

ЗБОРНИК СА НАУЧНОГ СКУПА ПОВОДОМ  
ПЕДЕСЕТ ГОДИНА ОД СМРТИ  
АКАДЕМИКА МИЛУТИНА РАДОВАНОВИЋА

---

---

SERBIAN ACADEMY OF SCIENCES AND ARTS

SCIENTIFIC MEETINGS

Book CLXXX

DEPARTMENT OF CHEMICAL AND BIOLOGICAL SCIENCES

Book 15

---

---

PROCEEDINGS OF THE SCIENTIFIC  
CONFERENCE HELD ON THE OCCASION  
OF MARKING THE 50<sup>th</sup> ANNIVERSARY  
SINCE THE DEATH OF ACADEMICIAN  
MILUTIN RADOVANOVIĆ

Accepted at the VIII meeting of the Department of Chemical and Biological  
Sciences on December 21, 2018

Editor  
Academicians  
RADMILA PETANOVIĆ  
DRAGOSLAV MARINKOVIĆ

BELGRADE 2019

---

---

СРПСКА АКАДЕМИЈА НАУКА И УМЕТНОСИ

---

---

НАУЧНИ СКУПОВИ

Књига CLXXX

ОДЕЉЕЊЕ ХЕМИЈСКИХ И БИОЛОШКИХ НАУКА

Књига 15

---

---

ЗБОРНИК СА НАУЧНОГ  
СКУПА ПОВОДОМ ПЕДЕСЕТ  
ГОДИНА ОД СМРТИ  
АКАДЕМИКА МИЛУТИНА  
РАДОВАНОВИЋА

Примљено на VIII скупу Одељења хемијских и биолошких наука  
од 21. децембра 2018. године

Уредници  
академици  
РАДМИЛА ПЕТАНОВИЋ  
ДРАГОСЛАВ МАРИНКОВИЋ

БЕОГРАД 2019

Издаје  
*Српска академија наука и уметности*  
Београд, Кнеза Михаила 35

Лектор и коректор  
*Тања Рончевић*

Превод резимеа  
*Аутори*

Технички уредник  
*Никола Стевановић*

Тираж 400 примерака

Штампа  
ЈП Службени гласник

ОРГАНИЗАЦИОНИ ОДБОР

Академик Радмила Петановић, председник

Академик Драгослав Маринковић

Проф. др Жељко Томановић

Проф. др Ана Ивановић

Др Георг Џукић, научни саветник

Вера Батина, секретар



## САДРЖАЈ

Реч уредника академика Радмиле Петановић и академика Драгослава Маринковића .....	9
Реч секретара Одељења хемијских и биолошких наука академика Владимира Стевановића .....	13
Реч декана Биолошког факултета проф. др Жељка Томановића .....	17
Георг Џукић МИЛУТИН РАДОВАНОВИЋ (1900–1968) НЕУМОРНИ ИСТРАЖИВАЧ ТАЈНИ ПРИРОДЕ .....	19
Georg Džukić MILUTIN RADOVANOVIĆ (1900–1968) A TIRELESS EXPLORER OF THE SECRETS OF NATURE .....	133
Љиљана Томовић, Милош Калезић ОД ВОДОЗЕМАЦА И ГМИЗАВАЦА НАШЕ ЗЕМЉЕ ДО ЦРВЕНИХ КЊИГА ФАУНЕ СРБИЈЕ .....	135
Ljiljana Tomović, Miloš Kalezić FROM AMPHIBIANS AND REPTILES OF OUR COUNTRY TO RED BOOKS OF FAUNA OF SERBIA .....	148

Александар Урошевић	
БИОЛОГИЈА ОСТРВСКИХ ПОПУЛАЦИЈА ЛАЦЕРТИДНИХ ГУШТЕРА .....	149
Aleksandar Urošević	
BIOLOGY OF THE ISLAND POPULATIONS OF LACERTID LIZARDS .....	161
Тања Вуков	
ТАКСОНИ КОЈИХ ВИШЕ НЕМА .....	163
Tanja Vukov	
TAXA THAT DO NOT EXIST ANYMORE .....	171
Ана Ивановић	
НЕОТЕНИЧНИ МРМОЉАК <i>TRITURUS ALPESTRIS</i> <i>MONTENEGRINUS</i> RADOVANOVIĆ, 1951, У САВРЕМЕНИМ ИСТРАЖИВАЊИМА ЕВОЛУЦИЈЕ И РАЗВИЋА ..	173
Ana Ivanović	
NEOTENIC <i>TRITURUS ALPESTRIS MONTENEGRINUS</i> RADOVANOVIĆ, 1951, IN THE CONTEMPORARY EVO-DEVO STUDIES .....	183
Ивана Живић	
ПИОНИРСКА ИСТРАЖИВАЊА ФАУНЕ TRICHOPTERA: РАД КОЈИ ОДОЛЕВА ВРЕМЕНУ .....	185
Ivana Živić	
PIONEERING INVESTIGATIONS OF TRICHOPTERA FAUNA: WORK THAT RESISTS TIME .....	193
Јелка Црнобрња-Исаиловић	
ДОПРИНОС ДР МИЛУТИНА РАДОВАНОВИЋА РАЗВОЈУ ЕВОЛУЦИОНЕ БИОЛОГИЈЕ .....	195
Jelka Crnobrnja-Isailović	
DR MILUTIN RADOVANOVIĆ'S CONTRIBUTION TO EVOLUTIONARY BIOLOGY .....	205



## РЕЧ УРЕДНИКА

Прошле године се навршило 50 година од смрти академика Милутина Радовановића, једног од корифеја српске зоологије. На скупу Одељења хемијских и биолошких наука Српске академије наука и уметности предложено је да се обележи овај значајан јубилеј одржавањем научног скупа и публикавањем Зборника научних радова. Одбор за биологију Одељења и Академијски одбор за проучавање фауне САНУ заједно са зоолозима, а посебно батрахо-херпетолозима Биолошког факултета и Института за биолошка истраживања „Синиша Станковић“ Универзитета у Београду сагласили су се да меморијални скуп има карактер научног скупа на коме би, поред сећања на академика Радовановића и његово дело, били нашој научној јавности предочени развој његових идеја и стање савремених истраживања у Србији у областима у којима је деловао. Научни скуп у организацији САНУ и Биолошког факултета Универзитета у Београду одржан је у САНУ 15. новембра 2018. године.

Зборник радова са научног скупа посвећеног 50-годишњици од смрти академика Милутина Радовановића, садржи поред животописа академика Радовановића, неуморног истраживача тајни природе и подсећања на његово обимно научно дело, радове који га доводе у везу са различитим аспектима савремених истраживања српских трихоптеролога, херпетолога и батрахолога. Ови аспекти се пре свега односе на сукцесију Радовановићевог интензивног проучавања феномена алопатричке специјације на популацијама лацертидних гуштера са далматинских острва, затим еволуције и филогеније змија и хетерохроније код мрмољака, пионирска истраживања фауне водених мољаца на просторима бивше Југославије, а такође и на његове активности у популаризацији теорије еволуције кроз научно-популарне књиге и чланке у

којима је, на свима разумљив начин, објашњавао суштину Дарвинове теорије еволуције и историју развоја живог света на планети Земљи. Нова сазнања заснована на савременим методолошким приступима потврдила су темељитост Радовановићевих истраживања или су истакла основаност његове скепсе у случајевима који се у оно време, нису могли јасно сагледати. У радовима са овог скупа се посебно истиче да се као стручњак у областима еволуционе биологије, филогеније, зоологије, зоогеографије, морфологије и фаунистике Радовановић залагао да таксономски статус одређене форме буде поткрепљен свеобухватним истраживањима морфологије, понашања и екологије. Иако новије генетичке студије нису оправдале посебан таксономски статус подврста планинског мрмољка глацијаних језера Црне Горе, дугогодишњи рад Милутина Радовановића чини темељ савремених истраживања како таксономије тако и феномена педоморфозе код репатих водоземаца. Откриће неотеничне популације планинског мрмољка у Букумирском језеру, тада описане као засебне подврсте *Triturus alpestris montenegrinus* Radovanović, 1951., као и резултати Радовановићевих истраживања били су инспирација генерацијама биолога и покренула су низ истраживања везаних за екологију, физиологију, генетику и еволуцију факултативне педоморфозе код европских мрмољака. Поред преокупације таксономијом и биологијом мрмољака академик Радовановић се интензивно бавио батрахо- и херпетофауном. Још 1951. године, у својој књизи „Водоземци и гмизавци наше земље“, Милутин Радовановић је истакао да је фауна наше отаџбине врло слабо позната. У компаративној студији на бази овог Радовановићевог дела може се констатовати да су у међувремену, батрахологија и херпетологија у Србији значајно напредовале, посебно у публикавању научних радова у областима морфолошке и генетичке диференцијације, одлика животне историје, филогеније и филогеографије, а као посебно значајно истиче се објављивање црвених књига водоземаца и гмизаваца Србије и монографије о репатим водоземцима Србије. Иако није била приоритетна област интересовања академика Радовановића, не треба да се занемари једна од пионирских активности у истраживању фауне водених мољаца Балканског полуострва, а радови које је публикувао су од непроцењивог значаја за науку, посебно опис шест нових врста трихoptера. Један рад у Зборнику говори о овим пионирским истраживањима и каснијем њиховом развоју. На основу дугогодишњег испитивања биологије острвских популација двеју врста лацертидних гуштера, Милутин Радовановић је систематизовао дотадашња сазнања о овим животињама, разрешио таксономски статус појединих форми и на основу морфолошких карактера описао већи број подврста. У раду који се бави овим феноменима истиче се да је једна од најзначајнијих Радовановићевих претпоставки о јако брзој морфолошкој еволуцији острвских форми, у потпуности потврђена каснијим експерименталним студијама, иако новије молекуларне студије преиспитују валидност многих подврста на основу релативно мале генетичке дистанце. И коначно, посебно се у једном од радова анализира и истиче значајан допринос академика

Милутина Радовановића у ширењу еволуционо-биолошких сазнања на простору некадашње Југославије.

Учесници и посетиоци овог меморијалног научног скупа имали су прилике и да погледају видео-презентацију на којој су представљене слике са теренских истраживања, факсимили теренских дневника, фотографије локалитета на којима је радио у природи академик Милутин Радовановић, његових кабинетских збирки и насловних страница његових чувених дела.

Академик Радмила Петановић  
Академик Драгослав Маринковић



## РЕЧ СЕКРЕТАРА ОДЕЉЕЊА ХЕМИЈСКИХ И БИОЛОШКИХ НАУКА САНУ

Поштовани председниче САНУ, часници САНУ, цењени чланови породице академика Милутина Радовановић, колегинице и колеге,

Иницијатива за организацију скупа у част професора Радовановића потекла је од Академијског одбора за проучавање фауне Србије САНУ који, ваља нагласити, после дуге паузе постаје поново активан и плодотворан заслугом свих његових чланова, али и агилношћу два председника Одбора, ранијег – академика Марка Анђелковића и садашњег – академика Радмиле Петановић.

Ово ће бити први научни скуп у САНУ који је посвећен научном делу академика и професора Београдског универзитета Милутина Радовановића, нашег и светски познатог и признатог батрахолога и херпетолога, фаунисте, зоогеографа и еволуционог биолога, уз истицање чињенице да је САНУ у својој дугогодишњој историји обележавала годишњице рођења и смрти преминулих чланова Академије научним скуповима и споменицама који су се односили, безмало, искључиво на Јосифа Панчића. Без претеривања, његови достојни следбеници су, у том погледу, били заборављени и остали у сенци великог природњака. Отуд и неправедне али и нетачне, а на одређен начин уврежене, рекао бих чак малициозне, тврдње да су са Панчићевом ером фундаменталне природњачке биолошке дисциплине, какве су, пре свега, таксономија и биогеографија, достигле врхунац, као и то да нико после Панчића није превазишао његова научна достигнућа. Но, историја биолошких наука јасно демантује овакве неутемељене тврдње и свођење ових биолошких дисциплина на науке прошлог века. Управо на темељима Панчићевих капиталних

радова током 20. века оне су се развијале захваљујући Живојину Ђорђевићу, Недељку Кошанину, Светиславу Живојиновићу, Синиши Станковићу и Милутину Радовановићу (помињем само академике, а не и читаву плеяду врских природњака). Наведене научне биолошке дисциплине данас доживљавају ренесансу и код нас и у свету захваљујући новим приступима и методама, упоредо са појавом и развојем молекуларне биологије и генетике, односно молекуларне филогеније и филогеографије, али и упоредне морфологије, биогеографије и екологије, као и напредних статистичких анализа. Отварају се нове перспективе засноване на скоро свакодневно нарастајућем броју нових података, питања и научних изазова у зоолошкој и ботаничкој таксономији, биогеографији, екологији, генетици и еволуционој биологији. Да су све набројане научне дисциплине остале зачуране у прошлим временима, незамисливо би било да су данас у стању да пруже адекватне и научно аргументоване одговоре и решења на бројна актуелна питања која се односе на процену и очување биолошке разноврсности, једне од парадигми не само савремене биологије, већ и глобалног погледа на свет. Толико о овим наукама са злурадим и неаргументованим епитетом да су научни реликти прошлих времена. Оне су само науке са најдужом традицијом које су у Србији имале успоне и падове, што је разумљиво и очекивано, имајући у виду промене и достигнућа биолошких наука од Панчићевог доба до данас.

Академик Милутин Радовановић својим научним опусом, пре свега незаобилазним делима *Змије Балканској полуострва* (са Кирилом Мартином) из 1950. године, у издању САНУ, затим *Водоземци и њихови наши земље* из 1951. године, у издању Научне књиге, као и серијом радова о специјацијама мрмољака у глацијалним језерима Динарда или гуштера из рода *Podarcis* на јадранским острвима, које је узео као модел систем специјације и еволуције. Овим делима и радовима он је снажно допринео афирмацији и успостављању високих стандарда у зоотаксономији, фаунистици и еволуционој биологији у Србији оног времена. Његово дело било је подстрек и инспирација будућим генерацијама биолога који су своја истраживања посветили изучавању водоземаца и гмизаваца наше земље и Балканског полуострва али и онима који су се бавили другим сродним и међусобно повезаним биолошким дисциплинама. Захваљујући посвећеним и свестраним настављачима истраживања ове кичмењачке групе у Србији и Балканском полуострву какви су, пре свега, научни саветник и доајен наше батрахологије и херпетологије Георг Џукић, проф. Милош Калезић, проф. Ана Ивановић проф. Љиљана Томовић, проф. Јелка Црнобрња Исailовић, виши научни сарадник Тања Вуков, виши научни сарадник Катарина Љубисављевић, доцент Имре Кризманић, др Соња Ђорђевић др Данко Јовић, др Александар Урошевић, др Растко Ајтић, др Ненад Лабус, и други, у Србији је образована сразмерно велика група зоотаксонома, морфолога, фауниста и биостатистичара која је међу страним експертима за ову групу кичмењака препозаната као водећа у овом делу Европе. Следбеници академика Милутина Радовановића објавили су не само велики број радова

у престижним европским и светским зоолошким часописима, већ су у последњих неколико година изнедрили капитална дела српске зоологије: *Фауну рејалних водоземаца Србије*, 2016. године у издању САНУ, аутора Г. Џукића, М. Клезића и Т. Вуков, рекао бих, прву код нас на савремен начин написану фауну и две *Црвене књије водоземаца и гмизаваца Србије*, обе издате годину дана раније, 2015. године, у редакцији Г. Џукића, М. Калезића, Т. Вуков и Љ. Томовић и великог броја срадника. Обе *Црвене књије* обилују новим подацима о све већој угрожености ове фауне у Србији, а на свакој страни ових публикација евидентна је темељитост, квалитет и велико знање њених аутора. Ова дела и објављени радови на најупечатљивији начин показују да у науци о водоземцима и гмизавцима Србије и Балканског полуострва постоји континуитет, ослоњен на дело великана српске зоологије академика Милутина Радовановића. Индикативно је да је одређен број младих дипломираних биолога и докторанда опредељен за истраживања ове фаунистичке групе. То указује на чврсту основу за даљи развој батрахологије и херпетологије у Србији, али и то да су препознати приоритети у решавањима одређених недовољно расветљених таксономских и фаунистичко-биогеографских проблема у будућности. Још више, тај изазов и задатак, предстоји онима који су се определили за истраживања многих других фаунистичких, посебно бескичмењачких група, где је неопходно урадити чак и елементарне, пионирске истраживачке кораке евидентирања и прикупљања података.

Убеђен сам да ће, програмом предвиђени, реферати боље приказати величину и значај не само дела академика Радовановића, већ и његових достојних следбеника. На крају бих нагласио да ни једна наука не застарева јер је кућа која се непрестано гради и дотерује на темељима које су сазидали наши претходници. У духу изреченог, верујем да ће овај скуп бити, садржајан и афирмативан за дисциплине природњачке биологије којом се бавио академик Радовановић и чије дело баштине и надограђују његови непосредни и/или идејни наследници и следбеници.

Академик Владимир Стевановић





## РЕЧ ДЕКАНА БИОЛОШКОГ ФАКУЛТЕТА УНИВЕРЗИТЕТА У БЕОГРАДУ

Проф. др Милутин Радовановић је један од великана биологије и Биолошког факултета, о чему сведочи његов изузетан научни опус. Дао је немерљив допринос развоју универзитетске наставе зоологије и екологије животиња. Као професор на Катедри за зоологију Филозофског факултета у Београду, после другог светског рата, почев од 1947. године држао је део наставе Зоологија бескичмењака (Arthropoda), Упоредна анатомија и систематика хордата и Зоогеографија са екологијом животиња. Његов изузетан допринос настави је увођење савременог еволуционог концепта у наставу зоологије и њено стављање у јасан и препознатљив зоогеографски контекст. На овај начин је настава зоологије у Србији у свом концепту у потпуности пратила наставу зоологије на водећим европским универзитетима. Објављивањем уџбеника *Зоологија са основама еволуционизма* (1955), неповратно је трасирао пут развоја Зоологије и Еволуционе биологије и за тадашње генерације студената, а и за млађе колеге. Почетком педесетих година мичуринизам и лисенкизам су биле званична научна гледишта и доктрине Комунистичке партије Југославије. Проф. Радовановић се увек отворено и аргументовано сукобљавао на научним скуповима са заговорницима ових квазинаучних идеја, због чега је био под присмотром тадашњег комунистичког режима, имао полицијски досије и означен као „сумњиви“ интелектуалац. Његова критичност и отвореност према научним и друштвеним збивањима, често су га маргинализовали као научника и члана академске заједнице, због чега је делио судбину многих значајних биолога, који ни данас нису познати широј јавности. Као истинољубив и правдољубив човек и научник, увек је

промовисао научне идеје и за њих се активно борио, што је зоолошку науку и читаво друштво покретало напред. Осим значајних научних резултата које је оставио за собом, проф. Радовановић је био активни промотер науке. Одржао је велики број научно-популарних предавања на Коларчевом универзитету за грађанство и децу школског узраста. Био је сарадник *Полијшике*, за коју је писао научно-популарне чланке, чиме је подизао свест становништва о значају науке, што и данас недостаје нашем друштву. Проф. Радовановић је био много познатији у међународној научној заједници, као признати експерт херпетолог западнонемачког зоолошког друштва. О томе сведочи и податак да је поводом 300 година Универзитета у Јени, чији је студент био, у име свих страних студената одржао предавање. Од многих његових савременика одвајала га је идеја да је за успех науке и наставе неопходна међународна сарадња, што је после Другог светског рата било усамљено гледиште. Као немачки ђак неговао је пријатељске и пословне односе у овој земљи и више пута је организовао долазак немачких студената у нашу земљу и њихов сусрет са нашим студентима. Успоставио је сарадњу са Оцеанографским институтом у Сплиту уз организовање теренске наставе студената биологије из екологије и зоологије, чиме је сама настава била значајно унапређена. Захваљујући међународним контактима и бројним теренским истраживањима, имао је изузетну херпетолошку збирку, која је због недостатка адекватног простора на Биолошком факултету, уступљена Институту за биолошка истраживања „Синиша Станковић“, где се и данас чува. Његови студенти га памте као изузетног предавача широког образовања и интересовања за културу и уметност, који им је за време зоолошких предавања цитирао Гетеа и Хајнеа. Био је један од најомиљенијих професора, јер се према студентима и колегама односио са великим уважавањем. Предавао је зоолошке курсеве широм бивше Југославије (Сарајево, Нови Сад, Скопље, Љубљана). Проф. Милутин Радовановић је имао веома успешну научну каријеру, која је несрећним случајем прерано прекинута, праћену са преко 20 година едукације студената, на чему су му наставници, сарадници и студенти Биолошког факултета вечно захвални.

Професор др Жељко Томановић

НЕОТЕНИЧНИ МРМОЉАК *TRITURUS ALPESTRIS*  
*MONTENEGRINUS* RADOVANOVIĆ, 1951.  
У САВРЕМЕНИМ ИСТРАЖИВАЊИМА  
ЕВОЛУЦИЈЕ И РАЗВИЋА

АНА ИВАНОВИЋ\*

С а ж е т а к. – Фасцинантно откриће и истраживања неотеничне популације планинског мрмољака у Букумирском језеру, тада описане као засебна подврста *Triturus alpestris montenegrinus* (Радовановић, 1951), представља једно од најпознатијих Радовановићевих научних достигнућа. Ову популацију су скоро искључиво чиниле неотеничне, полно зреле јединке са одликама ларви, које нису имале способност метаморфозе чак ни у екстремним условима. Ово откриће, као и резултати Радовановићевих истраживања, били су инспирација генерацијама биолога и покренула су низ истраживања везаних за екологију, физиологију, генетику и еволуцију факултативне педоморфозе код европских мрмољака. Планински мрмољак, данас издвојен у оквиру монотипског рода *Ichthyosaura alpestris* (Laurenti, 1768), и неотенична популација из Букумирског језера, која је нажалост у потпуности истребљена, и даље имају централно место у савременим истраживањима еволуционе биологије развића.

Кључне речи: Милутин Радовановић, планински мрмољак, педоморфоза, неотенија, еволуција

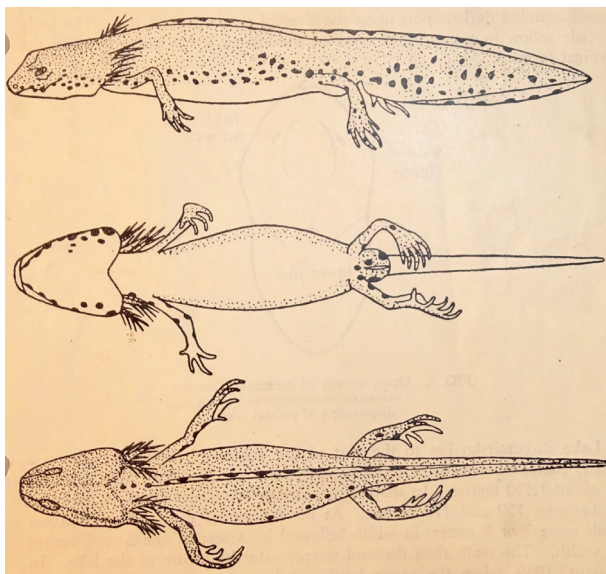
УВОД

*Откриће неотеничног мрмољака*

Августа 1948. године, Милутин Радовановић креће у експедицију на планински масив Жиова у Црној Гори. Током те експедиције, у релативно малом Букумирском језеру, смештеном између планина Ђебеза и Краман, Радовановић открива јединствену популацију планинских мрмољака у којој су скоро све јединке имале изглед великих ларви са крупним и разгранатим спољашњим шкргама, израженим леђним и репним перајем и са специфично обојеном, глатком, некератинизованом кожом. Да би се у потпуности разумела величина и општи значај овог открића, треба имати у виду тадашња

---

\* Биолошки Факултет Универзитета у Београду, e-mail: ana@bio.bg.ac.rs



Слика 1. Неотеничне јединке планинског мрмољка из Букумирског језера.

Илустрација преузета из Радовановићевог рада публикованог у *Бриџанском херпетолошком журналу*

сазнања о неотенији, као и о самом планинском мрмољку, врсти *Ichthyosaura alpestris* (Laurenti, 1768).

Наиме, 1864. године, француски зоолог и херпетолог Огист Думерил (Auguste Duméril) примио је пошиљку из Мексика, у којој су биле животиње налик на циновске ларве саламандри. Аксолотл (према називу ове животиње на Науатл језику централно-америчких Индијанаца) се после више месеци проведених у заробљеништву размножавао. Највеће изненађење изазвало је потомство, које је делом метаморфозирало у тада већ познату врсту *Ambystoma mexicanum* (Shaw & Nodder, 1798), док је део наставио са развићем без метаморфозе, и као и родитељска генерација достигао полну зрелост задржавајући морфологију ларви.

Иако су упоредни морфолози и таксономи одавно учили да у оквиру групе репатих водоземаца, поред врста са типичним животним циклусом, постоје потпуно акватичне врсте које имају низ морфолошких карактеристика ларви, као што је, на пример, човечја рибица (*Proteus anquinus* Laurenti, 1768); постојање врста код којих само неке јединке задржавају јувенилне, односно ларвене, карактеристике родитељске генерације, отворио је читав низ нових питања везаних за развиће, еволуцију и морфолошку варијабилност таксона. Тако је откривање Аксолотла, ставило групу репатих водоземца (ред *Caudata*)



Слика 2. Планински мрмољак *Ichthyosaura alpestris* (Laurenti, 1768)  
Илустрација преузета из Victor Facio, *Faune des Vértébrés de la Suisse, volume III, Histoire Naturelle des Reptiles at des Batraches, Genève et Bale, H. Georg, Librairie-Étudiant, Paris 1872*)

у центар интересовања бројних биолога и херпетолога тога доба и значајно је допринело разумевању односа онтогеније и филогеније [1].

У време Радовановићевог проналаска неотеничне популације у Букумирском језеру, било је познато да се у оквиру појединих популација номинотипске врсте планинског мрмољка, тада под називом *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768) могу срести појединачни примерци неотеничних јединки са изгледом ларви. Крајем деветнаестог века, 1898. године Ернест Целер (Ernest Zeller) у рукопису „Zur neotenie der Tritonen“ [2] даје преглед налаза неотеничних јединки укључујући и раније описе ларви Шрајбера из 1833. и де Филипија из 1861. године. Болкај, 1926. године проналази неколицину неотеничних јединки *Triturus alpestris reiseri* Werner, 1902 са добро очуваним рудиментима шкрга у Прокошком језеру, док Селишкар и Пехани 1935. године проналазе неотеничне јединке у Црном језеру у области Триглава коју описују као засебну подврсту *Triturus alpestris lacusnigri* Seliškar i Pehani 1935.

Узимајући у обзир историјски оквир и тадашња сазнања о неотенији код репатих водоземаца, откриће популације планинског мрмољка са неотеничним јединкама код којих је способност метаморфозе ограничена, или у потпуности одсутује, као и значајне морфолошке разлике које су показивале те јединке у односу на номинотипску врсту, било је равно сензацији. Иако је у време открића ове популације био свестан њене специфичности и научног значаја, Радовановић тек након трогодишњих теренских и лабораторијских

истраживања, описује за Букумирско језеро специфичну подврсту неотеничног мрмољка – *Triturus alpestris montenegrinus* Radovanović, 1951. Према опису који даје Радовановић [3] ова форма се од типичне форме разликује у облику непчаних зуба који конвергирају антериорно и постериорно и налазе се у близини унутрашњих носних отвора, величини и дубини усног отвора који се завршава испред нивоа очију у односу на типичну форму код које се пружа далеко иза очију, изузетно великом главом, присуством гуларног набора и израженим спољашњим шкрагама (слика 1). Радовановић такође наводи да је већина јединки у овом језеру неотенична, док је типична форма заступљена у веома малом проценту.

*Планински мрмољак Ichthyosaura alpestris*  
(Laurenti, 1768)

Планински мрмољак *Ichthyosaura alpestris* (Laurenti, 1768) (слика 2) је врста са релативно широким распрострањењем, чији ареал обухвата највећи део Европе, од француске обале Атлантика до Данске на северу, док се на западу ареал пружа до карпатског дела Украјине, Румуније и Бугарске. Ова врста је веома заступљена на Балканском полуострву.

Радовановић, 1951. године [4] наводи да „он насељава све мирне воде брдских и планинских области од висине од преко 2000 м и срета се често и у најмањим привременим барицама. У планинским језерима наше земље он је врло чест становник, али изгледа да га нема у водама које су насељене рибом, јер му ове онемогућују егзистенцију.“ Планински мрмољак као и већина репатих водоземаца има карактеристичан, сложени, животни циклус, са акватичном ларвом која метаморфозира у терестричне јувенилне јединке. Репродукција се одвија у воденим стаништима. Из оплођених јаја, које женке по правилу појединачно полажу на субмерзну вегетацију, изваљују се ларве које се активно крећу и хране. Ларве живе и расту у води, имају добро развијене спољашње шкрге и изражено леђно и репно пераје које им омогућава ефикасније пливање. Након извесног периода раста, ларве метаморфозирају и трансформишу се у терестичне јувенилне јединке. По достизању полне зрелости адултне јединке се у време репродукције враћају у водено станиште.

У периоду репродукције мужјаци су најчешће тамноплави или сивоплави са дорзалне стране, док су им бокови са изразитом црно-белом тачкастом шаром испод које се налази светлоплава пруга. Са вентралне стране су јарко наранџасте боје. Женке су тамније, камуфлажне, мраморно-смеђе са дорзалне стране. Дужина тела мужјака најчешће је око 9 цм док су женке крупније и достижу величину од 12 цм. Након периода репродукције, кератински слој коже подебљава и оба пола добијају тамнију, мраморно-смеђу обојеност. Као што је наведено, у појединачним случајевима ларве настављају да расту и достижу полну зрелост не пролазећи кроз метаморфозу.

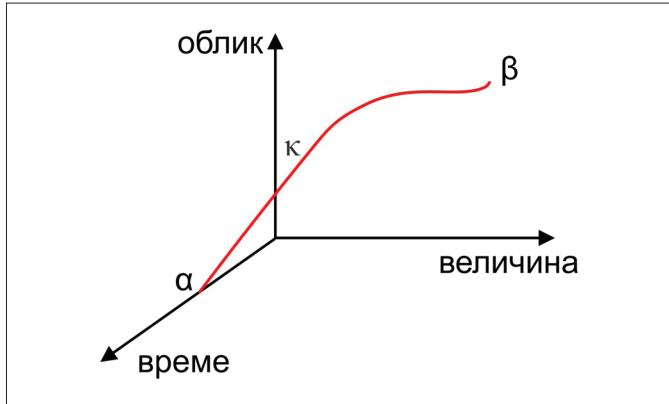
У неким популацијама неотенија је честа, те су на основу тога, ове популације планинског мрмољка биле описане као засебне подврсте. Поред већ поменутих *Triturus a. reiseri* (Werner, 1902) из Прокошког језера, *T. a. lacusnigri* Seliškar & Pehani 1935 из Црног језера на Триглаву и *Triturus alpestris montenegrinus* Radovanović, 1951 из Букумирског језера, Радовановић открива неотеничне популације у више високопланинских језера Црне Горе. У Зминичком језеру описује подврсту *Triturus alpestris serdarus* Radovanović, 1961 у Капетановом и Манитом језеру подврсту *Triturus alpestris piperianus*, Radovanović, 1961 уз налазе неотеничних јединки у другим језерима на територији Босне и Херцеговине и Црне Горе [5].

### ОДНОС ОНТОГЕНИЈЕ И ФИЛОГЕНИЈЕ И ЗНАЧАЈ НЕОТЕНИЈЕ У СВЕТЛУ ЕВОЛУЦИОНЕ БИОЛОГИЈЕ РАЗВИЋА

Појам неотенија, увео је Колман 1885. године (Kollmann, 1885), да би описао задржавање јувенилних, односно ларвених карактеристика код репродуктивно зрелих јединки Аксолотла [6]. Неотенија и данас има посебно место и савременој еволуционој биологији, пре свега у еволуционој биологији развића. Практично, баш је пример Аксолотла, био искоришћен од стране утицајног палеонтолога и еволуционисте Стефана Џеј Гулда (Stephen Jay Gould) за побијање Хекеловог биогенетског принципа, тј. у то време општеприхваћене догме да онтогенија представља рекапитулацију филогеније. Такође, овај еволуциони биолог даје савремени концепт хетерохроније (термин хетерохронија увео је Ернест Хекел, 1866. године да би означио одступања од биогенетског принципа).

Према Гулду [7], до значајних еволуционих промена у фенотипу може доћи хетерохроничним променама, односно променама у времену почетка, краја и брзини процеса развића морфолошких целина. Према томе, неотенија би била једна од такозваних педоморфних хетерохроничних промена при чему долази до успоравања соматског развића у односу на репродуктивне органе. Последица ових разлика у динамици развића је велика сличност адултних неотеничних јединки у односу на ларвене јединке других, сродних врста.

Основу савремених приступа у еволуционој биологији развића (еводево) дали су радови Пере Албера (Pere Alberch). Према Алберу [8], процеси развића неке морфолошке структуре, односно промене у величини и облику структуре, могу се представити путањама (слика 3) које су дефинисане са три основна параметра: временом почетка процеса развића ( $\alpha$ ), крајем ( $\beta$ ) и брзином процеса развића ( $\kappa$ ). Четврти параметар онтогенетских путања, који није директно везан за онтогенетску путању морфолошке целине је ступањ на коме започиње диференцијација морфолошке целине, тј. релативно време развића дате морфолошке целине у односу на развиће неке друге морфолошке целине или читавог организма.



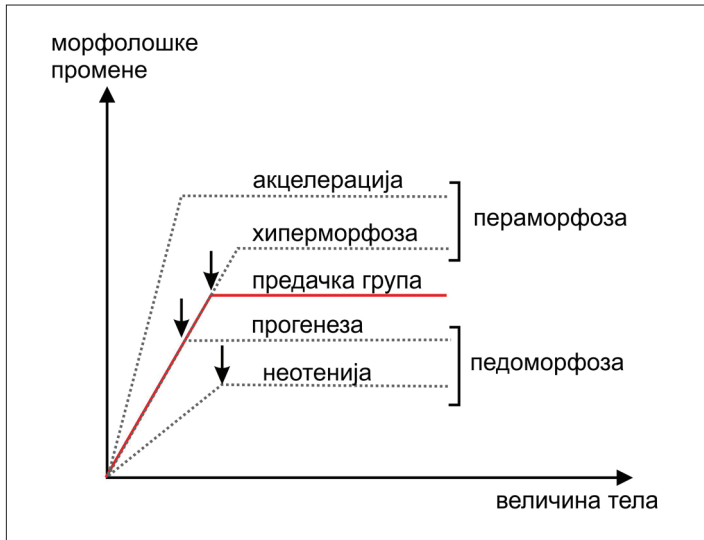
Слика 3. Онтогенетска путања морфолошке целине према Алберу.  $\alpha$  представља почетни сигнал када започиње процес развића,  $\beta$  је завршни сигнал када се процес развића завршава а симбол  $\kappa$  означава брзину процеса развића

Овакав теоријски приступ дао је основу за емпиријску квантификацију онтогенетских путања као и за морфометријске и статистичке упоредне анализе онтогенија различитих таксона. Промене контролних параметара развића онтогенетских путања код потомака у односу на предачке онтогенетске путање, односно убрзавање или успоравање процеса развића и промене у времену почетка и завршетка процеса развића, могу довести до значајних промена фенотипа и означавају се заједничким именом као хетерохроничне промене [9].

У основи, постоје две групе хетерохроничних промена: пераморфозе и педоморфозе. Пераморфне промене означавају морфолошке промене код којих адулти потомака „превазилазе“ предачке, односно, када се код потомака јављају морфолошке карактеристике које нису постојале код предачке групе. До ових промена долази у случају убрзавања процеса развића (акцелерација) или продужавања онтогенетских путања односно продужењем времена раста (хиперморфоза) код потомачке у односу на предачку групу (слика 4). Педоморфозе означавају морфолошке промене код којих потомачка група има морфолошке карактеристике јувенилних или ларвених фаза предачке групе.

До педоморфних промена може доћи успоравањем процеса развића, или скраћивањем дужине онтогенетских путања. Успоравање процеса развића (децелерација), води ка неотенији. Неотенијом се означава појава јувенилних особина предака код потомака, при чему је потомачка група, по правилу, приближно исте величине као и предачка. Скраћивање онтогенетских путања ранијим достизањем полне зрелости, или каснијом иницијацијом морфолошке диференцијације, воде ка прогенези. Прогенеза означава појаву јувенилних





Слика 4. Графички приказ хетерохроничних промена. Стрелицама је означен однос величине тела и степена морфолошких промена код педоморфоза (неотенија и прогенеза) у односу на предачку групу (Њрема Ивановић и Калезић) [9]

особина предака код потомака, при чему, у највећем броју случајева, потомачка група има мању величину тела и редукцију појединих морфолошких целина у односу на предачку групу (слика 4).

Употребом различитих, данас доступних техника (електронском микроскопијом, компјутеризованом томографијом или магнетном резонанцом), као и развијених метода за статистичку обраду података, могуће је прецизно квантификовати онтогенетске путање морфолошких целина. На основу карактеристика и образаца варијабилности као и упоредних анализа онтогенетских путања различитих таксона, посредно се закључује о факторима и процесима који доводе до еволуционих промена морфолошких целина.

## НЕОТЕНИЧНИ ПЛАНИНСКИ МРМОЉАК У САВРЕМЕНИМ ИСТРАЖИВАЊИМА

Репати водоземци су веома често коришћени као модел организми у ево-дево студијама. У овој групи, хетерохроничне промене су честе. На макроеволуционом нивоу, хетерохроничне промене су се догодиле у најмање три еволуционе линије. Односно, представници три од укупно десет рецентних породица репатих водоземаца су перманентно акватични и облигатно

педоморфни. Поред тога, педоморфоза се јавља код представника других породица, при чему се неотеничне (педоморфне) јединке и јединке које имају генерализовани облик животног циклуса јављају у оквиру исте популације или исте врсте (факултативна педоморфоза). Факултативна педоморфоза је веома честа на Балканском полуострву [10]. Присуство факултативне педоморфозе, односно две морфе у оквиру исте врсте чини изузетан модел-систем који омогућава истраживања процеса и механизма који стоје у основи еволуционих промена.

Радовановић је спровео низ истраживања са својим сарадницама Олгом Павићевић и Олгом Лесниченко, у којима су праћене и анализирани карактеристике станишта, структура популације и етологија, спољашња и унутрашња морфологија. На основу студија у којима детаљно проучава скелет главе неотеничних и метаморфозираних мрмољака Радовановић [11] закључује:

„Те разлике су, с обзиром на неке морфолошке карактере, тако велике да на први поглед знатно премашују карактеристичне одлике појединих сродних врста ових животиња и могле би се узети као критеријум за разликовање родова.“ Међутим, он такође запажа да „... научни значај ових неотеничних облика не састоји се само у томе што ове популације сачињавају сасвим засебне подврсте планинског тритона, врло ограничене у свом пространству. Проучавања на овим интересантним животињама су показала да се неотенични тритони разликују од својих метаморфозираних сродника не само присуством спољних шкрга (а у вези са тим, наравно, према грађи крвног система) него и према неким другим морфолошким карактерима..... То нас је побудило да предузмемо упоредна пручавања главног скелета неотеничних и метаморфозираних планинских тритона... овај посао је изгледао утолико интересантнији и привлачнији што се сличним испитивањима досад није бавио нико, а обиман материјал неотеничних тритона припада сасвим новим облицима“.

Баш ове одлике неотеничне популације Букумирског језера, која традиционално носи име подврсте, као и познавање биологије ове врсте скупљено дугогодишњим истраживањима омогућило је детаљне студије образаца морфолошке варијабилности. Као што је већ наведено, промене у брзини развића или у дужини онтогенетских путања доводе до промена морфолошких целина. Код репатих водоземаца, постоје значајне разлике у морфолошкој организацији главног скелета на ступњу ларве и на адултном ступњу. Током метаморфозе, неки скелетни елементи који су присутни на ступњу ларве (нпр. палатинске кости, вомери, птеригоидеуми, хипобранхијални апарат) у потпуности се ресорбују или трансформишу. Са друге стране, назалне и максиларне кости тек започињу своје развиће на касном ларвеном ступњу, пред метаморфозу. Стога, хетерохроничне промене могу довести до значајних промена у морфологији главног скелета код ове групе. Полазећи од постулата које су дали Гулд и Албер, накнадне студије показале су да су својствене карактеристике главног скелета неотеничних јединици

планинског мрмољка резултат хетерохроничних промена и да неотеничне јединке у великој мери задржавају карактеристике главеног скелета ларви, или јединки које су започеле процес метаморфозе [12].

Међутим, у поређењу са другим, сродним, таксонима код којих се такође јавља неотенија, неотеничне популације планинског мрмољка, пре свега јединке из Букумирског језера имају знатно мању варијабилност и израженије одлике скелета ларви [13]. Такође, показано је да педоморфоза знатно повећава међупопулациону варијабилност морфометријских карактера и утиче на ниво полног диморфизма [14]. Постојање ове популације омогућило је сагледавање утицаја хетерохроније на неке од компоненти морфолошке варијабилности – стабилности развића, морфолошке интеграције и модуларности [15,16].

И поред изузетног фаунистичког и научног значаја, нажалост, ова популација данас је у потпуности истребљена. Све наведене студије урађене су на узорцима који су прикупљени током вишедеценијских истраживања пре порибљавања Букумирског језера. Овај материјал, укључујући и збирку проф. Милутина Радовановића данас се чува у баграолошкој и остеоолошкој збирци Института за биолошка истраживања „Синиша Станковић“ [17].

## РЕФЕРЕНЦЕ

- [1] Wake, D. B. (2009): What salamanders have taught us about evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*, 40: 333–352.
- [2] Zeller, E. (1898): Zur neotenie der Tritonen, *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, Stuttgart, 1899, pp. 23–30.
- [3] Radovanović, M. (1951): A new race of the apine newt from Yugoslavia, *The British Journal of Herpetology*, 1(5): 93–97.
- [4] Радовановић, М. (1951): *Водоземци и њихови земљишни савезници*, Београд, Научна књига.
- [5] Radovanović, M. (1961): Neue Fundorte neotenischer Bermoloche, *Jugoslawien, Zoologischer Anzeiger* (Leipzig) 166: 276–279.
- [6] Kollman, J. (1885): *Das Ueberwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung des mexikanischen Axolotl*. – Verh. Naturf. Ges. Basel, 7: 389–398.
- [7] Gould, S.J. (1977): *Ontogeny and Phylogeny*, Cambridge, Massachusetts: Belknap Press.
- [8] Alberch P., Gould, S. J., Oster, G.F., Wake, D. B. (1979): Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 5: 296–317.
- [9] Ивановић, А., Калезић М. Л. (2013): *Еволуциона морфологија: Теоријске основи и емпиријска морфометрија*. Универзитет у Београду, Биолошки факултет.
- [10] Džukić, G., Kalezić, M. L., Tvrtković, N., Djorović, A. (1990): An overview of the occurrence of pedomorphosis in Yugoslav newt (*Triturus*, Salamandridae) populations, *British Herpetological Society Bulletin*, 34: 16–22.

- [11] Радовановић, М., Лесниченко, О. (1963): Скелет главе неотеничних тритона, *Глас ССЛП*, књига 23. Одељења природно-математичких наука Српске академије наука и уметности.
- [12] Djorović, A., Kalezić M. L., (2000): Paedogenesis in European newts (*Triturus*: Salamandridae): Cranial morphology during ontogeny, *Journal of Morphology*, 243: 127–139.
- [13] Ivanović, A., Cvijanović, M., Denoël, M., Slijepčević, M., Kalezić, M. L. (2014): Paedomorphosis and the pattern of intra- and interspecific variation in cranial skeleton: lessons from European newts (*Ichthyosaura alpestris* and *Lissotriton vulgaris*). *Zoomorphology*, 133: 99–109.
- [14] Denoël, M., Ivanović, A., Džukić, G., Kalezić, M. L. (2009): Sexual size dimorphism in the evolutionary context of facultative paedomorphosis: insights from European newts, *BMC Evolutionary Biology*, 2009, 9: 278.
- [15] Ivanović, A., Kalezić, M. L. (2005): Paedomorphosis and developmental stability in European newts (*Triturus* spp: Salamandridae): Ontogenetic aspect, *Italian Journal of Zoology*, 72: 265–270.
- [16] Tomašević-Kolarov, N., Cvijanović, M., Ivanović, A. (2017): Morphological integration and alternative life history strategies: A case study in a facultatively paedomorphic newt, *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 328: 737–748.
- [17] Džukić, G., Cvijanović, M., Urošević, A., Vukov, T., Tomašević Kolarov, N., Slijepčević, M., Ivanović, A., Kalezić, M. L. (2015): The Batrachological collections of the Institute for Biological Research “Siniša Stanković” University of Belgrade, *Bulletin of the Natural History Museum*, 8: 118–167.

Ana Ivanović

NEOTENIC *TRITURUS ALPESTRIS MONTENEGRINUS*  
RADOVANOVIĆ, 1951 IN THE CONTEMPORARY  
EVO-DEVO STUDIES

S u m m a r y

The discovery of neotenic population of alpine newt from Bukumirsko Lake, and description of new subspecies named *Triturus alpestris montenegrinus* Radovanović, 1951, are among most fascinating and widely known achievements of Professor Radovanović. Most individuals in this, neotenic population, reach sexual maturity and reproduce retaining larval features. Also, these individuals did not have ability to metamorphose. The finding of such, fascinating and specific population and results of Radovanović's pioneering researches inspired several generations of biologist and herpetologist. His researches seeded new studies related to ecology, physiology, genetics and evolution of facultative paedomorphosis in European newts. The paedomorphic populations of alpine newt *Ichthyosaura alpestris* (Laurenti, 1768) and the famous Bukumirsko Lake population, although nowadays completely extinct, have central place in the contemporary studies of evolution and development.

*Key words:* Milutin Radovanović, alpine newt, paedomorphosis, neteny, evolution

