (1,09), а највећа за *G. elwesii* (1,80), док су средње вредности биле 1,37 за *G. nivalis* и 1,41 за *G. elwesii*. На нивоу популација, најмањи пречник рукавца био је забележен на биљном материјалу популације E4 (2,50 mm), за коју је (као и за N7) израчуната и

најмања средња вредност ове одлике (4,39 mm). Највећи пречник рукавца измерен је у узорку N17 (8,60 mm), који је имао и највећу средњу вредност ове одлике (6,38 mm). Асимилациони листови су били зелене (N1, N3, N5, N8, N11) до зеленкастоплаве боје (N10, N16; E1–4). Број листова је варирао од нормалног (2), затим три (N1, број јединки 3; N3, 7; N4, 1; N5, 1; N6, 5; N7, 1; N8, 3; N9, 4; N12, 2; N15, 4; N16, 2; N17, 5; E1, 3; E2, 4; E3, 2; E4, 4), до четири листа по јединки (N9, 1). Вернација се осим у виду типичне за ове испитиване врсте (апланатни тип у *G. nivalis* и суперволутни у *G. elwesii*), појављивала и у виду варијабилно суперволутно-апланатног типа (E1–4), слабо суперволутног (N7, 2; N9, 1; N17, 1) и слабо експликативног типа (N5, 1; N7, 2; N9, 1; N10, 1; N11, 1; N16, 1; E4, 1). Јединке *G. elwesii* из популације E4 имале су слабу суперволутну вернацију, коју је било могуће исправно утврдити само током првих неколико недеља од почетка вегетационог периода, и то узимајући у обзир једино зреле примерке. Најмања дужина листа била је забележена у узорку N2 (59,97 mm), за који је израчуната и најмања средња вредност ове одлике (104,38 mm). Највећа дужина листа измерена је у N17 (246,26 mm), док је највећа средња вредност ове одлике била одређена за N9 (205,46 mm). Најмања ширина листа забележена је у N4 (4,84 mm), а најмања средња вредност израчуната је за N12 (6,23 mm). Највећа ширина листа измерена је у узорку E2 (13,85 mm), за који одређена и највећа средња вредност ове мерене одлике (11,86 mm). Висина цветне стабљике варирала је од 58,24 mm у N2 до 275,35 mm у N17, док су средње вредности ове одлике по популацијама имале опсег од 113,96 mm (N15) до 201,57 mm (N9). Цветни приперци су покаткад били листолики и подужно раздвојени (N17, 3). Најмања дужина цветног приперка измерена је у узорку N13 (20,95 mm), који је имао и најмању средњу вредност ове мерене одлике (28,24 mm). Највећа дужина цветног приперка забележена је у узорку N6 (50,97 mm), за који је одређена и највећа средња вредност ове одлике (40,75 mm). Најмања ширина цветног приперка измерена је у узорку N12 (2,88 mm), за који је израчуната и најмања средња вредност ове одлике (4,30 mm). Највећа ширина цветног приперка забележена је у узорку E1 (8,00 mm), док је највећа средња вредност ове мерене одлике одређена за N17 (6,62 mm). Најмања дужина цветне петељке измерена је у узорку E1 (1,30 mm), за који је израчуната и најмања средња вредност ове одлике (8,71 mm). Највећа дужина цветне петељке забележена је у N17 (31,43 mm), док је највећа средња вредност ове одлике израчуната за узорак N14 (22,74 mm). Листићи цветног омотача су били варијабилних облика и величина, повремено

**Табела 5.2.1.** Дескриптивна статистика (N = број мерења;  $\bar{X}$  = средња вредност; MIN = минимална вредност; MAX = максимална вредност; SD = стандардна девијација; CV = коефицијент варијације), факторске вредности у анализи основних компоненти (PC1 и PC2) и дискриминантне вредности у каноничкој дискриминантној анализи (DA1 и DA2), засноване на морфометријским карактерима врста *Galanthus nivalis* и *G. elwesii* (вредности приказане у mm).

	<i>Galanthus nivalis</i>						<i>Galanthus elwesii</i>						PCA		CDA		ANOVA	
	N	$\bar{X}$	MIN	MAX	SD	CV	N	$\bar{X}$	MIN	MAX	SD	CV	PC1	PC2	DA1	DA2	F	P
Својствене вр.													6,79	1,81	6,48	2,68		
Процентуалне вр.													52,27	13,94	42,79	17,74		
Дужина луковице	30	19,79	15,20	26,09	2,87	14,50	30	22,81	16,75	30,41	3,39	14,84	---	---	---	---	13,84	<b>0,0005</b>
Ширина луковице	30	14,56	10,85	19,35	1,73	11,86	30	16,26	11,13	21,40	2,33	14,31	---	---	---	---	10,28	<b>0,0022</b>
Однос дужине и ширине луковице	30	1,37	1,09	1,77	0,20	14,90	30	1,41	1,17	1,80	0,14	9,89	---	---	---	---	0,77	0,3826
Пречник рукавца	510	5,11	3,26	8,60	0,86	16,94	120	4,95	2,50	7,40	0,82	16,60	0,61	0,21	-0,22	0,24	20,04	<b>0,0000</b>
Дужина листа	510	160,26	59,97	246,26	38,58	24,07	120	160,34	65,40	245,04	37,98	23,69	---	---	---	---	38,05	<b>0,0000</b>
Ширина листа	510	7,76	4,84	11,24	1,24	16,04	120	10,91	8,40	13,85	1,24	11,33	<b>0,70<sup>z</sup></b>	-0,42	<b>1,04</b>	<b>0,70</b>	91,49	<b>0,0000</b>
Висина стабљике	510	168,17	58,24	275,35	32,95	19,59	120	154,48	84,17	216,63	24,33	15,75	---	---	---	---	23,65	<b>0,0000</b>
Дужина приперка	510	34,25	20,95	50,97	5,28	15,40	120	35,50	25,27	46,30	4,15	11,68	<b>0,75</b>	0,31	-0,33	-0,21	16,77	<b>0,0000</b>
Ширина приперка	510	5,09	2,88	7,90	0,86	16,91	120	5,58	3,75	8,00	0,92	16,53	<b>0,82</b>	-0,03	-0,15	0,23	22,74	<b>0,0000</b>
Дужина петелке	510	18,84	4,47	31,43	5,22	27,68	120	12,32	1,30	30,01	5,05	40,99	---	---	---	---	21,94	<b>0,0000</b>
Дужина спољ. л. цветног омотача	510	19,94	12,90	28,02	2,85	14,28	120	19,91	14,50	25,09	2,45	12,31	<b>0,74</b>	0,54	<b>-3,02</b>	<b>2,43</b>	15,95	<b>0,0000</b>
Ширина спољ. л. цветног омотача	510	8,39	3,45	13,20	1,70	20,20	120	10,56	6,71	14,08	1,88	17,76	<b>0,88</b>	-0,18	<b>0,88</b>	0,20	33,67	<b>0,0000</b>
Дужина унутр. л. цветног омотача	510	9,71	6,60	13,03	1,13	11,63	120	11,35	8,50	13,70	1,02	9,01	<b>0,85</b>	-0,10	<b>2,49</b>	<b>-2,81</b>	30,47	<b>0,0000</b>
Ширина унутр. л. цветног омотача	510	6,72	3,43	10,06	1,03	15,29	120	7,03	4,48	9,22	1,04	14,81	<b>0,80</b>	0,25	-0,64	0,25	22,59	<b>0,0000</b>
Однос дужина спољ. и унутр. л. цветног омотача	510	2,05	1,57	2,53	0,15	7,47	120	1,75	1,44	2,19	0,14	7,87	-0,03	<b>0,89</b>	<b>1,09</b>	<b>-1,32</b>	49,36	<b>0,0000</b>
Однос ширина спољ. и унутр. л. цветног омотача	510	1,25	0,60	1,77	0,17	13,39	120	1,50	1,12	1,86	0,14	9,50	0,49	-0,52	-0,16	-0,17	41,18	<b>0,0000</b>
Дужина прашника	510	7,01	5,50	8,74	0,55	7,82	120	7,15	5,97	8,35	0,57	7,98	<b>0,70</b>	0,05	-0,20	<b>0,84</b>	18,85	<b>0,0000</b>
Пречник плодника	510	3,56	2,05	5,25	0,50	14,01	120	4,06	2,38	5,60	0,59	14,47	<b>0,80</b>	0,01	-0,21	-0,43	19,66	<b>0,0000</b>
Дужина стубића	510	7,85	5,18	9,95	0,81	10,30	120	9,08	7,45	10,88	0,69	7,59	<b>0,80</b>	-0,18	0,22	<b>-0,81</b>	43,74	<b>0,0000</b>
Пречник плода	30	11,29	6,59	17,13	2,75	24,32	30	11,69	7,07	15,20	2,13	18,23	---	---	---	---	0,40	0,5318
Пречник семена	30	3,74	2,73	5,15	0,58	15,40	30	3,77	3,49	4,60	0,47	12,47	---	---	---	---	0,01	0,9121

<sup>z</sup>Мултиваријатна анализа није примењена.

<sup>y</sup>Масним бројкама су означене варијабле са факторским и дискриминантним вредностима > 0,70 (PCA и CDA) и са  $p < 0,05$  (ANOVA).

**Табела 5.2.2.** Дескриптивна и униваријатна статистика за 16 морфолошких карактера мерених на 17 узорака врсте *Galanthus nivalis* (N1–17) и четири узорка *G. elwesii* (E1–4).

Попул.	Пречник рукавца (mm)	Дужина листа (mm)	Ширина листа (mm)	Висина стабљике (mm)
N1	4,93±0,57 <sup>z</sup> <b>ef</b> 3,60–6,08 (11,61)	186,45±22,74 <b>bc</b> 134,40–227,24 (12,20)	8,19±0,85 <b>e</b> 6,61–9,70 (10,43)	189,00±21,00 <b>b</b> 144,84–230,86 (11,11)
N2	4,92±0,82 <b>ef</b> 3,50–6,40 (16,75)	104,38±32,24 <b>h</b> 59,97–158,24 (30,89)	6,46±0,73 <b>i</b> 5,00–8,28 (11,33)	127,97±31,50 <b>h</b> 58,24–170,13 (24,61)
N3	5,82±0,76 <b>b</b> 4,64–7,09 (13,00)	161,90±24,05 <b>ef</b> 110,86–211,69 (14,85)	9,21±0,90 <b>d</b> 7,10–10,84 (9,76)	145,93±22,81 <b>g</b> 96,00–178,98 (15,63)
N4	4,51±0,71 <b>gh</b> 3,42–5,80 (15,78)	118,72±22,58 <b>g</b> 85,07–163,30 (19,02)	6,25±0,73 <b>i</b> 4,84–7,54 (11,76)	161,26±19,60 <b>ef</b> 120,10–187,00 (12,15)
N5	5,48±0,57 <b>c</b> 4,21–6,70 (10,42)	187,96±22,87 <b>bc</b> 138,20–226,84 (12,16)	8,92±0,89 <b>d</b> 7,11–10,61 (9,94)	161,39±24,03 <b>ef</b> 113,25–220,01 (14,89)
N6	6,04±0,82 <b>b</b> 4,90–7,60 (13,61)	182,07±22,83 <b>cd</b> 135,85–228,8 (12,54)	9,09±1,04 <b>d</b> 6,84–10,99 (11,50)	176,50±23,08 <b>cd</b> 119,57–219,40 (13,08)
N7	4,39±0,57 <b>h</b> 3,30–5,75 (13,03)	182,46±32,37 <b>cd</b> 125,58–228,06 (17,74)	7,61±1,05 <b>fg</b> 5,90–9,36 (13,81)	188,03±25,44 <b>bc</b> 141,50–239,30 (13,53)
N8	5,36±0,75 <b>cd</b> 3,89–6,70 (14,05)	179,03±26,95 <b>cd</b> 109,10–225,50 (15,05)	7,80±1,00 <b>efg</b> 6,46–10,04 (12,88)	169,14±32,10 <b>de</b> 96,16–219,67 (18,98)
N9	5,17±0,73 <b>cde</b> 3,42–7,19 (14,19)	205,46±25,07 <b>a</b> 151,45–243,55 (12,20)	8,23±0,76 <b>e</b> 6,39–9,45 (9,18)	201,57±27,32 <b>a</b> 150,12–245,92 (13,55)
N10	5,23±0,58 <b>cde</b> 3,68–6,18 (11,16)	150,74±23,23 <b>f</b> 101,88–211,10 (15,41)	7,68±0,77 <b>fg</b> 6,33–9,55 (10,01)	179,46±21,52 <b>bcd</b> 137,92–220,70 (11,99)
N11	4,98±0,57 <b>ef</b> 3,60–6,45 (11,54)	174,81±23,23 <b>cde</b> 131,20–226,12 (13,29)	7,39±0,85 <b>gh</b> 5,70–9,46 (11,54)	186,92±23,01 <b>bc</b> 131,79–235,35 (12,31)
N12	4,82±0,57 <b>fg</b> 3,55–6,04 (11,82)	130,50±32,34 <b>g</b> 77,48–199,30 (24,78)	6,23±0,82 <b>i</b> 5,00–8,00 (13,11)	158,29±20,79 <b>ef</b> 122,10–198,22 (13,13)
N13	4,43±0,57 <b>h</b> 3,26–5,40 (12,89)	169,87±22,75 <b>de</b> 132,54–217,05 (13,39)	7,00±0,73 <b>h</b> 5,50–8,83 (10,43)	180,78±21,85 <b>bcd</b> 122,34–224,14 (12,09)
N14	4,42±0,57 <b>h</b> 3,31–5,45 (12,90)	152,15±26,42 <b>f</b> 77,95–203,86 (17,37)	7,58±0,73 <b>fg</b> 5,88–8,98 (9,59)	151,36±21,59 <b>fg</b> 93,19–179,91 (14,26)
N15	4,58±0,53 <b>gh</b> 3,48–5,50 (11,70)	104,95±19,87 <b>h</b> 70,44–149,38 (18,94)	7,41±0,74 <b>gh</b> 6,03–8,90 (10,03)	113,96±22,83 <b>i</b> 60,90–164,60 (20,04)
N16	5,35±0,64 <b>cd</b> 3,80–6,95 (11,92)	151,75±22,78 <b>f</b> 100,90–210,00 (15,01)	7,98±0,76 <b>ef</b> 6,30–9,90 (9,58)	179,47±19,73 <b>bcd</b> 140,20–228,20 (10,99)
N17	6,38±0,74 <b>a</b> 5,20–8,60 (11,58)	181,21±26,23 <b>cd</b> 125,83–246,26 (14,47)	8,91±1,08 <b>d</b> 6,85–11,24 (12,12)	187,82±30,16 <b>bc</b> 132,85–275,35 (16,06)
E1	5,40±0,80 <b>cd</b> 4,00–7,40 (14,76)	152,10±37,87 <b>f</b> 72,44–207,61 (24,90)	11,02±1,04 <b>b</b> 8,40–12,85 (9,40)	152,97±31,16 <b>fg</b> 84,17–202,42 (20,37)
E2	4,94±0,62 <b>ef</b> 4,00–6,40 (12,56)	198,84±22,75 <b>ab</b> 157,00–245,04 (11,44)	11,86±1,01 <b>a</b> 10,10–13,85 (8,49)	157,09±20,08 <b>fg</b> 103,66–207,20 (12,78)
E3	5,06±0,70 <b>def</b> 4,00–6,76 (13,93)	127,73±25,12 <b>g</b> 65,40–169,43 (19,66)	10,92±1,02 <b>b</b> 9,40–13,00 (9,37)	149,65±22,05 <b>fg</b> 102,88–199,14 (14,73)
E4	4,39±0,84 <b>h</b> 2,50–6,56 (19,22)	162,69±25,04 <b>ef</b> 117,00–199,90 (15,39)	9,83±0,99 <b>c</b> 8,53–12,08 (10,10)	158,20±22,81 <b>efg</b> 122,61–216,63 (14,42)

**Табела 5.2.2.**  
(наставак)

Попул.	Дужина приперка	Ширина приперка	Дужина петельке	Дужина спољ. л. цветног омотача
	(mm)	(mm)	(mm)	(mm)
N1	33,76±4,17 <b>ghij</b> 27,48–40,50 (12,37)	5,08±0,58 <b>fghi</b> 3,68–6,51 (11,35)	15,99±5,15 <b>fg</b> 11,17–24,42 (32,20)	18,04±1,82 <b>k</b> 13,80–21,23 (10,10)
N2	33,05±4,00 <b>ij</b> 25,63–43,77 (12,11)	4,42±0,69 <b>jk</b> 3,40–6,20 (15,63)	18,35±5,39 <b>de</b> 9,51–25,73 (29,38)	19,59±2,75 <b>fghi</b> 14,12–24,90 (14,05)
N3	34,63±3,81 <b>efghi</b> 26,30–45,10 (10,99)	5,50±0,72 <b>de</b> 3,91–7,31 (13,17)	16,71±4,39 <b>ef</b> 8,30–24,55 (26,27)	19,01±2,40 <b>ghijk</b> 14,20–24,55 (12,62)
N4	38,08±3,95 <b>bc</b> 30,04–44,50 (10,38)	4,97±0,59 <b>ghi</b> 3,46–6,37 (11,87)	22,23±3,85 <b>ab</b> 13,64–29,85 (17,32)	23,45±2,76 <b>a</b> 19,26–28,02 (11,78)
N5	33,97±3,68 <b>fghij</b> 29,19–41,35 (10,82)	5,29±0,63 <b>efg</b> 4,04–6,91 (11,87)	14,11±3,74 <b>gh</b> 4,47–21,44 (26,49)	18,41±2,16 <b>jk</b> 13,61–23,26 (11,75)
N6	40,75±5,82 <b>a</b> 28,39–50,97 (14,28)	5,71±0,94 <b>bcd</b> 3,64–7,00 (16,52)	21,83±5,34 <b>abc</b> 12,26–28,43 (24,48)	23,06±2,80 <b>ab</b> 18,44–26,65 (12,15)
N7	34,78±5,29 <b>efghi</b> 24,88–43,92 (15,22)	5,38±0,70 <b>def</b> 4,10–6,64 (13,07)	22,08±3,91 <b>ab</b> 15,39–29,08 (17,68)	21,47±2,14 <b>cd</b> 17,06–25,50 (9,95)
N8	36,38±3,62 <b>cde</b> 27,00–43,62 (9,95)	5,13±0,60 <b>fgh</b> 3,40–6,50 (11,69)	17,04±3,76 <b>ef</b> 9,72–26,58 (22,08)	20,16±1,89 <b>efg</b> 16,00–23,37 (9,36)
N9	35,90±4,00 <b>def</b> 28,18–46,10 (11,13)	5,09±0,61 <b>fghi</b> 3,73–6,33 (11,90)	20,37±3,93 <b>bcd</b> 11,30–29,41 (19,27)	22,27±2,10 <b>bc</b> 18,74–26,26 (9,42)
N10	32,20±3,90 <b>j</b> 23,15–39,00 (12,08)	5,53±0,57 <b>de</b> 4,40–6,72 (10,38)	20,43±3,78 <b>bcd</b> 11,60–29,60 (18,51)	20,57±2,13 <b>def</b> 16,53–25,66 (10,35)
N11	29,26±3,90 <b>k</b> 23,00–36,80 (13,31)	4,92±0,58 <b>hi</b> 3,44–6,26 (11,77)	19,52±5,40 <b>d</b> 11,09–28,21 (27,66)	18,06±2,09 <b>k</b> 12,90–20,90 (11,60)
N12	32,81±4,07 <b>ij</b> 24,62–39,20 (12,41)	4,30±0,61 <b>k</b> 2,88–5,80 (14,31)	19,32±3,76 <b>d</b> 13,50–30,08 (19,44)	20,11±2,48 <b>efg</b> 14,48–27,10 (12,32)
N13	28,24±3,73 <b>k</b> 20,95–38,20 (13,19)	4,34±0,58 <b>k</b> 3,08–5,82 (13,30)	16,97±3,79 <b>ef</b> 9,35–27,21 (22,34)	16,80±1,87 <b>l</b> 13,74–21,24 (11,10)
N14	33,66±4,18 <b>hij</b> 27,70–41,04 (12,43)	4,87±0,69 <b>hi</b> 3,52–6,07 (14,16)	22,74±3,81 <b>a</b> 14,17–30,26 (16,74)	18,85±2,17 <b>hijk</b> 14,99–23,31 (11,49)
N15	29,08±3,85 <b>k</b> 21,11–36,80 (13,26)	4,47±0,58 <b>jk</b> 3,50–5,69 (13,03)	13,42±5,33 <b>h</b> 5,40–21,61 (39,73)	18,47±2,15 <b>ijk</b> 14,78–22,95 (11,64)
N16	37,09±4,27 <b>bcd</b> 27,15–42,00 (11,51)	4,93±0,82 <b>hi</b> 3,60–6,35 (16,67)	19,56±5,35 <b>d</b> 11,42–29,00 (27,37)	19,66±2,02 <b>fgh</b> 14,58–24,73 (10,27)
N17	38,62±3,86 <b>b</b> 30,40–48,71 (10,00)	6,62±0,63 <b>a</b> 5,45–7,90 (9,50)	19,66±5,33 <b>cd</b> 10,57–31,43 (27,11)	21,01±1,95 <b>de</b> 16,85–24,30 (9,29)
E1	35,38±3,75 <b>defgh</b> 27,00–42,40 (10,59)	6,04±0,89 <b>b</b> 4,73–8,00 (14,80)	8,71±3,75 <b>i</b> 1,30–16,64 (43,02)	20,16±1,99 <b>efg</b> 16,10–24,90 (9,88)
E2	34,79±3,81 <b>efghi</b> 25,27–40,92 (10,96)	5,88±0,61 <b>bc</b> 4,71–7,00 (10,36)	11,91±3,76 <b>h</b> 5,30–20,10 (31,62)	19,55±2,24 <b>fghij</b> 14,50–22,34 (11,47)
E3	35,83±3,39 <b>defg</b> 28,75–43,58 (9,47)	5,64±0,93 <b>cd</b> 4,34–7,65 (16,40)	12,11±3,85 <b>h</b> 3,84–20,64 (31,78)	19,94±2,78 <b>efgh</b> 15,24–24,62 (13,94)
E4	36,01±5,43 <b>cdef</b> 25,65–46,30 (15,09)	4,75±0,65 <b>ij</b> 3,75–6,40 (13,77)	16,56±5,42 <b>ef</b> 8,86–30,01 (32,70)	20,00±2,78 <b>efgh</b> 15,65–25,09 (13,92)

**Табела 5.2.2.**  
(наставак)

Попул.	Ширина спољ. л. цветног омотача (mm)	Дужина унутр. л. цветног омотача (mm)	Ширина унутр. л. цветног омотача (mm)	Однос дужина спољ. и унутр. листића
N1	7,99±1,10 <b>ghi</b> 5,38–9,70 (13,72)	9,08±0,73 <b>h</b> 7,26–10,0 (8,06)	6,62±0,66 <b>defg</b> 5,20–8,10 (9,91)	1,98±0,06 <b>h</b> 1,88–2,08 (3,04)
N2	6,67±1,41 <b>jk</b> 3,64–8,78 (21,15)	9,29±1,11 <b>gh</b> 6,72–11,45 (11,92)	6,08±0,90 <b>hi</b> 4,15–7,46 (14,84)	2,10±0,11 <b>cde</b> 1,87–2,30 (5,05)
N3	8,54±1,23 <b>fg</b> 5,31–10,73 (14,39)	9,26±0,87 <b>gh</b> 7,44–10,87 (9,38)	6,62±0,75 <b>defg</b> 5,10–7,90 (11,27)	2,05±0,12 <b>defg</b> 1,80–2,33 (5,65)
N4	8,61±1,10 <b>fg</b> 6,00–10,78 (12,75)	11,16±0,88 <b>ab</b> 8,85–12,56 (7,90)	6,71±0,75 <b>def</b> 5,20–8,24 (11,11)	2,10±0,14 <b>cdef</b> 1,90–2,36 (6,45)
N5	8,17±1,20 <b>gh</b> 5,29–10,88 (14,63)	9,62±1,03 <b>fg</b> 8,00–12,30 (10,72)	6,71±0,74 <b>de</b> 5,16–8,30 (11,02)	1,91±0,12 <b>i</b> 1,62–2,23 (6,53)
N6	9,56±1,68 <b>de</b> 6,02–12,61 (17,60)	10,61±1,35 <b>cd</b> 8,02–12,65 (12,73)	7,49±0,88 <b>b</b> 5,80–9,18 (11,79)	2,18±0,07 <b>ab</b> 2,03–2,37 (3,41)
N7	8,35±1,22 <b>fg</b> 6,46–10,30 (14,63)	10,20±0,81 <b>de</b> 8,40–11,54 (7,97)	6,38±0,75 <b>efghi</b> 4,98–8,20 (11,83)	2,10±0,15 <b>cd</b> 1,72–2,51 (7,01)
N8	9,65±1,34 <b>d</b> 6,58–11,60 (13,85)	9,27±0,74 <b>gh</b> 8,05–10,50 (8,03)	6,70±0,59 <b>def</b> 5,39–7,76 (8,84)	2,18±0,11 <b>ab</b> 1,94–2,49 (5,28)
N9	7,55±1,21 <b>hi</b> 5,10–9,91 (16,00)	10,09±0,80 <b>e</b> 8,16–11,70 (7,93)	7,56±0,62 <b>ab</b> 5,84–8,76 (8,25)	2,21±0,15 <b>a</b> 1,90–2,53 (6,66)
N10	8,46±1,21 <b>fg</b> 5,90–10,66 (14,28)	10,07±0,77 <b>ef</b> 8,03–11,63 (7,66)	7,32±0,84 <b>bc</b> 5,70–8,70 (11,48)	2,04±0,11 <b>efgh</b> 1,74–2,21 (5,29)
N11	7,41±1,21 <b>i</b> 4,80–10,01 (16,26)	10,15±0,97 <b>de</b> 7,90–11,44 (9,52)	6,39±0,70 <b>efgh</b> 4,49–7,68 (10,95)	1,78±0,12 <b>jk</b> 1,57–2,08 (6,57)
N12	8,96±1,30 <b>ef</b> 6,32–10,95 (14,46)	10,07±0,95 <b>ef</b> 8,20–12,62 (9,48)	7,19±0,93 <b>bc</b> 5,31–9,30 (12,98)	1,99±0,11 <b>gh</b> 1,66–2,18 (5,50)
N13	6,10±1,21 <b>k</b> 3,45–8,61 (19,85)	8,27±0,86 <b>i</b> 6,60–10,56 (10,39)	4,93±0,67 <b>j</b> 3,43–6,58 (13,60)	2,03±0,14 <b>gh</b> 1,81–2,44 (6,88)
N14	7,36±1,26 <b>ij</b> 5,72–10,48 (17,12)	9,20±0,76 <b>gh</b> 8,30–11,00 (8,28)	6,31±0,67 <b>fghi</b> 5,33–7,40 (10,55)	2,05±0,11 <b>defg</b> 1,78–2,29 (5,20)
N15	8,64±1,26 <b>fg</b> 6,80–11,84 (14,53)	9,05±0,81 <b>h</b> 7,42–11,00 (9,00)	5,98±0,75 <b>i</b> 4,76–7,57 (12,49)	2,04±0,10 <b>fgh</b> 1,83–2,31 (4,68)
N16	10,10±1,25 <b>cd</b> 7,76–12,17 (12,42)	9,24±0,67 <b>gh</b> 7,33–10,40 (7,28)	7,36±0,73 <b>bc</b> 5,65–8,97 (9,92)	2,12±0,11 <b>bc</b> 1,88–2,42 (5,40)
N17	10,53±1,38 <b>bc</b> 7,90–13,20 (13,12)	10,47±0,96 <b>cde</b> 9,04–13,03 (9,19)	7,95±0,90 <b>a</b> 6,35–10,06 (11,26)	2,01±0,13 <b>gh</b> 1,81–2,40 (6,60)
E1	11,22±1,65 <b>a</b> 8,10–14,08 (14,73)	11,51±0,82 <b>a</b> 9,74–13,04 (7,15)	7,00±0,99 <b>cd</b> 5,20–9,00 (14,09)	1,75±0,12 <b>k</b> 1,44–2,05 (6,70)
E2	11,15±1,61 <b>ab</b> 8,10–13,78 (14,45)	11,61±0,94 <b>a</b> 8,98–13,10 (8,07)	7,45±0,95 <b>b</b> 5,45–9,22 (12,79)	1,69±0,12 <b>l</b> 1,47–1,97 (7,04)
E3	10,95±1,60 <b>ab</b> 7,69–13,80 (14,61)	11,35±0,90 <b>ab</b> 9,96–13,39 (7,96)	7,40±0,78 <b>b</b> 5,57–8,95 (10,54)	1,75±0,15 <b>k</b> 1,50–2,04 (8,36)
E4	8,92±1,67 <b>ef</b> 6,71–12,25 (18,73)	10,93±1,28 <b>bc</b> 8,50–13,70 (11,70)	6,28±1,03 <b>fghi</b> 4,48–8,84 (16,33)	1,83±0,13 <b>j</b> 1,53–2,19 (7,38)

**Табела 5.2.2.**  
(наставак)

Попул.	Однос ширина спољ. и унутр. листића	Дужина	Пречник	Дужина
		прашника	плодника	стубића
		(mm)	(mm)	(mm)
N1	1,21±0,14 <b>ij</b>	6,74±0,38 <b>ghi</b>	3,37±0,44 <b>gh</b>	7,69±0,50 <b>ij</b>
	0,83–1,47 (11,88)	5,80–7,40 (5,71)	2,50–4,39 (13,14)	6,50–8,60 (6,49)
N2	1,09±0,15 <b>k</b>	6,36±0,42 <b>j</b>	3,39±0,36 <b>gh</b>	7,72±0,67 <b>ij</b>
	0,85–1,44 (14,12)	5,50–7,20 (6,68)	2,59–4,00 (10,74)	6,34–9,47 (8,71)
N3	1,29±0,09 <b>fgh</b>	7,11±0,50 <b>def</b>	3,62±0,55 <b>ef</b>	7,56±0,73 <b>ijk</b>
	1,04–1,43 (7,02)	6,24–8,20 (7,02)	2,72–4,80 (15,28)	6,33–8,63 (9,64)
N4	1,29±0,10 <b>fgh</b>	7,22±0,42 <b>cde</b>	3,74±0,41 <b>de</b>	8,62±0,63 <b>de</b>
	1,08–1,56 (7,78)	6,06–8,10 (5,79)	2,87–4,84 (10,95)	7,00–9,50 (7,29)
N5	1,22±0,10 <b>ij</b>	6,96±0,39 <b>fg</b>	3,38±0,28 <b>gh</b>	7,78±0,61 <b>hi</b>
	1,03–1,42 (8,62)	6,21–7,86 (5,65)	2,70–4,10 (8,23)	6,67–9,10 (7,85)
N6	1,27±0,14 <b>fghi</b>	7,44±0,55 <b>bc</b>	3,93±0,52 <b>bcd</b>	8,88±0,74 <b>cd</b>
	0,98–1,49 (10,64)	6,35–8,21 (7,35)	2,68–4,80 (13,23)	7,55–9,95 (8,29)
N7	1,31±0,14 <b>efg</b>	7,12±0,50 <b>def</b>	3,98±0,34 <b>bc</b>	7,47 ±0,58 <b>jk</b>
	1,12–1,70 (10,66)	6,12–8,22 (6,98)	3,34–5,00 (8,57)	6,07–8,69 (7,82)
N8	1,44±0,14 <b>bc</b>	6,56±0,39 <b>ij</b>	3,64±0,40 <b>ef</b>	8,08±0,58 <b>gh</b>
	1,14–1,77 (9,42)	5,80–7,32 (5,94)	2,67–4,54 (10,99)	7,20–9,14 (7,18)
N9	1,00±0,15 <b>l</b>	6,77±0,36 <b>ghi</b>	3,64±0,43 <b>ef</b>	7,75±0,51 <b>ij</b>
	0,60–1,31 (15,31)	5,85–7,67 (5,33)	2,71–4,62 (11,77)	6,45–8,84 (6,58)
N10	1,16±0,10 <b>jk</b>	7,09±0,37 <b>def</b>	3,82±0,47 <b>cde</b>	8,46±0,49 <b>ef</b>
	0,97–1,41 (8,39)	6,20–8,00 (5,16)	2,92–4,98 (12,38)	7,40–9,66 (5,75)
N11	1,16±0,10 <b>jk</b>	6,59±0,44 <b>hi</b>	3,46±0,36 <b>fg</b>	7,74±0,48 <b>ij</b>
	0,97–1,39 (8,38)	5,64–7,68 (6,71)	2,80–4,10 (10,51)	6,43–8,59 (6,26)
N12	1,25±0,15 <b>ghi</b>	7,10±0,45 <b>def</b>	3,62±0,42 <b>ef</b>	7,68±0,60 <b>ij</b>
	0,94–1,59 (11,63)	6,18–8,10 (6,28)	2,70–4,50 (11,61)	6,50–8,64 (7,84)
N13	1,23±0,16 <b>hi</b>	6,92±0,39 <b>fg</b>	3,22±0,30 <b>hi</b>	7,33±0,58 <b>k</b>
	0,99–1,52 (13,29)	6,24–7,77 (5,70)	2,64–3,90 (9,31)	6,03–8,13 (7,92)
N14	1,16±0,12 <b>j</b>	6,81±0,54 <b>gh</b>	3,30±0,47 <b>ghi</b>	7,59±0,72 <b>ijk</b>
	0,87–1,42 (9,91)	6,08–7,76 (7,98)	2,38–4,42 (14,15)	6,61–8,78 (9,54)
N15	1,44±0,09 <b>bc</b>	7,31±0,33 <b>cd</b>	3,12±0,43 <b>i</b>	6,49±0,73 <b>l</b>
	1,22–1,61 (5,96)	6,70–8,00 (4,46)	2,05–3,76 (13,74)	5,18–7,20 (11,26)
N16	1,37±0,09 <b>de</b>	7,22±0,33 <b>cde</b>	3,17±0,33 <b>hi</b>	8,24±0,47 <b>fg</b>
	1,14–1,57 (6,71)	6,70–7,94 (4,56)	2,30–3,85 (10,26)	6,87–9,15 (5,75)
N17	1,33±0,13 <b>ef</b>	7,79±0,54 <b>a</b>	4,06±0,51 <b>b</b>	8,42±0,54 <b>ef</b>
	1,01–1,67 (10,18)	6,70–8,74 (6,95)	3,30–5,25 (12,68)	7,30–9,48 (6,41)
E1	1,60±0,09 <b>a</b>	7,66±0,49 <b>ab</b>	3,99±0,35 <b>bc</b>	9,60±0,58 <b>a</b>
	1,37–1,77 (5,32)	6,50–8,35 (6,34)	3,50–4,87 (8,80)	8,60–10,88 (6,02)
E2	1,50±0,12 <b>b</b>	7,08±0,39 <b>ef</b>	3,89±0,54 <b>bcd</b>	8,95±0,48 <b>bc</b>
	1,25–1,74 (8,29)	6,35–8,05 (5,46)	2,92–4,80 (13,81)	7,80–9,98 (5,31)
E3	1,48±0,14 <b>bc</b>	7,12±0,53 <b>def</b>	4,58±0,55 <b>a</b>	9,21±0,53 <b>b</b>
	1,13–1,81 (9,16)	6,00–8,19 (7,38)	3,30–5,60 (12,04)	7,80–10,31 (5,76)
E4	1,42±1,16 <b>cd</b>	6,76±0,50 <b>ghi</b>	3,78±0,55 <b>cde</b>	8,57±0,72 <b>e</b>
	1,12–1,86 (11,16)	5,97–7,86 (7,34)	2,38–4,80 (14,66)	7,45–9,82 (8,42)

<sup>z</sup>Статистички параметри: (у горњем реду)  $\bar{X} \pm SD$ , словне ознаке; (у доњем реду) MIN–MAX (CV, %). Средње вредности са различитим словним ознакама у оквиру колоне су међусобно статистички значајно различите у нивоу поверења  $p < 0,05$ .

**Табела 5.2.3.** Упоредна анализа добијених вредности са литературним подацима за 21 морфометријски карактер врста *Galanthus nivalis*, *G. elwesii* и *G. gracilis*.

Карактер	<i>Galanthus nivalis</i>				Литературни подаци <sup>z</sup>
	Добијене вредности			Распон	
	$\bar{X}$	MIN	MAX		
Дужина луковице	19,79	15,20	26,09	10*–30**	*Stjepanović-Veselić 1975 **Artjushenko 1963
Ширина луковице	14,56	10,85	19,35	7*–28**	*Radić 2000 **Flora Vascular 2018
Однос дужине и ширине луковице	1,37	1,09	1,77	---	---
Пречник рукавца	5,11	3,26	8,60	5–8	Davis 2001b
Дужина листа	160,26	59,97	246,26	35*–350**	*Flora Vascular 2018 **Zahariadi 1966
Ширина листа	7,76	4,84	11,24	2–15	Zahariadi 1966
Висина стабљике	168,17	58,24	275,35	(20)70*–400**	*Davis 1999, 2001b **Zahariadi 1966
Дужина приперка	34,25	20,95	50,97	20*–55**	*Van Ooststroom, Reichgelt, 1964; **Radić 2000
Ширина приперка	5,09	2,88	7,90	1,6–3,1	Flora Vascular 2018
Дужина петелке	18,84	4,47	31,43	12*–72**	*Davis 1999, 2001b **Radić 2000
Дужина спољ. листића цветног омотача	19,94	12,90	28,02	(10)15*–37**	*Van Ooststroom, Reichgelt 1964; **Radić 2000
Ширина спољ. листића цветног омотача	8,39	3,45	13,20	2,9*–20**	*Flora Vascular 2018 **Radić 2000
Дужина унутр. листића цветног омотача	9,71	6,60	13,03	6*–15**	*Webb 1980; Radić 2000 **Radić 2000
Ширина унутр. листића цветног омотача	6,72	3,43	10,06	3,4*–17,7**	*Flora Vascular 2018 **Budnikov 2011
Однос дужина спољ. и унутр. листића	2,05	1,57	2,53	---	---
Однос ширинâ спољ. и унутр. листића	1,25	0,60	1,77	---	---
Дужина прашника	7,01	5,50	8,74	4,9–8,6	Flora Vascular 2018
Пречник плодника	3,56	2,05	5,25	2,9*–7,1**	*Budnikov 2011 **Flora Vascular 2018
Дужина стубића	7,85	5,18	9,95	6,5–9,5	Weryszko-Chmielewska, Chwil 2016
Пречник плода	11,29	6,59	17,13	10*–16**	*Van Ooststroom, Reichgelt 1964 **Davis 2001b
Пречник семена	3,74	2,73	5,15	3*–4,4**	*Van Ooststroom, Reichgelt 1964 **Flora Vascular 2018



**Табела 5.2.3.**  
(наставак)

Карактер	<i>Galanthus elwesii</i>				
	Добијене вредности			Литературни подаци <sup>z</sup>	
	$\bar{X}$	MIN	MAX	Распон	Извор
Дужина луковице	22,81	16,75	30,41	20–35	Brickell 1984
Ширина луковице	16,26	11,13	21,40	10*–25(30)**	*Brickell 1984 **Davis 2001b
Однос дужине и ширине луковице	1,41	1,17	1,80	---	---
Пречник рукавца	4,95	2,50	7,40	5–8	Davis 1999, 2001b
Дужина листа	160,34	65,40	245,04	(48)55–250(280)	Davis 1999, 2001b
Ширина листа	10,91	8,40	13,85	(5)6–31(35)	Davis 1999
Висина стабљике	154,48	84,17	216,63	80*–280**	*Webb 1980 **Brickell 1984
Дужина приперка	35,50	25,27	46,30	25–40	Webb 1980
Ширина приперка	5,58	3,75	8,00	---	---
Дужина петелке	12,32	1,30	30,01	14–31	Davis 2001b
Дужина спољ. листића цветног омотача	19,91	14,50	25,09	15–28	Webb 1980
Ширина спољ. листића цветног омотача	10,56	6,71	14,08	7*–15(23)**	*Zeybek, Sauer 1995 **Davis 2001b
Дужина унутр. листића цветног омотача	11,35	8,50	13,70	7*–15**	*Zeybek, Sauer 1995 **Brickell 1984
Ширина унутр. листића цветног омотача	7,03	4,48	9,22	3*–8**	*Zeybek, Sauer 1995 **Brickell 1984; Davis 2001b
Однос дужина спољ. и унутр. листића	1,75	1,44	2,19	---	---
Однос ширинâ спољ. и унутр. листића	1,50	1,12	1,86	---	---
Дужина прашника	7,15	5,97	8,35	6*–8**	*Brickell 1984 **Delipavlov 1971
Пречник плодника	4,06	2,38	5,60	5	Stern 1956
Дужина стубића	9,08	7,45	10,88	9	Stern 1956
Пречник плода	11,69	7,07	15,20	10–20	Brickell 1984
Пречник семена	3,77	3,49	4,60	4	Davis 1999, 2001b

**Табела 5.2.3.**  
(наставак)

<i>Galanthus gracilis</i>		
Литературни подаци <sup>z</sup>		
Карактер	Распон	Извор
Дужина луковице	14–22(26)	Davis 2001b
Ширина луковице	10–22(26)	Davis 2001b
Однос дужине и ширине луковице	--- <sup>y</sup>	---
Пречник рукавца	4–5	Davis 1999, 2001b
Дужина листа	(23)55–160(240)	Davis 1999, 2001b
Ширина листа	(2)3–12(23)	Davis 2001b
Висина стабљике	60*–200**	*Davis 1999, 2001b **Delipavlov 1971
Дужина приперка	27*–30**	*Stern 1956 **Artjushenko 1970
Ширина приперка	---	---
Дужина петелке	10–32	Davis 2001b
Дужина спољ. листића цветног омотача	(12)18*–26(35)**	*Zeybek, Sauer 1995 **Davis 2001b
Ширина спољ. листића цветног омотача	7*–14(22)**	*Stern 1956 **Davis 2001b
Дужина унутр. листића цветног омотача	7*–12**	*Brickell 1984 **Davis 1999, 2001b
Ширина унутр. листића цветног омотача	3*–7**	*Zeybek, Sauer 1995 **Davis 1999, 2001b
Однос дужина спољ. и унутр. листића	---	---
Однос ширина спољ. и унутр. листића	---	---
Дужина прашника	7–8	Delipavlov 1971
Пречник плодника	4	Stern 1956
Дужина стубића	9	Stern 1956
Пречник плода	10–15	Davis 2001b
Пречник семена	4	Davis 1999, 2001b

<sup>z</sup>Уколико вредности потичу из различитих литературних извора, доња и горња гранична вредност су означене звездицом (\*) и двема звездицама (\*\*), тим редом.

<sup>y</sup>Податак није доступан.

**Табела 5.2.4.** Процент јединки у стварним (A) и предвиђеним (P) групама (популацијама) врста *Galanthus nivalis* (N1–17) и *G. elwesii* (E1–4), према класификационој дискриминантној анализи.

A/P	N1	N2	N3	N4	N5	N6	N7	N8	N9	N10	N11	N12	N13	N14	N15	N16	N17	E1	E2	E3	E4	
N1	<b>76,67<sup>z</sup></b>		3,33						6,67							6,67	3,33				3,33	
N2		<b>80,00</b>		6,67			3,33	6,67		3,33												
N3	10,00		<b>76,67</b>		6,67		3,33							3,33								
N4		3,33		<b>93,33</b>									3,33									
N5			10,00		<b>73,33</b>					10,00	3,33			3,33								
N6		3,33				<b>76,67</b>		3,33	3,33				3,33	3,33			6,67					
N7	3,33	3,33					<b>83,33</b>	3,33			3,33		3,33									
N8		3,33		6,67		3,33		<b>73,33</b>		3,33		3,33				6,67						
N9						13,33			<b>76,67</b>	3,33				6,67								
N10				3,33					3,33	<b>83,33</b>	3,33			6,67								
N11		3,33					3,33			3,33	<b>86,67</b>			3,33								
N12				3,33								<b>93,33</b>										
N13		3,33					6,67						<b>80,00</b>	10,00								
N14	13,33		3,33		3,33	10,00	3,33			3,33				<b>60,00</b>		3,33						
N15												3,33			<b>96,67</b>							
N16								3,33								<b>96,67</b>						
N17					3,33	3,33		3,33		6,67			3,33			3,33	<b>76,67</b>					
E1																		<b>80,00</b>	13,33	3,33	3,33	
E2																		3,33	<b>83,33</b>	6,67	6,67	
E3																		3,33	10,00	<b>86,67</b>		
E4						6,67								3,33				3,33	3,33	3,33	<b>80,00</b>	

<sup>z</sup>Масним бројкама су означени проценти исправно класификованих јединки.

показујући разне облике аберација (N17, 2). Њихов број је варирао од нормалног (формула перијанта P3+3) и P3+6 (N12, 1) до P4+4 (N8, 3; E2, 1). На спољашњим листићима цветног омотача су се покаткад појављивале макуле, како на адаксијалној (N1, 1; N6, 1; N7, 4; N17, 3; E1, 1) тако и на абаксијалној страни (N17, 2). Најмања дужина спољашњих листића цветног омотача измерена је у N11 (12,90 mm), за разлику од најмање средње вредности ове одлике која је била утврђена за N13 (16,80 mm). Највећа дужина спољашњих листића цветног омотача била је забележена за узорак N4 (28,02 mm), који је имао и највећу средњу вредност ове мерене одлике (23,45 mm). Најмања ширина спољашњих листића цветног омотача измерена је у узорку N13 (3,45 mm), за који је била утврђена и најмања средња вредност ове мерене одлике (6,10 mm). Највећа ширина спољашњих листића цветног омотача забележена је у узорку E1 (14,08 mm), који је имао и највећу средњу вредност ове одлике (11,22 mm). Унутрашњи листићи цветног омотача су у неких примерака и популација имали ка споља савијене врхове (N16, 1; E1–4), као и макуле варијабилних облика и величина. Један примерак врсте *G. nivalis* поседовао је макулу и у основи унутрашњих листића цвета (N10, 1). Најмања дужина унутрашњих листића цветног омотача забележена је на биљном материјалу узорка N13 (6,60 mm), на основу којег је израчуната и најмања средња вредност ове мерене одлике (8,27 mm). Највећа дужина унутрашњих листића цветног омотача измерена је у E4 (13,70), док је највећа средња вредност одлике одређена на узорку E2 (11,61 mm). Најмања ширина унутрашњих листића цветног омотача забележена је у узорку N13 (3,43 mm), за који је израчуната и најмања средња вредност ове одлике (4,93 mm). Највећа ширина унутрашњих листића цветног омотача измерена је у узорку N17 (10,06 mm), који је имао и највећу средњу вредност ове одлике (7,95 mm). Однос дужина спољашњих и унутрашњих листића цветног омотача варирао је од 1,44 у E1 до 2,53 у N9, док су средње вредности ове изведене одлике имале распон од 1,69 (E2) до 2,21 (N9). Однос ширинâ спољашњих и унутрашњих листића цветног омотача варирао је од 0,60 у N9 до 1,86 у E4, при чему су се средње вредности одређене за ову одлику кретале од 1,00 (N9) до 1,60 (E1). Листићи цветног омотача су покаткад били једнаких дужина и ширина (и потпуно бели), формирајући облик перијанта типа *pusilliformis* (N1, 1). Најмања дужина прашника измерена је на материјалу узорка N2 (5,50 mm), на основу којег је одређена и најмања средња вредност ове мерене одлике (6,36 mm). Највећа дужина прашника забележена је у узорку N17 (8,74 mm), који је имао и највећу

средњу вредност ове одлике (7,79 mm). Најмањи пречник плодника тучка измерен је у узорку N15 (2,05 mm), за који је утврђена и најмања средња вредност ове одлике (3,12 mm). Највећи пречник плодника забележен је у узорку E3 (5,60 mm), који је имао и највећу средњу вредност ове мерене одлике (4,58 mm). Осим у величини, плодник је такође варирао по облику (издужен, цилиндричан, сферичан). Дужина стубића тучка варирала је од 5,18 mm у N15 до 10,88 mm у E1, при чему су на основу истих узорака одређене и најмање и највеће средње вредности ове одлике у опсегу од 6,49 mm (N15) до 9,60 mm (E1). Вредности пречника плодова варираше су од 6,59 mm до 17,13 mm, при чему су обе ове вредности забележене на материјалу врсте *G. nivalis*. Средња вредност пречника плодова је незнатно била већа у врсте *G. elwesii* (11,69 mm) него у *G. nivalis* (11,29 mm). Највећа и најмања вредност пречника семена забележене су у врсте *G. nivalis* и износиле су 2,73 и 5,15 mm. Незнатно већа средња вредност ове мерене одлике утврђена је за *G. elwesii* (3,77 mm) у поређењу са оном утврђеном за *G. nivalis* (3,74 mm).

Добијене вредности свих морфометријских карактера су биле упоређене са одговарајућим литературним подацима (табела 5.2.3). Према овим поређењима – минимална вредност дужине луковице измерена на биљном материјалу врсте *G. elwesii* била је мања од најмање вредности наведене у литератури за дату одлику ове врсте (20 mm) (Brickell 1984). Измерена вредност је била приближна доњој граничној вредности, која је наведена за блиско сродну врсту *G. gracilis* (14 mm) (Davis 2001b). Средња вредност дужине луковице је приближна доњој граничној вредности која је наведена у литератури за врсту *G. elwesii*. На нивоу популација, минималне вредности пречника рукавца у готово свим анализираним узорцима (осим у N17) као и средње вредности у око половине узорака су биле мање од најмање вредности забележене у литератури за ову одлику (5 mm) (Davis 1999, 2001b). Максимална вредност пречника рукавца у N17 премашила је горњу граничну вредност дату у литератури (8 mm) (Davis 2001b). Најмање средње вредности ширине листа (N2, N4, N12) су приближне доњој граничној вредности која је забележена у литератури (2 mm) (Zahariadi 1966) и исти узорци су се издвојили као посебна хомогена група према статистичкој разлици утврђеној међу средњим вредностима. Два узорка (N4, N12) од споменутих трију узорака одликовала су се и другим упадљивим особинама, као што су средишња пепељаста пруга на листовима. Сви узорци врсте *G. elwesii* одликовали су се необично уским листовима и вредности ширине листа су се уклопиле у распон вредности које

се у литератури наводе за ширину листова врсте *G. gracilis* [(2)3–12(23) mm] (Davis 2001b). Максималне вредности дужине приперка свих узорака *G. elwesii* премашиле су максималну вредност наведену у литератури, не само за ову врсту него и за цео род (40 mm) (Davis 2001b). Литературни подаци који се односе на ширину приперка врсте *G. elwesii* нису познати, али према подацима које дају Davis (1999, 2001b) и оним који се наводе у *Flora Vascular* (2018), ширина приперка не треба да пређе 5 mm за цео род и 3,1 mm за *G. nivalis*. У овом истраживању, све максималне вредности и готово све средње вредности обеју проучаваних врста (осим популације E4) премашиле су наведене вредности. Минималне вредности дужине петељке већине узорака врсте *G. nivalis* (осим N4, N6, N7, N12 и N14) биле су мање од оне забележене у литератури (12 mm) (Davis 1999, 2001b). Све минималне вредности дужине петељке у *G. elwesii* биле су мање од оне која се наводи за *G. elwesii* (14 mm) (Davis 2001b), па чак и за генерално мању биљку *G. gracilis* (10 mm) (Davis 2001b). Исто се односи и на одговарајуће средње вредности (осим у E4) у поређењу са доступним подацима за *G. elwesii*, као и на средњу вредност за узорак E1 у поређењу са подацима за *G. gracilis*. Средње вредности дужине спољашњих листића цветног омотача су у *G. elwesii* биле приближне доњој граничној вредности која је дата у литератури (15 mm) (Webb 1980), а минимална вредност у E2 је била испод ове граничне вредности. Минимална вредност ширине спољашњих листића је у E4 била испод доње граничне вредности дате у литератури (7 mm) (Zeybek, Sauer 1995), док је средња вредност у истом узорку приближна датој граничној вредности. Максималне вредности ширине унутрашњих листића цветног омотача су у *G. elwesii* премашиле литературне податке (8 mm) (Brickell 1984; Davis 2001b), док су средње вредности приближне истој граничној вредности. У неких популација (N17; E1–3), максималне вредности дужине прашника су биле веће од оних које су наведене у литератури за *G. nivalis* (8,6 mm) (*Flora Vascular* 2018) и *G. elwesii* (8 mm) (Delipavlov 1971). Средње вредности пречника плодника у готово свим узорцима врсте *G. elwesii* (осим у E3) су приближне оној забележеној за *G. gracilis* (4 mm) (Stern 1956), док је минимална вредност била приближна оној наведеној за цео род (2 mm) (Davis 1999). Минималне вредности дужине стубића тучка су у седам узорака *G. nivalis* (N2, N3, N7, N9, N11, N13 и N15) биле мање од оне наведене за ову врсту (6,5 mm) (Weryszko-Chmielewska, Chwil 2016), док су максималне вредности у два узорка (N6 и N10) биле веће од оне забележене у литератури за стубић (9,5 mm) (Weryszko-Chmielewska 2016). Максималне вредности дужине стубића у свих узорака

*G. elwesii*, као и средње вредности у E1 и E2, премашиле су максималну величину стубића забележену за ову врсту (Stern 1956). Дужина стубића висибоба је по правилу већа од дужине прапника (Brickell 1984), но у узорку N15 она је била мања. Како минимална тако и максимална вредност пречника плода измерене на материјалу *G. nivalis* премашиле су граничне вредности забележене у литератури за ову одлику (10–16 mm) (Van Ooststroom, Reichgelt 1964; Davis 2001b). Минимална вредност измерена за пречник плода врсте *G. elwesii* је такође била испод доње граничне вредности дате у литератури за ову одлику (10 mm) (Brickell 1984), док је средња вредност веома близу граничне вредности. И минимална и максимална вредност пречника семена утврђене за врсту *G. nivalis* биле су изван опсега вредности датих у литератури за ову одлику (3–4,4 mm) (Van Ooststroom, Reichgelt 1964; Flora Vascular 2018).

Према вредностима коефицијента варијације (CV), већина карактера обеју проучаваних врста показала је умерен степен варијабилности (10–20%) (табеле 5.2.1, 5.2.2). У групу веома варијабилних карактера, чији су коефицијенти варијације били значајно већи од 20%, спадају следећи: дужина петељке (до 39,73%), дужина листа (до 30,88%), висина стабљике (до 24,61%), као и пречник плода (до 24,32%). Најнижи коефицијенти варијације забележени су за однос дужина спољашњих и унутрашњих листића цвета (3,04–11,96%), дужину прапника (4,46–7,98%), дужину стубића тучка (5,31–11,26%) и дужину унутрашњих листића цвета (7,15–12,73%) (табела 5.2.2).

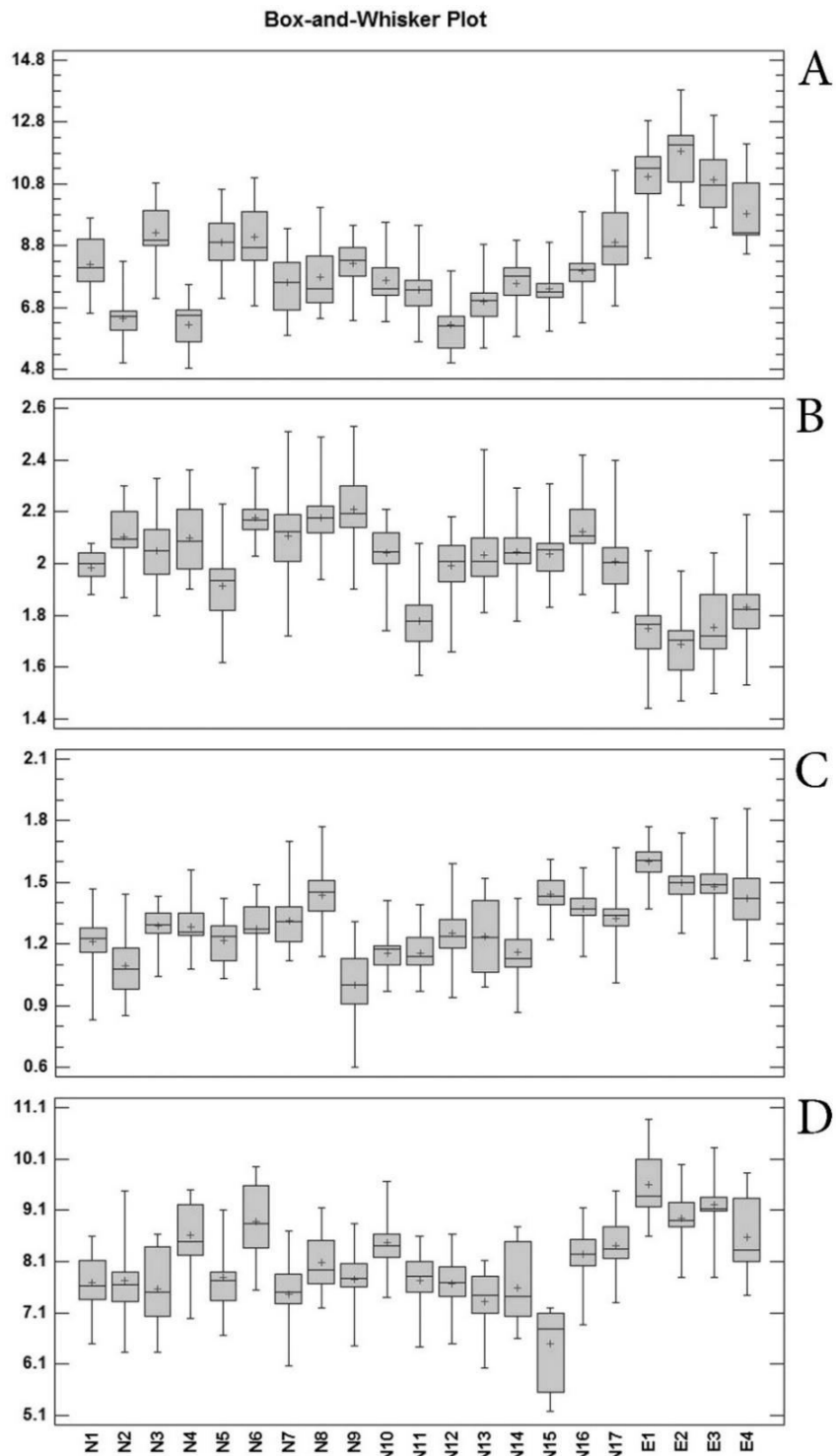
Анализа варијансе (ANOVA) је показала значајне статистичке разлике између средњих вредности свих проучаваних карактера на нивоу популација, као и значајан допринос свих карактера општој диференцијацији популација (табела 5.2.1). Иако су сви значајни, карактери који су у најмањој мери допринели диференцијацији били су дужина спољашњих листића цветног омотача, дужина приперка и дужина прапника. Насупрот томе, карактери ширина листа, однос дужина и ширина спољашњих и унутрашњих листића цветног омотача и дужина стубића тучка веома су допринели диференцијацији популација, што се види из F-количника (табела 5.2.1, слике 5.2.1 A–D). Када је реч о осталим карактерима, различите популације су у различитој мери допринеле општој диференцијацији. За већину проучаваних карактера, популације које су највише допринеле диференцијацији су E1, E2, N9, N13, N15. Од укупно пет карактера анализираних на нивоу врста (дужина и ширина луковица, однос дужине и ширине луковица, пречник плода, пречник семена), утврђене су значајне статистичке разлике између средњих вредности дужине и ширине луковица (табела 5.2.1).

Имајући у виду велику варијабилност карактера дужина листа, дужина петељке и висина стабљике на нивоу проучаваних популација, мултиваријатне статистичке анализе су изведене на основу преосталих 13 морфометријских карактера. Међу њима, осам карактера (пречник рукавца, ширина листа, ширина приперка, дужина и ширина спољашњих листића цветног омотача, дужина унутрашњих листића цветног омотача, однос дужина спољашњих и унутрашњих листића цветног омотача, као и пречник плодника) није имало нормалну расподелу, стога је за њих најпре урађена трансформација података. Како вредности коефицијента корелације ( $r$ ) између ових 13 карактера нису биле веће 0,90, може се рећи да није било редувантних карактера.

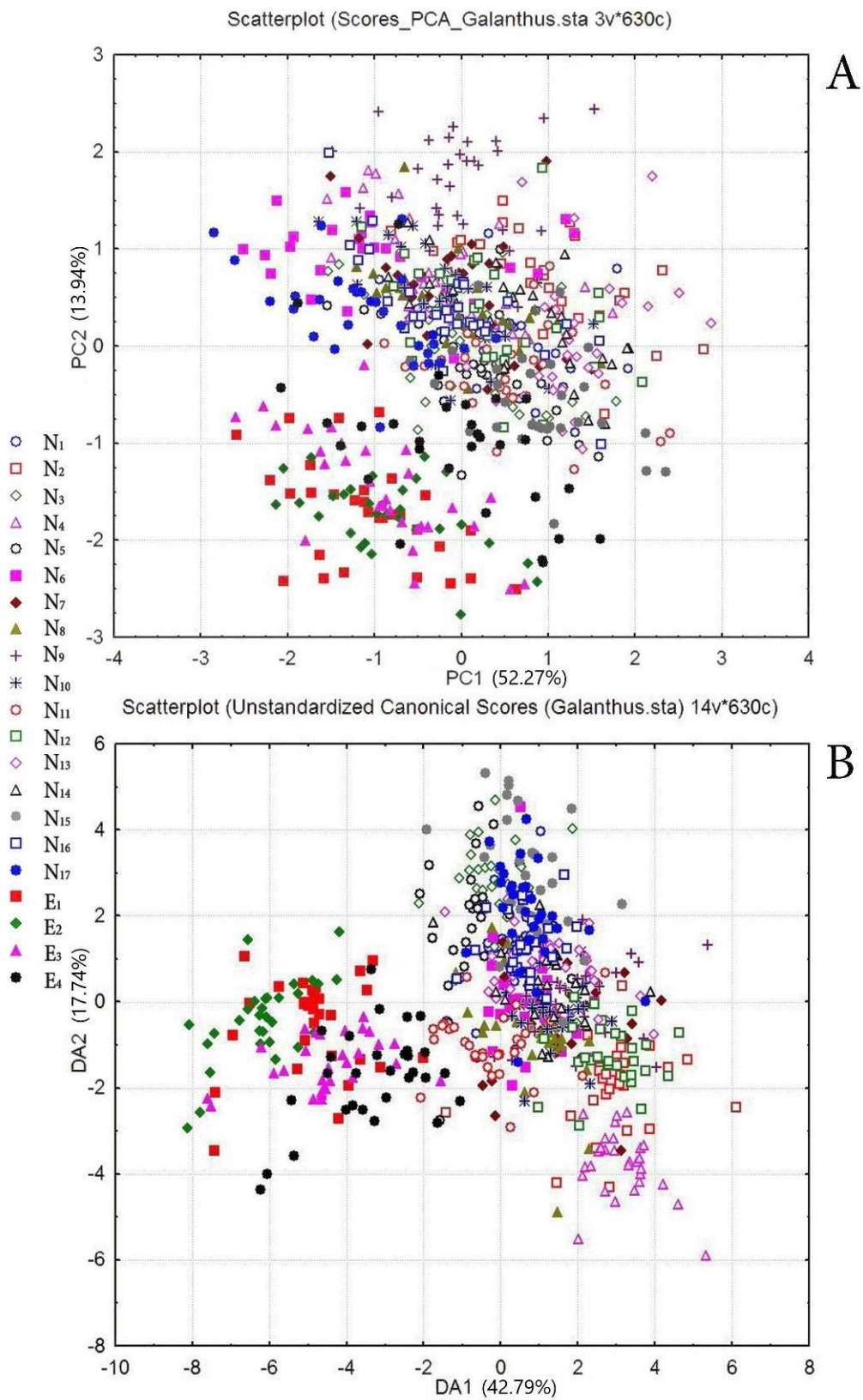
У анализи основних компоненти (РСА), прве две компоненте (са својственим вредностима  $>1$ ) биле су довољне да објасне чак 66,21% од укупне варијабилности добијене за обе истраживане врсте. На графикону дистрибуције тачака (слика 5.2.2А), већи део варијабилности описује прва оса (PC1=52,27%), док 13,94% варијабилности описује друга оса (PC2). Неколико карактера (дужина и ширина спољашњих листића цветног омотача, дужина и ширина унутрашњих листића цветног омотача, дужина и ширина приперка, пречник плодника, дужина стубића тучка и ширина листа) са факторским вредностима већим од 0,70 је имало утицаја на прву осу, док је друга оса била под утицајем односа међу дужина спољашњих и унутрашњих листића цветног омотача (табела 5.2.1). Као знатно мање изражена од варијабилности величине (прва оса), варијабилност облика (друга оса) резултирала је раздвајањем популација дуж друге осе. Као што се види на слици 5.2.2А, образовале су се две групе популација према томе којој од двеју проучаваних врста оне припадају. Популације врсте *G. nivalis* образовале су групу највећим делом у позитивном делу друге осе, за разлику од популација *G. elwesii* које су се груписале у негативном делу исте осе. Постоји благо преклапање ових двеју група, које укључује делове популација N15 и E4 и јединке из N3 и N17. У оквиру ових двеју група, не уочава се јасна диференцијација, већ само тренд одвајања популације N9 од осталих популација врсте *G. nivalis* дуж друге осе. Дисперзни распоред јединки, пореклом из различитих популација врсте *G. elwesii*, указује на то да је варијабилност у оквиру ових популација на сличном нивоу или већа од оне која постоји међу популацијама.

У каноничкој дискриминантној анализи (СДА), прва функција носи 42,79% дискриминације, а друга функција носи додатних 17,74%. Четири карактера (ширина листа, дужина спољашњих листића цветног омотача, дужина унутрашњих листића и

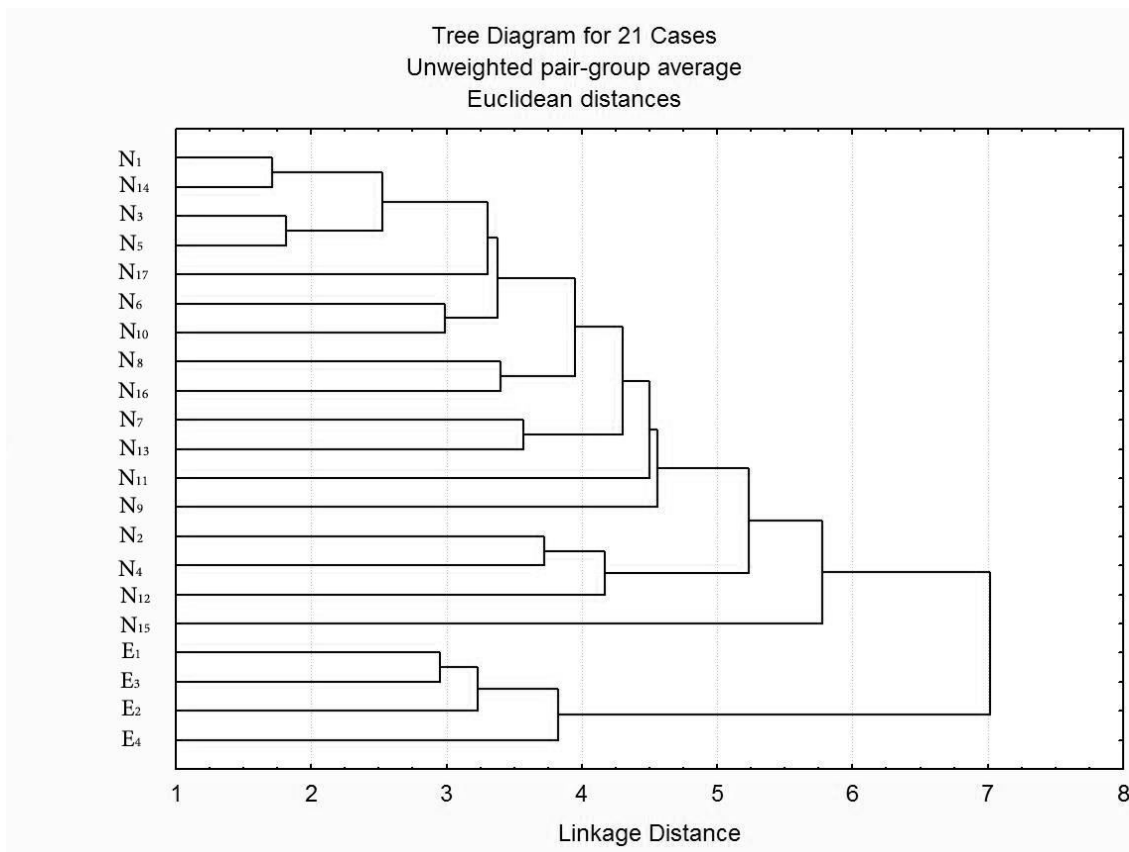




**Слика 5.2.1.** Правоугаони дијаграми основних статистичких параметара за карактере са највећим вредностима F-количника: (A) ширина листа, (B) однос дужина спољашњих и унутрашњих листића цветног омотача, (C) однос ширинâ спољашњих и унутрашњих листића цветног омотача, и (D) дужина стубића тучка. Легенда: крстић у средини правоугаоника = средња вредност; хоризонтална линија у средини правоугаоника = медијана; правоугаоник = средња вредност са стандардном девијацијом; доња и горња усправна линија = распон вредности. Све вредности су приказане у mm.



**Слика 5.2.2.** Дводимензионални прикази дистрибуције тачака у PCA (A) и CDA (B) за 17 популација врсте *Galanthus nivalis* (N1–17) и четири популације *G. elwesii* (E1–4), засновани на 13 морфометријских карактера.



**Слика 5.2.3.** Дендрограм UPGMA, који приказује односе између 17 популација врсте *Galanthus nivalis* (N1–17) и четири популације *G. elwesii* (E1–4), на основу 13 морфометријских карактера.

однос дужина спољашњих и унутрашњих листића цветног омотача) са факторским вредностима  $>0,70$  су одговорна за диференцијацију дуж обеју оса. Додатни карактер (ширина спољашњих листића цветног омотача) утицао је на прву осу, а два додатна карактера (дужина прашника и дужина стубића тучка) имала су утицаја на другу осу (табела 5.2.1). Резултат CDA су два морфолошки диференцирана ентитета дуж прве осе, што се види на слици 5.2.2В. Слично резултатима PCA, популације врсте *G. nivalis* чине једну групу, док популације врсте *G. elwesii* чине другу. Постоји благо преклапање ових двеју група, које укључује делове популација N11 и E4 и јединке из N2 и E3. У оквиру групе популација врсте *G. nivalis*, популација N4 је одвојена од осталих популација у позитивном делу друге осе и постоји тренд одвајања N2 и N12 дуж исте дискриминантне осе. С друге стране, нема јасне диференцијације између популација врсте *G. elwesii*. Класификациона дискриминантна анализа показује да проценат исправно класификованих јединки није мањи од 73%, изузев у N14 (60%). Штавише, у више од половине проучаваних популација, овај проценат износи преко

80% (N7, N10, N11, N13; E1–4) и 90% (N4, N12, N15, N16) (табела 5.2.4).

У кластер анализи (СА), популације су раздвојене у два главна кластера, што се види на слици 5.2.3. Слично резултатима РСА и СДА, први кластер се састоји од популација врсте *G. nivalis*, а други кластер је образован од популација *G. elwesii*. У оквиру првога кластера, издвајају се три групе популација, што указује на постојање значајних фенотипских разлика међу овим групама. Прву групу чини 13 популација пореклом из северне, западне, централне и источне Србије (N1, N3, N5–11, N13, N14, N16, N17), које су морфометријски хомогене, односно са релативно високом међусобном сличношћу. Три популације, пореклом из југоисточне и источне Србије (N2, N4, N12), образовале су другу групу. Трећа група, која садржи само популацију N15, образована је на највећој дистанци у оквиру првог кластера. У кластеру *G. elwesii*, популације су међу собом сличне, везују се на малим дистанцима у укупном кластеру.

### 5.3. Фенолошка анализа рода *Galanthus* у Србији

Према резултатима трогодишњих фенолошких осматрања, фенофаза цветања проучаваних популација врста рода *Galanthus* из Србије почиње средином јануара и траје до почетка марта. Популациона варијабилност ових врста је веома изражена у погледу фенологије, на шта указује разлика од око седам седмица између популација са најранијим и популација са најкаснијим почетком цветања. Фенофаза цветања проучаваних врста рода *Galanthus* почиње најраније у популацијама N2, N4, као и N12 (календарски дани 19,3, 19,3 и 20,0), а најкасније у N1 и N3 (календарски дани 62,0 и 66,0) (табела 5.3.1).

У анализи варијансе (ANOVA), утврђене су статистички значајне разлике између проучаваних популација у погледу фенологије почетка цветања, на основу осматрања ове фенолошке појаве у три вегетационе сезоне и на тај начин добијених средњих вредности (табела 5.3.1). Према статистичким разликама између средњих вредности за почетак цветања проучаване популације су уређене у осам фенолошких група, почевши од популација које цветају најраније (група 1) до оних које цветају најкасније (група 8) (слика 5.3.1). У поређењу са класификацијом врста рода *Galanthus* према времену цветања (Slade 2014) (табела 5.3.2), издвојене фенолошке групе се могу окарактерисати као раноцветајуће (група 1), или средњоцветајуће (групе 2–7), или касноцветајуће популације врста рода *Galanthus* (група 8).

Померање почетка цветања између година износило је 4–11 дана, вероватно као резултат ефекта температуре на иницијацију цветања. Најранији почетак цветања за анализирани популације забележен је 17. јануара (N4 и N12), а најкаснији – 9. марта (N3), са укупном временском разликом од 51 дан. Разлика између најранијег и најкаснијег почетка цветања у оквиру једне године, за три године осматрања, била је од 45 до 49 дана (табела 5.3.1).

**Табела 5.3.1.** Дескриптивна и униваријатна статистика за фенофазу почетка цветања 17 популација врсте *Galanthus nivalis* (N1–17) и четири популације врсте *G. elwesii* (E1–4) са подручја Србије (вредности у редним календарским данима).

Попул.	$\bar{X}^z$	MIN	MAX	Распон	SD	CV%
N1	62,0 <b>a</b> <sup>v</sup>	60	64	4,0	2,00	3,23
N2	20,0 <b>h</b>	18	22	4,0	2,00	10,00
N3	66,0 <b>a</b>	64	68	4,0	2,00	3,03
N4	19,3 <b>h</b>	17	22	5,0	2,52	13,02
N5	52,0 <b>b</b>	50	54	4,0	2,00	3,85
N6	52,3 <b>b</b>	50	55	5,0	2,52	4,81
N7	32,7 <b>g</b>	29	36	7,0	3,52	10,75
N8	52,3 <b>b</b>	50	55	5,0	2,52	4,81
N9	36,3 <b>efg</b>	33	40	7,0	3,52	9,67
N10	32,7 <b>g</b>	29	36	7,0	3,52	10,75
N11	40,7 <b>de</b>	37	44	7,0	3,52	8,64
N12	19,3 <b>h</b>	17	22	5,0	2,52	13,02
N13	36,3 <b>efg</b>	33	40	7,0	3,52	9,67
N14	38,0 <b>efg</b>	36	40	4,0	2,00	5,26
N15	40,3 <b>def</b>	37	44	7,0	3,52	8,71
N16	44,3 <b>cd</b>	41	48	7,0	3,52	7,92
N17	47,0 <b>bc</b>	45	49	4,0	2,00	4,26
E1	35,3 <b>efg</b>	30	41	11,0	5,51	15,59
E2	34,7 <b>fg</b>	29	40	11,0	5,51	15,89
E3	34,7 <b>fg</b>	30	40	10,0	5,03	14,52
E4	35,3 <b>efg</b>	30	41	11,0	5,51	15,59

<sup>z</sup>Статистички параметри:  $\bar{X}$  = средња вредност, MIN = минимална вредност, MAX = максимална вредност, SD = стандардна девијација, CV = коефицијент варијације.

<sup>v</sup>Средње вредности са различитим словним ознакама у оквиру колоне су међусобно статистички значајно различите у нивоу поверења  $p < 0,05$ .

У односу на вредности коефицијента варијације (CV%), 12 популација (N1, N3, N5, N6, N8, N9, N11, као и N13–N17) је имало већу фенолошку уједначеност (CV<10%), него што је то случај са преосталих 9 анализираних популација (N2, N4, N7, N10 и N12; E1–4) (CV≥10%). Осим тога, из приказа фенологије почетка цветања за 21 проучавану популацију врста рода *Galanthus* са подручја Србије у трогодишњем

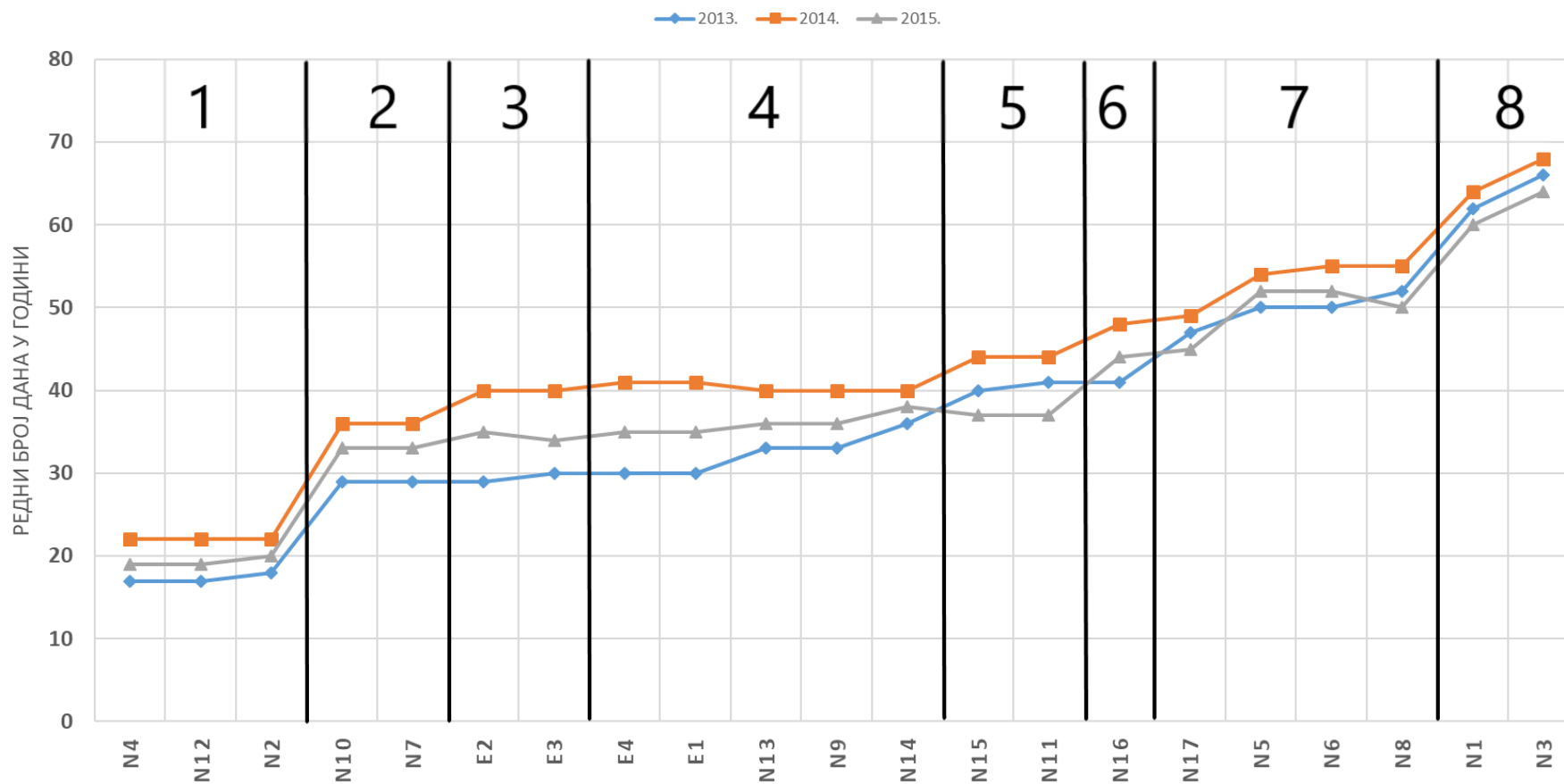
периоду осматрања (слика 5.3.1), види се да су популације из група 1–4, 6 и 8 имале стабилније фенолошке обрасце него оне из група 5 и 7.

Према подели популација на фенолошке групе у односу на почетак цветања (слика 5.3.1), као и поређењу са одговарајућим литературним подацима (табела 5.3.2), може се запазити да је највећи број испитаних популација врсте *G. nivalis* припало класи средњоцветајућих висибабa (N5–11 као и N13–17). Овој класи припале су и све испитане популације врсте *G. elwesii* (E1–4). С друге стране, три популације *G. nivalis* припадају класи раноцветајућих (N2, N4, као и N12), а друге две популације – класи касноцветајућих висибабa (N1, N3). У анализи фенолошког обрасца, установљено је да све анализиране популације показују релативну фенолошку стабилност током три године осматрања у односу на време почетка цветања (слика 5.3.1).

У односу на висинско распрострањење популација (табела 4.1.1), може се запазити да јединке пореклом из популација са мањих надморских висина (<500 m) углавном припадају раноцветајућим висибабaма (група 1), оне које потичу из популација са средњих надморских висина (од 500 до 999 m) углавном припадају средњоцветајућим фенолошким групама (групе 2–5), док оне које су пореклом из популација са већих надморских висина ( $\geq 1000$  m) углавном припадају каснијим фенолошким групама у погледу времена почетка цветања (групе 6–8). Изразит изузетак томе су три популације врсте *G. elwesii* (E1–3) и три популације врсте *G. nivalis* (N11, N13 и N15), од којих четири (E1–3 и N15) цветају раније него што се то очекује, а преостале две – касније.

**Табела 5.3.2.** Класификација врста рода *Galanthus* према времену цветања (Slade 2014).

Врсте и популације рода <i>Galanthus</i>	Време цветања (месеци)	
	Северна хемисфера	Јужна хемисфера
Јесење	X–XI	IV–V
Веома ране	XI–XII	V–VI
Ране	XII–I	VI–VII
Средње	I(крај)–II	VII(крај)–VIII
Касне	II(крај)–III	VIII(крај)–IX
Веома касне	III–IV	IX–X



**Слика 5.3.1.** Приказ фенологије почетка цветања за 17 популација врсте *Galanthus nivalis* (N1–17) и четири популације *G. elwesii* (E1–4) са подручја Србије, на основу трогодишњег периода осматрања (2013–2015. год.). Различите фенолошке групе, од најраније до најкасније, приказане су бројкама 1–8 на врху графикана.

#### 5.4. Анализа продукције нектара и опрашивања рода *Galanthus* у Србији

Нектарски потенцијал двеју аутохтоних врста рода *Galanthus* у Србији утврђен је испитивањем укупне дневне количине нектара излучене по цвету, дневне динамике секреције нектара и динамике секреције нектара током онтогеније цвета. У табели 5.4.1, приказују се укупна продукција нектара, просечно трајање цвета, као и период цветања проучаваних врста, узимајући у обзир њихово распрострањење и еколошке преференце у Србији.

Резултати анализе показују да је у датим условима испитивања (температура ваздуха 18–25°C и влажност ваздуха 70–80%) укупна дневна производња нектара по цвету била већа у врсте *G. elwesii* ( $0,05 \pm 0,02 \mu\text{l}$ ) него у врсте *G. nivalis* ( $0,04 \pm 0,03 \mu\text{l}$ ), међутим, без статистички значајне разлике. У занемарљивој мери дужи просечни век трајања цвета је такође био забележен у прве врсте. У погледу дневне динамике секреције нектара – забележено је да су цветови обе испитиване врсте медили само једном у току дана, и то у јутарњим часовима (слика 5.4.1а). У односу на динамику секреције нектара током онтогеније цвета – нектар је исто тако био излучен само једном у току онтогенетског развића цвета, тачније првога дана по отварању цветова (слика 5.4.1б).

**Табела 5.4.1.** Продукција нектара, време цветања, тип станишта и распрострањење двеју врста рода *Galanthus* у Србији.

Врста	Укупна дневна количина нектара по цвету ( $\mu\text{l}$ )	Животни век цвета (дани)	Период цветања (месеци)	Станиште	Надморска висина (m)	Распрострањење у Србији <sup>z</sup>
<i>G. nivalis</i>	$0,04 \pm 0,03$	4,5	(I) II–IV (V)	<i>Fagetum montanum</i> <i>Carpinetum orientalis</i>	70–2100	сви региони
<i>G. elwesii</i>	$0,05 \pm 0,02$	5,0	II–IV (V)	<i>Fagetum montanum</i>	1000–1300	И, ЈИ
ANOVA ( <i>p</i> )	0,8127					

<sup>z</sup>И – источна Србија, ЈИ – југоисточна Србија.

Будући да мелитофилна атрактивност рода зависи и од конкуренције осталих ранопролећних цветница, споменуте врсте су регистроване и анализирани са аспекта њихове улоге у ранопролећној пчелињој паши. У функцији процене атрактивности



за медоносну пчелу (слика 5.4.2), врсте забележене на станишту рода *Galanthus* у Србији сагледане су сходно литературним подацима о производњи нектара (Inp) и производњи полена (Ipp), те на основу периода цветања и флоралних морфолошких карактеристика (табела 5.4.2).

**Табела 5.4.2.** Медоносни потенцијал врста које цветају истовремено и забележене су на истим стаништима са двама врстама рода *Galanthus* у Србији – *G. nivalis* (N), *G. elwesii* (E).

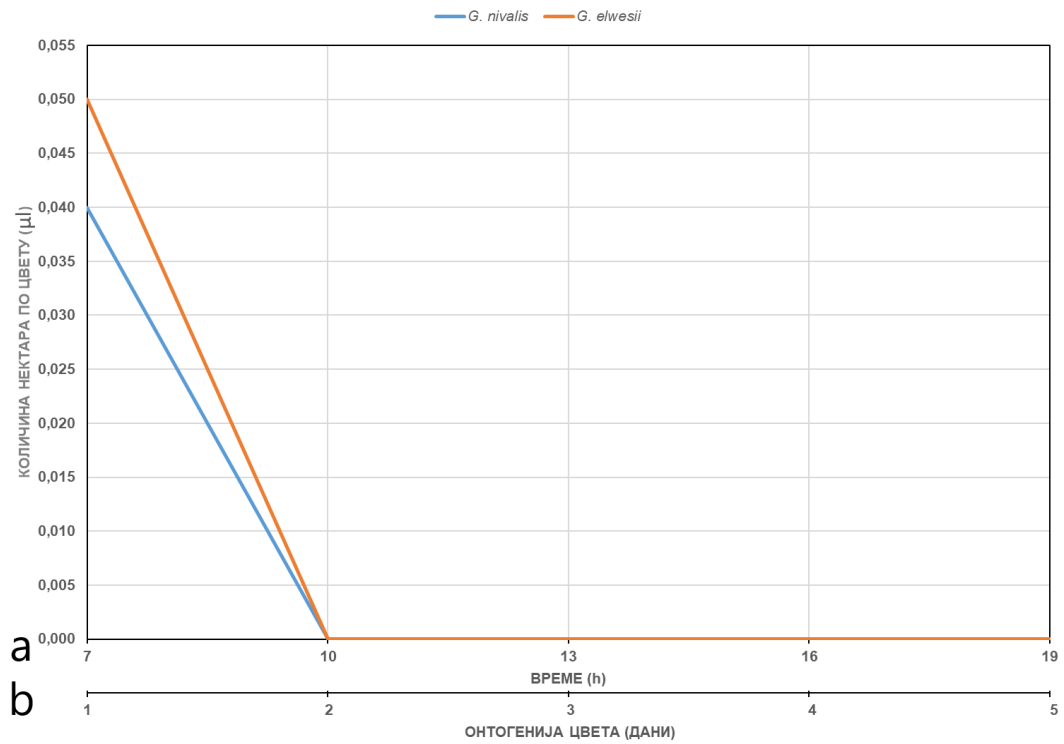
	Врста цветнице	Врста р. <i>Galanthus</i>	Inp <sup>z</sup>	Ipp	Период цветања	Боја цвета
Дрвеће и жбуње	<i>Fagus sylvatica</i> L.	N, E	-	1	IV–V	--y
	<i>Carpinus betulus</i> L.	N, E	-	1	IV–V	--
	<i>C. orientalis</i> Mill.	N, E	-	1	IV–V	--
	<i>Ostrya carpinifolia</i> Scop.	N	-	1	IV–V	--
	<i>Alnus glutinosa</i> L.	N	-	1	II–III	--
	<i>Salix caprea</i> L.	N	4	4	(III) IV–V	жутозелена
	<i>Cornus mas</i> L.	N, E	2	4	(I) II–III (IV)	жута
Зелена вегетација	<i>Helleborus odoratus</i> Waldst.&Kit.	N, E	1	1	I–III (IV)	жутозелена
	<i>Arum maculatum</i> L.	N, E	-	1	III (IV)	зелена/љубичаста
	<i>A. orientale</i> M.Bieb.	N, E	-	1	III (IV)	зелена/љубичаста
	<i>Scilla bifolia</i> L.	N, E	1	3	III–IV	плава/ружичаста/бела
	<i>Primula vulgaris</i> Huds.	N	2	-	III–IV (V)	жута/бела/пурпурна
	<i>P. veris</i> L.	N	2	-	III–IV (V)	жута
	<i>Gagea lutea</i> (L.) Ker Gawl.	N	1	2	III–IV	жута
	<i>Corydalis solida</i> (L.) Clairv.	N, E	2	1	III–V	љубичаста-црвена/бела
	<i>C. cava</i> (L.) Schweigg.&Körte	N, E	2	1	III–V	љубичаста-црвена/бела
	<i>Erythronium dens-canis</i> L.	N	?	?	II–IV	ружичаста/бела
	<i>Viola odorata</i> L., <i>V. alba</i> Bess.	N, E	1	-	III–IV	љубичаста/бела
	<i>Alliaria officinalis</i> Andrz.	N, E	1	1	IV–VI	бела
	<i>Isopyrum thalictroides</i> L.	N	1	1	III–V	бела
	<i>Anemone nemorosa</i> L.	E	-	2	III–V	бела-љубичаста
	<i>A. ranunculoides</i> L.	E	-	2	III–V	жута
	<i>Ficaria verna</i> Huds.	N, E	2	2	III–V	златножута
	<i>Hepatica nobilis</i> Mill.	E	?	?	II–IV(V)	плава/љубичаста
	<i>Mercurialis perennis</i> L.	N	1	2	IV–VI	зелена
	<i>Potentilla micrantha</i> DC.	N	1	3	III–V	бела/ружичаста
	<i>Fragaria vesca</i> L.	E	1	1	IV–VI	бела/ружичаста
	<i>Crocus adamii</i> J.Gay	E	2	2	II–V	љубичаста
	<i>Leopoldia comosa</i> (L.) Parl.	N	1	1	(IV) V–VI	плава-зеленожута-мрка
	<i>Cardamine hirsuta</i> L.	N	2	2	(II) III–V (VI)	бела
	<i>C. graeca</i> L.	N	2	2	(II) III–V (VI)	бела
	<i>Stellaria holostea</i> L.	E	2	2	IV–VI	бела
	<i>Lunaria annua</i> L.	N	2	1	IV–VI	љубичаста/црвена/бела
	<i>Lamium purpureum</i> L.	N	1	3	(III) IV–IX	пурпурна

<sup>z</sup>Inp – индекс продукције нектара, Ipp – индекс продукције полена, - – полен/нектар није забележен,

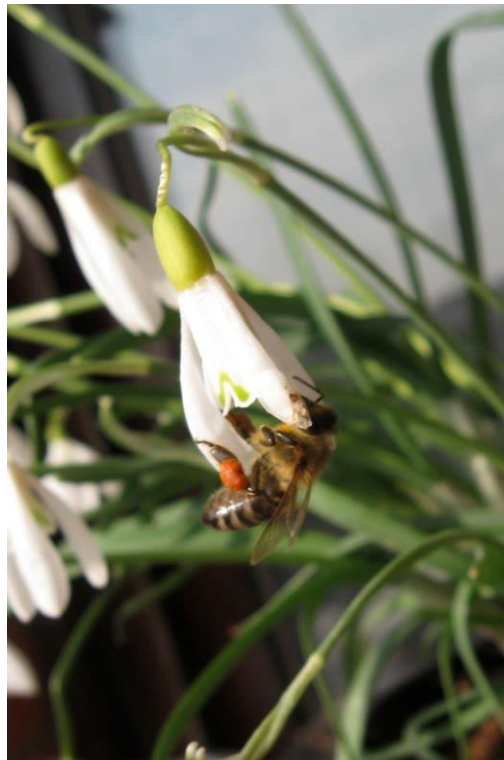
? – подаци нису доступни.

<sup>y</sup>Цветови (цвасти) неугледни.

Имајући у виду вредности индекса продукције нектара (Inp) и продукције полена (Ipp), као и преференцију пчеле за боје, може се рећи да су као медоносне биљке најзначајније следеће симултано цветајуће врсте – *Salix caprea* L., *Cornus mas* L.,



Слика 5.4.1. Динамика секреције нектара током дана (а) и током онтогеније цвета (б).



Слика 5.4.2. Медоносна пчела (*Apis mellifera* L.) на цвету врсте *G. nivalis*.  
(фото: Маџукановић-Јоцић М. 2012).

*Scilla bifolia* L., *Crocus adamii* J. Gay, *Ficaria verna* Huds., *Primula veris* L., *P. vulgaris* Huds., *Gagea lutea* (L.) Ker Gawl, *Lunaria annua* L., *Stellaria holostea* L., као и *Lamium purpureum* L. Поред тога, због раног периода цветања, заједно са врстама рода *Galanthus* у Србији, значајне су и следеће врсте: *Helleborus odoratus* Waldst. & Kit., *Cardamine hirsuta* L., *C. graeca* L., *Viola alba* Bess., *V. odorata* L., *Corydalis solida* (L.) Clairv., *C. cava* (L.) Schweigg. & Körte, *Potentilla micrantha* DC., *Isopyrum thalictroides* L. Најзад, с обзиром на њихову атрактивну боју цвета и рани период цветања, издвајају се врсте *Hepatica nobilis* Mill. и *Erythronium dens-canis* L., о чијој медоносности нема доступних података.

### 5.5. Палиноморфолошка анализа рода *Galanthus* у Србији и централном делу Балканског полуострва

Према резултатима палиноморфолошке анализе, поленова зрна проучаваних врста рода *Galanthus* су монадна, билатерално симетрична, хетерополарна и моносулкатна (слика 5.5.1а–е). Сулкус је смештен у средишту дисталне стране или помало померен ка бочној страни и протеже се целом дужином поленовог зрна, покаткад прелазећи на његову проксималну страну. Облик поленових зрна је варијабилан – елиптичан или чуњаст (поларни положај), као и пасуљаст до заобљено троугласт (екваторијални положај). Орнаментација егзине је микроперфоратна-микроругулатна (слика 5.5.1f). На скали коју даје Erdtman (1986), према величини дуже осе (што је у случају рода *Galanthus* екваторијална оса), полен врста *G. reginae-olgae* и *G. woronowii* припада другој величинској класи – *dimensio minuta* (10–25  $\mu\text{m}$ ), док полен осталих испитаних врста припада трећој класи – *dimensio media* (25–50  $\mu\text{m}$ ). Према односу поларне осе и екваторијалног дијаметра (P/E), испитана поленова зрна варирају од пероблатног до субоблатног облика, али се средње вредности P/E свих проучаваних врста налазе у опсегу оних вредности којима се у литератури дефинише категорија облатних поленових зрна (0,50–0,75) (Erdtman 1986) (табела 5.5.1).

На основу шест палиноморфолошких одлика, мерених за шест проучаваних врста рода *Galanthus*, представљена је укупна палиноморфометријска варијабилност ових врста (табела 5.5.1) и међупопулациона палиноморфометријска варијабилност међусобно удаљених популација *G. nivalis* и *G. elwesii* са подручја Србије (табела 5.5.2).

Најмања вредност поларне осе поленових зрна забележена је у врсте *G. reginae-olgae* (9,38  $\mu\text{m}$ ), која је имала и најмању средњу вредност споменуте одлике (12,89  $\mu\text{m}$ ).

Највећа вредност поларне осе забележена је у врсте *G. gracilis* (19,93  $\mu\text{m}$ ), док је највећу средњу вредност ове одлике имала врста *G. woronowii* (16,77  $\mu\text{m}$ ). Најмања вредност екваторијалног пречника забележена је у врсте *G. reginae-olgae* (18,56  $\mu\text{m}$ ), која је имала и најмању средњу вредност ове одлике (22,51  $\mu\text{m}$ ). Највећу вредност екваторијалног пречника имала је врста *G. gracilis* (34,09  $\mu\text{m}$ ), која је имала и највећу средњу вредност ове одлике (29,39  $\mu\text{m}$ ). Однос поларне осе и екваторијалног пречника (P/E) варирао је од 0,41 у *G. reginae-olgae* до 0,77 у *G. woronowii*. Највећа средња вредност P/E је такође била утврђена за *G. woronowii* (0,67), док је најмању средњу вредност ове одлике имала *G. gracilis* (0,55). Најмања вредност ширине ругуле измерена је у *G. reginae-olgae* (0,07  $\mu\text{m}$ ), а највећа у *G. elwesii* (0,21  $\mu\text{m}$ ). Средње вредности ширине ругуле варирале су од 0,11  $\mu\text{m}$  (*G. plicatus*) до 0,15  $\mu\text{m}$  (*G. elwesii*, *G. gracilis*). Најмања вредност за пречник перфорација забележена је у врсте *G. woronowii* (0,11  $\mu\text{m}$ ), која је имала и најмању средњу вредност наведене одлике (0,14  $\mu\text{m}$ ). Највећа вредност пречника перфорација измерена је у врсте *G. elwesii* (0,35  $\mu\text{m}$ ), која је заједно са *G. reginae-olgae* имала и највећу средњу вредност ове одлике (0,24  $\mu\text{m}$ ). Број перфорација по јединици површине (5 x 5  $\mu\text{m}$ ) варирао је од 0 у *G. plicatus* до 150 у *G. woronowii*. Исте врсте имале су и најмању (5) (*G. plicatus*) и највећу средњу вредност (128) (*G. woronowii*) ове одлике по јединици површине (5 x 5  $\mu\text{m}$ ).

У поређењу са литературним подацима (табела 5.5.3), минималне и средње вредности поларне осе су мање од најмањих вредности поларне осе забележених у литератури за врсте *G. nivalis* (17,3  $\mu\text{m}$ ) (Didenko 2012; Budnikov, Kricsfalasy 1994), *G. elwesii* и *G. gracilis* (17,0  $\mu\text{m}$ ) (Dönmez, Işık 2008). Максималне вредности екваторијалног пречника премашиле су горње граничне вредности дате у литератури за врсте *G. plicatus* (29,0  $\mu\text{m}$ ) (Didenko 2012; Dönmez, Işık 2008), *G. elwesii* (29,0  $\mu\text{m}$ ) (Didenko 2012; Dönmez, Işık 2008), као и *G. gracilis* (29,0  $\mu\text{m}$ ) (Dönmez, Işık 2008). Исто се односи и на средњу вредност ове одлике забележене за врсту *G. gracilis*. Минималне, максималне и средње вредности односа поларне осе и екваторијалног пречника (P/E) су мање од оних забележених у литератури за врсте *G. nivalis* (0,78  $\mu\text{m}$ ) (Didenko 2012), *G. plicatus* (0,77  $\mu\text{m}$ ) (Dönmez, Işık 2008; Didenko 2012) и *G. elwesii* (0,76  $\mu\text{m}$ ) (Dönmez, Işık 2008; Didenko 2012). С друге стране, максимална вредност P/E у врсте *G. woronowii* је била већа од највеће вредности ове одлике забележене у литератури за ову врсту (0,74  $\mu\text{m}$ ) (Didenko 2012; Dönmez, Işık 2008). За остале проучаване одлике поленових зрна нема литературних података, те њихово поређење са добијеним вредностима није могуће.

О полену врсте *G. reginae-olgae* нема прецизних података у литератури.

**Табела 5.5.1.** Дескриптивна и униваријатна статистика за шест морфолошких одлика поленових зрна у шест врстаâ рода *Galanthus*.

Врста		Поларна оса (P) ( $\mu\text{m}$ )	Екватор. оса (E) ( $\mu\text{m}$ )	Р/Е	Ширина ругуле ( $\mu\text{m}$ )	Пречник перфор. ( $\mu\text{m}$ )	Број перфор. (5x5 $\mu\text{m}$ )
<i>G. nivalis</i>	N <sup>z</sup>	58	58	58	58	58	10
	$\bar{X}$	15,86 <b>b</b> <sup>y</sup>	28,09 <b>b</b>	0,57 <b>bc</b>	0,13 <b>b</b>	0,20 <b>b</b>	85 <b>bc</b>
	MIN	12,79	24,86	0,43	0,08	0,13	65
	MAX	18,89	30,80	0,73	0,17	0,30	123
	SD	1,16	1,43	0,06	0,02	0,03	19,57
	CV%	7,35	5,09	9,77	16,56	15,43	22,91
<i>G. plicatus</i>	N	29	29	29	29	29	4
	$\bar{X}$	15,86 <b>b</b>	26,90 <b>c</b>	0,59 <b>b</b>	0,11 <b>c</b>	0,20 <b>b</b>	5 <b>d</b>
	MIN	13,92	24,29	0,51	0,09	0,12	0
	MAX	17,93	30,30	0,68	0,13	0,33	10
	SD	1,02	1,42	0,04	0,01	0,05	4,16
	CV%	6,41	5,26	7,47	10,20	23,35	83,27
<i>G. reginae-olgae</i>	N	27	27	27	27	27	5
	$\bar{X}$	12,89 <b>d</b>	22,51 <b>e</b>	0,58 <b>bc</b>	0,13 <b>b</b>	0,24 <b>a</b>	94 <b>b</b>
	MIN	9,38	18,56	0,41	0,07	0,17	89
	MAX	17,01	29,31	0,71	0,17	0,34	101
	SD	1,77	2,92	0,08	0,02	0,04	4,93
	CV%	13,70	12,98	13,54	19,21	18,58	5,27
<i>G. ebreusii</i>	N	60	60	60	60	60	10
	$\bar{X}$	15,12 <b>c</b>	27,33 <b>c</b>	0,56 <b>c</b>	0,15 <b>a</b>	0,24 <b>a</b>	85 <b>bc</b>
	MIN	13,32	23,32	0,46	0,10	0,17	52
	MAX	17,36	32,62	0,67	0,21	0,35	118
	SD	0,91	2,14	0,05	0,03	0,03	21,95
	CV%	6,04	7,81	9,54	17,75	13,81	25,86
<i>G. gracilis</i>	N	30	30	30	30	30	5
	$\bar{X}$	16,18a <b>b</b>	29,39 <b>a</b>	0,55 <b>c</b>	0,15 <b>a</b>	0,19 <b>b</b>	70 <b>c</b>
	MIN	12,72	24,27	0,45	0,11	0,14	59
	MAX	19,93	34,09	0,73	0,18	0,25	84
	SD	1,77	2,14	0,07	0,02	0,02	10,67
	CV%	10,97	7,28	13,30	12,87	11,95	15,33
<i>G. noronoi</i>	N	29	29	29	29	29	4
	$\bar{X}$	16,77 <b>a</b>	24,98 <b>d</b>	0,67 <b>a</b>	0,12 <b>b</b>	0,14 <b>c</b>	128 <b>a</b>
	MIN	13,92	23,44	0,56	0,10	0,11	109
	MAX	18,61	26,77	0,77	0,14	0,19	150
	SD	1,13	0,90	0,05	0,01	0,02	19,05
	CV%	6,74	3,62	7,45	9,62	14,24	14,85
ANOVA	F	32,99	50,12	18,48	25,74	41,33	22,83
	<i>p</i>	<b>0,0000</b>	<b>0,0000</b>	<b>0,0000</b>	<b>0,0000</b>	<b>0,0000</b>	<b>0,0000</b>

<sup>z</sup>Статистички параметри: N = број мерења;  $\bar{X}$  = средња вредност; MIN = минимална вредност; MAX = максимална вредност; SD = стандардна девијација; CV = коефицијент варијације.

<sup>y</sup>Средње вредности са различитим словним ознакама у оквиру колоне су међусобно статистички значајно различите у нивоу поверења  $p < 0,05$ .

Према вредностима коефицијента варијације (CV, %), већина проучаваних одлика полена је у већини анализираних врста и популација имала низак (CV<10%)

**Табела 5.5.2.** Дескриптивна и униваријатна статистика за шест морфолошких одлика поленових зрна из међусобно удаљених популација врста *Galanthus nivalis* (N4 и N7) и *G. elwesii* (E2 и E4) са подручја Србије.

Популација	Поларна оса (P) ( $\mu\text{m}$ )	Екваторијални пречник (E) ( $\mu\text{m}$ )	P/E	Ширина ругуле ( $\mu\text{m}$ )	Пречник перфорација ( $\mu\text{m}$ )	Број перфорација (на 5x5 $\mu\text{m}$ )
N4	15,60±1,06 <b>b<sup>z</sup></b> 12,79–17,06 (6,78)	28,50±1,03 <b>a</b> 26,43–30,43 (3,60)	0,55±0,04 <b>b</b> 0,43–0,61 (7,85)	0,12±0,02 <b>c</b> 0,08–0,16 (16,52)	0,22±0,04 <b>b</b> 0,17–0,34 (17,43)	97±22,46 <b>a</b> 65–123 (23,25)
N7	16,15±1,19 <b>a</b> 13,40–18,89 (7,37)	27,59±1,65 <b>b</b> 24,86–30,80 (5,97)	0,59±0,06 <b>a</b> 0,52–0,73 (10,01)	0,14±0,02 <b>b</b> 0,10–0,20 (16,62)	0,19±0,03 <b>c</b> 0,13–0,25 (13,98)	74±6,61 <b>a</b> 65–81 (8,91)
E2	15,04±0,91 <b>c</b> 13,32–16,76 (6,03)	25,81±1,09 <b>c</b> 23,32–28,03 (4,22)	0,58±0,04 <b>a</b> 0,52–0,67 (7,25)	0,16±0,03 <b>a</b> 0,10–0,21 (17,00)	0,24±0,04 <b>a</b> 0,17–0,35 (15,29)	73±16,01 <b>a</b> 52–93 (21,81)
E4	15,20±0,93 <b>bc</b> 13,40–17,36 (6,10)	28,85±1,82 <b>a</b> 24,18–32,62 (6,29)	0,53±0,05 <b>b</b> 0,46–0,65 (9,10)	0,14±0,02 <b>b</b> 0,11–0,17 (13,71)	0,25±0,03 <b>a</b> 0,19–0,33 (12,41)	96±22,30 <b>a</b> 64–118 (23,13)

<sup>z</sup>Статистички параметри: (у горњем реду)  $\bar{X}\pm\text{SD}$ , словне ознаке; (у доњем реду) MIN–MAX (CV, %). Број мерења по популацији N=30. Средње вредности са различитим словним ознакама у оквиру колоне су међусобно статистички значајно различите у нивоу поверења  $p < 0,05$ .

до умерен степен варијабилности (CV=10–20%) (табеле 5.5.1. и 5.5.2). Једино је број перфорација у половине испитиваних врста (*G. nivalis*, *G. plicatus*, *G. elwesii*) имао висок ниво варијабилности, са коефицијентом варијације већим од 20%.

У анализи варијансе (ANOVA), утврђене су значајне статистичке разлике између свих проучаваних одлика полена, као и значајан допринос свих ових одлика општој диференцијацији врста (табела 5.5.1). У зависности од проучаване одлике полена, врсте су диференциране у неколико засебних хомогених група (од 3 до 5). Међутим, иако су све ове одлике значајне, одлике које су у најмањој мери допринеле диференцијацији врста су P/E и број перфорација. Насупрот томе, екваторијални пречник и пречник перфорација веома доприносе диференцијацији врста, што се види из вредности F-количника (табела 5.5.1, слике 5.5.2A–B). Када је реч о осталим морфолошким одликама полена, различите врсте су допринеле у различитој мери општој диференцијацији. За већину проучаваних одлика – врсте које су највише допринеле диференцијацији су *G. reginae-olgae* и *G. woronowii* (табела 5.5.1).

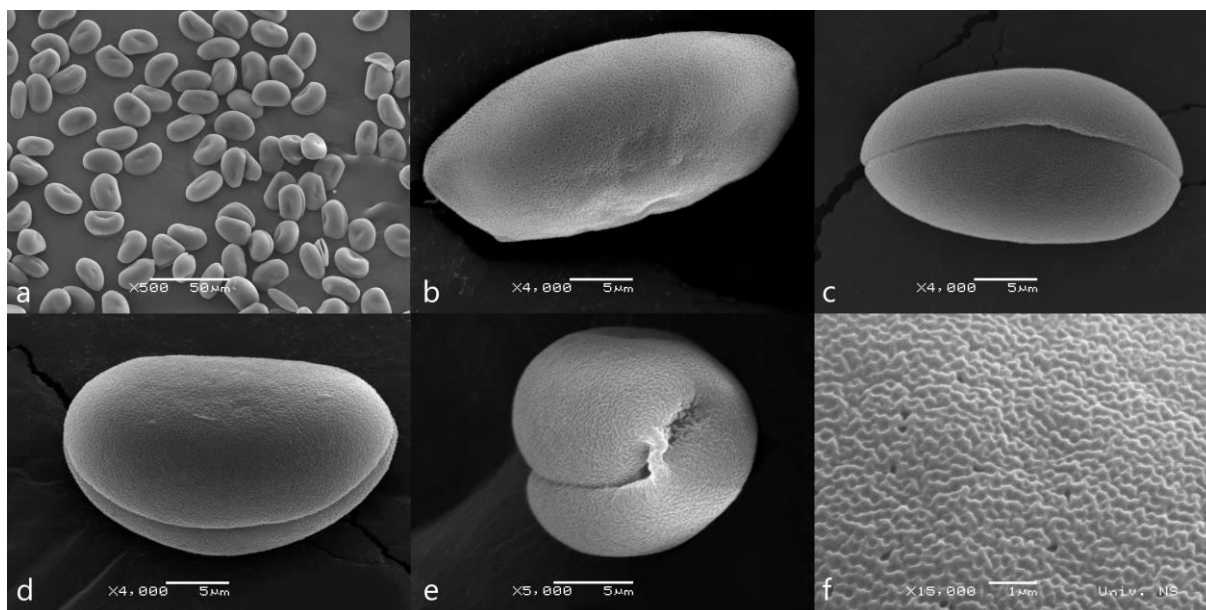
На нивоу популационе варијабилности – утврђене су значајне статистичке разлике између средњих вредности свих проучаваних одлика полена, осим када је реч о броју перфорација (табела 5.5.2). Од шест проучаваних одлика поленових зрна – пречник перфорација је једина уочена палиноморфолошка одлика која на нивоу популација врста *G. nivalis* и *G. elwesii* омогућава њихово сасвим правилно међусобно диференцирање, као и инфраспецијску диференцијацију у оквиру врсте *G. nivalis*.

**Табела 5.5.3.** Поређење добијених вредности са литературним подацима за шест морфолошких одлика поленових зрна у шест врста<sup>а</sup> рода *Galanthus*.

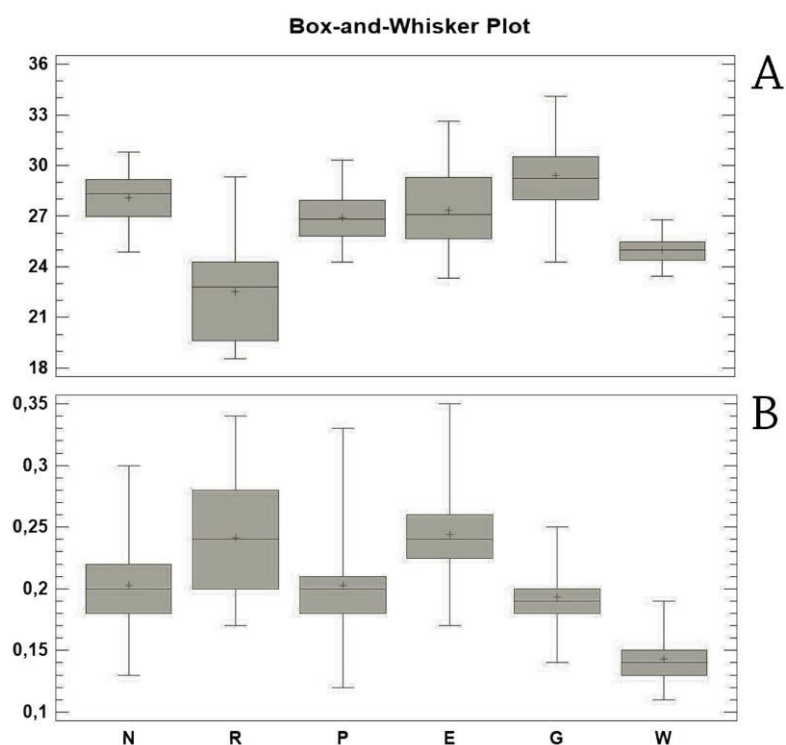
Врста	Одлика	Добијене вредности			Литературни подаци <sup>з</sup>	
		$\bar{X}$	MIN	MAX	Распон	Извор
<i>G. nivalis</i>	Поларна оса (P)	15,86	12,79	18,89	17,3*–21,6**	*Didenko 2012
	Екваториј. пречник (E)	28,09	24,86	30,80	22,2*–36,6**	**Budnikov, Kricsfalasy 1994
	P/E	0,57	0,43	0,73	0,78	Didenko 2012
	Ширина ругуле	0,13	0,08	0,17	---	---
	Пречник перфорација	0,20	0,13	0,30	---	---
	Бр. перфор. (на 5x5 $\mu\text{m}$ )	85	65	123	---	---
<i>G. plicatus</i>	Поларна оса (P)	15,86	13,92	17,93	13,0*–22,0**	*Didenko 2012; **Dönmez, Işık 2008
	Екватор. пречник (E)	26,90	24,29	30,30	13,0*–29,0**	*Didenko 2012; **Dönmez, Işık 2008
	P/E	0,59	0,51	0,68	0,77*–1,00**	*Dönmez, Işık 2008; **Didenko 2012
	Ширина ругуле	0,11	0,09	0,13	---	---
	Пречник перфорација	0,20	0,12	0,33	---	---
	Бр.перфор. (на 5x5 $\mu\text{m}$ )	5	0	10	---	---
<i>G. reginae-olgae</i>	Поларна оса (P)	12,89	9,38	17,01	---	---
	Екваториј. пречник (E)	22,51	18,56	29,31	---	---
	P/E	0,58	0,41	0,71	---	---
	Ширина ругуле	0,13	0,07	0,17	---	---
	Пречник перфорација	0,24	0,17	0,34	---	---
	Бр. перфор.(на 5x5 $\mu\text{m}$ )	94	89	101	---	---
<i>G. elbessi</i>	Поларна оса (P)	15,12	13,32	17,36	17,0–23,0	Dönmez, Işık 2008
	Екваториј. пречник (E)	27,33	23,32	32,62	19,5*–29,0**	*Didenko 2012; **Dönmez, Işık 2008
	P/E	0,56	0,46	0,67	0,76*–0,80**	*Dönmez, Işık 2008; **Didenko 2012
	Ширина ругуле	0,15	0,10	0,21	---	---
	Пречник перфорација	0,24	0,17	0,35	---	---
	Бр. перфор. (на 5x5 $\mu\text{m}$ )	85	52	118	---	---
<i>G. gracilis</i>	Поларна оса (P)	16,18	12,72	19,93	17,0–23,0	Dönmez, Işık 2008
	Екваториј. пречник (E)	29,39	24,27	34,09	22,0–29,0	Dönmez, Işık 2008
	P/E	0,55	0,45	0,73	0,76	Dönmez, Işık 2008
	Ширина ругуле	0,15	0,11	0,18	---	---
	Пречник перфорација	0,19	0,14	0,25	---	---
	Бр. перфор. (на 5x5 $\mu\text{m}$ )	70	59	84	---	---
<i>G. noronoi</i>	Поларна оса (P)	16,77	13,92	18,61	11,2*–27,0**	*Didenko 2012; **Dönmez, Işık 2008
	Екваториј. пречник (E)	24,98	23,44	26,77	23,0–29,0	Dönmez, Işık 2008
	P/E	0,67	0,56	0,77	0,47*–0,74**	*Didenko 2012; **Dönmez, Işık 2008
	Ширина ругуле	0,12	0,10	0,14	---	---
	Пречник перфорација	0,14	0,11	0,19	---	---
	Бр. перфор. (на 5x5 $\mu\text{m}$ )	128	109	150	---	---

<sup>з</sup>Уколико потичу из различитих литературних извора, доња и горња гранична вредност су означене звездом (\*) и двама звездама (\*\*), тим редом.

<sup>у</sup>Податак недоступан.



**Слика 5.5.1.** Изглед моносукатних поленових зрна врста рода *Galanthus* (SEM): (a) *G. woronowii*; (b) *G. gracilis*, поларни положај – проксимална страна; (c) *G. elwesii*, поларни положај – дистална страна; (d) *G. nivalis*, екваторијални положај – 1; (e) *G. woronowii*, екваторијални положај – 2; (f) *G. plicatus*, детаљ егзине са микроперфоратно-микроругулатном орнаментацијом.



**Слика 5.5.2.** Правоугаони дијаграми основних статистичких параметара за карактере са највећим вредностима F-количника: (A) екваторијална оса и (B) пречник перфорација. Легенда: крстић у средини правоугаоника = средња вредност; хоризонтална линија у средини правоугаоника = медијана; правоугаоник = средња вредност са стандардном девијацијом; доња и горња усправна линија = распон вредности. Све вредности су приказане у  $\mu\text{m}$ .



## 5.6. Молекуларно-генетичка анализа врста рода *Galanthus* у Србији и централном делу Балканског полуострва

### 5.6.1. PCR амплификација и секвенцирање одабраних хлоропластних региона

Од укупно шест тестираних хлоропластних региона, три региона су успешно амплификована у проучаваних врста рода *Galanthus* и показала су варијабилност у испитиваном панелу од четири индивидуе. То су региони *trnL-trnF*, *rps16-trnK* и *trnE-trnT*, међу којима је *trnL-trnF* и раније био испитиван у представника рода *Galanthus*. Амплификација региона *rpl32-trnL*, *psbA-trnH* и *trnG-trnS* је била неуспешна, или су ови региони били мономорфни тако да нису погодни за проучавање овога рода. Од 130 анализираних јединки, комплетне секвенце региона *rps16-trnK* генерисане су у 124 јединке (95%), док су у регионима *trnL-trnF* и *trnE-trnT* генерисане секвенце у по 126 јединки (97%) (табела 5.6.1).

Дужина поравнатог региона *trnL-trnF* у 126 јединки проучаваних представника рода *Galanthus* износи 944 bp. Најдуже секвенце добијене су за регион *trnL-trnF*, чија је дужина варирала од 914 bp па до 935 bp у 126 успешно секвенцираних индивидуа. Најкраће секвенце су добијене за четири анализираних индивидуе *G. nivalis* пореклом из популације N20 (914 bp). У једне индивидуе врсте *G. plicatus*, дужина испитиваног региона је износила 922 bp. У индивидуа врсте *G. reginae-olgae* и индивидуе *G. gracilis* секвенце су биле дуге по 924 bp. У индивидуе врсте *G. woronowii* дужина испитиваног региона је била 926 bp, док су најдуже секвенце добијене за 19 индивидуа *G. elwesii*, пореклом из свих пет узоркованих популација ове врсте на подручју Србије (935 bp).

У региону *trnL-trnF*, постоји 31 позиција са супституцијама база – 16 *singleton* мутација (пет транзиција и 11 трансверзија) и 15 *parsimony informative site* мутација (пет транзиција и 10 трансверзија). Детектовано је укупно осам дужинских мутација, које обухватају три индела дужине од 1 до 10 bp, две позиције са делецијама од по једног нуклеотида, две дупликације дужине од 4 до 5 bp, као и позицију са микросателитом мононуклеотидног мотива T(n), са 7 до 10 поновака мотива. У одређених секвенци, уочена је структура са чиодом (позиције 424–435). Поред тога, постоје позиције и са нејасним, вишезначним нуклеотидима.

Дужина наредног поравнатог региона, *rps16-trnK*, у 124 јединке представника рода *Galanthus* износи 754 bp. Дужина овог региона је варирала од 661 до 732 bp у 124

успешно секвенциране јединке рода *Galanthus*. Најкраће секвенце генерисане су за четири анализирани индивидуе врсте *G. nivalis* из популације N11 (661 bp), док су најдуже секвенце добијене за четири индивидуе из популације N14 и једне индивидуе из N5 (Z14, са 732 bp). У врсте *G. elwesii*, дужина региона је износила 718 bp, осим у појединих индивидуа ове врсте за које је добијена нешто краћа секвенца (BK3, BK4, BK6 као и VD3, са 716 bp). У три индивидуе врсте *G. reginae-olgae* секвенце су биле дуге 726 bp, док је дужина региона у индивидуа врста *G. plicatus*, *G. gracilis* и *G. woronowii* износила 718 bp, 719 bp и 714 bp, тим редом.

Дужина поравнатог региона *rps16-trnK*, у 124 индивидуе представника рода *Galanthus*, износи 754 bp. У региону постоји 29 позиција са супституцијама база, као и 10 дужинских мутација (седам индела, једна дупликација, као и два микросателита са мононуклеотидним мотивима). Дужинске мутације обухватају три делеције дужине од 1 до 63 bp, три инсерције дужине од 1 до 8 bp, једну инсерцију различитих мотива, дупликацију дужине 8 bp и два микросателита са мононуклеотидним мотивима A(n) и T(n) у којих је број поновака мотива био од осам до 13 и од седам до 15, тим редом. Детектовано је 12 *singleton* тачкастих мутација (седам транзиција и пет трансверзија), као и 17 *parsimony informative site* тачкасте мутације (9 транзиција и осам трансверзија).

Најкраће секвенце биле су генерисане за регион *trnE-trnT*. Дужина поравнатог региона *trnE-trnT* у 126 индивидуа представника рода *Galanthus* износи 555 bp. У 126 индивидуа у којих је секвенцирање било довољно успешно – дужина секвенци је варијала од 523 до 540 bp. Најкраће секвенце су добијене за врсту *G. nivalis*, и то за једну индивидуу из популације N24, из Румуније (NA4, са 523 bp), док су најдуже секвенце добијене за три индивидуе ове врсте пореклом из N15 (RA1, RA5, RA7, са 540 bp). У *G. elwesii* (23 индивидуе), дужина добијених секвенци је била 527 bp. У четири индивидуе врсте *G. reginae-olgae* добијене су секвенце дужине 538 bp, осим у појединачне јединке ове врсте за коју је добијена нешто краћа секвенца (SR1, 530 bp). У врста *G. plicatus*, *G. gracilis* и *G. woronowii* генерисане су секвенце дуге 534 bp, 537 bp и 537 bp, тим редом.

У региону *trnE-trnT* постоји 11 позиција са супституцијама база, и то девет *parsimony informative site* мутација (две транзиције и седам трансверзија), као и две *singleton* мутације (транзиција и трансверзија). Детектовано је 10 дужинских мутација – осам индела дужине 1 до 8 bp, дупликација дужине 5 bp, микросателит мононуклеотидног мотива T(n) у којем је број поновака мотива варијирао од девет до 18.

**Табела 5.6.1.** Списак популација и индивидуа, са резултатима утврђивања примарног редоследа нуклеотида за 127 индивидуа врста рода *Galanthus* са подручја Србије и централног дела Балкана и три индивидуе врста *G. plicatus*, *G. gracilis* и *G. woronowii*.

Популација <sup>z</sup>	Локалитет	Индивидуа	<i>trnL-trnF</i> <sup>y</sup>	<i>rps16-trnK</i>	<i>trnE-trnT</i>
N1	Чемерница	CE2	+	+	+
N1	Чемерница	CE4	+	+	+
N1	Чемерница	CE7	+	+	+
N2	Озрен	OZ2	+	+	+
N2	Озрен	OZ3	+	+	+
N2	Озрен	OZ5	+	+	+
N3	Тара	TA1	+	+	+
N3	Тара	TA2	+	+	+
N3	Тара	TA4	+	+	+
N4	Пчиња	PC6	+	+	+
N4	Пчиња	PC8	+	+	+
N4	Пчиња	PC9	+	+	+
N4	Пчиња	PC10	+	+	+
N5	Златибор	ZL3	+	+	+
N5	Златибор	ZL4	+	+	+
N5	Златибор	ZL5	+	+	+
N5	Златибор	ZL7	+	+	+
N6	Копаоник	KP3	+	+	+
N6	Копаоник	KP6	+	+	+
N6	Копаоник	KP7	+	+	-
N6	Копаоник	KP8	+	+	-
N7	Фрушка гора	FG4	+	+	+
N7	Фрушка гора	FG7	+	+	+
N7	Фрушка гора	FG9	+	+	+
N7	Фрушка гора	FG10	+	+	+
N11	Вршачке планине	VP1	+	+	+
N11	Вршачке планине	VP7	+	+	+
N11	Вршачке планине	VP8	+	+	+
N11	Вршачке планине	VP10	+	+	+
N12	Нишка Бања	NB2	+	+	+
N12	Нишка Бања	NB7	+	+	+
N12	Нишка Бања	NB8	+	+	+
N12	Нишка Бања	NB9	+	+	+
N13	Обедска бара	OB1	+	+	+
N13	Обедска бара	OB4	+	+	+
N13	Обедска бара	OB9	+	+	+
N14	Космај	KO3	+	+	+
N14	Космај	KO5	+	+	+
N14	Космај	KO8	+	+	+
N14	Космај	KO10	+	+	+
N15	Радан	RA1	+	+	+
N15	Радан	RA5	+	+	+
N15	Радан	RA7	+	+	+
N15	Радан	RA9	+	+	+
N16	Бор, Стол	BS5	+	+	+
N16	Бор, Стол	BS6	+	+	+
N17	Сува планина, југ	SA2	+	-	+
N17	Сува планина, југ	SA4	+	+	+
N17	Сува планина, југ	SA5	+	+	+
N18	Сува планина, север	SU2	+	+	+
N18	Сува планина, север	SU3	+	+	+
N19	Вујан	VU1	+	+	+
N19	Вујан	VU4	+	+	+

**Табела 5.6.1.**

(наставкак)

Популација	Локалитет	Индивидуа	<i>trnL-trnF</i>	<i>rps16-trnK</i>	<i>trnE-trnT</i>
N19	Вујан	VU5	+	+	+
N19	Вујан	VU8	+	+	+
N20	Гучево	GC5	+	+	+
N20	Гучево	GC6	+	+	+
N20	Гучево	GC8	+	+	+
N20	Гучево	GC9	+	+	+
N21	Бабушница, Г. Стол	GS1	+	+	+
N21	Бабушница, Г. Стол	GS2	-	+	+
N21	Бабушница, Г. Стол	GS3	+	+	+
N21	Бабушница, Г. Стол	GS9	+	+	+
N23	Брвеница	BR3	+	-	+
N23	Брвеница	BR8	+	+	+
N23	Брвеница	BR10	+	+	+
N24	Нандру	NA1	+	+	+
N24	Нандру	NA2	+	+	+
N24	Нандру	NA4	+	+	+
N25	Рау де Мори	RM6	+	-	+
N25	Рау де Мори	RM7	+	+	+
N25	Рау де Мори	RM8	+	+	+
N25	Рау де Мори	RM9	+	+	+
N26	Панет	PA1	+	+	+
N26	Панет	PA6	-	-	-
N26	Панет	PA7	+	+	+
N26	Панет	PA8	+	+	+
N27	Козарска Дубица	BL1	+	+	+
N27	Козарска Дубица	BL3	+	+	+
N27	Козарска Дубица	BL5	+	+	+
N27	Козарска Дубица	BL6	+	+	+
N28	Мославачка гора	HR1	+	+	+
N28	Мославачка гора	HR2	+	+	+
N28	Мославачка гора	HR6	+	+	+
N28	Мославачка гора	HR7	+	+	-
N29	Кањон Мирне	MI1	+	+	+
N29	Кањон Мирне	MI2	-	+	+
N29	Кањон Мирне	MI5	+	+	+
N29	Кањон Мирне	MI10	+	+	+
N30	Кањон Рапе	KR1	+	+	+
N30	Кањон Рапе	KR2	+	+	+
N30	Кањон Рапе	KR4	+	+	+
N30	Кањон Рапе	KR5	+	+	+
N31	Лимска драга	LD2	+	+	+
N31	Лимска драга	LD3	+	+	+
N31	Лимска драга	LD5	+	+	+
N32	Брежице	SL6	+	+	+
N32	Брежице	SL7	+	+	+
N32	Брежице	SL8	+	+	+
N32	Брежице	SL9	+	+	+
E1	Сврљишке планине	SP2	+	+	+
E1	Сврљишке планине	SP3	+	+	+
E1	Сврљишке планине	SP4	+	+	+
E1	Сврљишке планине	SP5	+	+	+
E2	Црни врх	CV7	+	+	+
E2	Црни врх	CV8	+	+	+
E2	Црни врх	CV10	+	+	+

**Табела 5.6.1.**  
(наставкак)

Популација	Локалитет	Индивидуа	<i>trnL-trnF</i>	<i>rps16-trnK</i>	<i>trnE-trnT</i>
E3	Басарски камен	BK3	+	+	+
E3	Басарски камен	BK4	+	+	+
E3	Басарски камен	BK6	+	+	+
E4	Сићевачка клисура	SK4	+	+	+
E4	Сићевачка клисура	SK5	+	+	+
E4	Сићевачка клисура	SK6	+	+	+
E4	Сићевачка клисура	SK10	-	+	+
E4	Сићевачка клисура	SI2	+	+	+
E4	Сићевачка клисура	SI4	+	+	+
E5	Видлич	VD3	+	+	+
E5	Видлич	VD4	+	+	+
E5	Видлич	VD5	+	+	+
E5	Видлич	VD8	+	+	+
E6	Жедеи	ZE3	+	-	+
E6	Жедеи	ZE7	+	+	+
E7	Шар-планина	EL1	+	+	+
R1	Дубровник	DU2	+	+	+
R1	Дубровник	DU3	+	+	+
R1	Дубровник	DU4	+	+	+
R2	Бока Которска	SR1	+	-	+
P	---	BO1	+	+	+
G	---	GG1	+	+	+
W	---	GW1	+	+	+

<sup>z</sup>Врсте *Galanthus nivalis* (N), *G. elwesii* (E), *G. reginae-olgae* (R), *G. plicatus* (P), *G. gracilis* (G) и *G. woronowii* (W).  
<sup>y+</sup> – успешно утврђен примарни редослед нуклеотида; - – неуспешна PCR амплификација, или секвенцирање.

Из даљих анализа су искључене оне индивидуе које нису биле секвенциране у неком од три региона и које су у преостала два региона имале идентичне секвенце са индивидуама које су биле секвенциране у сва три региона. Тако је број анализираних индивидуа сведен на 119. Одређеније, за даљи рад су коришћене секвенце из три успешно амплификована и секвенцирана региона у 116 јединки проучаваних врста рода *Galanthus* са подручја Србије и суседних земаља, као и три јединке врста *G. plicatus*, *G. gracilis* и *G. woronowii*. Секвенце сва три хлоропластна региона су спојене у заједнички матрикс секвенци. Дужина поравнатог матрикса износи 2253 bp и садржи 71 позицију са супституцијама база, 20 индела (1–63 bp), четири дупликације (4–8 bp), као и четири микросателита мотива T(n) или A(n). Како су одређене анализирани индивидуе имале идентичне секвенце у сва три региона, број индивидуа је сведен на 51. Ове индивидуе су коришћене за филогенетске и филогеографске реконструкције. Од тога, 50 индивидуа је анализирано у филогеографској анализи, пошто за једну индивидуу врсте *G. reginae-olgae* (SR1) није добијена секвенца у региону *rps16-trnK*. Из поравнања коришћеног за конструkcију филогенетског стабла као и хаплотип мреже

изостављено је седам хомопластичних позиција.

Карактеристике свих секвенцираних хлоропластних региона, са варијабилним местима, представљене су у табелама 5.6.2. и 5.6.3.

**Табела 5.6.3.** Мотиви индела (\*), дупликација (+) и чиоде (1, 2) присутних у матриксу три хлоропластна региона, чија анотација је представљена у табели 5.6.2, а који су добијени секвенцирањем 116 индивидуа врста рода *Galanthus* са подручја Србије и суседних земаља централног дела Балканског полуострва, *G. nivalis*, *G. elwesii*, *G. reginae-olgae*, и појединачних индивидуа врста *G. plicatus*, *G. gracilis* и *G. woronowii*.

Регион	Позиција	Ознака	Секвенца
<i>trnL-trnF</i>	78–81	+	TCTT
	113–122	*	AACTAGAAAAG
	253–257	+	ATCAA
	297–304	a	AT
		b	ATAAATCC
	424–435	1	TGTTTTCAAAAA
2		TGTTTGAAAAAA	
<i>rps16-trnK</i>	1151–1158	c	ATATTATA
		d	ATATA
	1373–1380	+	CCGGATTT
	1448–1510	*	TCTGTAAATGTAAATTTTTACATTTCTATTGGGAATCTG
			TGTTTTTAAATTCGATTCGCTCAT
	1555–1566	e	T
		f	G
		g	ATATATTATA
		h	ATATATTATATT
		i	A
1581–1585	*	ATTC	
<i>trnE-trnT</i>	1805–1809	*	GTTC
	1816–1819	*	AAAT
	2085–2089	j	A
		k	AAAAA
	2174–2181	l	TGCATATA
		m	TATA
	2195–2202	*	TATATGCA
2238–2242	+	TGAAT	

Прегледом секвенци, које су детектоване у јединкама исте популације, уочено је да, иако је мала, постоји интрапопулациона варијабилност на нивоу хаплотипова (хлоропластних секвенци састављених од секвенци сва три испитивана региона у проучаваних јединки) у већини популација врсте *G. nivalis*, као и врста *G. reginae-olgae* и *G. elwesii*, које су представљене са по три до четири јединке.

### 5.6.2. Карактеристике секвенцираних региона

Анотација матрикса, насталог комбиновањем три секвенцирана хлоропластна

региона, са позицијама мутација у анализираних представника врста рода *Galanthus*, представљена је у табели 5.6.2, док су у табели 5.6.4. сумиране мутације у трима анализираним регионима (супституције база и дужинске мутације), са навођењем оних мутација које су синапоморфне за одређене таксоне.

**Табела 5.6.4.** Преглед синапоморфних молекуларних карактера у матриксу састављеном комбиновањем секвенци три генерисана хлоропластна региона одабраних популација врста рода *Galanthus* са подручја Србије и суседних региона.

Регион		N+R <sup>‡</sup>	N	R	P	E	G	W	P+G	E+W	E+G+W
<i>trnL-trnF</i>	СБ <sup>‡</sup>	1	-	6	-	4	2	8	1	4	-
	Инд.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Дупл.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	МС	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>trnI6-trnK</i>	СБ	1	-	-	4	4	-	3	1	1	1
	Инд.	1	-	-	-	-	1	1	-	-	-
	Дупл.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	МС	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>trnE-trnT</i>	СБ	1	-	-	-	1	-	1	-	4	-
	Инд.	-	-	-	1	-	-	2	1	-	-
	Дупл.	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
	МС	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
	Σ	4	0	6	6	10	3	16	3	9	1

<sup>‡</sup>СБ – супституције база; Инд. – индели; Дупл. – дупликације; МС – микросателити.

<sup>‡</sup>Врсте *Galanthus nivalis* (N), *G. reginae-olgae* (R), *G. plicatus* (P), *G. elwesii* (E), *G. gracilis* (G) и *G. woronowii* (W).

За секвенцирање региона *trnL-trnF* коришћен је прајмер *e*, са местом везивања у првом егзону гена *trnL*. У генерисаних секвенци региона детектована је 31 позиција са супституцијама база, пет индела (1 до 10 bp), две дупликације (4 до 5 bp), као и микросателит са мононуклеотидним мотивом T(n) (са 7 до 10 поновака, на позицији у региону 603–612). Од тога, једна мутација је синапоморфна за представнике врста *G. nivalis* и *G. reginae-olgae* и може послужити као молекуларни карактер за раздвајање ових таксона од *G. plicatus*, *G. gracilis*, *G. elwesii* као и *G. woronowii*. Реч је о нуклеотидном карактеру А на позицији 274. Од наведених мутација, поједине су синапоморфне и за поједине таксоне. За *G. plicatus* је синапоморфан микросателит на позицији 603–612, са мононуклеотидним мотивом T, који има седам поновака – за разлику од секвенци добијених у индивидуа осталих проучаваних врста у којима се број поновака у овом микросателиту кретао од 9 до 10. Четири нуклеотидна карактера су синапоморфна за врсту *G. elwesii* – нуклеотиди G на позицијама 90 и 374, T на позицији 874, као и A на

позицији 934. Два нуклеотидна карактера су синапоморфна за врсту *G. gracilis* – С на позицији 216, и А на позицији 749. Осам нуклеотидних карактера је синапоморфно за врсту *G. woronowii* – С на позицијама 203, 492 и 602, Т на позицији 629, А на позицијама 327, 378 и 844, као и G на позицији 329. Једна мутација је синапоморфна за врсте *G. plicatus* и *G. gracilis* – и то нуклеотидни карактер А на позицији 197. Шест нуклеотидних карактера је синапоморфно за индивидуу DU3 – која се може сматрати карактеристичним представником *G. reginae-olgae* (за објашњење видети поглавље 5.6.4, хаплотип h43), и то G на позицијама 677, 765 и 910, С на позицијама 697 и 835, те А на позицији 786. Четири нуклеотидна карактера су синапоморфна за широколисне представнике серије *Latifolii* (*G. elwesii* и *G. woronowii*), и то С на позицијама 581 и 762, Т на позицији 823, као и G на позицији 835. Одређене мутације су синапоморфне за поједине популације врсте *G. nivalis*. То су делеција дужине 10 бр на позицији 113–122 за популацију N20, један нуклеотидни карактер, С, на позицији 813 за популацију N18, Т на позицији 284 за популацију N1.

Прајмер коришћен за секвенцирање региона *rp16-trnK* везује се за 3' крај гена *rp16* (F). У генерисаним секвенцама наведеног региона детектовано је 29 позиција са супституцијама база, седам индела (од 1 до 63 бр), једна дупликација (8 бр), као и два микросателита, са моноклеотидним мотивима А(н) (8–13 поновака, на позицији у региону 102–114) и Т(н) (са седам до 15 поновака, на позицији 689–703). Од тога, две мутације одвајају *G. nivalis* и *G. reginae-olgae* од представника врста *G. plicatus*, *G. gracilis*, *G. elwesii* и *G. woronowii* и могу се сматрати синапоморфним за ове две врсте. Реч је о инсерцији нуклеотида А, на позицији 229 (позиција у матриксу сва три региона 1173) као и о транзицији С у Т, на позицији 267 (у матриксу 1211). Четири нуклеотидна карактера су синапоморфна за врсту *G. plicatus*. То су нуклеотиди С на позицији 78 (у матриксу 1022), Т на позицијама 333 и 555 (у матриксу 1277 и 1499) и А на позицији 722 (матрикс 1666). Четири нуклеотидна карактера су синапоморфна за *G. elwesii* – С на позицијама 30 и 204 (у матриксу 974 и 1148), А на позицији 421 (у матриксу 1365), и G на позицији 623 (у матриксу 1567). У *G. gracilis* уочена је инсерција мотива *i* (А) на позицији 611–622 (матрикс 1555–1566). Три нуклеотидна карактера су синапоморфна за врсту *G. woronowii* – А на позицији 353 (у матриксу 1297) и С на позицијама 504 и 533 (у матриксу 1448 и 1477), те делеција дужине 5 бр на позицији 637–641 (матрикс 1581–1585). Нуклеотидни карактер Т на позицији 174 (матрикс 1118) синапоморфан је за *G. plicatus* и *G. gracilis*. Нуклеотидни карактер Т на позицији 288 (у матриксу 1232),



синапоморфан је за индивидуе широколисних представника серије *Latifolii* (*G. elwesii* и *G. woronowii*). Нуклеотидни карактер А на позицији 699 (у матриксу 1643), у оквиру микросателита моноклеотидног мотива Т(н) који је на позицији 689–703 (матрикс 1633–1647), одваја представнике серије *Galanthus* (*G. nivalis*, *G. reginae-olgae* и *G. plicatus*) од представника серије *Latifolii* (*G. elwesii*, *G. gracilis* и *G. woronowii*), те се може сматрати синапоморфијом серије *Latifolii*. Одређене мутације су синапоморфне и за поједине популације врсте *G. nivalis*. То су нуклеотидни карактер Т на позицији 186 (у матриксу 1130) за популацију N24, Т на позицији 472 (матрикс 1416) за N25, А на 479 (1423) за N3, делеција дужине 63 bp на 504–566 (1448–1510) за N11, инсерција мотива *e* (Т) на 611–622 (1555–1566) за N24, док микросателит на 689–703 (1633–1647) са мотивом Т има девет поновака у N26 – за разлику од секвенци у индивидуа осталих проучаваних популација у којима је број поновака био седам, или од 10 до 15. За популацију N23 синапоморфни су нуклеотидни карактер А на позицији 128 (матрикс 1072), делеција нуклеотида Т на 219 (матрикс 1163), инсерција мотива *g* (АТАТАТТАТА) на 611–622 (1555–1566), микросателит на 102–114 (1046–1058) са мотивом А у 12 поновака, за разлику од секвенци у индивидуа осталих популација у којима је број поновака осам до 11 и 13, те микросателит на 689–703 (1633–1647) са мотивом Т у седам поновака.

Регион *trnE-trnT* је делимично секвенциран (дужине 555 bp), у оба смера – коришћењем F и R прајмера. У сегменту региона који је успешно секвенциран – детектовано је 11 позиција са супституцијама база, осам индела (од 1 до 8 bp), једна дупликација (5 bp), те један микросателит са моноклеотидним мотивом Т(н) (девет до 18 поновака, на позицији 189–206). Од тога, једна мутација одваја *G. nivalis* и *G. reginae-olgae* од представника врста *G. plicatus*, *G. gracilis*, *G. elwesii* и *G. woronowii* и може се сматрати синапоморфном за прву групу врста. Реч је о нуклеотидном карактеру А на позицији 533 (позиција у матриксу 2231). Два карактера су синапоморфна за врсту *G. elwesii* – нуклеотидни карактер G на позицији 128 (у матриксу 1826), као и одсуство дупликације 5 bp на позицији 540–544 (у матриксу 2238–2242). За индивидуу врсте *G. plicatus* синапоморфна је делеција од четири нуклеотида (АААТ), на позицији 118–121 (у матриксу 1816–1819). Четири карактера су синапоморфна за врсту *G. woronowii*. То су нуклеотидни карактер А на позицији 49 (позиција у матриксу 1747), инсерција базе Т на позицији 377 (у матриксу 2075), инсерција мотива *k* (ААААА) на позицији 387–391 (у матриксу 2085–2089), као и микросателит на позицији 189–206 (у матриксу 1887–1904), са моноклеотидним мотивом Т, који има девет поновака, за разлику од

**Табела 5.6.5.** Приступни бројеви секвенци три хлоропластна региона испитиваних врста и популација рода *Galanthus* у јавној банци гена GenBank.

Р. бр.	Попул. <sup>z</sup>	Локалитет	Индивидуа	Приступни бројеви у банци гена GenBank		
				<i>trnL-trnF</i>	<i>rps16-trnK</i>	<i>trnE-trnT</i>
1	N1	Чемерница	CE2	МК705960	МК706079	МК706197
2	N1	Чемерница	CE4	МК705961	МК706080	МК706198
3	N1	Чемерница	CE7	МК705962	МК706081	МК706199
4	N2	Озрен	OZ2	МК706009	МК706128	МК706246
5	N2	Озрен	OZ3	МК706010	МК706129	МК706247
6	N2	Озрен	OZ5	МК706011	МК706130	МК706248
7	N3	Тара	TA1	МК705949	МК706068	МК706186
8	N3	Тара	TA2	МК705950	МК706069	МК706187
9	N3	Тара	TA4	МК705951	МК706070	МК706188
10	N4	Пчиња	PC6	МК706012	МК706131	МК706249
11	N4	Пчиња	PC8	МК706015	МК706134	МК706252
12	N4	Пчиња	PC9	МК706013	МК706132	МК706250
13	N4	Пчиња	PC10	МК706014	МК706133	МК706251
14	N5	Златибор	ZL3	МК705942	МК706061	МК706179
15	N5	Златибор	ZL4	МК705967	МК706086	МК706204
16	N5	Златибор	ZL5	МК705943	МК706062	МК706180
17	N5	Златибор	ZL7	МК705944	МК706063	МК706181
18	N6	Копаоник	KP3	МК705945	МК706064	МК706182
19	N6	Копаоник	KP6	МК705946	МК706065	МК706183
20	N7	Фрушка гора	FG4	МК705997	МК706116	МК706234
21	N7	Фрушка гора	FG7	МК705998	МК706117	МК706235
21	N7	Фрушка гора	FG9	МК705999	МК706118	МК706236
23	N7	Фрушка гора	FG10	МК706000	МК706119	МК706237
24	N11	Вршачке планине	VP1	МК705974	МК706093	МК706211
25	N11	Вршачке планине	VP7	МК705975	МК706094	МК706212
26	N11	Вршачке планине	VP8	МК705976	МК706095	МК706213
27	N11	Вршачке планине	VP10	МК705977	МК706096	МК706214
28	N12	Нишка Бања	NB2	МК706005	МК706124	МК706242
29	N12	Нишка Бања	NB7	МК706006	МК706125	МК706243
30	N12	Нишка Бања	NB8	МК706007	МК706126	МК706244
31	N12	Нишка Бања	NB9	МК706008	МК706127	МК706245
32	N13	Обедска бара	OB1	МК706027	МК706146	МК706264
33	N13	Обедска бара	OB4	МК706028	МК706147	МК706265
34	N13	Обедска бара	OB9	МК706029	МК706148	МК706266
35	N14	Космај	KO3	МК705963	МК706082	МК706200
36	N14	Космај	KO5	МК705965	МК706084	МК706202
37	N14	Космај	KO8	МК705964	МК706083	МК706201
38	N14	Космај	KO10	МК705966	МК706085	МК706203
39	N15	Радан	RA1	МК706001	МК706120	МК706238
40	N15	Радан	RA5	МК706002	МК706121	МК706239
41	N15	Радан	RA7	МК706003	МК706122	МК706240
42	N15	Радан	RA9	МК706004	МК706123	МК706241
43	N16	Бор, Стол	BS5	МК705985	МК706104	МК706222
44	N16	Бор, Стол	BS6	МК705986	МК706105	МК706223
45	N17	Сува планина, југ	SA4	МК705983	МК706102	МК706220
46	N17	Сува планина, југ	SA5	МК705984	МК706103	МК706221
47	N18	Сува планина, север	SU2	МК705978	МК706097	МК706215
48	N18	Сува планина, север	SU3	МК705979	МК706098	МК706216
49	N19	Вујан	VU1	МК705955	МК706074	МК706192
50	N19	Вујан	VU4	МК705952	МК706071	МК706189
51	N19	Вујан	VU5	МК705953	МК706072	МК706190
52	N19	Вујан	VU8	МК705954	МК706073	МК706191
53	N20	Гучево	GC5	МК705956	МК706075	МК706193

Табела 5.6.5.

(наставка)

Р. бр.	Поцул.	Локалитет	Индивидуа	Пристапни бројеви у банци гена GenBank		
				<i>trnL-trnF</i>	<i>rps16-trnK</i>	<i>trnE-trnT</i>
54	N20	Гучево	GC6	МК705959	МК706078	МК706196
55	N20	Гучево	GC8	МК705957	МК706076	МК706194
56	N20	Гучево	GC9	МК705958	МК706077	МК706195
57	N21	Бабушница, Г. Стол	GS1	МК705980	МК706099	МК706217
58	N21	Бабушница, Г. Стол	GS3	МК705981	МК706100	МК706218
59	N21	Бабушница, Г. Стол	GS9	МК705982	МК706101	МК706219
60	N23	Брвеница	BR8	МК705947	МК706066	МК706184
61	N23	Брвеница	BR10	МК705948	МК706067	МК706185
62	N24	Нандру	NA1	МК705939	МК706058	МК706176
63	N24	Нандру	NA2	МК705940	МК706059	МК706177
64	N24	Нандру	NA4	МК705941	МК706060	МК706178
65	N25	Рау де Мори	RM7	МК705971	МК706090	МК706208
66	N25	Рау де Мори	RM8	МК705972	МК706091	МК706209
67	N25	Рау де Мори	RM9	МК705973	МК706092	МК706210
68	N26	Панет	PA1	МК705968	МК706087	МК706205
69	N26	Панет	PA7	МК705969	МК706088	МК706206
70	N26	Панет	PA8	МК705970	МК706089	МК706207
71	N27	Козарска Дубица	BL1	МК706023	МК706142	МК706260
72	N27	Козарска Дубица	BL3	МК706024	МК706143	МК706261
73	N27	Козарска Дубица	BL5	МК706025	МК706144	МК706262
74	N27	Козарска Дубица	BL6	МК706026	МК706145	МК706263
75	N28	Мославачка гора	HR1	МК706016	МК706135	МК706253
76	N28	Мославачка гора	HR2	МК706018	МК706137	МК706255
77	N28	Мославачка гора	HR6	МК706017	МК706136	МК706254
78	N29	Кањон Мирне	MI1	МК705988	МК706107	МК706225
79	N29	Кањон Мирне	MI5	МК705989	МК706108	МК706226
80	N29	Кањон Мирне	MI10	МК705987	МК706106	МК706224
81	N30	Кањон Раше	KR1	МК705990	МК706109	МК706227
82	N30	Кањон Раше	KR2	МК705991	МК706110	МК706228
83	N30	Кањон Раше	KR4	МК705992	МК706111	МК706229
84	N30	Кањон Раше	KR5	МК705993	МК706112	МК706230
85	N31	Лимска драга	LD2	МК705995	МК706114	МК706232
86	N31	Лимска драга	LD3	МК705996	МК706115	МК706233
87	N31	Лимска драга	LD5	МК705994	МК706113	МК706231
88	N32	Брежице	SL6	МК706019	МК706138	МК706256
89	N32	Брежице	SL7	МК706020	МК706139	МК706257
90	N32	Брежице	SL8	МК706021	МК706140	МК706258
91	N32	Брежице	SL9	МК706022	МК706141	МК706259
92	E1	Сврљинске планине	SP2	МК706048	МК706166	МК706285
93	E1	Сврљинске планине	SP3	МК706049	МК706167	МК706286
94	E1	Сврљинске планине	SP4	МК706050	МК706168	МК706287
95	E1	Сврљинске планине	SP5	МК706051	МК706169	МК706288
96	E2	Црни врх	CV7	МК706040	МК706158	МК706277
97	E2	Црни врх	CV8	МК706041	МК706159	МК706278
98	E2	Црни врх	CV10	МК706042	МК706160	МК706279
99	E3	Басарски камен	BK3	МК706036	МК706154	МК706273
100	E3	Басарски камен	BK4	МК706037	МК706155	МК706274
101	E3	Басарски камен	BK6	МК706038	МК706156	МК706275
102	E4	Сићевачка клисура	SK4	МК706045	МК706163	МК706282
103	E4	Сићевачка клисура	SK5	МК706046	МК706164	МК706283
104	E4	Сићевачка клисура	SK6	МК706047	МК706165	МК706284
105	E4	Сићевачка клисура	SI2	МК706043	МК706161	МК706280
106	E4	Сићевачка клисура	SI4	МК706044	МК706162	МК706281

**Табела 5.6.5.**

(наставкак)

Р. бр.	Попул.	Локалитет	Индивидуа	Пристапни бројеви у банци гена GenBank		
				<i>trnL-trnF</i>	<i>rps16-trnK</i>	<i>trnE-trnT</i>
107	E5	Видлич	VD3	МК706039	МК706157	МК706276
108	E5	Видлич	VD4	МК706052	МК706170	МК706289
109	E5	Видлич	VD5	МК706053	МК706171	МК706290
110	E5	Видлич	VD8	МК706054	МК706172	МК706291
111	E6	Жеден	ZE7	МК706056	МК706174	МК706293
112	E7	Шар-планина	EL1	МК706055	МК706173	МК706292
113	R1	Дубровник	DU2	МК706030	МК706149	МК706267
114	R1	Дубровник	DU3	МК706032	МК706151	МК706269
115	R1	Дубровник	DU4	МК706031	МК706150	МК706268
116	R2	Бока Которска	SR1	МК706033	---	МК706270
117	P	---	BO1	МК706035	МК706153	МК706272
118	G	---	GG1	МК706034	МК706152	МК706271
119	W	---	GW1	МК706057	МК706175	МК706294

<sup>2</sup>Врсте *Galanthus nivalis* (N), *G. ehvesii* (E), *G. reginae-olgae* (R), *G. plicatus* (P), *G. gracilis* (G) и *G. woronowii* (W).

секвенци у индивидуа осталих проучаваних врста у којима је број поновака у овоме микросателиту био од 10 до 18. За *G. plicatus* и *G. gracilis* синапоморфна је инсерција мотива *j* (A), на позицији 387–391 (2085–2089). Четири нуклеотидна карактера су синапоморфна за широколисне припаднике серије *Latifolii* – A на позицијама 74 и 175 (у матриксу 1772 и 1873), као и C на позицијама 208 и 384 (матрикс 1906 и 2082). Одређене мутације су синапоморфне и за поједине популације врсте *G. nivalis*. То су нуклеотидни карактер T на позицији 207 (матрикс 1905) за популацију N11, делеција нуклеотида G на позицији 60 (матрикс 1758) за популацију N24, делеција дужине 5 bp на 107–111 (матрикс 1805–1809) и инсерција мотива *m* (GATA) на 476–483 (2174–2181) за N23, инсерција нуклеотида A на 488 (матрикс 2186) и инсерција дужине 8 bp на 497–504 (матрикс 2195–2202) за N6, те микросателит на 189–206 (матрикс 1887–1904), са моноклеотидним мотивом T, који има 12 поновака у популацији N26.

У матриксу састављеном од три испитана хлоропластна региона, детектовано је 10 карактера који су синапоморфни за врсту *G. ehvesii*, шест за *G. plicatus*, три за *G. gracilis*, 16 за *G. woronowii*, шест за *G. reginae-olgae* и један карактер који одваја припаднике серије *Galanthus* од проучаваних припадника серије *Latifolii* (*G. ehvesii*, *G. gracilis* и *G. gracilis*), те се може сматрати синапоморфијом серије *Latifolii* (табела 5.6.4).

Све секвенце, које су коришћене у овој студији, депоноване су у јавну банку гена (GenBank, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>), под приступним бројевима који су наведени у табели 5.6.5.

### 5.6.3. Филогенетска анализа

Оптимални модели еволуције секвенци, одабрани на основу најнижих АИС вредности (Akaike Information Criterion) генерисаних применом програма MEGA 6, утврђени су за сваки анализирани регион понаособ, као и за матрикс састављен од сва три региона (*trnL-trnF*, *rps16-trnK* и *trnE-trnT*).

За регион *trnL-trnF* – најнижа вредност АИС добијена је за модел T92+G (3428,295), али су вредности АИС биле ниске и за друге моделе, као што су НКУ+G (3428,886), GTR+G (3429,900), T92+G+I (3430,305) и TN93+G (3430,347). За регион *rps16-trnK*, најнижа вредност АИС добијена је за модел GTR+G (2648,685), али су АИС вредности биле ниске као и за GTR+G+I (2649,964), TN93+G (2651,750), НКУ+G (2652,506) и TN93+G+I (2653,099) моделе. За регион *trnE-trnT*, најнижа вредност АИС добијена је за модел T92+G (2021,303), али су АИС вредности биле ниске и за моделе T92 (2021,758), T92+G+I (2023,306), T92+I (2023,731), GTR+G (2024,245) као и друге. Оптимални модели еволуције за матрикс – састављен од сва три региона – били су GTR+G, GTR+G+I, T92+G, T92+G+I и други (табела 5.6.5). Како је за конструкцију филогенетског стабла коришћен матрикс састављен од три хлоропластна региона, као оптимални модел еволуције матрикса је на основу АИС вредности одабран модел GTR+G (General Time Reversible, са гама корекцијом), који је најчешће коришћени модел еволуције.

За израду ML (*maximum likelihood*) филогенетског стабла у програму RAxML, на основу матрикса састављеног од сва три хлоропластна региона, коришћен је модел еволуције секвенци GTR+G и основна поставка параметара (-f функција). Индели и микросателити су били изостављени из анализа. Стабло је визуелизовано применом програма FigTree 1.0 (Rambaut 2006) и ожиљено помоћу опције *root at midpoint*.

На ML стаблу (слика 5.6.6) уочавају се три добро до умерено подржане кладе. Кладу I (BS=83%) чине представници врста *G. nivalis* и *G. reginae-olgae*, при чему се три индивидуе које припадају врсти *G. reginae-olgae* не издвајају у засебну субкладу, већ су позициониране на различитим местима у оквиру субкладе Ia. Поред представника *G. reginae-olgae*, субкладу Ia чине и јединке врсте *G. nivalis* из популација које се јављају у Хрватској, Словенији, Босни и Херцеговини, источној Србији. Њихови односи нису разрешени, и у оквиру субкладе се уочавају свега три умерено до добро подржане групе. Прву групу чине јединке *G. nivalis* из популација N27 (Босна и Херцеговина),

N28 (континентална Хрватска), N32 (Словенија), као и јединка из популације N21 (источна Србија). Другу групу чине јединке ове врсте из популација N29 и N30, као и јединка из популације N31, а трећу групу чине јединке *G. nivalis* из популације N31 и јединка из популације N29 – све распрострањене у хрватској Истри. Јединке из друге и треће групе се издавају у засебну линију, али она није статистички подржана. У оквиру субкладе Ib уочавају се три групе, чији односи нису разрешени. Прву добро подржану групу чине јединке *G. nivalis* из западне и централне Србије (популације N1, N3, N14, N19, N20), као и јединка из популације N15 (јужна Србија). Другу добро подржану групу чине јединке врсте из североисточне и источне Србије (популације N16–N18 као и N21). Поред тога, поједине линије су добро подржане, попут оне коју

**Табела 5.6.5.** АИС вредности модела еволуције, који су тестирани за три хлоропластна региона и матрикс.

<i>trnL-trnF</i>		<i>rps16-trnK</i>		<i>trnE-trnT</i>		Матрикс	
Модел <sup>z</sup>	АИС	Модел	АИС	Модел	АИС	Модел	АИС
T92+G	3428,295	GTR+G	2648,685	T92+G	2021,303	GTR+G	4703,382
HKY+G	3428,886	GTR+G+I	2649,964	T92	2021,758	GTR+G+I	4705,323
GTR+G	3429,900	TN93+G	2651,750	T92+G+I	2023,306	T92+G	4712,505
T92+G+I	3430,305	HKY+G	2652,506	T92+I	2023,731	T92+G+I	4714,348
TN93+G	3430,347	TN93+G+I	2653,099	GTR+G	2024,245	HKY+G	4714,426
HKY+G+I	3430,940	HKY+G+I	2654,211	GTR	2024,634	TN93+G	4715,542
GTR+G+I	3431,914	T92+G	2654,805	HKY+G	2025,303	HKY+G+I	4716,337
T92	3432,208	T92+G+I	2656,720	HKY	2025,751	TN93+G+I	4718,669
TN93+G+I	3432,279	GTR	2660,183	GTR+G+I	2026,286	GTR	4718,958
HKY	3432,784	GTR+I	2661,442	GTR+I	2026,609	GTR+I	4720,858
GTR	3433,975	TN93	2662,868	TN93+I	2026,861	T92	4725,146
T92+I	3434,116	TN93+I	2664,115	TN93+G	2026,968	T92+I	4727,042
TN93	3434,155	HKY	2664,641	HKY+G+I	2027,292	HKY	4727,143
HKY+I	3434,649	HKY+I	2664,991	TN93	2027,408	TN93	4728,113
TN93+I	3434,872	T92	2666,996	HKY+I	2027,660	HKY+I	4728,981
GTR+I	3435,986	T92+I	2668,534	TN93+G+I	2028,961	TN93+I	4729,709
JC+G	3521,550	K2+I	2774,700	JC+G	2091,120	JC+G	4880,127
JC+G+I	3523,429	K2+G	2776,956	JC	2091,617	JC+G+I	4881,146
K2+G	3523,548	JC+G	2777,459	K2+G	2092,733	K2+G	4881,619
K2+G+I	3525,423	K2+G+I	2778,256	JC+G+I	2093,132	K2+G+I	4883,583
JC	3525,563	JC+G+I	2779,216	K2	2093,234	JC	4893,08
K2	3527,564	K2	2790,093	JC+I	2093,640	K2	4894,569
JC+I	3527,578	JC	2790,589	K2+G+I	2094,720	JC+I	4894,935
K2+I	3529,435	JC+I	2790,676	K2+I	2095,231	K2+I	4896,341

<sup>z</sup>Модел са најмањом вредношћу АИС сматра се адекватним моделом еволуције за дати регион. Анализа је обухватила различити број јединки по региону (табела 5.6.1) и матриксу и изведена је у програму MEGA 6 (Tamura *et al.* 2013). Легенда: GTR – General Time Reversible; HKY – Hasegawa-Kishino-Yano; TN93 – Tamura-Nei; T92 – Tamura 3-параметарски; K2 – Kimura 2-параметарски; JC – Jukes-Cantor; +G – корекција гама, која узима у обзир хетерогеност стопа мутација нуклеотида у секвенци; +I – корекција која узима у обзир инваријабилна места.

чине јединке из Баната (популација N11), као и оне коју чине јединке из популације N25 из Трансилваније. Трећу групу чине јединке из Северне Македоније (популација N23). Трећу субкладу, Ic, чине јединке *G. nivalis* из популација N5 и N6 из западне и централне Србије, као и N24 из Трансилваније. Добро подржану Кладу II (BS=61%) чине јединке врста *G. gracilis* и *G. plicatus*, које су сестринске и имају заједничког претка са врстама *G. nivalis* и *G. reginae-olgae* из Кладе I. Кладу III, која је максимално подржана (BS=100%), чине представници врста *G. elwesii* и *G. woronovii* које су сестринске и имају заједничког претка са свим осталим проучаваним врстама.

Иако односи између врста, као и индивидуа које припадају врсти *G. nivalis* и присутне су у различитим популацијама, нису у потпуности разјашњени, може се уочити тренд груписања популација врсте *G. nivalis* по географском обрасцу.

#### 5.6.4. Филогеографска анализа

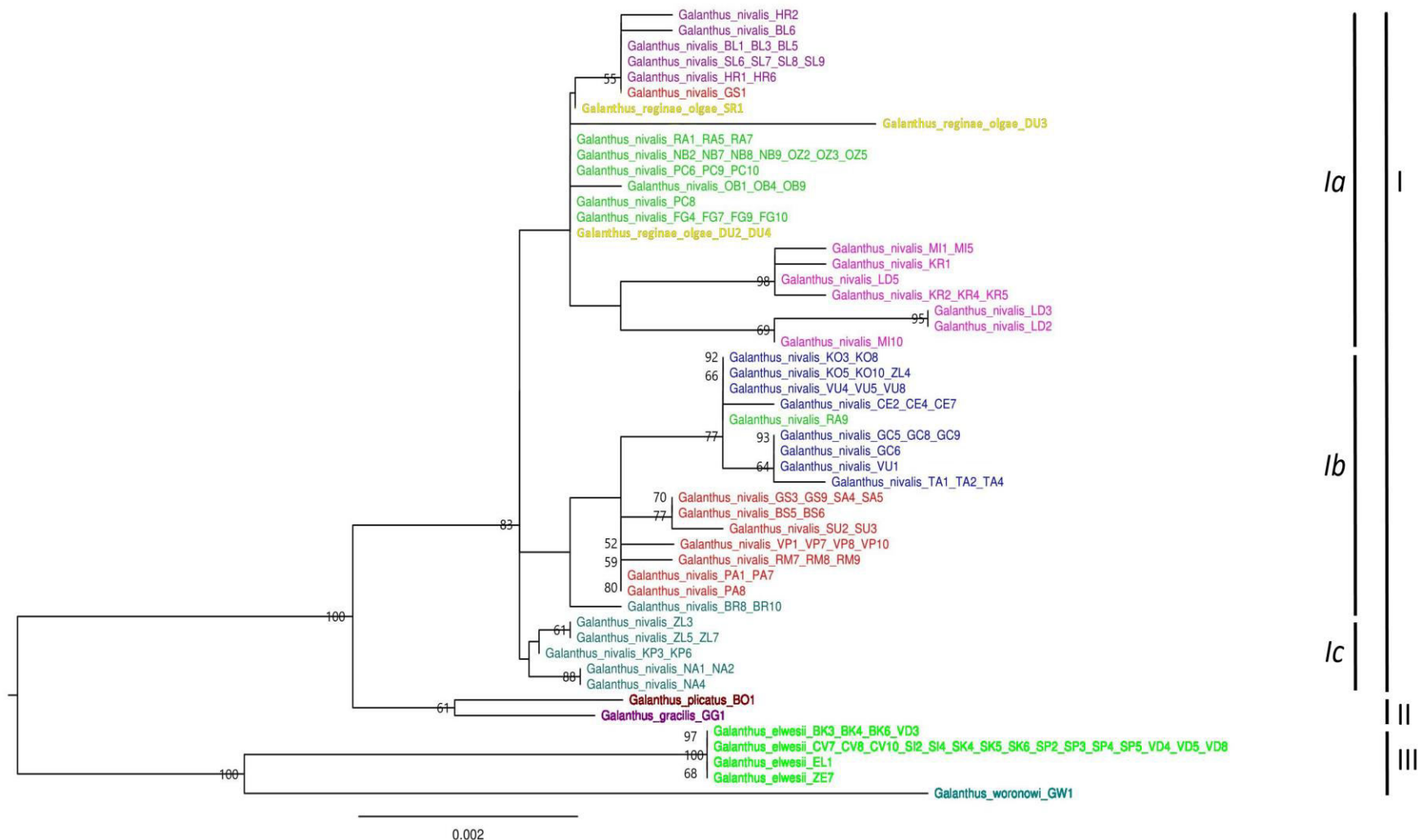
Генеалошки односи хаплотипова су утврђени конструисањем тзв. хаплотип мреже, применом *Median-Joining* (MJ) алгоритма (слика 5.6.7). Једноставни индели су укључени у анализе тако што су кодирани као индели од 1 bp. Нехомопластични микросателити су такође укључени у анализе, тако што су кодирани у зависности од броја поновака у хаплотиповима – али је њима додељена мања тежина (5 од 10). Хаплотип мрежа није обрађена коришћењем методе максималне парсимоније (МП), јер је било потребно задржати ретикулације које могу указати на хибридизацију.

У центру MJ мреже налази се ретикуларна структура – која је сачињена од хипотетичких хаплотипова и хаплотипова који су уочени у популацијама *G. nivalis*.

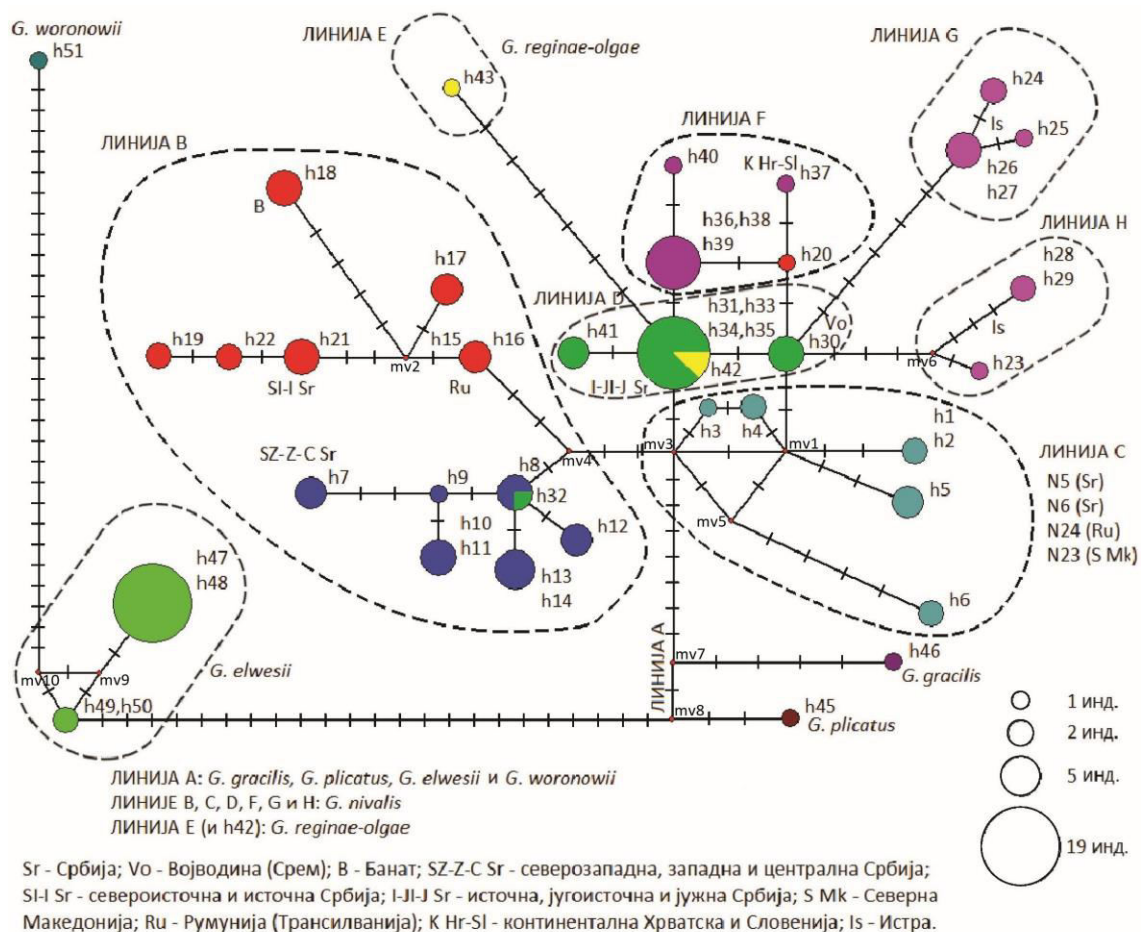
Од хипотетичког хаплотипа mv3 се на једну страну одваја Линија А, коју чине четири врсте – *G. gracilis*, *G. plicatus*, *G. elwesii* и *G. woronovii*. Врсте *G. gracilis* и *G. plicatus* су генеалошки блиске међу собом, као и са *G. nivalis* и *G. reginae-olgae*, с једне стране, али и *G. elwesii* и *G. woronovii*, с друге стране. Све ове врсте су међусобно раздвојене великим бројем мутација (седам и више), при чему се један хаплотип (h43) од оних детектованих у *G. reginae-olgae* разликује у шест мутационих корака од хаплотипа h42, који је такође детектован у ове врсте, али и у представника врсте *G. nivalis* из источне, југоисточне и јужне Србије. Од истог хипотетичког хаплотипа mv3 се на једну страну одваја Линија В, од које низом мутација настају две географски раздвојене сублиније. Прву сублинију чине хаплотипови данас распрострањени у западној и централној

Србији (h7–h14, популације N1, N3, N14, N19, N20), са изузетком хаплотипа h32 који јесте груписан са родним хаплотиповима из западне и централне Србије, али је детектован у једне индивидуе из популације N15 из јужне Србије. Другу сублинију чине хаплотипови данас присутни у Румунији, Банату, североисточној и источној Србији (h15–h19, h21–h22, популације N11, N16, N17, N18, N21, N25, N26). Исти хипотетички хаплотип mv3 улази у састав ретикуларне структуре, у којој се могу уочити две групе географски издвојених хаплотипова, као и трећа група коју чине хаплотипови детектовани у по једној географски удаљеној популацији које су расуте по Србији (h3, h4 из N5; h5 из N6), Румунији (h1, h2 из N24) и Северној Македонији (h6 из N23). Ова група је означена као Линија С. Могуће је да она представља остатке древних популација, које су се давно рашириле по Балкану и у прошлости су имале веће распрострањење, док су данас представљене са свега четири дисјунктне, удаљене популације. На то указује и чињеница да радијација линија од ретикуларне структуре подсећа на звездасту структуру, која се тумачи као знак брзе експанзије по одређеном подручју, док умерено велики број мутација који одваја ове хаплотипове од оних хипотетичких у ретикуларној структури – указује на дуготрајну изолацију популација. Линију D чини прва група географски локализованих хаплотипова данас присутних у Војводини (h30, h41, популације N7 и N13), источној, југоисточној и јужној Србији (h31, h33–h35, популације N2, N4, N12, N15), те хаплотип (h42) који је детектован у две јединке врсте *G. reginae-olgae* (популација R1). С обзиром да се други хаплотип, h43, уочен у овој врсти и истој популацији – који представља Линију Е – разликује у шест мутационих корака од хаплотипа позиционираног у ретикуларној структури, може се закључити да су јединке *G. reginae-olgae* које садрже h42, а који је типичан за јединке *G. nivalis*, стекле тај хаплотип путем интерспецијске хибридизације и давне интрогресије хлоропластног генома *G. nivalis* у *G. reginae-olgae*. Но, с обзиром на положај хаплотипа Линије D у МЈ мрежи (генеалогски блиски са древним хаплотиповима Линије С), могуће је да хаплотипови линије представљају древне хаплотипове. Линију F чини друга група географски локализованих хаплотипова – присутних у континенталној Хрватској, Босни и Херцеговини и Словенији (h36–h40, популације N27, N28, N32), те h20, детектован у популацији N21 у источној Србији (Бабушница), груписан са географски удаљеним хаплотиповима Линије F. С обзиром на положај хаплотипа у мрежи (врх), јединка може представљати имигранта, мада се не искључује могућност да је реч о ретенцији анцестралних полиморфизама. Узимајући у обзир положај који





**Слика 5.6.6.** ML стабло конструисано коришћењем модела еволуције GTR+G за регионе пластидног генома (*rps16-trnK*, *trnL-trnF*, *trnE-trnI*), чија поравната дужина у 48 индивидуа представника рода *Galanthus* у централном делу Балканског полуострва и три индивидуа представника врста *G. plicatus*, *G. gracilis* и *G. woronowi* износи 2246 бр. Приказане су само BS вредности  $\geq 50\%$ . Различитим бојама су означене генетичке линије добијене у филогеографској анализи. Иза назива врсте и ознаке индивидуе која је коришћена у филогенетској анализи, у вршним ознакама линија наведени су и сви узорци који садрже секвенце идентичне секвенци индивидуе која је коришћена у анализи. Кладе (I, II и III) и субкладе (Ia, Ib и Ic) су представљене на десној страни.



**Слика 5.6.7.** Хаплотип мрежа добијена на основу три хлоропластна ДНК региона у врста рода *Galanthus* из централног дела Балканског полуострва (*G. nivalis*, *G. elwesii*, *G. reginae-olgae*), као и три индивидуе које представљају врсте *G. plicatus*, *G. gracilis*, као и *G. woronowii*. mv – хипотетички хаплотип представљен црвеним кружићем; h1–h<sub>n</sub> – детектовани хаплотипови у проучаваних врста; линије између тачака – појединачни мутациони кораци. Напомена: С обзиром да приликом реконструкције МЈ мреже нису коришћене све мутације детектоване у секвенцама (тачније, разлике у броју поновака микросателита), у појединим случајевима се у оквиру једног нодуса налази више од једног хаплотипа.

хаплотипови Линије F имају у хаплотип мрежи (на врху ретикуларне структуре), ови хаплотипови могу представљати древне хаплотипове, но нешто млађе у поређењу са онима који припадају линијама D и C. С друге стране, како су хаплотипови данас присутни у континенталној Хрватској и Словенији у саставу ретикуларне структуре у којој је и h30 (из N7) и од којег низом мутација настају две линије данас присутне у Истри (Линија G са h24–h27; Линија H са h23, h28, h29), могуће је да су хаплотипови у Истри настали од оних из континенталне Хрватске и Словеније.

Већина линија уочених у МЈ мрежи поклапа се са субкладама које су добијене у филогенетској анализи и од којих су поједине и статистички подржане.





## 6. ДИСКУСИЈА

### 6.1. Распрострањење и екологија врста рода *Galanthus* у Србији

*Galanthus* је у свету заступљен са око 20 врста, чији се центар распрострањења налази у источном Средоземљу, односно средишњој Турској (Davis 1999; Bishop *et al.* 2001; Crook, Davis 2011; Zubov, Davis 2012). Резултати истраживања на терену, као и у референтним хербарским збиркама, потврђују литературне податке да је овај род у флори Србије представљен двама врстама (Adamović 1898, 1901, 1911; Delipawlow, Angeliew 1970; Stjepanović-Veseličić 1975; Petković *et al.* 1982). То су *G. nivalis* и *G. elwesii*.

Опште распрострањење врсте *G. nivalis* је у прошлости било одређено као „*ad radices alpinum Veronae, Tridenti, Viennae*” (Linnaeus 1753), но данас је познато да се ова врста среће широм Европе – од Пиринеја, као и северне Шпаније, на западу до Украјине на истоку и од Немачке и Пољске на северу до јужне Италије, Албаније и северне Грчке на југу (Davis 1999; Crook, Davis 2011). У природи је заступљена у бројним земљама [Албанија, Аустрија, Бугарска, Чешка, Француска, Немачка, Грчка, Мађарска, Италија, Пољска, Молдавија, Румунија, Словачка, Шпанија, Швајцарска, Турска (европски део), Украјина, Србија, Црна Гора, Северна Македонија, Босна и Херцеговина, Хрватска, Словенија], али је унета и у многе друге земље у којима се гаји као украсна биљка [Канада, Холандија, Норвешка, Шведска, Велика Британија, Сједињене Америчке Државе (Мериленд, Масачусетс, Мичиген, Њу Џерзи, Њујорк, Северна Каролина, Охајо, Пенсилванија, Јута, Вирџинија)] (Davis 2001b; Crook, Davis 2011). Сматра се да ова врста аутохтоно не расте у азијском делу Турске, на Кавказу (Crook, Davis 2011), као ни у земљама северне Европе, северније од 50. упоредника (Davis 1999).

Врста *G. nivalis* се за подручје Србије први пут помиње у делима Рапčićа (1856, 1874, 1882) за околину Крагујевца, као и Топчидер крај Београда. Затим је она била забележена и на бројним другим локалитетима (Godra 1872; Petrović 1882; Ničić 1894; Zorkóczy 1896; Adamović 1898, 1901, 1909, 1911; Fritsch 1909; Wagner 1914; Prodan 1915), но тек много касније добија се увид у њено укупно распрострањење у Србији. Обрађујући хорологију рода *Galanthus* на Балканском полуострву, Delipawlow и Angeliew (1970) дају осврт на његово распрострањење и у нас. Према овим ауторима, врста *G. nivalis* се јавља у северозападној, западној и југозападној Србији, скоро целој

Шумадији и у северним деловима Поморавља и североисточне Србије. Подстакнути истраживањем бугарских аутора, Petković и сарадници (1982) детаљније истражују род *Galanthus* на територији Србије. Обрађујући биљни материјал прикупљен са око 40 различитих локалитета из свих крајева земље, аутори примећују да се подаци које дају Delipavlov и Angeliew (1970) не подударaju са њиховим резултатима, пошто су врсту *G. nivalis* налазили и тамо где је бугарски аутори не наводе. Наиме, они бележе да се врста *G. nivalis* јавља у северном, западном, централном, јужном, а делимично и у источном делу Србије.

Према резултатима истраживања представљених у овом раду, врста *G. nivalis* је присутна у свим флористичким регионима Србије. Најсевернији, као и најзападнији, локалитети у Србији на којима споменута врста расте налазе се у Бачкој, најисточнија њена станишта забележена су у околини Димитровграда, док је јужна граница ареала ове врсте у Србији пронађена у Метохији (Шар-планина). Међутим, многа од ових налазишта нису потврђена истраживањима на терену, те се за одређене популације проучаване врсте може рећи да су или малобројне или сасвим ишчезле.

Осим типичне форме – у Србији је био забележен и велики број других варијетета и форми врсте *G. nivalis*, особито на подручју Војводине (Voža 1979; Voža, Obradović 1980; Obradović, Voža 1985; Voža, Vasić 1986; Radić 2000), према према најновијој класификацији рода *Galanthus* (Davis 1999; Bishop *et al.* 2001) тренутно нема признатих инфраспецијских таксона у оквиру ове врсте. Међутим, могуће је да ће будућа истраживања указати и на то да је издвајање одређених инфраспецијских таксона ипак потребно (Bishop *et al.* 2001). Тако, на пример, запажања која даје Fritsch (1909), да су два примерка прикупљена у јужној Србији (Марково кале) поседовала одређене одлике врсте *G. plicatus*, захтевају темељнија истраживања у околини Врања.

У поређењу са ареалом врсте *G. nivalis*, врста *G. elwesii* има знатно уже опште распрострањење. Ареал врсте *G. elwesii* протеже се од Мале Азије на истоку до Старе планине на западу и од северозападне обале Црног мора на северу до Егејских острва на југу. То је простор површине око 999515 km<sup>2</sup>, на којем је процењено да ова врста заузима око 7400 km<sup>2</sup> (Davis 2011). *G. elwesii* се јавља у Бугарској, североисточној Грчкој, грчким острвима Киос, Лезбос, Самос и Тасос, јужној Украјини, Румунији, Молдавији, Турској, Србији (Davis 1999, 2001b, 2011) и С. Македонији (Bornmüller 1925). Распрострањена је скоро у целој Бугарској (Delipavlov 1971) и у азијском делу Турске (Davis 2011), док је у рубним деловима ареала (Румунија, Молдавија, Украјина)

ова врста ређе заступљена (Davis 2011), што се односи и на подручје Србије.

У флори Србије, врсту *G. elwesii* први бележи Adamović (1898, 1901, 1909, 1911) за околину Пирота, и то под називом *G. maximus* Velen., премда ју је најпре приметио Панчић на Сврљишким планинама – дајући јој прелиминарни назив „*Galanthus grandiflorus* m.” (1879, ВЕОУ!) (слика 5.1.3). У *Флори СР Србије*, Stjepanović-Veseličić (1975) је наводи према литератури (Fritsch 1909) за Басару крај Пирота, под називом *G. graecus* Orph. ex Boiss.

На карти распрострањења врста рода *Galanthus* на Балканском полуострву (Delipawlow, Angeliew 1970), ареал врсте *G. graecus* (= *G. elwesii*) се приказује за шире подручје Србије, где захвата целу североисточну, источну, југоисточну, јужну и централну Србију и граничне делове Шумадије, Поморавља и Санџака. Међутим, истражујући распрострањење рода *Galanthus* у Србији, Petković и сарадници (1982) примећују да се *G. graecus* (= *G. elwesii*) јавља на знатно мањем простору. Према овим ауторима, врста се искључиво јавља у југоисточном делу земље и има два ареала, који су наставак њеног распрострањења из Бугарске. Споменути продори се пружају у два правца. Први је преко Каменице и Сврљига, с једне стране, и Пирота и Брестовца с друге, па све до Прокупља. Други правац се пружа преко Власине и Сурдулице, с једне, и Босилеграда с друге стране, све до Владичиног Хана.

Према резултатима истраживања представљених у овом раду, врста *G. elwesii* се углавном среће у источном делу Србије. Податак о *G. graecus* у околини Прокупља (Petković *et al.* 1982) може се сматрати погрешним, имајући у виду да је у околини Брестовца, крај Прокупља, најновијим теренским истраживањима пронађена само *G. nivalis*. Могуће је да је реч о погрешно протумаченом хербарском, или литературном хоролошком податку, будући да је у Брестовачкој бањи крај Бора већ више од 80 година присутна популација настала натурализовањем културних биљака (Вујић М. *усм. саопшт.*). Сем тога, хоролошки подаци за подручје Власине (Petković *et al.* 1982) сматрају се сумњивим, с обзиром да нису у сагласности са релевантним литературним подацима (Košanin 1910; Jovanović, Niketić 1991; Randelović, Zlatković 2010), нису потврђени истраживањима на терену и нема примерака у референтним хербарским збиркама (ВЕОУ, ВЕО, BUNS и SFB) који би их поткрепили. Истраживањем на терену није потврђено ни присуство популација врсте *G. elwesii* на Белави, Сарлаху и Божурату, крај Пирота (Adamović 1901, 1911), иако је ова врста била присутна на Сарлаху све до краја прошлога века (Лазаревић З. *усм. саопшт.*). На Црном врху, *G.*

*elwesii* данас расте само у вртачама на врху овога брда (Јовановић Ф. *тер. зап.ж.*), док се до око половине прошлога века могла видети и у његовом подножју, на стенама и косинама, крај потока у селу Градашница (Пешић З. *усм. саопшт.*). Из наведеног се може закључити да је проучавана врста у Србији распрострањена на веома малом простору, чиме се и досадашња слика о њеном распрострањењу унеколико мења. Наиме, у Србији се ова врста претежно јавља у источном делу земље (Пирот, као и околина Ниша) и не очекује се западније од Велике и Јужне Мораве и северније од северних обронака Старе планине, док граница њеног распрострањења на југу није извесна и захтева даља теренска истраживања на простору Власине и Врања.

У фитогеографском погледу, већи део источне и југоисточне Србије припада средњоевропском флористичком региону, балканском подрегиону, као и западној мезијској провинцији. Стога, присуство врсте *G. elwesii* у Србији као западномезијског ендемита (Гајић 1980) није неочекивано. Ареал проучаване врсте, простирући се од Турске, преко територије Бугарске, очевидно задире и у источне крајеве Србије. У поређењу са картом распрострањења коју даје Davis (1999), види се да се популације врсте *G. elwesii* у Србији налазе на западној граници централнобалканског дела ареала ове врсте.

*G. elwesii* var. *maximus*, који су за подручје Србије забележили различити аутори (Stern 1956; Nikolić, Diklić 1986), сматра се недовољно диференцираним од *G. elwesii* var. *elwesii* (Webb 1978; Davis 1999, 2001b). Међутим, у складу са запажањима у Грчкој (Kamari 1981, 1982; Davis 1999), популације *G. elwesii* у Србији показују различите обрасце морфолошке варијабилности, укључујући такве одлике (спирална увијеност листова и варијабилна вернација), које су неки аутори (Artjushenko 1970; Delipavlov 1971) употребљавали као карактере за препознавање овог варијетета. Штавише, на основу морфолошких, еколошких и молекуларно-генетичких података, Rønsted и сарадници (2013) сматрају да *G. elwesii* у европском делу ареала може представљати не само посебан инфраспецијски таксон, него и засебну врсту.

У литератури се за простор „Старе Србије” (југозападни део Србије, Косово, Метохија, северна С. Македонија) помиње врста *G. gracilis* (Adamović 1909). Међутим, овај податак се вероватно односио на врсту *G. elwesii*. Врста *G. gracilis* се често замењује са врстом *G. elwesii*, поготово у истраживањима заснованим на анализи хербарског материјала, пошто обе ове врсте имају зеленкастоплаве листове, две зелене макуле на унутрашњим сегментима цветног омотача, јављају се на сличним стаништима (могуће



чак и у оквиру истих популација), а кључни карактер за њихово разликовање – тип вернације – често бива изгубљен на хербарским примерцима (Davis 1999, 2001b). У *Флори СР Србије* (Stjepanović-Veseličić 1975), таксон *G. gracilis* се погрешно наводи као синоним за *G. graecus* (= *G. elwesii*), што је вероватно последица таксономије рода која је у то време била у употреби (Stern 1956; Artjushenko 1970), или пак чињенице да се тип вернације листова не помиње у опису споменутог таксона. Стога, саобразно са критеријумима које предлаже Brickell (1984), биљке у Сићевачкој клисури (Кусача), које су првобитно идентификоване као *G. gracilis* (Jovanović *et al.* 2012), ревидиране су као усколисни облик врсте *G. elwesii* (Jovanović *et al.* 2016). Овај облик *G. elwesii* личи на врсту *G. gracilis* у готово сваком погледу, осим када је реч о вернацији листова, која је у његовом случају неупадљиво суперволутна и може се исправно утврдити само током првих неколико недеља од почетка вегетационог периода, узимајући у обзир једино зреле примерке. Сличне популације су биле забележене у Грчкој (Lafranchis, Sfikas 2009), те би подробније познавање граница распрострањења врсте, као и образаца варијабилности, могло довести до измена њеног таксономског статуса.

У погледу екологије, припадници рода *Galanthus* су претежно шумске биљке (Davis 1999, 2001b). Њихово типично станиште представљају очуване листопадне шуме, у којима има довољно светлости у току зиме док дрвеће још није олистало, а током лета – за време мировања – пружају преко потребну засену која обезбеђује хладније услове (Сох 2013). Међутим, у неким случајевима, услове за живот врстама овога рода могу да пружи и широколисне зимзелене и четинарске шуме (Davis 1999; Сох 2013). У таквим шумама, дрвеће је обично широко размакнуто или се смењује са жбуњем и нижим дрвећем, тако да довољно светлости допире до спрата приземне вегетације – у коме се врсте овога рода развијају. Мешовите шуме, састављене од различитих врста лишћара, или лишћарских и зимзелених дрвенастих врста, такође представљају честа станишта представника рода *Galanthus* (Davis 1999).

У шумским састојинама које имају висок удео четинара (нпр., *Abies* spp. и *Pinus* spp.), *Galanthus* се чешће јавља на ивицама састојина или на чистинама (Davis 1999). Осим на шумским ивицама, врсте овога рода расту и у жбунастој вегетацији и на пропланцима (Artjushenko 1963). На местима где се ове врсте пак не развијају под окриљем шумске или жбунасте вегетације, средина је готово увек хладна са обиљем воде која је доступна током вегетационе сезоне. Род *Galanthus* се обично не јавља на отвореним, изразито сувим и осунчаним местима (Davis 1999, 2001b), као што су

медитеранске макије и гариге, или степе. Међутим, то правило има изузетака. Тако се на острву Кастелоризо врста *G. peshmenii* готово искључиво јавља на кречњачким литицама и огољеним каменитим местима, успевајући да преживи чак и у пукотинама стена (Davis 1999).

Врсте рода *Galanthus* се покаткад јављају у травној вегетацији, на папњацима, међутим, то је по правилу случај само на већим надморским висинама (преко 1000 m) (Davis 1999; Cox 2013). Тако се *G. platyphyllus* готово искључиво среће на субалпским и алпским ливадама кавкаских планина, до 2600 m н. в. Вегетациона сезона на овом подручју почиње веома касно, пошто снежни покривач не копни до јула или августа. На многим стаништима са субалпским папњацима, у близини се налазе и шуме, те се популације *G. platyphyllus* могу проширити на оба ова станишта. Алпски папњаци налазе се изнад границе шумске или жбунасте вегетације. У оба ова типа станишта, травни покривач је увек мале висине (Davis 1999), што погодује развоју врста рода *Galanthus*.

Када је реч о климатским условима, врсте рода *Galanthus* преферирају умерену климатску зону (Cox 2013). Већина врста овога рода суочава се са изразито сезонским карактером климе, са хладним до веома хладним зимским и пролећним временским условима, а сувљим и топлијим приликама током лета (Davis 2001b). Овим биљкама не погодују климатска подручја са благим и топлим зимама. С друге стране, оне могу успевати у климатским зонама са прилично ниским температурама, одолевајући веома јаким мразевима, до  $-20^{\circ}\text{C}$ , па чак и  $-30^{\circ}\text{C}$  (Cox 2013). Род *Galanthus* се обично среће у областима са довољно високим годишњим атмосферским талогом, или где постоји обиље воде доступно из других извора, као што је отапање снега (Davis 1999; Cox 2013). Са порастом температура ваздуха и полагањем открављивањем земљишта, ове биљке почињу да пролиферирају, често већ испод снега (Cox 2013). Доступност воде условљава распрострањеност локалних популација и индивидуа (Davis 1999), пошто овим биљкама не погодује потпуно исушивање земљишта у дужим периодима за време фазе мировања (Cox 2013). Врсте рода *Galanthus* се неретко срећу и крај потока, река, језера и у речним долинама и клисурама (Davis 1999; Cox 2013). Ипак, количина воде неопходна за оптималан развој, као и опстанак, врста овога рода је различита за сваку врсту (Davis 1999).

Вертикално распрострањење врста рода *Galanthus* протеже се од нивоа мора до надморске висине од око 2700 m. Већина врста јавља се на надморским висинама

изнад 1000 m, међу којима поједине врсте представљају праве алпске биљке, имајући у виду да оне расту на висинама преко 2000 m. На великим надморским висинама и севернијим географским ширинама, многе врсте се јављају у областима са дугим и општрим зимама и снежним покривачем који се дуго задржава (Davis 1999, 2001b). У јужном делу ареала, као што су јужни Балкан и медитерански регион, веће надморске висине обезбеђују повољнију средину од околних низија. На нижим надморским висинама (400–800 m), одговарајуће нише за развој ових биљака пружају рефугијална станишта. То су косе речне обале и долине крај потока, које обезбеђују хладније, влажније и сеновитије микроклиматске услове. С друге стране, популације које се јављају северније (области централне Европе и северни део Балканског полуострва) налазе се у планинским областима, или у низијама. У овим областима преовлађују хладни као и влажни услови, који омогућавају популацијама да опстану и на нижим надморским висинама. Међутим, то правило има и изузетака. Тако се врста *G. reginae-olgae* јавља на око 300 m н. в., у медитеранским макијама, где се појединачне биљке срећу чак и на отвореним местима, у травној вегетацији и међу шибљем и стенама (Davis 1999). Експозиција је такође веома битан еколошки чинилац, који има утицаја на локално распрострањење врста рода *Galanthus*. Јединке врста овога рода често се појављују на местима окренутим ка северу, где су услови хладнији и влажнији од оних на другим експозицијама (Davis 1999, 2001b; Сох 2013). Најизразитији изузетак овоме правилу су оне популације које расту дуж река и потока, мада чак и на тим местима њихово станиште често представљају косине обала. У областима са дугим сушним летима, као што су јужни делови ареала рода *Galanthus*, многе популације се јављају на обронцима планина и на литицама са северном експозицијом (Davis 1999).

Врсте рода *Galanthus* се најчешће срећу на земљиштима која су образована на кречњаку или другим карбонатним стенама, мада се јављају и на осталим типовима подлога, као што су гранит, шист, песак и глина (Davis 1999, 2001b). Велика потреба за минералним једињењима коју оне морају задовољити током свог кратког периода вегетације, обично их ограничава на веома плодна шумска земљишта (Lapointe 2001). Отуда, врсте овога рода се, по правилу, развијају на земљиштима богатим хумусом (Artjushenko 1963; Сох 2013), и то у којима удео органских једињења покаткад може премашити и 90%. Међутим, у неким случајевима оне се појављују на земљиштима која садрже висок постотак песка или честица глине (Davis 1999, 2001b). У областима са нарочито обилним падавинама – поједине врсте овога рода расту чак и на веома

сиромашним земљиштима, на кречњачким осулинама или на каменитим косинама у речним клисурама. Род *Galanthus* се претежно јавља на базним земљиштима, или бар на земљиштима развијеним на базним матичним стенама. Међутим, поједине врсте, као што су *G. plicatus*, *G. krasnovii* и *G. rizebensis*, обично се срећу на неутралним до киселим земљиштима, развијеним на магматским или метаморфним стенама (Davis 1999). Земљиште је увек влажније током вегетационе сезоне, док је сувље (мада не и потпуно суво) током периода мировања (Davis 1999, 2001b).

*G. nivalis* се на нивоу укупног ареала јавља у широком спектру различитих станишта. Тако су на подручју Европе њена типична станишта листопадне шуме, као и сеновита места крај потока (Webb 1980), од поплавних низијских шума па све до субалпског региона (2200 m н. в) (Šilić 1977). У Црној Гори је забележена у честарима (Pančić 1875), под клекама (Mitranović 1913) и у илирским храстово-грабовим шумама (*Quercus-Carpinetum montenegrinum* Blečić 1958), на карбонатној или силикатној подлози, и то на дубоким неутралним до слабо киселим смеђим земљиштима (Petrović 2012). У Босни и Херцеговини, врста је заступљена у мезофилним шумама и шибљацима, на прогалама и ливадама – до горње границе субалпског појаса (Bucalo *et al.* 2007). У Хрватској се по правилу среће у шумским заједницама разреда *Quercus-Fagetum*, као и у шибљацима, на шумским чистинама и ливадама, претежно у континенталном делу, али и у приморским крајевима земље (Božić, Nikolić 2006). Забележена је у шумама лужњака и граба (*Carpinus betuli-Quercus robur* Rauš 1969) у низијским деловима и у долини реке Мирне у Истри (Vukelić, Rauš 2001). У Словенији, *G. nivalis* се јавља у шумама граба, китњака, букве, затим у плантажама различитих врста лишћара (*Acer pseudoplatanus* L., *Fraxinus excelsior* L.) и у састојинама смрче где је смрча секундарног порекла (Bavcon 2009). Забележена је у разним шумским заједницама [*Aconitum variegatum-Quercus robur* Accetto 1999, *Quercus-Carpinetum* Ht. 1938, *Hedera-Fagetum* Košir 1994 (Accetto 1999), *Lamio orvalae-Alnetum glutinosae*, *Ornithogalo-Carpinetum*, *Ornithogalo pyrenaici-Aceretum negundi* (Dakskobler 2016)], укључујући и ниже синтаксономске категорије [*Salicetum albae* subass. *leucojetosum verni* (Dakskobler *et al.* 2004), *Poa chaixii-Fagetum* var. *Calamagrostis arundinacea* Šomšák 1979 (Vykouková, Hrubá 2009), *Isopyro-Fagetum* subass. *scopolietosum carniolicae*, *Isopyro-Fagetum* subass. *stellarietosum*, *Lamio orvalae-Fagetum stellarietosum montanae* (Dakskobler 2014), *Lamio orvalae-Salicetum albae* subass. *caricetosum pendulae*, *Lamio orvalae-Salicetum albae* subass. *ranunculetosum lanuginosae*, *Pseudostellario-Carpinetum betuli* subass. *leucojetosum aestivi* (Dakskobler 2016)], међу којима има и таквих за које споменута врста

представља диференцијалну врсту [*Alnetum incanae* var. geogr. *Anemone trifolia* f. *Galanthus nivalis* (Dakskobler *et al.* 2004)]. Ова врста се среће и на ивицама шума, на ливадама, дуж путева и у шумарцима крај река, од којих су неки повремено плавањени. Развија се дуж сезонских водотока, мада никада не залази у њих. У континенталном делу Словеније, држи се мањих надморских висина, док што се више иде ка мору, то се ова врста чешће проналази и на већим надморским висинама (Bavcon 2009), све до око 1300 m (Dakskobler 2014). Овде се, супротно очекивањима, *G. nivalis* јавља и на каменитим ивицама, чак и међу стенама – потпуно изложена сунцу. На карсту она преферира више као и средње делове вртача, не толико њихово дно. Ова врста се ређе јавља на потпуно отвореним површинама. Најекстремнија станишта *G. nivalis* у Словенији представљају ивице кречњачких стена у Истри, где се врста јавља на само неколико метара надморске висине, веома близу мора. Овде поједине јединке ове врсте расту међу стенама, или на њиховој површини, где готово да нема земљишта, пркосећи и најјачем сунцу (Bavcon 2009).

И поред очигледно широког спектра станишта, може се рећи да се *G. nivalis* генерално среће у листопадним шумама – особито оним са буквом (*Fagus sylvatica*), храстовима [*Quercus robur* L., *Q. petraea* (Matt.) Liebl.], грабовима (*Carpinus betulus* L., *C. orientalis* Mill.), брестовима (*Ulmus* spp.), јасеном (*Fraxinus excelsior*) и липама (*Tilia* spp.) (Davis 2001b). Ипак, повремено се бележи у мешовитим и четинарским шумама (Šilić 1977), као што су оне које граде јеле (*Abies* spp.) (Davis 1999). То је карактеристична врста разреда Quercus-Fagetea (Šilić 1977). Сем у шумама, врста *G. nivalis* се јавља у шикарама, на камењарима, ливадама и пашњацима. Преферира природну вегетацију и често расте на влажним местима, близу река и потока, поред извора, на влажним каменитим падинама, и у клисурама. Краткотрајно може бити плавањена зимским и пролећним поплавама. Попут других врста рода *Galanthus*, често се налази на местима са северном експозицијом (Davis 2001b). По правилу, расте на свежим, растреститим, хранљивим, благо до умерено киселим, хумозним и иловастим земљиштима (Šilić 1977), али је забележена и на земљиштима која имају висок удео песка или честица глине. Врста *G. nivalis* се обично среће на кречњачким супстратима (нпр. кречњак), али се она јавља и на еруптивним (нпр. гранит) и метаморфним (нпр. шист) стенама. Вертикално распрострањење ове врсте се у просеку протеже се од 100 m до 1600 m, премда се она најчешће јавља на преко 600 m н. в. (Davis 2001b). У Србији је врста забележена у различитим типовима мезофилних шума, у шибљацима, на шумским

чистинама, пропланцима, као и ливадама. Она је честа врста у буковим и храстово-грабовим шумама (Stjepanović-Veseličić 1975), особито у заједницама *Fagetum montanum* и *Carpinetum orientalis* (Petković *et al.* 1982). У Војводини се најчешће јавља у шумским стаништима на Фрушкој гори и Вршачким планинама, док се у осталим крајевима ове покрајине она јавља спорадично, у фрагментима аутохтоних шума и покаткад у вештачки подигнутим багремовим шумама (Radić 2000). У југоисточној Србији је има по шумама и ливадама брдског и предалпског региона (Adamović 1911). Среће се и на преко 2000 m надморске висине (Stjepanović-Veseličić 1975). У истраживањима која су представљена у овом раду, врста *G. nivalis* је констатована у различитим шумским заједницама, но особито у буковим шумама. То су шуме различите по флористичком саставу и структури. Заузимају терене различитих нагиба и свих експозиција, али је овде пре свега реч о заклоњеним осојним странама, као и падинама и увалама, или пак клисурама и кањонима, где су утицаји опште климе ублажени и модификовани у корист веће релативне влаге ваздуха и умањених летњих жега. Сем у шумама, *G. nivalis* је покаткад налажена и на отвореним, према влажним стаништима – поред река, потока и бара – као и на каменитим падинама и ливадама – углавном на вишим надморским висинама. Ова врста у Србији претежно насељава станишта која леже на карбонатним подлогама (најчешће кречњак), иако се среће и на вулканским (гранит, гранодиорит и андезит) и метаморфним стенама (мермер). По правилу, јавља се на дубоким и врло плодним земљиштима, иако она повремено расте и на алувијалним наносима или песку. Вертикално распрострањење ове врсте у Србији је прилично широко и протеже се од локалитета који се налазе на само 70 m н. в. (Обедска бара), па до оних који имају надморску висину преко 2100 m (Шар-планина); ипак, њена типична станишта налазе се на надморским висинама преко 500 m.

*G. elwesii* се такође јавља на широком спектру станишта, иако је то унеколико термофилнија врста од *G. nivalis* (Davis 2001b). Највеће природне популације ове врсте налазе се на кречњачким масивима планине Таурус у јужној Турској, где се она најчешће среће на субалпским пашњацима, на надморским висинама између 800 m и 1000 (1600) m (Smith 2008).

Упркос изразитој разноврсности станишта на којима се може срести, *G. elwesii* је преваходно планинска биљка. Ова врста се широм свог ареала углавном среће на надморским висинама од 800 m до 1600 m. Расте у широколисним лишћарским, али и четинарским шумама – са храстовима (*Quercus* spp.), буквом (*Fagus orientalis* Lipsky),

јаворовима (*Acer* spp.), боровима (*Pinus* spp.), јелом [*Abies cilicica* (Antoine & Kotschy Carrière)], као и либанским кедром (*Cedrus libani* A. Rich.). Може се јавити у шикарама, на ливадама, између великих блокова стена и на косинама литица. Ова врста обично расте у областима које су покривене снегом током зиме и остају хладне током лета. Попут многих других врста рода *Galanthus*, врста *G. elwesii* се често среће на местима окренутим ка северу, што обезбеђује влажније и хладније услове у односу на друге експозиције. Луковице се неретко налазе дубоко у земљи (15–22 cm), при чему се најдубље луковице појављују тамо где биљке расту у пукотинама стеновитих литица. Врста се често јавља на карбонатним подлогама, али се јавља и на вулканским и метаморфним стенама. Попут других врста рода *Galanthus*, *G. elwesii* избегава места са високим степеном антропогеног утицаја, као што су пашњаци и огољене шуме (Davis 2001b). У Србији је врста забележена у светлим термофилним шумама (Stjepanović-Veseličić 1975), храстовим шумама, на брдским кречњачким ливадама (Petković *et al.* 1982), у шибљацима, на пашњацима као и каменитим местима, у опсегу надморских висина од 400 m до 1300 m (Adamović 1901, 1909; Fritsch 1909; Adamović 1911). Међутим, према резултатима овде представљених истраживања, врста се најчешће среће на падинама и вртачама планинских букових шума (ass. *Fagetum montanum* s. l.) на надморским висинама преко 1000 m. Тиме се популације врсте *G. elwesii* у Србији придружују просечном нивоу надморских висина популација из јужних земаља Балканског полуострва, што може бити резултат субмедитеранских утицаја, који су особито изражени у источном и југоисточном делу наше земље.

Из свега изложеног, запажа се да врста *G. nivalis* има широко распрострањење у Србији, док је врста *G. elwesii* заступљена само местимично. Прва од ових врста је забележена у свим флористичким регионима земље, у разним шумским заједницама, у широком опсегу надморских висина. Најчешће се развија на дубоким плодним земљиштима, на кречњаку, али и на другим подлогама. Потоња врста има нешто другачији образац распрострањења него што се то раније сматрало, претежно се јавља у источној Србији, у околини Пирота и Ниша. Према је забележена у храстовим шумама, на брдским кречњачким ливадама, у шибљацима, као и на пашњацима и каменитим местима, у опсегу надморских висина од 400 m до 1300 m, она се чешће јавља у планинским буковим шумама, на преко 1000 m н. в. С обзиром да се ареали ових двеју врста у источном делу Србије преклапају, може се закључити да оне немају изражен зонални карактер распрострањења у Србији, чиме се потврђују тврђе у

литератури (Petković *et al.* 1982).

Обе врсте рода *Galanthus* у Србији су обухваћене националном легислативом као заштићене биљне врсте. Врсте овога рода се гаје из хортикултурних разлога, а луковице им се сакупљају и у медицинске сврхе. У промету се срећу у виду целих биљака и као мирујуће луковице. На европском нивоу, *G. nivalis* је од посебног значаја јер се наводи у Директиви о стаништима. Како је интересантна за сакупљање, све више је у опасности да постане угрожена и у Србији, док је врста *G. elwesii*, осим услед сакупљања у декоративне сврхе, такође угрожена уништавањем њеног природног станишта (Stojanović *V. et al.* 2015). Тако је у последњем веку у приградском подручју Пирота евидентно опадање бројности популација *G. elwesii*, вероватно као последица антропогених утицаја – у прилог чему сведоче и литературни подаци (Ćirić 1965). Наиме, природна вегетација на Сарлаху је била знатно измењена, када је почетком прошлога века на северном делу овог брда било посађено неколико стотина садница воћарских врста. Поред тога, иако је урбана трансформација Пирота била неосетна до 1956. године, након тога се развој урбане структуре одликовао порастом густине становања, стамбеном изградњом, појавом бесправне изградње, као и колективног становања са зонама великих густина (Ćirić 1965), што је сигурно негативно утицало на природне услове пиротске приградске зоне.

## 6.2. Морфологија врста рода *Galanthus* у Србији

Увидом у укупни ареал врста рода *Galanthus*, може се запазити да су готово све врсте и подврсте овога рода распрострањене на подручју које обухвата Балкан, северну обалу Црнога мора, Малу Азију и Кавказ. Отуда, може се рећи да споменута подручја представљају центар специјскога диверзитета рода *Galanthus* (Stern 1956). Присуство врста рода *Galanthus* у Србији и у средишњем делу Балканског полуострва забележили су бројни аутори (Pančić 1856, 1874, 1882; Godra 1872; Petrović 1882; Ničić 1894; Zorkóczy 1896; Adamović 1898, 1901, 1909, 1911; Fritsch 1909; Wagner 1914; Prodan 1915; Hayek 1933; Delipawlow, Angeliew 1970; Stjepanović-Veseličić 1975; Petković *et al.* 1982), но услед различитих приступа и потешкоћа у класификацији овога рода, стварни обрасци његовог диверзитета на споменутом подручју остали су недовољно познати. У истраживању које је представљено у овом раду, изведена је морфометријска анализа аутохтоних врста рода *Galanthus* са подручја Србије, ради



утврђивања фенотипских разлика међу њима. Истраживање је имало за циљ да укаже на природу њихове варијабилности, као и да одговори на питање да ли се вредности мерених карактера разликују, или пак постоји континуирана варијабилност између узорака.

Полиморфизам је универзална карактеристика живог света, те се јединке исте врсте, између осталог, међусобно разликују по низу спољашњих, морфолошких карактеристика. Фенотипске разлике су последица наследних особина и средине у којој биљка расте. Морфолошка варијабилност може бити мања или већа у погледу висине биљке као и величине и облика листова и томе слично, док је у региону цвета варијабилност по правилу видно мања. Другим речима, генеративни морфолошки карактери биљака су конзервативнији, то јест, стабилнији, за разлику од вегетативних – који су варијабилнији (Marin 2003). Проучавање различитих типова варијабилности има приличан теоријски и практични значај; на пример, оно може послужити за расветљавање проблема везаних за таксономски значај појединих карактера, као и за селекцију материјала са пожељним одликама за практичну примену. Варијабилност морфолошких карактеристика такође осликава генетичку и еколошку адаптивност биљних врста (Lavadinović, Marković 2012).

Род *Galanthus* се обично лако препознаје захваљујући необичној и својственој морфологији, која подразумева два линеарна листа и појединачан повијен бео цвет, састављен од два венца цветних листића, од којих су унутрашњи приближно упола краћи од спољашњих и поседују зелене макуле. Међутим, разграничавање врста овога рода на основу морфолошких карактеристика је проблематично, а инфрагенеричка класификација спорна (Rønsted *et al.* 2013). Таксономија рода *Galanthus* представља сложен научни проблем, што се види из чињенице да у историји таксономије биљака постоји много покушаја да се споменути род класификује (нпр. Beck 1894; Gottlieb-Tannenhain 1904; Kemularia-Nathadze 1947; Traub, Moldenke 1948; Stern 1956; Artjushenko 1970; Davis 1999, 2001b). У тим покушајима, поједини аутори су имали конзервативнији приступ и полазили су од широких концепата врста, док су други прихватили веома уске концепте, што је резултирало препознавањем великог броја врста (до чак 28), са неретко врло сложеном хијерархијом инфраспецијских таксона (Artjushenko 1970). Врсте овога рода није једноставно разликовати и класификовати услед изразите варијабилности морфолошких карактеристика индивидуа, односно, ограничених могућности за јасно дефинисање релевантних морфолошких карактера

(Davis, Barnett 1997). Различљивање врста рода *Galanthus* се углавном заснивало на одликама листова (боја, ширина, вернација), периоду цветања, броју зелених макула на унутрашњим листићима цветног омотача, као и географском распрострањењу (Zonneveld *et al.* 2003). Међу споменутим одликама, присуство или одсуство макула у основи унутрашњих листића цветног омотача, затим количина воштане превлаке на листовима, као и положај листова у стадијуму пупољка су три основне морфолошке одлике за разграничавање таксона рода *Galanthus* (Artjushenko 1970).

Статистичком анализом морфометријских података добијених за ове врсте, утврђено је да су луковице врсте *G. elwesii* значајно дуже и шире од оних у врсте *G. nivalis* – што потврђује литературне податке (Artjushenko 1970; Brickell 1984). У литератури се наводи и да су луковице обеју врста истог облика (Davis 1999, 2001b), у прилог чему сведочи чињеница да није установљена значајна разлика између односа дужине и ширине луковица. Луковице *G. elwesii* из Србије биле су неуобичајено мале за ову врсту и према дужини су више одговарале вредностима које се у литератури наводе за блиско сродну врсту *G. gracilis* (Brickell 1984; Davis 2001b).

Врсте рода *Galanthus* у Србији имају варијабилан број листова (два, три, до четири по јединки), а њихов рукавац је генерално мањег пречника у поређењу са вредностима које се у литератури наводе за ову одлику (Davis 1999, 2001b). Утврђено је да су средње вредности ширине листова у јединки врсте *G. nivalis* пореклом са Озрена (N2), из долине реке Пчиње (N4) и Нишке Бање (N12) приближно једнаке доњој граничној вредности која је наведена у литератури за ову одлику (Zahariadi 1966). Популације су се извојиле као посебна хомогена група према статистичкој разлици утврђеној анализом варијансе међу средњим вредностима за ширину листа. Када је реч о врсти *G. elwesii*, све анализирани популације из Србије одликовале су се необично уским листовима и вредности ове одлике су се добро уклопиле у распон вредности које су у литератури наведене за ширину листова врсте *G. gracilis* (Davis 2001b). Листови су у зависности од проучаване популације и врсте рода у Србији имали варијабилну боју – од зелене до зеленкастоплаве. Допунски, популације пореклом из Пчиње (N4) и Нишка Бање (N12) неретко су се одликовале упадљивом пепељастом пругом дуж средишњег нерва на лицу младих листова.

Без обзира на проблеме у разграничавању типова вернације, вернација је од примарног таксономског значаја у проучавању врста рода *Galanthus* (Webb 1980; Brickell 1984). Ова одлика раздељује род на три групе врста, што је навело једног

енглеског аутора да у зависности од типа вернације све врсте рода класификује у три серије – *Nivales*, *Plicati* и *Latifolii* (Stern 1956). Вернација врста рода *Galanthus* у Србији се осим у виду типичне за обе испитиване врсте (апланатна у *G. nivalis* и суперволутна у *G. elwesii*) појављује и у виду варијабилне суперволутно-апланатне, затим готово суперволутне и готово експликативне. Први тип вернације је био установљен у свих популација врсте *G. elwesii*, док су други као и трећи тип примећени само у појединих примерака обеју врста. Индивидуе врсте *G. elwesii* из Сићевачке клисуре (Е4) показују слабу суперволутну вернацију, која може јасно да се уочи само током првих неколико недеља вегетационог периода, узимајући у обзир једино зреле примерке.

Дужина цветне стабљике по правилу представља висину врста рода *Galanthus*. У зависности од врсте, као и стадијума развића биљке, ова висина варира од 2 cm до преко 20 cm. У случају да стабљика није развијена у потпуности, или стоји под неким углом, онда су највиши део биљке листови (Davis 1999). Према висини, врсте рода *Galanthus* сврставају се у пет група: врло ниске (<8 cm), ниске (8–12 cm), средње високе (12–20 cm), високе (20–30 cm) и врло високе (>30 cm) (Slade 2014). Како је висина цветне стабљике врста рода *Galanthus* са подручја Србије у просеку варира од 113,96 mm до 201,57 mm, може се рећи да популације споменутих врста у Србији претежно припадају средње високим припадницима овога рода.

Анализом материјала врста рода *Galanthus* са подручја Србије, забележено је да су максималне вредности дужине приперка популација врсте *G. elwesii* премашиле максималне вредности наведене у литератури, не само за ову врсту, него и за цео род (Davis 2001b). Сем тога, све максималне вредности ширине приперка и готово све средње вредности ове одлике обеју проучаваних врста премашиле су вредности наведене у литератури за *G. nivalis* (Flora Vascular 2018), као и за цео род (Davis 1999, 2001b). Ово се може објаснити тиме да су наша мерења изведена на размакнутих приперцима, за разлику од литературних података који су највероватније резултат мерења приперака у њиховом природном положају или пак хербаризованом стању. Занимљиво је да су приперци у појединих јединки врсте *G. nivalis* са Суве планине (N17) били листолики и уздужно раздвојени, попут оних у *G. nivalis* var. *europaeus* f. *scharloeki* (Casp.) Beck. Међутим, у новије време се грађа приперка не сматра поузданим карактером, премда је у прошлости била коришћена као помоћни дијагностички карактер (Brickell 1984).

Најмање вредности измерене за дужину цветне петељке већине популација

врсте *G. nivalis* из Србије биле су мање од минималних вредности забележених у литератури за ову одлику (Davis 1999, 2001b). Поред тога, петељка је генерално била мања у популацијама врсте *G. elwesii* у поређењу са доступним подацима за ову врсту и за генерално мању биљку *G. gracilis* (Davis 2001b). Међутим, неопходно је истаћи да се подаци добијени у овом истраживању односе на слободни део петељке (који је изван приперка), док се литературни подаци вероватно односе на њену укупну дужину.

Листићи цветног омотача популација врста рода *Galanthus* са подручја Србије одликују се варијабилним облицима и димензијама, и на њима се повремено могу приметити различити облици аберација. Њихов број варира од нормалног (P3+3), преко P3+6, до P4+4. Дужина спољашњих листића цветног омотача врсте *G. elwesii* са подручја Србије је генерално била мања него што се то очекује, будући да су средње вредности ове одлике приближне најмањој вредности која се у литератури наводи за дужину спољашњих листића проучаване врсте (Webb 1980). Исто се односи и на ширину спољашњих листића јединки *G. elwesii* пореклом из Сићевачке клисуре (E4), у поређењу са литературним подацима (Zeybek, Sauer 1995). Унутрашњи листићи цветног омотача су у неких примерака, као и популација, обеју проучаваних врста са подручја Србије имали ка споља савијене врхове – особито када је реч о врсти *G. elwesii*. Такође, ширина унутрашњих листића ове врсте је генерално била већа него што је то уобичајено, имајући у виду податак да су измерене максималне вредности премашиле максималне вредности из литературе – док су средње вредности биле приближне истој граничној вредности (Brickell 1984; Davis 2001b). Међутим, сматра се да величина листића цветног омотача није поуздана дијагностичка одлика (Brickell 1984). Добијени однос дужина спољашњих и унутрашњих листића цветног омотача проучаваних врста из Србије је у просеку варирао од 1,69 до 2,21 – што углавном потврђује литературне податке (Bishop *et al.* 2001; Cox 2013). Поред тога, занимљиво је да су листићи цветног омотача на једном примерку врсте *G. nivalis* пореклом са Чемернице (популација N1) били једнаких дужина и ширина, формирајући перијант типа *oculiformis*.

На унутрашњим листићима цветног омотача рода *Galanthus* обично се налазе мрље (макуле). Међутим, иако је орнаментација цветова веома значајна у таксономији овога рода, она може да варира и у оквиру исте врсте (Cox 2013). Анализом биљног материјала који је пркупљен у Србији, примећено је да осим што су ове макуле на унутрашњим листићима цветног омотача биле варијабилних облика и величина, оне

су се у појединих примерака појављивале и на спољашњим листићима цветнога омотача, и то како на њиховој спољашњој тако и на унутрашњој страни. Примерак врсте *G. nivalis* је поред апикалне макуле на унутрашњим листићима цветног омотача имао и базалну макулу. Овај примерак је пронађен на Белави (популација N10).

Занимљиво је запазити да је у неких узоркованих популација рода *Galanthus* са подручја Србије дужина прашника била већа од максималне вредности наведене у литератури за обе проучаване врсте (Delipavlov 1971; Flora Vascular 2018).

Величина плодника у готово свих узоркованих популација *G. elwesii* из Србије била је приближна оној која се у литератури бележи за врсту *G. gracilis* (Stern 1956). У појединих популација врсте *G. nivalis*, вредности забележене за дужину стубића тучка биле су мање од оне наведене у литератури за ову врсту, мада је било и таквих које су премашиле максималне вредности наведене у литератури за ову одлику (Weryszko-Chmielewska 2016). Сем тога, иако је за представнике рода карактеристично да дужина стубића тучка буде већа од дужине прашника (Brickell 1984), она је у оних биљака које потичу са планине Радан (N15) у просеку била мања. Када је реч о популацијама врсте *G. elwesii*, стубић тучка је генерално био дужи него што је то очекивано, уколико се добијене вредности за дужину стубића тучка упореде са одговарајућим подацима из литературе (Stern 1956). Осим у величини, плодник обеју проучаваних врста са подручја Србије варирао је и у облику – од издуженог, преко скоро цилиндричног, до сферичног.

Вредности пречника плода измерене на материјалу врсте *G. nivalis* са подручја Србије премашиле су обе граничне вредности забележене у литератури за ову одлику (Van Ooststroom, Reichgelt 1964; Davis 2001b). Такође, плодови врсте *G. elwesii* са територије Србије су генерално мањи него што се то према литератури очекује за ову врсту (Brickell 1984). Према у литератури нема података о величини плода врсте *G. gracilis*, може се претпоставити да су плодови ове врсте у просеку мањих димензија него они у *G. elwesii*, пошто је то случај и са другим деловима биљке, што такође може указивати на сличност између популација врсте *G. elwesii* из Србије са врстом *G. gracilis*. Утврђене вредности пречника семена популација *G. nivalis* из Србије биле су изван опсега вредности које су у литератури наведене за ову одлику (Van Ooststroom, Reichgelt 1964; Flora Vascular 2018).

Према вредностима коефицијента варијације, већина мерених морфолошких одлика двеју проучаваних врста рода *Galanthus* у Србији показала је умерен степен

варијабилности ( $CV=10-20\%$ ), чиме се потврђују подаци из литературе (Budnikov 2011; Sidjimova 2006). Слично резултатима које наводи Radić (2000), у групу веома варијабилних морфолошких карактера спадају дужина цветне петељке, дужина листа, висина стабљике и пречник плода. Најнижи коефицијенти варијације забележени су за однос дужина спољашњих и унутрашњих листића перигона, дужину прашника, дужину стубића тучка, као и дужину унутрашњих листића перигона. Но, у појединим популацијама *G. nivalis* из западне Украјине, одређене одлике, као што су ширина листа, дужина приперка и ширина унутрашњих сегмената перигона, такође су биле врло варијабилне (Budnikov 2011), док је најваријабилнија одлика *G. elwesii* у Бугарској била ширина листа ( $CV=15,3-28,9\%$ ) (Sidjimova 2006). Сем тога, Radić (2000) бележи да су ширина листа и ширина унутрашњих листића цветног омотача *G. nivalis* на Фрушкој гори имали коефицијент варијације 22,6%. Такође, Korkut (1994) констатује изразиту варијабилност свих проучаваних карактера врсте *G. elwesii*, осим када је реч о дужини унутрашњих листића цветног омотача.

Анализа варијансе је показала статистички значајне разлике између средњих вредности свих проучаваних карактера на нивоу популација врста рода *Galanthus* у Србији и значајан допринос свих карактера општој диференцијацији популација. Међу њима, карактери који су у највећој мери допринели диференцијацији били су ширина листа, однос дужина и ширина спољашњих и унутрашњих листића цветног омотача и дужина стубића тучка. Насупрот томе, карактери који најмање доприносе диференцијацији популација су дужина спољашњих листића цветног омотача, затим дужина приперка и дужина прашника.

Имајући у виду велику варијабилност дужине листа, дужине петељке и висине стабљике, мултиваријатне статистичке анализе су изведене на основу преосталих 13 морфометријских карактера проучаваних на нивоу популација. Слично резултатима које наводи Korkut (1994), осам од ових карактера (пречник рукавца, ширина листа, ширина приперка, дужина и ширина спољашњих листића цветног омотача, дужина унутрашњих листића цветног омотача, однос дужина спољашњих и унутрашњих листића цветног омотача и пречник плодника) није имало нормалну расподелу, те је за њих најпре урађена трансформација података.

Мултиваријатна морфометријска анализа и кластер анализа су показале да су проучаване популације морфометријски диференциране у неколико посебних група (поткластера). У каноничкој дискриминантној анализи – карактери ширина

листа, дужина спољашњих листића цветног омотача, дужина унутрашњих листића цветног омотача, као и однос дужина спољашњих и унутрашњих листића цветног омотача, били су одговорни за диференцијацију дуж обеју оса. Поред тога, карактер ширина спољашњих листића цветног омотача је имао допунски утицај на прву осу, док су карактери дужина прашника и дужина стубића тучка имали утицаја на другу осу. Према класификационој анализи проценти исправно класификованих јединки у оквиру група је редом био 97%, 94%, 97% и 98%. Прва група окупља популације пореклом из различитих делова земље, док друга, трећа и четврта група здружују географски суседне популације. Популације врсте *G. nivalis* из југоисточне и источне Србије, тачније оне пореклом из долине реке Пчиње (N4), Нишке Бање (N12) и са Озрена (N2), груписане у другом поткластеру, разликују се од осталих популација ове врсте по уским листовима, који у младости поседују истакнуту воштану превлаку дуж средишњег нерва (као у врсте *G. reginae-olgae*). Присуство сличних популација на Балканском полуострву наводи се у литератури (Stern 1956; Davis 1999, 2001b; Buvson 2010), али за подручја словеначке Истре, Далмације, приморја Црне Горе и Албаније. Трећи поткластер у оквиру врсте представљен је једном популацијом, пореклом са планине Радан (N15), која се може једноставно морфолошки одредити по стубићу тучка који је у просеку краћи од прашника.

Може се рећи да је морфолошка варијабилност биљака последица генетичке структуре, старости јединки, еколошких услова у којима оне расту и других чинилаца (Buvson 2007, 2009, 2010). Стога се у истраживању морфологије биљака мора водити рачуна да се анализиране јединке налазе у истој фази онтогенетског развића и да су по могућству гајене у истим еколошким условима. У том случају, под претпоставком да су анализе изведене истом методом, добијене квалитативне разлике представљају резултат кинетичких разлика између анализираних узорака (Marin 2003). С обзиром да је истраживање, које је представљено у овом раду, изведено у огледним условима, уочена диференцијација може бити последица генетичких и еволутивних чинилаца и не би било неочекивано уколико би постојали криптични таксони у оквиру онога који се тренутно назива „*Galanthus nivalis*”. На пример, у Грчкој је недавно описана криптична врста *G. samothracicus* (слична врсти *G. nivalis*) (Tan *et al.* 2014), што сведочи у прилог мишљењу да је појава криптичне специјације један од важних чинилаца у процени специјског диверзитета на Балканском полуострву. Међутим, у складу са мишљењем које даје Davis (1999), географске варијанте *G. nivalis* не треба описивати у

рангу званичне таксономије, пошто би то изазвало нестабилност у већ врло сложеној и захтевној класификацији рода. Варијабилност врсте *G. nivalis* приписује се њеном широком распрострањењу (Davis 1999, 2001b; Waldorf 2012). Наиме, да би опстале у различитим условима спољашње средине, морфолошке одлике биљних врста које су широко распрострањене често варирају у значајној мери. При томе су листови више изложени утицајима спољашње средине него било који други органи, те се промене њихових карактеристика тумаче као адаптације на специфичне услове станишта (Leymarie *et al.* 1999; Charles, David 2003). Сем тога, забележена су одступања у оба смера у готово свих органа врсте *G. nivalis*, у зависности од еколошких услова при којима она у природи расте (Jordanov 1964). Велика морфолошка варијабилност *G. nivalis* се одсликава бројем таксона које су различити аутори описали као варијетете или засебне врсте широм њеног ареала. То су *G. montana* Schur. из Немачке, *G. nivalis* var. *minus* Ten. из Италије, *G. imperati* Bertol. са Сицилије, *G. nivalis* var. *carpaticus* S. S. Fodor из Украјине и други (Davis 1999; Bishop *et al.* 2001). Ови различити географски облици врсте су веома слични типичној биљци, са свим основним одликама те врсте, али поседују одређене разлике које су константне, а могле су настати као резултат прилагођавања специфичним условима географских локалитета, као и просторне изолованости (Stern 1956). Тако, јединке *G. nivalis* које расту на источној граници ареала врсте, у околини Кијева и Беле Цркве у Украјини, видно се разликују од типичног западноевропског облика врсте по мањим димензијама (Artjushenko 1970). Биљке из Шпаније (западна граница ареала врсте *G. nivalis*) одликују се изразитом међусобном сличношћу – а разликују се од типичних представника дате врсте по мањим димензијама свих делова биљке (Stern 1956). Најзад, у клисури Чакор у Црној Гори, пронађен је таксон који тек треба званично класификовати. Зреле јединке у овој популацији имају по четири листа и апланатну до слабо суперволутну вернацију. Крајеви листова су субреволутни до експликативни. Приперак је дуг и широк, и обавијен око петељке половином своје дужине, држећи петељку у готово усправном положају. Висином, бојом листова, као и орнаментацијом унутрашњих сегмената перијанта, примерци у овој популацији личе на врсту *G. nivalis*, али су потребна даља истраживања не би ли се њихов таксономски статус разрешио (Bishop *et al.* 2001). На основу вишегодишњих проучавања фенотипске разноврсности *G. nivalis* у Словенији, Вавсон (2007, 2008, 2010, 2011) класификује варијабилност ове врсте по облику цвета; броју листића цветног омотача; величини, броју и облику цветних листића; облику



унутрашњих листића цвета; затим макулама на спољашњим листићима; макулама на унутрашњим листићима цвета (облик и боја); облику и боји плодника; особинама брактеја (облик, величина и број); као и особинама листова (број, ширина и боја). Према мишљењу једног бугарског аутора (Jordanov 1964) у Бугарској нема постојаних комбинација морфолошких одлика *G. nivalis*, те је неосновано њихово груписање у различите форме, варијетете, па чак и врсте, како то поједини аутори чине. С друге стране, у домаћој литератури се за АП Војводину бележи прилична варијабилност *G. nivalis*, особито на Фрушкој гори. Овде су према класификацији коју предлаже Соб (1973) забележени бројни инфраспецијски таксони. Према броју цветних стабљика констатована је форма *biscapus* (Вожа 1979; Вожа, Васић 1986; Радић 2000), док је на основу броја асимилационих листова забележена *f. trifolius* (Obradović, Вожа 1985; Радић 2000). Према ширини листова, дужини спољашњих листића цветног омотача и величини целе биљке, констатован је варијетет *major* (Вожа 1979; Вожа, Васић 1986; Радић 2000), док према ширини листова – форма *latifolius* (Radić 2000). На основу варијабилности облика спољашњих листића цветног омотача, забележене су три форме: *platyepalus*, *parviflorus* (Radić 2000) и *pictus* (Voža, Obradović 1980; Radić 2000). Унутрашњи листићи перигона су такође били варијабилни, те су према њиховом облику, величини и броју, као и по облику макула на њима, забележене форме *hemileucos* (Radić 2000), *lutescens* (Voža, Obradović 1980; Radić 2000), *albus* (Voža, Obradović 1980; Voža, Vasić 1986; Radić 2000), као и *erdödensis* (Radić 2000). Такође, примећена су одступања од типичне морфологије проучаване врсте и у погледу броја брактеола у приперку, броја листића цветног омотача, боје макула (Radić 2000), као и облика плодника (Voža, Obradović 1980; Radić 2000). Но, и поред могућности да ће се након будућих истраживања указати потреба и за усвајањем одређених инфраспецијских таксона врсте *G. nivalis*, сматра се да за то тренутно нема оправданих разлога (Davis 1999, 2001b).

С друге стране, *G. elwesii* лако може бити замењена врстом *G. gracilis*, пошто обе ове врсте имају исти тип макула на унутрашњим листићима омотача цвета и листови им поседују исти спектар зеленкастоплаве боје. Оне се обично могу разликовати према положају листова у пупољку – будући да су листови врсте *G. gracilis* апланатне вернације, док су они у *G. elwesii* суперволутни. Сем тога, листови *G. gracilis* су готово увек спирално увијени у вертикалној оси, док врста *G. elwesii* тек покаткад има листове увијене на овај начин (Davis 1999, 2001b). У врсте *G. gracilis*, крајеви унутрашњих

сегмената перијанта су обично ка споља савијени, док су у *G. elwesii* они мање или више равни. Врста *G. elwesii* је обично крупна биљка, широких листова и великих цветова, док је *G. gracilis* обично мала биљка, са уским листовима и ситним цветовима (Brickell 1984; Davis 1999, 2001b). Но, *G. elwesii* је морфолошки варијабилна врста. У литератури се бележи да на површини од само 10 m<sup>2</sup>, висина јединки ове врсте може варирати од 8 до 25 cm, ширина листова од 0,8 до 2,7 cm, а дужина цветова од 1,8 до 3,5 cm. Такође, јавља се велика разноврсност облика и величине зелених макула на унутрашњим сегментима перијанта. Облик затворених цветова може бити лоптаст, елипсоидан или крушкаст. Насупрот томе, врста *G. gracilis* обично не достиже висину преко 10 cm, а листови јој често нису шири од 7 mm. Ипак, поједини њени облици могу бити знатно већих димензија. Примерци ове врсте који се јављају у западној Турској достижу висину и до 18 cm и имају листове широке до 2,5 cm, а цветове дуге и 3,5 cm (Davis 2001b). Значајан је и податак да је распрострањење ових двеју врста углавном симпатрично (Davis 1999, 2001b). Све наведено указује на чињеницу да је вернација листова кључни карактер за разликовање ових врста (Davis 1999, 2001b). Подаци добијени за дужину луковице, ширину и вернацију листова, положај врхова унутрашњих листића цветног омотача и пречник плодника испитиваних популација *G. elwesii* са подручја Србије одговарају како врсти *G. elwesii* тако и *G. gracilis*. Сличне резултате наводи Sidjimoва (2006), када је реч о ширини листа, ширини спољашњих листића цветног омотача и дужини и ширини унутрашњих листића цветног омотача *G. elwesii* у Бугарској. Међутим, резултати кластер анализе указују на релативно високу сличност међу испитиваним популацијама ове врсте у Србији. У прилог томе иде и податак да су уски листови, варијабилна вернација, као и генерално мање димензије целе биљке, уобичајене одлике врсте *G. elwesii* са подручја Балканског полуострва у поређењу са њеним популацијама у Турској (Rønsted *et al.* 2013). Због тога се може закључити да врста *G. gracilis* није заступљена у Србији. У ствари, према Rønsted и сарадницима (2013), популације врсте *G. elwesii* на Балкану могу представљати засебан инфраспецијски таксон или чак посебну врсту.

Морфолошка варијабилност биљака може бити последица и интерспецијског укрштања. Познато је да су многе врсте рода *Galanthus* интерфертилне, вероватно отуда што потичу од заједничког претка из не тако далеке прошлости. Тако су врсте *G. nivalis*, *G. plicatus*, *G. elwesii* и *G. gracilis* несумњиво међуопложне (Cox 2013). Тренутно постоји само један добро документован хибрид у оквиру рода *Galanthus* који се јавља

у природи, настао између *G. nivalis* и *G. plicatus* subsp. *byzantinus*, назван *G. xvalentinei* nothosubsp. *subplicatus*. Ипак, могуће је да постоје и други хибриди између врста овога рода, имајући у виду да на свим подручјима на којима се ареали двеју или више врста преклапају (или су се у прошлости преклапали) постоји вероватноћа проналажења хибрида. Има података који наговештавају да су се врсте *G. gracilis* и *G. elwesii* укрстиле у природи (Webb 1978), но то до данас није доказано и поједини истраживачи ту идеју одбацују (Kamari 1982). Постоје сведочанства која подржавају претпоставку да је *G. xallenii* Baker хибрид природног порекла, али може бити и баштенског порекла. Могуће је да се хибридизација јавила и између *G. nivalis* и *G. reginae-olgae* subsp. *vernalis*, као и између врста *G. nivalis* и *G. plicatus*. Међутим, ниједан од ових хибрида још није потврђен у природи (Bishop *et al.* 2001).

Без обзира на питања званичне таксономије, биљке које поседују декоративна својства могу бити уведене у културу као хортикултурне биљке (Јовановић *et al.* 2018), будући да и најмање назнаке морфолошких промена завређују пажњу селекционара и оплемењивача. Врсте рода *Galanthus* су већ одавно познате у хортикултурној пракси западних земаља, док у Србији оне ни данас немају широку примену. За разлику од варијабилности на нивоу популација – индивидуалне морфолошке варијације су покаткад краткорочне аномалије, које упућују на то да је биљка из одређеног разлога имала ометен развој током вегетационе сезоне; међутим, оба типа варијабилности исто тако могу указати на потенцијални настанак новог култивара (Cox 2013). На тај начин селекционисани биљни материјал се даље размножава вегетативним путем, јер вегетативна репродукција осигурава потомство које је генетички идентично матичној биљци (Bishop *et al.* 2001). Морфолошке одлике које опстају током дужег периода сматрају се стабилним. Многе биљке су остале неименоване, зато што су исувише варијабилне, или пак недовољно фенотипски упечатљиве, како би заслужиле назив култивара (Cox 2013). Ипак, поједине варијанте, које су најпре биле оцењене као нестабилне, касније су дале стабилно потомство. Искуства показују да и појединачне, веома необичне варијанте, могу бити стабилне. Како би се повећала вероватноћа у проналажењу стабилних форми, неопходно је имати довољан број индивидуа са различитих локалитета, пошто је у одређених морфолошких варијаната честа појава изостанка цветања у наредним годинама – чиме се процес одабира нових гајених форми знатно компликује и успорава (Bavcon 2010). Осим што култивари могу бити предмет селекције из природних популација, они су исто тако све више производ

човекових интервенција. Овако добијене биљке морају се истицати морфолошким одликама по којима се разликују од осталих регистрованих култивара. Поред тога, овакве биљке морају имати униформне и стабилне фенотипске особине (Сох 2013). Познате групе гајених облика врста рода *Galanthus* су *Poculiformis*, *Virescent*, *Green-tipped*, *Sandersi*, као и друге. Списак култивара овога рода тренутно садржи око 1500 различитих назива биљака и увећава се сваке године (Bishop *et al.* 2001). Ове биљке се од изворних врста најчешће разликују по величини и облику цвета, макулама на листићима цветнога омотача и периоду цветања, као и другим битним особинама (Сох 2013). Међутим, сматра се да су многи старији култивари заправо ишчезли у култури и да су сачувана само њихова имена, те да споменути списак култивара треба подвргнути строгој ревизији (Davis 1999; Bishop *et al.* 2001). У складу са резултатима истраживања врста рода *Galanthus* са подручја Србије, оцењује се да популације врсте *G. nivalis* пореклом из југоисточне и источне Србије, особито из долине реке Пчиње (N4), Нишке Бање (N12), као и све популације *G. elwesii*, имају високе декоративне особине и представљају одличан почетни материјал за оплемењивање нових гајених таксона.

### 6.3. Фенологија рода *Galanthus* у Србији

Почетак и трајање фенофаза биљака нису условљени једино генетички, него и спољашњим утицајима (Најкова *et al.* 2009), те биљке морају бити способне да свој генетички условљен циклус прилагоде факторима спољашње средине (Röthlisberger 2001). Услед осцилација температуре ваздуха, почетак цветања и листања у пролеће и крај вегетације у јесен могу варирати и по неколико недеља (Bertin 2008). С једне стране, реч је о годишњим колебањима временских прилика, с друге стране постоје дугорочне климатске промене, као и нагле, кратке и неповратне промене услова спољашње средине, које представљају тежак изазов стратегији преживљавања биљака (Röthlisberger 2001). Почетак и трајање цветања, листања и плодоношења такође варирају у зависности од локалитета, па различите карактеристике локалитета – као што су микроклима, земљиште, геолошка подлога, надморска висина, као и друге карактеристике станишта – делују на фазе биљног развића (Jovančević 1952; Thuiller *et al.* 2008).

Фенолошка истраживања, као важан део проучавања биологије врста, пружају

корисне информације о екологији, дистрибуцији и еволуцији врста (Sing, Kushwaha 2006). Врсте рода *Galanthus* су вишегодишње луковичасте биљке, кратког периода онтогенетског развића, чији се животни циклус дели на две основне фазе – надземну, која се везује за појављивање листова и цветова изнад површине земље; и подземну, везану за процесе који се одвијају унутар луковице (Artjushenko 1970). Део циклуса који се одвија под земљом обично се дешава од касног пролећа до јесени и зиме; премда се уобичајено назива периодом мировања, луковица је заправо у том периоду физиолошки активна и нови изданак се развија у њој (Bishop *et al.* 2001). Почетак и завршетак надземне фазе развића јединки зависе углавном од географске ширине, као и надморске висине. Тако јединке врсте *G. woronowii* на кавкаској обали развиће започињу крајем фебруара или марта, док јединке врсте *G. platyphyllus* у алпској зони главног кавкаског гребена ово чине крајем маја или почетком јуна (Artjushenko 1970). На транскарпатским низинама, развиће јединки *G. nivalis* отпочиње крајем фебруара, док је на вишим надморским висинама на овом подручју почетак њиховог развића нешто померен и краћи (Budnikov, Kricsfalasy 1994). У Санкт Петербургу, развиће јединки врста рода *Galanthus* отпочиње крајем марта, почетком априла (Artjushenko 1970). Просечно трајање сезонског развића јединки врста овога рода је од 4 до 4,5 месеца (Budnikov, Kricsfalasy 1994).

Развиће јединки врста рода *Galanthus* сваке године отпочиње с наступањем топлих временских прилика. У то време над површином тла појављују се листови и цветни пупољци, покаткад пробијајући се кроз слој снега, те са растом температуре ваздуха изнад 0°C ове јединке започињу цветање. Према Artjushenko (1970), у Санкт Петербургу, развој листова и масовно цветање се најчешће могу уочити средином априла. Цветање траје око 20, 25 дана. Крајем априла или почетком маја цветање се углавном окончава, док се развој листова наставља до средине маја. Листови одумиру једновремено са сазревањем плодова, или недуго након тога; плодови се образују крајем маја или почетком јуна. У то време, наступа одумирање свих надземних делова биљке. Са завршетком раста надземних делова, у луковици се наставља развитак сочних љуспи, које су настале у претходној години, и започиње формирање новог вегетационог пупољка. Средином јула образује се зачетак цвета – који је до краја августа већ потпуно формиран – а при његовој основи образује се зачетак новог вегетационог пупољка (Artjushenko 1970). С доласком хладнијег времена и јесењих падавина, на доњем крају луковице почињу се развијати нови адвентивни коренови

на месту одумрлих (Artjushenko 1970; Bishop *et al.* 2001). Зачеци листова и цвета настављају развиће још неко време, промаљају се из сувих љуспи луковице, допиру до површине земље и у том стадијуму презимљују (Artjushenko 1970).

Фенофаза која се најчешће прати је цветање. Цветање је резултат интеракције генетичких фактора врсте и фактора спољашње средине (Cenci *et al.* 1996). Почетак цветања је у спрези са многим факторима спољашње средине, као што су следећи: (1) температура; (2) дужина дана; (3) степен склопљености вегетације; (4) активност опрашивача; и (5) микроклиматски услови (Shetler, Wiser 1987). Од свих фенофаза, цветање се најлакше уочава, и оно је веома погодно за проучавање екологије, као и физиологије врсте (Cenci *et al.* 1996). Време цветања је значајно, пошто је у вези са репродукцијом врста и њиховим опстанком. Цвет је у таксономском и еволутивном смислу најважнији део биљке, а неретко и најупадљивији и најдекоративнији биљни орган (Petković, Obratov-Petković 2010).

Основни критеријум за објективну процену фенофазаâ јесте да фенофаза која се бележи подразумева промену која се лако уочава, наступа брзо и неповратна је. Када је реч о почетку фенофазе цветања, видљива изложеност прашника и жига тучка је стандардни фенолошки критеријум (Blades *et al.* 2008). Тако се почетком цветања за одређену врсту на истраживаном подручју обично сматра онај дан када први цвет почиње да расипа полен, а жиг постане рецептиван (Shetler, Wiser 1987). Почетак цветања висибоба је тренутак када су се спољашњи листићи размакли, а прашнице и унутрашњи листићи цветног омотача постали видљиви (Jochner, Menzel 2015).

Укупан период цветања врста рода *Galanthus* је дуг и протеже се од септембра до априла. Врста *G. reginae-olgae* цвета међу првима, док је *G. platyphyllus* једна од врста овога рода са касним периодом цветања у природи (Cox 2013). Време цветања се обично подудара са активношћу опрашивача, која је највећа током топлог и лепог времена; но, цветање се не дешава увек за време оптималних услова за опрашиваче. На Балкану, врхунац периода цветања врста рода *Galanthus* је обично од краја јануара до средине фебруара – у доба године када се већина других родова налази у зимском мировању. Висибобе могу одолети најсуровијим зимским условима, преживљавајући више степени испод нуле (°C), чак и у дужем периоду. За разлику од других раних пролећница, као што су врсте родова *Helleborus* L. и *Arum* L., које постају опуштене услед ниских температура (-10°C), многе врсте висибоба у то време делују готово

свеже. Чак и када биљке полегну током ледених ноћи (на испод  $-15^{\circ}\text{C}$ ), оне се поново усправљају, отварајаћи цветове већ са првим зрацима новог дана (Davis 1999).

Време цветања врста рода *Galanthus* је варијабилна одлика – разликује се чак и у оквиру исте врсте рода (Zonneveld *et al.* 2003). Резултати овде изнетих фенолошких осматрања потврђују постојање значајних фенолошких разлика између проучаваних популација врста овога рода са подручја Србије. Варијабилност почетка фенофазе цветања популација које су анализирани у огледним условима обухватила је период од средине јануара све до почетка марта. У свакој анализираној години, фенофаза цветања отпочела је најраније у узоркованих јединки врсте *G. nivalis* пореклом са Озрена (N2), из долине реке Пчиње (N4) и Нишке Бање (N12), а најкасније у јединки ове врсте које потичу са планина Чемернице (N1) и Таре (N3). Укупна разлика у фенофази цветања од најранијих до најкаснијих популација износила је приближно седам недеља. У анализи фенолошког обрасца, установљено је да све анализирани популације показују релативну стабилност у три године осматрања у односу на време почетка цветања, стога су саобразно са статистички утврђеним хомогеним групама издвојене фенолошке групе. Ове групе популација, у поређењу са класификацијом према времену цветања коју је предложила Slade (2014), могу се окарактерисати као раноцветајуће (група 1), средњоцветајуће (групе 2–7) и касноцветајуће популације врста рода *Galanthus* (група 8).

Будући да су популације проучаване у климатски уједначеним условима, може се претпоставити да утврђене разлике између њих проистичу из генетичких разлика, тачније одговора генетичке компоненте на климатске варијације које су наступиле између анализираних година. Померање почетка цветања између година било је од четири до 11 дана – као последица ефекта температуре. Но, резултати истраживања указују на постојање јединки које из године у годину задржавају исти фенолошки ниво. Другим речима, упркос померањима почетка цветања, услед утицаја годишњих климатских варирања, фенофаза цветања испољава исти тренд, то јест, сваке године отпочиње у приближно исто време. То потврђује литературне податке да, иако време цветања врста може веома да варира од године до године, свака биљка има своје приближно време цветања и постоји одређени фенолошки образац цветања током вегетационе сезоне (Shetler, Wiser 1987). Schaber (2002) обједињује резултате многих студија, у којима се бележе различитости у фенолошком понашању биљака између различитих провенијенција исте врсте. Према запажањима споменутог аутора, бројна

истраживања, углавном експериментална, указују на разлике у фенолошком развоју индивидуа исте врсте, различитих провенијенција или фенотипова. Тако је утврђено да постоје ране и касне јединке исте врсте, што је информација која се већ дуго примењује у шумарству и пољопривреди за потребе селекције. Slade (2014) истиче да иако цветање висибоба јесте варијабилна одлика и може отпочети више од неколико седмица раније или касније у зависности од сезонских временских прилика или услова средине (земљиште, надморска висина, клима, географска ширина), висибобе цветају према мање или више утврђеном редоследу у којој год се климатској зони налазиле. Davis (1999) наводи да је време цветања сваке врсте рода мање или више одређено, иако осцилације у времену цветања и до шест месеци нису неуобичајене. Ове осцилације су углавном контролисане локалним климатским условима, при чему најважније климатске параметре представљају температура земљишта и ваздуха, као и количина падавина. Према Slade (2014), фенофаза цветања на нивоу рода отпочиње у јесен, са на пример врстом *G. reginae-olgae* и култиваром *G. elwesii* 'Peter Gatehouse', затим се наставља средином зиме са *G. elwesii* 'Barnes', *G. elwesii* 'Broadleigh Gardens' и *G. plicatus* 'Hunton Herald'. Крајем децембра, цветају *G. plicatus* 'Three Ships' и *G. Faringdon Double*, а у јануару *G. John Gray*. Након средине сезоне (крај јануара, фебруар), када је у цвету већина врста и култивара, од почетка до средине пролећа (март–април), појављују се *G. plicatus* 'Augustus', *G. plicatus* 'Baxendale's Late' и *G. Miller's Late*, као и врсте *G. ikariae*, *G. platyphyllus*, *G. plicatus* и *G. woronowii*. Слично томе, Вавсон (2011) бележи да, упркос променљивим условима током година, одређени примерци врсте *G. nivalis* у лејама Ботаничке баште у Љубљани цветају у одређено време. Међу њима су веома ране јединке, али и оне које отпочињу цветање тек у априлу. Међутим, Slade (2014) додаје и то да неуобичајено хладне зиме у појединим годинама могу одложити цветање раних висибоба и пореметити општи фенолошки образац. Са наступањем погоднијих временских прилика, том приликом цветање свих висибоба одиграва се готово истовремено и кратког је трајања.

Цветови врста рода *Galanthus* у просеку трају месец дана – што је дуг период у поређењу са другим луковичастим биљкама, чак и другим припадницима фамилије Amaryllidaceae. Уколико су климатске прилике неповољне, услед веома ниских или веома високих температура – цветови врста овога рода неће трајати више од три недеље. Међутим, ако су услови повољни, цветови могу трајати и до шест недеља (Davis 1999).



Проучавајући *ex situ* колекцију различитих популација врста *G. nivalis* и *G. elwesii* са подручја Бугарске, Sidjimoва (2014) запажа да су се јединке пореклом са већине локалитета ове земље развиле у исто време, осим када је реч о онима које су потекле са надморских висина преко 1500 m (Триград, Козја стена, врх Баба). Ове јединке су имале померене фенофазе за два до три дана. Сличан тренд фенофазе почетка цветања показао је и биљни материјал рода *Galanthus* из Србије. Тако, јединке пореклом из популација које расту на већим надморским висинама ( $\geq 1000$  m) углавном припадају каснијим фенолошким групама у погледу времена почетка цветања. Тачније, од осам узорака врсте *G. nivalis*, који потичу из планинских популација, њих шест припада групама 7 и 8, а две популације – групама 5 и 6. Изузетак томе су популације врсте *G. elwesii*. Од укупно четири узорка, три потичу са надморских висина од преко 1000 m, али су све јединке ове врсте припале групама 3 и 4 – у односу на почетак фенофазе цветања. Ово се може објаснити чињеницом да врста *G. elwesii* по правилу цвета раније него *G. nivalis* (Adamović 1911; Petković *et al.* 1982; Waldorf 2012), али и да постоје форме врсте *G. elwesii* које цветају касније од *G. nivalis* (Waldorf 2012). Тако су Petković и сарадници (1982) приметили да у баштенским условима *G. elwesii* цвета и 10 до 15 дана раније од *G. nivalis*. С друге стране, померена фенофаза цветања појединих популација врсте *G. nivalis*, које су цветале касније него што се то очекивало, може се објаснити њиховом адаптацијом на специфичне локалне услове у природи, као што је дуго задржавање плавне воде (популација из Обедске баре), или изложеност северној страни света (популација са Вршачких планина). Слично наведеном, изложеност јужној страни света може бити разлог због чега је популација са Радана цветала нешто раније него што се то очекује сходно њеном висинском положају.

Разлике у фенофази цветања популација врста рода *Galanthus* у природи и њихових јединки гајених у урбаним условима нису биле предмет истраживања у овом раду, али се може очекивати да оне постоје. Тако, Sidjimoва (2014) примећује да је цветање биљака у вртној колекцији рода *Galanthus* са подручја Бугарске отпочело 10 до 12 дана раније од цветања ових популација у природним условима. Roetzer и сарадници (2000), истражујући разлике у фенофазама почетка раног (цветање врста *G. nivalis* и *Forsythia* sp.) и правог пролећа (цветање врста *Prunus avium* L., *Malus domestica* Borkh.) у урбаним и руралним подручјима Хамбурга, Франкфурта, Минхена, Беча, Базела, као и Хура, указују на то да, упркос регионалним разликама, у готово свим

случајевима проучаване врсте цветају раније у урбаним него у руралним подручјима. У урбаним подручјима, забележено је померање за око четири дана, када је реч о почетку раног пролећа, а за око два дана када је реч о почетку правог пролећа.

Фенолошка опажања могу послужити и као показатељ еколошких услова. Тако Adamović (1909), на основу опажања цветања врсте *G. nivalis* у Београду (1899–1904. г.) и Врању (1893–1896. г.) и на основу поређења резултата са одговарајућим литературним подацима за Беч и Сарајево, закључује да су температурне прилике знатно повољније у Београду него у Бечу, на шта указују и други индикатори, попут присуства термофилних (суб)медитеранских флорних елемената у првом подручју. За дати период осматрања, аутор наводи да је фенофаза почетка цветања врсте *G. nivalis* у просеку наступала 28. фебруара у Београду и 25. фебруара у Врању, а 2. марта у Бечу и 5. марта у Сарајеву. До сличног закључка о температурним приликама аутор долази и при поређењу резултата за Београд и Врање, будући да је према његовим осматрањима врста у просеку цветала 3 дана раније у Врању, па се може констатовати да је присуство термофилних (суб)медитеранских елемената веће у том подручју.

Биљна фенологија је веома корисна за истраживање климатских промена, пошто су фенолошке појаве које се одигравају у пролеће – цветање и листање – веома осетљиве на температурне осцилације (Sparks, Carey 1995; Menzel, Fabian 1999). Фенолошка истраживања се често спроводе ради утврђивања утицаја климатских промена на биљни свет (Jochner, Menzel 2015). Она могу пружити значајне увиде у промене локалних и светских климатских прилика, при чему врсте које цветају раније у вегетационој сезони показују већу варијабилност периода цветања током година, него оне које цветају касније (Črepinšek *et al.* 2009). Због тога су врсте рода *Galanthus* врло погодне за климатолошка истраживања. Тако, почетак цветања врсте *G. nivalis* означава почетак првог фенолошког периода – који се назива „раним пролећем” (Weryszko-Chmielewska, Chwil 2016). Развој стотине биљака (међу којима је и врста *G. nivalis*) прати се сваке године у ботаничким бапгама у Кју и Вејкхерст у Енглеској и бележи се њихово време цветања. Ова истраживања су показала да се у последњих 50 до 60 година главни период цветања врсте *G. nivalis* померио готово за месец дана – из фебруара у јануар (Cox 2013). Сем тога, предвиђа се да ће у условима удвостручене концентрације CO<sub>2</sub> у ваздуху (што се очекује око 2035. године), *G. nivalis* у северној Немачкој цветати око две недеље раније него у садашњости, а у време утростручене концентрације CO<sub>2</sub> (оčekиване око 2085) њено време цветања биће умерено за чак

четири недеље (Maak, Storch 1997). У урбаним срединама, глобално отопљавање климе као резултат природних процеса и антропогених утицаја довело је до ранијег цветања биљака за 29 дана за период од 40 година (Selby *et al.* 2005). Раније наступање пролећа бележи се у различитим деловима Европе (Menzel *et al.* 2006). Фенолошки подаци Међународних фенолошких башти за период 1969–1998. год. показују да просечни почетак вегетационе сезоне широм Европе наступа осам дана раније (Chmielewski, Rötzer 2002). Једно истраживање (Chmielewski, Rötzer 2001) указује на то да загревање ваздуха у рано пролеће (фебруар–април) за 1°C изазива померање почетка вегетационе сезоне за седам дана. Према дугорочним трендовима пролећних фенофаза у Словенији за период 1955–2000. год., забележено је померање почетка цветања врсте *G. nivalis* за -3,7 дана по деценији (Črepinšek, Kajfež-Bogataj 2004). Упоређујући своја опажања са ранијим фенолошким подацима, Röthlisberger (2001) примећује да многе врсте биљака у кантону Цуг у Швајцарској имају умерено време цветања ка зимској сезони, те *G. nivalis* у овом кантону често цвета пре почетка марта, покаткад и пре 12. фебруара.

Опажање и процењивање фенолошких периодичитета, особито уколико се спроводе дугорочно, могу допринети бољој примени гајених биљака у пејзажној архитектури (Bulíř 2011). Познавање ових периодичитета је корисно за разврставање полазног материјала у индивидуалној селекцији, будући да је наступање почетка појединих фенофаза у знатном степену под генетичком контролом (Matziris 1994). Према подаци изнети у овом раду одражавају релативно кратак период осматрања, они знатно доприносе познавању фенолошке разноврсности цветања врста рода *Galanthus* у Србији, имајући у виду да постоји само мали број података оваквога типа за дато подручје истраживања. У истраживању је начињена условна подела на осам фенолошких група. Како су популације биле анализиране у климатски уједначеним условима, добијене разлике се могу сматрати последицом генетички условљеног фенолошког обрасца. Статистичком обрадом фенолошких података, потврђена је генетичка варијабилност фенофазе почетка цветања проучаваних врста, која указује на то да су добијене разлике између проучаваних популација последица унутарврсне варијабилности. Унутар врста у појединим популацијама запажен је исти фенолошки образац, што упућује на претпоставку о заједничком пореклу ових популација. Ови резултати могу се користити за одабир биљног материјала за култивисање таксона различитих периода цветања, што може одредити њихову разноврсну примену у

хортикултурној пракси. Познато је да су оплемењивање, селекција, гајење биљака жељених особина и супериорних генотипова од великог значаја за праксу у области шумарства, пејзажне архитектуре и хортикултуре (Осоколјић *et al.* 2010). Издвојене фенолошке групе наговештавају постојање раних и касних форми, које умешним комбиновањем могу продужити укупни период цветања гајених врста. Време цветања указује и на способност репродукције биљног материјала. Популације које цветају рано су у опасности од оштећења ниским температурама, док су популације које цветају касно у конкуренцији са другим врстама, атрактивнијим опрашивачима. Ипак, за тачан одабир јединки које припадају одређеној фенолошкој групи, резултате би требало потврдити и истраживањем дужим од три године. Фенолошка запажања су корисна у систематизи биљака, посебно таквих биљака чија је класификација и данас актуелна, као што је то и род *Galanthus*. Поред потенцијалне примене у селекцији, резултати анализе могу послужити као основа за таксономску класификацију врста овога рода – као допуна сазнањима о њиховој инфраспецијској варијабилности.

#### 6.4. Продукција нектара и опрашивање рода *Galanthus* у Србији

Род *Galanthus* је био веома интензивно истраживан током последње половине прошлога века са аспекта фармакологије, због садржаја специфичних алкалоида. Бројна истраживања су спроведена и ради расветљавања сложених таксономских проблема присутних у оквиру овога рода. Но, број радова посвећених испитивању квалитативно-квантитативних карактеристика продукције и секреције нектара у врста рода *Galanthus* видно је мали. Овај аспект медоносности искључиво је проучен у врсте *G. nivalis* (Wykes 1952a; Katalinić *et al.* 1968; Šilić 1977; Todorović, Todorović 1983; Umeljić 1999; Perišić *et al.* 2004; Kryger *et al.* 2011; Weryszko-Chmielewska, Chwil 2016). Из тог разлога, у оквиру истраживања чији су резултати представљени у овом раду, испитана је продукција нектара аутохтоних врста рода *Galanthus* у Србији, као прилог познавању њиховог нектарског потенцијала, затим механизма опрашивања, као и доприноса ранопролећној пчелињој паши.

Вредности укупних дневних количина нектара по цвету утврђене за род *Galanthus* у Србији потврђују литературне податке који на врсте овога рода реферишу као на слабе нектарице (Todorović, Todorović 1983; Umeljić 1999; Perišić *et al.* 2004; Ševarlić *et al.* 2014), оспоравајући оне који им придају већи медоносни значај (Katalinić

*et al.* 1968; Šilić 1977; Davis 1999; Janssens *et al.* 2006; Kryger *et al.* 2011; Weryszko-Chmielewska, Chwil 2016). Анализа динамике секреције нектара током дана и током онтогеније цвета такође сведочи о врло ниској нектарској продукцији ових врста. Укупна продукција нектара испитаних врста своди се на количину нектара која се лучи првога дана по отварању цветова, у јутарњим часовима, што се може објаснити адаптацијом на њихов рани период цветања, када су посете опрашивача генерално ређе. Исто тако, слаба производња нектара је у складу са повијеним положајем цвета, односно ограниченом могућношћу акумулације излученог нектара, чије расипање ове ране ефемероидне пролећнице не могу приуштити. Дате околности одражавају се и на продукцију полена, који је субзаступљен у меду – у складу са резултатима мелисопалинолошких истраживања (Ricciardelli D'Albore, Persano Oddo 1981).

Већина цветница производи флорални нектар како би привукла опрашиваче (инсекте, птице, нектариворне слепе мишеве), који сакупљају овај мултикомпонентни вискозни раствор са доминантним садржајем шећера ради своје исхране. Продукција нектара је сложен физиолошки процес, који је дефинисан специфичним својствима биљних врста (унутрашњи фактори) и у знатној мери зависан од услова спољашње средине (абиотички и биотички фактори животне средине) (Škenderov, Ivanov 1986). У абиотичке факторе спољашње средине, који утичу на интензитет као и динамику производње и лучења нектара, спадају особине земљишта, температура и влажност ваздуха, падавине, инсолација, као и ветар (Perišić *et al.* 2004). Температура ваздуха је лимитирајући фактор за размножавање биљака – при неповољним временским условима (Rejšková *et al.* 2010). Оптималне температурне вредности за одвијање овог физиолошког процеса су ноћу изнад 10°C, а дању оне имају опсег од 18° до 32°C. Међутим, доња граница знатно одступа у различитих врста биљака као резултат адаптације на услове спољашње средине. Тако је познато да биљке које цветају у пролеће – производе и луче нектар при нижој доњој оптималној температурној граници од оних врста које цветају у лето (Katalinić *et al.* 1968).

Грађа цветова врста рода *Galanthus* показује различите облике адаптација на временске услове који владају у рано пролеће (Weryszko-Chmielewska, Chwil 2016). Повијени положај цвета у ових врста има улогу заштите унутрашњих структура цвета од неповољних временских прилика, посебно кише (Davis 1999). Има података да температура унутар цеволнке структуре, коју образују унутрашњи листићи цветног омотача, може бити и до око 2°C виша од температуре спољашњег ваздуха, што

представља допунску меру заштите осетљивих органа цвета (Cox 2013). С друге стране, ни прегревање репродуктивних органа у врста које су прилагођене хладним условима није пожељно. Према једном истраживању (Rejšková *et al.* 2010), звонасти и на доле повијени цветови врсте *G. nivalis* били су у просеку 2,7°C хладнији од околног ваздуха и у просеку 1,7°C хладнији од подлоге. Наиме, при ниским температурама, температура цветова врсте *G. nivalis* се линеарно повећава са повећањем температуре околне средине, али када температура цветова достигне 10°C, престаје да расте и поново опада упркос расту околне температуре (Rejšková *et al.* 2010). Још један облик заштите цвета рода *Galanthus* остварује се покретљивошћу спољашњих сегмената цветног омотача, што омогућава цветовима да се отварају и затварају у зависности од температуре околног ваздуха (тзв. „термонастија”). Када је температура довољно висока, спољашњи сегменти се крећу ка споља, као и нагоре, не би ли изложили унутрашње сегменте цветног омотача и привукли инсекте опрашиваче. Насупрот томе, током хладних временских прилика, сегменти се крећу на доле да би заклонили унутрашњост цветног омотача. Овај механизам обезбеђује заштиту од временских непогода у доба када је активност опрашивача занемарљива (Davis 1999). Одвија се помоћу неједнаких стопа раста у основама листића спољашњег круга перијанта, при чему је веома низак степен раста довољан да изазове савијање сваког сегмента, те се цео процес може покренути и завршити за само неколико минута. Механизам је у потпуности зависан од температуре околног ваздуха (светлост не утиче на њега). Цветови се не отварају уколико температура није досегла 10°C, док се затварају са падом температуре ваздуха испод тог нивоа (Church 1908). Слично томе, пчеле неће напустити кошницу ако температура не прелази 12°C у хладу (Zlatić 2007), стога животни век цвета може бити знатно продужен до момента опрашивања.

Утврђени животни век цветова проучаваних врста рода *Galanthus* у Србији био је кратак (4–5 дана), али он може бити знатно продужен као резултат утицаја средине. У нормалним околностима, при ниским температурама ваздуха (крајем зиме и у рано пролеће), цветови ових врста могу да трају месец дана или више (Davis 1999; Cox 2013). Према једном истраживању (Weryszko-Chmielewska, Chwil 2016), животни век цвета врсте *G. nivalis* у 2015. години у Пољској био је 31 дан, што је изузетно дуго трајање за појединачан цвет. Слично томе, Chudzik и Śnieżko (2003) бележе да је у Пољској животни век неопрашених цветова врсте *G. nivalis* био од 20 до 30 дана, док су опрашени цветови трајали краће (3–15 дана). Како би биљке привукле опрашиваче

и осигурале опрашивање, у случају пролонгираног цветања, очекује се понављање процеса секреције нектара, као и његов већи интензитет. Тако Weryszko-Chmielewska и Chwil (2016) наводе да је секреција нектара врсте *G. nivalis* била активна током 2/3 периода цветања ове врсте, који је у просеку трајао 20 дана. Флорални нектар је био присутан већ у стадијуму пупољка, а акумулирао се у простору између прашничких конаца и стубића тучка, долазећи у додир са доњом страном прашница. У складу са улогом у опрашивању, нектар се излучује током фенофазе цветања, стога интензитет његове секреције зависи, између осталог, и од стадијума развића цвета (Škenderov, Ivanov 1986). У прилог томе, Weryszko-Chmielewska и Chwil (2016) бележе готово двоструко већу количину нектара у стадијуму отварања пупољка (2,66  $\mu\text{g}$  по цвету), него што је то био случај у фази пуног цветања (1,40  $\mu\text{g}$  по цвету) врсте *G. nivalis*.

Већина цветница фаворизује странооплодњу (опрашивање међу различитим индивидуама), која одржава генетички диверзитет биљних врста и осигурава њихов опстанак у условима променљиве средине. Представници фамилије Amaryllidaceae су добар пример прилагођености ентомофилији (опрашивању инсектима), будући да поседују упадљиве и често мирисне цветове, као и флоралне нектарије које нуде нектар опрашивачима (Hickey, King 1988). Род *Galanthus* је један такав припадник фамилије. Цветови врста овога рода одликују се еволутивно стеченим адаптивним особинама, међу којима су положај, облик и пигментација унутрашњих листића цветног омотача, као и мирис и нектарије, које им омогућавају да буду ефикасно опрашени инсектима (Budnikov, Kricsfalasy 1994; Davis 1999; Weryszko-Chmielewska, Chwil 2016). Паралелна еволуција врста рода *Galanthus* и њима привржених инсеката полинатора, односно медоносних пчела, текла је у смеру коадаптације. У овом симбиотском односу – у поређењу са осталим родовима фамилије Amaryllidaceae – споменути род испољава висок степен адаптираности на мелитофилију. Наиме, облик и положај унутрашњих листића цветног омотача врста рода *Galanthus* су такви да листићи образују привидну цев око прашника и стубића тучка. Ова цестава структура пчели обезбеђује место за слетање, док повијени положај цвета условљава пчелу да мора висити главом надоле како би га опрашила. Међутим, и друге одлике цветова упућују на њихову прилагођеност ентомофилији. Тако се претпоставља да зелене мрље и урези при врху унутрашњих листића цветног омотача врста овога рода представљају видљиве знаке навођења који служе опрашивачима као својеврсни усмеривачи ка извору нектара (Davis 1999; Маџukanović-Josić 2010). У прилог тој

претпоставци, да специјализоване опрашиваче рода *Galanthus* представљају пчеле, сведочи и податак да је у нектару врсте *G. nivalis* утврђена комбинација три врсте шећера (сахарозе, глукозе и фруктозе) у међусобном односу који преферишу управо медоносне пчеле (Wykes 1952a, 1952b). Најзад, цветови рода *Galanthus* одају слаб и у већине врста пријатан мирис (Davis 1999; Cox 2013). Утврђено је да мирис цветова утиче на понашање и фреквенцију посета опрашивача, што указује на то да мирис може имати важну улогу у еволуцији и специјацији биљних врста. Претпоставља се чак да упоредне хемијске анализе цветног мириса могу бити корисне у таксономским истраживањима блиско сродних врста (Dobson *et al.* 1997).

Имајући у виду релативно ниске температуре током периода цветања, као и последично ређу посету опрашивача, поставља се питање ефикасности опрашивања врста рода *Galanthus*. Могуће објашњење дају Hickey и King (1988). У фази зрелости, ћелије при врху прашника пуцају, стварајући шупљине. Када инсекти, трагајући за нектаром и поленом, додирну ове шупљине, изазивају ослобађање поленових зрна (Hickey, King 1988). Отварање прашница врста рода *Galanthus* почиње у виду пора на врху, док се касније оно уздужно шири у виду напрслина (Endress 1996; Davis 1999), тако да полен пада на главу пчеле док се она креће ка извору нектара (Davis 1999). Свака прашница садржи много поленових зрна, која су веома ситна и сува, тако да и најнежније додиривање цвета изазива расипање његовог полена (Davis 1999). Притом сматра се да улогу окидача за ослобађање полена могу имати и зашиљени врхови прашница (Church 1908). Међутим, у случају да посета опрашивача изостане, може уследити самоопрашивање, пошто напрслине у прашницима постану опуштеније, дозвољавајући да полен буде слободно расут директно на жиг тучка (Hickey, King 1988). Пријемчивост жига тучка врсте *G. nivalis* остварује се за око два дана након почетка фазе цветања (Chudzik *et al.* 2002), или већ у стадијуму пупољка (Weryszko-Chmielewska, Chwil 2016). Цветови ове врсте се могу сматрати хомогамним, имајући у виду то да у њих фазе пријемчивости жига тучка и ослобађања поленових зрна отпочињу истовремено. Ова одлика указује на могућност самоопрашивања, о чему сведочи и тај податак да цветови могу имати веома дуг животни век – уколико је (страно)опрашивање изостало. Индекс укрупњања (ОЦИ) такође показује да су цветови ове врсте делимично компатибилни за самооплодњу (Weryszko-Chmielewska, Chwil 2016). Осим тога, не уочавају се механизми који спречавају самоопрашивање, премда се оплодња и образовање семена боље одвијају након странооплодње (Chudzik *et al.*



2002). Отуда, може се закључити да су за несметано одвијање сексуалне репродукције врстама овога рода довољне и мале количине нектара.

У родова из фамилије *Amaryllidaceae*, за које је карактеристично да имају потцветан плодник тучка, сматра се да преовлађује септални тип нектарија (Meerow, Snijman 1998), мада има и опречних мишљења (Bernardello 2007). Тако, поједини аутори (Petković *et al.* 1995; Radić 2000; Вожа 2013) нектарије врста рода *Galanthus* поистовећују са макулама које се налазе на унутрашњим листићима перигона. Сматра се да су изгубиле своју намену и да постепено нестају (Вожа 2013). Слично томе, Linné (1772) и Knuth (1909) наводе да се нектар лучи у жлебовима унутрашњих листића перигона. Daumann (1970) тврди да врсте рода *Galanthus* поседују оба наведена типа нектарија. С друге стране, Szafer и Wojtusiakowa (1969), као и Weryszko-Chmielewska и Chwil (2010, 2016), бележе само оваријалне нектарије у представника овога рода. Већина аутора је ипак сагласна да се нектарије рода *Galanthus* налазе на горњој страни плодника (Budnikov, Kricsfalasy 1994; Weryszko-Chmielewska, Chwil 2010, 2016), и то између унутрашњих листића цветнога омотача и стубића тучка, што у складу са типизацијом коју предлаже Bernardello (2007) одговара типу гинецеумских нектарија из групе оваријалних нектарија (Weryszko-Chmielewska, Chwil 2010, 2016).

Према резултатима истраживања, представљених у овоме раду, врсте рода *Galanthus* се не одликују високом продукцијом нектара, као ни полена, али је њихов медоносни значај утолико већи што је пчелиња пања ограничена на мали број врста које се у то доба године могу пронаћи у фенофази цветања. Стога оне представљају значајан извор нектара и полена примарним опрашивачима. При томе, очекује се да је опрашивање чешће у врсте *G. nivalis*, која има широко хоризонтално и вертикално распрострањење у Србији, него у врсте *G. elwesii*, чија се станишта у Србији углавном налазе у источном делу земље, на надморским висинама изнад 1000 m. Ипак, иако је врста *G. elwesii* у Србији знатно ређе заступљена од *G. nivalis*, она представља најчешће хортикултурно гајену врсту рода у нас, те је њена улога у ранопролећној пчелињој пањи такође незанемарљива. Драгоценом раном апифлором, поред дрена и врбе, могу се сматрати још *Erica carnea* L., *Acer platanoides* и *Ulmus* L. (Anđelković 2004). Остале дрвенасте врсте, забележене на станишту двеју врста рода *Galanthus* у Србији, заједно са врстом *Corylus avellana* и врстама рода *Populus* L. (Anđelković 2004), прилагођене су анемофилном опрашивању, те у одређеним околностима могу бити извор полена. Број раноцветajuћих зељастих биљака је био већи али већина њих нема интензивнију

производњу нектара и полена од врста рода *Galanthus*. Штавише, поједине зељасте врсте, које су забележене на станишту овога рода у Србији, не луче нектар (*Anemone* spp.) или су као сапримиофилне биљке неатрактивне пчелама (*Arum* spp.).

### 6.5. Палиноморфологија врста рода *Galanthus* у Србији и централном делу Балканског полуострва

Разноликост облика и структуре поленових зрна указује на то да су се она развила као последица процеса адаптације. С једне стране, полен се прилагођава срединским факторима, који су важни приликом његовог разношења, било да је реч о струјама ваздуха или воде; с друге стране, особине полена су резултат коадаптације са специјализованим животињама опрашивачима – што је један од најверљивијих примера коеволуције који су у биологији познати. Најзад, осим начину преношења, морфологија полена је прилагођена адхезији површини жига тучка, што су фактори који дефинишу облик, орнаментацију и друге одлике спољашњег омотача поленовог зрна (Кнох 1984).

При идентификацији поленових зрна, прве одлике које се уочавају јесу тип, положај и број апертура. Апертура је истањен или недостајући део егзине кроз коју клија поленова цев. Разликују се два типа апертура, поре (поратна поленова зрна) и колпе (колпатна поленова зрна), мада може бити присутна комбинација ова два типа апертура (колпоратна поленова зрна). Орнаментација поленових зрна представља присуство различитих структурних елемената на самој површини егзине. Поларност поленових зрна одређена је њиховом оријентацијом у стадијуму тетраде, при чему се разликује проксимална (део окренут центру тетраде) и дистална страна полена (део насупрот проксималној страни). У погледу поларности – поленова зрна могу бити изополарна (истоветан изглед проксималне и дисталне стране), затим хетерополарна (проксимална и дистална страна се разликују) и аполарна (истоветни полови које је немогуће разликовати). Симетрија поленових зрна је најчешће радијална, или пак билатерална. Облик поленових зрна утврђује се на основу односа дужине поларне осе (P) и екваторијалног дијаметра (E), према чему се разликују три основна облика – облатно, сфероидно и пролатно – са неколико прелазних категорија између њих. Величина поленовог зрна се утврђује на основу дужине његове најдуже осе (P или E), тако да постоји шест величинских класа, са опсегом од 10  $\mu\text{m}$  до више од 200  $\mu\text{m}$ .

Међутим, палиноморфолошке параметре треба опрезно примењивати у таксономији биљака. Оваква истраживања би требало да дају одговор на следеће питање – да ли се таксономски карактери који су одређени на нивоу морфологије могу потврдити и палинолошким налазима (Erdtman 1986; Maćukanović-Josić 2010).

Представници фамилије Amaryllidaceae имају полен моно- или бисулкатне апертурације, са изузетком неколико родова чија поленова зрна имају три или више апертуре (до 8). Величина поленових зрна у ових биљака веома варира (17–160  $\mu\text{m}$ ), што је случај и са типом орнаментације. У припадника подфамилије Amaryllidoideae, поленова зрна су моно- или дисулкатна, а по величини велика до врло велика, са изузетком подтрибуса Galanthinae, чији је полен средње величине (Erdtman 1986). У представника овога подтрибуса, то јест, родова *Galanthus* и *Leucojum*, поленова зрна имају микроругулатну орнаментацију егзине, што је синапоморфна одлика будући да раздваја полен споменутих двају родова од полена осталих припадника фамилије Amaryllidaceae (Dönmez, Işık 2008).

Врсте рода *Galanthus* се одликују четвороћелијским прашницама (Budnikov, Kricsfalasy 1994), које се отварају терминално и ослобађају ситан наранџастожут поленов прах (Davis 1999) у количини од око 0,9 mg по цвету (Percival 1955). Помоћу скенирајућег електронског микроскопа (SEM), може се уочити да су поленова зрна проучаваних врста билатерално симетрична, хетерополарна, моносулкатна, облатна (екваторијално посматрано) (према односу P и E), претежно елиптична (у поларном положају), мале (10–25  $\mu\text{m}$ ) до средње величине (25–50  $\mu\text{m}$ ), као и микроругулатно-микроперфоратне орнаментације егзине, што највећим делом потврђује релевантне литературне податке (Budnikov, Kricsfalasy 1994; Davis 1999; Dönmez, Işık 2008). Међутим, насупротив добијеним резултатима, поједини аутори тврде да су поленова зрна у проучаваних врста моносиметрична (Sahin 2000; Didenko 2012) и наводно изополарна (Didenko 2012) и субпролатна (у *G. elwesii*) (Sahin 2000), те да њихов облик поларно посматрано варира у зависности од врсте, од елиптичног (у *G. plicatus*) и пасуљастог (у *G. elwesii* и *G. woronowii*) па до заобљено троугластог (у *G. nivalis*) (Didenko 2012). Исти аутори такође наводе да у различитих врста рода *Galanthus* орнаментација егзине варира од перфоратне (у *G. nivalis* и *G. woronowii*) и ругулатне (у *G. plicatus* и *G. elwesii*) (Didenko 2012) до ретицилатне (у *G. elwesii*) (Sahin 2000). Сем тога, хармомегатус поленових зрна, наводно, може бити јасно дефинисан (у *G. plicatus* и *G. woronowii*), слабо изражен (у *G. elwesii*) или одсутан (у *G. nivalis*) (Didenko 2012). Међутим, овакви

резултати нису могли бити потврђени истраживањем које је представљено у овом раду. Може се једино претпоставити да су они последица начина узорковања, или примењене апаратуре, или методе испитивања. Тако Dönmez и Işık (2008) истичу да се као резултат употребе светлосне микроскопије покаткад у литератури наводи да полен родова *Galanthus* и *Leucojum* има псилатну или финиу перфоратно-псилатну орнаментацију егзине, те да ни скенирајућом електронском микроскопијом у неким случајевима није могуће јасно утврдити о којем типу орнаментације је реч. Осим тога, може се запазити да у споменутој литератури постоји груба грешка, која се огледа у замени поларне осе екваторијалним дијаметром, чиме је у питање доведен и однос двеју оса, односно облик поленових зрна. Све ово указује на чињеницу да се подаци из литературе морају узети с резервом.

Већина мерених параметара поленових зрна проучаваних представника рода *Galanthus* је показала низак до умерен степен варијабилности, с тим што су вредности појединих параметара премашиле границе варијабилности наведене у литератури. Морфометријска анализа је показала да су проучаване врсте овога рода међусобно диференциране у неколико хомогених група. Тако се у зависности од анализираних морфоморфолошке карактеристике, број ових група кретао од три до пет. Иако су разлике између средњих вредности свих анализираних одлика биле статистички значајне, одлике које су у најмањој мери допринеле диференцијацији врста биле су Р/Е и број перфорација. Насупрот томе, одлике екваторијални дијаметар и пречник перфорација веома доприносе диференцијацији врста, те се према овим одликама поленова зрна врста *G. reginae-olgae* и *G. woronowii* међу собом јасно разликују. На основу одлике Р/Е начињена је диференцијација врста која се сасвим подударно са рапчлањењем рода на серије и подсерије *sensu* Davis (1999, 2001b). Тако, *G. nivalis*, *G. reginae-olgae* и *G. plicatus* – које чине серију *Galanthus* – налазе се у засебној хомогеној групи. У наредној групи су врсте које су представници серије *Latifolii* и подсерије *Glaucifolii* (*G. elwesii* и *G. gracilis*), док се врста *G. woronowii* – која припада серији *Latifolii*, подсерији *Viridifolii* – издваја као трећа група. Поленова зрна врсте *G. plicatus* могу се јасно разликовати од поленових зрна осталих проучаваних врста, захваљујући томе што се она одликују веома малим бројем перфорација – особито у поређењу са поленовим зрнима *G. woronowii*, која су у просеку имала највећи број перфорација. Како морфологија полена врсте *G. reginae-olgae* досад није била детаљније проучавана, резултати анализе представљају прилог познавању палиноморфологије врсте. Ово се

односи и на остале проучаване врсте рода, када је реч о одликама ширина ругуле, број и пречник перфорација.

Варијабилност морфолошких карактеристика поленових зрна приписује се чиниоцима као што су пloidија и функционална специјализација јединки. Међутим, уочене разлике могу више бити у вези са виталношћу као и степеном развијености поленових зрна него са њиховим стварним морфолошким различитостима (Dönmez, Işık 2008). Насупрот тој тврђи да ниједна врста рода *Galanthus* не показује значајне палиноморфолошке разлике (Davis 1999), Didenko (2012) наводи да се поленова зрна врста овога рода разликују по облику, величини, односу поларне и екваторијалне осе, као и по присуству хармомегатног дела егзине, што указује на могућност примене споменутих одлика у таксономији рода *Galanthus*. Но, према резултатима анализе која је представљена у овом раду, облик поленових зрна овога рода представља исувише варијабилну карактеристику да би се могао користити као таксономски карактер за разграничавање врста. Остале проучаване палиноморфолошке одлике – заједно са ширином ругула, затим бројем и пречником перфорација – морају бити предмет опсежнијих истраживања пре потенцијалне примене у таксономији рода *Galanthus*.

На нивоу међупопулационе варијабилности, од шест проучаваних одлика поленових зрна, пречник перфорација је једина одлика која је омогућила правилно диференцирање између врста *G. nivalis* и *G. elwesii* и инфраспецијску диференцијацију у оквиру врсте *G. nivalis*. Врста *G. nivalis* је у Србији заступљена у свим флористичким регионима, за разлику од врсте *G. elwesii* чије је распрострањење углавном ограничено на источни и југоисточни део Србије. *G. nivalis* се јавља у веома различитим шумским заједницама и на различитим подлогама, у широком распону надморских висина. Као последица тога, забележени су различити обрасци морфолошке варијабилности и бројни варијетети и форме ове врсте у нас (Voža 1979; Voža, Obradović 1980; Voža, Vasić 1986; Radić 2000). Имајући у виду да у званичној класификацији рода *Galanthus* (Davis 1999, 2001b) тренутно нема прихваћених инфраспецијских таксона у оквиру врсте *G. nivalis*, потребна су даља истраживања не би ли се расветлила варијабилност њених популација. Према резултатима представљеним у овом раду, поленова зрна ове врсте одликују се великом варијабилношћу у погледу облика и величине. Ипак, разлике у величини перфорација поленових зрна двеју узоркованих популација из Србије имају потенцијала да буду примењене за сврху рапчлањења инфраспецијских таксона врсте, уколико будућа истраживања потврде постојање оваквих таксона.

## 6.6. Еволутивна историја и таксономија врста рода *Galanthus* у Србији и централном делу Балканског полуострва

Приближно једну четвртину свих скривеносеменица чине монокотиле. То је изразито варијабилна група биљака, која обухвата врсте распрострањене на свим континентима, као и свим типовима станишта. Поред изражене варијабилности на нивоу морфолошких својстава, екологије, анатомије, биохемије и других особина, монокотиле, као и дикотиле, одликују се великом варијабилношћу секвенци гена, броја хромозома, броја генома (плоидија), као и величине генома (количине ДНК у једру). Приближно једну половину монокотила чине припадници реда *Asparagales*, који се састоји из 14 фамилија. Међу њима, пет фамилија се одликује великим бројем врста – *Orchidaceae* (око 25000 врста), *Amaryllidaceae* (око 1600 врста), *Asparagaceae* (око 2500 врста), *Iridaceae* (око 1900 врста), као и *Xanthorrhoeaceae* (око 850 врста) (Leitch *et al.* 2010). Фамилија *Amaryllidaceae* је космополитска, али се њена средишта распрострањења налазе у јужној Африци, Јужној Америци и јужној Европи (Meerow 2001).

Фамилија *Amaryllidaceae* укључује родове који су прилагођени чак и највећим географским ширинама северне хемисфере, при чему су родови *Narcissus*, *Galanthus* и *Leucojum* од нарочитог економског значаја међу гајеним пролећницама умереног климатског појаса (Meerow *et al.* 2006). Упркос постојању релативно обимног опуса литературе о роду *Galanthus* (Beck 1894; Gottlieb-Tannenhain 1904; Kemularia-Nathadze 1947; Traub, Moldenke 1948; Stern 1956; Artjushenko 1970; Davis 1999; Bishop *et al.* 2001), постоји видан недостатак сазнања о еволутивним односима и таксономији овога рода. Према су најновија класификација рода *Galanthus* (Davis 1999, 2001b) и друга недавна истраживања значајно расветлила систематске и филогенетске односе у оквиру рода, одређени проблеми остали су неразјашњени (Zonneveld *et al.* 2003). Основни узрок проблема у проучавању рода *Galanthus* лежи у чињеници да је врсте овога рода тешко међусобно разликовати, услед велике морфолошке варијабилности индивидуа, то јест, ограничених могућности за јасно дефинисање карактера који би могли послужити за раздвајање таксона (Davis, Barnett 1997). Стога би примена молекуларних маркера могла значајно допринети решавању проблема везаних за таксономију и еволутивну историју рода *Galanthus*. Пре спровођења молекуларних истраживања, систематика рода се углавном ослањала на неколико морфолошких

карактера (Stern 1956), или на њихову комбинацију са анатомским карактеристикама (Artjushenko 1970; Davis, Barnett 1997; Davis 1999). Тако су вернација (апланатна, екпликативна и суперволутна) (Stern 1956) и боја листова (зелена и пепељастозелена) (Artjushenko 1970; Davis 1999) морфолошки карактери који доминирају у већини класификација рода *Galanthus*. У погледу молекуларних маркера, у таксономским и филогенетским студијама се данас користе ДНК маркери који се налазе у биљним геномима, и то у једарном, пластидном и(ли) митохондријском геному.

Претходне филогенетске студије, засноване на анализи секвенци пластидног генома (*matK*, *ndbF*) и ITS секвенци нуклеарног генома (Lledo *et al.* 2004; Meerow *et al.* 2006; Larsen *et al.* 2010) у значајној су мери допринеле познавању еволутивних односа у оквиру рода *Galanthus*. Нове увиде у односе врста рода *Galanthus*, као и о њиховој еволутивној историји, дала су и најновија истраживања (Rønsted *et al.* 2013; Taşci *et al.* 2013; Schüssler 2018). Међутим, утврђено је да постоји неусклађеност између односа установљених на основу молекуларних података и класификације овога рода која је заснована на морфолошким одликама (Davis 1999).

Истраживање представљено у овом раду је изведено са циљем да се допринесе разумевању еволутивних односа, као и еволутивне историје, врста рода *Galanthus* на подручју Србије и централног дела Балканског полуострва. Врсте овога рода су на истраживаном подручју биле проучаване и класификоване морфолошки, но њихова еволутивна историја и филогеографска структура популација нису биле предмет истраживања на молекуларном нивоу. Резултати молекуларних испитивања су од велике помоћи у случају биолошких система у којима остали карактери имају само ограничену употребљивост, или су захтевни за интерпретацију (Ignatova *et al.* 2006). Ове анализе су изведене коришћењем хлоропластних маркера. Захваљујући одликама хлоропластног генома – велики број хлоропласта по ћелији, хаплоидна природа, структурална стабилност, одсуство рекомбинација, затим претежно унипарентално наслеђивање, као и организација у којој се смењују углавном високо конзервативни кодирајући региони (гени) са варијабилним некодирајућим регионима (интрони и интергенски спејсери), као и стопе мутација неколико пута више од стопе мутација митохондријског и до 10 пута више од стопе мутација једарног генома – сматра се да је споменути геном изузетно погодан за истраживања у молекуларној систематици на различитим таксономским нивоима (Wolfe *et al.* 1987). У геному хлоропласта налази се 20 гена, са дужином преко 1 kb, који су широко распрострањени и могу да буду

примењени у упоредним истраживањима секвенци. Ови гени поседују различите еволуционе брзине супституције нуклеотида, које су особито подесне за таксономске категорије виших нивоа. У студијама у којима се испитују еволутивни односи на нижим таксономским нивоима, примењују се некодирајући региони – интергенски спејсери и интрони – који се одликују већом варијабилношћу у односу на кодирајуће регионе (гене) и нису под утицајем селекције.

Од укупно шест хлоропластних региона, тестираних у проучаваних врста рода *Galanthus*, успешна PCR амплификација као и утврђивање примарног редоследа нуклеотида амплификованих секвенци било је могуће у случају три региона (*trnL-trnF*, *rps16-trnK*, *trnE-trnT*). Од ова три региона, *trnL-trnF* представља један од најчешће коришћених хлоропластних региона у различитим студијама на молекуларном нивоу у биљака, а коришћен је и за проучавање представника рода и показао се као мање или више информативан у филогенетским студијама (Lledó *et al.* 2004; Larsen *et al.* 2010; Rønsted *et al.* 2013; Taşci *et al.* 2013). Регион *rps16-trnK* представља један од 13 хлоропластних региона које су Shaw и сарадници (2007) окарактерисали као високо варијабилне и потенцијално информативне у великом броју биљних врста. Према расположивим литературним изворима, региони *rps16-trnK* и *trnD-trnT* (иницијално тестирани на панелу од четири јединке) до сада нису коришћени у студијама у којима се анализирају врсте рода *Galanthus*. Доступни геномски ресурси у банкама гена (нпр. GenBank) од великог су значаја за даља истраживања рода *Galanthus* на молекуларном нивоу, будући да они омогућавају проналажење потенцијално информативних, а до данас некоришћених региона, као и дизајнирање прајмера за њихову амплификацију. Сем тога, они омогућавају дизајнирање интерних прајмера за секвенцирање дужих региона, амплификованих коришћењем претходно публикованих прајмера. Тако је на основу секвенци блиско сродних врста, које су доступне у банци гена GenBank, било могуће дизајнирати нови директни прајмер за амплификацију региона *trnD-trnT* због тога што 5' крај региона амплификованог са оригиналним прајмерима није био варијабилан. Нови директни прајмер је позициониран око 400 нуклеотида низводно од оригиналног директног прајмера, и то у гену *trnE*, те је у овој студији коришћен регион *trnE-trnT*. Треба споменути и то да је током утврђивања примарног редоследа нуклеотида хлоропластних региона уочено присуство вишезначних позиција, на којима није било могуће једнозначно утврдити да ли је присутан један, два или више нуклеотида, и то највише у региону *trnL-trnF*. Ова појава се може јавити као резултат



лошијег квалитета секвенцирања – те може представљати његов артефакт – али она такође може указивати на присуство хетерогене популације хлоропластних генома у испитиваних јединки врста рода *Galanthus*. За разрешење овога проблема неопходна су даља истраживања.

Од три испитивана хлоропластна региона као врло информативан се показао *trnL-trnF*, поравнате дужине 944 bp, који је садржао 31 позицију са супституцијама база (транзиције и трансверзије), пет индела (делеције, инсерције), две дупликације и један микросателит са моноклеотидним мотивом, те није изненађујуће да је овај регион до сада био интензивно коришћен у молекуларним анализама представника рода *Galanthus* (Lledó *et al.* 2004; Larsen *et al.* 2010; Rønsted *et al.* 2013; Таџи *et al.* 2013). Међутим, подједнако информативан је био и регион *rps16-trnK*, поравнате дужине 754 базе, пошто је садржао 29 позиција са супституцијама база, седам индела, једну дупликацију и два микросателита са моноклеотидним мотивима. Такође, овај исти регион садржи једину детектовану мутацију која је синапоморфна за проучаване представнике серије *Latifolii* (*G. gracilis*, *G. elwesii* и *G. woronowii*). Насупрот томе, као најмање информативан се показао *trnE-trnT*, поравнате дужине 555 bp, са 11 позиција са супституцијама база, осам индела, једном дупликацијом и једним микросателитом са моноклеотидним мотивом. Ипак, треба имати у виду да је поравната дужина региона *trnE-trnT* скоро упола краћа од поравнате дужине региона *trnL-trnF* и краћа од поравнате дужине региона *rps16-trnK*, тако да се информативност овога региона у ствари може упоредити са информативношћу осталих двају региона. У свим трима хлоропластним регионима, детектован је одређен број тачкастих мутација које су синапоморфне за поједине таксоне – те се могу користити као ДНК бар-кодови. У литератури је предложено неколико маркера за бар-кодинг у биљака (CBOLE Plant Working Group 2009), но све већи број студија указује на то да је поред бар-кодинг фрагмената, потребно користити и додатне регионе како би се обезбедила довољна количина информација за раздвајање блиско сродних таксона (Seberg, Petersen 2009; Ran *et al.* 2010; Korotkova *et al.* 2011; Gonzáles-Gutiérrez *et al.* 2013; Aleksić *et al.* 2018). За проучаване представнике рода *Galanthus*, као синапоморфни карактери су се показале и поједине дужинске мутације (индели, дупликације, специфични бројеви поновака моноклеотидних мотива у одређеним микросателитним локусима); међутим, оне се по правилу не користе у сврхе ДНК бар-кодинга.

Од укупно 71 позиције на којој су детектоване супституције база, као и 28

позиција на којима су биле уочене дужинске мутације, у матриксу дужине 2253 bp, састављене од три испитивана хлоропластна региона – три тачкасте мутације и један индел одвајају врсте *G. nivalis* и *G. reginae-olgae* од представника *G. plicatus*, *G. gracilis*, *G. elwesii* и *G. woronowii*, те се могу сматрати синапоморфним за прве две врсте. У 25 јединки представника серије *Latifolii* (*G. gracilis*, *G. elwesii* и *G. woronowii*), детектована је једна позиција са супституцијом базе, која се може сматрати синапоморфијом ове серије. С друге стране, у матриксу је уочен и велики број дужинских мутација – 20 индела, четири дупликације, четири микросателита са мононуклеотидним мотивима T(n) или A(n), од којих је седам синапоморфно за одређене таксоне. У матриксу је детектовано шест карактера који су синапоморфни за врсту *G. plicatus*, од чега четири нуклеотидна карактера у региону *rps16-trnK*, индел у региону *trnE-trnT*, микросателит у региону *trnL-trnF*. На овом микросателитном локусу у региону *trnL-trnF* врсте *G. plicatus* број поновака мотива T је био седам, док је у осталих испитиваних таксона број поновака био од 9 до 10. У матриксу је такође детектовано девет нуклеотидних карактера, који су синапоморфни за врсту *G. elwesii*, и то по четири карактера у регионима *trnL-trnF* и *rps16-trnK* и један у региону *trnE-trnT*, као и један индел у *trnE-trnT*. Детектована су три карактера која су синапоморфна за врсту *G. gracilis*, од тога два нуклеотидна карактера у региону *trnL-trnF* и један индел у *rps16-trnK*. Детектовано је и 16 карактера који су синапоморфни за *G. woronowii*, од тога осам нуклеотидних карактера у региону *trnL-trnF*, три нуклеотидна карактера као и један индел у региону *rps16-trnK*, један нуклеотидни карактер, два индела и један микросателит у региону *trnE-trnT*. На овом микросателитном локусу у региону *trnE-trnT* врсте *G. woronowii*, број поновака мотива T је био девет, док је број поновака у осталих испитиваних таксона варирао од 10 до 18. Уочено је и шест нуклеотидних карактера у региону *trnL-trnF*, синапоморфних за индивидуу која се сматра типичним представником *G. reginae-olgae*. Такође, уочено је присуство девет нуклеотидних карактера који су синапоморфни за широколисне представнике серије *Latifolii* (*G. elwesii* и *G. woronowii*), од чега по четири у регионима *trnL-trnF* и *trnE-trnT*, као и један у *rps16-trnK*. Постоје и два нуклеотидна карактера, као и један индел, синапоморфна за врсте *G. gracilis* и *G. plicatus*. Уочен је и одређен број карактера који су синапоморфни за поједине популације врсте *G. nivalis* из Србије, Румуније, Северне Македоније. Међутим, за недвосмислено карактерисање ових мутација као синапоморфних за проучаване врсте и популације, потребно је у анализе укључити и додатне таксоне и јединке.

Досадашња истраживања биљака, на различитим нивоима (морфолошком, цитолошком, анатомском, молекуларном) недвосмислено су показала да се чланови одређене групе који су међусобно сроднији и имају заједничко порекло разликују од других група са којима су више или мање сродни. Еволутивни односи се обично представљају филогенетским стаблом, односно, математичком структуром која се конструише на основу варијабилности одређених маркера у испитиваним групама или организмима (Marin 2003).

За конструкцију филогенетског стабла на основу испитиваних хлоропластних региона у проучаваних представника врста рода *Galanthus* било је најпре потребно утврдити оптимални модел еволуције секвенци. Оптимални модели, процењени на основу најнижих вредности АИС (Akaike Information Criterion), тестирани су за сваки анализирани регион и за матрикс састављен од три проучавана региона. За регион *trnL-trnF*, као оптимални модел еволуције секвенци, са најнижом вредношћу АИС, показао се модел Т92, са корекцијом G, али су вредности АИС биле ниске и за моделе НКУ+G, GTR+G, Т92+G+I и TN93+G. За регион *rps16-trnK*, ниске вредности АИС су добијене за модел GTR, са корекцијама G или G и I, али су АИС вредности биле ниске и за моделе TN93+G, НКУ+G и TN93+G+I. За регион *trnE-trnT*, најнижа вредност АИС добијена је за модел Т92, са корекцијом G, али су АИС вредности биле ниске и за Т92, са корекцијама G и(ли) I, или без њих, као и за модел GTR са корекцијом G. За матрикс састављен од сва три испитивана региона, као оптимални модели еволуције показали су се модели GTR+G, GTR+G+I, Т92+G и Т92+G+I. Како је за конструкцију филогенетског стабла коришћен матрикс састављен од три хлоропластна региона, као оптимални модел еволуције матрикса је на основу АИС вредности одабран модел GTR+G (General Time Reversible, са гама корекцијом).

Филогенетска систематика је научна дисциплина која се бави утврђивањем еволутивних односа између таксона, на основу хомологије нуклеотида одабраних региона ДНК, који се одликују одговарајућом стопом мутација. Она класификује таксоне у групе које имају заједничко порекло (Wiley, Liberman 2011). Конструисано ML (*Maximum Likelihood*) стабло, применом модела еволуције GTR+G, на основу матрикса састављеног од сва три проучавана хлоропластна региона, чија поравната дужина у 48 јединки представника рода *Galanthus* на подручју Србије и централног дела Балкана и три јединке врста *G. plicatus*, *G. gracilis* и *G. woronovii* износи 2246 bp, показује да постоје три добро до умерено подржане кладе. Прву кладу, која је добро

подржана (BS=83%) чине представници врста *G. nivalis* и *G. reginae-olgae*, при чему се јединке које припадају врсти *G. reginae-olgae* не издвајају у засебну субкладу, већ су позициониране на различитим местима у субклади Ia. Ово највероватније указује на интерспецијску хибридизацију између споменутих двеју врста и(ли) на некомплетно сортирање линије врсте *G. reginae-olgae*, што су појаве за које је познато да ометају филогенетске реконструкције (Purvis, Garland 1993; Lewis *et al.* 2005; Maddison, Knowles 2006; Joly *et al.* 2009). Осим представника врсте *G. reginae-olgae*, прву субкладу у оквиру прве кладе, чине и јединке врсте *G. nivalis*, и то из популација које се јављају у Хрватској, Словенији, Босни и Херцеговини, те источној Србији. Њихови односи нису разрешени, и у оквиру ове субкладе се уочавају свега три умерено до добро подржане групе. Прву групу чине јединке врсте *G. nivalis* из Босне и Херцеговине, континенталне Хрватске и Словеније, као и јединка из источне Србије (популација са Големог Стола, крај Бабушнице) која није груписана са осталим јединкама из ове популације, позиционираним у субклади Ib. Стога, ова јединка може представљати имигранта. Другу групу чине јединке *G. nivalis* из популација које су распрострањене у хрватској Истри, као и једна индивидуа која такође може представљати имигранта, а потиче из Лимске драге. Трећу групу чине јединке ове врсте из Лимске драге, као и једна јединка из кањона реке Мирне, што такође може значити да је реч о јединки имигранту. Другу кладу, која је добро подржана (BS=61%) чине *G. gracilis* и *G. plicatus*, које су сестринске и имају заједничког претка са врстама *G. nivalis* и *G. reginae-olgae*, док трећу кладу, која је максимално подржана (BS=100%), чине *G. elvesii* и *G. woronovii* које су сестринске и имају заједничког претка са свим осталим проучаваним врстама.

Резултати ове анализе се подударају са рапчлањењем рода *Galanthus* на серије *sensu* Davis (1999, 2001b), с тим што је *G. gracilis* у овој студији груписана са врстама серије *Galanthus* – уместо са проучаваним представницима серије *Latifolii*. Наиме, у класификацији рода *Galanthus*, коју је на основу морфолошких одлика предложио Davis (1999, 2001b), серија *Galanthus* обухвата врсте *G. nivalis*, *G. reginae-olgae* и *G. plicatus*, док су остале врсте овога рода сврстане у серију *Latifolii*. Оваква диференцијација врста је такође била потврђена филогенетским студијама, које су на основу секвенци пластидног (*trnL-F* и *matK*) и ITS нуклеарног генома извели Lledo и сарадници (2004) и Larsen (2010) и сарадници. Ови аутори бележе да постоје четири добро подржане кладе у оквиру истраживаног рода, при чему једна од добијених статистички високо подржаних клада (BS=100%) одговара серији *Galanthus*.

Положај *G. gracilis* у серији *Galanthus* је у складу са резултатима филогенетских реконструкција, које су на основу анализе секвенци хлоропластних региона извели Rønsted и сарадници (2013) и Таџси и сарадници (2013). На основу анализе секвенци пластидног (*matK*, *trnL-F*, *ndbF*, *psbK-psbI*), као и ITS региона, Rønsted и сарадници (2013) бележе да род *Galanthus* обухвата чак седам клада (*platyphyllus*, *trojanus*, *ikariae*, *elwesii*, *nivalis*, *woronowii*, *alpinus*). Комбинованом пластидном анализом, *G. gracilis* је смештена у кладу *nivalis*, што је у очигледној несагласности са резултатима добијеним анализом ITS секвенци нуклеарног генома, према којима она припада клади *elwesii* (односно врстама подсерије *Glaucifoliae* у оквиру серије *Latifoliae*). Уколико би положај ове врсте у клади *nivalis* био прихваћен, дошло би до несклада са класификацијом рода *Galanthus* на основу морфологије (Davis 1999), као и са подацима о анатомији (Davis, Barnett 1997) и дистрибуцији врсте *G. gracilis* (Davis 1999; Bishop *et al.* 2001). До сличних налаза дошли су и Таџси и сарадници (2013), утврдивши комбинованом пластидном анализом (*rbcL*, *trnL-F*) да се филогенија овога рода у Турској подударе са класификацијом рода на серије и подсерије, уколико се изузму врсте *G. alpinus*, *G. gracilis* и *G. fosteri*. Као и у истраживању Rønsted и сарадника (2013), врста *G. gracilis* је груписана са врстама серије *Galanthus*. У покушају да наведени резултат објасне, Таџси и сарадници (2013) констатују да су нуклеарни маркери у мањој мери осетљиви на репродуктивну изолацију од хлоропластних маркера и да заједничке еколошке нише и географске карактеристике могу омогућити ефикаснију размену гена у врста чији се ареали преклапају. Проток гена може бити израженији на примеру хлоропластног генома, а врста *G. gracilis* има широко географско као и вертикално распрострањење у Турској. Поред тога, аутори истичу да је ова врста показала највећу варијабилност на нивоу оба хлоропластна маркера, одмах после врсте *G. elwesii*. Све ово указује на то да је порекло врсте *G. gracilis* крајње сложено и да захтева пажљива будућа истраживања – у којима ће можда бити неопходно секвенцирање ширег региона хлоропластног генома (Rønsted *et al.* 2013). При овоме, појава хибридизације са интрогресијом и другим процесима, попут хоризонталног трансфера гена, некомплетног сортирања линија, дупликације и губитка гена, морају се узети у обзир, јер могу проузроковати неподударност између молекуларних података уколико су они добијени применом различитих метода (Purvis, Garland 1993; Rieseberg *et al.* 1996; Lewis *et al.* 2005; Maddison, Knowles 2006; Meng, Salter Kubatko 2009; Joly *et al.* 2009; Huson, Scornavaca 2010). Међу наведеним процесима, хибридизација и некомплетно сортирање линија

су најбоље проучени на пољу филогеније. У том смислу, на основу свих доступних података, Rønsted и сарадници (2013) сматрају да је инконгруентност молекуларних података на примеру врста рода *Galanthus* вероватно више последица хибридизације, неголи сортирања линија. Ово је разлог да материјал хибридног порекла најчешће буде одстрањен пре молекуларних истраживања (Posada 2002); међутим, ради бољег разумевања еволутивне историје проучаване групе, пожељно је пажљиво поредити противречне податке, како би се реконструисао ток хибридизације и утврдио његов утицај на исход анализе филогеније, као и на филогенетску историју групе (Feliner, Rossello 2007; Meng, Salter Kubatko 2009; Huson, Scornavaca 2010; Rønsted *et al.* 2013).

На ML стаблу, односи између врста *G. nivalis* и *G. reginae-olgae*, као и индивидуа које припадају *G. nivalis* и присутне су у различитим популацијама, нису у потпуности разјашњени, иако се може уочити тренд груписања популација врсте *G. nivalis* према географском обрасцу. Стога, може се констатовати да упркос томе што је анализа изведена на основу три хлоропластна региона, проучавани региони немају довољан филогенетски сигнал да би се разрешили односи у оквиру врсте *G. nivalis*. Узимајући у обзир да је стопа мутација у генима хлоропластног генома нижа него у нуклеарним генима, али и то да некодирајући региони хлоропластног генома могу бити високо варијабилни, наведено би се могло објаснити хаплоидном природом хлоропластног генома. Наиме, познато је да се хаплоидни геноми одликују мањом ефективном величином популација него што је то случај са нуклеарним геномима, и да су они осетљивији на ефекте генетичког дрефта, као и других процеса који имају утицаја на степен генетичког диверзитета у популацијама и врстама (Wiley, Liberman 2011). Но, имајући у виду установљене трендове груписања, анализе које би укључиле додатне хлоропластне регионе и узорковане јединке могле би да разреше односе између популација врсте *G. nivalis*.

Као што је већ речено, клада која обједињује све јединке врста *G. nivalis* и *G. reginae-olgae* може указивати на њихову хибридизацију или на некомплетно сортирање линија *G. reginae-olgae* у јадранском делу ареала *G. nivalis*. Према резултатима Rønsted и сарадника (2013), хибридизација је вероватнија појава од некомплетног сортирања линија у случају врста рода *Galanthus*, пошто се добро решени односи као резултат анализа ITS нуклеарног или пластидног генома не очекују у случају другонаведене појаве (Feliner, Rossello 2007; Kausrud *et al.* 2007). Према није сасвим познато у којој мери је хибридизација имала удела у еволуцији рода *Galanthus*, сматра се да она може

представљати значајан чинилац, с обзиром да су многе врсте рода интерфертилне (Davis 1994). Тако је запажено да се врсте као што су *G. nivalis*, *G. plicatus*, *G. elwesii* и *G. gracilis* међусобно укрштају у култури, а потврђено је и постојање једног хибрида у природи (Rønsted *et al.* 2013). Одређене увиде у систематику рода *Galanthus* дали су и подаци о количини ДНК у једру (Zonneveld *et al.* 2003), указавши, између осталог, на блиско сродство између *G. nivalis* и *G. reginae-olgae*. Штавише, поклапање величине генома између примерака врсте *G. nivalis* и подврсте *G. reginae-olgae* subsp. *vernalis* (којој припадају и узорковане јединке *G. reginae-olgae* са јадранског приморја) поткрепљују претпоставку да *G. reginae-olgae* subsp. *vernalis* представља прелазни облик између врста *G. nivalis* и *G. reginae-olgae* (Davis 1999). Блиску сродност између ових врста потврдила су и молекуларна испитивања која су извели други аутори (Lledo *et al.* 2004; Larsen *et al.* 2010; Rønsted *et al.* 2013). Иако су подаци добијени секвенцирањем хлоропластног генома широко примењивани у филогенетским студијама, јер се генетика пластида може лако интерпретирати, филогенија гена не мора да одрази и филогенију врсте, услед појаве дупликација и делеција, као и хибридизације и интрогресије, укључујући и повратна укрштања. Стога је поређење резултата филогенетских анализа добијених на основу секвенци једарног генома са реконструкцијама на основу анализе секвенци пластидног генома препоручљиво, зато што је могуће установити појаву ретикулатне еволуције – која се одликује појавама хибридизације (Soltis, Soltis 1998). Дакле, за разрешење овога проблема потребно је у анализу укључити и маркере нуклеарног генома, као и додатне популације са остатка ареала у узорак двеју проучаваних врста.

С друге стране, сазнања о односима и еволутивној историји таксона се могу стећи и путем филогеографских анализа (Schaal *et al.* 2003; Avise 2009) које за разлику од филогеније могу да разлуче између различитих процеса, попут хибридизације, некомплетног сортирања линија и ретенције анцестралних полиморфизама, за које се зна да представљају проблем у филогенетским реконструкцијама (Purvis, Garland 1993; Lewis *et al.* 2005; Maddison, Knowles 2006; Joly *et al.* 2009). Филогеографија је релативно млада научна дисциплина, која представља концептуалну везу између популационе генетике – која се бави проучавањем микроеволуционих процеса – и филогеније – чији су предмет истраживања макроеволуциони процеси (Schaal *et al.* 2003; Avise 2009). Филогеографија је научна дисциплина која проучава еволуциону историју гена, односно историју дистрибуције таксона, путем утврђивања данашњег географског распрострањења генеалогски повезаних линија, и она може да укаже на

постојање како историјских тако и савремених фактора и процеса, који су утицали на садашњу дистрибуцију генетичке варијабилности проучаваних таксона (Schaal *et al* 1998).

Резултати филогеографске анализе представљене у овом раду у великој мери подржавају резултате филогенетске анализе, при чему се филогеографском анализом откривају односи линија који филогенетском анализом нису могли бити разрешени. У ову сврху, конструисана је *median-joining* (MJ) мрежа, при чему су једноставни индели били кодирани као индели од 1 bp а микросателитима је додељена мања тежина (5 од 10) и кодирани су зависно од броја поновака у хаплотиповима. У центру MJ мреже налази се ретикуларна структура сачињена од шест хаплотипова. Од анцестралног хипотетичког хаплотипа mv3, на једну страну се одваја линија коју чине врсте *G. gracilis*, *G. plicatus*, *G. elwesii*, *G. woronovi* (Линија А). Врсте *G. plicatus* и *G. gracilis* су блиско сродне са *G. nivalis*, а велики број мутација их одваја од врсте *G. elwesii*, која је такође великим бројем мутација одвојена од *G. woronovi*. Од mv3 се одваја још једна линија (Линија В), врсте *G. nivalis*, од које су низом мутација настале географски раздвојене сублиније – једна у северозападној, западној и централној Србији (h7, h8, h9, h10, h11, h12, h13, h14) и друга дистрибуирана у Румунији, као и (северо)источној Србији (h15–h19, h21–h22). У оквиру ретикуларне структуре се могу издвојити хаплотипови ове врсте са Златибора (h3, h4) који су генеалогски блиски са хаплотиповима који су данас присутни у популацији Нандру у Румунији (h1, h2), популацији на Копаонику у Србији (h5) и популацији из Брвенице у Северној Македонији (h6), при чему је овај последњи одвојен највећим бројем мутација од центра мреже (Линија С). С обзиром да се хаплотипови са Златибора налазе у самом центру хаплотип мреже и блиско су повезани са географски удаљеним хаплотиповима, ова група вероватно представља остатке древних популација, које су се у прошлости биле рашириле на Балканском полуострву и имале су веће распрострањење, док су у садашњости представљене са свега четири дисјунктне и удаљене популације. Могу се издвојити и хаплотипови *G. nivalis* који се данас налазе у јужној, југоисточној и источној Србији у популацијама са Радана, из долине реке Пчиње, Нишке Бање и са Озрена (h31, h33, h34, h35), који су само једном мутацијом одвојени од оног са Фрушке горе (h30); као и хаплотип (h42) који је детектован у две јединке врсте *G. reginae-olgae* из Конавла, крај Дубровника, у Хрватској (Линија D). Имајући у виду положај хаплотипова ове групе у хаплотип мрежи, и ова група највероватније представља древну групу, која је блиско сродна са



линијом С. Од ових хаплотипова су настали они који су у садашњости присутни у континенталној Хрватској, Босни и Херцеговини, Словенији (h36–h40), те хаплотип из популације крај Бабушнице – у Србији (h20) (Линија F). Индивидуа која садржи хаплотип h20 није груписана са осталим индивидуама са споменутог локалитета и вероватно представља имигранта. Међутим, с обзиром да h20 није вршни хаплотип, могуће је да је реч и о ретенцији анцестралних полиморфизама. Од хаплотипа са Фрушке горе (h30) настају две нове линије, које су данас присутне у хрватској Истри (Линија G са хаплотиповима h24–h27 и Линија H са хаплотиповима h23, h28, h29). Међутим, h30 се разликује у само једној мутацији од хаплотипова данас присутних у источној, југоисточној и јужној Србији, што указује на блиску везу линија G и H, као и са хаплотиповима из популација из овога региона. С друге стране, с обзиром да се други хаплотип (h43), уочен у *G. reginae-olgae* (Линија E), разликује у шест мутационих корака од оног позиционираног у ретикуларној структури, може се закључити да су јединке *G. reginae-olgae* које садрже хаплотип h42, а који је типичан за јединке врсте *G. nivalis*, стекле овај хаплотип путем интерспецијске хибридизације, као и услед давне интрогресије хлоропластног генома врсте *G. nivalis* у *G. reginae-olgae*. Стога се може претпоставити да овај хаплотип (h43) заправо представља типичан хаплотип врсте *G. reginae-olgae*, али како је присутан у само једној индивидуи, овакав налаз се мора узети с резервом. Ипак, позиционираност овог хаплотипа у хаплотип мрежи је у потпуној сагласности са претпоставкама о блиској вези врста *G. nivalis* и *G. reginae-olgae*, односно, претпоставком да *G. reginae-olgae* subsp. *vernalis* у ствари представља прелазни облик између врста *G. nivalis* и *G. reginae-olgae* (Davis 1999). Штавише, споменута индивидуа може представљати релативно младу врсту, насталу од линије врсте *G. nivalis*, која је у садашњости распрострањена у источној, југоисточној и јужној Србији, те је можда реч о некомплетном сортирању *G. reginae-olgae*.

Како је „садашње стање ареала резултат дугог трајног процеса у току којег су се мењале географске, климатске и еколошке прилике животне средине, као и биолошке и еколошке особине врсте” (Janković 1990), молекуларна истраживања која настоје да објасне историју савременог ареала проучаваних таксона морају узети у обзир екологију и репродуктивну биологију таксона, као и геоморфолошке и палеоклиматске процесе који су се одвијали на територији њихових ареала.

Врсте рода *Galanthus* су вишегодишње, једнодоме и странооплодне биљке у којих је честа и појава самооплодње. Њихови цветови су хермафродитни и опрашују

их пчеле, а семе им разносе мрави (Davis 1999). У случају да опрашивање инсектима изостане, цветови врста овога рода су компатибилни и за самооплодњу, те су и мале количине нектара довољне за несметано одвијање репродукције, иако се оплодња и образовање семена боље одвијају након странооплодње. У биљних врста са оваквим карактеристикама, очекује се висок ниво генетичког диверзитета у популацијама, као и мала диференцијација популација услед ефикасног протока гена (полена и семена) између популација. Како се могу размножавати и вегетативно, врсте рода *Galanthus* спадају у групу клоналних биљака. Удео клонског размножавања у репродуктивној стратегији клоналних врста варира, те он различито утиче на степен генетичког диверзитета и диференцијацију популација (Hamrick, Godt 1996; Bartish *et al.* 1999; Nybom, Bartish 2000). Уколико у биљака преовлађује вегетативно размножавање, не постоји могућност повећања генетичког диверзитета у популацијама, осим у случају соматских мутација (Vallejo-Marín *et al.* 2010). Но, ако генеративно размножавање преовладава, повећање генетичког диверзитета јесте могуће, будући да је овај вид размножавања важан извор генетичке варијабилности у популацијама. Повећање варијабилности клоналних биљака у великој мери зависи од постотка мобилизације семена и младих биљака, насталих након сексуалне репродукције (Eriksson 1989; Persson, Gustavsson 2001; Albert *et al.* 2004).

Филогеографију представника породице Amaryllidaceae у Европи проучавали су Meerow и сарадници (2006), на основу секвенци пластидног (*ndbF*) и ITS региона. У анализу је био укључен и нуклеарни регион ITS, пошто анализа варијабилности пластидне ДНК (која се наслеђује матрилинеално) може резултирати у другачијем позиционирању таксона због хибридизације. Аутори наводе да иако нема доказа да је било који род у оквиру европске кладе фамилије Amaryllidaceae хибридног порекла, постоји могућа препрека за тачно утврђивање њихових генеалошких односа, због ретикулатне историје таксона са подручја Медитерана (Sanmartín *et al.* 2001). Наиме, Медитерански басен је настао за време терцијара, сударом афричке и евроазијске тектонске плоче, као и неколико мањих плоча (Dewey *et al.* 1973; Dercourt *et al.* 1986; Krijgsman 2002). Сматра се да данашња копнена маса западног дела Медитерана (Пиринејско полуострво, Француска, део Италије) води порекло из еоцена (то јест, пре око 35 милиона година), док се егејски део региона образовао током средњег миоцена (пре око 16 милиона година) (Krijgsman 2002). При томе се претпоставља да су се током олигоцена и миоцена периодично појављивали и нестајали копнени

мостови широм Медитеранског басена, који су наизменично одвајали и спајали овај регион са морима Тетис, Паратетис (Oosterbroek, Arntzen 1992). Овакав сценарио би омогућио дисперзију врста широм региона, праћену викаријанцама у правцу исток–запад, у периодима губљења контакта између делова региона услед подизања нивоа мора. Циклична природа ових догађаја резултирала би настанком сложених образаца фрагментације, као и спајања медитеранских биота (Oosterbroek, Arntzen 1992). Стога се биогеографија региона сматра ретикулатном (Ronquist 1997), са могућим наизменичним периодима викаријанце и дисперзије (Sanmartín *et al.* 2001). Тако, медитерански таксони неретко имају дисјунктне ареале између источног и западног дела региона. Овакви ареали довели су до учестале појаве ендемита у северозападној Африци, на медитеранским острвима, Средњем истоку, Балкану и Кавказу, што се сматра да је био случај и са родовима из евроазијске кладе фамилије Amaryllidaceae (Davis 1999; Lledó *et al.* 2004). Наиме, за време касног терцијара су наводно постојале две прилике за биотичку размену између Медитерана и северне Африке. Прва од прилика је била за време средњег миоцена (пре 14 до 13 милиона година), преко копнене масе која је раздвајала мора Тетис и Паратетис (Rögl, Steininger 1983), на простору који одговара источном медитеранском, односно, балканском региону (Sanmartín 2003). Ово је потом било онемогућено у касном миоцену (пре око 10 милиона година), када су водне масе представљале баријеру миграцијама, што је могло изазвати викаријанцу, која је одвојила северноафричког претка рода *Acis* од претка родова *Galanthus* и *Leucojum*. Сматра се да је предак рода *Galanthus* био изолован на Кавказу. Наиме, Кавказ је током миоцена био острво, са средишњим положајем у мору Паратетис (Kholodov, Nedumov 1996), које је у каснијем периоду било повезано са Малом Азијом (Tuniyev 1990). Одатле се род *Galanthus* проширио на источни део Медитерана. Уласци у северну Европу највероватније су се догодили у новије време, пошто је последњи лацијал (пре 10 до 100 хиљада година) распрострањење родова *Galanthus* и *Leucojum* вероватно ограничавао на подручја Пиринејског, Апенинског и Балканског полуострва, док је дистрибуцију њихових линија ограничавао на појас који чине јужна Француска, северна Италија и Словенија. Meerow и сарадници (2006) претпостављају да се специјација родова *Acis*, *Galanthus*, *Narcissus* и *Sternbergia*, која је била алопатрична, догодила управо у то време. Наводно, род *Galanthus* се два пута проширио на Средњи исток и источни Медитеран, а три пута на Балкан. Балканска субклада (врсте *G. nivalis*, *G. plicatus* и *G. reginae-olgae*) имала је симпатричну специјацију

и проширила се на немедитерански део Европе, затим централни и источни део Медитерана, као и Сицилију. Биогеографски сценарио у оквиру рода *Galanthus* који је најпроблематичнији везује се за анцестралну источномедитеранску, то јест, источно-медитеранско–кавказку кладу (*G. cilicicus*, *G. ehvesii*, *G. gracilis*, *G. ikariae* и *G. lagodechianus*), јер није јасно да ли се предак ове класе одвојио услед дисперзије или викаријанце од сестринске кавкаско–балканске групе. Дивергенције које су унутар субкласе уследиле могу представљати симпатричну специјацију, дисперзију или викаријанцу у оквиру и(ли) између подручја Кавказа и источног Медитерана (Meerow *et al.* 2006).

Као део Балканског полуострва – подручје Србије је у касном олигоцену представљало новоформирану континенталну површину, која је била повезана са јужним делом континента Палеоевропа. Током креде и палеогена, данашње подручје Балкана представљало је архипелаг у оквиру Тетиса. За време олигоцена, острвски лук се сударио са Палеоевропом и образовао се Паратетис. Паратетис је постојао током целог неогена, као морско подручје, на коме су се смењивале водене површине и копнене масе, или као слатководно језеро (Utescher *et al.* 2007). Затварање Тетиса на крају олигоцена узроковало је значајне размене флоре између Европе, Азије, као и Африке. Новоформирано Медитеранско море и Паратетис у миоцену настављају да се развијају у посебним басенима који су повремено били повезивани или раздвајани. Паратетис се простирао од Баварске, Аустрије, Чешке и Словачке, преко Панонске и Влашке низије, Црнога мора, па све до Каспијског и Аралског језера. Касније се Паратетис, услед издизања планина, распао на више водених басена, међу којима је Панонски басен био један од већих. Панонско море је водено тело које је постојало на простору Панонске низије, као залив Паратетиса (Јовановић 2012). Ниво воде се почетком плиоцена у Панонском мору лагано снижавао, када се оно повлачи и улази у језерски стадијум (Rodić, Pavlović 1994). Језеро Панон је пространо, дуговечно, бракично водено тело, које је испуњавало Панонски басен од краја средњег миоцена до раног плиоцена. Изоловано је од мора пре око 12 милиона година, а његов басен се постепено испуњавао седиментима током наредних седам милиона година. По изолацији од мора, језеро Панон је задржало своју релативно равну касносарматску топографију басена. Централни део Панонског басена је био благо издигнут, а – услед спуштања нивоа воде – и изложен. Као последица трансгресије која је уследила и трајала до пре девет и по милиона година, језеро је преплавило централни део басена. Током овог периода, започело је полагано нестајање дубоких депресија. Дуг

период смањивања језера и његовог испуњавања седиментима трајао је до раног плиоцена. Испуњавањем седиментима са северне стране, граница језера Панон се поклапала са северном границом Србије, као и североисточном страном Хрватске. За разлику од северне границе, јужна обала овога језера, која се пружала паралелно са Савом и Дунавом, као и дуж северног подножја Динарида, мењала се врло мало током постојања језера (Magyar *et al.* 1999). Последњи период постојања Панонског мора је левантска фаза када оно улази у барски стадијум. Вода се у то време задржала само у дубоким депресијама, а остатак је отицао долином Прадунава, преко клисуре Ђердапа (Rodić, Pavlović 1994). По повлачењу Панонског мора, уследила је језерска (лакустријска) фаза, током које су на Балканском полуострву постојала бројна језера различитих величина (Krstić *et al.* 2012). Ова фаза је отпочела у готово исто време као тзв. месинска криза салинитета (МКС) (пре 6 до 5 милиона година), када се вода из плитког северног дела Јадранског мора повукла, тиме стварајући копнену везу између западног дела Балканског полуострва и средњег (или пак северног) дела Апенинског полуострва (Porov *et al.* 2006; Rouchy, Caruso 2006). Током МКС, миграције и размене биота између ових двају полуострва биле су честе и оне су заслужне за садашње амфијадранско распрострањење бројних таксона (Turrill 1929; Frajman *et al.* 2015). Присуство пространих водених површи на подручју Паратетиса имало је велики утицај на палеоклиму и вегетацију Србије током неогена. Као резултат специфичних палеогеографских услова, геоморфолошке еволуције и јужног положаја Балканског полуострва, палеофлора Србије се по саставу и физиономији значајно разликује од палеофлоре централне и западне Европе. У средњем миоцену се особито бележи продор медитеранских и суптропских флорних елемената. Као резултат тога овај део Паратетиса се сматра рефугијалним подручјем, што се такође односи на данашњу вегетацију Балканског полуострва, то јест њен југоисточни део, где касни кенозоички и плеистоценски реликти имају знатно већу заступљеност, него што је то случај у вегетацији централне Европе (Utescher *et al.* 2007).

Све анализиране популације у овом раду су распрострањене на Балканском полуострву, које је служило као глацијални рефугијум током плеистоцена за велики број врста, од којих су поједине на овом подручју присутне од терцијара. Ово наводи на закључак да је садашња диференцијација анализираних популација у већој мери последица давних фрагментација, од једне веће групе на низ мањих популација, које су затим независно наставиле еволуционе путање, као и да је проток гена између тако

насталих популација био ограничен. Истраживања дата у литератури показују да су фрагментације праћене ефектима оснивача, уским грлима и генетичким дрифтом – процесима који изазивају даље дивергенције новонасталих популација и смањење степена генетичке варијабилности у популацијама (Young *et al.* 1996). Споменути генетички и демографски процеси имају велики утицај на генетички диверзитет, као и на структурирање популација (Ellstrand, Ellam 1993; Leimu *et al.* 2006; Honnay, Jacquemyn 2007).

На подручју Србије, присутне су две врсте рода *Galanthus*. Од њих, *G. nivalis* представља не само у нас најзаступљенију врсту, него је и најшире распрострањена врста овога рода и због тога се одликује изразитом морфолошком варијабилношћу. На основу података добијених анализом ITS секвенци једарнога генома, Rønsted и сарадници (2013) деле ареал врсте *G. nivalis* у две биогеографске групе. У прву групу спада централна и југоисточна Европа, док је друга група ограничена на југозападни део Европе. Међутим, ову поделу не одражавају разлике на нивоу морфологије, нити је она подржана другим таксономски информативним подацима, који су тренутно доступни. Vartha и сарадници (2016) анализом секвенци хаплоидног региона (*rp32-trnL*, *rp16*) бележе две линије *G. nivalis*. У трансдунавском региону, распрострањена је такозвана некарпатска линија, насупрот којој је у североисточном и источном делу Карпатског басена претежно заступљена карпатска линија врсте. Популације врсте *G. nivalis* које припадају овим двама линијама преплићу се на Балканском полуострву, а тренд детектованих линија је дисперзан – оне мигрирају из карпатског региона.

У Србији се *G. nivalis* среће у свим регионима, на различитим стаништима и заступљена је у широком распону надморских висина. Расте на дубоким, плодним земљиштима, на кречњаку, али је присутна и на многим другим подлогама. Многе њене популације су ограничене и уско прилагођене специфичним, фрагментисаним типовима станишта, попут одређених типова земљишта, влажних места на литицама, или у пролеће плавањених ливада. Према литератури, купираност терена и различити климатски градијенти (одлике планинских станишта) могу ограничити размену гена. Услед генетичког дрифта и ограниченог протока гена, очекује се да мале изоловане популације имају мању различитост алела и хетерозиготност, док већу генетичку диференцијацију у поређењу са великим и међусобно блиским или континуираним популацијама (Medrano, Herrera 2008).

*G. elwesii* је географски такође релативно широко распрострањена врста рода

*Galanthus* и забележен је висок ниво њене варијабилности, не само на морфолошком нивоу, него и у погледу броја нуклеотидних варијација у испитивању хлоропластним маркерима. Сматра се да је варијабилност врсте у вези са њеним широким ареалом, односно чињеницом да је у бројним подручјима она у додиру са другим врстама рода *Galanthus* (Taşçi *et al.* 2013). На основу података, добијених анализом ITS секвенци нуклеарног генома у истраживању Rønsted и сарадника (2013), ареал *G. elwesii* је такође раздвојен у две географске групе. Европском групом означава се распрострањење ове врсте од јужне Украјине до северне Грчке, док се јужнотурски део ареала означава као друга група. Ова подела је знатно убедљивија него она на примеру врсте *G. nivalis*, јер се осим на географску основу ослања на одређене морфолошке разлике. Популације *G. elwesii* пореклом из јужне Турске углавном чине крупне индивидуе, веома широких листова, са истакнутом и постојаном суперволутном вернацијом, док су биљке са балканских простора и јужне Украјине генерално мањих димензија, уских листова и варијабилне – апланатне или суперволутне – вернације (Rønsted *et al.* 2013). Поред тога, назначене групе су подељене и изразитим еколошким разликама (Davis 1999, 2001b), што се показује и у виду различитих захтева при гајењу ове врсте (Bishop *et al.* 2001). Резултати испитивања ДНК полиморфизма рода у Украјини, применом RAPD маркера (Zubov *et al.* 2011), такође указују на генотипске разлике међу широколисним и усколисним варијантама *G. elwesii*.

У Србији је распрострањење врсте *G. elwesii* највећим делом ограничено на источни део земље. Првенствено се јавља у заједници *Fagetum montanum*, изнад 1000 m н. в. Процењује се да популације у Србији представљају западну границу у укупном ареалу ове врсте, а познато је да популације које су на периферијама ареала имају специфичну генетичку структуру и често особене морфолошке карактеристике у поређењу са популацијама из централног дела ареала (Stevanović, Vasić 1995). Такође, премда на границама ареала у врста које се одликују и вегетативним размножавањем може преовлађивати управо клонална пропација, то не мора увек бити случај (нпр. Вједов *et al.* 2015). Са ареалом *G. elwesii* поклапа се распрострањење врсте *G. gracilis*. Ове врсте показују сличности и у погледу морфологије, те се претпоставља да је у неким областима дошло и до хибридизације међу њима (Davis 1999). Популације веома сложених комбинација морфолошких карактера ових двеју врста забележене су у Грчкој, Украјини (Kamari 1981, 1982; Davis 1999) и Бугарској (Ignatova *et al.* 2006). Потенцијално присуство *G. gracilis* у Србији није потврђено, упркос томе што је на

њу указивано у домаћој литератури (Adamović 1909; Jovanović *et al.* 2012). Последња истраживања сугеришу да се овај податак заправо односно на усколисну варијанту *G. ehvesii*, иако могућност постојања хибрида између ових двеју врста није искључена.

У раду Rønsted и сарадника (2013), топологија филогенетског стабла добијена на основу секвенци ITS региона је у сагласности са географском дистрибуцијом рода, што је потврђено и анализама представника овога рода у Турској, на основу секвенци хлоропластнога (*rbcL*, *trnLF*) и ITS генома (Taşci *et al.* 2013). Наиме, без обзира на могуће историјске сценарије, размена гена у прошлости између врста рода *Galanthus* и хипотетичких предака је претежно у сагласности са садашњим распрострањењем рода (Davis 1999), што указује на то да су ови преци били у међусобном контакту у скоријој геолошкој прошлости. Због тога, сматра се да случајеви неподударности молекуларних података представљају последицу слабога сигнала у филогенетским стаблима, која су добијена анализом комбинованих пластидних региона, те да би укључење додатних хлоропластних региона у анализу могло разрешити споменуте неподударности (Rønsted *et al.* 2013). Но, за разрешење односа између проучаваних врста рода *Galanthus* са подручја Балканског полуострва – потребно је у анализу укључити и маркере једарног генома, као и додатне популације у узорак са остатка ареала проучаваних врста.

Односи популација, као и таксона, који су добијени на основу варијабилности три коришћена региона хлоропластног генома се у извесном степену поклапају са резултатима других анализа представљених у овоме раду. Диференцијација врста начињена на основу односа поларне осе и екваторијалног дијаметра поленових зрна у палиноморфолошкој анализи се подудара са рапчлањењем рода *Galanthus* на серије и подсерије *sensu* Davis (1999, 2001b), што је добијено и у филогенетској анализи, с тим што је на ML стаблу врста *G. gracilis* била груписана са врстама серије *Galanthus*, уместо са проучаваним представницима серије *Latifolii*. Подела на два јасно одвојена таксона – *G. nivalis* и *G. ehvesii* – која је уочена анализом морфологије представника рода *Galanthus* у Србији уочљива је и у филогенетској и филогеографској анализи на нивоу трију испитиваних региона хлоропластног генома. У складу са закључцима донетим анализом морфологије, популације врсте *G. ehvesii* у Србији су јасно одвојене од врсте *G. gracilis* и не може се сматрати да је врста *G. gracilis* заступљена у Србији. С друге стране, филогенетска анализа не показује јасну дистинкцију популација *G. nivalis* из јужне, југоисточне и источне Србије (Радан, Озрен, Нишка Бања, Пчиња),



као ни присуство потенцијалних инфраспецијских таксона, за разлику од резултата морфолошке и палиноморфолошке анализе. Међутим, постоји тенденција њиховог одвајања од осталих популација врсте у оквиру генетичке линије која се простире дуж Јужне и Велике Мораве до реке Саве (од јужне, југоисточне и источне Србије, преко Поморавља, до Срема). Изузетак томе су популације са Фрушке горе и Обедске баре, које, иако припадају овој филогеографској групи, морфолошки су сврстане у групу састављену од 13 популација, које су пореклом из северне, западне, централне и источне Србије, а филогеографски су рапчлањене у четири линије. Морфолошки параметри нису увек у истој линији са молекуларним подацима, што се показало и у проучаваних представника рода *Galanthus*. Овакав резултат указује на то да је врста *G. nivalis* имала комплексну еволутивну историју на Балкану и да би додатне анализе, са већим бројем хлоропластних региона, као и јединки узоркованих из других области, могле допринети стицању бољег увида у генетичку диференцијацију и еволутивне односе популација ове врсте на нивоу њеног балканског ареала.

Постоји изражено поклапање генетичких са фенолошким групама, при чему фенолошка анализа, насупрот филогеографској, издваја двоструко више група, те се поједине популације из јединствених филогеографских група раздвајају у две до три суседне групе – добијене фенолошком анализом. Од утврђених филогеографских група, према времену почетка фенофазе цветања значајно одступају три популације (Обедска бара, Радан и Космај), што се може објаснити адаптацијом ових популација на специфичне еколошке прилике којима су оне биле изложене у природи. Тако је популација из Обедске баре свакога пролећа дуготрајно плавањена, те се, чини се, прилагодила каснијем периоду цветања – у односу на остале популације из њене филогеографске групе. Популација са Радана се развила у хладнијим условима (са снежним покривачем који дуго траје), на бар двоструко већој надморској висини од осталих популација, те јој период цветања отпочиње касније. Најзад, популација са Космаја у просеку почиње да цвета знатно раније, јер се развила на упола мањој надморској висини него остале две популације из споменуте филогеографске групе. Подударње резултата анализа, на основу фенолошких и молекуларних карактера, додатно потврђује диференцијацију популација врсте *G. nivalis* из јужне, југоисточне и источне Србије.

Коначно, поставља се питање какав утицај имају добијени резултати анализе пДНК маркера на разматрања таксономије проучаваних врста и других таксона рода

*Galanthus* у централном делу Балканског полуострва. Према литератури (Stevanović 2005), одређени сегменти флоре Балканског полуострва су још непознати, упркос томе што више од два века непрекидно трају ботаничка истраживања овога региона. Још увек се не зна тачан број врста, њихов ендемичан статус, као ни величина ареала и степен угрожености. Из овог разлога је усаглашавање таксономских критеријума у валоризацији флоре региона један од првих задатака таксонома и биосистематичара (Stevanović 2005). Таксономија је научна дисциплина која разграничава, пописује, именује и уређује таксоне у природни систем (Hegnauer 1967), и значајна је за сва фундаментална и примењена истраживања у биолошким и сродним наукама, пошто су било каква истраживања у биологији, генетици, биохемији и слично, чији су предмет проучавања биљке, незамислива без тачне идентификације биљних врста или других таксона који се анализирају (Marin 2003).

Род *Galanthus* је био предмет многих ревизија (Beck 1894; Gottlieb-Tannenhain 1904; Kemularia-Nathadze 1947; Traub, Moldenke 1948; Stern 1956; Artjushenko 1970). Међутим, међу њима има мало сагласности по питању броја врста и таксономске диференцијације самога рода (Davis 1999). Задатак таксонома је веома захтеван због релативно брзе дивергенције карактера и таксона у току адаптивне радијације и због могућих конвергенција у току еволуције таксона. Због тога ниједна класификација није потпуно поуздана (Marin 2003). Различитости у интерпретацији и процењивању морфолошких карактера често резултирају несугласицама по питању класификације. Ово је отуда што морфолошка сличност биљака не указује увек на блиску сродност међу њима, а и упадљива различитост се неретко може уочити међу таксонима за које се претпоставља блиска сродност. Ови феномени, који су познати под називима паралелизам (конвергенција) и диверзификација (дивергенција), често су одговорни за потешкоће, као и артефакте, у класификацијама (Hegnauer 1967), што компликује формирање слике о еволутивним односима одређених таксона (Marin 2003). У овим случајевима, таксономи по правилу траже и друге карактере, поред морфолошких (Hegnauer 1967). Експериментална таксономија има за циљ анализу варијабилности и разумевање микроеволуције – поља које се назива и специјација. Варијабилност може бити резултат пластичности појединачнога генотипа, или генетичке хетерогености таксона. Полиморфизам представља једну од почетних тачака диференцијације, јер од индивидуалних варијаната могу да настану нови таксони, и то путем миграција и просторне изолације, као и еколошком адаптацијом, или након интерспецијских

хибридизација, које су обично праћене дуплирањем генома. При овоме, потребно је истаћи да су границе између раса, подврста, као и других таксономских категорија у одређеној мери субјективне (Marin 2003).

*G. nivalis* је широко распрострањена на истраживаном подручју и одликује се изразитом морфолошком варијабилношћу. Разлог наведеном лежи у чињеници да су многе популације ове врсте у Србији везане за одређени тип земљишта, надморску висину и микроклиматске карактеристике, те су међусобно географски и орографски развојене. Поред тога, веома је значајан географски положај популација у односу на целокупни ареал врсте. Истраживања у литератури показују да се популације које су присутне у централном делу ареала одређене врсте одликују високим генетичким диверзитетом, док је у дислоцираним популацијама степен генетичког диверзитета низак и њихове генетичке варијанте се могу разликовати од оних заступљених у централном делу ареала (Vucetich, Waite 2003). Анализирани популације проучаване врсте се налазе на подручју које се може сматрати маргиналним делом ареала врсте, имајући у виду да је њено средиште распрострањења у централној Европи, а јужна граница ареала у Албанији, С. Македонији и северној Грчкој (Davis 1999). Због тога није изненађујуће да је осим типичне форме врсте *G. nivalis* у Србији био забележен и већи број њених инфраспецијских таксона, особито на територији АП Војводине (Boža 1979; Boža, Obradović 1980; Obradović, Boža 1985; Boža, Vasić 1986; Radić 2000). У прилог томе, морфолошком, фенолошком и палинолошком анализом, издвојене су варијанте врсте *G. nivalis* из источне, југоисточне и јужне Србије, које се значајно разликују од јединки из осталих узоркованих популација. Јединке са Озрена, као и из Нишке Бање и Пчиње, одликују се веома уским листовима и израженом пепељастом пругом дуж средишњег нерва листа, као и раним цветањем. Јединке са планине Радан се могу једноставно морфолошки одредити по стубићу тучка који је у просеку краћи од прашника. Ипак, у складу са важећом класификацијом рода *Galanthus* (Davis 1999; Bishop *et al.* 2001), ниједан таксон нижег ранга тренутно није прихваћен у оквиру ове врсте.

Морфолошка варијабилност врсте *G. nivalis* на нивоу њеног укупног ареала огледа се и у броју застарелих назива варијетета, које су различити аутори покаткад касније описивали и као засебне врсте, о чему је већ било речи. Наиме, на границама распрострањења, врста *G. nivalis* испољава прилично атипична морфолошка својства, особито у оним подручјима где се њен ареал преклапа са ареалима других врста рода.

Постоје две области са нејасним границама ареала ове врсте – европски део Турске, где се *G. nivalis* среће са *G. plicatus*, и јужни део бивше Југославије, где се ареал *G. nivalis* преклапа са ареалом врсте *G. reginae-olgae*. Тако, у јужном делу ареала *G. nivalis* показује одређене карактеристике које нису типичне за врсту (Davis 1999). Слично обрасцима морфолошке варијабилности који су забележени у источном, југоисточном и јужном делу Србије, у јужној Италији популације показују извесне карактеристике својствене за *G. reginae-olgae*. Тачније, листови често поседују централну белу или плавичасту пругу на лицу. Ове биљке поједини аутори сматрају подврстом или варијететом врсте *G. nivalis* или је називају *G. imperati*. Прелазни облици између *G. nivalis* и *G. reginae-olgae*, слични оним из Италије, такође се јављају у јужном делу Хрватске и Црне Горе, а вероватно и у Албанији (Davis 1999; Bishop *et al.* 2001). Најзад, примерци *G. nivalis* са уским листовима, који подсећају на *G. reginae-olgae* subsp. *vernalis*, обилно се јављају у словеначкој Истри. Боја листова ових биљака је углавном плавичастозелена, али и зелена и тамноплавозелена, са централном белом пругом (Bavcon 2007, 2009, 2010). Ово се може објаснити тиме да идући према југу – од Црне Горе и северне Грчке – врсту *G. nivalis* смењује врста *G. reginae-olgae*. Међутим, ова смена није постепена, те су обрасци варијабилности неретко сложени (Davis 1999). Тако, Stern (1956) наводи да има примерака са Балканског полуострва који изгледају као типична *G. nivalis*, али примерци пореклом из Далмације и Албаније не изгледају као типична биљка, већ имају изразито зеленкастоплаве и уске листове, са цветном петељком која је краћа од приперка. Бројне варијанте врсте могу се срести у малим географским подручјима на јужном Балкану, које Stern (1956) сматра подврстама *G. nivalis*, са разликама од типске врсте насталим услед географске изолованости.

Није нимало једноставно одлучити како третирати ове различите географске варијанте. Категорија варијетет је понекад коришћена за облике за које је сматрано да припадају географским расама врсте, затим за истакнуте и крупне форме и како би се описале биљке хортикултурног порекла. Облици који имају различито географско распрострањење и дефинисане морфолошке разлике у прошлости су третирани као подврсте; они који се мало разликују од типичне врсте и срећу се на уобичајеном или суседном станишту, третирани су као варијетети. Различите географске форме врсте *G. nivalis* блиско су сродне типичној биљци, са свим основним одликама те биљке, с тим што поседују разлике које су константне (Stern 1956). Но, дискутабилно је да ли постоје довољне разлике да подрже издвајање било каквих инфраспецијских таксона.

Димензије листа су обично исувише варијабилне како би биле сматране корисним разграничавајућим карактерима. Стога, у складу са мишљењем које даје Davis (1999), уколико би се именовале све ове регионалне варијанте *G. nivalis* у рангу званичне таксономије, дошло би до нестабилности и несклада у класификацији рода *Galanthus*.

Иако се односи таксона утврђени на основу морфолошких и молекуларних података могу поклапати (нпр. Denk, Grimm 2009; Škondrić *et al.* 2014; Aleksić *et al.* 2018), чешћи је случај да постоји несклад између морфолошких и молекуларних карактера. Тако, на основу варијабилности хлоропластних маркера, у случају врсте *G. nivalis*, на филогенетском стаблу није добијено издвајање линије распрострањене дуж Велике и Јужне Мораве – али је ова линија (D) уочена у филогеографској анализи. Иако се популације са планине Озрен, из Нишке Бање, као и долине реке Пчиње често одликују централном пепељастом пругом на листовима и уским листовима, а јединке са Радана се одликују стубићем краћим од прашника, оне у овој студији нису издвојене у посебан таксон ни на којем инфраспецијском нивоу. Варијабилност ове врсте приписује се њеном широком распрострањењу (Davis 1999). Ипак, познато је да у неким случајевима – услед ниске стопе мутација – молекуларни подаци немају резолуцију да раздвоје морфолошки добро диференциране врсте (Kizirian, Donnelly 2004; Velzen *et al.* 2012). Тако, упоредна морфолошка истраживања, у извесном броју случајева, могу да разреше филогенетске односе између анализираних таксона, док укључивање додатних молекуларних маркера у анализе може допринети побољшању резолуције у филогенетским стаблима. Отуда, како одређене варијанте, попут оних на подручју Србије, морфолошки видно одступају од типичне биљке, могуће је да ће након будућих истраживања издвајање одређених инфраспецијских таксона ипак бити потребно. С друге стране, молекуларне анализе су се показале веома корисним у случајевима откривања криптичних таксона, односно, када се морфолошки сличне индивидуе одликују знатним разликама на молекуларном нивоу (Aleksić *et al.* 2018). Филогеографском анализом установљено је постојање неколико линија које показују тренд дистрибуције у одређеним регионима, а разликују се и по фенологији, те би могле представљати инфраспецијске таксоне. Међутим, за поуздано издвајање нових таксона потребно је у анализе укључити додатне популације и молекуларне маркере.

Занимљиво је да су на нивоу хлоропластног генома уочене мутације дељене између врста *G. nivalis* и *G. reginae-olgae* које указују на њихово заједничко порекло, док присуство мутација које су типичне за врсту *G. nivalis* а присутне су у хлоропластним

регионима врсте *G. reginae-olgae* указује на њихову међуспецијску хибриднизијацију, која се у прошлости највероватније одиграла у јадранском делу ареала ових двеју врста – у региону за који је познато да је представљао глацијални рефугијум многих биљних врста (Surina *et al.* 2011; Škondrić *et al.* 2014; Stojanović D. *et al.* 2015; Aleksić *et al.* 2018). Ово запажање је у складу са истраживањима аутора (Davis 1999; Bishop *et al.* 2001), који су испитали варијабилност *G. reginae-olgae* на подручју њеног укупног ареала, на нивоу морфологије, екологије и фенологије, и показали да и поред тога што постоји јасно одвајање између врста *G. nivalis* и *G. reginae-olgae*, постоје и сличности међу њима. Обе ове врсте имају апланатну вернацију, уско линеарно лишће и појединачну зелену мрљу на врху унутрашњих сегмената перијанта. Због тога није изненађујуће да врста *G. reginae-olgae* много година није била призната као засебна врста. Бројни аутори су је третирали као подврсту врсте *G. nivalis* (Gottlieb-Tannenhain 1904; Stern 1956; Webb 1978). Но, упркос чињеници да је врста *G. reginae-olgae* у блиском сродству са *G. nivalis*, постоје очигледне разлике међу њима, као што су време цветања, дужина листова за време цветања и боја листова. *G. reginae-olgae* је претежно јесења до ранозимска врста, док *G. nivalis* цвета у касну зиму и рано пролеће. Листови *G. reginae-olgae* су одсутни током цветања, или дуги само 2–3 cm, насупротив онима у *G. nivalis*, који су увек дуги барем неколико центиметара. Лице листа врсте *G. reginae-olgae* има упадљиву сивкасту до сиву пругу, која се протеже дуж средине листа. Сивкаста пруга која се повремено јавља на листу *G. nivalis* никада није тако изражена као она у *G. reginae-olgae* и најчешће сасвим изостаје. Лице листа *G. reginae-olgae* је обично тамније зелено него оно у *G. nivalis*, што средишњу сиву пругу чини још очигледнијом (Bishop *et al.* 2001). У оквиру ове врсте, тренутно су признате две подврсте. Тако, осим типичне, која је заступљена на копненом делу Грчке, острву Корфу, као и Сицилији, у таксономској обради рода *Galanthus*, Davis (1999) је усвојио *G. reginae-olgae* subsp. *vernalis* као добру подврсту, мада њу треба сматрати недовољно диференцираном, јер ниједан од карактера за њено препознавање није сасвим дисконтинуиран. Управо овој подврсти припада материјал узоркован на Балканског полуострву. За разлику од *G. reginae-olgae* subsp. *reginae-olgae*, листови споменуте подврсте су током антезе развијени неколико центиметара. Она је распрострањена на копненом делу Грчке, Сицилији, као и у приморским деловима Албаније, затим Босне и Херцеговине, Хрватске и Црне Горе. Ревизијом хербарског материјала у референтним збиркама (БЕОУ), на основу оних примерака који су били детерминисани као *G. nivalis* (Stevanović V., 966/93, 20.2.1993, БЕОУ!), потврђено је

њено присуство у Боки Которској (Стрп). За ову подврсту је карактеристично да цвета касније од *G. reginae-olgae* subsp. *reginae-olgae*, и то од јануара до марта (Davis 1999; Bishop *et al.* 2001). Поклапање величине генома између узорака *G. nivalis* и *G. reginae-olgae* subsp. *vernalis* подржава претпоставку да ова подврста представља прелазни облик између врста *G. nivalis* и *G. reginae-olgae* (Zonneveled *et al.* 2003). У прилог томе иду и налази ове студије да се једна индивидуа *G. reginae-olgae* за коју се претпоставља да је типичан представник врсте разликује у свега шест мутација од индивидуа *G. nivalis* из јужне, југоисточне и источне Србије, што може указивати на то да је реч о младој линији и њеном још увек некомплетном сортирању. Близак систематски однос ових двеју врста потврђују резултати молекуларних истраживања у литератури (Lledó *et al.* 2004; Larsen *et al.* 2010; Rønsted *et al.* 2013). Имајући у виду генеалогичке односе, добијене у анализи која је представљена у овој дисертацији, постоји могућност да је испитивана популација *G. reginae-olgae* са јадранског приморја настала од линије врсте *G. nivalis* која је данас распрострањена у јужној, југоисточној и источној Србији. Ово је занимљив резултат, који указује на потребу додатних узорковања са споменутог подручја. Укључивање популација из остатка ареала врсте и додатних молекуларних маркера нуклеарног генома у анализи, могло би допринети стицању бољег увида у еволуциону историју овога таксона.

Врста *G. elwesii* је обично релативно висока биљка, широких зеленкастоплавих листова, крупних цветова, као и зелених макула које захватају велику површину на унутрашњим сегментима цветног омотача. Вернација јој је уочљиво суперволутна и један лист обично закриљује други и у зрелости. Но, то је морфолошки варијабилна врста, пошто је релативно широко распрострањена у природи. *G. gracilis* је једина врста која се може заменити са овом врстом, пошто има исти тип пигментације на унутрашњим сегментима перијанта и листови су јој истог спектра зеленкастоплаве боје. Ове две врсте се обично могу једноставно разликовати по положају листова у пупољку, пошто су листови врсте *G. gracilis* апланатне вернације, док су они у *G. elwesii* суперволутне вернације. Такође, листови врсте *G. gracilis* су готово увек увијени у вертикалној оси, док *G. elwesii* тек покаткад има листове увијене на овај начин. У *G. gracilis* крајеви унутрашњих сегмената перијанта су обично ка споља савијени, док су у *G. elwesii* мање или више равни. *G. elwesii* је обично крупна биљка, широких листова и великих цветова, док је *G. gracilis* обично мања биљка уских листова и ситних цветова. Међутим, неки примерци *G. gracilis* представљају крупне биљке, широких листова и

великих цветова, насупротив чему *G. elwesii* може бити ниска биљка, уских листова и малих цветова (Bishop *et al.* 2001). Све ово знатно отежава диференцијацију врста *G. elwesii* и *G. gracilis* на нивоу морфологије, те није изненађујуће да се ове две врсте у пракси често замењују једна за другу (Adamović 1909; Jovanović *et al.* 2012). Анализе које је спровео Davis (1999) показују да популације врсте *G. elwesii* могу представљати како оба екстремна типа, тако и прелазне облике међу њима. Тако, популације које се срећу у копненом делу Грчке показују различите обрасце варијација, но углавном теже екстремним типовима. Распрострањење врста *G. elvesi* и *G. gracilis* је углавном симпатрично (Davis 1999). Обе врсте су често биле налажене на истом локалитету (Artjushenko 1974), могуће и у оквиру исте популације (Kamari 1982). Како карактери по којима се разликују врсте *G. elvesi* и *G. gracilis* нису под утицајем средине, може се претпоставити да је дошло до хибридизације у популацијама које садрже наведени образац варијације. Врста *G. gracilis* је блиско сродна са *G. elwesii* (Davis 1999), што је потврђено и тиме да ове две врсте имају готово исту величину генома (Zonneveld *et al.* 2003). Но, подаци добијени молекуларним истраживањима, на основу хлоропластног генома и рибозомалне ДНК, подржавају издвајање ових двеју врста као засебних, јер се могу идентификовати дискретним молекуларним маркерима (Davis 1994), што је потврђено и резултатима молекуларних анализа представљених у овој дисертацији.

Према су типичне биљке врста *G. elvesi* и *G. gracilis* међу собом различите, њихови прелазни облици јављају се широм Бугарске као и у деловима северне Грчке. Често се називају *G. maximus* и различити аутори су их различито третирали. Овај балкански облик врсте *G. elwesii*, Velenovsky (1891) назива *G. maximus*, Beck (1894) – *G. elwesii* var. *maximus*, а Hayek (1933) и Zahariadi (1958) – *G. graecus* var. *maximus*. Увидом у изворни опис *G. maximus* добија се утисак да је ова биљка заиста мања варијанта врсте *G. elwesii* (Webb 1980). Од типске врсте разликује се по спирално увијеним листовима, али та разлика није увек очигледна. Осим у Бугарској, биљке оваквог описа су биле забележене у Србији и С. Македонији; Stern (1956) их сматра географском варијантом *G. elwesii*. Таксон *G. elwesii* var. *maximus* су за подручје Србије навели различити аутори (Stern 1956; Nikolić, Diklić 1986). Међутим, у новијим класификацијама рода, таксон се не сматра довољно диференцираним од *G. elwesii* var. *elwesii* (Webb 1978; Davis 1999, 2001b). Морфолошка испитивања у овом раду показују да јединке врсте *G. elwesii* у Србији имају различите обрасце варијабилности, укључујући такве одлике (спирална увијеност листова и варијабилна вернација), које су Artjushenko (1970) и Delipavlov



(1971) користили као карактере за препознавање овога варијетета. У прилог томе, на основу географских, еколошких, морфолошких и молекуларно-генетичких података, Rønsted и сарадници (2013) сматрају да *G. elwesii* у европском делу свога ареала може представљати не само посебан инфраспецијски таксон, него чак и засебну врсту. Таксономски статус ових биљака још увек није разрешен, што упућује на потребу да таксономија врсте у будућности буде ревидирана на основу упоредно-морфолошких, као и молекуларних истраживања, са материјалом прикупљеним са *locus classicus*.

Истраживано подручје у овом раду представља само мали део укупног ареала проучаваних врста и није могуће на основу добијених резултата извести поуздане таксономске закључке; међутим, могуће је уочити одређене правилности приликом њиховог поређења са одговарајућим литературним подацима. Очеvidно је да постоји инфраспецијска варијабилност у оквиру врсте *G. nivalis* на подручју Србије, пошто је забележена у свим анализираним нивоима (хоролошком, еколошком, морфолошком, фенолошком и палиноморфолошком), што говори у прилог генетичкој контроли констатованих одлика, по којима се поједине испитиване популације разликују од типичних представника врсте. Испитиване популације *G. nivalis* разликују се и на нивоу некодирајућих хлоропластних региона. Наведено, као и подударност података добијених истраживањем популација врста рода *Galanthus* из Србије и централног дела Балканског полуострва са подацима из литературе – потврђује употребљивост коришћених хлоропластних маркера за проучавање представника споменутог рода на инфраспецијском нивоу.

Без обзира на питања званичне таксономије, биљке које поседују одговарајућа својства могу бити уведене у културу као хортикултурне биљке (Јовановић *et al.* 2018), будући да и најмање назнаке еколошких, морфолошких, фенолошких, као и других промена завређују пажњу селекционара и оплемењивача. Наиме, дивљи сродници гајених биљака су добра основа за даља примењена истраживања у пољопривреди и другим сродним дисциплинама (Marin 2003), као што је то хортикултура. У науци је тренутно позната 21 врста висибоба, а *G. nivalis* је убедљиво најчешћа врста у култури, за којом следе *G. elwesii*, *G. plicatus*, *G. woronowii* и *G. reginae-olgae*. Размножавају се деобом луковица и семеном, а пошто се неретко и међусобно опрашују, свака од њих дала је много различитих култивара, као и хибрида (Slade 2014). Култивари су биљке које су посебно одгајене или селекционисане због одређених карактеристика које задржавају и при размножавању. Списак култивара висибоба тренутно садржи и до око 1500

различитих назива и увећава се сваке године. Ове биљке разликују се од типских представника врсте у величини, облику цвета, пигментацији репродуктивних органа, и(ли) периоду цветања (Сох 2013). Вегетативна репродукција постраним луковицама омогућава размножавање стерилних биљака, што значи да је потомство генетички идентично матичној биљци. Без сумње, многи рани култивари врсте *G. nivalis* били су натурализоване биљке и уведени су у културу због своје лепоте и реткости. Међутим, осим што су култивари предмет селекције из природних популација, они су такође све више производ човекових интервенција. Генетика рода није довољно истражена и може се много тога сазнати о наслеђивању одређених карактеристика. Одлике од интереса (попут жутих мрља, зелених врхова на листићима цветнога омотача, дуплих форми цветова, као и облика *roculiformis*, те зеленкастоплавих листова и правилног хабитуса) су под контролом гена; међутим, тренутно се могу само претпоставити начини њиховог изражавања у хибридном потомству (Bishop *et al.* 2001).

У складу са резултатима истраживања, које је представљено у овом раду, може се оценити да популације *G. nivalis* пореклом из јужне, југоисточне и источне Србије, особито из долине реке Пчиње и Нишке Бање, као и све популације врсте *G. elwesii*, поседују високодекоративне особине и представљају одличан почетни материјал за оплемењивање нових гајених таксона. Резултати се могу користити за одабир биљног материјала за култивисање таксона различитих морфолошких, фенолошких, као и других карактеристика, што потенцијално опредељује њихову разноврсну примену у хортикултурној пракси.

Резултати представљеног истраживања указују на значај изведених анализа за разумевање биологије, еволуционе историје, те сродничких веза унутар комплексне групе врста из рода *Galanthus* у централном делу Балканског полуострва. Анализе које би укључиле додатне хлоропластне регионе би вероватно допринеле разјашњењу инфраспецијских односа врсте *G. nivalis*. Укључење нуклеарних региона и додатних популација у анализу би вероватно омогућило бољи увид у таксономске, генетичке и еволуционе процесе популација проучаваних врста рода.

Осим што приказани резултати доприносе бољем разумевању еволуционе историје и дивергенције популација рода *Galanthus* са подручја Србије и централног дела Балканског полуострва, они могу бити од користи и у конзервацији овога рода. Према литератури (Stevanović 2005), процена величине и вредности биодиверзитета одређене територије је први, као и најважнији, корак у његовом очувању, заштити и

унапређењу. Методе молекуларне биологије у великој мери могу расветлити многа нерешена питања, која су везана за статус таксона. Захваљујући сложеној историји, имиграционим процесима, сучељавању елемената различитог порекла и старости, изолационим механизмима између популација, који су условили развој нових врста, балканска флора представља извор за бројна таксономско-флористичко-еколошка истраживања (Stevanović 2005). Резултати оваквих истраживања се све чешће узимају у обзир при доношењу одлука, као и формирању стратегија, за заштиту и очување угрожених таксона, те природних ресурса, као што су то популације самониклих корисних биљака, или дивљи сродници културних биљака (Moritz 1994; Frankham *et al.* 2002). Врсте рода *Galanthus* имају дугу и раширену примену у хортикултури, као и медицини, због чега су често предмет нелегалног и(ли) прекомерног сакупљања из природе. У наведеним случајевима, тачна таксономска идентификација као и анализа филогеније рода омогућавају плодносније напоре у конзервацији врста.

Контрола у трговини врстама рода *Galanthus* је врло захтевна, с обзиром да се биљке углавном извозе као мирујуће луковице – у стадијуму када су могућности за идентификацију врста крајње ограничене. Због тога су у конзервацији припадника овога рода потребне методе за брзу и ефикасну идентификацију. Применом метода молекуларне биологије, попут PCR амплификације и секвенцирања ДНК, могуће је развити PCR маркере и дизајнирати прајмере за амплификацију кратких фрагмената ДНК који су јединствени за одређене врсте рода *Galanthus* (CITES 2006). У трговини врстама рода *Galanthus* најзначајније су врсте *G. nivalis*, *G. elwesii* и *G. woronowii* (Bishop *et al.* 2001), које су генетички јасно међу собом диференциране и граде монофилетске групе у анализи хлоропластног и једарног ДНК. Но, за идентификацију сродних таксона, неопходно је користити ДНК отиске референтних таксона (CITES 2006). У матриксу сва три проучавана хлоропластна региона, детектована су шест карактера синапоморфна за врсту *G. plicatus*, 10 карактера за *G. elwesii*, три за *G. gracilis*, 16 за *G. woronowii*, највероватније шест за *G. reginae-olgae* и један карактер који одваја припаднике серије *Latifolii* од припадника серије *Galanthus*, те су погодни за примену у сврхе ДНК бар-кодинга.

## 7. ЗАКЉУЧЦИ

На основу истраживања на терену, проучавања хербарског материјала и увида у расположиве литературне податке, закључује се да је род *Galanthus* у флори Србије представљен двема врстама. То су врсте *G. nivalis* и *G. elwesii*. Прва од ових врста има широко распрострањење у нас, док је друга заступљена само локално. Врста *G. nivalis* је присутна у свим флористичким регионима наше земље, на различитим шумским заједницама, као и у широком опсегу надморских висина (од 70 m до преко 2100 m). Претежно насељава станишта која леже на карбонатним подлогама (кречњак), мада је има и на вулканским стенама (гранит, гранодиорит и андезит), као и метаморфним стенама (мермер). По правилу, она се јавља на дубоким и плодним земљиштима, али повремено расте и на алувијалним наносима или песку. Врста *G. elwesii* има унеколико другачији образац распрострањења, него што се то раније сматрало – претежно је заступљена у источној Србији, у околини Пирота и Ниша. Она се најчешће јавља на падинама и вртачама планинских букових шума (*Fagetum montanum* s. l.), на висинама изнад 1000 m. С обзиром да се ареали ових врста у источном делу земље преклапају, закључује се да оне немају изражен зонални карактер распрострањења у Србији.

Према анализи морфометријских карактера аутохтоних врста рода *Galanthus* у Србији, већина проучаваних карактера обеју проучаваних врста има умерен степен варијабилности (CV=10–20%). У групу веома варијабилних морфолошких карактера – чији су коефицијенти варијације значајно већи од 20% – спадају дужина петељке, дужина листа, висина стабљике и пречник плода. Најниже коефицијенте варијације имају карактери – однос дужина спољашњих и унутрашњих листића цвета, дужина прашника, дужина стубића тучка, као и дужина унутрашњих листића омотача цвета. У појединим популацијама, вредности проучаваних карактера су премашиле границе варијабилности које су забележене у литератури за *G. nivalis* (доња гранична вредност за дужину цветне петељке, горње граничне вредности за ширину приперка и дужину прашника, као и обе граничне вредности за пречник рукавца, дужину стубића тучка, пречник плода и пречник семена), *G. elwesii* (доње граничне вредности за дужину луковице, пречник рукавца, дужину цветне петељке, дужину и ширину спољашњих листића цвета и пречник плода и горње граничне вредности за дужину приперка, ширину унутрашњих листића цвета, дужину прашника и стубић тучка) и за цео род

(горње граничне вредности за дужину и ширину приперка). Од 16 анализираних морфолошких карактера на нивоу популација, они који у највећој мери доприносе диференцијацији популација су ширина листа, однос дужина и ширина спољашњих и унутрашњих листића цветног омотача, као и дужина стубића тучка. Насупрот томе, карактери који најмање доприносе диференцијацији анализираних популација су дужина спољашњих листића цветног омотача, дужина приперка и дужина прашника. За већину ових карактера, популације које највише доприносе диференцијацији су оне са Сврљипких планина, Црног врха (крај Пирота), Јастрепца, Радана и Обедске баре.

Према каноничкој дискриминантној анализи (CDA) и кластер анализи (CA), популације су диференциране у неколико засебних група (поткластера), што указује на постојање значајних фенотипских разлика међу овим групама. У СА, прву групу чини 13 популација врсте *G. nivalis*, пореклом из северне, западне, централне, као и источне Србије, које су морфометријски хомогене, односно са релативно високом међусобном сличношћу. Популације врсте *G. nivalis* из југоисточног и источног дела Србије, тачније оне пореклом из Пчиње, Нишке Бање и са Озрена, груписане су у другом поткластеру и разликују се од осталих популација по уским листовима, који често у младости поседују воштану превлаку дуж средишњег нерва (слично као у *G. reginae-olgae*). Трећи поткластер представљен је само једном популацијом, пореклом са Радана, која се може једноставно морфолошки одредити по стубићу тучка, који је у просеку краћи од прашника. У четвртном поткластеру, популације врсте *G. elwesii* имају високу међусобну морфолошку сличност. Како је истраживање изведено у огледним условима, може се закључити да је уочена диференцијација резултат генетичких или еволутивних чинилаца и не би било неочекивано уколико би постојали криптични таксони у оквиру врсте која се тренутно назива *Galanthus nivalis*. С друге стране подаци који су добијени за дужину луковице, ширину и вернацију листова, положај врхова унутрашњих листића перијанта, као и пречник плодника у проучаваних популација *G. elwesii* одговарали су како овој врсти тако и *G. gracilis*. Ипак, кластер анализа указује на релативно високу сличност међу испитиваним популацијама, те се не сматра да је *G. gracilis* присутна у Србији. У ствари, за подручје Србије је забележен варијетет *G. elwesii* var. *maximus*, који тренутно у таксономији рода *Galanthus* нема валидан статус и потребно га је ревидирати сходно резултатима будућих упоредних истраживања са материјалом прикупљеним са *locus classicus*.

Све анализиране популације показују релативну стабилност током три године осматрања у односу на време почетка цветања, те се сходно статистички утврђеним групама издваја осам фенолошких група. Фенофаза цветања отпочиње најраније у узоркованих јединки врсте *G. nivalis* пореклом са Озрена, Пчиње, као и Нишке Бање (календарски дани 19,3, 19,3 и 20,0), а најкасније у јединки ове врсте које потичу са Чемернице и Таре (календарски дани 62,0 и 66,0). Јединке из популација које расту на надморским висинама  $\geq 1000$  m углавном припадају каснијим фенолошким групама у погледу времена почетка цветања. Како су све популације проучене у климатски уједначеним условима, може се закључити да утврђене разлике проистичу из њихових генетичких разлика, то јест одговора генетичке компоненте на климатске промене које су наступиле између анализираних година. Издвојене фенолошке групе наговештавају постојање раних и касних форми, које могу продужити укупни период цветања гајених врста у култури. Сем тога, резултати могу послужити као основа за таксономску класификацију врста рода *Galanthus*, као допуна сазнањима о њиховој инфраспецијској варијабилности.

У складу са резултатима анализе продукције нектара и опрашивања у врста рода *Galanthus* са подручја Србије, закључује се да ове врсте производе веома мале и међусобно приближне количине нектара (*G. nivalis*:  $0,04 \pm 0,03$   $\mu\text{l}/\text{дан}$ ; *G. elwesii*:  $0,05 \pm 0,02$   $\mu\text{l}/\text{дан}$ ). Ово се објашњава њиховом адаптацијом на рани период цветања, током којег су посете опрашивача генерално ређе. Укупна продукција нектара по цвету, као и продукција нектара током онтогеније цвета, своди се на количину нектара која се лучи првога дана по отварању цветова, у јутарњим часовима, када су коеволутивни опрашивачи најактивнији. Просечни животни век цветова ових врста је кратак (*G. nivalis*: 4,5 дана; и *G. elwesii*: 5,0 дана); међутим, он може бити знатно пролонгиран у зависности од услова средине. У случају да опрашивање инсектима изостане, цветови врста овога рода су компатибилни и за самооплодњу – те су им и мале количине нектара довољне за несметано одвијање сексуалне репродукције, иако се оплодња и образовање семена боље одвијају након странооплодње.

Поленова зрна проучаваних врста рода *Galanthus* су билатерално симетрична, хетерополарна, моносулкатна и облатна (P/E=0,50–0,75). Орнаментација егзине је микроругулатно-микроперфоратног типа. Облик поленових зрна је варијабилан – елиптичан или чуњаст (у поларном положају) и овалан до заобљено троугласт (у екваторијалном положају). Према величини екваторијалног дијаметра, полен врста

рода *Galanthus* у Србији, заједно са поленом двеју проучаваних алохтоних врста, *G. plicatus* и *G. gracilis*, припада класи поленових зрна средње величине (25–50  $\mu\text{m}$ ), док полен других двеју алохтоних врста – *G. reginae-olgae* и *G. woronowii* – припада класи поленових зрна мале величине (10–25  $\mu\text{m}$ ). Већина мерених одлика поленових зрна у проучаваних врста има низак ( $CV < 10\%$ ) до умерен степен варијабилности ( $CV = 10\text{--}20\%$ ). Вредности појединих одлика премашују границе варијабилности забележене у литератури за *G. nivalis* (доње граничне вредности за поларну осу и Р/Е) и *G. elwesii* (доње граничне вредности за поларну осу и Р/Е, као и горња гранична вредност за екваторијални дијаметар). Одлике које у најмањој мери доприносе диференцијацији врста су Р/Е и број перфорација. Насупрот томе, екваторијални дијаметар и пречник перфорација веома доприносе диференцијацији врста.

Облик поленових зрна врста рода *Galanthus* представља исувише варијабилну одлику да би се могао користити као таксономски карактер за разграничавање врста. Остале проучаване одлике, заједно са ширином ругула, као и бројем и пречником перфорација, морају бити предмет много опсежнијих истраживања пре потенцијалне примене у таксономији врста овога рода. На нивоу популационе варијабилности – пречник перфорација је једина палиноморфолошка одлика која омогућава правилно диференцирање између врста *G. nivalis* и *G. elwesii* и инфраспецијску диференцијацију *G. nivalis*. Уочене разлике у величини перфорација поленових зрна двеју узоркованих популација врсте *G. nivalis* са подручја Србије имају потенцијала да буду примењене за рапчлањење инфраспецијских таксона – под условом да наредна истраживања потврде постојање оваквих таксона.

Од три анализирана хлоропластна региона, у шест проучаваних врста рода *Galanthus*, већи број супституција база и дужинских мутација (39) уочен је у регионима *trnL-trnF*, поравнате дужине 944 бр у 126 јединки, и *rps16-trnK*, поравнате дужине 754 бр у 124 јединке, док мањи (21) у региону *trnE-trnT*, поравнате дужине 555 бр у 126 јединки. Но, имајући у виду различите дужине наведених региона, може се рећи да су сва три испитивана хлоропластна региона подједнако информативна. У матриксу, састављеном од три испитивана хлоропластна региона, поравнате дужине 2253 бр, детектовано је 71 позиција са супституцијама база, 28 дужинских мутација (20 индела, 4 дупликације и 4 микросателита).

Према *Maximum Likelihood* (ML) стаблу – конструисаном на основу модела GTR+G и матрикса сва три испитивана хлоропластна региона, поравнате дужине

2246 bp у 51 анализираној индивидуи – врсте *G. nivalis* и *G. reginae-olgae* чине једну добро подржану групу (Клада I, BS=83%), врсте *G. gracilis* и *G. plicatus* су сестринске, чине другу умерено подржану кладу (Клада II, BS=61%) и имају заједничког претка са претходним двама врстама, и *G. elwesii* и *G. woronovii* су сестринске, чине трећу добро подржану кладу (Клада III, BS=100%) и имају заједничког претка са свим осталим проучаваним врстама. Резултати анализе су у подударности са рашчлањењем рода *Galanthus* на серије sensu Davis, с тим што је врста *G. gracilis* груписана са врстама *G. nivalis*, *G. reginae-olgae* и *G. plicatus* (ser. *Galanthus*), уместо са врстама *G. elwesii* и *G. woronovi* (ser. *Latifolii*). Међутим, односи врста *G. nivalis* и *G. reginae-olgae*, као и односи субклада у оквиру Кладе I, остају неразјашњени због недовољне варијабилности испитиваних пластидних региона, интра- и интерспецијске хибридизације, и(ли) некомплетног сортирања линија.

Односе линија *G. nivalis* који филогенетском анализом нису били разрешени, као и историјске и савремене процесе, који су довели до садашње дистрибуције генеалогски везаних линија на Балкану, али и потенцијалне руте миграција којима се поменута врста у прошлости ширила на Балканском полуострву, откривају резултати филогеографске анализе. Поређењем генеалогски везаних линија и њихове садашње дистрибуције, може се закључити да неколико популација врсте *G. nivalis*, које су данас географски међусобно веома удаљене, представља остатке древне колонизације Балканског полуострва. Након тога је долазило до дивергенције, диференцијације и експанзије линија на споменутом региону у више праваца. Једна линија *G. nivalis* се ширила по западној, централној и источној Србији и Трансилванији, док друга по Војводини као и источној, југоисточној и јужној Србији. Прва линија је генеалогски блиска са популацијама *G. nivalis* које су данас распрострањене у континенталној Хрватској и Словенији, као и са популацијама у Истри. Присуство ретикуларне структуре у центру МЈ мреже указује на честу појаву интраспецијске хибридизације индивидуа, као и на интерспецијску хибридизацију између врста *G. nivalis* и *G. reginae-olgae* у Хрватској (Дубровник), током које је дошло до цитоплазматске интрогресије хлоропластног генома прве врсте у другу врсту. Међутим, присуство једне индивидуе *G. reginae-olgae* у које није уочена цитоплазматска интрогресија, а која је присутна на истом локалитету у Хрватској, те њено позиционирање у МЈ мрежи може указивати на то да је ова врста релативно млада и да је она највероватније настала од линије *G. nivalis* која је данас распрострањена у источној, југоисточној и јужној Србији (Радац,



Озрен, Нишка Бања и Пчиња). Ово је у складу са хипотезом да *G. reginae-olgae* може бити интерспецијски хибрид и да је реч о још некомплетном сортирању ове линије. Међутим, како је анализа изведена на основу индивидуа из само једне популације, потребно је у анализу укључити већи број индивидуа *G. reginae-olgae* како би се могли донети поузданији закључци. Такође, према МЈ мрежи, врсте *G. plicatus* и *G. gracilis* су блиско сродне са врстом *G. nivalis*, а велики број мутација их одваја од *G. elwesii*, која је такође великим бројем мутација одвојена од *G. woronowi*.

Односи популација и таксона, који су добијени на основу варијабилности три генерисана региона хлоропластног генома, у извесном степену поклапају се и са резултатима других анализа. Односи врста се подударају са рапчлањењем рода на серије *sensu* Davis, која је добијена и у палиноморфолошкој анализи, на основу односа поларне осе и екваторијалног дијаметра (P/E). Подела на два јасно одвојена таксона – *G. nivalis* и *G. elwesii* – уочена испитивањем морфологије рода *Galanthus* у Србији је уочљива и на нивоу трију испитиваних региона хлоропластног генома. У сагласности са закључцима донетим на основу анализе морфологије, популације врсте *G. elwesii* у Србији су јасно одвојене од врсте *G. gracilis* и не може се сматрати да је врста *G. gracilis* заступљена у Србији. Такође, постоји изражено поклапање између генетичких и фенолошких група. Од утврђених филогеографских група – према времену цветања значајно одступају само три популације (из Обедске баре, са Радана и Космаја), што се може објаснити адаптацијом ових популација на специфичне еколошке прилике којима су оне биле изложене у природи.

Филогенетска анализа није показала јасну дистинкцију популација врсте *G. nivalis* из јужне, југоисточне и источне Србије и могуће присуство инфраспецијских таксона у оквиру проучаване врсте, за разлику од резултата анализа морфологије и палинологије. Но, наведена линија је уочена у филогеографској анализи, односно, уочена је тенденција одвајања поменутих популација од осталих популација у оквиру генетичке линије која је дистрибуирана дуж Велике и Јужне Мораве. С друге стране, 13 морфометријски хомогених популација *G. nivalis* из северне, западне, централне и источне Србије су филогеографски рапчлањене у четири линије – што би могло указивати на постојање криптичних таксона. Анализе које би укључиле и додатне хлоропластне регионе могле би допринети бољем разјашњењу инфраспецијских односа у оквиру *G. nivalis*. Укључење нуклеарних региона и додатних популација би

вероватно омогућило бољи увид у таксономске, генетичке и еволуционе процесе у проучаваних популација врста рода *Galanthus*.

У матриксу, састављеном од три испитана хлоропластна региона, детектовано је шест карактера који су синапоморфни за врсту *G. plicatus*, 10 за *G. elwesii*, три за *G. gracilis*, 16 за *G. woronowii*, вероватних шест за *G. reginae-olgae* и један карактер који одваја проучаване припаднике серије *Latifolii* од серије *Galanthus*, стога могу се користити у таксономске сврхе. И поред могућности да ће се након будућих истраживања указати потреба за усвајањем нових инфраспецијских таксона у оквиру врсте *G. nivalis*, сматра се да за то тренутно нема оправданих разлога. Но, без обзира на питања званичне таксономије, биљке које поседују пожељна својства могу бити уведене у културу као хортикултурне биљке – будући да и најмање назнаке морфолошких, фенолошких и других промена завређују пажњу селекционара и оплемењивача. Према резултатима представљеног истраживања, може се оценити да популације *G. nivalis* пореклом из југоисточне и источне Србије, особито из долине реке Пчиње и Нишке Бање, те све популације врсте *G. elwesii*, имају високодекоративне особине и представљају одличан почетни материјал за оплемењивање нових гајених таксона.

Резултати истраживања, које је представљено у овом раду, доприносе бољем разумевању биологије, еволуционе историје и сродничких веза унутар комплексне групе врста рода *Galanthus* у Србији и централном делу Балканског полуострва.

## ЛИТЕРАТУРА

- Accetto M. (1999): Nova spoznaja o razširjenosti in rastiščih vrste *Pulmonaria stiriaca* Kerner v Beli Krajini. Zbornik gozdarstva in lesarstva 58: 85–104.
- Acević N. (1976): Biljnogeografske karakteristike okoline Pećinaca i Obedske bare. Diplomski rad. Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Novi Sad.
- Adamović L. (1898): Die Vegetationsformationen Ostserbiens. Pflanzengeographische Studien. Engler's Bot. Jahrb. 26: 124–218.
- Adamović L. (1901): Novine za floru Kraljevine Srbije. Prosvetni glasnik, Beograd, 22(9): 1025–1040.
- Adamović L. (1909): Die Vegetationsverhältnisse der Balkanländer (Mösische Länder) umfassend Serbien, Altserbien, Bulgarien, Ostrumelien, Nordthrakien und Nordmazedonien. In: Engler A., Drude O. (eds.), Die Vegetation der Erde XI: 1–567. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Adamović L. (1911): Flora jugoistočne Srbije. Jugoslovenska akademija znanosti i umjetnosti, Zagreb.
- Aksu E., Çelikel F. G. (2003): The effect of initial bulb size on snowdrop (*Galanthus elwesii* Hook.f.) bulb propagation by chipping. Acta Hort. 598: 69–71.
- Albert T., Raspé O., Jacquemart A. L. (2004): Clonal diversity and genetic structure in *Vaccinium myrtillus* populations from different habitats. Belgian Journal of Botany 137: 155–162.
- Aleksić J. M., Škondrić S., Lakušić D. (2018): Comparative phylogeography of capitulate *Campanula* species from the Balkans, with description of a new species, *C. daucooides*. Plant systematics and evolution 304(4): 549–575.
- Anđelković V. (2004): Pčelarstvo. Studio Line, Beograd.
- Apine I., Nikolajeva V., Vimba E., Smona M., Tomson S. (2010): *Melampsora allii-fragilis* f. sp. *galanthi-fragilis* reported for first time to cause rust on *Galanthus plicatus* in Latvia. Plant Pathology 59: 1175.
- Arslan M., Yanmaz R. (2010): Use of ornamental vegetables, medicinal and aromatic plants in urban landscape design. Acta Hort. 881: 207–211.
- Artjushenko Z. T. (1963): Lukovichnie i klubnelukovichnie rastenia dla otkritogo grunta. Akademia Nauk SSSR, Botanicheski institut V. L. Komarova, Leningrad.
- Artjushenko Z. T. (1966): Kriticheski obzor roda *Galanthus* L. Bot. Zhurn., Leningrad,

- 50(10): 1430–1447.
- Artjushenko Z. T. (1970): Amarillisovje (Amaryllidaceae Jaume St.-Hilaire) SSSR – morfologija, sistematika i ispolzovanie. Akademia nauk SSSR Moskva, Botanicheskii Institut V. L. Komarova, Leningrad.
- Avice J. C. (2009): Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* 36(1): 3–15.
- Bach A., Pawłowska B., Hura K. (2010): The effect of the exogenous phenolic compound, caffeic acid on organogenesis of *Galanthus elwesii* Hook. cultured in vitro. *Biotechnologia* 2(89): 139–145.
- Baker J. G. (1888): Handbook of Amaryllidaceae. George Bell & Sons, London.
- Balzarini J., Van Laethem K., Hatse S., Froeyen M., Van Damme E., Bolmstedt A., Peumans W., De Clercq E., Schols D. (2005): Marked depletion of glycosylation sites in HIV-1 gp120 under selection pressure by the mannose-specific plant lectins of *Hippeastrum* hybrid and *Galanthus nivalis*. *Molecular Pharmacology* 67(5): 1556–1565.
- Bandelt H. J., Forster P., Röhl A. (1999): Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Mol. Biol. Evol.* 16(1): 37–48.
- Bartha L., Kunigunda M., Emerencia S., Jovanović F., Yıldırım H., Trávníček B., Banciu H. L., Zubov D., Yüzbaşıoğlu S., Keresztes L. (2016): Isolation and escape from the Carpathian Basin of geophyte phylogeographical lineages: lessons from *Scilla bifolia* and *Galanthus nivalis*. 11th International Conference „Advances in research on the flora and vegetation of the Carpato-Pannonian region”, Hungarian Natural History Museum, Budapest, Proceedings: 97.
- Bartish I. V., Jeppson N., Nybom H. (1999): Population genetic structure in the dioecious pioneer plant species *Hippophae rhamnoides* investigated by random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers. *Molecular Ecology* 8: 791–802.
- Bauhin C. (1623): Pinax theatri botanici. Sumptibus & typis Ludovici Regis, Basileae.
- Bavcon J. (2007): Snowdrop (*Galanthus nivalis* L.) and its phenotypic diversity in Slovenia. *Acta Biologica Slovenica* 50(1): 53–58.
- Bavcon J. (2008): Common snowdrop (*Galanthus nivalis* L.) and its diversity in Slovenia. Botanical garden, Department of Biology, Biotechnical Faculty, University of Ljubljana, Ljubljana.
- Bavcon J. (2009): Navadni mali zvonček (*Galanthus nivalis* L.) in njegova raznolikost v Sloveniji. Botanični vrt, Oddelek za biologijo, Biotehniška fakulteta, Ljubljana.

- Bavcon J. (2010): Navadni mali zvončki (*Galanthus nivalis* L.). Botanični vrt, Oddelek za biologijo, Biotehniška fakulteta, Ljubljana.
- Bavcon J. (2011): Can natural plants make a horticultural surprise? Spring Bulbs. Back to Eden – challenges for Contemporary Gardens. Silesian Botanical Garden Mikołów, Proceedings: 137–156.
- Beck G. von M. (1894): Die Schneeglocken – Eine Monographische Skizze der Gattung *Galanthus*. Wiener Ill. Gart.-Zeiteng 19: 45–58.
- Bernardello G. (2007): A systematic survey of floral nectaries. In: Nicolson S. W., Nepi M., Pacini E. (eds.), Nectaries and nectar, 19–128. Springer, Dordrecht.
- Bertin R. I. (2008): Plant phenology and distribution in relation to recent climate change. The Journal of the Torrey Botanical Society 135(1): 126–146.
- Biel B., Tan K. (2013): Reports 16–24. In: Vladimirov V., Dane F., Kit Tan K. (comp.), New floristic records in the Balkans: 23. Phytol. Balcan. 19(3): 375–378.
- Bishop M., Davis A. P., Grimshaw J. A. (2001): Snowdrops – a monograph of cultivated *Galanthus*. The Griffin Press, Maidenhead.
- Bjedov I., Obratov-Petković D., Mišić D., Šiler B., Aleksić J. M. (2015): Genetic patterns in range-edge populations of *Vaccinium* species from the central Balkans: implications on conservation prospects and sustainable usage. Silva Fennica 49(4): 1–23.
- Blades L., Harper G., Helfer S., Lee M. L., Rogers L., Stewart S. (2008): Rapid-survey methods for flowering phenology. Sibbaldia 6: 163–180.
- Bogers R. J., Van Leeuwen P. J. (1992): The protection of wild bulbs and the propagation of specialty bulbs in Turkey. Acta Hort. 325: 821–830.
- Bogosavljević S., Zlatković B. (2018): Report on the new floristic data from Serbia II. Biologica Nyssana 9(2): 63–75.
- Boissier E. (1882): Flora Orientalis. V. H. Georgh, Genevae et Basiliae.
- Bornmüller J. (1925): Beiträge zur Flora Mazedoniens II. Bot. Jahrb 40(136): 1–125.
- Boršić I., Nikolić T. (2006): *Galanthus nivalis* L. In: Nikolić T. (ed.), Flora – inventarizacija i praćenje stanja. Državni zavod za zaštitu prirode, Zagreb.
- Box G. P. E., Cox D. R. (1964): An analysis of transformations. J. Roy. Stat. Soc. 26(2): 211–252.
- Boža P. (1976): Flora Bajše. Diplomski rad. Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Novi Sad.
- Boža P. (1979): Neki infraspecijjski oblici kao novi podaci za floru SR Srbije. Zbornik

- radova Prirodno-matematičkog fakulteta 9: 545–551.
- Boža P. (2013): Taxonomic valorization of adaptive evolution forms of plants. 11th Symposium on the Flora of Southeastern Serbia and Neighboring Regions, Department of Biology and Ecology, Faculty of Science and Mathematics, University of Niš, Niš, Abstracts: 14–16.
- Boža P., Obradović M. (1980): Novi podaci za floru SR Srbije. Zbornik radova Prirodno-matematičkog fakulteta u Novom Sadu 10: 361–370.
- Boža P., Vasić O. (1986): *Galanthus nivalis* L. In: Sarić M (ed.), Flora SR Srbije X, 222–223. Srpska akademija nauka i umetnosti, Beograd.
- Božić N. (1997): Prilog poznavanju vaskularne flore Sušice. Diplomski rad. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd.
- Brickell C. D. (1984): *Galanthus*. In: Davis P. H., Mill R. R., Tan K. (eds.), Flora of Turkey and the East Aegean Islands VIII: 365–372. Univ. Press, Edinburg.
- Bucalo V., Brujić J., Travar J., Milanović B. (2007): Flora nacionalnog parka Kozara. Šumarski fakultet Univerziteta u Banjoj Luci, ERSAP – Regionalni zavod za upravljanje šumama i agrikulturom pokrajine Lombardija, Milano, Banja Luka.
- Budnikov G., Kricsfalasy V. (1994): Bioecological study of *Galanthus nivalis* L. in the East Carpathians. Thaiszia 4: 49–75.
- Budnikov G. (2011): Morphological variation of specimens and populations of *Galanthus nivalis* L. in western regions of Ukraine. Thaiszia 21: 95–109.
- Bugarski V. (1979): Samonikle i gajene biljke okoline Suseka (livadske vegetacije i vegetacije poplavnih šuma). Diplomski rad. Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Novi Sad.
- Bulíř P. (2011): A preliminary proposal for an original classification of garden plants based on the study of their phenological periodicity and their side-runs. Hort. Sci. 38(3): 113–119.
- Butorac B. (1981): Florističke karakteristike istočnog dela Fruške gore. Magistarski rad. Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Novi Sad.
- CBOL Plant Working Group (2009): A DNA barcode for land plants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 106: 12794–12797.
- Cenci C. A., Olivieri A. M., Bassi G. (1996): The use of a flowering stability index for bioclimatic research. Annali di botanica 54: 155–164.
- Charles A. K., David D. A. (2003): Evolution and plasticity of photosynthetic thermal

- tolerance, specific leaf area and leaf size: congeneric species from desert and coastal environments. *New Phytologist* 160(2): 337–349.
- Charpentier A. (2002): Consequences of clonal growth for plant mating. *Evolutionary Ecology* 15: 521–530.
- Chmielewski F. M., Rötzer T. (2001): Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agric. Forest Meteorol.* 108(2): 101–112.
- Chmielewski F. M., Rötzer T. (2002): Annual and spatial variability of the beginning of growing season in Europe in relation to air temperature changes. *Climate Research* 19: 257–264.
- Chudzik B., Śnieżko R. (2003): Calcium ion presence as a trait of receptivity in tenuinucellar ovules of *Galanthus nivalis* L. *Acta Biologica Cracoviensia, Series Botanica*, 45(1): 133–141.
- Chudzik B., Śnieżko R., Szaub J. (2002): Biology of flowering of *Galanthus nivalis* L. (Amaryllidaceae). *Annales Universitatis Mariae Curie Skłodowska, Sectio EEE, Horticultura* 10: 1–10.
- Church A. H. (1908): Types of floral mechanism: a selection of diagrams and descriptions of common flowers I. Clarendon Press, Oxford.
- CITES (2006): Development of a molecular method to rapidly identify species of the genus *Galanthus* (Amaryllidaceae, CITES Appendix II). Convention on international trade in endangered species of wild fauna and flora. Sixteenth meeting of the Plants Committee, Lima, PC16 Inf. 10: 1–2.
- CITES (2018): Convention on international trade in endangered species of wild fauna and flora. 2 Nov. 2018. <[www.cites.org/eng](http://www.cites.org/eng)>.
- Cox F. (2013): A gardener's guide to snowdrops. The Crowood Press, Ramsbury, Wiltshire.
- Crook V., Davis A. P. (2011): *Galanthus nivalis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T162168A5551773. <<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-1.RLTS.T162168A5551773.en>>.
- Cullen J. (1978): A preliminary survey of ptixis (vernation) in the angiosperms. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinb.* 37: 161–214.
- Črepinšek Z., Ceglar A., Kajfež-Bogataj L. (2009): Long-term trends in spring phenological phases in Slovenia between 1955 and 2008. Sustainable Development and Bioclimate, Stará Lesná, Geophysical Institute of the Slovak Academy of Sciences, Proceedings: 144–145.

- Črepinšek Z., Kajfež-Bogataj L. (2004): Spring phytophenological trends in Slovenia. International conference – challenging times towards an operational system for monitoring, modelling and forecasting of phenological changes and their socio-economic impact, Wageningen University, Environmental Systems Analysis Group, Wageningen, Proceedings: 32–38.
- Ćirić J. V. (1956): Geografija Pirota – aspekt primenjene geografije. Deo 1. Sloboda, Pirot.
- Dakskobler I. (2014): Phytosociological description of altimontane beech forest on the southeastern edge of the Trnovski gozd and Nanos plateaus (southwestern Slovenia). *Folia Biologica et Geologica* 55(2): 5–59.
- Dakskobler I. (2016): Phytosociological analysis of riverine forests in the Vipava and Reka Valleys (southwestern Slovenia). *Folia Biologica et Geologica* 57(1): 5–61.
- Dakskobler I., Šilc U., Čušin B. (2004): Riverine forests in the Upper Soča Valley (the Julian Alps, western Slovenia). *Hacquetia* 3(2): 51–80.
- D'amato G. F., Bianchi G. (1999): The chromosome banding of some Italian Amaryllidaceae. *Caryologia* 52(1/2): 87–92.
- Daumann E. (1970): Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. *Feddes Repert.* 80: 463–590.
- Davis A. P. (1994): A systematic study of the genus *Galanthus* L. (Amaryllidaceae J. St. Hil.). PhD thesis. University of Reading, London.
- Davis A. P. (1999): The Genus *Galanthus*. Timber Press, Inc., Oregon.
- Davis A. P. (2001a): *Galanthus* L. In: Güner A. (ed.), Flora of Turkey and East Egean Islands, 11: 265–271. University Press, Edinburg.
- Davis A. P. (2001b): The genus *Galanthus* – snowdrops in the wild. In: Bishop M., Davis A. P., Grimshaw J. (eds.), Snowdrops – a monograph of cultivated *Galanthus*, 9–64. The Griffin Press, Maidenhead.
- Davis A. P. (2011): *Galanthus elwesii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T164896A5935589. 24 Dec. 2018. <<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-1.RLTS.T164896A5935589.en>>.
- Davis A. P., Barnett J. R. (1997): The leaf anatomy of the genus *Galanthus* L. (Amaryllidaceae J. St. Hil.). *Bot. J. Linn. Soc.* 123: 333–352.
- Davis A. P., Brickell C. D. (1993): *Galanthus peshmenii*: a new snowdrop from the eastern Aegean. *New Plantsman* 1(1): 14.



- Davis P. H., Mill R. R., Tan K. (1988): Flora of Turkey and the East Aegean Islands X: 226–227. University Press, Edinburg.
- Delipavlov D. (1971): Rod't *Galanthus* L. (kokiche) v Bulgaria. Izvestiya Bot. Inst. Sofia. 21: 161–167.
- Delipawlow D., Angeliew W. (1970): Die Arten der Gattung *Galanthus* L. auf der Balkanhalbinsel. Archiv fur Gartenbau 18(8): 427–433.
- Demesure B., Sodzi N., Petit R. J. (1995): A set of universal primers for amplification of polymorphic non-coding regions of mitochondrial and chloroplast DNA in plants. Mol. Ecol. 4: 129–131.
- Demir A. (2015): The concept of economic value: the importance of biodiversity. Wulfenia 22(10): 320–339.
- Demir A., Arisoy M. (2014): Economic value analysis of *Galanthus* sp. in Turkey. Bangladesh J. Bot. 43(1): 65–71.
- Denk T., Grimm G. W. (2009): Significance of pollen characteristics for infrageneric classification and phylogeny in *Quercus* (Fagaceae). International Journal of Plant Sciences 170(7): 926–940.
- Dercourt J., Zonenshain L. P., Ricou L. E., Kazmin V. G., Le Pichon X., Knipper A. L., Grandjacquet C., Sbornshikov I. M., Geysant J., Lepvrier C., Pechersky D. H., Boulin J., Sibuet J. C., Savostin L. A., Sorokhtin O., Westphal M., Bazhenov M. L., Lauer J. P., Biju-Duval B. (1986): Geological evolution of the Tethys belt from the Atlantic to the Pamirs since the Lias. Tectonophysics 123: 241–315.
- Dewey J., Pitman W. C., Ryan W. B. F., Bonnin J. (1973): Plate tectonics and the evolution of the alpine system. Geological Society of America Bulletin 84: 3137–3180.
- Didenko S. Ya. (2000): *Galanthus* L. (Amaryllidaceae). PhD Thesis. N. N. Grishko National Botanical garden, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv.
- Didenko S. Ya. (2012): Features of pollen species of the genus *Galanthus* L. Plant introduction 2: 36–41.
- Didukh Y. P. (2010): Red data book of Ukraine. Vegetable Kingdom – afterword. Biodiv. Res. Conserv. 19: 87–92.
- Dobson H. E. M., Arroyo J., Bergström G., Groth I. (1997): Interspecific variation in floral fragrances within the genus *Narcissus* (Amaryllidaceae). Biochemical Systematics and Ecology 25(8): 685–706.
- Dodoens R. (1568): Florum, et coronariarum odoratarumque nonnullarum herbarum

- historia. Plantin, Antwerp.
- Dönmez E. O., Işık S. (2008): Pollen morphology of Turkish Amaryllidaceae, Ixioliriaceae and Iridaceae. *Grana* 47: 15–38.
- Doyle J. J., Doyle J. I. (1990): Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus* 12: 13–15.
- Đurić B. (1989): Flora okoline Šapca. Diplomski rad. Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Novi Sad.
- Edgar R. C. (2004): MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res.* 32: 1792–1797.
- Ekici B. (2010): Bartın Kenti ve Yakın Çevresinde Yetişen Bazı Doğal Bitkilerin Kentsel Mekanlarda Kullanım Olanakları. Süleyman Demirel Üniversitesi Orman Fakültesi Dergisi, Seri: A, 2: 110–126.
- Ekim T., Arslan N., Koyuncu M. (1992): Exported flowerbulbs from Turkey and measurements taken. *Acta Hort.* 325: 861–866.
- Endress P. K. (1996): Diversity and evolutionary trends in angiosperm anthers. In: D'Arcy W. G., Keating R. C. (eds.), *The anther – form, function and phylogeny*, 92–110. Cambridge University Press, Cambridge.
- Entwistle A., Atay S., Byfield A., Oldfield S. (2002): Alternatives for the bulb trade from Turkey – a case study of indigenous bulb propagation. *Oryx* 36(4): 333–341.
- Erdeşi I. (1971): Fitocenoze šuma jugozapadnog Srema. ŠG Sremska Mitrovica, Sremska Mitrovica.
- Erdeşi J., Janjatović G. (2001): Šumski ekosistemi rezervata Zasavica. Monografija „Zasavica 2001”, Sremska Mitrovica.
- Erdtman G. (1986): Pollen morphology and plant taxonomy – angiosperms (an introduction in palynology). E. J. Brill, Leiden.
- Erik S., Demirkuş N. (1986): Contributions to the flora of Turkey. *Doga Turk. J. Biol.* 10(1): 100–105.
- Eriksson O. (1989): Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos* 55: 231–238.
- Ellstrand N. C., Elam D. R. (1993): Population genetic consequences of small population size: Implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217–242.
- Fediuk O. M., Bilyavska N. O. (2015): Ultrastructural changes in *Galanthus nivalis* L. foliar mitochondria at vegetation in hypothermal conditions. *Visnik Harkivskogo*

- Nacionalnogo Agrarnogo Universitetu, Ser. Biologia, 2(35): 58–63.
- Fediuk O. M., Polishchuk O. V., Bilyavska N. O. (2016): Dynamics of changes in the intensity of respiration of *Galanthus nivalis* (Amaryllidaceae) leaves under different values of low temperature and humidity. Ukr. Bot. J. 73(3): 283—289.
- Fel'dman N. L., Artjushenko Z. T., Suhtina G. G. (1970): Cell heat resistance in some representatives of the Amaryllidaceae. Botanicheskii Zhurnal 55: 1678–1683.
- Feliner G. N., Rossello J. A. (2007): Better the devil you know? Guidelines for insightful utilization of nrDNA ITS in species-level evolutionary studies in plants. Mol. Phylogenet. Evol. 44: 911–919.
- Flora Europaea Editorial Committee (2006–): Flora Europaea – online edition. 24 Dec. 2018. <<http://rbg-web2.rbge.org.uk/FE/fe.html>>.
- Flora Vascular (2018): *Galanthus nivalis* L. 9 Feb. 2018. <<https://www.floravascular.com/index.php?spp=Galanthus%20nivalis/>>.
- Frajman B., Rešetnik I., Weiss-Schneeweiss H., Ehrendorfer F., Schönswetter P. (2015): Cytotype diversity and genome size variation in *Knautia* (Caprifoliaceae, Dipsacoideae). BMC Evol. Biol. 15: 140.
- Frankham R., Ballou J. D., Briscoe D. A. (2002): Introduction to conservation genetics. Cambridge University Press, Cambridge.
- Friesen N. (2005): DNA taxonomy of the genus *Galanthus*, species identification and illegal trade. Org. Divers. Evol. 5 (Electr. Suppl. 13): 26.
- Fritsch K. (1909): Neue Beiträge zur Flora der Balkanhalbinsel, insbesondere Serbiens, Bosniens und der Herzegowina I. Mitt. Naturwiss. Vereines Steiermark 45: 131–183.
- Gajić M. (1980): Pregled vrsta flore SR Srbije sa biljnogeografskim oznakama. Glasnik Šumarskog fakulteta, Ser. A (Šumarstvo), 54: 111–141.
- Gajić M. (1984): Flora Goča – Gvozdac. Šumarski fakultet, Beograd.
- Gajić M. (1985): Flora Majdanpečke domene – Crne reke. Šumarski fakultet, Beograd.
- Gajić M. (1988): Flora Nacionalnog parka Tara. Šumarski fakultet, Beograd.
- Gajić M. (1989): Flora i vegetacija Golije i Javora. Šumarski fakultet, Beograd, Ivanjica.
- Gajić M., Karadžić D. (1991): Flora ravnog Srema sa posebnim osvrtom na Obedsku baru. Šumarski fakultet, Beograd, ŠG „Sremska Mitrovica”, Sremska Mitrovica.
- Gajić M., Tucović A., Karadžić D. (1992): Flora severnog dela Velikog Jastrepca. Šumarski fakultet, Beograd, JP „Rasina” – Kruševac, Kruševac.
- Girmen M., Zimmer K. (1988): In vitro-Kultur von *Galanthus elwesii* I. Sterilisation,

- Regeneration, Phytohormone. *Die Gartenbauwissenschaft* 53(1): 26–29.
- Giurfa M., Núñez J., Chittka L., Menzel R. (1995): Colour preferences of flower-naive honeybees. *Journal of Comparative Physiology, A*, 177(3): 247–259.
- Godra B. (1872): Flora des Peterwardeiner Grenz-Regiments 9. *Osterr. Bot. Z.* 22: 228–231.
- Gottlieb-Tannenhain von P. (1904): Studien über die Formen der Gattung *Galanthus*. *Abh. K. K. Zool.-Bot. Ges., Wien*, 2(4): 1–93.
- González-Gutiérrez P. A., Köhler E., Borsch T. (2013): New species of *Buxus* (Buxaceae) from northeastern Cuba based on morphological and molecular characters, including some comments on molecular diagnosis. *Willdenovia* 43: 125–137.
- Grđinić B. (1996): Značaj florističkih istraživanja u funkciji unapređivanja nastave biologije. Doktorska disertacija. Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Novi Sad.
- Guo W., Grewe F., Cobo-Clark A., Fan W., Duan Z., Adams R. P., Schwarzbach A. E., Mower J. P. (2014): Predominant and substoichiometric isomers of the plastid genome coexist within *Juniperus* plants and have shifted multiple times during Cupressophyte evolution. *Genome Biol. Evol.* 6: 580–590.
- Hajkova L., Nekovar J., Novak M., Richterova D. (2009): Evaluation of selected wild plants flowering season 1991–2009 (1991–2000 & 2001–2009). 9th EMS Annual Meeting, 9th European Conference on Applications of Meteorology (ECAM), Toulouse, Abstracts: 45.
- Hamilton M. B. (1999): Four primer pairs for the amplification of chloroplast intergenic regions with intraspecific variation. *Mol. Ecol.* 8(3): 521–523.
- Hamrick J. L., Godt M. J. W. (1996): Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences*, 351: 1291–1298.
- Hasegawa M., Kishino N., Yano T. (1985): Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *J. Mol. Evol.* 22(2): 160–174.
- Hayek A. (1933): *Prodromus florum peninsulae Balcanicae* 3. *Feddes Repert (Beih.)* 30: 1–472.
- Hegnauer R. (1967): Chemical characters in plant taxonomy. Some possibilities and limitations. *Pure App. Chem.* 14: 174–187.
- Heinrich M., Teoh H. L. (2004): Galanthamine from snowdrop – the development of a

- modern drug against Alzheimer's disease from local Caucasian knowledge. *J. Ethnopharmacol.* 92: 147–162.
- Hickey M., King C. (1988): 100 families of flowering plants. Ed. 2. Cambridge University Press, New York.
- Honnay O., Bossuyt B. (2005): Prolonged clonal growth: escape route or route to extinction? *Oikos* 108: 427–432.
- Honnay O., Jacquemyn H. (2007): Susceptibility of common and rare plant species to the genetic consequences of habitat fragmentation. *Conservation Biology* 21: 823–831.
- Hudson J. B., Lee M. K., Sener B., Erdemoglu N. (2000): Antiviral activities in extracts of Turkish medicinal plants. *Pharmaceutical Biology* 38(3): 171–175.
- Huson D. H., Scornavaca C. (2010): A survey of combinatorial methods for phylogenetic networks. *Genome Biol. Evol.* 3: 23–35.
- Igić R. (1991): Florističke odlike Bačke lesne zaravni. Doktorska disertacija. Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Novi Sad.
- Ignatova P., Georgieva M., Miloshev G. (2006): Optimization of the RAPD technique for taxonomic studies of *Galanthus* (Amaryllidaceae). *Compt. Rend. Acad. Bulg. Sci.*: 59 (9): 949–954.
- Ilić R., Cerović O., Gajić M. (1972): Flora Košutnjaka. OŠ „Josif Pančić”, Beograd.
- IUCN (2018): The IUCN Red list of threatened species. Version 2017-3. 25 May 2018. <[www.iucnredlist.org/](http://www.iucnredlist.org/)>.
- Ivančević B., Savić S., Sabovljević M., Niketić M., Tomović G., Zlatković B., Ranđelović V., Lakušić D., Četković A., Pavićević D., Krpo-Četković J., Crnobrnja-Isailović J., Puzović S., Paunović M. (2007): Pregled vrsta Stare planine u Srbiji. In: Lakušić D., Četković A (eds.), Biodiverzitet Stare planine u Srbiji – rezultati projekta: „Prekogranična saradnja kroz upravljanje zajedničkim prirodnim resursima – promocija umrežavanja i saradnje između zemalja jugoistočne Evrope”, 159–219. Regionalni centar za životnu sredinu za centralnu i istočnu Evropu, Kancelarija u Srbiji, Beograd.
- Janković M. (1997): Lekovito bilje u flori okoline Šapca. Diplomski rad. Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Novi Sad.
- Janković M. M. (1990): Fitogeografija. Naučna knjiga, Beograd.
- Janković M., Mišić B. (1980): Šumska vegetacija i fitocenoze Fruške gore. Matica srpska, Novi Sad.
- Jansen R. K., Ruhlman T. A. (2012): Plastid genomes of seed plants. In: Bock R., Knoop V.

- (eds.), Genomics of chloroplasts and mitochondria, 103–126. Springer, Dordrecht.
- Janssens X., Bruneau E., Lebrun P. (2006): Prevision des potentialites de production de miel a l'echelle d'unrucher au moyen d'un systeme d'information geographique. *Apidologie* 37: 351–365.
- Jochner S., Menzel A. (2015): Does flower phenology mirror the slowdown of global warming? *Ecology and Evolution* 5(11): 2284–2295.
- Joly S., McLenachan P. A., Lockhart P. J. (2009): A statistical approach for distinguishing hybridization and incomplete lineage sorting. *Amer. Naturalist* 174: E54–E70.
- Jordanov D. (1964): Rod *Galanthus* L. In: Jordanov D. (ed.), Flora na Narodna Republika Bulgaria II: 318–319. Izdatelstvo na Bulgarskata Akademia na Naukite, Sofia.
- Josifović M. (1970–1977): Flora SR Srbije I–IX. SANU, Beograd.
- Jovančević M. (1952): Fenologija i njena primena u šumarstvu. *Šumarstvo* 2: 110–115.
- Jovanović B. (1980): Šumske fitocenoze i staništa Suve planine. Glasnik Šumarskog fakulteta, Univerzitet u Beogradu, 55: 1–216.
- Jovanović F., Obratov-Petković D., Zlatković B. (2012): Vrsta *Galanthus gracilis* Čelak. (Amaryllidaceae) u flori Srbije. Glasnik Šumarskog fakulteta, Univerzitet u Beogradu, 106: 101–112.
- Jovanović F., Obratov-Petković D., Mačukanović-Jocić M. (2014): Nektarska produkcija vrsta roda *Galanthus* L. (Amaryllidaceae) sa područja Srbije. Glasnik Šumarskog fakulteta, Univerzitet u Beogradu, 109: 85–96.
- Jovanović F., Obratov-Petković D., Niketić M., Vukojičić S. (2016): Distribution of the genus *Galanthus* L. (Amaryllidaceae) in Serbia. *Bot. Serbica* 40(1): 69–81.
- Jovanović F., Obratov-Petković D., Bjedov I., Živanović I., Braunović S., Ćirković-Mitrović T., Tomović G. (2018): Morphological variability of snowdrops in the central part of the Balkan Peninsula. *HortScience* 53(8): 1119–1124.
- Jovanović G. (2012): Srpsko jezero. Narodni muzej – Kruševac, Kruševac.
- Jovanović S., Niketić M. (1991): Flora i vegetacija na području Vlasine – stanje, specifičnosti, procena vrednosti i perspektive zaštite. Elaborat za studiju „Zaštita prirode na području Vlasine”, Republički Zavod za zaštitu prirode, Beograd.
- Jukes T. H., Cantor C. R. (1969): Evolution of protein molecules. *Mamm. Protein Metab.* 3: 21–132.
- Kahraman Ö. (2015): Farklı Yetiştirme Ortamlarının Toros Kardeleni (*Galanthus elwesii* Hook.)'nin Soğan Performansı Üzerine Etkileri. *COMU J. Agric. Fac.* 3(1): 109–114.

- Kahraman Ö., Özzambak M. E. (2014): Topraksız Tarımda Farklı Yetiştirme Ortamlarının *Galanthus elwesii* Hook Soğan Performansı Üzerine Etkileri. Afyon Kocatepe University Journal of Science & Engineering 14(1): 7–10.
- Kaliszewska I., Kołodziejska-Degórska I. (2015): The social context of wild leafy vegetables uses in Shiri, Daghestan. Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine 11: 63.
- Kamari G. (1981): A biosystematic study of the genus *Galanthus* L. in Greece II (Cytology). Bot. Chron. 1(2): 60–98.
- Kamari G. (1982): A biosystematic study of the genus *Galanthus* L. in Greece I. Bot. Jahrb. Syst. 103(1): 107–135.
- Kapinos G. E., Kulieva N. A. (1972): Embryological survey of *Galanthus caspius* (Rupr.) A. Grossh. Tsitoembriologicheskie Issledovaniia Rastenii Flory Azerbaidzhana: 21–130.
- Karadžić B. (1994): Fitocenološka analiza šumske vegetacije Maljena. Doktorska disertacija. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd.
- Karagüzel Ö., Baktır İ., Hazar D., Yılmaz G. (2012): Researches on protection, propagation and sustainable usage of native bulbous plants of Turkey. 3rd International Symposium on Sustainable Development, Sarajevo, Proceedings: 100–104.
- Katalinić J., Loc D., Lončarević S., Peradin L., Simić F., Tomašec I. (1968): Pčelarstvo. Stručni priručnici Pčelarskog saveza SRH, Nakladni zavod „Znanje”, Zagreb.
- Kauserud H., Shalchian-Tabrizi K., Decock C. (2007): Multilocus sequencing reveals multiple geographically structured lineages of *Coniophora arida* and *C. olivacea* (Boletales) in North America. Mycologia 99: 705–713.
- Kemularia-Nathadze L. M. (1947): K izucheniu kavkazskikh predstavitelei roda *Galanthus* L. Trudy Tbilissk. Bot. Inst. 2(11): 165–190.
- Khokhrjakov A. P. (1966): Filogenez i sistematika roda podsnezhnik. Byulleten' Glavnogo Botanicheskogo Sada, Moscow, Leningrad, 62: 58–63.
- Kholodov V. N., Nedumov R. I. (1996): Problems of the Caucasus Palaeoland existence during the Oligocene–Miocene time. Stratigraphy and Geological Correlation 4: 181–190.
- Kikodze D. (2008): Assessing harvest levels for *Galanthus woronowii* Losinsk. in Georgia and the challenge of producing a non-detriment finding, NDF Workshop, WG 4 – case study 2, Mexico.
- Kizirian D., Donnelly M. A. (2004): The criterion of reciprocal monophyly and classification of nested diversity at the species level. Molecular Phylogenetics and

- Evolution 32(3): 1072–1076.
- Knox R. B. (1984): The pollen grain. In: Johri B. M. (ed.), Embryology of angiosperms, 197–271. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Knuth P. (1909): Handbook of flower pollination. Translated by Davis J. R. A., Oxford.
- Kojić M. (1964): Der Assimilathaushalt einiger Zwiebelpflanzen unter laboratorischen und feldmäßigen Bedingungen. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 77(1): 313–316.
- Kojić M. (1966): Über die Wasserbilanz und Stoffproduktion bei Frühjahrsgeophyten. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 79(4): 188–197.
- Könyves K. (2014): Taxonomy to underpin cultivar identification in hoop-petticoat daffodils. PhD thesis. University of Reading, Berkshire.
- Könyves K., Bilsborrow J., Davida J., Culhamb A. (2018): The complete chloroplast genome of *Narcissus poeticus* L. (Amaryllidaceae: Amaryllidoideae). Mitochondrial DNA, part B, 3(2): 1137–1138.
- Korać M. (1979): Flora i vegetacija šumskog područja planine Juhor. Doktorska disertacija. Prirodoslovni matematički fakultet, Sveučilište u Zagrebu, Zagreb.
- Korkut A. (1994): Research on variabilities in some important characters of *Galanthus elwesii* Hook. var. *elwesii* grow under natural conditions. Acta Hort. 355: 189–194.
- Korotkova N., Borsch T., Quandt D., Taylor N. P., Muller K. F., Barthlott W. (2011): What does it take to resolve relationships and to identify species with molecular markers? An example from the epiphytic Rhipsalideae (Cactaceae). Am. J. Bot. 98: 1549–1572.
- Košanin N. (1910): Elementi vlasinske flore. Prosvetni glasnik, Beograd, 31: 828–851.
- Koss G. I. (1951): Species Caucasicae novae generis *Galanthus* L. Bot. Mater. Gerb. Inst. Kom. Akad. Nauk. SSSR 14: 130–138.
- Kotur M. (2010): Flora Vrdnika. Diplomski rad. Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Novi Sad.
- Krichfalushii V. V., Budnikov G. B. (1992): Biomorphological and ecological characteristics of *Galanthus nivalis* L. in Transcarpathia. Rastitel'nye Resursy 28(1): 13–27.
- Krijgsman W. (2002): The Mediterranean: mare nostrum of earth sciences. Earth and Planetary Science Letters 205: 1–12.
- Krivošej Z. (1997): Vaskularna flora planine Ošljak. Doktorska disertacija. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd.



- Krivošej Z. (2013): Flora planine Grmija kod Prištine. Univerzitet u Prištini, Kosovska Mitrovica.
- Krstić N., Savić L., Jovanović G. (2012): The Neogene lakes on the Balkan land. *Geološki anali Balkanskoga poluostrva* 73: 37–60.
- Kryger P., Enkegaard A., Strandberg B., Axelsen J. A. (2011): Bier og blomster – honningbiens fødegrundlag i Danmark. Institut for Plantebeskyttelse og Skadedyr Aarhus Universitet Forskningscenter, Flakkebjerg, Slagelse.
- Lafranchis T., Sfikas G. (2009): *Flowers of Greece II*. Diatheo, Paris.
- Lakušić D. (1995): Vodič kroz floru Nacionalnog parka Kopaonik. JP NP Kopaonik, Kopaonik.
- Lakušić D. (1996): Pregled flore Kopaonika (JZ Srbija, Jugoslavija). *Ekologija* 31: 1–35.
- Lampinen R. (2001): Universal Transverse Mercator (UTM) and Military Grid Reference System (MGRS). 24 Dec. 2018. <<https://www.luomus.fi/en/utm-mgrs-atlas-florae-europaeae>>.
- Lapointe L. (2001): How phenology influences physiology in deciduous forest spring ephemerals. *Physiologia Plantarum* 113: 151–157.
- Larsen M. M., Adsersen A., Davis A. P., Lledó M. D., Jäger A. K., Rønsted N. (2010): Using a phylogenetic approach to selection of target plants in drug discovery of acetylcholinesterase inhibiting alkaloids in Amaryllidaceae tribe Galantheae. *Biochemical Systematics and Ecology* 38: 1026–1034.
- Lavadinović V., Marković N. (2012): The differences of needle length of Douglas-fir provenances at two sites in test plantations. *Sustainable Forestry* 65/66: 7–14.
- Leeds R. (2000): *The plantfinder's guide to early bulbs*. Timber Press, Portland, Oregon.
- Leimu R., Mutikainen P., Koricheva J., Fisher M. (2006): How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *Journal of Ecology* 94: 942–952.
- Leitch I. J., Beaulieu J. M., Chase M. W., Leitch A. R., Fay M. F. (2010): Genome size dynamics and evolution in monocots. *Journal of Botany*, article ID: 862516 (18 pages), doi:10.1155/2010/862516
- Lewis P. O., Holder M. T., Holsinger K. E. (2005): Polytomies and Bayesian phylogenetic inference. *Syst. Biol.* 54: 241–253.
- Leymarie J., Lasceve G., Vavasseur A. (1999): Elevated CO<sub>2</sub> enhances stomatal responses to osmotic stress and abscisic acid in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell and Environment*

- 22(3): 301–314.
- Li Y., Romeis J. (2009): Impact of snowdrop lectin (*Galanthus nivalis* agglutinin; GNA) on adults of the green lacewing, *Chrysoperla carnea*. *Journal of Insect Physiology* 55(2): 136–143.
- Linnaeus C. (1735): *Systema naturae*. Ed. 1, Joannis Wilhelmi de Groot, Leiden.
- Linnaeus C. (1737): *Genera plantarum*. Ed. 1, Lugduni Batavorum, C. Wishoff, Leiden.
- Linnaeus C. (1753): *Species plantarum*. Ed. 1, Laurentii Salvii, Stockholm.
- Linné C. (1772): *Systema naturae II – regnum vegetabile*. Vandenhoeck, Gottingae.
- Lledó D. M., Davis A. P., Crespo M. B., Chase M. W., Fay M. F. (2004): Phylogenetic analysis of *Leucojum* and *Galanthus* (Amaryllidaceae) based on plastid matK and nuclear ribosomal spacer (ITS) DNA sequences and morphology. *Plant Syst. & Evol.* 246: 222–243.
- Lobin W., Brickell C. D., Davis A. P. (1993): *Galanthus koenenianus* (Amaryllidaceae), a remarkable new species of snowdrop from N E Turkey. *Kew Bulletin* 48(1): 161–163.
- Maak K., Storch H. (1997): Statistical downscaling of monthly mean air temperature to the beginning of flowering of *Galanthus nivalis* L. in Northern Germany. *Int. J. Biometeorol.* 41: 5–12.
- Maddison W. P., Knowles L. L. (2006): Inferring phylogeny despite incomplete lineage sorting. *Syst. Biol.* 55: 21–30.
- Magyar I., Geary D. H., Müller P. (1999): Paleogeographic evolution of the Late Miocene Lake Pannon in Central Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 147: 151–167.
- Mačukanović-Jocić M. (2010): *Biologija medonosnog bilja sa atlasom apiflore Srbije*. Poljoprivredni fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd, ISBN 978-86-7834-073-4
- Maniatis T., Fritsch E. F., Sambrook J. (1982): *Molecular cloning – a laboratory manual*. Cold Spring Harbor Laboratory, New York.
- Marin P. D. (2003): *Biohemijska i molekularna sistematika biljaka*. NNK International, Beograd.
- Marković M., Matović M., Pavlović D., Zlatković B., Marković A., Jotić B., Stankov-Jovanović V. (2010): Resources of medicinal plants and herbs collector's calendar of Pirot County (Serbia). *Biologica Nyssana* 1: 9–21.
- Marshall N. T. (1993): *The gardeners's guide to plant conservation*. World Wildlife Fund, Washington.

- Mašlanka M., Panis B., Bach A. (2013): Cryopreservation of *Galanthus elwesii* Hook. apical meristems by droplet vitrification. *CryoLetters* 34(1): 1–9.
- Mattioli P. A. (1554): Commentary in sex libros Pedacii Dioscoridis. Ex Officina Valgrisia, Venetiis.
- Matziris D. I. (1994): Genetic variation in the phenology of flowering in black pine. *Silvae Genetica* 43(5): 321–328.
- McGough H. N., Kikodze D., Wilford R., Garrett L., Deisadze G., Jaworska N., Smith M. J. (2014): Assessing non-detrimental trade for a CITES Appendix II-listed plant species: the status of wild and cultivated *Galanthus woronowii* in Georgia. *Oryx* 48(3): 345–353.
- McKenna M. A., Thomson J. D. (1988): A technique for sampling and measuring small amounts of floral nectar. *Ecology* 69(4): 1306–1307.
- Medrano M., Herrera C. M. (2008): Geographical structuring of genetic diversity across the whole distribution range of *Narcissus longispathus*, a habitat-specialist, Mediterranean narrow endemic. *Annals of Botany* 102: 183–194.
- Meerow A. W. (2001): Amaryllidaceae of North America. In: McGary J. (ed.), *Bulbs of North America*, 67–77. Timber Press, Portland, Oregon.
- Meerow A. W., Francisco-Ortega J., Kuhn D. N., Schnell R. J. (2006): Phylogenetic relationships and biogeography within the Eurasian clade of Amaryllidaceae based on plastid *ndbF* and nrDNA ITS sequences: lineage sorting in a reticulate area? *Systematic Botany* 31(1): 42–60.
- Meerow A. W., Snijman D. A. (1998): Amaryllidaceae. In: Kubitzki K. (ed.), *the families and genera of vascular plants III: Flowering plants, Monocotyledons – Lilianae (except Orchidaceae)*, 83–110. Springer, Berlin.
- Meng C., Salter Kubatko L. (2009): Detecting hybrid speciation in the presence of incomplete lineage sorting using gene tree incongruence: a model. *Theor. Popul. Biol.* 75: 35–45.
- Menzel A., Fabian P. (1999): Growing season extended in Europe. *Nature* 397: 659.
- Menzel A., Sparks T. H., Estrella N., Roy D. B. (2006): Altered geographic and temporal variability in phenology in response to climate change. *Global Ecology and Biogeography* 15(5): 498–504.
- Mišić V. (1981): Šumska vegetacija klisura i kanjona istočne Srbije. Institut za biološka istraživanja „Siniša Stanković” Beograd, Beograd.
- Mitranović D. (1913): Građa za floru Stare Srbije i Makedonije II. Muzej srpske zemlje,

- Beograd.
- Mitrović V. (2006): Fitogeografska analiza flore planine Gučevo u severozapadnoj Srbiji. Magistarski rad. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd.
- Mogensen H. L. (1996): The hows and whys of cytoplasmic inheritance in seed plants. *American Journal of Botany* 83(3): 383–404.
- Moritz C. (1994): Defining “Evolutionary Significant Units” for conservation. *Trends Ecol. Evol.* 9: 373–375.
- Müller-Doblies D., Müller-Doblies U. (1978): Studies on tribal systematics of Amaryllidoideae – 1. The systematic position of *Lapiedra* Lag. *Lagascalia* 8(1): 13–23.
- Nasircilar A. G., Karagüzel Ö. (2006): In vitro bulb propagation from immature embryos of *Galanthus elwesii* Hook. f. plants. *Akdeniz Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi* 19(2): 159–164.
- Ničić B. (1894): Građa za floru okoline Vranje. Štamparija Kraljevine Srbije, Beograd.
- Nikolić V., Diklić N. (1986): *Galanthus graecus* Orph. in Boiss. f. *maximus* (Vel.) Hayek. In: Sarić M. (ed.), *Flora SR Srbije X*: 223. SANU, Beograd.
- Nybom H., Bartish I. V. (2000): Effects of life history traits and sampling strategies on genetic diversity estimates obtained with RAPD markers in plants. *Perspective in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 300: 93–114.
- Obradović M. (1966): Biljnogeografska analiza flore Fruške gore. Matica srpska, Novi Sad.
- Obradović M., Boža P. (1985): Nove biljke podrazreda Lilidae. *Zbornik radova Prirodno-matematičkog fakulteta* 15: 5–10.
- Obratov-Petković D., Đukić M. (2000): Mala flora Avale. Edicija Hrast, Agena, Beograd.
- Obratov-Petković D., Popović I., Dajić-Stevanović Z. (2007): Diversity of the vascular flora of Mt. Zlatar (Southwest Serbia). *Eurasia. J. Bio. Sci.* 1: 35–47.
- Ocokoljić M., Medarević M., Nikić Z., Galečić N., Stojičić Đ. (2010): Variability of features in half-sib posterity as a basis in plant breeding of the species *Koebreuteria paniculata* Laxm. *Archives of Biological Sciences* 62(3): 695–705.
- Oosterbroek P., Arntzen J. W. (1992): Area cladograms of circum-Mediterranean taxa in relation to Mediterranean palaeogeography. *Journal of Biogeography* 19: 3–20.
- Ostojić D., Krsteski B. (2012): Stanje, koncept i perspektive zaštite Prirodnog dobra Klisura reke Mileševke kod Prijepolja. *Zaštita prirode* 62: 43–69.
- Ostojić D., Zlatković B. (2010). Flora i vegetacija klisure reke Mileševke – raznovrsnost, ugroženost i zaštita. *Šumarstvo* 62: 13–35.

- Pančić J. (1856): Popis samoniklih fanerogama u Srbiji sa dijagnozama nekih novih vrsta. In: Tatić B. (ed.) (1998): Sabrana dela Josifa Pančića – botanički radovi II: 9–162. Zavod za udžbenike i nastavna sredstva, Beograd.
- Pančić J. (1874): Flora Kneževine Srbije. Kraljevska srpska državna štamparija, Beograd.
- Pančić J. (1875): Popis vaskularnih biljaka Crne Gore. In: Tatić B. (ed.) (1998): Sabrana dela Josifa Pančića – botanički radovi III: 1–376. ZUNS, Beograd.
- Pančić J. (1882): Flora u okolini beogradske – po analitičkoj sistemi. Ed. 3, Kraljevska srpska državna štamparija, Beograd.
- Panjković V. (1977): Biljnogeografska analiza flore Deliblatske pešcare. Magistarski rad. Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Novi Sad.
- Panjković-Matanović V. (1989): Biljnogeografska analiza flore Vršackih planina. Matica srpska, Novi Sad.
- Papanicolaou K., Zacharof E. (1983): Cytological notes and taxonomic comments on four *Galanthus* L. taxa from Greece. Israel J. Bot. 32: 23–32.
- Pape H. (1923): Ein neuer, auf Schneeglöckchen (*Galanthus nivalis* L.) schmarotzender Brandpilz (*Urocystis galanthi* n. sp.). Arb. Biol. Reichsanst. für Land- und Forstwirtschaft 11(4): 331–336.
- Parker G. (1963): Tentative key to the wild species of *Galanthus* L. – comments on Schwarz and Stern. Bull. Alp. Gard. Soc. Gr. Brit. 31: 138–141.
- Pawłowska B. (2008): Employment of encapsulation-dehydration method for liquid nitrogen cryopreservation of ornamental plant explants propagated in vitro. Folia Horticulturae Ann. 20(1): 61–71.
- Pekanović V. (1991): Šumska vegetacija Vršackih planina. Matica srpska, Novi Sad.
- Percival M. S. (1955): The presentation of pollen in certain angiosperms and its collection by *Apis mellifera*. New Phyt. 54(3): 353–368.
- Perišić S., Mačukanović-Jocić M., Karadžić B., Djurdjević L. (2004): The forest meliferous flora in the vicinity of Blace (Serbia). Arch. Biol. Sci. 56(1–2): 39–44.
- Perry K. M. (1932): Mytosis in *Galanthus nivalis* (With special reference to chromosome structure, and the time at which splitting occurs). Journal of the Royal Microscopical Society 52(4): 344–356.
- Persson H. A., Gustavsson B. A. (2001): The extent of clonality and genetic diversity in lingonberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) revealed by RAPDs and leaf-shape analysis. Molecular Ecology 10: 1385–1397.

- Petković B., Marin P., Boža P. (1995): Praktikum iz sistematike viših biljaka. Nauka, Beograd.
- Petković B., Obratov-Petković D. (2010): Botanika sa praktikumom. Šumarski fakultet, Beograd.
- Petković B., Tatić B., Veljović V. (1982): Rod *Galanthus* L. (Amaryllidaceae) u SR Srbiji. Biosistematika 8: 111–116.
- Petrić I., Stojanović V., Lazarević P., Pećinar I., Đorđević V. (2010): Florističke karakteristike područja NP „Đerdap” i njegove neposredne okoline. Zaštita prirode 61: 35–59.
- Petrović D. (2012): 91L0 Ilirske hrastovo-grabove šume (*Erythronio-Carpinion*). In: Petrović D., Hadžiblahović S., Vuksanović S., Mačić V., Lakušić D. (eds.), Katalog tipova staništa Crne Gore značajnih za Evropsku Uniju, 88. Podgorica-Beograd-Zagreb.
- Petrović S. (1882): Flora okoline Niša. Kraljevska srpska državna štamparija, Beograd.
- Plaitakis A., Duvoisin R. C. (1983): Homer's moly identified as *Galanthus nivalis* L.: physiologic antidote to stramonium poisoning. Clin. Neuropharmacol. 6(1): 1–5.
- Popov S., Shcherba I. G., Ilyina I. B., Nevesskaya A. L., Paramonova P. N., Khondkarian O. S., Magyar I. (2006): Late Miocene to Pliocene palaeogeography of the Paratethys and its relation to the Mediterranean. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 238: 91–106.
- Posada D. (2002): Evaluation of methods for detecting recombination from DNA sequences: empirical data. Mol. Biol. Evol. 19: 708–717.
- Posada D. (2008): jModelTest: phylogenetic model averaging. Mol. Biol. Evol. 25(7): 1253–1256.
- Prodan G. (1915): Bács – Bodrog Vármegye flórája. Magn. Bot. 14: 120–269.
- Proskurnina N. F., Yakovleva A. P., Ordzhonikidze S. (1955): Ob alkaloidakh *Galanthus woronovii*, III. Struktura galantaminu. Zurnal Obshchei Khimii 5: 1035–1039.
- Purić G. (1984): Prirodni rezervat Deliblatske peščare – značaj i karakteristike flore. Diplomski rad. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd.
- Purvis A., Garland T. (1993): Polytomies in comparative analyses of continuous characters. Syst. Biol. 42: 569–575.
- Radić J. (2000): Intraspezijska varijabilnost vrste *Galanthus nivalis* L. 1753 na Fruškoj gori. Diplomski rad. Institut za Biologiju, Prirodno-matematički fakultet Univerziteta u Novom Sadu, Novi Sad.

- Rainer M. (1997): Galanthamine in Alzheimer's disease – a new alternative to tacrine? *CNS Drugs* 7(2): 89–97.
- Rambaut A. (2006): FigTree v1.1.1: Tree figure drawing tool. 1 March 2016. <<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>>.
- Ran J.-H., Wang P.-P., Zhao H.-J., Wang X.-Q. (2010): A test of seven candidate barcode regions from the plastome in *Picea* (Pinaceae). *Journal of Integrative Plant Biology* 52(12): 1109–1126.
- Randelović N. V., Zlatković K. B. (2010): Flora i vegetacija Vlasinske visoravni. Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Nišu, Niš.
- Randelović N., Avramović D., Đorđević V., Lilić A. (2005): Flora Leskovika 1. 8. Simpozijum o flori jugoistočne Srbije i susednih područja, Zbornik radova: 5–12.
- Randelović V., Zlatković B., Jušković M. (2000): Endemična flora Suve planine u istočnoj Srbiji. 6. Simpozijum o flori jugoistočne Srbije i susednih područja, Zbornik radova: 61–71.
- Rejšková A., Brom J., Pokorný J., Korečko J. (2010): Temperature distribution in light-coloured flowers and inflorescences of early spring temperate species measured by Infrared camera. *Flora* 205: 282–289.
- Ricciardelli D'Albore G. (1997): Textbook of melissopalinalogy. Apimondia Publishing House, Bucharest.
- Ricciardelli D'Albore G., Persano Oddo L. (1981): Flora Apistica Italiana. Istituto Sperimentale per la Zoologia Agraria, Roma.
- Rieseberg L. H., Whitton J., Linder C. R. (1996): Molecular marker incongruence in plant hybrid zones and phylogenetic trees. *Acta Bot. Neerl.* 45: 243–262.
- Ripoll C., Favery B., Lecomte Ph., Van Damme E., Peumans W., Abad P., Jouanin L. (2003): Evaluation of the ability of lectin from snowdrop (*Galanthus nivalis*) to protect plants against root-knot nematodes. *Plant Science* 164(4): 517–523.
- Rodić D., Pavlović M. (1994): Geografija Jugoslavije 1. Savremena administracija, Beograd.
- Roetzer T., Wittenzeller M., Haeckel H., Nekovar J. (2000): Phenology in central Europe – differences and trends of spring phenophases in urban and rural areas. *International Journal of Biometeorology* 44(2): 60–66.
- Rögl F., Steininger F. F. (1983): Von Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratethys. Die neogene Palaeogeographie und Palinspastik des zirkum-mediterranen Raumes. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, (Ser. A)*, 85: 135–163.

- Romeis J., Babendreier D., Wäckers F. L. (2003): Consumption of snowdrop lectin (*Galanthus nivalis* agglutinin) causes direct effects on adult parasitic wasps. *Oecologia* 134(4): 528–536.
- Ronquist F. (1997): Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46: 195–203.
- Rønsted N., Zubov D., Bruun-Lund S., Davis A. P. (2013): Snowdrops falling slowly into place – an improved phylogeny for *Galanthus* (Amaryllidaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69: 205–217.
- Röthlisberger J. (2001): Little flowers in a mild winter. In: Burga C. A., Kratochwil A. (eds.), *Biomonitoring – general and applied aspects on regional and global scales, tasks for vegetation science* 35, 125–142. Springer, Netherlands.
- Rouchy J. M., Caruso A. (2006): The Messinian salinity crisis in the Mediterranean basin: a reassessment of the data and an integrated scenario. *Sediment. Geol.* 188–189: 35–67.
- Sahin N. F. (2000): Pollen morphology of *Galanthus elwesii* Hooker (Amaryllidaceae). *Pak. J. Bot.* 32(1): 5–6.
- Şahin N. F., Şakiyan N., Pinar M. (1997): An investigation on the pollen morphology of *Galanthus ikariae* Baker and *Galanthus rizebensis* Stern (Amaryllidaceae). *Turkish J. Bot.* 21: 305–307.
- Sanger F., Nicklen S., Coulson A. R. (1977): DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 74(12): 5463–5467.
- Sanmartín I., Enghoff H., Ronquist F. (2001): Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biological Journal of the Linnean Society* 73: 345–390.
- Sanmartín I. (2003): Dispersal vs. vicariance in the Mediterranean: historical biogeography of the Palearctic Pachydeminae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Journal of Biogeography* 30: 1883–1897.
- Sarić M. (1986): *Flora SR Srbije X*. SANU, Beograd.
- Schaal B. A., Gaskin J. F., Caicedo A. L. (2003): Phylogeography, haplotype trees, and invasive plant species. *J. Hered.* 94: 197–204.
- Schaal B. A., Hayworth D. A., Olsen K. M., Rauscher J. T., Smith W. A. (1998): Phylogeographic studies in plants: problems and prospects. *Mol. Ecol.* 7: 465–474.
- Schaber J. (2002): Phenology in Germany in the 20<sup>th</sup> century: methods, analyses and models. PhD Thesis. University of Potsdam, Faculty of Natural Sciences and Mathematics, Department of Geoecology, Potsdam.



- Schüssler C., Thiv M., Wörz A. (2018): Indigenous and synanthropic populations of *Galanthus nivalis* L. in Baden-Württemberg. Integrative Systematics 1: 7–15.
- Schwarz O. (1963): Tentative key to the wild species of *Galanthus* L. Bull. Alp. Gard. Soc. Gr. Brit. 31: 131–136.
- Seberg O., Petersen G. (2009): How many loci does it take to DNA barcode *Crocus*? PLoS ONE 4: e4598.
- Selby C., Staikidou I., Hanks G. R., Hughes P. (2005): Snowdrops: cost-effective production methods through studies of micropropagation, agronomy and bulb storage. Horticultural Development Council, Warwick, Belfast, HDC Project Bof 48 (final report).
- Seležan S. (1975): Biljnogeografske karakteristike Kuštilja i njegove okoline. Diplomski rad. Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Novi Sad.
- Shaw J., Lickey E. B., Schilling E. E., Small R. L. (2007): Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. Am J. Bot. 94(3): 275–288.
- Shetler S. G., Wiser S. K. (1987): First flowering dates for spring-blooming plants of the Washington, D.C., area for the years 1970 to 1983. Proceedings of the Biological Society of Washington 100(4): 993–1017.
- Sidjimova, B. (2006): Morphometrical variability in Bulgarian *Galanthus elwesii* (Amaryllidaceae). Proc. Balkan Bot. Congr. 28: 205–210.
- Sidjimova, B. Z. (2014): Conservation ex situ of *Galanthus* species with Bulgarian origin. Materiali tretoi Mizhnarodnoi naukovno–praktichnoi internet–konferencii: Likarske roslinnictvo: vid dosvidu minulogo do novitnih tehnologii. Poltava, Proceedings: 68–72.
- Silvestro D., Michalak I. (2012): raxmlGUI: a graphical front-end for RAxML. Organisms Diversity & Evolution 12(4): 335–337.
- Singh B. N., Sampath S., Bansal R. K. (1940): Two problems in the interpretation of meiosis in plants. Cytologia 10: 516–523.
- Singh K. P., Kushwaha C. P. (2006): Diversity of flowering and fruiting phenology of trees in a tropical deciduous forest in India. Ann. Bot. 97: 265–276.
- Slade N. (2014): The plant lover's guide to snowdrops. Timber Press, Portland, Oregon.
- Slavković Ž. (1994): Medicinska flora Stolova i Ibarske klisure. Slovo – Kraljevo, Kraljevo.
- Small R. L., Cronn R. C., Wendel J. F. (2004): L. A. S. Johnson Review No. 2: Use of nuclear genes for phylogeny reconstruction in plants. Australian Systematic Botany 17:

145–170.

- Smith M. J. (2008): The application of population modelling techniques to the development of non-detriment findings for *Galanthus elwesii* in Turkey, NDF Workshop, WG 4 – case study 6: 1–10.
- Sneath P. H. A., Sokal R. R. (1973): Numerical taxonomy. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- Soltis D. E., Soltis P. S. (1998). Choosing an approach and an appropriate gene for phylogenetic analysis. In: Soltis P. E., Soltis D. E., Doyle J. J. (eds), Molecular Systematics of Plants, 1–42. Kluwer Academic Publishers, Boston.
- Soó R. (1973): A magyar flóra és vegetáció rendszertani – növényföldrajzi kézikönyve V. Akademiai kiadó, Budapest.
- Sparks T. H., Carey P. D. (1995): The responses of species to climate over two centuries: An analysis of the Marsham phenological record, 1736–1947. *J. Ecol.* 83: 321–329.
- Spasić D. (2008): Medicinska flora okoline Grocke. Diplomski rad. Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Novi Sad.
- Staikidou I., Selby C., Hanks G. R. (2006): Development of a medium for *in vitro* culture of *Galanthus* species based on the mineral composition of bulbs. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 81(3): 537–545.
- Stamatakis A. (2014): RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30(9): 1312–1313.
- Stanković S. (1993): Florističke odlike okoline Novog Sada (jugozapadni deo – Podunavlje). Diplomski rad. Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Novi Sad.
- Stenzel G. (1890): Blütenbildungen beim Schneeglöckchen (*Galanthus nivalis*) und Samenformen bei der Eiche (*Quercus pedunculata*). In: Luerssen Chr., Haenlein F. H. (eds.), Abhandlungen aus dem Gesamtgebiete der Botanik (Heft 21.), Bibliotheca Botanica, Verlag von Theodor Fischer, Cassel.
- Stern F. C. (1956): Snowdrops and snowflakes. The Royal Horticultural Society, London.
- Stern F. C. (1963): Tentative key to the wild species of *Galanthus* L. – comments on the notes of Dr. Schwarz. *Bull. Alp. Gard. Soc. Gr. Brit.* 31: 136–138.
- Stevanović V. (1992): Floristička podela teritorije Srbije sa pregledom viših horiona i odgovarajućih flornih elemenata. In: Sarić M (ed.), Flora Srbije I: 47–66. SANU, Beograd.
- Stevanović V. (2005): Procena biodiverziteta – od interpretacije do konzervacije. Primer

- endemične vaskularne flore Balkanskog poluostrva. Biodiverzitet na početku novog milenijuma. SANU, Naučni skupovi CXI, Odeljenje hemijskih i bioloških nauka 2: 53–73.
- Stevanović V., Vasić V. (1995): Biodiverzitet Jugoslavije – sa pregledom vrsta od međunarodnog značaja. Biološki fakultet i Ekolibri, Beograd.
- Stjepanović-Veseličić L. (1953): Vegetacija Deliblatske pešcare. SANU, Beograd.
- Stjepanović-Veseličić L. (1975): Fam. Amaryllidaceae Lindl. In: Josifović M. (ed.), Flora SR Srbije VII: 596–605. SANU, Beograd.
- Stojanović D., Aleksić J. M., Jančić I., Jančić R. (2015): A Mediterranean medicinal plant in the continental Balkans: A plastid DNA-based phylogeographic survey of *Salvia officinalis* (Lamiaceae) and its conservation implications. *Willdenowia* 45(1): 103–118.
- Stojanović V., Jelić I., Rilak-Račić S., Perić R., Sabovljević M., Lazarević P. (2015): Biljke od međunarodnog značaja u flori Srbije. Zavod za zaštitu prirode Srbije, Beograd.
- Stojanović V., Stevanović V. (2008): Prikaz flore planine Gučevo u severozapadnoj Srbiji. *Zaštita prirode* 59: 93–108.
- Sučević P. (1962): Šumske fitocenoze Vršачkih planina. *Rad Vojvođanskih muzeja* 11: 79–88.
- Surina B., Schönswetter P., Schneeweiss G. M. (2011): Quaternary range dynamics of ecologically divergent species (*Edraianthus serpyllifolius* and *E. tenuifolius*, Campanulaceae) within the Balkan refugium. *Journal of Biogeography* 38(7): 1381–1393.
- Szafer W., Wojtusiakowa H. (1969): Kwiaty i zwierzęta – zarys ekologii kwiatów. Państwowe Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Ševarlić M. M., Ačić S., Nikolić M., Nedić N., Spasojević V., Ilić N. (2014): Analysis of the melliferous flora in the Niš and Pirot districts – study II. Bulgaria-Serbia IPA cross-border programme: The beekeeping as an alternative to the unemployment and a steady base for a sustainable development in the bulgarian-serbian cross-border region. Union of Agricultural Engineers and Technicians of Serbia, Belgrade.
- Šilić Č. (1977): Šumske zeljaste biljke. Svjetlost, Sarajevo.
- Škenderov S., Ivanov C. (1986): Pčelinji proizvodi i njihovo korišćenje. Nolit, Beograd.
- Škondrić S., Aleksić J. M., Lakušić D. (2014): *Campanula cichoracea* (Campanulaceae), a neglected species from the Balkan-Carpathian *C. lingulata* complex as inferred from molecular and morphological characters. *Willdenowia* 44(1): 77–96.
- Taberlet P., Gielly L., Pautou G., Bouvet J. (1991): Universal primers for amplification of

- three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17(5): 1105–1109.
- Tabernaemontanus J. T. (1591): *Neuw Kreuterbuch*. Nicolaus Basseus, Franckfurt am Mayn.
- Tamura K. (1992): Estimation of the number of nucleotide substitutions when there are strong transition-transversion and G+C-content biases. *Mol. Biol. Evol.* 9(4): 678–687.
- Tamura K., Nei M. (1993): Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Mol. Biol. Evol.* 10(3): 512–526.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipiński A., Kumar S. (2013): MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. *Mol. Biol. Evol.* 30: 2725–2729.
- Tan K., Biel B., Siljak-Yakovlev S. (2014): *Galanthus samothracicus* (Amaryllidaceae) from the island of Samothraki, northeastern Greece. *Phytol. Balcanica* 20: 65–70.
- Tarasjev A. (2005): Impact of genet size and flowering stage on fruitset in *Iris pumila* L. clones in wild. *Acta Oecologica* 27: 93–98.
- Taşci M. N., Yüzbaşıoğlu I. S., Çelen Z., Ekim T., Bilgin A. N. (2013): Molecular phylogeny of *Galanthus* (Amaryllidaceae) of Anatolia inferred from multiple nuclear and chloroplast DNA regions. *Turk. J. Bot.* 37: 993–1007.
- Tate J. A., Simpson B. B. (2003): Paraphyly of *Tarasa* (Malvaceae) and diverse origins of the polyploid species. *Syst. Bot.* 28(4): 723–737.
- Tavaré S. (1986): Some probabilistic and statistical problems in the analysis of DNA sequences. *Lect. Math. Life Sci.* 17: 57–86.
- Thiers B. (2018): Index herbariorum – a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. 14 Feb. 2018. <<http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>>.
- Thuiller W., Albert C., Araújo M. B., Berry P. M., Cabeza M., Guisan A., Hickler T., Midgley G. F., Paterson J., Schurr F. M., Sykes M. T., Zimmermann N. E. (2008): Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 137–152.
- Tipirdamaz R. (2003): Rooting and acclimatization of in vitro micropropagated snowdrop (*Galanthus ikariae* Baker.) bulblets. *Akdeniz Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi* 16(2): 121–126.
- Tipirdamaz R., Ellıaltıoğlu S., Çakırlar H. (1999): The micropropagation of snowdrop

- (*Galanthus ikariae* Baker.): effects of different explant types, carbonhydrat sources and doses and pH changes in the medium on the bulblet formation. Tr. J. of Agriculture and Forestry 23(4): 823–830.
- Todorović V., Todorović D. (1983): Praktično pčelarstvo. Ed. 5. Nolit, Beograd.
- Tomović G., Niketić M., Randelović V., Stevanović V. (2005): The vascular flora of Mountaine Sokolovica in Central Serbia (Serbia and Montenegro). Fl. Medit. 15: 9–55.
- Tournefort J. P. (1703): Institutiones rei herbariae. Typographia Regia, Parisiis.
- Traub H. P., Moldenke H. N. (1948): The tribe *Galantheae*. Herbertia 14: 85–116.
- Tuniyev B. S. (1990): On the independence of the Colchic center of amphibian and reptile speciation. Asiatic Herpetology Research 3: 67–84.
- Turrill W. B. (1929): The plant life of the Balkan Peninsula. Oxford University Press, Oxford.
- Ujhelji S. (2005): Flora okoline Rumenke. Diplomski rad. Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Novi Sad.
- Umeljić V. (1999): Atlas medonosnih biljaka – u svetu cveća i pčela I. Kragujevac.
- Umeljić V. (2003): Atlas medonosnih biljaka – u svetu cveća i pčela II. Kragujevac.
- Utescher T., Djordjevic-Milutinovic D., Bruch A., Mosbrugger V. (2007): Palaeoclimate and vegetation change in Serbia during the last 30 Ma. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 253: 157–168.
- Vajgand K. (1965): Prilog flori Bačke – osvrt na floru okoline Sombora. Diplomski rad. Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Novi Sad.
- Vallejo-Marín M., Dorken M. E., Barret S. C. H. (2010): The ecological and evolutionary consequences of clonality for plant mating. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 41: 193–213.
- Van Damme E. J. M., Peumans W. J. (1990): Developmental changes and tissue distribution of lectin in *Galanthus nivalis* L. and *Narcissus* cv. Carlton. Planta 182: 605–609.
- Van Leeuwen P. J., Van der Weijden J. A. (1997): Propagation of specialty bulbs by chipping. Acta Hort. 430: 351–354.
- Van Ooststroom, S. J., Reichgelt Th. J. (1964): 8. Amaryllidaceae. In: Van Ooststroom S. J., Reichgelt Th. J., Van der Veen R., De Jongh S. E., Stafleu E. A., Westhoff V. (eds.), Flora Neerlandica I (6): 147–155. Koninklijke Nederlandse Botanische Vereniging, Amsterdam.

- Velenovsky J. (1891): *Flora Bulgarica*. Francisci Josephi, Prague.
- Velzen Van R., Weitschek E., Felici G., Bakker F. T. (2012): DNA barcoding of recently diverged species: relative performance of matching methods. *PLoS one* 7: e30490.
- Veselinović M., Čule N., Mitrović S., Rakonjac Lj., Dražić D., Golubović-Ćurguz V., Miletić Z. (2010): Studija stanja vegetacije i njene ugroženosti na lokalitetu Jozića kolibe u Obrenovcu. Institut za šumarstvo, Beograd.
- Vucetich J. A., Waite T. A. (2003): Spatial patterns of demography and genetic processes across the species' range: null hypotheses for landscape conservation genetics. *Conservation Genetics* 4: 639–645.
- Vukelić J., Rauš Đ. (2001): The lowland forests of Croatia. In: Klimo E., Hager H. (eds.), *The floodplain forests in Europe – current situation and perspectives*. European Forest Institute Research Report 10: 101–126. European Forest Institute, Brill, Leiden, Boston, Köln.
- Vykouková I., Hrubá S. (2009): Fytocenologické a ekologicke zmeny v spoločenstve *Poo chaixii-Fagetum* Šomšák 1979 v Slovenskom rudohorí (Volovské vrchy). *Bull. Slov. Bot. Spoločn.* 31(2): 53–62.
- Wagner G. (1914): A deliabláti kincstári homokpuszta növényvilága. *Erdészeti Kísérletek* 16: 1–56.
- Waldorf G. (2012): *Snowdrops*. Frances Lincoln Ltd., London.
- Webb D. A. (1978): The European species of *Galanthus* L. *Bot. J. Linn. Soc.* 76(4): 307–313.
- Webb D. A. (1980): *Galanthus*. In: Tutin T. G., Heywood V. H., Burges N. A., Moore D. M., Valentine D. H., Walters S. M., Webb D. A. (eds.), *Flora Europaea* V: 77–78. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Weryszko-Chmielewska E., Chwil M. (2010): Ecological adaptations of the floral structures of *Galanthus nivalis* L. *Acta Agrobotanica* 63(2): 41–49.
- Weryszko-Chmielewska E., Chwil M. (2016): Flowering biology and structure of floral nectaries in *Galanthus nivalis* L. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 85(1): 3486. <<http://dx.doi.org/10.5586/asbp.3486>>.
- Wicke S., Schneeweiss G. M., de Pamphilis C. W., Müller K. F., Quandt D. (2011): The evolution of the plastid chromosome in land plants: gene content, gene order, gene function. *Plant Mol. Biol.* 76: 273–297.
- Wiley E. O., Lieberman B. S. (2011): *Phylogenetics: theory and practice of phylogenetic*

- systematics. Ed. 2. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.
- Wolfe K. H., Li W. H., Sharp P. M. (1987): Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast and nuclear DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84: 9054–9058.
- Wykes G. R. (1952a): An investigation of the sugars present in the nectar of flowers of various species. *New Phytologist* 51: 210–215.
- Wykes G. R. (1952b): The preferences of honeybees for solutions of various sugars which occur in nectar. *Journal of Evolutionary Biology* 59(4): 511–519.
- Young A., Boyle T., Brown T. (1996): The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 413–418.
- Yüzbaşıoğlu İ. S., Aykurt C., Çınbilgel İ., Göktürk R. S., Deniz İ. G., Bozkurt M. (2013): Some notes on *Galanthus cilicicus* and *Galanthus peshmenii* (Amaryllidaceae). *Biological Diversity and Conservation* 6(1): 153–160.
- Zahariadi C. (1966): Fam. Amaryllidaceae Jaume St. Hil. In: Nyárády E. I. (ed.), *Flora Republicii Socialiste România XI*: 404–435. Editura Academiei Republicii Socialiste România, Bucureşti.
- Zahariadi K. A. (1958): Morfologia i taksonomia nekotorih vidov r. *Galanthus* L. iz SSSR i RNR. Delegat sezid Vses. Bot. Obsht. 5: 9–15.
- Zencirkıran M., Mengüç A. (2004): In vitro propagation of *Galanthus elwesii* Hook. (Snowdrop). *Biotechnology & Biotechnological Equipment* 18(1): 19–22.
- Zeybek N. (1988): Taxonomic investigations on Turkish snowdrops. *Tu. J. Bot.* 12(1): 89–102.
- Zeybek N., Sauer E. (1995): Türkiye Kardelenleri (*Galanthus* L.) I./Beitrage Zur Türkischen Schneeglöckchen (*Galanthus* L.) I./. Ege Üniversitesi Basımevi, İzmir.
- Zlatić M. (2007): Pčelarstvo. Ed. 1, Savremena poljoprivreda, Imprime, Niš.
- Zlatković B. (1999): Flora Sićevačke klisure. Diplomski rad. Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Novi Sad.
- Zlatković B. (2011): Flora i fitogeografska pripadnost doline reke Pčinje u jugoistočnoj Srbiji. Doktorska disertacija. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu, Beograd.
- Zlatković B., Bogosavljević S., Smiljković N., Randelović V. (2014): Report on the new and insufficiently studied taxa in the flora of Serbia. *Biologica Nyssana* 5(1): 63–69.
- Zonneveld B., Grimshaw J., Davis A. (2003): The systematic value of the nuclear DNA content in *Galanthus*. *Plant Systematics and Evolution* 241: 89–102.

- Zorkóczy L. (1896): Újvidék és környékének florája. Popovits M. Testvérek Könyvnyomdája, Újvidék.
- Zubov D. A., Davis A. P. (2012): *Galanthus panjutinii* sp. nov.: a new name for an invalidly published species of *Galanthus* (Amaryllidaceae) from the Northern Colchis area of Western Transcaucasia. *Phytotaxa* 50: 55–63.
- Zubov D. A., Kashevarov G. P., Didenko S. Ya., Blum O. B. (2011): The DNA-polymorphism analysis of introduced *Galanthus* L. species (Amaryllidaceae J. St.-Hill.) using RAPD-markers. *Introdukcija roslin* 4: 53–61.



## Биографија аутора

Дипл. инж. Филип Јовановић рођен је 22. II 1984. године у Пироту, где је завршио основну школу. Средњошколско образовање стекао је у Шумарској школи у Краљеву. Школске 2003/2004. године уписао се на основне студије на Шумарском факултету, Универзитета у Београду, Одсек за пејзажну архитектуру и хортикултуру. Дипломирао је 2010. године са просечном оценом 9,03. Дипломски рад, под називом: „*Варијабилност морфометријских својстава семена и потомства различитих материнских стабала гинка (Ginkgo biloba L.) са подручја града Београда*”, који је радио на Катедри за пејзажну хортикултуру, одбранио је са оценом 10. Докторске студије на Шумарском факултету уписао је школске 2011/2012. године. Планом и програмом предвиђене испите положио је са највишом оценом.

У току школских година 2004/2005. и 2005/2006, сарађивао је у настави на Шумарском факултету, на предмету Генетика са оплемењивањем биљака. У периоду 2007–2008. године, радио је као наставник-заменик у ОШ „Вук Караџић” у Пироту. Током 2011. године, стекао је практична радна искуства у ЈП „Зеленило-Београд”. Од 2017. године до данас, ангажован је у реализацији развојних програма и пројеката на Институту за шумарство Београд.

Током септембра, 2014. године, кандидат се обучавао за рад у Лабораторији за молекуларна истраживања Института за ботанику и Ботаничке баште „Јевремовац”, где је стекао основна знања о варијабилности на нивоу молекуларних маркера, као и оспособљеност за самостални рад на пословима екстракције тоталне геномске ДНК, спектрофотометрије, електрофорезе, као и РСР амплификације. Током 2015. године, завршио је обуку за рад на инструменту HPLC.

Углавном као први аутор – до сада је објавио укупно 13 библиографских јединица: 1 научни рад у истакнутом међународном часопису, 2 рада у националним часописима међународног значаја, 2 рада у врхунском часопису националног значаја, 1 рад у истакнутом националном часопису, као и 7 саопштења на домаћим и страним скуповима са међународним учешћем која су штампана у изводу или у целости.

Поседује напредно знање енглеског језика, а служи се руским и немачким језиком.

Члан је Америчког хортикултурног друштва (AHS).

Прилог 1.

## Изјава о ауторству

Име и презиме аутора дипл. инж. Филип Јовановић

Број индекса 4/2011

### Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

**„Таксономија и екологија врста рода *Galanthus* L. (Amaryllidaceae) у Србији”**

---

---

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

Потпис аутора

У Београду, 7. III 2019. год.



Прилог 2.

## Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора дипл. инж. Филип Јовановић

Број индекса 4/2011

Студијски програм Пејзажна архитектура и хортикултура

Наслов рада „**Таксономија и екологија врста рода *Galanthus L.*  
(Amaryllidaceae) у Србији**”

Ментор: др Драгица Обратов-Петковић, редовни професор Универзитета у  
Београду – Шумарског факултета

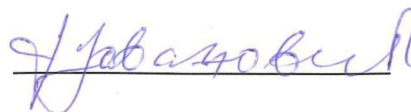
Изјављујем да је штампана верзија мог докторског рада истоветна електронској верзији коју сам предао/ла ради похрањена у **Дигиталном репозиторијуму Универзитета у Београду**.

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

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

Потпис аутора

У Београду, 7. III 2019. год.



Прилог 3.

## Изјава о коришћењу

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

**„Таксономија и екологија врста рода *Galanthus* L. (Amaryllidaceae) у Србији”**

---

која је моје ауторско дело.

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

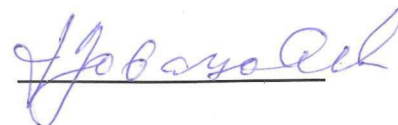
Моју докторску дисертацију похрањену у Дигиталном репозиторијуму Универзитета у Београду и доступну у отвореном приступу могу да користе сви који поштују одредбе садржане у одабраном типу лиценце Креативне заједнице (Creative Commons) за коју сам се одлучио/ла.

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

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

Потпис аутора

У Београду, 7. III 2019. год.



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

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

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

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

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

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