



УНИВЕРЗИТЕТ У НИШУ
ПРИРОДНО-МАТЕМАТИЧКИ ФАКУЛТЕТ У НИШУ



Маја Д. Јовановић

**ТАКСОНОМИЈА КОМПЛЕКСА
SEMPERVIVUM CILIOSUM И S.
RUTHENICUM (CRASSULACEAE) НА
БАЛКАНСКОМ ПОЛУОСТРВУ**

ДОКТОРСКА ДИСЕРТАЦИЈА

Ниш, 2025.



UNIVERSITY OF NIŠ
FACULTY OF SCIENCES AND MATHEMATICS



Maja D. Jovanović

**TAXONOMY OF THE SEMPERVIVUM
CILIOSUM AND S. RUTHENICUM
(CRASSULACEAE) COMPLEXES ON THE
BALKAN PENINSULA**

DOCTORAL DISSERTATION

Niš, 2025.



УНИВЕРЗИТЕТ У НИШУ
ПРИРОДНО-МАТЕМАТИЧКИ ФАКУЛТЕТ У НИШУ



Маја Д. Јовановић

**ТАКСОНОМИЈА КОМПЛЕКСА
SEMPERVIVUM CILIOSUM И S.
RUTHENICUM (CRASSULACEAE) НА
БАЛКАНСКОМ ПОЛУОСТРВУ**

ДОКТОРСКА ДИСЕРТАЦИЈА

Текст ове докторске дисертације ставља се на увид јавности,
у складу са чланом 30., став 8. Закона о високом образовању
("Сл. гласник РС", бр. 76/2005, 100/2007 – аутентично тумачење, 97/2008, 44/2010,
93/2012, 89/2013 и 99/2014)

НАПОМЕНА О АУТОРСКИМ ПРАВИМА:

Овај текст сматра се рукописом и само се саопштава јавности (члан 7. Закона о ауторским и сродним правима, "Сл. гласник РС", бр. 104/2009, 99/2011 и 119/2012).

Ниједан део ове докторске дисертације не сме се користити ни у какве сврхе, осим за упознавање са њеним садржајем пре одбране дисертације.

Ниш, 2025.

МЕНТОР:

Др Бојан Златковић, редовни професор

Универзитет у Нишу

Природно-математички факултет у Нишу

Департман за биологију и екологију

ЧЛАНОВИ КОМИСИЈЕ:

Др Зорица Митић, ванредни професор

Универзитет у Нишу

Природно-математички факултет у Нишу

Департман за биологију и екологију

Др Марина Јушковић, редовни професор

Универзитет у Нишу

Природно-математички факултет у Нишу

Департман за биологију и екологију

Др Дмитар Лакушић, редовни професор

Универзитет у Београду

Биолошки факултет

Др Предраг Лазаревић, научни сарадник

Универзитет у Београду

Биолошки факултет



ПРИРОДНО - МАТЕМАТИЧКИ ФАКУЛТЕТ

НИШ

КЉУЧНА ДОКУМЕНТАЦИЈСКА ИНФОРМАЦИЈА

Редни број, РБР:	
Идентификациони број, ИБР:	
Тип документације, ТД:	монографска
Тип записа, ТЗ:	текстуални / графички
Врста рада, ВР:	докторска дисертација
Аутор, АУ:	Маја Д. Јовановић
Ментор, МН:	Бојан К. Златковић
Наслов рада, НР:	Таксономија комплекса <i>Sempervivum ciliosum</i> и <i>S. ruthenicum</i> (Crassulaceae) на Балканском полуострву
Језик публикације, ЈП:	српски
Језик извода, ЈИ:	енглески
Земља публикавања, ЗП:	Србија
Уже географско подручје, УП:	Србија
Година, ГО:	2025.
Издавач, ИЗ:	ауторски репринт
Место и адреса, МА:	Ниш, Вишеградска 33.
Физички опис рада, ФО: (поглавља/страна/ цитата/табела/слика/графика/прилога)	10 поглавља, 387 страна, 393 цитата, 88 слика, 77 табела
Научна област, НО:	биологија
Научна дисциплина, НД:	ботаника
Предметна одредница/Кључне речи, ПО:	<i>Sempervivum ciliosum</i> комплекс, <i>S. ruthenicum</i> комплекс, Балканско полуострво, варијабилност, морфологија, епидермалне структуре, карпологија, палинологија, мултиваријационе анализе, геометријска морфометрија, таксономија
УДК	(57.063.6 : 582.711.16)(1-924.64)
Чува се, ЧУ:	библиотека
Важна напомена, ВН:	
Извод, ИЗ:	Жутоцветне врсте рода <i>Sempervivum</i> са Балканског полуострва, на основу разлика у морфологији прелиминарно сврстане у комплексе <i>Sempervivum ciliosum</i> (<i>S. ciliosum</i>, <i>S. galicicum</i>, <i>S. jakucsii</i>, <i>S. klepa</i>, <i>S. octopodes</i>) и <i>S. ruthenicum</i> (<i>S. kindingeri</i>, <i>S. leucanthum</i>, <i>S. ruthenicum</i>, <i>S. zeleborii</i>), су окарактерисане израженом фенотипском пластичношћу. Додатно, честа појава спонтане хибридизације и лимитирани број студија које се баве варијабилношћу наведених таксона резултирали су инконзистентним класификационим шемама и њиховим неразјашњеним таксономским релацијама и статусом. Циљ ове студије је утврдити интер- и интраспецијску варијабилност већег броја морфолошких, анатомских, карполошких и палинолошких карактеристика како би се омогућило морфолошко разграничење комплекса, сличних таксона као и хибридогених и паренталних таксона и, коначно, извршила таксономска реevaluација. Примењене униваријационе и мултиваријационе анализе указале су на умерени до високи степен варијабилности анализираних карактеристика као и на изражено варирање истих у оквиру популација хибридогених таксона, <i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i>, <i>S. jakucsii</i> x <i>marmoreum</i> и <i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>. Исте анализе указале су на оправданост раздвајања комплекса и различите обрасце дискриминације између сродних таксона као и између хибридогених и родитељских популација. Резултати су потврдили оправданост издвајања <i>S. ciliosum</i>, <i>S. galicicum</i>, <i>S. jakucsii</i>, <i>S. klepa</i>, <i>S. kindingeri</i>, <i>S. leucanthum</i> и <i>S. zeleborii</i> у виши таксономски ранг, док таксономски статус <i>S. octopodes</i> и даље остаје неразрешен. Додатно, резултати указују да су на Балканском полуострву популације раније окарактерисане као <i>S. ruthenicum</i> највероватније хибридогеног порекла, настале украшењем наведене врсте и <i>S. marmoreum</i>. Имајући у виду ограничену дистрибуцију и ендемични карактер свих испитиваних таксона неопходно их је укључити у активне конзервационе пројекте.
Датум прихватања теме, ДП:	27.9.2021.
Датум одбране, ДО:	
Чланови комисије, КО:	Председник: Др Зорица Митић, ванредни професор Члан: Др Марина Јушковић, редовни професор Члан: Др Дмитар Лакушић, редовни професор Члан: Др Предраг Лазаревић, научни сарадник Члан, ментор: Др Бојан Златковић, редовни професор



ПРИРОДНО - МАТЕМАТИЧКИ ФАКУЛТЕТ

НИШ

KEY WORDS DOCUMENTATION

Accession number, ANO :	
Identification number, INO :	
Document type, DT :	monograph
Type of record, TR :	textual / graphic
Contents code, CC :	doctoral dissertation
Author, AU :	Maja D. Jovanović
Mentor, MN :	Bojan K. Zlatković
Title, TI :	Taxonomy of the <i>Sempervivum ciliosum</i> and <i>S. ruthenicum</i> (Crassulaceae) complexes on the Balkan Peninsula
Language of text, LT :	Serbian
Language of abstract, LA :	English
Country of publication, CP :	Serbia
Locality of publication, LP :	Serbia
Publication year, PY :	2025.
Publisher, PB :	author's reprint
Publication place, PP :	Niš, Višegradska 33.
Physical description, PD : (chapters/pages/ref./tables/pictures/graphs/appendixes)	10 chapters, 387 pages, 393 references, 88 figures, 77 tables
Scientific field, SF :	biology
Scientific discipline, SD :	botany
Subject/Key words, S/KW :	<i>Sempervivum ciliosum</i> complex, <i>S. ruthenicum</i> complex, Balkan Peninsula, variability, morphology, epidermal structures, carpology, palinology, multivariate analysis, geometric morphometrics, taxonomy
UC	(57.063.6 : 582.711.16)(1-924.64)
Holding data, HD :	library
Note, N :	
Abstract, AB :	The yellow-flowered <i>Sempervivum</i> taxa from the Balkan Peninsula, tentatively classified into the <i>Sempervivum ciliosum</i> (<i>S. ciliosum</i>, <i>S. galicicum</i>, <i>S. jakucsii</i>, <i>S. klepa</i>, <i>S. octopodes</i>) and <i>S. ruthenicum</i> (<i>S. kindingeri</i>, <i>S. leucanthum</i>, <i>S. ruthenicum</i>, <i>S. zeleborii</i>) complexes, exhibit notable phenotypic plasticity. Additionally, the frequent occurrence of spontaneous hybridization, coupled with the limited number of studies addressing their variability, has resulted in inconsistent classification schemes and ambiguous taxonomic relationships. This study aimed to analyze the extent of the inter- and intraspecific variability of a wide range of morphological, anatomical, carpological, and palynological traits to enable the morphological delimitation of complexes, distinguish similar taxa, and differentiate hybridogenic from parental taxa, ultimately facilitating a taxonomic reevaluation. Univariate and multivariate statistical analyses revealed a moderate to high degree of variability in the examined characteristics, with a discernible clinal variation pattern observed within populations of the hybridogenic taxa <i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i>, <i>S. jakucsii</i> x <i>marmoreum</i>, and <i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>. The same analyses supported the justification for the recognition of the distinct complexes, as well as different patterns of differentiation between closely related taxa, including hybridogenic and parental populations. The results substantiate the taxonomic distinction of <i>S. ciliosum</i>, <i>S. galicicum</i>, <i>S. jakucsii</i>, <i>S. klepa</i>, <i>S. kindingeri</i>, <i>S. leucanthum</i>, and <i>S. zeleborii</i> at a higher taxonomic rank. However, the taxonomic status of <i>S. octopodes</i> remains unresolved. Furthermore, evidence suggests that populations previously ascribed to <i>S. ruthenicum</i> are likely of hybridogenic origin, arising from interspecific hybridization between the aforementioned species and <i>S. marmoreum</i>. Given the endemic nature and restricted distribution of all taxa studied, the findings underscore the necessity of incorporating these species into active conservation projects.
Accepted by the Scientific Board on, ASB :	27.9.2021.
Defended on, DE :	
Defended Board, DB :	President: PhD Zorica Mitić, Associate professor Member: PhD Marina Jušković, Full professor Member: PhD Dmtar Lakušić, Full professor Member: PhD Predrag Lazarević, Research associate Member, mentor: PhD Bojan Zlatković, Full professor

Подаци о докторској дисертацији

Ментор:	Др Бојан Златковић, редовни професор Универзитет у Нишу, Природно-математички факултет у Нишу, Департман за биологију и екологију
Наслов:	Таксономија комплекса <i>Sempervivum ciliosum</i> и <i>S. ruthenicum</i> (Crassulaceae) на Балканском полуострву
Резиме:	Жутоцветне врсте рода <i>Sempervivum</i> са Балканског полуострва, на основу разлика у морфологији прелиминарно сврстане у комплексе <i>Sempervivum ciliosum</i> (<i>S. ciliosum</i>, <i>S. galicicum</i>, <i>S. jakucsii</i>, <i>S. klepa</i>, <i>S. octopodes</i>) и <i>S. ruthenicum</i> (<i>S. kindingeri</i>, <i>S. leucanthum</i>, <i>S. ruthenicum</i>, <i>S. zeleborii</i>), су окарактерисане израженом фенотипском пластичношћу. Додатно, честа појава спонтане хибридизације и лимитирани број студија које се баве варијабилношћу наведених таксона резултирали су инконзистентним класификационим шемама и њиховим неразјашњеним таксономским релацијама и статусом. Циљ ове студије је утврдити интер- и интраспецијску варијабилност већег броја морфолошких, анатомских, карполошких и палинолошких карактеристика како би се омогућило морфолошко разграничење комплекса, сличних таксона као и хибридогених и паренталних таксона и, коначно, извршила таксономска реевалуација. Примењене униваријационе и мултиваријационе анализе указале су на умерени до високи степен варијабилности анализираних карактеристика као и на изражено варирање истих у оквиру популација хибридогених таксона, <i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i>, <i>S. jakucsii</i> x <i>marmoreum</i> и <i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>. Исте анализе указале су на оправданост раздвајања комплекса и различите обрасце дискриминације између сродних таксона као и између хибридогених и родитељских популација. Резултати су потврдили оправданост издвајања <i>S. ciliosum</i>, <i>S. galicicum</i>, <i>S. jakucsii</i>, <i>S. klepa</i>, <i>S. kindingeri</i>, <i>S. leucanthum</i> и <i>S. zeleborii</i> у виши таксономски ранг, док таксономски статус <i>S. octopodes</i> и даље остаје неразрешен. Додатно, резултати указују да су на Балканском полуострву популације раније окарактерисане као <i>S. ruthenicum</i> највероватније хибридогеног порекла, настале украшењем наведене врсте и <i>S. marmoreum</i>. Имајући у виду ограничену дистрибуцију и ендемични карактер свих испитиваних таксона неопходно их је укључити у активне конзервационе пројекте.
Научна област:	Биологија
Научна дисциплина:	Ботаника
Кључне речи:	<i>Sempervivum ciliosum</i> комплекс, <i>S. ruthenicum</i> комплекс, Балканско полуострво, варијабилност, морфологија, епидермалне

структуре, карпологија, палинологија, мултиваријационе анализе,
геометријска морфометрија, таксономија

УДК: (57.063.6 : 582.711.16)(1-924.64)

CERIF
класификација:

В 004 Ботаника, В 290 Систематска ботаника, таксономија,
морфологија, фитогеографија, хемотаксономија, физиологија
неваскуларних биљака

Тип лиценце
Креативне
заједнице:

CC BY-NC-ND

Data on Doctoral Dissertation

Doctoral
Supervisor:

PhD Bojan Zlatković, Full professor
University of Niš, Faculty of Sciences and Mathematics, Department of
Biology and Ecology

Title:

Taxonomy of the *Sempervivum ciliosum* and *S. ruthenicum*
(Crassulaceae) complexes on the Balkan Peninsula

Abstract:

The yellow-flowered *Sempervivum* taxa from the Balkan Peninsula, tentatively classified into the *Sempervivum ciliosum* (*S. ciliosum*, *S. galicicum*, *S. jakucsii*, *S. klepa*, *S. octopodes*) and *S. ruthenicum* (*S. kindingeri*, *S. leucanthum*, *S. ruthenicum*, *S. zeleborii*) complexes, exhibit notable phenotypic plasticity. Additionally, the frequent occurrence of spontaneous hybridization, coupled with the limited number of studies addressing their variability, has resulted in inconsistent classification schemes and ambiguous taxonomic relationships. This study aimed to analyze the extent of the inter- and intraspecific variability of a wide range of morphological, anatomical, carpological, and palynological traits to enable the morphological delimitation of complexes, distinguish similar taxa, and differentiate hybridogenic from parental taxa, ultimately facilitating a taxonomic reevaluation. Univariate and multivariate statistical analyses revealed a moderate to high degree of variability in the examined characteristics, with a discernible clinal variation pattern observed within populations of the hybridogenic taxa *S. ciliosum* x *marmoreum*, *S. jakucsii* x *marmoreum*, and *S. kindingeri* x *macedonicum*. The same analyses supported the justification for the recognition of the distinct complexes, as well as different patterns of differentiation between closely related taxa, including hybridogenic and parental populations. The results substantiate the taxonomic distinction of *S. ciliosum*, *S. galicicum*, *S. jakucsii*, *S. klepa*, *S. kindingeri*, *S. leucanthum*, and *S. zeleborii* at a higher taxonomic rank. However, the taxonomic status of *S. octopodes* remains unresolved. Furthermore, evidence suggests that populations previously ascribed to *S. ruthenicum* are likely of hybridogenic origin, arising from interspecific hybridization between the aforementioned species and *S. marmoreum*. Given the endemic nature and restricted distribution of all taxa studied, the findings underscore the necessity of incorporating these species into active conservation projects.

Scientific
Field:

Biology

Scientific
Discipline:

Botany

Key Words:

Sempervivum ciliosum complex, *S. ruthenicum* complex, Balkan Peninsula, variability, morphology, epidermal structures, carpology, palinology, multivariate analysis, geometric morphometrics, taxonomy

UDC: (57.063.6 : 582.711.16)(1-924.64)

CERIF
Classification: B 004 Botany, B 290 Systematic botany, taxonomy, morphology,
phytogeography, chemotaxonomy, Physiology of nonvascular plants

Creative
Commons
License Type: **CC BY-NC-ND**

„Цвећа има увек за оне који желе да га виде.”

Henri Matisse

~~~~~

На почетку, и на крају, највећу захвалност дугујем свом ментору, проф. др Бојану Златковићу, који ме је, сасвим случајно, увео у интригантни свет биљака и чуваркућа. Захваљујући његовим стручним саветима, ентузијазму, пренетом знању, интересовању, посвећености и времену обликовао је у мени жељу да све дубље тонем у море науке. Међутим, можда највећу захвалност дугујем на указаном поверењу које је једном младом човеку некада и једино што је потребно.

Захвалност дугујем и члановима комисије, др Зорици Митић, др Марини Јушковић, др Дмитру Лакушићу и др Предрагу Лазаревићу на сарадњи, корисним саветима и сугестијама који су значајно допринели квалитету ове дисертације.

Захваљујем се и дипл. инж. Мирославу Миљковићу из Лабораторије за електронску микроскопију Медицинског факултета у Нишу на уложеном времену и помоћи приликом микроморфолошке анализе.

Велику захвалност дугујем и свим људима који су учествовали у сакупљању биљног материјала. Поред овога, али и својим корисним саветима, значајан допринос дали су и др Dmytro Iakushenko, др Chavdar Gussev и др Nejc Jogan, којима сам, такође, неизмерно захвална.

Хвала и др Vladimiru Vladimirovu кустосу хербаријума Националног Музеја Историје Науке у Софији (SOM), мр Зорану Николову из хербаријума Природњачког Музеја у Скопју (HMMNH), др Ренати Ћуитеревски из хербаријума Института за биологију у Скопју (MKNH), др Маријану Никетићу кустосу хербаријума Природњачког музеја у Београду (БЕО), др Снежани Вукојичић и др Ани Ржаничанин из Хербаријума ботаничке баште „Јевремовац“ (БЕОУ) на пруженој могућности увида у хербарске збирке и помоћи. Такође, захвалност дугујем и др Chavdari Gussevi на обезбеђеним фотографијама ексиката из Хербаријума универзитета у Софији (SO).

Неизмерну захвалност дугујем и др Маји Лазаревић, научном сараднику, пре свега на искреном пријатељству, њеном стоичком ставу, разговорима, подељеном интересовању за књиге и фолклор а затим и на несебичној помоћи и експертизи из области геометријске морфометрије.

Ништа мању захвалност дугујем и др Димитрији Савић Здравковић, научном сараднику, уметнику међу биолозима, првенстено на пријатељству а затим и на прелепим илустрацијама које овој дисертацији дају, поред научне, и уметничку димензију.

У животу да би сте постигли велике ствари потребни су вам и велики људи и пријатељи. А пријатељство се не бира, оно бива ко зна због чега. Па тако, хвала мојим другарчићима из Биолошког друштва „Др Сава Петровић“ – Марку, Таси, Дими (опет)

и Цоци, на неочекиваном и искреном пријатељству, незаборавним теренима, превише смеха и прелепој сарадњи. Привилегија је бити ваш пријатељ! Хвала и екипи ботаничара из седмице и хербара који су били ту да пруже охрабрење, помоћ, дискусије, смех. Уз вас, сваки проведени минут у лабораторији је био задовољство. Божију на дугогодишњем пријатељству и подељеним, бескрајним, сатима рада. Борису и Габи на помоћи приликом терена у Македонији и подрици. Браци за разговоре, интересовању за антиквитете и најбољој кафи. Чика Кристи на животним саветима. Милени, Радмили, Армину, Гаги и Маји на пријатељству и охрабрењу. Част ми је познавати вас.

Међутим, на овом нимало лаком путу, често праћеном тренуцима сумње, посустајања и страха, највећу подршку пружила ми је породица. Колико год желела, не могу наћи речи којима им могу описати своју захвалност. Мама и тата. Мама, особи која никада није сумњала у мене, јер мајке не знају шта је сумња, на љубави, подрици, животу. Тата на безусловној љубави, поверењу и што је увек први бранио моје идеје. Нади, Банету и Васки на подрици и прихватању. Малом Љуби на најлепшем погледу. И на крају мом Игору. За све што јесмо-хвала, за све што нисмо-извини. За подршку, помоћ, охрабрење, смех. За време и стрпљење. Када би требало, прешла бих океане времена да тебе поново нађем. Ову дисертацију посвећујем вама!

И пошто сам на почетку рекла да људима некада једино што је потребно је поверење и охрабрење, завршићу са поруком будућим генерацијама које крену пут науке и живота: мислите критички, радите вредно, сањајте велико, говорите искрено, волите неустрашиво, смејте се искрено, браните слободу сваке птице у лету и сваке биљке у камену.

~~~~~


САДРЖАЈ

1. УВОД.....	1
2. ОПШТИ ДЕО	5
2.1. Фамилија Crassulaceae J.St.-Hil.....	6
2.2. Род <i>Sempervivum</i> L.	10
2.2.1. Филогенетска позиција рода <i>Sempervivum</i> у фамилији Crassulaceae	14
2.2.2. Инфрагенерички филогенетски односи.....	18
2.2.3. Биогеографија и еволуција рода <i>Sempervivum</i>	21
2.2.4. Таксономски проблеми рода <i>Sempervivum</i>	24
2.3. Жутоцветне врсте рода <i>Sempervivum</i> Балканског полуострва	30
2.3.1. Таксономија <i>Sempervivum ciliosum</i> комплекса	32
2.3.2. Таксономија <i>Sempervivum ruthenicum</i> комплекса.....	36
2.4. Морфолошке карактеристике у таксономским истраживањима.....	40
2.4.1. Улога морфолошких карактеристика у истраживању рода <i>Sempervivum</i>	42
2.5. Анатомске карактеристике у таксономским истраживањима	44
2.5.1. Епидермалне структуре.....	44
2.5.2. Карактеристике епидермалних структура у истраживању рода <i>Sempervivum</i>	47
2.6. Карполошке карактеристике у таксономским истраживањима	48
2.6.1. Улога карполошких карактеристика у истраживању рода <i>Sempervivum</i>	50
2.7. Палинолошке карактеристике у таксономским истраживањима	51
2.7.1. Улога карактеристика поленових зрна у истраживању рода <i>Sempervivum</i>	53
2.7. Геометријска морфометрија у таксономским истраживањима	54
2.7.1. Улога геометријске морфометрије у анализи варијабилности облика листова рода <i>Sempervivum</i>	56
3. ЦИЉЕВИ	57
4. ЕКСПЕРИМЕНТАЛНИ ДЕО	59
4.1. Биљни материјал.....	60
4.2. Анализа морфолошких карактеристика.....	65
4.3. Анализа епидермалних структура.....	71
4.4. Анализа карполошких карактеристика.....	74
4.4.1. Микроморфолошка анализа мешкова и семењаче.....	76
4.5. Палинолошке анализе.....	77

4.6. Статистичка обрада података.....	77
4.7. Геометријска морфометрија листова розете.....	79
4.8. Хоролошка анализа.....	82
5. РЕЗУЛТАТИ И ДИСКУСИЈА	84
5.1. Морфолошка диференцијација комплекса	85
5.2. Анализе морфолошких карактеристика таксона комплекса <i>S. ciliosum</i>	87
5.2.1. Варијабилност морфолошких карактеристика региона розете	87
5.2.2. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) морфолошких карактеристика региона розете	89
5.2.3. Анализа квалитативних карактеристика (MCA) региона розете	94
5.2.4. Варијабилност морфолошких карактеристика региона стабла	95
5.2.5. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) морфолошких карактеристика региона стабла	97
5.2.6. Анализа квалитативних карактеристика (MCA) региона стабла	101
5.2.7. Варијабилност морфолошких карактеристика региона цвасти и цветова	102
5.2.8. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) морфолошких карактеристика региона цвасти и цветова	107
5.2.9. Анализа квалитативних карактеристика (MCA) региона цвасти и цветова..	112
5.3. Анализе карактеристика епидермалних структура таксона комплекса <i>S. ciliosum</i>	113
5.3.1. Варијабилност епидермалних структура региона розете	113
5.3.2. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) епидермалних карактеристика региона розете	117
5.3.3. Варијабилност епидермалних структура региона стабла	122
5.3.4. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) епидермалних карактеристика региона стабла	125
5.3.5. Варијабилност епидермалних структура региона цвасти и цветова.....	129
5.3.6. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) епидермалних карактеристика региона цвасти и цветова	132
5.4. Анализе карполошких карактеристика таксона комплекса <i>S. ciliosum</i>	136
5.4.1. Варијабилност квантитативних карполошких карактеристика.....	136
5.4.2. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) карполошких карактеристика	138
5.4.3. Анализа квалитативних карполошких карактеристика (MCA).....	141

5.4.4. Микроморфолошке карактеристике семена и плодова	142
5.5. Палинолошке анализе таксона комплекса <i>S. ciliosum</i>	145
5.5.1. Варијабилност квантитативних карактеристика поленових зрна	145
5.5.2. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) квантитативних карактеристика поленових зрна	146
5.5.3. Анализа квалитативних карактеристика (MCA) поленових зрна	150
5.6. Анализа морфолошких карактеристика таксона комплекса <i>S. ruthenicum</i>	150
5.6.1. Варијабилност морфолошких карактеристика региона розете	150
5.6.2. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) морфолошких карактеристика региона розете	152
5.6.3. Анализа квалитативних карактеристика (MCA) региона розете	157
5.6.4. Варијабилност морфолошких карактеристика региона стабла	158
5.6.5. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) морфолошких карактеристика региона стабла	160
5.6.6. Анализа квалитативних карактеристика (MCA) региона стабла	163
5.6.7. Варијабилност морфолошких карактеристика региона цвасти и цветова	164
5.6.8. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) морфолошких карактеристика региона цвасти и цветова	170
5.6.9. Анализа квалитативних карактеристика (MCA) региона цвасти и цветова..	174
5.7. Варијабилност карактеристика епидермалних структура таксона комплекса <i>S. ruthenicum</i>	175
5.7.1. Варијабилност епидермалних структура региона розете	175
5.7.2. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) епидермалних карактеристика региона розете	179
5.7.3. Варијабилност епидермалних структура региона стабла	183
5.7.4. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) епидермалних карактеристика региона стабла	186
5.7.5. Варијабилност епидермалних структура региона цвасти и цветова.....	190
5.7.6. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) епидермалних карактеристика региона цвасти и цветова	193
5.8. Анализа карполошких карактеристика таксона комплекса <i>S. ruthenicum</i>	197
5.8.1. Варијабилност квантитативних карполошких карактеристика.....	197
5.8.2. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) карполошких карактеристика	198
5.8.3. Анализа квалитативних карполошких карактеристика (MCA).....	202

5.8.4. Микроморфолошке карактеристике плодова и семена	203
5.9. Палинолошке анализе таксона комплекса <i>S. ruthenicum</i>	205
5.9.1. Варијабилност квантитативних карактеристика поленових зрна	205
5.9.2. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) квантитативних карактеристика поленових зрна	206
5.9.3. Анализа квалитативних карактеристика (МСА) поленових зрна	210
5.10. Геометријска морфометрија листова розете	211
5.10.1. Разлике у облику и величини листова на нивоу комплекса	211
5.10.2. Разлике у облику и величини листова на нивоу <i>S. ciliosum</i> комплекса	213
5.10.3. Разлике у облику и величини листова на нивоу <i>S. ruthenicum</i> комплекса	216
6. ОПШТА ДИСКУСИЈА	219
6.1. Диференцијација комплекса <i>S. ciliosum</i> и <i>S. ruthenicum</i>	220
6.2. Диференцијација таксона комплекса <i>S. ciliosum</i>	223
6.3. Диференцијација таксона комплекса <i>S. ruthenicum</i>	227
7. ЗАКЉУЧЦИ	232
8. ИДЕНТИФИКАЦИОНИ КЉУЧ ЖУТОЦВЕТНИХ ВРСТА РОДА <i>SEMPERVIVUM</i> СА БАЛКАНСКОГ ПОЛУОСТРВА	237
8.1. Преглед таксона	240
9. ЛИТЕРАТУРА	282
10. ПРИЛОЗИ	312
БИОГРАФИЈА СА БИБЛИОГРАФИЈОМ	365

1. УВОД

Биљке, као сесилни организми, у знатно већој мери су погођене променама срединских фактора у односу на друге групе организама, па је изражена фенотипска пластичност код њих чешће норма него изузетак. Фенотипска пластичност представља капацитет генотипа да на разноврсне факторе животне средине одговори већим број различитих фенотипова (Bradshaw, 1965; Schlichting, 1986; Arnold et al., 2019). Оваква пластичност биљкама омогућава да кроз морфолошке, физиолошке и фенолошке адаптације брзо и ефективно одговоре на промене како абиотичких тако и биотичких фактора средине, како би осигурале опстанак у новонасталим условима (Nicotra et al., 2010; Schneider, 2022). Одређени генотип може резултирати пластичним одговором на поједине срединске факторе и неретко овакве пластичне особине, када су адаптивне, могу постати генетски фиксиране (Schmalhausen, 1949). Насупрот претходном, исти генотип на варирање неког другог фактора средине може одговорити каналисаним, односно константним, особинама унутар популација (Schneider, 2022).

Фенотипска пластичност може бити дуготрајна, када су настале промене перманентне, или краткотрајна код које промене настају углавном као физиолошки одговор на привремено променљиве срединске услове. Такође, пластичност може бити активна, односно високо интегрисана, где долази до трајне модификације развојних путева или регулаторних гена као одговор на промене срединских сигнала (Forsman, 2015). Са друге стране, пасивна пластичност је често последица лимитираности одређених ресурса, онтогеније или алометрије (Weiner, 2004; Forsman, 2015). О ком год типу фенотипске пластичности да се говори, треба указати на то да настале промене не морају нужно повећавати фитнес, односно индивидуални репродуктивни успех, биљака те се тако оне које увећавају фитнес означавају адаптивним, док се оне промене које не утичу на његово повећање означавају као маладаптивне (Van Buskirk & Steiner, 2009; Palacio-López et al., 2015). Исто тако сматра се да су фенотипски одговори насталу у кратком периоду након промена срединских услова вреднији са адаптивног аспекта у односу на одговоре настале дуго након иницијалног сигнала срединске промене (Padilla & Adolph, 1996).

Фенотипска пластичност може резултирати формирањем морфотипова и широким опсегом варијабилности на интер- и интрапопулационом нивоу. Ово представља нарочити проблем у таксономији, обзиром на то да се услед високо изражене варијабилности и разлика између индивидуа различитих популација исте врсте често

неосновано именују нови таксони. Овим се истовремено занемарује заједничка генетичка основа између новоописаних и већ постојећих таксона (Sultan, 1995).

Таксономски изазовне групе веома често настају као последица процеса ретикуларне еволуције који се одигравају између индивидуа сродних таксона. Ретикуларна еволуција представља брзе еволутивне промене и настанак нових линија, односно врста, кроз мрежасте образац хоризонталног и делимичног протока гена услед укрштања две, еволутивно блиске или удаљене, предачке линије (Gontier, 2015; Gallardo, 2017). Један од најбитнијих процеса путем којег се остварује ретикуларна еволуција, нарочито код биљака, поред симбиозе, симбиогенезе, латералног трансфера гена (LGT, енгл. *Lateral Gene Transfer*) и инфективног наслеђивања, јесте хибридизација (Nieto Feliner et al., 2001; Marhold & Lihová, 2006; Stull et al., 2023; Schnittler et al., 2024).

Хибридизација подразумева процес унакрсне размене гена између индивидуа генетички различитих, и иначе изолованих, популација, при чему новонастале хибридне индивидуе могу бити стерилне или фертилне (Soltis & Soltis, 2009). Хибридне индивидуе могу настати путем размене гена између индивидуа истог нивоа плоидије (хомоплоидна специјација хибрида) или, чешће, путем алополиплоидије, односно укрштањем полиплоидних родитељских индивидуа при чему код хибридних индивидуа долази до дуплирања генома (Soltis & Soltis, 2009; Osabe et al., 2011). Неретко, хибридне индивидуе могу настати путем интрогресије, односно повратним процесом размене гена између генетски изолованих популација (Arnold, 1992). Овакво дефинисање хибридизације које се базира на укрштању индивидуа између којих најчешће постоји репродуктивна баријера је све чешће у употреби јер се не ослањају на концепт врсте, обзиром да је већ дуго познато да хибридизација може настати између различитих врста, подврста и других нижих таксономских категорија, као и између диференцираних популација исте врсте (López-Caamal & Tovar-Sánchez, 2014).

Хибридне индивидуе веома често, у морфолошком смислу, показују врло високу сличност са родитељским индивидуама. Rieseberg и сар. (1993) су указали на чињеницу да је код хибрида F1 генерације око 44% прелазних морфолошких карактеристика, 45% карактеристика је сличније једној од родитељских индивидуа док је само око 10% карактеристика јединствено за хибридне индивидуе (тзв. трансгресивне карактеристике). Са друге стране, код хибрида F2 генерације заступљеност трансгресивних особина је знатно виша (око 30%).

Фенотипска пластичност и хибридизација су појмови који се неретко користе приликом описивања врста рода *Sempervivum*. Велики опсег морфолошке варијабилности, низ прелазних морфотипова као и честа појава хибридизације (t Hart et al., 2003) отежавају, у првом реду, издвајање стабилних морфолошких карактеристика које би се могле употребљавати у сврхе разграничења врста, што је даље резултира инконзистентним класификационим шемама и неразјашњеним таксономским питањима, нарочито на интрагениричком нивоу појединих комплекса или група врста. Такве комплексе представљају и комплексни жутоцветних чуваркућа Балканског полуострва, *S. ciliosum* и *S. ruthenicum*, у оквиру којих се издваја већи број инфраспецијских таксона који су веома често занемаривани у морфолошким и филогенетским студијама.

2. ОПШТИ ДЕО

2.1. Фамилија Crassulaceae J.St.-Hil.

Фамилија Crassulaceae представља монофилетску групу базалних цветница која се, на основу молекуларних и морфолошких карактеристика, сврстава у ред Saxifragales (*sensu* APG IV, 2016) кладе *Superrosidae* (Soltis et al., 2013). Ова фамилија, чији су представници углавном сукулентне зељасте биљке, представља врстама средње богату фамилију, иако је тачан број представника и даље дискутабилан. Диспропорција у наводима броја врста различитих аутора последица је како изражене фенотипске пластичности тако и значајне цитолошке и хромозомске варијабилности (Uhl, 1961a; 1992). Поред наведеног, познато је да многе врсте ове фамилије имају способност лаке и честе хибридизације у природним стаништима, што додатно замагљује већ нејасну слику о тачном броју врста и њиховим таксономским релацијама. У том смислу, Berger (1930) сматра да ова фамилија обухвата 1500 врста, 't Hart (1997) наводи 1300-1500 врста, док Thiede и Eggli (2007) сматрају да фамилија Crassulaceae обухвата тачно 1410 врста. Фамилија је подељена на 33-34 рода (Berger, 1930; Thiede & Eggli, 2007) а као највећи издвајају се *Sedum* L. (350–500 врста), *Crassula* L. (150 врста) и *Kalanchoe* Adans. (144 врсте) (Thiede & Eggli, 2007).

Фамилија Crassulaceae има скоро космополитско распрострањење, са представницима који се срећу како на северној тако и на јужној хемисфери. Највећи број представника настањује умерене и суптропске пределе северне хемисфере и Африке, док је у Јужној Америци и Аустралији забележен релативно мали број представника (van Ham & 't Hart, 1998). Специјска разноврсност фамилије Crassulaceae везује се за два флористичка царства (Холарктичко и Палеотропско) односно четири центара диверзитета који обухватају: 1) Мексико и југозападне делове Сједињених Америчких Држава (око 300 врста); 2) јужну Африку (око 250 врста); 3) Медитерански регион и Макаронезију (више од 200 врста) и 4) југоисточну Азију (око 200 врста) ('t Hart, 1997). Овакву поделу центара диверзитета незнатно су изменили Mort и сар. (2002) и Thiede и Eggli (2007) који предлажу постојање пет центара диверзитета, након што су Медитерански центар поделили на ужи Медитеран (око 100 врста) и Макаронезијски центар диверзитета (око 63 врста).

У погледу станишта, представници фамилије Crassulaceae настањују најчешће азонална, умерено сушна и сушна каменита станишта на вишим надморским висинама ('t Hart, 1997; Thiede & Eggli, 2007). Супротно општеприхваћеном мишљењу, представници ове фамилије скоро у потпуности одсуствују из пустињских станишта, са

изузетком појединих врста родова *Crassula* и *Tylecodon* Toelken, аутохтоних за (полу)пустински екорегин Кару (енгл. *Succulent Karoo*) у Јужноафричкој Републици и Намибији (Thiede & Eggli, 2007; Rundel & Cowling, 2013), као и врста рода *Dudleya* Britton & Rose који настањују приобалне стене изложене ударима морских ветрова у Калифорнији (Thiede, 2004).

Фамилија Crassulaceae обухвата вишегодишње, ређе једногодишње, или хепаксантичне (монокарпне) зељасте или (полу)жбунасте биљке. У смислу животних форми заступљени су представници различите физиогномије и еколошких захтева. Иако доминирају зељасте форме, јављају се у полуодрвењене хамефитске форме, акватичне форме (*Crassula helmsii* Cockayne), епифите (*Echeveria munizii* Padilla-Lepe & A. Vázquez), скандентофите (*Tylecodon tenuis* (Tölken) Bruyns), па чак и праве фанерофите као што су *Kalanchoe beharensis* Drake и *K. dinklagei* Rauh (van Jaarsveld & Koutnik, 1997; Thiede & Eggli, 2007, Vázquez-García et al., 2014).

Представници ове фамилије изражавају мањи или већи степен сукулентности али углавном највећу количину воде задржавају у листовима, док се мања количина воде може задржавати у стаблу, корену или и у појединим деловима цвета. Листови су (суб)сесилни, лисна дршка ретко развијена, прости, ретко сложени, по ободу цели или благо усечени/назубљени, распоређени наизменично или спирално, ретко наспрамно, веома често формирају розету. Листови у розети могу бити спирално распоређени и, често, број спирала листова (спиростихија) има таксономски значај (Nyffeler, 1992). Неретко, у периодима суше, розете се затварају у структуру налик на пупољак (енгл. *resting rosette*) у циљу редуковања одавања воде. Цвасти терминалне, многоцветне, најчешће метличасте или плеио-, ди- и монохазијалне, мада се могу јавити и цвасти по типу грозда, класа као и рацемозне цвасти. Брактеје присутне. Цветови потпуни, хермафродитни, ретко једнополни, најчешће актиноморфни, протоандрични, (3-) 5 (-32)-мерни. Чашични листићи слободни или у бази срасли. Крунични листићи слободни, срасли само у бази или срастају у виду тубуса. Прашника има исто или дупло више од круничних листића, слободни, или срасли са тубусом крунице. Антере базификсирани, 4-спорангијатне, отварају се бочно уздужним пукотинама. Карпела колико и круничних листића, слободне или минимално срасле у бази, сесилне или на краткој дршци, сужавају се постепено или нагло у усправну или закривљену стилодију, жиг (суб)апикални, често слабо диференциран. Овула најчешће много, анатропне, краси- или тинуинцелатне, битегмичне. Нектарије ситне, постављене дорзално у односу на карпеле. Плод углавном

мешак који се отвара вентралним шавом, ретко шав одсуствује. Семена ситна, 0,5-1 mm дуга, костатна, папилатна или глатка.

У кариолошком смислу, ова фамилија се сматра једном од најкомплекснијих у оквиру скривеносеменица (Uhl, 1992; Carrillo-Reyes et al., 2009) обзиром да базни број хромозома ($x(n) = 8$) варира не само између родова већ и у оквиру самих родова и врста. Базни број хромозома може незнатно одступати код појединих родова али и полиплоидних врста. Највећа цитолошка варијабилност се среће код родова *Sedum* и *Echeveria*. Тако је 't Hart (1991) указао на постојање 140 различитих цитотипова у групи од 62 анализираних *Sedum* врста медитеранског/европског распрострањења, са базним бројем хромозома који се креће од 5 преко 18, 22, 25, 29 до 37. Такође, сматра се да *Sedum suaveolens* Kimmach поседује највећи број хромозома забележен код скривеносеменица ($n = 320$; Uhl, 1978).

Фамилију Crassulaceae карактерише САМ тип метаболизма (енгл. *Crassulaceae Acid Metabolism*). Овај метаболички пут представља адаптивни биохемијско-физиолошки механизам који омогућава опстанак током периода физичке и физиолошке суше. Отварање стома и дифузија гасова одвијају се ноћу када су на станишту ниже температуре и влажност при чему је транспирација сведена на минимум. Метаболички процеси САМ-а обухватају четири фазе: 1) ноћно усвајање CO_2 , његову карбоксилацију до малатне киселине и складиштење у вакуолама; 2) отварање стома у раним јутарњим часовима и карбоксилација CO_2 преко RuBisCO ензима (енгл. *Ribulose Biphosphate Carboxylase/Oxygenase*), пре него што се малат из вакуоле декарбоксилира; 3) период у току дана када су стоме затворене - ремобилизација и декарбоксилација малата из вакуола и 4) отварање стома и карбоксилација CO_2 изазвана смањењем концентрације малата (Borland et al., 2011; Heyduk, 2022). Овај тип метаболизма се јавља код представника 33 фамилије (Cushman, 2001), укључујући при том и врсте које настањују пустињска и водена станишта и тропске епифите. Сматра се да се овај фотосинтетички метаболички пут развио пре око 200 милиона година, тј. у Мезозоику, код биљака које су настањивале периодично плављене терене (Keeley & Philip, 2003).

Претпоставља се да је фамилија Crassulaceae еволуирала пре око 100 - 45 милиона година на простору источне Африке или у Медитеранском региону ('t Hart, 1997; Wikström et al., 2001; Magallón et al., 2019; Messerschmid et al., 2020; Gu et al., 2022), иако се Африка чешће сматра центром настанка ове фамилије (Thiede & Eggli, 2007). Gontcahova и Gontcharov (2009) сматрају да је ова фамилија еволуирала заједно са

фамилијама Penthoraceae и Haloragaceae. Ширење фамилије Crassulaceae је вероватно уследило након диверзификације потфамилија Crassuloideae и Kalanchoideae која је наступила пре око 40 милиона година на простору јужне Африке. Након овога велики број таксона мигрира у Азију (трибуси *Telephieae* и *Umbiliceae*) а затим у Европу и регион Медитерана (трибуси *Semperviveae*, *Aeonieae* и *Sedeeae*) одакле креће њихово ширење у Северну Америку (*Acre* и *Leucosedum* кладе) (van Ham & 't Hart, 1998; Mort et al., 2001).

У систематском смислу, фамилија Crassulaceae се традиционално сматрала блиско сродном фамилији Rosaceae на основу примитивне грађе цвета, што је касније и дало повода да се сврста у оквиру реда Saxifragales. Овакво становиште, као што је већ наведено, чврсто је потврђено молекуларним филогенетским анализама, према којима фамилија Crassulaceae, заједно са фамилијама Haloragaceae, Penthoraceae и Tetracarpaceae, чини добро дефинисану кладу у оквиру реда Saxifragales (Soltis et al., 2000; Fishbein et al., 2001; Han et al., 2022a). У прошлости, сестринским фамилијама фамилији Crassulaceae сматране су Podostemaceae (Ueda et al., 1997), Cynomoriaceae (Nickrent et al., 2005) и Haloragaceae (Soltis & Soltis, 1997). Сродност фамилија Crassulaceae и Podostemaceae, утврђена на основу *rbcL* секвенци (енгл. *ribulose-bisphosphate carboxylase gene-large subunit*), касније је оповргнута комбиновањем анализа SSU rRNA (енгл. *small-subunit ribosomal RNA*) и *rbcL* секвенци (Soltis et al., 1999). Сродност фамилија Crassulaceae и Haloragaceae је често довођена у питање обзиром на то да између представника ових фамилија нема значајне морфолошке сличности. Исто, утврђено је да род *Penthorum* L. некада сматран делом фамилије Crassulaceae на основу морфолошке сличности, а сада сврставан у оквиру Penthoraceae или Haloragaceae *sensu lato*, заправо, у генетском погледу нема сличности са представницима фамилије Crassulaceae. Супротно, родови *Aphanopetalum* Endl. и *Tetracarpaea* Hook, некада сматрани базалним родовима фамилије Haloragaceae а данас сврставани у фамилије Aphanopetalaceae односно Tetracarpaceae, који се у великој мери међусобно, али и са представницима фамилије Crassulaceae морфолошки разликују, деле заједничке претке са фамилијом Crassulaceae (Gontcharova & Gontcharov, 2007).

Интрафамилијарна класификација претрпела је многе промене од како је Berger (1930) предложио прву формалну поделу на две кладе и 6 потфамилија: 1) “*Sedum* клада” - Sempervivoideae, Sedoideae, Echeveriodiae; 2) “*Crassula* клада” - Crassuloideae,

Kalnchoideae, Cotyledoideae. Иако сматран вештачким, обзиром да је био базиран на већем броју морфолошких карактеристика са високо израженом сличношћу, попут хабитуса биљака, броја цветних делова и степена срастања одређених делова цвета ('t Hart, 1995a ; van Ham & 't Hart, 1998; Mort et al., 2001), Berger-ов класификациони систем дуго је био подржан, у првом реду због своје практичне вредности и свеобухватности (Mayuzumi & Ohba, 2004). Takhtajan (1987) ревидира претходно дату поделу, и фамилију Crassulaceae дели на четири потфамилије: Crassuloideae, Echeveroideae, Sedoideae и Kalanchoideae. Knapp (1994) на основу микроморфологије семена предлаже поделу на само две потфамилије, Crassuloideae и Sedoideae док van Ham (1994) и 't Hart (1995b), применом филогенетских анализа *trnL-F* маркера cpDNA (хлоропластна ДНК) и ITS маркера rDNA (рибозомална ДНК), у комбинацији са морфолошким карактеристикама, предлажу нову поделу на две потфамилије: Crassuloideae и Sedoideae. Takhtajan се не подржава поделу претходних аутора и 1997. године предлаже издвајање три потфамилије: Sedoideae, Crassuloideae и Kalanchoideae. Са друге стране, Thorne (2000) издваја само две потфамилије Crassuloideae и Sempervivoideae (традиционално названа Sedoideae али Sempervivoideae има номенклатурну предност). Thiede и Eggli (2007) ревидирају поделу фамилије Crassulaceae на основу прегледа до тада спроведених молекуларних филогенетских студија, издвојивши при том три потфамилије Sempervivoideae, Crassuloideae и Kalanchoideae и 8 клада (*Aeonium*, *Acre*, *Crassula*, *Hyloteaphium*, *Leucosedum*, *Rhodiola* и *Sempervivum*).

2.2. Род *Sempervivum* L.

Род *Sempervivum* L. (чуваркуће), као засебан таксон, описао је формално Carl von Linné 1753. године у првом тому едиције „*Species Plantarum*”. Међутим, можда и најстарије наводе врста које данас обухвата род *Sempervivum* дали су Leonhart Fusch (1543) и Rembert Dodoens (1583), описујући их полиномним називима „*Sedum fuie Sempervivum majus Barba Jovis*” односно „*Sempervivum maius alterum, fuie Jovis Barba*”. Управо су Dodoens-ова запажања и илустрација (слика 2-1) послужили Linné-у као основа за опис врсте коју ће назвати *Sempervivum tectorum*. Исто тако, описи врста овог рода које су представили Gaspard Bauhin (1623), Albrecht von Haller (1742) и Adriaan van Royen (1740) послужили су као темељ Linné-у да, у својој књизи, званично опише још две врсте овог рода, *S. montanum* и *S. arachnoideum*. Сви претходно наведени аутори у својим описима истицали су две особине чуваркућа као најзначајније: присуство цилица

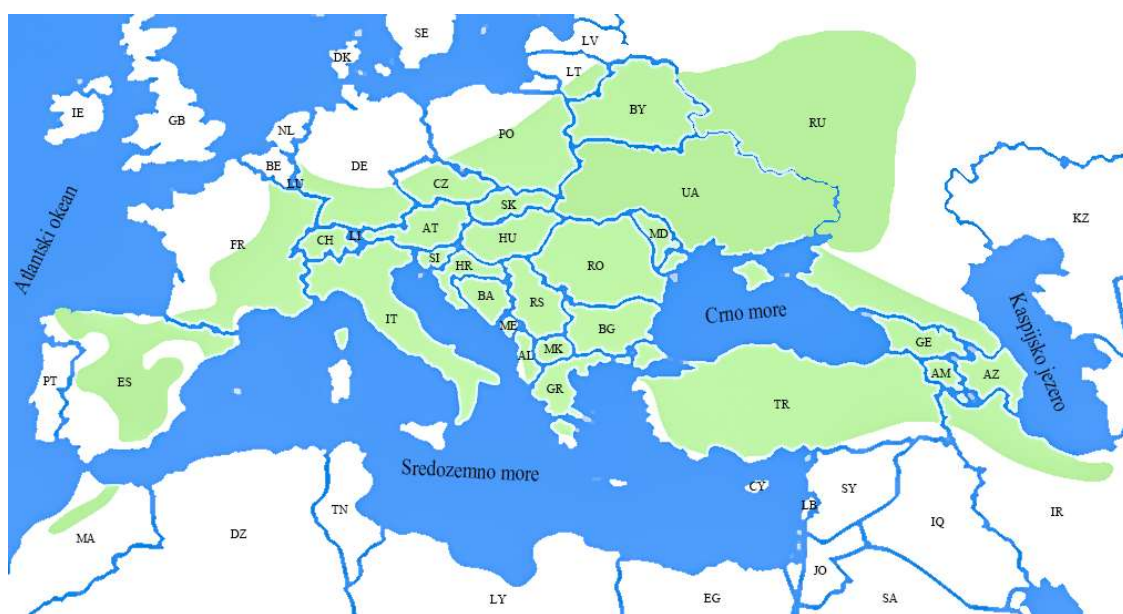
(трихома) на листовима и изванредну способност вегетативног размножавања путем столона.



Слика 2-1. Dodoens-ова илустрација врсте *S. tectorum* (прилагођено према Dodoens, 1583).

Род *Sempervivum* обухвата око 46 врста које настањују отворена, полусушна и сушна, стеновита станишта од планинских до алпских појасева ('t Hart et al., 2003; Karaer et al., 2011; Klein & Kadereit, 2015). Ареал рода обухвата Евроазијске планинске масиве (слика 2-2), односно планинске масиве Иберијског (Кантабријске планине, Пиринеји, Сијера Невада), Апенинског (Алпи, Јулијски Алпи, Апенинске планине), Балканског полуострва и Карпата, као и планине у Турској и Ирану, регион Анатолије и Кавказ (Praeger, 1932; Lippert, 1995; 't Hart et al., 2003; Topalov, 2006; Thiede & Eggli, 2007; Karaer et al., 2011; Klein & Kadereit, 2015; Messerschmid et al., 2020). Две врсте овог рода, *S. ruthenicum* Schnittsp. & C. B. Lehm. и *S. zeleborii* Schott, се осим на планинама Балканског полуострва могу наћи и на нижим надморским висинама, тј. у равничарским пределима од источних делова Балканског полуострва, преко Румуније до Украјине, Крима и западне Русије (Răvăruț, 1956; Gejdeman, 1986; Prokudin, 1987; Ciocîrlan, 1988; Byalt,

1995; Jalas et al., 1999; Thiede & Eggli, 2007). Једини представник рода који се налази ван претходно описаних граница природне дистрибуције је *S. atlanticum* (Hook.f.) Ball, чије распрострањење је ограничено на подручје планине Атлас у Мароку (Karaer et al., 2011; Klein & Kadereit, 2015). Из природног дела ареала врсте овог рода интродуковане су на територију северне (Белгија, Велика Британија, Данска, Естонија, Ирска, Летонија, Литванија, Норвешка, Финска, Шведска, европски део Русије) и северозападне Европе (Балеарска острва, Португал) као и у поједине делове Сједињених Америчких Држава (савезне државе Вермонт, Вирџинија, Висконсин, Јута, Конектикат, Масачусетс, Мејн, Њу Јорк) (Jalas et al., 1999; Euro+Med, 2006+; WFO, 2024).



Слика 2-2. Природна дистрибуција рода *Sempervivum* (прилагођено према Meusel, 1965 и [The World Flora Online](https://www.worldfloraonline.org/)).

У фитогеографском смислу, центрима диверзитета рода *Sempervivum* сматрају се Медитерански, Еуро-Сибирски и Ирано-Турански регион (Конор, 1987). Центром настанка овог рода сматра се подручје западне Европе, односно Алпи (Klein & Kadereit, 2015), који уједно по једној групи аутора представљају и центар специјског диверзитета рода (Meusel et al., 1965; Lippert, 1995). Супротно овоме, Thiede (2007) истиче да је Кавказ врстама најбогатији регион док Karaer и сар. (2011) центром специјског диверзитета сматрају регион Анатолије обзиром да је, како наводе, 70 % врста овог региона ендемично.

У педолошком и едафском погледу, изузетна варијабилност је забележена у односу на захтеве врста овог рода ка типу земљишта, тј. стена. Уопштено, врсте рода *Sempervivum* могу бити калцифобне (*S. arachnoideum* L., *S. grandiflorum* Haw., *S. montanum* L., *S. wulfenii* Hoppe ex Mert. & W. D. J. Koch) или калцифилне (*S. calcareum* Jord.). Одређене врсте, попут *S. tectorum* L., могу бити изразито полиморфне, тј. еуривалентне, у погледу састава стена које настањују. Са друге стране, значајан број врста настањује само одређени тип стена те се, последично, сматрају едафским ендемитима. Као такве, издвајају се *S. dolomiticum* Fass. који се јавља само на доломитима, односно *S. pittonii* Schott, Nyman & Kotschy који настањује серпентинитске стене (Aeschimann et al., 2004; Parnell & Favarger, 1993).

Род *Sempervivum* обухвата монокрапне, вишегодишње, сукулентне орофите, које имају изражену способност вегетативног размножавања преко бочних изданака (столона). Базални листови (листови розете) дебели и густо збијени у сесилне розете отвореног или затвореног типа. **Листови розете** наизменични, седећи, цели, ланцетасти до објајаста, на врху мање или више ушиљени, голи или прекривени простим или жлездастим трихомима, са дугим трихомима или цилијама на маргинама и врховима. Листови розете често се карактеришу појавом анизофилије. Оваква појава највероватније је узрокована променама у количини светлости у станишту и испољена је углавном код спољашњих листова. Наиме, ови листови се током повољног периода често издужују у циљу апсорбовања што веће количине светлости како би се омогућила брза вегетативна и генеративна репродукција током кратке вегетативне сезоне (Doporscheg-Uhlár, 2013). Из центра розета се развија по једно, усправно, негранато, кратко жлездасто длакаво, цветно стабло. **Листови стабла** наизменични, седећи, цели, жлездасто длакави или голи. Веома често, као и листови розете, могу бити на врху и по ободу листа црвеносмеђи. **Цвасти** терминалне, многоцветне, шкорпиоидне, цимозне, са (2-) 3 (-4) рачвасте гране, које могу формирати и метлицу. Бочне цвасти се ретко формирају ('t Hart, 2002). **Брактеје** мале, обично присутна једна по цвету.

Цветови двополни, актиноморфни, седећи или скоро седећи, 6 до 18-мерни. **Чашични листићи** седећи, јајаста до широко ланцетасти, у бази (до 1/3) срасли, жлездасто кратко длакави и по ободу трепљаста. **Крунични листићи** слободни, звездасто раширени, обично двоструко дужи од чашичних листића, жути, жуто-зелени, розе, пурпурни или скоро бели, цели, линерано-ланцетасти, по рубу и у доњем делу обично прекривени жлездастим трихомима. **Прашника** двоструко више од круничних

листића, распоређени у два круга по принципу обдиплостемона. Према Wassmer-у (1955) овакав распоред прашника последица је прекида нормалне алтернације у процесу њиховог развоја. Антепетални прашници спољашњег круга (позиционирани наспрам круничних листића) обично мало краћи од унутрашњих антесепалних прашника (позиционирани наспрам чашичних листића). Фималнети прашника бледожути, розе, скоро плави или љубичасти, голи или макар при основи жлездасто длакави или папилозни. Антере жуте, црвене, розе до тамнољубичасте. **Карпела** исто колико и круничних листића, слободне, седеће или скоро седеће, нису срасле са цветном ложом (Wassmer, 1955), усправне, са добро израженим, дугим и обично повијеним стилусом. Како наводи Wassmer (1955) код представника овог рода диференцијација врха стилуса у јасно изражени жиг изостаје. Како даље истиче, у вршном делу стилуса долази до издуживања ћелија паренхима које на тај начин формирају адекватну површину за примање полена. Плацента богато разграната и носи већи број одвојених, анатропних, битегмичних семених заматака који остају раздвојени и у касним фазама сазревања (Berger, 1930). **Нектарије** мање-више квадратне, око 0,5 mm дуге, распоређене око карпела у виду прстена. **Плод** многосемени мешак (фоликул), углавном усправан (ортокарпан) до благо повијен, са дугим и ка споља савијеним стилусом (кљуном), прекривен жлезданим трихомима или го. Отвара се вентралним, уздужним, шавом. **Семена** ситна, елиптичног, вретенастог или крушкастог облика, светлосмеђа, са приметном орнаментиком у виду лонгитудиналних ребара (Praeger, 1932; Gajić, 1972; Nagemann, 1986; Micevski, 1998; 't Hart et al., 2003; Thiede & Eggli 2007).

2.2.1. Филогенетска позиција рода *Sempervivum* у фамилији Crassulaceae

Филогенетска позиција рода *Sempervivum* у оквиру фамилије Crassulaceae претрпела је значајне измене од тренутка када је Berger (1930) предложио прву формалну поделу фамилије. Разлог честе промене филогенетске позиције овог рода у прошлости јесте базирање класификационог система саме фамилије на морфолошким карактеристикама са израженом хомоплазијом које имају лимитирану примену у систематици ('t Hart, 1995; Mort et al., 2001). Међутим, примена савремених цитогенетичких и молекуларних метода у протеклих 30-ак година условила је напредак у расветљавању филогенетских односа између виших и нижих таксономских категорија ове фамилије.

На основу поделе коју је предложио Berger (1930) род *Sempervivum* део је Sempervivoideae потфамилије *Sedum* кладе која је додатно обухватала и родове *Aeonium* Webb & Berthel., *Monanthes* Haw., *Aichryson* Webb & Berthel. и *Greenovia* Webb & Berthel. (= *Aeonium*), односно врсте које су својим распрострањењем обухватале регион Медитерана и Макаронезије. Berger је издвајање појединачних потфамилија базирао на дистрибуцији родова као и на основу распореда листова, нивоа симпеталије, броја и распореда делова цвета са посебним акцентом на број и распоред прашника (хапlostемон/дипlostемон). Тако, потфамилија Sempervivoideae обухватила је врсте полиморфних цветова без појаве симпеталије, андрецеумом код кога су прашници распоређени у два круга (дипlostемон) и које су својим распрострањењем везане за Северну хемисферу ('t Hart & Eggli, 1995). Вештачку природу оваквог издвајања поменутих родова у оквиру потфамилије Sempervivoideae међу првима је истакао Uhl (1961b, 1963) на основу резултата цитотаксономских студија, што су касније подржали и многи други аутори (Ohba, 1978; 't Hart, 1982, 1991; Eggli et al., 2005; Mayuzumi & Ohba, 2004; Gontcharova & Gontcharov, 2007). Комбинујући цитотаксономске студије са студијама морфологије полена, биогеографским и генетичким студијама Thorne (1992) и Takhtajan (1997) су род *Sempervivum* прикључили потфамилији Sedoideae и трибусу Semperviveae.

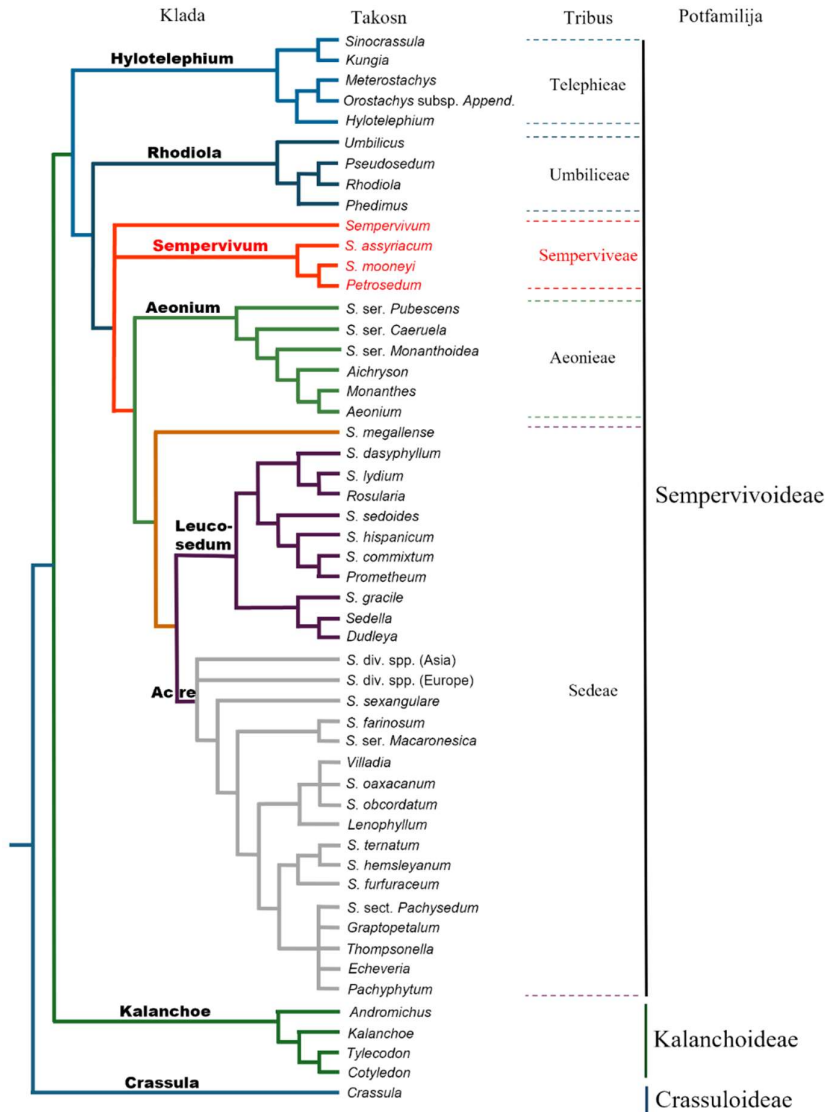
Van Ham (1994) и 't Hart (1995) сврставају род *Sempervivum* унутар потфамилије Sedoideae, односно трибуса Sedeae, субтрибуса Sedinae и *Leucosedum* кладе при чему је сматрано да је овај род сродан са врстама обухваћеним *Sedum* ser. *Nana* 't Hart & Alpınar (*sensu* 't Hart, 1995). Наведена класификација рода представљена је након филогенетских анализа специјес специфичних маркера cpDNA (*trnL-F*) и rDNA (ITS; енгл. *Internal Transcribed Spacer*) секвенци. Van Ham (1995) поновном анализом маркера cpDNA сугерише монофилетско порекло рода *Sempervivum* и, последично, издваја га из *Leucosedum* кладе у засебну, али блиско сродну, *Sempervivum* кладу, при томе додатно указујући на сродност рода *Sempervivum* и *Sedum* ser. *Rupestria* Berger. На њихову могућу блиску сродност указивано је и знатно раније и то на основу морфолошких сличности, примарно на основу полимерних цветова и зашиљених листова присутних код обе групе врста (Von Jacquin, 1770; Uhl, 1961a).

Претходне тврдње додатно су валидирани Van Ham и 't Hart (1998) анализирајући полиморфизам дужина рестрикционоих фрагмента cpDNA (RFLP, енгл. *Restriction Fragment Length Polymorphism*) код 46 врста из 19 родова фамилије Crassulaceae указују

на монофилетско порекло рода *Sempervivum* кога издвајају као засебну кладу у оквиру потфамилије Sedoideae. Клада *Sempervivum* обухватала је и врсте *Sedum mooneyi* M. G. Gilbert (пореклом из Етиопије), *S. assyriacum* Boiss. и *S. sediforme* (Jacq.) Pau (= *Petrosedum sediforme* (Jacq.) Grulich) као дела ser. *Rupestria*. Тиме је и додатно потврђена неадекватна Berger-ова класификација, обзиром да анализе нису указале на филогенетски блиску повезаност евроазијских врста рода *Sempervivum* са макаронезијским врстама родова *Aeonium* и *Monanthes*. Такође, поново је указано на могућу блиску сродност између *Sempervivum* и *Leucosedum* клада, што су касније потврдили и други аутори (Thiede & Eggli, 2007; Messerschmid et al., 2020; Chang et al., 2021).

Mort и сар. (2001) спровели су анализу секвенци хлоропластног гена *matK* у циљу утврђивања филогенетских односа између 112 врста, укључујући и шест *Sempervivum* врста, свих издвојених потфамилија фамилије Crassulaceae. Анализе су поново потврдиле монофилетско порекло рода *Sempervivum* и филогенетску сродност *Sempervivum* и *Leucosedum* клада. Иако не у потпуности контрадикторне, анализе нису успеле да укажу са високим процентом подржаности на сродност између *Sempervivum* врста и *Sedum* ser. *Rupestria*. Ово може бити последица разлике у узорку анализираних врста у односу на претходне студије, обзиром на то да дата студија није укључивала *S. mooneyi* и *S. assyriacum*. Међутим, Mort и сар. (2001) у својим анализама укључили су и врсте контроверзног рода *Jovibarba* Opiz., чији је таксономски статус био предмет дискусије од самог његовог описивања па је веома често сматран секцијом или подродом у оквиру рода *Sempervivum* (за више детаља видети наредно поглавље). Резултати су указали на блиску филогенетску повезаност родова *Sempervivum* и *Jovibarba* као сестринских субклада клада *Sempervivum*.

Thiede и Eggli (2007) предлажу нову поделу фамилије Crassulaceae на основу прегледа молекуларних филогенетских студија при чему род *Sempervivum* заједно са врстама некада сврставаним искључиво у европски део *Sedum* sect. *Rupestria*, сада означеним као род *Petrosedum*, и врстама рода *Jovibarba*, задржава претходно установљену позицију унутар потфамилије Sempervivoideae и трибуса Semperviveae (слика 2-3).



Слика 2-3. Филогенетска позиција рода *Sempervivum* у оквиру фамилије Crassulaceae (прилагођено према Thiede & Eggli, 2007).

На детаљније односе унутар потфамилије Sempervivoideae и *Sempervivum* кладе, на основу варијација у нуклеарној rDNA (ITS) и пластидних маркера (*matK*, *rps16*, *trnL-trnF*), указали су Messerschmid и сар. (2020). Наиме, у оквиру *Sempervivum* кладе они издвајају две линије: 1) *Sempervivum/Jovibarba*; 2) тзв. *Petrosedum* кладе, која поред врста рода *Petrosedum* обухвата и *Sedum nanum* Boiss. из ser. *Nana*. Премда је монофилетско порекло обе линије у оквиру *Sempervivum* кладе истакнуто, кладе нису биле стриктно сестринске већ сукцесивне сестринске линије. Даље, *Sempervivum/Jovibarba* су били део трихотомије, односно политомије, са *Aeonium/Petrosedum* клавом и трибусом *Sedeae* (кладе *Acre* и *Leucosedum*).

2.2.2. Инфрагенерички филогенетски односи

Иако је филогенетска позиција рода *Sempervivum* у оквиру фамилије Crassulaceae скоро у потпуности расветљена, и постигнут консензус између већег броја аутора у погледу издвајања засебне *Sempervivum* кладе, остало је одговорити на питање какви филогенетски и еволуциони обрасци владају у оквиру самог рода. Ова питања су у великој мери остала нерешена превасходно због малог броја врста овог рода обухваћених филогенетским студијама а потом и недовољне варијације у анализираним cpDNA секвенцама (Mort et al., 2007; 2010). Такође, остаје питање оправданости издвајања рода *Jovibarba* као засебног таксона. У филогенетским студијама спроведеним у протеклих 10-ак година род *Jovibarba* се издваја као засебна секција, односно линија, поред секције *Sempervivum s.s.*, при чему су анализама хлоропластног и нуклеарног генома доказани сестрински односи секција *Jovibarba* и *Sempervivum* (Klein & Kadereit, 2015; Messerschmid et al., 2020; Kan et al., 2024).

Klein и Kadereit (2015) су испитивали филогенетске интрагенеричке односе између 42 врсте рода *Sempervivum* и 2 врсте рода *Jovibarba*, на основу варијација у нуклеарним ITS и IGS (енгл. *Intergenic Spacer*) маркерима rDNA, као и три cpDNA маркера (*atpI-atpH*, *rps16-intron*, *trnQ-rps16*). Овим је још једном потврђено монофилетско порекло линија *Sempervivum s.s.* и *Jovibarba*, те их, супротно претходним мишљењима, Klein и Kadereit (2015) сматрају добро дефинисаним и засебним родовима у оквиру кладе *Sempervivum*. Такође, у оквиру самог рода *Sempervivum* издвојено је 7 интрагенеричких филогенетских линија (кладе А-Г) добро подржаних полиморфизмима нуклеарних маркера (ITS, IGS):

- **Клада А (Clade A):** обухвата *S. cantrabricum* Hort. ex Praeger (= *S. vicentei* Pau) и *S. dolomiticum* који представљају издвојену линију, сестринску свим осталим интрагенеричким линијама. Синапоморфне карактеристике ове кладе нису уочене али су обе врсте тетраплоиди ($2n = 72$; Parnell & Favarger, 1993) што се ипак може сматрати својеврсном синапоморфијом;
- **Клада Б (Clade B):** обухвата *S. ciliolum* Craib (и припадајуће подврсте subsp. *ciliolum* и subsp. *octopodes* (Turrill) Zonn.) балканског распрострањења, *S. atlanticum* афричког распрострањења, као и широко распрострањени *S. arachnoideum*. Иако између ових врста постоји велика разлика у величини розета и боји круничних листића, густ индументум листова розете, присутан

- код свих врста ове кладе, сматра се синапоморфном морфолошком карактеристиком;
- **Клада Ц (Clade C):** обухвата врсте *S. davisii* Muirhead и *S. artvinense* Muirhead азијског распрострањења. Синапоморфне карактеристике ове кладе нису уочене;
 - **Клада Д (Clade D):** Обухвата централноевропске врсте *S. montanum*, *S. carpathicum* Wettst. ex Prodan, *S. grandiflorum*, *S. pittonii* и *S. wulfenii* од којих су три последње наведене ендемити Алпа монофилетског порекла. Као синапоморфна карактеристика издваја се постојање густог индументума листова;
 - **Клада Е (Clade E):** обухвата 10 врста распрострањених у југозападној Азији и подељена је на три подгрупе: Е1 – обухвата врсте из северозападне Турске (*S. armenum* Boiss. & A. Huet, *S. gillianii* Muirhead, *S. brevipilum* Muirhead); Е2 – обухвата врсте или линије врста распрострањених на Понтским планинама у Турској (*S. armenum*, *S. minus* Turrill ex Wale, *S. furseorum* Muirhead); Е3 – обухвата врсте распрострањене на Кавказу (*S. charadzeae* Gurgen., *S. dzhavachischvilii* Gurgen., *S. pumilum* M.Bieb., *S. sosnowskyi* Ter-Chatsch., *S. annae* Gurgen.). Е1 је добро подржана сестринска група политомији коју граде Е2 и Е3. Значајније синапоморфне, нарочито морфолошке, карактеристике између врста ове кладе нису уочене, са изузетком географске дистрибуције врста и груписања црвеноцветних врста у субкладу Е3 (изузимајући жутоцветни *S. sosnowskyi*);
 - **Клада Ф (Clade F):** обухвата *S. marmoreum* Griseb., *S. ruthenicum*, *S. iranikum* Bornm. & Gauba и *S. matricum* Letz, односно њихове линије (популације) распрострањене на планинама Балканског полуострва, Кавказу и равницама Украјине. Синапоморфним карактеристикама сматрају се бели крунични листићи са присутном црвено-љубичастом мрљом у свом базалном делу, тамно љубичасте антере и изражено закривљени стилус;
 - **Клада Г (Clade G):** сестринска клади Ф, обухвата врсте балканског распрострањења - *S. kosaninii* Praeger; врсте распрострањене у западном делу ареала рода тј. на Алпима и Пиринејском полуострву - *S. minutum* (Kunze ex Willk.) Nyman ex C. Pau, *S. calcareum* и популације *S. tectorum* из готово целе

дистрибуције ове врсте. Синапоморфне карактеристике ове кладе нису констатоване.

Представљена интрагенеричка филогенија не може бити са сигурношћу прихваћена као тачна услед контрадикторности у кладограмима добијеним анализама различитих маркера. Односи између врста, и издвајање претходно наведених клада, нису у потпуности подржани, или су остали у целости нерешени, анализом *cpDNA* маркера. Тако, према *cpDNA* маркерима, врсте које су према нуклеарним маркерима сачињавале кладу А нису чиниоци базалне кладе (сестринске свим осталим кладама) нити су међусобно сродне па је *S. cantabricum* је био део политомије док је *S. dolomiticum* (клада А) припао високо подржаној клади која је обухватила и *S. arachnoideum* (Клада Б), *S. grandiflorum* (клада Д) и одређене линије *S. tectorum* (клада Г). Даље, пластидна филогеније није указала на постојање блиске сродности између врста у оквиру кладе Б нити је у потпуности подржала монофилетско порекло кладе Д. Такође, монофилетско порекло кладе Е као и сестрински односи између субкладе у оквиру кладе Е остали су непотврђени иако је политомија и односи унутар субкладе Е3 подржана анализама хлоропластног генома. Насупрот претходном, сестрински односи кладе Ф и Г високо су подржани анализама хлоропластног генома иако су се порекло и односи између врста унутар самих кладе делимично разликовали у односу на анализе нуклеарног генома.

Узрок наведених разлика у реконструисаним интрагенеричким филогенетским односима на основу нуклеарног и пластидног генома су вероватно процеси једносмерног протока гена из еволутивно млађе ка старијој врсти, време дивергенције врста или кладе, процеси хибридизације, историјске промене дистрибуција таксона (Klein & Kadereit, 2015) као и брзе, али релативно скорашње, дивергенције таксона (Gontcharova & Gontcharov, 2009). Према је структура хлоропластног генома релативно конзервативна, разлике изражене у одређеним генима могу носити филогенетске информације као и информације о прилагођавању врста на услове средине (Gao et al., 2012; Daniell et al., 2016; Chang et al., 2021). Међутим, код рода *Sempervivum* варијација уобичајено коришћених секвенци пластидних локуса је веома мала, што није случај са ITS секвенцама које резултирају највећим бројем информативних карактера парсимонија те се тако сматрају поузданијим за анализирање филогенетских образаца у оквиру овог рода (Mort et al., 2001, 2007; Klein & Kadereit, 2015; Messerschmit et al., 2020).

Иако су представљене студије у великој мери расветлиле филогенетске односе између врста у оквиру рода *Sempervivum*, остаје питање како би се укључивање врста

које нису биле обухваћене датим студијама рефлектовало на предложене односе унутар рода. Овде се, у првом реду, мисли на врсте и таксоне распрострањене на Балканском полуострву као и на поједине таксоне азијског распрострањења. Такође, занимљиво је истаћи да је слично груписање одређених врста, оном добијеном нуклеарном филогенијом, у прошлости извршено на бази изражених морфолошких сличности и преклапања ареала. Наиме, поједине врсте из клада Ц, Д, Г и Е1 услед изражених морфолошких синапоморфних карактеристика, нарочито у погледу квалитативних карактеристика цветова (боја круничних листића и филамента) и розета (присуство и карактеристике индументума), су веома често груписане у одређене комплексе, групе или агрегате (табела 2-1; Muirhead, 1969; Zahradníková, 1985; Neeff, 2005; Gallo & Jarvis, 2016).

2.2.3. Биогеографија и еволуција рода *Sempervivum*

Услед морфолошке природе представника, фосилни остаци који би могли бити повезани са родом *Sempervivum* нису познати (Klein & Kadereit, 2015; Messerschmit et al., 2020), што је у прошлости значајно отежавало разумевање палеобиогеографије и еволуције овог рода. Међутим, савремене филогеографске методе омогућиле су реконструкцију секундарног времена настанка, еволутивних процеса и путева миграција овог рода.

Сматра се да се род *Sempervivum* од матичне групе таксона (енгл. *stem group*) одвојио у Миоцену, тачније пре око 13 до 15 милиона година (м.г.), односно 18 до 22 м.г., у зависности од коришћене секундарне калибрационе тачке (Klein & Kadereit, 2015), за коју су у овом случају узети процењени временски периоди раздвајања фамилија Crassulaceae и Haloragaceae (Wikström et al., 2001; Jian et al., 2008). Супротно, Messerschmit и сар. (2020) су комбинацијом молекуларних анализа нуклеарних и пластидних секвенци одредили време одвајање матичне групе *Sempervivum/Jovibarba* на пре око 52 м.г., што представља значајну разлику у односу претходну тврдњу. Према наводима Favarger-а и сар. (1963), род *Sempervivum* највероватније је настао од полиплоидне групе *Sedum* врста. Са друге стране, диверзификација крунске *Sempervivum* групе (енгл. *crown group*) одиграла се пре око 4,8 до 6,9 м.г., након одвајања родова *Sempervivum* и *Jovibarba* које је, на основу анализа *matK* секвенци, процењено на период пре 6,5 до 8,3 м.г. Претпоставља се да је овакво раздвајање последица тектонских промена, односно издизања и формирања високих планинских масива у касном Миоцену (Ager, 1975; Mey

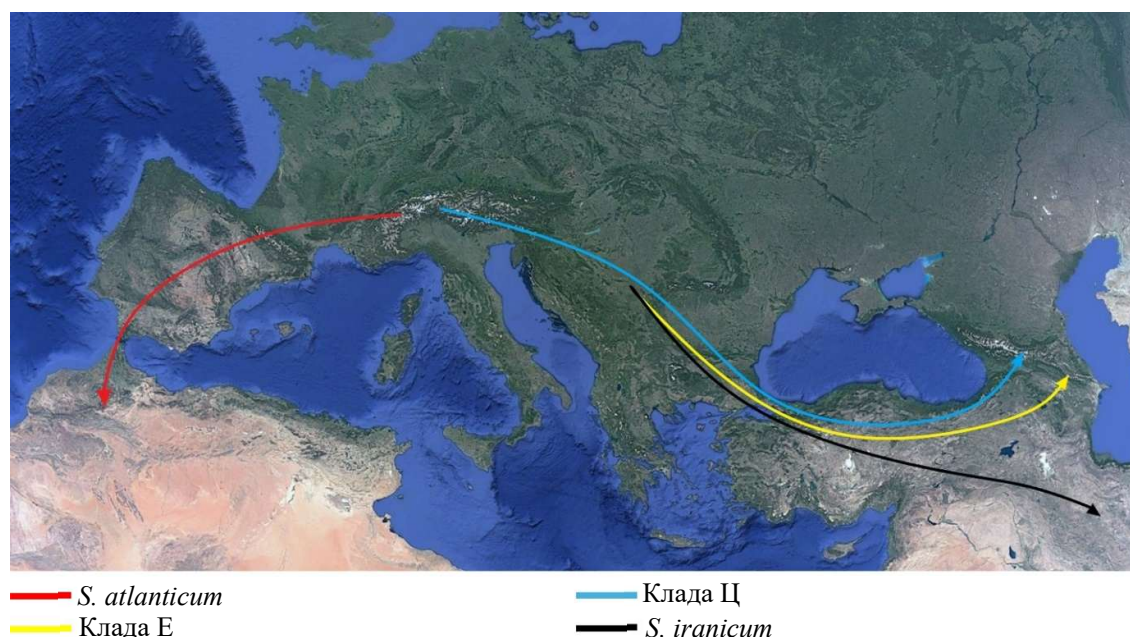
et al., 2016; Campani et al., 2012; Krsnik et al., 2021). Примарно раздвајање ова два рода може се сматрати и првим, тј. раним, викаријантним догађајем у еволуцији рода *Sempervivum* (Klein & Kadereit, 2015).

Дивергенција и диверзификација реконструисаних клада рода започела је пре око 2,3 до 3,9 м.г., када је дошло до одвајања и диверзификације врста клада А, која је као таква и означена као најстарија и сестринска свим наредним кладама. Насупрот овоме, дивергенција и диверзификација врста клада Ф одиграла се пре свега 0,1 до 0,3 м.г., те сходно томе представља најмлађу кладу рода. Највиша стопа диверзификације у оквиру рода се одиграла током касног Плиоцена (дивергенција и диверзификација клада Б од осталих клада – 1,2 м.г. (2 м.г.)) а затим и Кварта (клада Ц – 0,8 м.г. (1,6 м.г.); клада Д – 0,55 м.г. (1,06 м.г.); клада Е – 0,32 м.г. (0,53 м.г.); клада Г – 0,17 м.г. (0,03 м.г.)), што је вероватно било условљено значајним осцилацијама у климатским условима (Klein & Kadereit, 2015).

Уобичајени образац ширења већине родова фамилије Crassulaceae пратио је пут миграције врста из Африке у Азију, а затим из Азије у Европу и Северну Америку (van Ham & 't Hart, 1998; Thiede & Eggli, 2007) али се миграција рода *Sempervivum* одвијала супротно претходно наведеној законитости. Филогеографским студијама утврђено је да центар настанка рода *Sempervivum* западна Европа, а додајући овоме и утврђено Миоценско порекло сматра се да је овај род део флоре европског алпског система која се развила *in situ* од терцијарног претка (Ozenda, 1988, 2009; Klein & Kadereit, 2015). Чињеница да су Алпи и западни делови ареала богатији у смислу специјског диверзитета у односу на источне делове ареала овог рода додатно говоре у прилог овој хипотези. Дисперзија *Sempervivum* врста одиграла се кроз четири догађаја ширења на велике удаљености (LDDE, енгл. *Long-Distance Dispersal Events*) од чега један представља ширење врста у Африку а три у источне делове ареала тј. у југоисточну и источну Европу и југозападну Азију (Klein & Kadereit, 2015).

Први догађај ширења рода *Sempervivum* представља миграцију *S. atlanticum* из центра настанка ове врсте у западној Европи, на шта упућују и утврђени сестрински односи између ове врсте и *S. arachnoideum*, преко Иберијског полуострва у Африку (слика 2-4). На временској скали, миграција ове врсте на Афрички континент одиграла се након формирања последњег копненог моста између Европе и северне Африке током месинске кризе салинитета, који је омогућио размену врста између ова два региона, и почетка формирања медитеранске климе (Rankou et al., 2012; Rodríguez-Sánchez et al.,

2017). Време ширења ове врсте датирано је анализама нуклеарних секвенци на пре око 1,4 м.г. (Klein & Kadereit, 2015) када је југозападни део Иберијског полуострва представљао један од главних рефигијума током плеистоценске глацијације (Hewitt, 2000). Поред наведеног, Klein и Kadereit (2015) сматрају да је *S. atlanticum* једина врста која је путем LDDE доспела на планину Атлас.



Слика 2-4. Реконструкција главних путева ширења из центара настанка и диверзификације рода у рецентне делове ареала (прилагођено према Klein & Kadereit, 2015).

Други догађај колонизовања нових територија *Sempervivum* врста представљен је експанзијом врста из западне Европе у северне делове југозападне Азије током Кварта. Овим путем шириле су се врсте класе Ц (*S. davisii*, *S. artvinense*). Трећи догађај ширења врста овог рода обухватао је, такође, миграцију током Кварта (пре око 0,32 м.г.) источноевропских предачких врста рецентне класе Е, ширећи се преко северозападне а затим и североисточне Турске на Кавказ и северни део југозападне Азије (слика 2-4). Четврти, најскорији, догађај ширења овог рода догодио се пре око 0,1 м.г., ширењем врсте *S. iranicum* источноевропског порекла на територију југозападне Азије (Klein & Kadereit, 2015). Додатно је утврђено да су се током освајања нових територија представници овог рода чешће селили, у едафском смислу, са кречњачких на силикатне подлоге што је вероватно била последица климатских осцилација током Кварта, када су врсте овог рода мењале станишта не само у лонгитудиналном већ и у висинском смислу.

Оваква дисперзија рода, превасходно у погледу миграције врста на територију југозападне Азије, у биогеографском смислу је веома ретка обзиром да је дуго сматрано да је европска флора, нарочито флора Алпа и западног Медитерана, у великој мери формирана миграцијом врста из југозападних и других делова Азије (Kadereit et al., 2008; Dillenberger & Kadereit, 2013; Manafzadeh et al., 2013; Valcárcel et al., 2017). Супротан образац ширења ареала, а сличан ширењу ареала рода *Sempervivum*, доказан је само за мали број европских родова (*Cyclamen* L.; Yesson et al., 2009; *Doronicum* L.; Álvarez Fernández et al., 2001).

2.2.4. Таксономски проблеми рода *Sempervivum*

Иако је варијабилност у оквиру рода *Sempervivum* слабо изражена у погледу станишта и опште морфологије, високи ниво морфолошке варијабилности на интерспецијском нивоу је условио да овај род представља веома комплексну групу и у таксономском смислу недовољно истражен род фамилије Crassulaceae. Оваква варијабилност, у првом реду, резултовала је неусклађеношћу савремених класификационих шема у погледу броја врста које обухвата род *Sempervivum*. Према нешто ранијем схватању, број врста овог рода варирао је од 23 (Praeger, 1932; Jacobsen, 1954), преко 38 (Jacobsen, 1960) до између 40 и 63; ('t Hart et al., 2005b; Thiede & Eggli, 2007; Thiede, 2017). Насупрот претходној тврдњи, у истраживањима новијег датума, неретко се наводи прецизнији број од тачно 46 (Klein & Kadereit, 2015; 2016) односно 47 врста (Karaer et al., 2011) као и 16 хетеротипских инфраспецијских таксона и 16 описаних природних хибрида (*sensu* 't Hart et al., 2003). Супротно овоме, према подацима World Flora Online (WFO, 2024), род *Sempervivum* обухвата 57 врста и 8 таксона хибридног порекла. Иако је тренутно прихваћено да овај род броји 46 врста у употреби је преко 200 имена, тј. синонима која се односе на ранг врсте (Karaer et al., 2010; 2011). Овај број може бити и знатно већи, уколико се узме у обзир податак са WFO (2024) према коме још око 90 назива треба ревидирати.

Значајне разлике између класификационих приступа условљене су, пре свега, морфолошким и генетичким специфичностима а затим и недовољном истраженошћу овог рода ('t Hart et al., 2003). Наиме, једна од најзначајних карактеристика рода *Sempervivum* је изражена фенотипска пластичност. Фенотипска пластичност, иако у већој мери испољена код вегетативних органа у односу на делове цвасти и цветова, условила је настанак великог броја прелазних интер- и интраспецијских морфотипова. Изражена

морфолошка варијабилност узрок је и нимало лаке идентификације таксона овог рода, нарочито уколико се идентификација врши само на основу вегетативних делова (Кагаг et al., 2010). Будући да фенотипска пластичност у многоне отежава дефинисање поузданих таксономских карактера често је занемаривана, или пак пренаглашавана, приликом описивања нових таксона, што се додатно одразило на номенклатурну неусаглашеност. Стога је квантификовање и одабир адекватних морфо-анатомских особина у сврху лакше диференцијације и идентификације и даље главни фокус већине студија овог рода. Услед овако изражене морфолошке полиморфности у оквиру рода *Sempervivum* у прошлости је било издвојено и неколико секција. Издвајање појединих секција извршено је углавном на основу карактеристика индументума листова розете и боје цветова.

Lehmann и Schnittspahn (1856), на основу карактеристика индументума листова розете, издвајају пет секција: *Papillosae* – листови розете голи, меког врха са кратким трихомима на маргинама; *Arachnoideae* – листови розете са обе стране голи са кратким трихомима на маргинама, трихоми на врху листа издужени и повезани као паукова мрежа; *Barbulatae* – листови розете голи са мање или више развијеним маргиналним трихомима, трихоми на врху листа кратки; *Ciliatae* – листови розете голи са мање или више развијеним трихомима дуж целе маргине листа; *Villosae* – листови розете мање или више длакави.

Baker (1874) на основу боје цветова, карактеристика индументума, величине, облика и боје листова розете издваја две целине и већи број неформалних група и подгрупа:

Целина 1: врсте са црвеним цветовима;

Група 1 *S. tectorum* – листови розете дуги око 1,5 cm, глатки са ресастим трихомима на маргинама;

Подгрупа 1 – листови велики, објајасте, са црвеним врховима (*S. tectorum*);

Подгрупа 2 – листови дуги око 2,5 cm, обланцеолатни, зелени или зеленкасти, са израженим и црвено-браон обојеним врхом (*S. dolomiticum*);

Подгрупа 3 – листови мањи од листова претходне групе, као и цветна стабла (*S. constrictum* Jord. & Fourt);

Подгрупа 4 – листови обланцеолатни са беличастом воштаном превлаком и црвеним врхом (*S. calcareum*);

Подгрупа 5 – листови исти као претходни али са неизраженим врхом (*S. schlehanii* Schott);

Подгрупа 6 – листови исти као код претходне подгрупе али светлије зелене боје (*S. blandum* Schott);

Подгрупа 7 – листови исти као код претходне подгрупе али су биљке мање (*S. pallescens* Jord. & Fourr.).

Група 2 *S. fimbriatum* – листови розете са дужим и гушћим цилијама у односу на претходну групу, трихоми присутни на лицу и наличју листа.

Група 3 *S. montanum* – листови без трихома на лицу листа, без изражених цилија на маргинама.

Група 4 *S. aracnoideum* – мале биљке са врховима централних листа розете повезаних мрежом финих, белих, трихома.

Целина 2: врсте са жутиим цветовима.

Huber (1970), на основу карактеристика индументума листа розете дели род *Sempervivum* на три секције: ***Arachnoidea* Lehm. & Schnittsp.** – обухвата врсте са „чуперком“ трихома на врху листа розете; ***Ciliata* Lehm. & Schnittsp.** – обухвата врсте са голим или длакавим листовима розете на чијим маргинама и наличју су развијени дуги трихоми, жлездасти трихоми одсуствују; ***Glandulosa*** – обухвата врсте са жлездастим трихомима развијеним на лицу и наличју листа. Међутим, оваква подела рода је углавном напуштена. Супротно, Коноп (1987) цео род дели на две групе у односу на боју цветова, тј. на црвеноцветне и жутоцветне чуваркуће, што је и даље често прихваћена неформална подела рода. Поред поменутих, издвојен је и већи број таксономски сложених група односно агрегата, група или комплекса врста (**табела 2-1**). Комплексност ових група огледа се у недовољној морфолошкој диференцираности између таксона које обухватају, већег броја интерспецијских таксона, неразјашњеног статуса и изузетно компликоване номенклатуре њихових припадника.

Табела 2-1. Издвојени комплекси врста рода *Sempervivum* на основу морфолошких сличности (напомена: таксономски статус приказаних врста може варирати у зависности од коришћеног система класификације, ревизије групе или схватања одређених аутора).

Sempervivum brevipilum комплекс (Neeff, 2005)	<i>S. armenum</i> , <i>S. brevipilum</i> , <i>S. gillianii</i>
Sempervivum ciliosum комплекс (Jovanović et al., 2018)	<i>S. ciliosum</i> , <i>S. galicum</i> , <i>S. jakucsii</i> , <i>S. klepa</i> , <i>S. octopodes</i>
Sempervivum davisii комплекс (Muirhead, 1969)	<i>S. artvinense</i> , <i>S. brevipetalum</i> , <i>S. davisii</i> , <i>S. furseorum</i>
Sempervivum marmoreum комплекс (Favarger & Zésiger, 1964)	<i>S. ballsii</i> , <i>S. erythraeum</i> , <i>S. macedonicum</i> , <i>S. octopodes</i>
Sempervivum marmoreum комплекс (Letz, 2009)	<i>S. assimile</i> , <i>S. blandum</i> , <i>S. erythraeum</i> , <i>S. marmoreum</i> , <i>S. matricum</i>
Sempervivum montanum комплекс (Zahradníková, 1985)	<i>S. carpathicum</i> , <i>S. montanum</i>
Sempervivum ruthenicum комплекс (Jovanović et al., 2018)	<i>S. kindingeri</i> , <i>S. leucanthum</i> , <i>S. ruthenicum</i> , <i>S. zeleborii</i>
Sempervivum tectorum комплекс (Gallo & Jarvis, 2016)	<i>S. alpinum</i> , <i>S. andreanum</i> , <i>S. arvernense</i> , <i>S. boutignyanum</i> , <i>S. calcareum</i> , <i>S. glaucum</i> , <i>S. riccii</i> , <i>S. tectorum</i>

Како наводе Thiede и Eggli (2007) „ноторно тешка“ таксономија рода *Sempervivum* последица је и ретикуларне (мрежасте) еволуције припадајућих врста, односно веома учестале појаве хибридизације. Честа интерспецијска хибридизација у природним стаништима позната је за већину родова породице Crassulaceae (Uhl 1992; 't Hart et al., 1993; 't Hart, 1997; Thiede & Eggli, 2007; Yost et al., 2013), при чему ни род *Sempervivum* није изузетак. Способност да врсте овог рода спонтано хибридују у природним стаништима је одавно позната, чему сведочи и чињеница да су до друге половине 19. века били идентификовани хибриди између, до тада описаних, алпских врста са симпатричким ареалима ('t Hart et al., 2003). Претпоставља се да је већина до сада описаних природних хибрида овог рода настала у глацијалним рефугијумима током Кварта (Klein & Kadereit, 2016). Честа хибридизација, нарочито између симпатричних врста и цитотипова у централној и јужној Европи ('t Hart et al., 2003), врста са алопатричким ареалима (Klein & Kadereit, 2016), или пак различитих линија (или удаљених популација) једне врсте (Fabritzek et al., 2021) отежава таксономску карактеризацију, обзиром да хибридне индивидуе у великој мери подсећају на родитељске врсте или популације. Klein и Kadereit (2016) су демонстрирали да често овакве индивидуе могу скоро у потпуности делити фенотип са једном од родитељских врста те да се њихови интраиндивидуални полиморфизми могу доказати само

нуклеарним и хлоропластним маркерима. Исто тако, хибриди таксони су веома често фертилни, обзиром да значајна редукција у вијабилности полена и количине продуктованих семена није уочена код хибридних индивидуа (Favarger et al., 1968; Smith, 1981). Управо претходно наведене особине довеле су до двосмисленог тумачења таксономског статуса многих таксона овог рода.

Таксономској инкозистентности допринела је и недовољна истраженост врста овог рода у одређеним деловима ареала. Већина врста распрострањених у западном делу ареала релативно је добро истражена са таксономског, морфолошког, филогенетског и биогеографског аспекта. Међутим, одређени аутори указују на недовољну изученост балканских и азијских таксона чуваркућа, нарочито са морфо-анатомског и таксономског аспекта ('t Hart et al., 2003; Karaer et al., 2011), што иде у прилог већ наведеним инконзистентностима у погледу претпостављеног броја врста овог рода које природно настањују дати простор. За простор Балканског полуострва се још не може поуздано рећи колико врста рода *Sempervivum* га настањује, обзиром на неразјашњене таксономске релације, иако се сматра да је врстама један од диверзитетнијих региона, па чак и потенцијалним центром диверзитета ('t Hart et al., 2003). Док се у „*Florae Europaeae*“ за простор Балкана наводи 7 врста (Parnell & Favarger, 1993), у регионалним флорама тај број износи 17 (Gajić, 1972; Domac, 1979; Hagemann, 1986; Micevski, 1998; 't Hart, 2002; Varina et al., 2017), што представља значајну разлику и указује на неопходност додатног проучавања балканских таксона овог рода.

Још један од извора таксономских несагласности у оквиру рода *Sempervivum* су и контрадикторна мишљења о позицији рода *Jovibarba* чији је таксономски статус предмет дебате већ дуго времена. Док једна група аутора, на основу изражених морфолошких сличности, класификује род *Jovibarba* као секцију у оквиру рода *Sempervivum s.l.* (De Candolle, 1828; Koch, 1837; Preager, 1932; Jacobsen, 1954; 't Hart et al., 2003), други овај род сматрају подродом рода *Sempervivum* (Lehmann & Schnittspahn, 1856; Baker, 1874; Huber, 1957). Међутим, значајне морфолошке, карполошке, палинолошке и цитолошке разлике условиле су, наизглед, оправдано раздвајање поменутих родова (Oriz, 1852; Smith, 1979; Parnell & Favarger, 1993; Marhold, 2011). Као најзначајније разлике између родова *Jovibarba* и *Sempervivum* издвајају се:

- Врсте рода *Jovibarba* вегетативним путем размножавају се деобом розете од њеног центра ка периферији, дајући на тај начин две или више нове розете (*J. heuffelii* (Schott) Á. Löve & D. Löve), или столонама (*J. globifera* (L.) J. Parn.). Листови розете са добро развијеним, чврстим, цилијама на ободу листа.

- Цветови у збијеним цвастима, хексамерни, звонастог облика (Parnell & Favarger, 1993);
- Поленова зрна представника рода *Jovibarba*, за разлику од поленових зрна рода *Sempervivum*, су овална, са егином која је тања и без орнаментике (Parnell, 1991);
 - Представници рода *Jovibarba* продукују семена крушкастог облика у поређењу са чешће вретенастим семенима представника рода *Sempervivum* (Zonneveld, 2005; Knapp, 1994; 't Hart & Berendsen 1980; Bârcă & Niculae, 2008; Nikolić, 2015);
 - У погледу броја хромозома, врсте рода *Jovibarba* поседују $n = 19$ за разлику од често тетраплоидних *Sempervivum* врста које могу имати $n = 16-19, 21, 32, 34, 36, 38, 40, 42, 54$ хромозома (Favarger, 1953; Uhl, 1961a; 't Hart, 2002; Thiede & Eggli 2007).

Овакво раздвајање родова подржано је и већим бројем молекуларних филогенетских студија које су указале на монофилетско порекло оба рода (Mort et al., 2001; Mort et al., 2010; Topalov et al., 2006; Šinko et al., 2013; Klein & Kadereit, 2015; Messerschmit, 2020). Поједини аутори, о чему је већ и било речи, на основу резултата секвенционирања пластома и даље сматрају да *Jovibarba* и *Sempervivum* требају бити класификовани у оквиру једног рода или да још нема чврстих доказа за њихово раздвајање (Kan et al., 2024; WFO, 2024). У прилог томе да *Jovibarba* и *Sempervivum* требају бити посматрани као засебне таксономске јединице, тј. родови, говори и чињеница да до спонтане хибридизације између представника ових родова, било у природним стаништима или у култури, не долази (Zonneveld, 2005). Уколико, у ретким случајевима, и дође до хибридизације хибриди су стерилни, како тврде Favarger и сар. (1968) који су описали случај хибридизације између врста *J. hirta* (L.) Opiz (= *J. globifera* subsp. *hirta* (L.) J. Parn.) и *S. montanum*. Zonneveld (2005) наводи да је могуће у гајеним условима укрштање између *J. hirta* и *S. montanum* или *S. calcareum* или између врста *J. sobolifera* (Sims) Opiz (= *J. globifera*) и *S. marmoreum*, иако то њему, и поред многобројних покушаја, никада није пошло за руком. Поред ових неуспешних покушаја, Zonneveld (2005) је успео да укрсти *J. hirta* и представнике рода *Sempervivum*, али је ова хибридизација резултирала стерилним потомством.

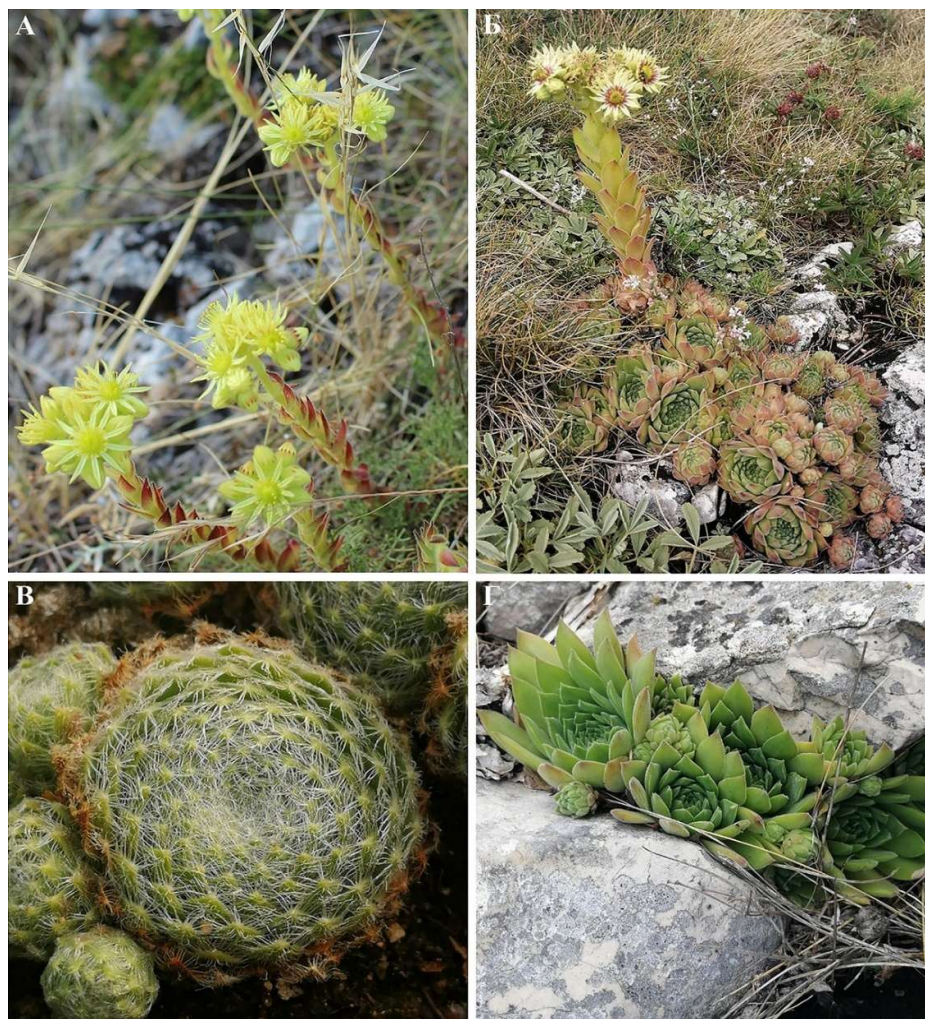
2.3. Жутоцветне врсте рода *Sempervivum* Балканског полуострва

Балканско полуострво, у складу са својим флористичким и вегетацијским карактеристикама, представља један од најзначајнијих центара флористичког диверзитета Европе и света (Hewitt, 2011; Nieto Feliner, 2014; Rašetnik & Španiel, 2022). Простирући се између Јадранског мора на југозападу, Јонског и Егејског мора на југу и југозападу, Црног мора на североистоку и линије коју чине реке Соча, Сава и Дунав на северу (Reed et al., 2004), Балканско полуострво је, нарочито током Миоцена и Плиоцена, представљало главни извор постгласијалне колонизације, дисперзије и викаријантне специјације (Nieto Feliner, 2014). Завидан биолошки диверзитет овог региона последица је не само наведених процеса већ и геолошке историје Балканског полуострва, односно формирања и прекидања копнених мостова између овог и суседних региона али и дуготрајне размена флоре са Азијом (Tzedakis, 2004; Bardy et al., 2011).

Географски положај, топографска комплексност као и хетерогеност животне средине у погледу едафских, педолошких, климатских и микроклиматских услова, уз обиље високих планинских венаца, учинили су Балканско полуострво повољним стаништем за бројне *Sempervivum* врсте, те тако овај регион представља један од важнијих центара специјације овог рода у оквиру простора обухваћеног њиховим природним ареалом (t Hart et al., 2003). На простору обухваћеном централним, јужним и источним деловима Балканског полуострва могу се издвојити две групе, односно комплекса, сродних жутоцветних таксона рода *Sempervivum* (слика 2-5). Један од комплекса, *Sempervivum ciliosum* комплекс, у складу са тренутним схватањима, обухвата балканске ендемичне таксоне *S. ciliosum* s.s. Craib, *S. galicum* (Sm.) Micevski, *S. jakucsii* Pénzes, *S. klepa* Micevski, и *S. octopodes* Turrill. Други комплекс, *S. ruthenicum*, обухвата *S. kindingeri* Adamović, *S. leucanthum* Pančić, *S. ruthenicum* s.s. Schnittsp. & C. B. Lehm. и *S. zeleborii* Schott. Док су *S. leucanthum* и *S. kindingeri* ендемични елементи флоре Балканског полуострва, *S. ruthenicum* и *S. zeleborii* се карактеришу распрострањењем које превазилази границе Балканског полуострва. Подручје дистрибуције ових таксона обухвата делове равничарских области од Балканског полуострва преко Румуније, Украјине и Крима до западних делова Русије (Prokudin, 1987; Ciocîrlan, 1988; Jalas et al., 1999).

Наведени комплекси врста међусобно се могу разликовати, пре свега, на основу квалитативних, а затим и квантитативних, карактеристика розета и цветова. Врсте

обухваћене *S. ciliosum* комплексом карактеришу се: релативно малим розетама затвореног, лоптастог, типа, листовима розете са упадљиво дугим ($> 2\text{ mm}$) и донекле међусобно испреплетаним трихомима маргиналних и апикалних делова суседних листова (у даљем тексту маргинални и апикални трихоми), релативно ниским цветним стаблом, преовлађујуће жутим или зеленкастим круничним листићима (понекад је при основи присутна пурпурна мрља) и жутозеленим (ретко љубичастим или пурпурним) филаментима прашника (Hagemann, 1986; Micevski, 1998; 't Hart, 2002) (слика 2-5А,В).



Слика 2-5. Хабитус и розете врста *S. ciliosum* (А-В) представника *S. ciliosum* комплекса и *S. zeleborii* (Б-Г) представника *S. ruthenicum* комплекса (фото: Јовановић, М., Златковић, Б. 2018).

Насупрот претходним, врсте комплекса *S. ruthenicum* одликују се релативно крупним, отвореним, розетама, маргинални трихоми листова розете кратки ($< 2\text{ mm}$), међусобно нису испреплетени, крунични листићи зеленкасто-жути до бели са у базалном

делу присутном (или ретко одсутном) пурпурном мрљом и најчешће пурпурним (ретко скоро белим) филаментима прашника (Velev, 1970; Hagemann, 1986; Micevski, 1998; 't Hart, 2002) (слика 2-5Б-Г).

Изражена морфолошка сличности између наведених таксона и постојање значајног броја морфотипова који су резултат високо изражене особине фенотипске пластичности, као и способност спонтане хибридизације у природним стаништима резултирали су значајним разликама у тумачењу таксономског статуса наведених таксона у третманима рода различитих аутора, те је интрагенеричка таксономија ових група и даље неразјашњена. Такође, осим неретко оскудних описа и података о дистрибуцији датим у едицијама попут „*Florae Europaeae*“ (Parnell & Favarger, 1993), „*Atlas Florae Europaeae*“ (Jalas et al., 1999) и регионалним флорама (Velev, 1970; Gajić, 1972; Hagemann, 1986; Micevski, 1998; 't Hart, 2002) до скоро није било опсежнијих студија морфолошке варијабилности наведених таксона. Ово додатно доприноси недовољном познавању степена и образаца варијабилности и морфолошког разграничења као и интер- и интраспецијских таксономских релација наведених таксона.

2.3.1. Таксономија *Sempervivum ciliosum* комплекса

У оквиру комплекса *S. ciliosum* различити аутори су класификовали припадајуће таксоне као врсте, подврсте или форме, при чему међусобни односи и систематска позицији таксона овог комплекса у великој мери одступају и понекад резултују скоро насумичним премештањем инфраспецијских таксона од једне до друге врсте ('t Hart et al., 2003).

Од таксона овог комплекса, постигнут је консензус једино у погледу таксономског статуса *S. ciliosum* s.s., који је увек посматран као добро дефинисана и диференцирана врста (Praeger, 1932; Hagemann, 1986; Parnell & Favarger, 1993; 't Hart, 2002; 't Hart et al., 2003; WFO, 2024). *Sempervivum ciliosum* описао је 1914. године William Grant Craib (Bull. Misc. Inform. 379, 1914), као биљка са упадљиво дугим, белим, трихомима на наличју и маргинама листова розете, бледо зеленим круничним листићима дугим од 8 до 12 mm и 1,5-2 mm широким, и бледим, кратко жлездасто длакавим, филаментима прашника. Како наводи сам аутор, врста је описана са материјала који се налазио у Краљевској Ботаничкој Башти у Лондону (енгл. *Kew Royal Botanical Gardens*) и Ботаничкој башти у Кембриџу (енгл. *Cambridge University Botanic Garden*) али тачно географско порекло

типског примерка није са сигурношћу утврђено, те информације о *locus classicus*-у остају непознате. Са друге стране, поједини аутори сматрају да материјал води порекло са планине Рила (Бугарска), обзиром на чињеницу да Јосиф Панчић описује ову врсту под истим називом још 1888. године у „*Regius hortus botanicus belgradensis 1887. Enumeratio plantarum vascularium Florae Serbiae*“ али се касније назив одбацује као *nomen nudum* због недостатка детаљног описа врсте и честог довођења у везу са *S. leucanthum*. Постоји могућност да се типско налазиште ове врсте налази на локалитету описаном као “стеновити предели изнад ушћа реке Рило” (Pančić, 1886) али исто тако и да се овај опис односи на типско налазиште врсте *S. leucanthum*. Историјски, велики број назива повезиван је са овом врстом, али су исти били одбацивани као нелегитимни или су сматрани синонимима. Као такви наводе се:

= *S. borisii* Degen & Urumov (Magyar. Bot. Lapok 13: 176, 1915). Ова врста, као нова за науку објављена је након само три дана од објављивања Craib-овог описа у децембру 1914. године, те се из тог разлога сматра да *S. ciliosum* Craib има номенклатурну предност. У самом опису врста нису наведене значајне разлике, осим што се *S. borisii* карактерише постојањем дужих трихома на целој биљци. Такође, Degen и Urumov у оригиналном опису наводе да се *locus classicus* налази „*ad Pančarevo non procul Sofia*“ у Бугарској. Супротно овоме, управо због наведених разлика у оригиналним описима, 't Hart и сар. (2003) сматрају да је *S. borisii* синоним *S. ciliosum* subsp. *ciliosum*.

= *S. borisii* subvar. *ciliosum* (Panč.) Hayek (Prodr. Fl. Penins. Balcan. 1: 621, 1924)

= *S. ciliosum* subsp. *borisii* (Degen & Urum.) Köhlein (Freiland Sukkulanten: 97, 1977)

= *S. ciliosum* var. *borisii* (Degen & Urum.) Ingw (Gen. Sempervivum: 7, 1943)

= *S. ciliosum* f. *borisii* (Degen & Urum.) Jacobsen (Natl. Cact. Succ. J. 13: 77, 1958)

= *S. ciliosum* var. *borisii* (Degen & Urumov) P. Mitchell (*Sempervivum* Soc. J. 10: 20; 1979)

= *S. wulfenii* var. *skorpilii* Velen. (Sitzungsber. Königl. Böhm. Ges. Wiss., Math. - Naturwiss. Cl. 5, 27:51, 1902)

– *S. wulfenii* sensu Velen (non Hoppe; Fl. Bulg.: 188, 1891) [non Mert. & W. D. J. Koch; Röhl., Deutschl. Fl. ed. 3: 386, 1831]

= *S. leucanthum* Pančić var. *ciliosum* (Pančić) Hayek (Prodr. Fl. Penins. Balcan. 1: 621, 1924)

= *S. jakucsii* Péntes (Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung. 57: 169, 1965)

У досадашњој литератури у оквиру ове врсте различити аутори издвајају две подврсте:

1. *Sempervivum ciliosum* subsp. *ciliosum*: распрострањена у Северној Македонији, Албанији, Грчкој и Бугарској. Од типске врсте се разликује по лимун жутим круничним листићима величине $10-12 \times \pm 1,5 \text{ mm}$, жутим филаментима и обично дугим, ретко веома кратким, столонама ('t Hart, 2002; 't Hart et al., 2003). У оквиру ове подврсте издваја се *S. ciliosum* var. *galicicum* A. C. Smith, који се пак према другим ауторима сматра засебном врстом (Micevski, 1998). Поједини аутори (Niederle, 2014; WFO, 2024) у оквиру типске подврсте издвајају и варијетет *S. ciliosum* var. *micevski* Niederle (= *S. klepa*).
2. *Sempervivum ciliosum* subsp. *octopodes* (Turrill) Zonn.: распрострањена у југозападним деловима Северне Македоније (Баба планина - Пелистер), мада се претпоставља да се може наћи и у Грчкој ('t Hart, 2002). Карактерише се бледо жутим, у бази љубичастим или пурпурним, круничним листићима величине $\pm 8 \times \pm 1,5 \text{ mm}$, (бледо)љубичастим филаментима прашника и веома дугим столонама (Zonneveld, 1999; 't Hart et al., 2003). Такође, како наводе 't Hart и сар. (2003) *S. jakucsii* треба посматрати само као синоним ове подврсте. Дата подврста се често сматра добро дефинисаним врстом *S. octopodes* Micevski.

Sempervivum octopodes као нову врсту за науку описао је William Turrill 1937. године (Gard. Chron., ser. 3, 102: 303), са биљака које је пронашао на Пелистер врху планине Баба у Северној Македонији. Како се наводи, од сродне врсте, *S. ciliosum*, разликује се на основу црвенкасто-браон врха листова розете, љубичастих филамената прашника и базалног дела круничних листића као и великог броја столона на чијим крајевима се развијају ситне розете. У оквиру ове врсте Turrill описује и варијетет, *S. octopodes* var. *apetalum*, који се наводно од типске врсте разликује по одсуству круничних листића, присуства већег броја сегмената чашице, знатно већих розета и дужих столона. Међутим, многи аутори не оправдавају издвајање *S. octopodes* у засебну врсту, већ је, због изражене морфолошке сличности, редукују на ниво подврсте у оквиру врсте *S. ciliosum* (Zonneveld, 1999; 't Hart, 2002; 't Hart et al., 2003; Klein & Kadereit, 2015; WFO, 2024), као што је већ објашњено у претходном делу. Насупрот овоме, Parnell и Favarger (1993) у „Florae Europae“ као и Micevski (1998) у „Flora na Republika Makedonija“, издвајају овај таксон као добро дефинисану врсту. Са друге стране, Zonneveld (1999) износи занимљиву хипотезу о хибридном пореклу *S. octopodes*, односно *S. ciliosum* subsp. *octopodes*. Како наводи, укрштање између диплоидних

индивидуа ($2n = 34$) *S. ciliosum* и *S. octopodes* у природи је веома често и резултира фертилним потомством. Међутим, разлике између хибридних индивидуа и *S. ciliosum* су мале па, како сматра, оне требају бити посматране само као подврста у оквиру *S. ciliosum* коју именује *S. ciliosum* Craib subsp. *octopodes* (Turrill) Zonneveld comb. nov. Такође, у свом излагању Zonneveld (1999) *S. jakucsii* и *S. octopodes* сматра синонимима. Међутим, из навода Zonneveld-а (1999) „...с обзиром на морфолошке разлике је најбоље узети у обзир *S. octopodes* (са *S. jakucsii* као синонимом) као подврсту *S. ciliosum*“, остаје заправо нејасно да ли се индивидуе означене као *S. octopodes* или *S. ciliosum* subsp. *octopodes* сматрају хибридима. Различита гледишта аутора о самом пореклу и таксономском статусу *S. octopodes* изискују детаљније анализе варијабилности у циљу реевалуације таксономских односа са сродним врстама. Занимљиво је да Favarger и Zésiger (1964) описују *S. octopodes* као балканску микроврсту и заједно са *S. macedonicum*, *S. ballsii*, *S. erythraeum* је сврставају у оквиру комплекса *S. marmoreum*.

Sempervivum jakucsii, као нову врсту за науку, описао је Antal Péntzes 1965. године (Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung. 57: 169). Врста је, према наводима Péntzes, описана са материјала пореклом из Албаније, тачније са кречњачких стена планине Mali That (алб. *Mali i Thatë*). Међутим, многи аутори и релевантне check-liste *S. jakucsii* сматрају само синонимом, хетеротипским синонимом или конспецифичним таксоном *S. ciliosum* (Parnell, 1988; Barina et al., 2013; WFO, 2024), или га пак поистовећују са *S. octopodes* (Zonneveld, 1999; 't Hart et al., 2003). Овакво гледиште потиче од чињенице да у првом детаљном опису Péntzes није указао на значајне морфолошких карактеристике на основу којих би се могли разликовати *S. jakucsii* и *S. ciliosum*. Ово донекле и није у потпуности тачно обзиром да је *S. jakucsii* описан као биљка са мањим розетама, већим цветовима са већим бројем делова по циклусу цвета (12-18), донекле мањим круничним листићима и љубичастим филаментима прашника. Управо оваква боја прашника указује на постојање значајних разлика у поређењу са *S. ciliosum*, али исто тако и указује на већу сличност са *S. octopodes*.

Sempervivum klepa је као нову врсту за науку описао Kiril Micevski 1998. године (Flora Mac. 1(4): 1095). Описана је са силикатних стена планине Клепа у Северној Македонији, које уједно представљају и једино њено, до сада познато, налазиште. У односу на *S. ciliosum* и сродне врсте, *S. klepa* се разликује по мањим розетама, листовима розете са маргиналним трихомима дужине 2-4 mm, краћем цветном стаблу, мањим цветовима и цветним деловима. Међутим, ова врста се у новије време сматра новом

подврстом и варијететом у оквиру *S. ciliosum* - *S. ciliosum* subsp. *micevskii* (Micevski) Niederle var. *micevski* Niederle (Niederle, 2014; WFO, 2024). Како наводи Niederle, биљке са врха планине Клепа се разликују од оригиналног описа које је представио Micevski и у погледу вегетативних делова подсећају више на *S. ciliosum* var. *galicicum* док се у погледу цветова више подсећа на биљке из популација пронађених пар стотина метара испод врха Клепе. Највеће разлике између ових популација, на које упућује Niederle, јесу у погледу индументума листова розете, те тако наводи да биљке које се могу наћи на врху Клепе имају у потпуности длакаво наличје листова розете док су код биљака са нижих локалитета трихоми развијени само дуж централног ребра на наличју листова. Такође, Niederle сугерише да је сама употреба епитета *klepa* неприхватљива јер сматра да таксон који је описао Micevski уопште не расте на врху Клепа већ на кречњачким стенама између села Горно Чичево и врха Клепе. Због свега овога, Niederle сматра да је *S. klepa* заправо екотип *S. ciliosum*, који се од њега разликује по светло жутом и на наличју густо длакавим круничним листићима, те зато никако не може имати ранг врсте. Међутим, треба имати у виду да је Niederle овакве закључке донео на основу фотографија индивидуа популација са планине Клепа.

Sempervivum galicicum је описао Alan C. Smith 1978. године (Sempervivum Soc. J. 9: 77). На основу Smith-ових навода и сопствених истраживања Micevski даје први детаљни опис ове врсте, сада под називом *S. galicicum* (Smith) Micevski (Flora Mac. 1043-1044, 1998). Овај таксон сматра се ендемитом планине Галичица (Северна Македонија), где настањује кречњачке стене и камењаре изнад 1400 метара н.в. Као што већ објашњено, *S. galicicum* је често сматран само синонимом или варијететом *S. ciliosum* (Hart et al. 2003; WFO, 2024) на бази слабо изражених морфолошких разлика између ова два таксона. Наиме, *S. galicicum* се од *S. ciliosum* разликује на основу мањих розета, дужих листова розете, мањих цветова и цветних делова.

2.3.2. Таксономија *Sempervivum ruthenicum* комплекса

Таксономски односи и статус именованих таксона комплекса *S. ruthenicum* су, донекле, у већој мери разјашњени у односу на таксономске релације између таксона претходног комплекса. Свакако, услед непостојања детаљнијих студија које се баве морфолошком и молекуларном карактеризацијом таксона овог комплекса оправданост њиховог подизања на ранг врсте још увек није у потпуности подржана.

Sempervivum ruthenicum описали су, као нову врсту за науку, Georg Friedrich Schnittpahn и Carl Bernhard Lehmann 1855. године (Flora 38: 5), као биљку отвореног типа розете, посебно у летњим месецима, са листовима розете прекривеним кратким трихомима и круничним листићима светло жуте боје. Међутим, у свом опису они се позивају на претходни, веома кратки, опис дат од стране Koch-a (Curt. bot. Mag. Vol. 15 t. 507, 1801) у коме је он наводи као *S. globiferum*, претпостављајући да се ради о истој врсти. Такође, оба ова описа базирана су на биљкама које су биле гајене у ботаничким баштама или приватним колекцијама, без индиција о географском пореклу биљног материјала, те из њихових навода конкретан *locus classicus* остаје непознаница. Историјски, велики број назива довођен је у везу *S. ruthenicum*:

= *S. braunii* Funck ex W. D. J. Koch (Deutschl. Fl. Abbild. Abt. 1, 67: 4, 1835)

= *S. zeleborii* Schott (Oesterr. Bot. Wochenbl. 7: 245, 1857)

= *S. globiferum* subsp. *ruthenicum* Koch (Syn. Fl. Germ. Helv. ed. 2: 262, 1843)

= *S. globiferum* var. *ruthenicum* Koch (Syn. Fl. Germ. Helv. ed. 2: 262, 1843)

= *S. cappadocicum* Boissier (Fl. Orient 2: 797, 1872)

= *S. arenarium* Steven (*nom. illeg.*, Gard. Chron. II. 104, 1874)

= *S. wulfenii* subsp. *ruthenicum* (C. B. Schnittpahn & Lehmann) Stoj. & Stef. (Fl. Bulg. 1: 545, 1924)

Иако Muirhead (1966) наводи *S. braunii* као синоним за *S. ruthenicum*, Praeger (1932) констатује да се овај назив пре односи на *S. stiriicum* Wettst. ex Hayek (= *S. montanum* subsp. *stiriicum* (Wettst.) Wettst.). Даље, до скоро је често у употреби, мада погрешно, био и назив *S. globiferum* за популације *S. ruthenicum* из југоисточне Европе (Русија) и жутоцветне чуваркуће са територије Кавказа и Турске ('t Hart et al., 2003). Иако су тренутно скоро сви називи у прошлости коришћени за описивање *S. ruthenicum* одбачени, поједини аутори и даље не оправдавају издвајање *S. ruthenicum* и *S. zeleborii* у засебне, диференциране, врсте. Како наводи Velenovský (1891) уколико су у популацијама *S. ruthenicum* присутне индивидуе код којих су доњи део круничних листића и филаменти љубичасто обојени такве индивидуе треба сматрати формом названом *S. zeleborii*. Овакво гледиште подржавају и други аутори (Velev, 1970; 't Hart et al., 2003; WFO, 2024) јер, како сматрају, морфолошке разлике које би биле довољне за раздвајање ова два таксона су недовољно изражене.

Треба имати у виду да су готово сви претходно наведени називи у датој литератури били наведени као синоними врсте *S. globiferum*, односно назива који се

данас употребљава за врсту која припада роду *Jovibarba* (= *J. globifera*) (WFO, 2024). Међутим, неопходно је истаћи да се у свим овим описима, па чак и на илустрацији коју је у свом раду представио Koch (1841), истиче особина изражене длакавости листова розете као и звездасто распоређених круничних листића, особина које иначе одсуствују код представника рода *Jovibarba*. Boissier (1872) у својим наводима чак сврстава *S. cappadocicum* у секцију *Eusempervivum* и јасно наводи разлике у грађи цвета између ове и секције *Jovisbarba*. Из претходног, јасно је да се назив *S. globiferum* у оригиналу није односио на било коју врсту рода *Jovibarba*, што додатно указује на неопходност раздвајања ова два рода и у номенклатурном смислу.

Sempervivum zeleborii је први детаљно описао Heinrich Wilhelm Schott 1857. године (Oesterr. Bot. Wochenbl. 7: 245) као биљку са розетама већим од 5 cm у пречнику и густо длакавим и при врху црвеним листовима розете, са бледожутим, по ободу жутозеленим и длакавим, круничним листићама и жутиим прашницима. Оригинално, епитет врсте је дат као „*zelebori*“, без једног и, али како истичу Voss и сар. (1983) ово се мора искључиво сматрати типографском грешком. Како Schott даље наводи, типски примерци на основу којих је описао ову врсту пореклом су из Србије. Међутим, детаљније информације о типском локалитету није представио, обзиром на то да је биљке прикупио Johann Zelebor на својим истраживањима кроз Србију, а како се дуго претпостављало лектотипски примерак није постојао. Међутим, Parnell (1988) проналази лектотип у Хербаријуму у Будимпешти (BP) уз који стоји опис „Serbian Mt. Stoll, cult.“ што недвосмислено указује на *locuss classicus*. Као што је већ истакнуто, услед, наиме, минималних морфолошких разлика *S. zeleborii* се често поистовећује са *S. ruthenicum*. Тако, 't Hart (2002) истиче да се популације из југозападнoг дела ареала *S. ruthenicum* означавају као *S. zeleborii*. Исте констатације износе и Jalas и сар. (1999) истовремено наглашавајући неопходност утврђивања разлика између ове две групе популација. Насупрот њима, Parnell и Favarger (1990) указују на постојање недвосмислених разлика између ових таксона, наглашавајући да се *S. zeleborii* карактерише мањим свим деловима биљака а нарочито нектарија у односу на *S. ruthenicum*. Parnell и Favarger (1990) своја запажања темељили су и на студији Muirhead (1966), која је тврдила да су многи хербарски примерци означени као *S. zeleborii* заправо припадали сродним врстама, при том представивши нови опис ове врсте. Међутим, лектотипификација Parnella и Favargera одступа од прихваћене интерпретације од стране Muirhead (1966), пре свега на бази разлика у величини цветова, облика чашичних листића, облика и величине нектарија, карактеристика индумента карпела и листова розете, потврђујући

претпоставку да *S. zeleborii* и *S. ruthenicum* јесу различите врсте. Овакве опречне тврдње различитих аутора упућују на значај поновне реevaluације њиховог таксономског статуса.

Sempervivum kindingeri је 1904. године описао Лујо Адамовић (Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss., Wien. Math.-Naturwiss. Kl. 74: 125) као биљку са кратким столонама, листовима розете лабаво распоређеним и прекривеним густим индументумом сачињеним од жлездастих трихома, 12-мерних, субсесилних, цветова са круничним листићима боје слоноваче, у бази црвенкасто обојених, и филаментима прашника боје воска прошараних црвеним линијама. Као *locus classicus* и станиште Адамовић наводи пукотине стена у термофилним стаништима између места Зелениково и Велес у Северној Македонији. Док Parnell и Favarger (1993), као и Micevski (1998) и Haggemann (1986) подржавају издвајање *S. kindingeri* као добро дефинисане врсте, 't Hart (2002) као и 't Hart и сар. (2003) примећују да је овакво становиште неоправдано и истичу да је најбоље *S. kindingeri* сматрати синонимом *S. leucanthum*. Њихова констатација базирана је на чињеници да од описивања врсте, није утврђено њено присуство на типском локалитету, као и на постојању изражених морфолошких сличности са *S. leucanthum* чије се популације могу наћи у непосредној близини популација означених као *S. kindingeri*. Иако је Адамовић (1904) у свом опису навео да је ова биљка чак и на први поглед јасно и неупоредиво распознајљива по индументуму, боји, величини и облику листова розете и круничних листића у поређењу са сродним врстама, издвајање *S. kindingeri* у ранг врсте је и даље упитно.

Sempervivum leucanthum као нови таксон за науку описао је Јосиф Панчић 1883. године (Elem. Fl. Bulg. 30), при том га сврставши у секцију *Eusempervivum*. Како истиче, овај таксон карактеришу релативно мале розете, цветно стабло висине 15-20 cm и 12-мерни цветови са раширеним круничним листићима беличасте боје. Као типски локалитет Панчић наводи планину Рила (Бугарска) где, како даље тврди, биљке расту на каменитом станишту у заједници са *S. tectorum*. У номенклатурном смислу следећи називи су довођени у везу, или сматрани синонимима, овог таксона:

= *S. montanum* var. *erithraeum* Vel. (Fl. Bulg. Suppl. I, 111, 1898; Fl. Bulg. 1: 545, 1924)

= *S. kindingeri* Adamović (Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss., Wien. Math.-Naturwiss. Kl. 74: 125, 1904)

У оквиру ове врсте Velev (1980) издваја два варијетета:

1. *Semprivum leucanthum* var. *leucanthum* (= *S. wulfenii* var. *skorpilii* Vel.) који се од типске врсте разликује по издужено ланцетастим листовима, цветним стаблима висине од 10-20 cm и 11-12-мерним цветовима.

2. *Semprivum leucanthum* var. *ciliolum* (= *S. ciliolum* Pančić, *S. borisii* Deg. et Urum., *S. wulfenii* Vel., *S. ciliolum* Craib) препознатљив по обрнуто ланцетастим, длакавим листовима розете са прилеглим и тврдим трихомима дугим 2-4 mm, цветном стаблу високом 4-10 cm и 12-14-мерним цветовима.

Као што је већ наведено у делу који се односи на *S. ciliolum*, *S. leucanthum* је одувек био довођен у везу са поменутим таксоном, вероватно из разлога оскудног описа *S. leucanthum* датог од стране Панчића (1883). Вероватно из истог разлога, али и наизглед нејасних и малих морфолошких разлика, Velev (1980) сматра *S. ciliolum* варијететом у оквиру *S. leucanthum*. Како примећују 't Hart (2002) и 't Hart и сар. (2003) ови таксони јесу блиско сродни и веома често могу хибридизовати у природним стаништима, нарочито на територији Бугарске на местима где деле ареал или имају симпатричке популације. Како даље наводе, варијабилна боја филамента прашника у појединим популацијама *S. leucanthum* (чија је права боја прашника вероватно љубичаста а не жута како наводи Velev (1980)) вероватно је последица процеса интрогресије са *S. ciliolum*. Иако таксономске релације између *S. leucanthum* и *S. ciliolum* у прошлости нису биле јасно дефинисане, тренутно је уврежено мишљење да су ово два јасно одвојена таксона али са високом вероватноћом хибридизације (Parnell & Favarger, 1993; 't Hart, 2002; 't Hart et al., 2003). Међутим, остаје неопходно решити питање да ли је оправдано *S. kindingeri* сматрати синонимом овог таксона.

2.4. Морфолошке карактеристике у таксономским истраживањима

Морфологија биљака (фитоморфологија) представља једну од фундаменталних грана ботанике која се бави проучавањем форме и структуре биљних организама као и закона који стоје иза промене њихове структуре током онтогеније и филогеније (Sattler & Rutishauser, 1997). Морфологија биљака представља неизоставни корак у изучавању морфолошког диверзитета, онто- и филоморфогенезе, као и утицаја еколошких, абиотичких и биотичких, фактора на формирање биљака.

Иако у теоријском смислу проучавана од давнина, први радови из области морфологије представљени су у 17. веку, а званично термин „морфологија“ 1790. године уводи у науку Johann Wolfgang von Goethe у књизи „Метаморфоза биљака“ (нем. *Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären*). Goethe се стога сматра оцем морфологије биљака као дисциплине и творцем тзв. „класичне морфологије“. Класична морфологија базирана је на премиси да постоје три основне категорије органа: корен, стабло (*caulome*) и листови (*phyllome*), при чему се сви бочни и апикални изданци, укључујући и цветове, сматрају хомологим органима (Goethe, 1790; Arber, 1946; Kaplan, 2022). Дакле, класична морфологија донекле подразумева аристотеловску логику тј. виђење да је сваки орган или корен или стабло или лист. Поједини сматрају да је издвајање ова три органа неоправдано, те да се, у морфометријском смислу, биљке састоје само од корена и саставних јединица - фитомера или метаметра (Howard, 1974; Rutishauser & Sattler, 1985). Међутим, одређени аутори истичу да је овакво тринитарно гледиште у морфологији неоправдано, имајући у виду да подразумева дисконтинуитет међу биљним органима (Sattler & Rutishauser, 1997). Консеквентно, развијено је гледиште морфологије континуума која се не заснива на аристотеловској логици или/или већ на томе да органи чине континуум између категорија класичне морфологије (енгл. *“fuzzy logic”*) (Sattler & Jeune, 1992; Kosko, 1993).

Морфологија се базира на прикупљању, упоређивању и анализирању квантитативних морфометријских (добijених преко линеарних мерења дужине и ширине анатомских компоненти), меристичких, и квалитативних података. У ужем смислу, морфологија се односи само на анализирање линеарних мера, односа и стања спољашњих форми (органа) (Bell, 1991; Sattler & Rutishauser, 1997). У ширем смислу, морфологија обухвата анализирање форме и структуре на нивоу целих биљака, органа, ткива, ћелија и субћелијских компоненти. Стога се може сматрати да морфологија *sensu lato* обухвата и анатомију (Sattler & Rutishauser, 1997) иако Kaplan (2022) указује на, према његовом мишљењу, фундаменталнију позицију и већи значај морфологије у односу на анатомију.

Морфолошки концепти, поред анатомских, физиолошких, генетичких и еколошких, заузимају централно место и значајно доприносе систематским, таксономским, филогенетским и еволуционим ботаничким студијама (Sattler & Rutishauser, 1997; Wanning, 2015; Sattler, 2022). Свакако, треба имати на уму да морфологија биљака својим резултатима пружа значајан допринос наведеним

дисциплинама али се са њима не може поистоветити (Kaplan, 2001). Тако, у систематици и таксономији биљака акценат је на хомологијама у филогенетском смислу, при чему систематика користи морфолошке карактеристике да укаже на разноликост таксономских јединица. У морфологији акценат је на аналогима и конвергентним особинама у филогенетском смислу при чему се различитости користе за тестирање полазних хипотеза без обзира на систематску припадност испитиваних биљака.

2.4.1. Улога морфолошких карактеристика у истраживању рода *Sempervivum*

У оквиру рода *Sempervivum*, морфометријске карактеристике су у великој мери имплементиране у сврхе описивања врста, њиховог раздвајања и реевалуације таксономског статуса. Као такве, у највећој мери се користе: дијаметар розете, дужина, ширина и дебљина листова розете, висина цветног стабла, дужина, ширина и дебљина листова стабла, број цветова у цвасти, дијаметар и број, дужине и ширине чланова различитих циклуса цвета. Ређе су у употреби карактеристике попут броја листова у розети, броја и дужине столона и дужине цветне дршке. Поред поменутих, карактеристике попут степена закривљености, угао апекса и дужине црвенкасто обојеног дела листова розете се примењују веома ретко. Све претходно наведене морфолошке карактеристике у својим студијама користили су, између осталих, и Muirhead (1969, 1965), Parnell и Favarger (1990), Letz и Marhold (1998), Neeff (2005), Kobiv (2007), Letz (2009), Smith (1981), Karaer и Celep (2008, 2010), Karaer и sar. (2010, 2011), указујући на њихов некада већи а некада мањи таксономски значај.

У студији морфометријске евалуације *S. montanum* subsp. *montanum* и subsp. *carpathicum* Letz и Marhold (1998) дужину листа розете поделили су на две линеарне мере: дужина доњег дела листа (од базе до најширег дела) и дужина горњег дела листа (од најширег дела до апекса листа), које су се показале као статистички значајне за разликовање наведених подврста. Управо анализирање опсега варијабилности морфолошких карактеристика омогућило је издвајање оних таксономски значајних као и реевалуацију таксономских односа у оквиру комплекса врста *S. montanum* и *S. davisii* (Letz & Marhold, 1998 и Karaer et al., 2011, респективно). Такође, морфолошке карактеристике омогућиле су адекватнију карактеризацију врста, припадајућих подврста и варијетета (Karaer & Celep, 2008; 2010), што је допринело конструисању детаљнијих идентификационих кључева.

Поред квантитативних неретко су у употреби у квалитативне карактеристике, где се пре свега користе боја и облик чашичних и круничних листића, боја маргине и базалног дела круничних листића и прашника, облик, боја и положај нектарија, а затим и боја и облик листова розете и стабла, тип розете (отворена/затворена), облик цвасти (Smith, 1981; Parnell & Favarger, 1990; Kobiv, 2007; Letz, 2009; Karaer & Celep, 2008, 2010; Karaer et al., 2010, 2011). Од наведених, као најзначајније издвајају се боја круничних листића и прашника, облик нектарија као и облик листова розете, које су веома често у употреби у идентификационим кључевима.

Детаљнијих студија са акцентом на испитивању степена варијабилности и таксономског значаја одређених квантитативних и квалитативних карактеристика у оквиру врста *S. ciliosum* и *S. ruthenicum* комплекса у прошлости скоро и да није било. На значај одређених карактеристика указују идентификациони кључеви, према којима су тип и величина розете, дијаметар цвета, број чланова одређеног циклуса цвета, а нарочито боја круничних листића, као и присуство или одсуство пурпурне мрље у њиховом базалном делу, и боја прашника могу издвојити као значајније (Parnell & Favarger, 1990, 1993; Velez, 1970; Hagemann, 1982; Micevski, 1998; 't Hart, 2002; 't Hart et al., 2003). Parnell и Favarger (1990) додатно истичу високи степен варијабилности и таксономски значај карактеристика попут облика чашичних листића, дужине и боје прашника и дужине и ширине нектарија. На основу ових карактеристика Parnell и Favarger (1990) указују на изражену морфолошку варијабилност и разлике између популација врсте *S. ciliosum* и између *S. ruthenicum* и *S. zeleborii* истичући тако и њихов таксономски значај.

Услед сукулентне природе и изражене фенотипске пластичности, често је тешко одредити значај одређених морфолошких карактеристика, нарочито оних које описују вегетативне делове биљака, попут листова, који могу значајно варирати услед услова животне средине. Стога, у морфометријској евалуацији врста овог рода веома често се прибегава анализирању оваквих карактеристика на биљкама које су претходно подвргнуте процесу аклимације у контролисаним и униформин условима (Letz & Marhold, 1998).

2.5. Анатомске карактеристике у таксономским истраживањима

Иако свој потпуни развој анатомија биљака, као ботаничка дисциплина, доживљава средином 19. века, прве анатомске описе биљака представили су још у 17. веку Marcello Malpighi и Nehemiah Grew (Barclay, 2015; Machado & Oliveira, 2024). Иако дуго изучавана у оквиру морфологије биљака, анатомија биљака, бавећи се описивањем унутрашњих структура биљних организама, данас представља значајну и самосталну ботаничку дисциплину (Hagemann, 1992; Raven et al., 2005). Анатомска истраживања код биљака имају за циљ да грађу и варијабилност унутрашњих структура повежу са морфолошким карактеристикама (Dengler, 2002), развојним процесима, екофизиологијом, систематским, таксономским и филогенетским односима између биљака (Metcalfe & Chalk, 1979; Crang et al., 2018; Sokoloff et al., 2021). Свакако, у релацији између анатомије и морфологије, треба имати у виду да морфолошке карактеристике одређеног биљног органа могу, али не морају, бити резултат његових анатомских карактеристика (Dickison, 2000).

Епидермис и епидермалне структуре веома често представљају фокус анатомских испитивања. Епидермис прекрива све биљне органе остварујући улогу у заштити од биотичких и абиотичких стресора, размени гасова и нутријената између биљака и њихове средине, регулацији раста и пружању механичке потпоре (Glover, 2000; Javelle et al., 2011; Zuch et al., 2022). У грађи епидермиса учествују епидермалне ћелије и стомин апарат. Поред наведених, у епидермалне структуре убрајају се и кутикула, различити типови трихома, специјализовани типови ћелија попут хидатода, сланих жлезда или булиформних ћелија, као високо специјализованих структура, тј. израслина, које обављају широки спектар функција (Glover, 2000; Yuan et al., 2015; Mader et al., 2020; Riglet et al., 2021).

2.5.1. Епидермалне структуре

Диференцијација свих епидермалних структура полази од протодерма ембриона, односно протодермалних ћелија које се могу директно, антиклиналним деобама, или индиректно преко меристемOIDних ћелија (MMCs, енгл. *Meristemoid Mother Cells*) развити у одређени тип епидермалне структуре (Larkin et al., 1996; Javelle et al., 2011; Liu et al., 2021).

Епидермалне ћелије представљају релативно неспецијализован тип ћелија епидермиса које уједно заузимају и највећи удео у његовој изградњи (Glover, 2000; Zuch et al., 2022;). Улога епидермалних ћелија огледа се у њиховој заштитној и механичкој функцији. Величина и облик епидермалних ћелија и антиклиналних зидова је веома варијабилна и може у великој мери зависити од услова животне средине. Њихов облик може варирати од изодијаметричног преко, скоро, правоугаоног, до ћелија са мање или више изувијаним зидовима (енгл. *jigsaw puzzle shapes*) иако се сматра да је ово најређи тип облика епидермалних ћелија (Vöfely et al., 2019). Облик епидермалних ћелија у великој мери је условљен органом на коме се налазе, односно функцијама и обрасцима раста истог (Glover, 2000). Тако, код епидермиса листова се најчешће могу уочити ћелије са антиклиналним зидовима који су великој мери изувијани, што рефлектује раст листа у свим правцима, чиме се омогућава боља механичка заштита мезофила. Са друге стране, епидермалне ћелије органа чији се раст углавном обавља у једном правцу су веома често скоро правоугаоног, облика, са равним антиклиналним зидовима (Glover, 2000). Тип антиклиналних зидова може бити условљен и еколошким условима, па се вијугави зидови чешће јављају код мезофилних док су нешто равнији зидови чешћи код ксерофилних врста (Gifford & Foster, 1989).

Стомин апарат (стома) остварује своју улогу кроз задржавање воде и размену гасова између биљака и њихове средине. Стомин апарат представља обједињен назив за структуру изграђену од ћелија помоћница, ћелија затварачица са задебљалим унутрашњим зидом, стоминог отвора и субстоматозне шупљине. Механизам отварања и затварања стома директно је повезан са концентрацијом CO_2 у ћелијама, као и количином светлости и абсцидинске киселине (Hanstein et al., 2001; Shimazaki et al., 2007) које утичу на активност и пермеабилност анјонских канала у мембранама ћелија затварачица, омогућавајући пролазак осморегулаторних анјона попут H^+ , K^+ , Cl^- и малата. Услед овога долази до промена, тј. повећања или смањења, притиска у тургору и промени волумена ћелија затварачица, односно отварања и затварања стома (Bergmann & Sack 2007; Negi et al., 2014). У односу на положај, облик и број ћелија помоћница, стоме се могу поделити на (Metcalf & Chalk, 1950):

а) аномоцитни тип – ћелије затварачице окружене малим бројем ћелија које се не разликују од ћелија епидермиса;

б) анизоцитни тип - ћелије затварачице окружене са три ћелије од које је једна упадљиво мања у односу на преостале две;

в) диацитни тип - ћелије затварачице окружене паром ћелија помоћница чији је зид под правим углом у односу на отвор стоме;

г) парацитни тип – свака ћелија затварачица окружена је једном или више ћелија помоћница чији су зидови паралелни са дужом осом отвора стоме и ћелија затварачица.

Као додатни типови стома издвајају се **актиноцитни** (ћелије помоћнице радијално распоређене), **циклоцитни** (ћелије помоћнице граде узак прстен који окружује ћелије затварачице), **хеликоцитни** (тетрацитни тип, стоме окружене двема поларним и двема латералним ћелијама помоћница), **хемипарацитни** (стоме окружене једном ћелијом помоћницом) и **алелоцитни тип** (стоме окружене са три ћелије помоћнице облика слова С) (Metcalfе, 1961; 1965; van Cotthem, 1970; Payne, 1970).

Трихоми, као израштаји епидермиса, присутни су скоро код свих врста биљака, остварујући заштитну улогу против абиотичких и биотичких стресора (Li et al., 2018; Oksanen, 2018; Kabir et al., 2024). Трихоми настају пролиферацијом епидермалних ћелија, односно ћелија прекурсора, тзв. протодермалних ћелија, које су локализоване у површинском слоју лисних, или других, примордија (Han et al., 2022), при чему се ћелије трихома током пролиферације одвајају од ћелија епидермиса које их окружују. Трихоми у морфолошком смислу показују изузетну варијабилност на интра- и интерспецијском али и на интерфамилијарном нивоу (Metcalfе & Chalk, 1950; Celep et al., 2011; Yu et al., 2018). Уопштено, трихоми се могу поделити на две велике групе (Werker, 2000):

а) glandуларне (жлездасте) – присутна тзв. „glandуларна глава“ тј. ћелија са секреторном улогом. Разликују се на основу хемијског састава материје коју луче, акумулирају или апсорбују, структури, локацији и функцији. У морфолошком смислу могу бити уницелуларни или мултицелуларни који се даље деле на уни-, би- или мултисеријатне типове;

б) неglandуларне - ћелија са секреторном улогом одсутна. Могу бити уницелуларни или мултицелуларни, гранати или негранати. Мултицелуларни негранати трихоми се деле на уни-, би- или мултисеријатне док гранати мултицелуларни трихоми могу имати уницелуларне или мултицелуларне гране различите дужине и распореда.

Иако варијабилност епидермалних структура у великој мери може потицати од услова животне средине, њихов таксономски значај се не може занемарити (Cantino, 1990; Zhao et al., 2022). Карактеристике епидермалних ћелија, стома, а нарочито трихома, омогућиле су јаснију диференцијацију и разјасниле таксономске односе између, и у оквиру, врста (Celep et al., 2011; Watts & Kariyat, 2021; Zhao et al., 2022), трибуса (Kilian

et al., 2009; Rashid et al., 2018), родова и фамилија (Metcalfе & Chalk, 1950; Belistein et al., 2006; Eiji & Salmaki, 2016; Li et al., 2016; Deore, 2020).

2.5.2. Карактеристике епидермалних структура у истраживању рода *Sempervivum*

Мада су студије о варијабилности и таксономском значају епидермалних структура у знатној мери рађене у оквиру родова *Kalanchoe*, *Crassula*, *Rhodiola* и *Sedum* (Weryszko-Chmielewska & Chernetsky, 2005; Thiede & Eggli, 2007; Li & Zhang, 2008; Moreira et al., 2012; Abdel-Raouf, 2012; Chernetsky, 2012; Zlatković et al., 2017), оавкве студије у оквиру врста рода *Sempervivum* у прошлости нису биле у већој мери спровођене. Оскудни подаци представили су Codignola и сар. (1990), Ilyinskaya (1990) и Kirilenko (2016) који су испитивали тип стома, дужину ћелија затварачица и густину стома листова розете врста *S. montanum*, *S. tectorum* и *S. ruthenicum*, указујући на постојање анизоцитног типа стома, који је иначе најчешћи тип стома представника фамилије Crassulaceae (Thiede & Eggli, 2007).

Већа пажња поклањана је типу индументума, односно трихомима листова розете, чашичних и круничних листића, прашника и карпела, обзиром да оне често имају есенцијалну улогу у идентификацији врста овог рода (Velev, 1970; Hagemann, 1986; Parnell & Favarger, 1993; Letz & Marhold, 1998; Micevski, 1998; 't Hart 2002; 't Hart et al., 2003; Karaer et al., 2011; Thiede, 2017). Код већине врста присутни су жлездасти трихоми на скоро свим деловима биљака, при чему њихова дужина и густина често варирају у зависности од врсте. Neeff (2005) је, пратећи у великој мери терминологију коју су установили Harrington и Durrell (1957), извршио карактеризацију типа индументума листова розете у оквиру 23 врста, уједно истичући и његов таксономски значај и издвајајући следеће типове индументума:

а) пубесцентни тип (енгл. *pubescent*): листови розете обрасли финим, кратким, меким, жлезданим трихомима које не луче секрет и лако су видљиви (*S. leucanthum*);

б) гландуларно (жлездасто) пубесцентни тип (енгл. *glandular pubescent*): листови розете обрасли жлездастим трихомима од којих неки луче секрет па су зато обично лепљиви (*S. montanum*);

в) пуберуленти тип (енгл. *minutely puberulent*): индументум сачињен од веома кратких трихома који се могу уочити само помоћу лупе, а услед преламања светлости листови розете изгледају сиво (*S. marmoreum* subsp. *erythraeum*);

г) **паучинасти тип** (енгл. *arachnoid*): трихоми врха листова розете веома дуги и испреплетени као паучина (само код *S. arachnoideum*);

д) **глатки тип** (енгл. *glabrous*): индументум листова розете недостаје, трихоми се јављају само на маргинама листова (*S. armenum*);

ђ) **делимично глатки тип** (енгл. *glabrescent*): млади листови розете имају развијени индументум сачињен од жлездастих трихома који се код старијих листова губи (*S. armenum*);

е) **воштани тип** (енгл. *pruinose*): површина листова розете прекривена воштаном превлаком, трихоми ретки (*S. wulfenii* subsp. *wulfenii*).

У погледу маргиналних трихома листова розете Neeff (2005) издваја следеће типове:

а) **ресаст** (енгл. *fimbriat*): индументум маргине листова розете састоји се од жлезданих трихома танких ћелијских зидова (*S. armenum*);

б) **трепљаст** (енгл. *ciliate*): индументум маргине листова розете састоји се од жлезданих трихома дебелих ћелијских зидова.

У оквиру врста комплекса *S. ciliosum* и *S. ruthenicum* опширније студије са акцентом на епидермалне структуре нису спровођене, те се мало зна о карактеристикама и варијабилности епидермалних ћелија и стома. У погледу трихома, у идентификационим кључевима наводи се присуство жлезданих трихома на свим деловима биљака, при чему је дужина маргиналних трихома листова розете представљена као једна од битнијих карактеристика за разликовање комплекса. У том смислу, врсте *S. ciliosum* комплекса карактеришу се маргиналним трихомима дужим од 2 mm док се врсте *S. ruthenicum* комплекса карактеришу трихомима краћим од 2 mm (Velev, 1970; Hagemann, 1986; Parnell & Favarger, 1993; Micevski, 1998; 't Hart 2002; 't Hart et al., 2003).

2.6. Карполошке карактеристике у таксономским истраживањима

Плод и семе, као репродуктивне јединице скривеносеменица, омогућавају не само размножавање већ и дисперзију на велике удаљености и преживљавање неповољних услова спољашње средине. Развој семена, као круцијалне фазе у процесу раста и развића, инициран је процесом двојног оплођења и формирања ембриона и ендосперма (Jardinaud

& Petitprez, 2003; Fenner et al., 2005). Са аспекта морфо-анатомских карактеристика семена показују изузетну варијабилност. Испитивање специфичности у грађи семена, нарочито семењаче, потом и плодова, омогућило је не само разумевање процеса развића већ и решавање таксономских и систематских питања. У грађи семена разликују се (Shamrov, 2022):

а) спољашњи омотач семена (семењача) – *testa*, може да буде изграђен од више слојева интегумента. У зависности од позиције диференцирања склерификованих ћелија механичког, заштитног, слоја семена се деле на егзо-, мезо- и ендотестална. Код склерификованих ћелија долази до лигнификације унутрашњих или спољашњих тангенталних зидова и веома често могу лучити полисахариде па семењаче могу бити прекривене слојем воска или кутикуле;

б) унутрашњи омотач семена – *tegmen*, изграђен од ћелија унутрашњих слојева епидермиса чији зидови могу лигнификовати. У зависности од слоја у коме се врши диференцијација склерификованих ћелија разлику се енто-, мезо- и ендотегмична семена;

в) микропиларни регион – развијен у делу семена где се налазила микропила. Често се код зрих семена у овом региону уочава микропиларна корона, тј. закривљени део тесте, настао повећањем броја паренхимских ћелија пре фертилизације;

г) халазни регион – базални регион овуле и семена у коме су уједињени нуцелус, фуникулус и интегумент.

Морфолошке и микроморфолошке особине плодова и семена су од изузетног значаја за идентификацију и дискриминацију таксона на интер- и интраспецијском нивоу (Vaughan, 1968; Barthlott, 1984; Arabi et al., 2017; Han et al., 2021; Song et al., 2022). Разлог овакве вредности семена у таксономским студијама лежи у томе што се семена, у поређењу са другим биљним структурама, карактеришу малом или непостојећом варијабилношћу проузрокованом фенотипском пластичношћу (Bonilla-Barbosa et al., 2000), обзиром да на развој семена и њихових морфо-анатомских карактеристика фактори средине готово и не утичу (Heywood, 1971; Barthlott, 1981; Zorić et al., 2010). Штавише, сматра се да разлике у структури семењаче међу сродним таксонима одражавају у највећој мери генетске и филогенетске разлике (Barthlott, 1981; Buss et al., 2001), што додатно наглашава њихову таксономску вредност (Muñoz-Centano et al., 2006; Ullah et al., 2019; Marković, 2023).

2.6.1. Улога карполошких карактеристика у истраживању рода *Sempervivum*

Иако опширније студије морфологије и микроморфологије плодова и семена нису толико честе у оквиру рода *Sempervivum*, детаљне студије вршене су у оквиру родова *Sedum* (Frödestörm, 1930-1935; Clausen, 1975; Maire, 1977; 't Hart, 1978; 't Hart & Berendsen, 1980; Denton, 1982; Knapp, 1994; 't Hart, 1995; Prokopyev et al., 2014; Giuliani et al., 2017), *Jovibarba* (Barca & Niculae, 2008; Nikolić, 2015), *Monanthes* (Nyfeler, 1992) и *Rhodiola* (Knapp, 1994; Gontcharova et al., 2009; Meng et al. 2022). Посебан акценат у овим студијама дат је орнаментици семењаче, па тако Gontcharova и сар. (2009) закључују да орнаментика семењаче истовремено показује широки спектар варијације и умерени значај у интрагенеричкој класификацији. Са друге стране, 't Hart и Berendsen (1980) и Barca и Niculae (2008) издвајају орнаментику семена као стабилну и константну карактеристику од изузетног таксономског значаја у интрагенеричкој класификацији. У студији микроморфолошких карактеристика семена у оквиру врста рода *Sedum*, 't Hart и Berendsen (1980) су детаљно представили грађу семењаче и на основу тога семена поделили у три основна типа (**табела 2-2**), дефинисавши при том терминологију која је тренутно и најчешће употребљавана за карактеризацију семена представника фамилије Crassulaceae.

Као што је већ поменуто, детаљнијих студија које се баве варијабилношћу и таксономским значајем микроморфолошких особина плодова и семена *Sempervivum* врста скоро и да нема. Доступне информације односе се на оскудне описе њихових квалитативних и квантитативних особина (Velev, 1970; Micevski, 1998; 't Hart, 2002; Kobiv et al., 2007; Karaer & Celep, 2008; Letz, 2009). Међутим, Knapp (1994) спроводи опширну студију микроморфолошких карактеристика семењаче у оквиру 225 врста фамилије Crassulaceae, укључујући и 9 *Sempervivum* врста (*S. arachnoideum*, *S. ciliosum*, *S. guiseppii*, *S. marmoreum*, *S. montanum*, *S. pumilum*, *S. tectorum*, *S. tectorum* var. *rhenanum*, *S. wulfenii*), издвајајући при томе више група, тј. типова, семена и семењаче. Тако, врсте рода *Sempervivum* сврстава у *Sempervivum*-тип код кога се семењача карактерише дугим, лонгитудиналним, наборима тј. ребрима са појединачним, краћим, попречним ребрима без папиларних делова, или у *Orostachys*-тип код кога се семена карактеришу семењачом мрежасте структуре (*S. ciliosum*).

Табела 2-2. Типови семена на основу микроморфологије семењаче ('t Hart & Berendsen, 1980).

Тип семена	Карактеристике
Унипапилатна	Ћелије тесте: изодијаметричне, хексагоналне, варијабилне величине, латерални зидови задебљали Број папила: једна, креће из централног дела ћелије Изглед тесте: мрежаст
- Ретикуло-папилатна	Папиле добро развијене, изражена корона у микропиларном региону
- Ретикуларна	Папиле веома мале или неразвијене
Бипапилатна	Ћелије тесте: попречно дугуљасте хексагоналне, ћелијски зидови незадебљали, ћелије суседних редова алтерирају Број папила: две, по једна на сваком крају ћелије Изглед тесте: лонгитудинални набори
- Бинатопапилозна	Дужина ћелије 3x већа од ширине. Папиле слободне, мале, оне из суседних редова веома близу једна другој
- Сферопапилозна	Дужина ћелије 2 - 3x већа од ширине. Папиле слободне, хемисферичне (дају коликулатни изглед тести), исте дужине као ширина ћелије
- Костатна	Дужина ћелије више од 3x већа од ширине. Папиле једног реда ћелија се латерално се спајају са папилама другог реда, формирајући „ребра“. Размак између ребара 2x већи од ширине истог
↳ Семикостатна	Папиле врховима нису у потпуности срасле
↳ Хартакостатна	Размак између ребара мањи од 5 μm
↳ Латикостатна	Размак између ребара 8-10 μm
↳ Субкостатна	Ребра скоро непрепознатљива (веома мале папиле)
↳ Тектокостатна	Ребра широка, са често развијеним кратким гранама и анастомозама (изглед мердевина)
Мултипапилатна	Ћелије тесте: трансверзално издужене Број папила: 2-3(5), неједнаке величине, две папиле на дисталним крајевима ћелије, једна негде између Изглед тесте: пругаст

Ограничени подаци о морфолошким квантитативним и квалитативним карактеристикама плодова, семена и семењаче, без индикација о њиховом таксономском значају, врста у оквиру комплекса *S. ciliosum* и *S. ruthenicum* могу се наћи у регионалним флорама (Velev, 1970; Micevski, 1998; 't Hart, 2002).

2.7. Палинолошке карактеристике у таксономским истраживањима

Палинолошке карактеристике имају високи систематски и таксономски значај (Gonçalves-Esteves et al., 2022; De Marco et al., 2023), не само на интер- и

интраспецијском нивоу већ и на нивоу родова, фамилија и вишим систематским категоријама (Wrońska-Pilarek et al., 2018; Baser et al., 2021; Gonçalves-Esteves et al., 2022). Овакав значај полена произилази из високих дијагностичких вредности и специјес-специфичних образаца варијабилности поленових зрна (Halbritter et al., 2018).

Морфологија поленових зрна условљена је пре свега генетичким факторима (Ejsmond et al., 2011; Xiao et al., 2022), како би се осигурала репродуктивна изолација између различитих врста, а не факторима спољашње средине. Исто тако, велики број студија, узимајући у обзир функционалне тј. физиолошке особине попут вијабилности, указао је на значај полена у детекцији хибридних таксона. Вијабилност полена представља својство поленових зрна да се у потпуности функционално развију кроз процес микроспорогенезе и омогуће успешну оплодњу формирањем поленове цеви. Наиме, стопа вијабилности полена знатно је виша код родитељских индивидуа у поређењу са хибридним. Смањена вијабилност полена највероватније омогућава пост-полиначиону репродуктивну изолацију и смањује могућност интрогресије између родитељских и хибридних индивидуа (Zonneveld & Van Iren, 2001; Bureš et al., 2010; Toledo et al., 2022).

Поленова зрна изграђена су од спородерме (зида) и унутрашњег, цитоплазматичног, дела у коме се налази једро. Спородерму изграђују две опне. Спољашња опна, егзина, је развијенија, изграђена од комплексног биополимера спорополенина. У оквиру егзине разликује се спољашњи структурирани (ектегзина) и унутрашњи неструктурирани (ендегзина) слој. Унутрашња опна, интина, је слабије развијена. У изградњи интине учествују пектин и целулоза. На површини егзине могу се уочити апертуре, морфо-анатомски специфични делови зида поленовог зрна са значајном улогом у герминацији и хармомегатији, односно процесу скупљања поленових зрна услед смањења волумена губитком воде (Wodehouse, 1935; Furness, 2007; Halbritter et al., 2018). Површина егзине карактерише се и различитом орнаментиком, односно присуством површинских структура које могу бити изузетно варијабилне, како у величини тако и у облику.

У морфолошкој карактеризацији поленових зрна и њиховој варијабилности најчешће се анализирају особине попут величине, облика поленових зрна, присуства апертуре и орнаментика егзине. У погледу **величине** издваја се пет група поленових зрна: веома велика ($> 100 \mu\text{m}$), велика ($51\text{--}100 \mu\text{m}$), средња ($26\text{--}50 \mu\text{m}$), мала ($10\text{--}25 \mu\text{m}$) и веома мала ($< 10 \mu\text{m}$) (Kremp, 1965; Hesse et al., 2009). **Облик зрна** представља

тродимензионалну форму поленовог зрна дефинисану односом дужине поларне осе полена (P – растојање између проксималне и дисталне тачке зрна) и екваторијалног пречника (E – перпендикуларно постављен у односу на поларну осу). У односу на P/E однос, издвајају се три основан типа облика поленових зрна: изодијаметрична (поларна и екваторијална оса једнаке дужине), спљоштена (енгл. *oblate*, поларна оса краћа од екваторијалне) и издужена (енгл. *prolate*, поларна оса дужа од екваторијалне) (Halbritter et al., 2018).

У зависности од положаја и облика апертура поленова зрна могу бити: колпатна (издужена апертура позиционирана екваторијално или у свим деловима зрна), сулкатна (издужена апертура позиционирана у дисталном делу зрна), порусна (циркуларне апертуре позициониране екваторијално или у свим деловима зрна), улкусна (циркуларне апертуре позициониране у дисталном делу зрна), колпорусна (комбинација колпатне и порусне апертуре) или хетероапертуратна (комбинација два различита типа апертура) (Halbritter et al., 2018). Апертуре могу изостајати са појединих поленових зрна те се она означавају као инапертурна (Furness, 2007). У зависности од величине и изгледа површинских структура поленова зрна могу, између осталих, бити глатка (енгл. *psilate*), ретикулатна, ехинатна и пругаста (Halbritter et al., 2018). Орнаментика поленових зрна има значајну примену у утврђивању таксономских релација на интер- и интраспецијском нивоу (Heidarian et al., 2021; Lin et al., 2023).

2.7.1. Улога карактеристика поленових зрна у истраживању рода *Sempervivum*

Карактеристике поленових зрна рода *Sempervivum* испитиване су у оквиру већег броја врста у циљу њихове карактеризације и потенцијалног значаја за раздвајање врста. Parnell (1991) спроводи опсежну студију поленових зрна помоћу скенирајуће електронске микроскопије (SEM, енгл. *Scanning Electron Microscopy*) и трансмисионе електронске микроскопије (TEM, енгл. *Transmission Electron Microscopy*) у оквиру 28 врста овог рода, укључујући и врсте балканског распрострањења, попут *S. kosaninii*, *S. macedonicum* и *S. ciliosum*. Како истиче, поларни дијаметар поленових зрна креће у распону од 14,2 μm , забележен код врсте *S. caucasicum*, до 24,00 μm забележен код *S. iranicum*. Са друге стране, екваторијални дијаметар варирао је између 12,2-19,2 μm (код врста *S. borissovae* и *S. caucasicum*, респективно). Добијене димензије поленових зрна се поклапају, или незнатно варирају, у поређењу са просечним вредностима које су у

ранијим радовима представили Терпнер (20-25 μm за врсте *S. arachnoideum*, *S. montanum* и *S. tectorum*; 1966) и Hideux (1979). Такође, имајући у виду да се просечна величина поленових зрна на нивоу фамилије Crassulaceae креће између 13 и 38 μm (Erdtman, 1952; Thiede & Eggli, 2007), може се рећи да врсте рода *Sempervivum* поседују средње велика поленова зрна. Даље, у погледу апертуре и орнаментике, поленова зрна *Sempervivum* врста су издужена (енгл. *prolate*) и триколпатна са изразито пругасто набораном ектегзином (енгл. *striate-rugulate*) и израженим и бројним анастомозама између појединачних набора. Површина егзине између анастомоза, као и сами набори, су углавном глатки, ретко могу бити фино гранулисани (*S. cantabricum*). Овакви наводи у складу су описом орнаментике егзине коју је представила Didona (1963) на својим илустрацијама. Караг и сар. (2010), упоређивајући палинолошке карактеристике врста *S. armenum*, *S. glabrifolium* и *S. sosnowskyi*, такође описују поленова зрна као спљоштена или спљоштено-сфероидна, триколпатна (ретко синколпатна), са пругасто набораном ектегзином, што уједно сматра и карактеристиком целог рода.

У погледу таксономског значаја поленових зрна у оквиру овог рода, бројни аутори наводе да је њихова вредност ограничена, пре свега због униформне опште грађе, и велике варијабилности у погледу оријентације и дужине набора ектегзине како на интерспецијском тако и на интраспецијском и интраиндивидуалном нивоу (Hideux, 1979; Parnell, 1991; Kim, 1994; Thiede & Eggli, 2007). Међутим, сматра се да од овог правила одступа *S. cantabricum* код кога набори ектегзине заузимају веома малу површину поленовог зрна, те се лако може разликовати од сродних врста. Са друге стране, Караг и сар. (2010) наглашавају да ограничени значај у разликовању врста може имати облик поленових зрна.

2.7. Геометријска морфометрија у таксономским истраживањима

Геометријска морфометрија (GMMs, енгл. *Geometric Morphometrics*) представља методу испитивања облика и величине органа базирану на анализирању конфигурације специфичних тачака (LM и SLM, енгл. *landmarks* и *semilandmarks*, респ.) као координатама изолованих, хомологих, анатомских локуса, који се могу прецизно одредити код свих индивидуа испитиваног таксон (Manacorda & Asurmendi, 2018; Wahlsteen, 2020), истовремено омогућавајући мултиваријантну статистичку

квантификацију варијабилности и визуелизацију дискретних промена облика (Rohlf & Marcus, 1993; Adams et al., 2004; Viscosi & Cardini, 2011; Cope et al., 2012; Berger et al., 2017).

Традиционалне квантитативне морфометријске анализе се у великој мери користе за потребе испитивања морфолошке варијабилности, описивања нових таксона и таксономске деламинације компликованих група таксона (Henderson, 2006; Caiza Guamba et al., 2021; Morales-Alonso et al., 2023). Традиционална (линеарна) морфометрија (*sensu* Blackith & Reyment, 1971), насупротив геометријској морфометрији, базира се на испитивању квантитативних карактера путем конвенционалних морфометријских метода, униваријатне и мултиваријантне статистике (Marcus, 1990). Заправо, традиционална морфометрија користи податке линеарних мерења анатомских компоненти одређеног органа или његових делова (Rohlf, 1990; Adams et al., 2004; Berger et al., 2017; Wahlsteen, 2020). Испитивање образаца варијабилности применом наведених нумеричких метода обезбеђује објективност при обради података, што треба да представља њихову кључну предност (Manly, 1994; Neto et al., 2019). Поред квантитативних, за разумевање образаца морфолошке варијабилности биљних органа и описивања разлика између таксономски блиских врста, често се употребљавају квалитативне карактеристике попут облика. Међутим, за квалитативне податке, традиционална морфометрија се показала као неефикасна и у великој мери невалидна метода, у првом реду због субјективности приликом одређивања облика (Manacorda & Asurmendi, 2018) а потом и због недостатка адекватних начина тумачења и визуелизације образаца варијабилности (Liu et al., 2018). Овакво једнострано одређивање облика искључује могућност квантификације међугрупних промена и корелацију промене величине и промене облика органа (алометрија) (Klingenberg, 1998).

Геометријска морфометрија, иако испрва коришћена у зоолошким, ентомолошким и антрополошким студијама, у последње две деценије је значајно допринела ботаничким студијама, омогућавајући лакше решавање таксономских инкозистентности код многих група таксон (Caiza Guamba et al., 2021; Hodač et al., 2023) путем квантификације морфолошких разлика облика биљних органа на макро и микро нивоу. Тако, велики број студија у ове сврхе укључивао је анализу облика и величине целих цветова и њихових делова (Gómez et al., 2016; Strelin et al., 2016; Neto et al., 2019; Gardère et al., 2019), листова (Viscosi et al., 2009; Silva et al., 2012; Liu et al., 2018; Innangi

et al., 2020; Caiza Guamba et al., 2021) па чак и полена (Cárdenas et al., 2019) и стома (Caiza Guamba et al., 2021).

2.7.1. Улога геометријске морфометрије у анализи варијабилности облика листова рода *Sempervivum*

У оквиру представника рода *Sempervivum*, геометријска морфометрија као метода није коришћена за анализирање облика листова. Узрок овоме вероватно лежи у сукулентној природи њихових органа, нарочито листова, као и недостатка истакнутих анатомских локуса (нпр. видљивих нерава и тачака њиховог грањања, постојање лисних дршки) и постојања једноставних, целих, листова што отежава одабир тачака које би послужиле као координатне компоненте за анализу облика и величине и њихове корелације.

3. ЦИЉЕВИ

Имајући у виду високи степен фенотипске пластичности таксона обухваћених *S. ciliosum* и *S. ruthenicum* комплексима, таксономску сложеност ових група, пре свега због конфузне синонимике и номеклатуре, као и скоро непостојећих студија са акцентом на морфо-анатомску карактеризацију, степен варијабилност и диференцијацију, у овом истраживању дефинисани су следећи циљеви:

1. Анализа и одређивање степена варијабилности квантитативних и квалитативних морфо-анатомских карактеристика региона розете, стабла, цвасти и цветова;
2. Анализа и одређивање степена варијабилности квантитативних и квалитативних карполошких и палинолошких карактеристика;
3. Микроморфолошка анализа плодова и семена (семењаче) скенирајућом електронском микроскопијом (SEM);
4. Анализа варијабилности облика и величине листова розете методом геометријске морфометрије (GMM);
5. Хоролошка анализа комбиновањем информација из литературних извора, теренских истраживања и хербаријумских збирки;
6. Одређивање степена варијабилности популација, таксона и хибридогених таксона *S. ciliosum* и *S. ruthenicum* комплекса;
7. Издавање квантитативних и квалитативних карактеристика значајних за описивање разлика на нивоу комплекса и оправданост издавања истих;
8. Издавање потенцијално значајних карактеристика које се, као поуздане, могу користити у дескрипцији таксона и израда идентификационог кључа, што је од нарочитог значаја уколико се у обзир узме чињеница да су у оригиналним описима доступне информације о релативно ниском броју карактеристика као и услед описивања нових хибридогених таксона;
9. Крајњи, и најзначајнији, циљ јесте одређивање степена таксономске диференцијације испитиваних таксона и реevaluација њиховог таксономског статуса, односно оправданости издавања таксона вишег ранга.

4. ЕКСПЕРИМЕНТАЛНИ ДЕО

4.1. Биљни материјал

Биљни материјал (розете) из 35 аутохтоних популација таксона обухваћених *S. ciliosum* и *S. ruthenicum* комплексима прикупљен је са простора централних, јужних и источних делова Балканског полуострва. Анализе су укључиле и две додатне популације таксона *S. ruthenicum* прикупљене на простору Дњепарске долине у Украјини као и једну, *outgroup*, популацију врсте *S. wulfenii* subsp. *juvanii*, пореклом са Алпа, добијене из Ботаничке баште у Љубљани (сло. *Botanični vrt Univerze v Ljubljani*). Карта географског положаја анализираних популација дата је на **карти 4-1**. Додатно, у **табели 4-1** представљене су информације о географским и геолошким карактеристикама, датуму сакупљања, легаторима и ваучерима за сваку од испитиваних популација. Таксономска идентификација анализираних популација извршена је применом релевантних идентификационих кључева (Praeger, 1932; Velez, 1970; Hagemann, 1986; Parnell & Favarger, 1993; Micevski, 1998; 't Hart 2002; 't Hart et al., 2003). Идентификација одређеног броја прикупљених популација била је отежана услед високе интрапопулационе морфолошке варијабилности и присуства комбинованих карактеристика претпостављених родитељских таксона, па су индивидуе ових популација сматране хибридогеним, при чему им је одређен прелиминарни назив. Иако таксономски докази указују на оправданост њиховог издвајања они се, ипак, у овој студији могу сматрати само провизорно дефинисаним. У том смислу, они ће бити посебно сагледани и у будућим истраживањима.

Из свих популација узорковано је по 15 розета, са изузетком одређених популација *S. ruthenicum* (9 розета), *S. leucanthum* (6 розета) и *S. wulfenii* (5 розета) (**прилог 1-1**). По једна розета из сваке популације депонована је у 70 % етил алкохолу у хербаријуму HMN (*Herbarium Moesiacum Niš*), Департмана за биологију и екологију Природно-математичког факултета Универзитета у Нишу (**табела 4-1**). Пре анализа, розете свих популација биле су подвргнуте процесу аклимације у стакленику у трајању од минимум једне године. Овај процес спроведен је како би се осигурали униформни абиотички услови, односно смањено утицај еколошких фактора у њиховом природном станишту на морфолошку варијабилност анализираних индивидуа. Све индивидуе биле су засађене на Floradur® субстрату (FloraGard, Vertriebs GmbH fuer Gartenbau, Germany) помешаним са песком (размера 1:4) у саксијама истог дијаметра. Након процеса аклимације, са сваке индивидуе узорковани су вегетативни органи као и цветови,

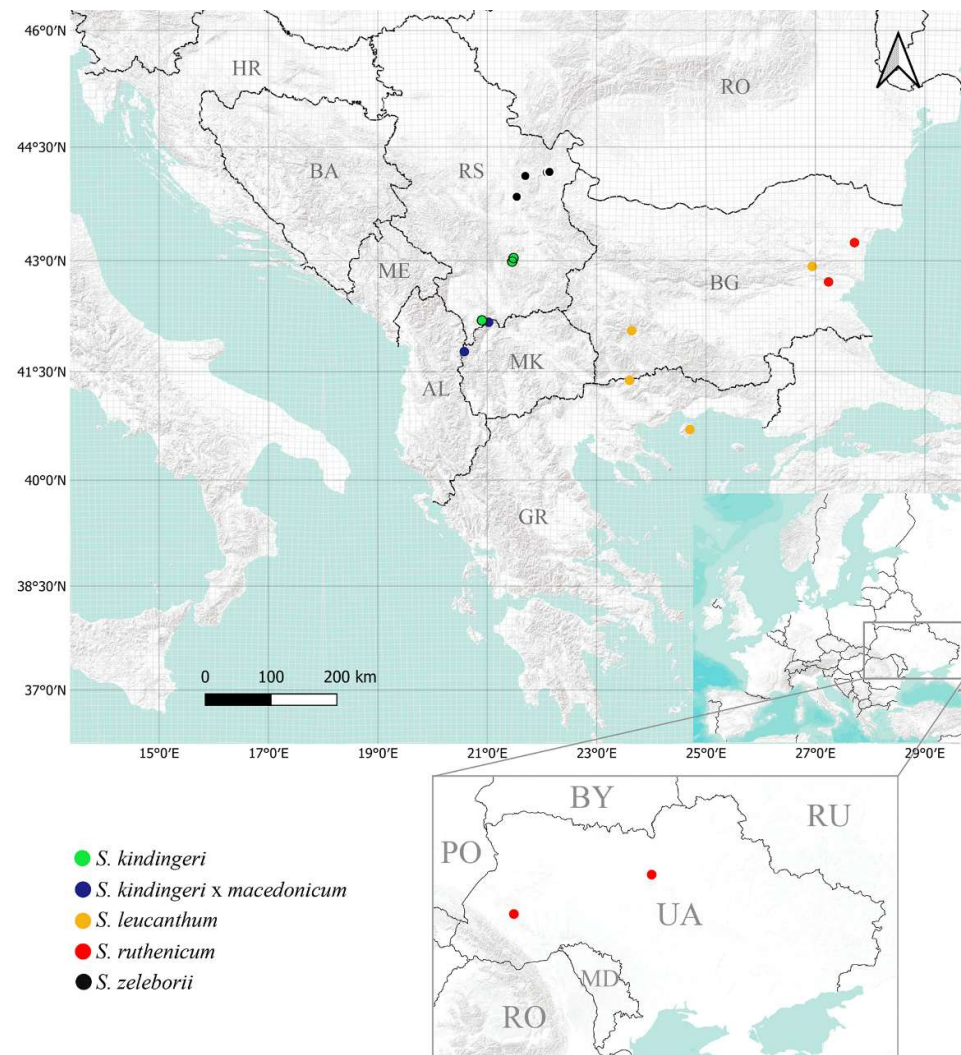
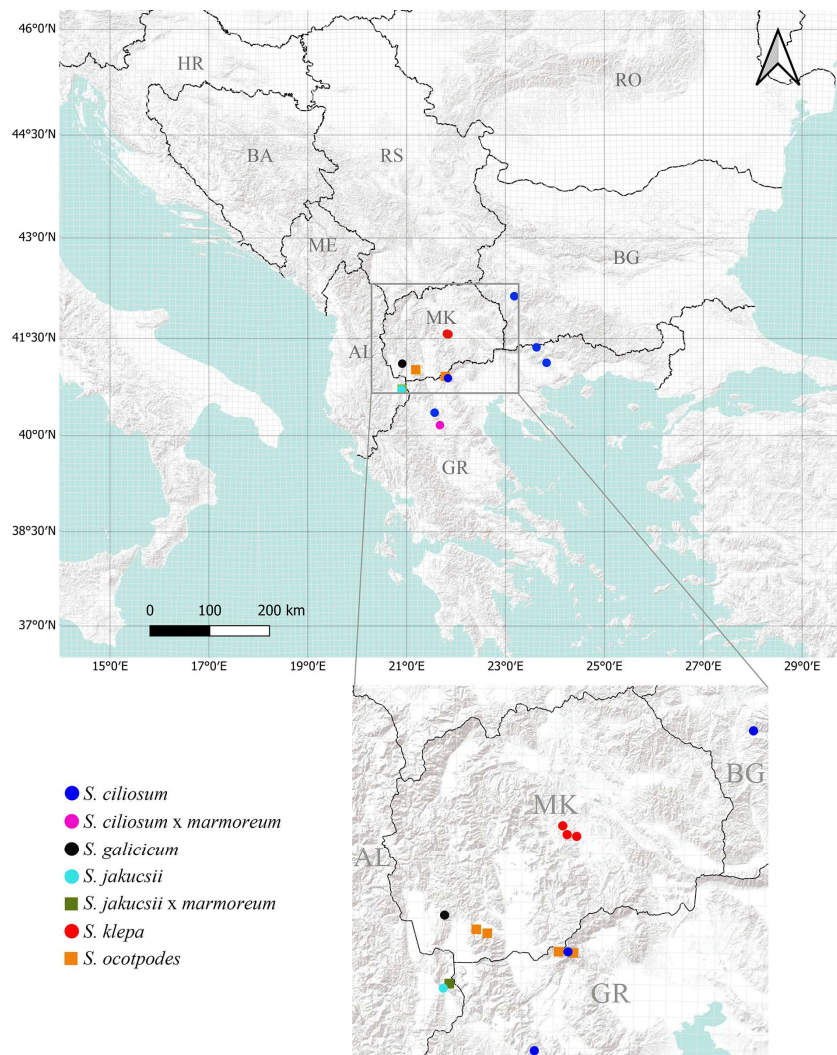
плодови, семена и полен. Такође, по један ексикат у фази цветања, за сваку популацију где је то било могуће, депонован је у хербаријуму HMN.

Табела 4-1. Подаци о локалитетима, карактеристикама станишта, датуму сакупљања, легаторима и ваучер бројевима анализираних популација.

Таксон	Локалитет	Акроним	Географска ширина (N) и дужина (E)	Надморска висина (m)	Подлога	Станиште	Датум сакупљања	Легатори*	Ваучер број
<i>S. ciliosum</i>	Бугарска, Рила, Рила	CBR	42.13449 N 23.17777 E	570	силикат			ЗБ, GC	HMN 13989
<i>S. ciliosum</i>	Грчка, Аскион, Синиатсико	CGA	40.36723 N 21.56662 E		кречњак		20.7.2018.	ЗБ, ЛП	HMN 18647
<i>S. ciliosum</i>	Грчка, Кало Неро, Ворас	CGK	40.91473 N 21.80776 E		силикат/гранит		19.7.2018.	ЗБ, ЛП	HMN 18469
<i>S. ciliosum</i>	Грчка, Меникион, Ционохори	CGM	41.13032 N 23.83074 E		кречњак		21.7.2018.	ЗБ, ЛП	HMN 18648
<i>S. ciliosum</i>	Грчка, Орвилос	CGO	41.36443 N 23.62743 E	2170	силикат			ЛД	HMN 13990
<i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i>	Грчка, Вуринос	CMV	40.17566 N 21.67281 E		серпентинит		18.7.2017.	ЗБ, ЛП, JM	HMN 18646
<i>S. galicicum</i>	Северна Македонија, Галичица, Црвен камен	GMG	41.11693 N 20.91141 E	1770	кречњак			ЗБ, ЛП	HMN 13991
<i>S. jakucsii</i>	Албанија, Иван, Буримас	JAI	40.72286 N 20.89445 E	1380	кречњак			ЗБ, ЛП	HMN 14366
<i>S. jakucsii</i> x <i>marmoreum</i>	Албанија, Иван	JMI	40.73382 N 20.90141 E		кречњак		18.7.2018.	ЗБ, ЛП	HMN 18450
<i>S. klepa</i>	Северна Македонија, Клепа, Подлес	KKP	41.56657 N 21.81453 E	1080	силикат	камењар	09.7.2018.	JM, ЗБ	HMN 14412
<i>S. klepa</i>	Северна Македонија, Клепа, врх Клепе	KKK	41.57033 N 21.81444 E	1150	силикат	стена	23.10.2023.	JM	HMN 18657
<i>S. klepa</i>	Северна Македонија, Клепа, Горно Чичево	KKC	41.56254 N 21.84675 E	817	кречњак	травнати камењари	23.10.2023.	JM	HMN 18658
<i>S. octopodes</i>	Грчка, Кајмакчалан, Ворас (Кало Неро)	OGK	40.91593 N 21.80910 E	2515	силикат			ЛД, КН, ЈИ	HMN 18284
<i>S. octopodes</i>	Северна Македонија, Кајмакчалан	OMK	40.92839 N 21.79021 E	2450	силикат		06.8.?	ЗБ, ТГ, НМ	HMN 14361
<i>S. octopodes</i>	Северна Македонија, Баба, Пелистер	OBP	41.01823 N 21.18552 E	2250	силикат	крхотине стена	24.7.2022.	JM, СБ	HMN 18283
<i>S. octopodes</i>	Северна Македонија, Баба, врх Стив	OBS	41.01333 N 21.19944 E	2468	силикат/кречњак	травнати камењари	24.7.2022.	JM, СБ	HMN 18656
<i>S. kindingeri</i>	Србија, Ошљак, Попово прасе	KOP	42.19380 N 20.91250 E	1908	кречњак			ЗБ	HMN 14417
<i>S. kindingeri</i>	Србија, Радан, Соколов вис	KRS	42.98611 N 21.44611 E	1338	силикат/андезит		09.10.2019.	СБ	HMN 18653

S. ruthenicum комплекс	<i>S. kindingeri</i>	Србија, Соколовица, Пролом Бања	KSP	43.03355 N 21.47805 E	750	силикат	08.07.2016.	ЗБ, БС	HMN 14365
	<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>	Србија, Шар планина, Дурлов поток	KMS	42.17180 N 21.02460 E		силикат	25.7.1995.	ЗБ	HMN 18641
	<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>	Србија, Шар планина, Дурлов поток	KMŠ	42.17180 N 21.02460 E		силикат	25.7.1995.	ЗБ	HMN 18642
	<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>	Србија, Шар планина, Дурлов поток	KMD	42.17180 N 21.02460 E		силикат		ЛП	HMN 18659
	<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>	Северна Македонија, Кораб, Ацина река	KMK	41.77231 N 20.57859 E		кречњак	2005.	ЗБ, ТГ, АГ, НМ	HMN 18643
	<i>S. leucanthum</i>	Бугарска, Источна Стара планина, Крумова вана	LBI	42.92414 N 26.94112 E	300	кречњак		ЗБ, GC	HMN 14416
	<i>S. leucanthum</i>	Бугарска, Рила, Јакоруда	LBR	42.05823 N 23.64180 E	1890	силикат	29.08.2002.	ЗБ, GC	HMN 14364
	<i>S. leucanthum</i>	Бугарска, Славјанка	LBS	41.37919 N 23.60148 E			2019.	GC	HMN 18654
	<i>S. leucanthum</i>	Грчка, Тасос, Ипсарион	LGT	40.70250 N 24.70528 E		силикат	02.9.2017.	ЗБ	HMN 18645
	<i>S. ruthenicum</i>	Бугарска, Ајтос	RBA	42.71552 N 27.71435 E	307	силикат	26.7.2008.	ЗБ, GC	HMN 14363
	<i>S. ruthenicum</i>	Бугарска, Варна, Сланчево	RBV	43.24024 N 27.71435 E	105	песак		ЗБ, GC	HMN 14413
	<i>S. ruthenicum</i>	Украјина, Ивано-Франкивск регион, Мајч дистрикт, Подилија	RUI	49.25980 N 24.74183 E	286	гипс	26.7.2019.	ID	HMN 18652
	<i>S. ruthenicum</i>	Украјина, Кијев, Ходоивка	RUK	50.26423 N 30.52930 E	112	песак	2019.	ID	HMN 14414
	<i>S. zeleborii</i>	Србија, Баба, изнад каменолома	ZSK	43.84434 N 21.54339 E	575	кречњак	18.11.2021.	СБ	HMN 18655
	<i>S. zeleborii</i>	Србија, Бељаница	ZSB	44.12169 N 21.69421 E	1320	кречњак	25.07.1992.	ЗГ, АГ	HMN 14362
	<i>S. zeleborii</i>	Србија, Велики крш	ZSV	44.17509 N 22.08764 E	1110	силикат	09.6.2019.	ЗБ, ПМ	HMN 14415
	<i>S. zeleborii</i>	Србија, Параћин, Баба	ZSP	43.84749 N 21.53838 E		кречњак	01.7.2019.	ЗБ	HMN 18651
	<i>S. zeleborii</i>	Србија, Стол, Бор	ZSS	44.17647 N 22.13081 E	1040	кречњак	10.5.2016.	ПМ	HMN 18644
	<i>S. zeleborii</i>	Србија, Стол, Бучје	ZBS	44.17444 N 22.13722 E	1100	кречњак	09.8.2020.	ЈМ	HMN 18282
	<i>S. wulfenii</i> subsp. <i>juvanii</i>	Словенија, Ботаничка Башта Љубљана (Доначка гора)	WSB				2019.	ЈН, ВЈ	HMN 14418

* АГ – Аначков Горан; БС – Богосављевић Стефан; ЗБ – Златковић Бојан; ЈИ – Јанковић Ивана; ЈМ – Јовановић Маја; КН – Кузмановић Невена; ЛД – Лакушић Дмитар; ЛМ – Лазаревић Маја; ЛП – Лазаревић Предраг; НМ – Никетић Маријан; ПМ – Поповић Милош; СБ – Стојиљковић Богосав; ТГ – Томовић Гордана; ВЈ – Bavcon J.; GC – Gussev Chavdar; ЈН – Jogan Nejc; ID – Iakushenko Dmitry.



Карта 4-1. Географски положај анализираних популација *S. ciliosum* (лево) и *S. ruthenicum* комплекса (десно) на подручју Балканског полуострва и Украјине. За додатне информације о локалитетима видети **табелу 4-1**.

4.2. Анализа морфолошких карактеристика

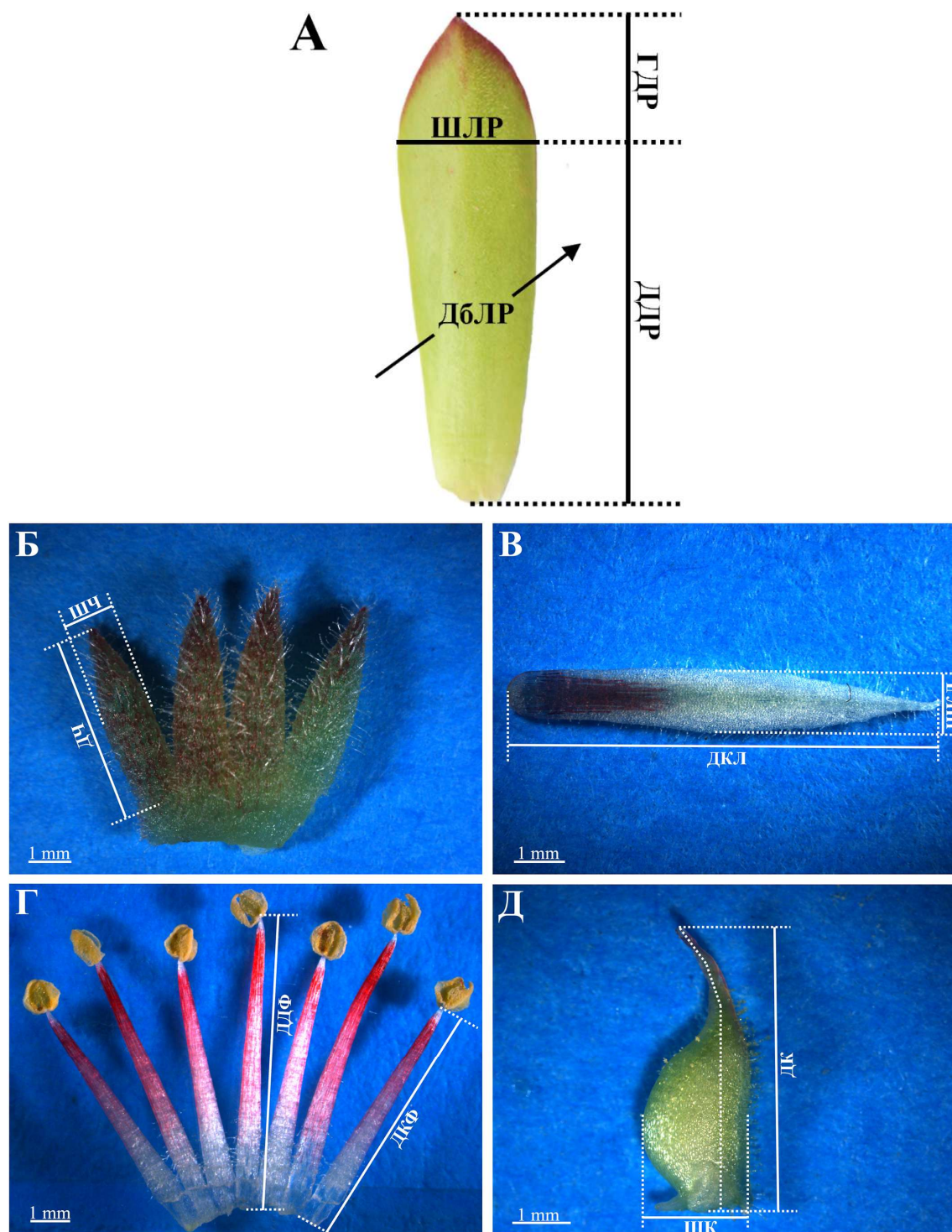
Услед лакшег анализирања, морфолошке карактеристике сагледаване су на нивоу три региона биљака: регион розете, регион цветног стабла и регион цвасти и цветова. Број индивидуа анализираних за сваки регион дат је у **прилогу 1-1**. Одабир морфолошких карактеристика извршен је на основу литературних података у којима су истакнуте дијагностичке карактеристике таксона рода *Sempervivum* (Praeger, 1932; Velev, 1970; Hagemann, 1986; Parnell & Favarger, 1993; Micevski, 1998; 't Hart 2002; 't Hart et al., 2003) уз дефинисање додатног броја потенцијално значајних карактеристика. Све морфолошке карактеристике мерене су на свежем материјалу коришћењем дигиталног помичног мерила Mahr Federal 4107107 16U (Mahr GmbH, Esslingen, Germany; резолуција 0,02 mm) у три понављања, уколико није наглашено другачије.

Морфолошке карактеристике региона розете: Анализа морфолошких карактеристика розете спроведена је нивоу 540 индивидуа свих испитиваних популација и укључила је укупно 8 карактеристика (5 квантитативних и 2 квалитативна) (**табела 4-2**). Дијаметар розете (ДР) мерен је у њеном најширем делу. Морфолошке карактеристике листова розете одређиване су на свежим листовима, издвајаним из средњег дела розете. Дужина листа розете посматрана је преко две карактеристике, које су дефинисали Letz и Marhold (1998): дужина доњег дела (ДДР, од базе до најширег дела) и дужина горњег дела листа розете (ГДР, од најширег дела до врха листа) (**слика 4-2**). Исти листови коришћени су и за анализе варијабилности епидермалних карактеристика и геометријску морфометрију.

Морфолошке карактеристике региона стабла: Анализа варијабилности морфолошких карактеристика датог региона укључила је индивидуе из свих популација које су у току експерименталног рада цветале (440 индивидуа), са изузетком две популације *S. klepa* са локалитета Горно Чичево и врха Клепе (акроними популација KGC и KKK). Анализирано је укупно 22 карактеристика, од којих 13 квантитативних и 9 квалитативних (**табела 4-2**). За потребе мерења квантитативних карактеристика листова стабла по три неопштећена листа узимано је из доњег, средњег и горњег дела стабла. За разлику од листова розете, њихова дужина посматрана је као једна линеарна мера. Након мерења, исти средњи листови стабла коришћени су за припрему нативних препарата за потребе испитивања варијабилности епидермалних карактеристика.

Табела 4-2. Преглед анализираних квантитативних и квалитативних морфолошких карактеристика региона розете и стабла (редови означени сивом бојом).

Р. бр.	Опис карактеристике	Акроним	Јединица мере/стање
<i>Квантитативне</i>			
1.	Дијаметар розете (у вегетативној фази)	ДР	cm
2.	Дужина доњег дела листа розете	ДДР	mm
3.	Дужина горњег дела листа розете	ГДР	mm
4.	Ширина листа розете (у најширем делу)	ШЛР	mm
5.	Дебљина листа розете	ДбЛР	mm
6.	Висина бильке (стабло и цваст)	ВБ	cm
7.	Дијаметар стабла у централном делу	ДС	mm
8.	Дужина интернодуса у доњем делу стабла	ДиД	mm
9.	Дужина интернодуса у горњем делу стабла	ДиГ	mm
10.	Дужина доњег листа стабла	ДДЛ	mm
11.	Ширина доњег листа стабла (у најширем реду)	ШДЛ	mm
12.	Дебљина доњег листа стабла	ДбДЛ	mm
13.	Дужина средњег листа стабла	ДСЛ	mm
14.	Ширина средњег листа стабла (у најширем реду)	ШСЛ	mm
15.	Дебљина средњег листа стабла	ДбСЛ	mm
16.	Дужина горњег листа стабла	ДГЛ	mm
17.	Ширина горњег листа стабла (у најширем реду)	ШГЛ	mm
18.	Дебљина горњег листа стабла	ДбГЛ	mm
<i>Квалитативне</i>			
19.	Тип розете	ТР	0-затворена; 1-отворена
20.	Боја листова розете	БЛР	
21.	Присуство индументума на доњим листовима стабла	ПИ-ДЛ	0-одсутан; 1-присутан
22.	Присуство индументума на средњим листовима стабла	ПИ-СЛ	0-одсутан; 1-присутан
23.	Присуство индументума на горњим листовима стабла	ПИ-ГЛ	0-одсутан; 1-присутан
24.	Облик доњих листова стабла	ОДЛ	
25.	Облик средњих листова стабла	ОСЛ	
26.	Облик горњих листова стабла	ОГЛ	
27.	Боја доњих листова стабла	БДЛ	
28.	Боја средњих листова стабла	БСЛ	
29.	Боја горњих листова стабла	БГЛ	



Слика 4-2. Позиција мерених морфолошких карактеристика листових розета (А) и делова цвета (Б-чашични листићи; В-крунични листићи; Г-прашници; Д-карпеле). Акроними карактеристика корелисани са истим у табелама 4-2 и 4-3 (фото: Јовановић, М. 2022).

Морфолошке карактеристике региона цвасти и цветова: У оквиру датог региона испитивана је варијабилност 106 морфолошких карактеристика (47 квантитативних, 17 меристичких, 42 квалитативне; **табела 4-3**) у оквиру 440 индивидуа. У анализу нису биле укључене исте популације као и у претходном случају. Дужина и ширина главне цвасти (ДГЦ, ШГЦ) мерене су у једном понављању. Угао грањања цвасти у фази цветања (УГЦ) и плода (УГП) мерен је угломером, при чему је одређиван угао између осовине и грана цвасти. Морфолошке карактеристике брактеја мерене су на три свеже брактеје узимане из доњег (најближе месту грањања цвасти), средњег и горњег (најближе цвету) дела грана цвасти. Исте брактеје коришћене су у анализи епидермалних карактеристика. За потребе анализирања морфолошких карактеристика цветова издвајано је по три цвета из сваке цвасти, односно по један цвет и централног (први отворени цвет), средњег и маргиналног дела цвасти. Цветови су затим дисековани на начин да су прво пресечени на пола по вертикалној оси а затим су из једне половине цвета издвајане по три карпеле, дужа и краћа прашника, крунична и чашина листића. Овако издвојени делови цвета смештани су између два предметна стакла која су затим лепљена прозирном адхезивном траком и обележавана специфичним кодом који је укључивао ознаку популације, индивидуе и региона цвасти из кога потиче цвет. Добијени препарати скенирани су на плавој подлози (како би се обезбедио одговарајући контраст у односу на делове цвета), са дефинисаном скалом, на резолуцији од 400 dpi скенером HP Scanjet 200. Сва мерења морфолошких карактеристика делова цвета (**слика 4-2**) вршена су у трипликату на претходно скенираним фотографијама у софтверском програму Digimizer Image Analysis (MedCalc Software©, Belgium). Након скенирања, сви препарати су фиксирани у смеси 70 %-тног етил алкохола и глицерола (у размери 1:1, v/v) и чувани у фрижидеру на температури +4 °C. Друга половина цвета служила је за анализу морфолошких карактеристика нектарија. За ове потребе најпре су уклањане карпеле и прашници, како би нектарије биле видљиве, а затим су овако припремљене половине цветова фотографисане стереомикроскопом Leica MZ-16A (Leica Microsystems©, Wetzlar, Germany). Квантификација морфолошких карактеристика нектарија вршена је употребом претходно наведеног софтвера.

Табела 4-3. Преглед анализираних морфолошких карактеристика региона цвасти и цветова (редови означени сивом бојом).

Р. бр.	Опис карактеристике	Акроним	Јединица мере/стање		
Квантитативни					
1.	Дужина главне цвасти	ДГЦ			mm
2.	Ширина главне цвасти	ШГЦ			mm
3.	Број бочних грана цвасти	ББЦ			
4.	Дужина бочних грана цвасти	ДБЦ			mm
5.	Број цветова у цвасти	БЦЦ			
6.	Дужина брактеја	ДБ			mm
7.	Ширина брактеја	ШБ			mm
8.	Дебљина брактеја	ДбБ			mm
9.	Угао грањања цвасти у фази цветања	УГЦ			°
10.	Угао грањања цвасти у фази плода	УГП			°
		<i>Централни</i>	<i>Средњи</i>	<i>Маргинални</i>	
11.	Дужина цветне дршке	ДДЦ	ДДС	ДДМ	mm
12.	Дијаметар цвета	ДЦЦ	ДЦС	ДЦМ	mm
13.	Број сегмената чашице	БСЧЦ	БСЧС	БСЧМ	
14.	Дужина чашичних листића	ДЧЦ	ДЧС	ДЧМ	mm
15.	Ширина чашичних листића	ШЧЦ	ШЧС	ШЧМ	mm
16.	Број сегмената крунице	БСКЦ	БСКС	БСКМ	
17.	Дужина круничних листића	ДКЛЦ	ДКЛС	ДКЛМ	mm
18.	Ширина круничних листића	ШКЛЦ	ШКЛС	ШКЛМ	mm
19.	Број прашника	БрПЦ	БрПС	БрПМ	
20.	Дужина филамената краћих прашника	ДКФЦ	ДКФС	ДКФМ	mm
21.	Дужина филамената дужих прашника	ДДФЦ	ДДФС	ДДФМ	mm
22.	Број карпела	БрКЦ	БрКС	БрКМ	
23.	Дужина карпела	ДКЦ	ДКС	ДКМ	mm
24.	Ширина карпела	ШКЦ	ШКС	ШКМ	mm

25.	Број нектарија	БрНЦ	БрНС	БрНМ	
26.	Дужина нектарија	ДНЦ	ДНС	ДНМ	mm
27.	Висина нектарија	ВНЦ	ВНС	ВНМ	mm
28.	Размак између нектарија	РНЦ	РНС	РНМ	mm
Квалитативни					
29.	Облик чашичних листића	ОЧЦ	ОЧС	ОЧМ	
30.	Боја чашичних листића	БЧЦ	БЧС	БЧМ	
31.	Облик круничних листића	ОКЦ	ОКС	ОКМ	
32.	Боја круничних листића	БКЦ	БКС	БКМ	0-бледожута; 1-интензивно жута; 2-жутозелена; 3-двобојни; 4-бела
33.	Присуство ружичастог поља у бази круничних листића	ПМЦ	ПМС	ПММ	0-одсутно; 1-присутно
34.	Хомогеност обојености ружичастог поља	ХМЦ	ХМС	ХММ	0-хомогено; 1-нехомогено (у виду вертикалних линија)
35.	Обраслост филамената индументумом	ОФЦ	ОФС	ОФМ	0-до 1/3; 1-до 2/3; 2-више од 2/3
36.	Боја филамената	БФЦ	БФС	БФМ	0-жута; 1-бела, 2-бледозелена; 3-пурпурна; 4-филамент двобојан
37.	Хомогеност обојености филамената	ХОФЦ	ХОФС	ХОФМ	0-хомогени; 1-нехомогени (у виду вертикалних линија)
38.	Боја карпела	БКрЦ	БКрС	БКрМ	
39.	Облик нектарија	ОНЦ	ОНС	ОНМ	
40.	Боја нектарија	БНЦ	БНС	БНМ	
41.	Урез нектарија	УНЦ	УНС	УНМ	0-одсутује; 1-један урез; 2-два уреза; 3-више од два уреза
42.	Положај нектарија	ПНЦ	ПНС	ПНМ	0-усправне; 1-полегле

Одређивање стања квалитативних карактеристика вршено је на свежем материјалу директно или посматрањем одређених структура употребом бинокуларне лупе. Одређивање облика вршено је на основу шеме стандардизованих облика листова и других морфолошких структура биљака (Clausen, 1975; **прилог 1-2**) а боја на основу систематизације боја заснованој на Манселовом систему боја (Cleland, 1937), при чему су стања боја кодирана на основу шеме у **прилогу 1-3**. Боје круничних листића и прашника изражене су кроз унапред дефинисана стања (**табела 4-3**) на бази идентификационих кључева или личних запажања.

4.3. Анализа епидермалних структура

Услед лакше интерпретације резултата, варијабилност епидермалних структура такође је испитивана у оквиру три претходно дефинисана региона (розета, стабло, цваст и цветови). Пре самог експерименталног рада, укључујући све регионе, дефинисано је укупно 61 квантитативних, меристичких и квалитативних карактеристика. Међутим, у току рада утврђено је да у унапред одређеним квалитативним карактеристикама, попут присуства индументума на одређеном биљном органу, типа индументума (прост, жлездаст или мешовит) или типа стома, нема варијабилности, па је број финално анализираних карактеристика смањен на 49 (37 квантитативних, 12 меристичких) (**табела 4-4**). Мерења свих карактеристика епидермалних структура вршена су у три понављања.

Епидермалне карактеристике листова розете: Анализа варијабилности карактеристика епидермалних структура листова розете укључила је укупно 540 индивидуа из 38 популација испитиваних таксона. Укупно је анализирано 18 квантитативних карактеристика (**табела 4-4**). За потребе анализа, по један свеж, неоштећени, лист узоркован је из средњег дела розете свих индивидуа. Како би се одредила дужина маргиналних и апикалних трихома листови розете, без одвајања епидермиса, фотографисани су стереомикроскопом Leica MZ-16A. Као подлога приликом фотографисања коришћен је папир у плавој боји како би се обезбедио одговарајући контраст између подлоге и трихома. Са добијених фотографија вршена су мерења наведених карактеристика Digimizer Image Analysis софтвером. За потребе квантификовања карактеристика епидермалних ћелија и стома припремани су нативни препарати. Без претходног третмана, епидермис лица и наличја горње трећине листова

ручно је одвајан од паренхима и постављан на предметна стакла у капи воде (Ruzin, 1999). Припремљени нативни препарати фотографисани су светлосним микроскопом Leica DM 1000 (Leica Microsystem, Germany). Са овако добијених микрографија вршена су мерења одабраних епидермалних карактеристика у софтверу ImageJ (Schneider et al., 2012). Густина, тј. број, епидермалних ћелија, стома и трихома одређивана је пребројавањем у оквиру три насумично одабрана дела епидермиса површине 1 mm².

Епидермалне карактеристике региона цветног стабла: У оквиру овог региона анализирана је варијабилност 18 епидермалних карактеристика средњих листова стабла (**табела 4-4**) на нивоу 440 индивидуа из 36 популација испитиваних таксона. Ова анализа није укључила две популације *S. klepa* (KKK, KGC; **табела 4-1**), обзиром да индивидуе ових популација нису цветале, односно развиле цветно стабло. Методологија припремања и фотографисања нативних препарата идентична је методологији припреме препарата листова розете.

Епидермалне карактеристике региона цвасти и цветова: У оквиру датог региона анализирана је варијабилност 13 карактеристика епидермалних структура брактеја, круничних листића и прашника (**табела 4-4**). Анализа је укључила укупно 440 индивидуа из свих популација, искључујући две већ поменуте популације *S. klepa*. Припрема нативних препарата епидермиса брактеја, фотографисање маргиналних и апикалних трихома и њихова мерења извршени су по већ претходно описаној процедури. Квантификовање епидермалних карактеристика круничних листића и прашника вршено је у Digimizer Image Analysis софтверу са фотографија претходно направљених на стереомикроскопу Leica MZ-16A, при чему су за фотографисање коришћени препарати припремљени за морфолошке анализе.

Табела 4-4. Преглед анализираних карактеристика епидермалних структура.

Р. бр.	Опис карактеристике	Акроним	Јединица мере
<i>Регион розете – листови розете</i>			
1.	Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-РЛ	μm
2.	Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-РЛ	μm
3.	Број епидермалних ћелија лица по јединици површине (1 mm ²)	БЕРЛ	
4.	Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-РЛ	μm
5.	Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-РЛ	μm
6.	Број стома на лицу по јединици површине (1 mm ²)	БСРЛ	
7.	Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-РЛ	μm
8.	Густина трихома горњег дела лица по јединици површине (1 mm ²)	ГТРЛ	
9.	Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-РН	μm
10.	Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-РН	μm
11.	Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине (1 mm ²)	БЕРН	
12.	Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-РН	μm
13.	Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-РН	μm
14.	Број стома на наличју по јединици површине (1 mm ²)	БСРН	
15.	Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-РН	μm
16.	Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине (1 mm ²)	ГТРН	
17.	Дужина маргиналних трихома	ДЖ-МР	mm
18.	Дужина апикалних трихома	ДАР	mm
<i>Регион стабла – средњи листови стабла</i>			
19.	Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-СЛ	μm
20.	Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-СЛ	μm
21.	Број епидермалних ћелија лица по јединици површине (1 mm ²)	БЕСЛ	
22.	Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-СЛ	μm
23.	Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-СЛ	μm
24.	Број стома на лицу по јединици површине (1 mm ²)	БССЛ	
25.	Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-СЛ	μm
26.	Густина трихома горњег дела лица по јединици површине (1 mm ²)	ГТСЛ	
27.	Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-СН	μm
28.	Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-СН	μm
29.	Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине (1 mm ²)	БЕСН	
30.	Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-СН	μm
31.	Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-СН	μm
32.	Број стома на наличју по јединици површине (1 mm ²)	БССН	
33.	Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-СН	μm
34.	Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине (1 mm ²)	ГТСН	
35.	Дужина маргиналних трихома	ДЖ-МС	mm

36.	Дужина апикалних трихома	ДАС	mm
Регион цвасти и цветова			
37.	Дужина трихома у горњем делу лица брактеје	ДЖ-ЛБ	μm
38.	Дужина трихома у горњем делу наличја брактеје	ДЖ-НБ	μm
39.	Дужина маргиналних трихома брактеја	ДЖ-МБ	mm
40.	Дужина апикалних трихома брактеја	ДАБ	mm
41.	Дужина маргиналних трихома централних круничних листића*	ДЖ-МЦК	mm
42.	Дужина маргиналних трихома средњих круничних листића*	ДЖ-МСК	mm
43.	Дужина маргиналних трихома маргиналних круничних листића*	ДЖ-ММК	mm
44.	Дужина трихома апикалног дела централних круничних листића*	ДЖ-АЦК	mm
45.	Дужина трихома апикалног дела средњих круничних листића*	ДЖ-АСК	mm
46.	Дужина трихома апикалног дела маргиналних круничних листића*	ДЖ-АМК	mm
47.	Дужина трихома централних филамената*	ДЖ-ЦФ	mm
48.	Дужина трихома средњих филамената*	ДЖ-СФ	mm
49.	Дужина трихома маргиналних филамената*	ДЖ-МФ	mm

* односи се на круничне листиће и филаменте из централних, средњих и маргиналних цветова

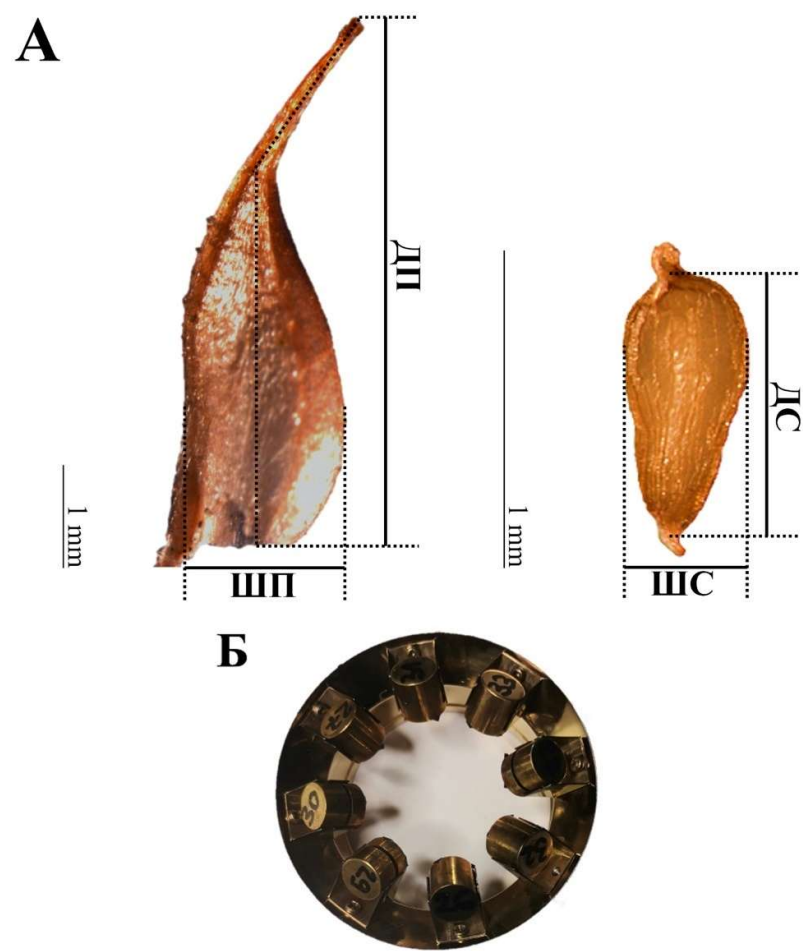
4.4. Анализа карполошких карактеристика

Анализа карполошких карактеристика укључила је укупно 440 индивидуа из 36 популација. Пре издвајања плодова и семена, целе цвасти, у завршној фази фрутификације, су сечене у својој бази и одвајане са цветних стабала а затим паковане у папирне кесе.

Карактеристике плодова (мешкова): За потребе анализирања варијабилности морфолошких, квантитативних и квалитативних, карактеристика, са претходно издвојених цвасти узорковано је 6 у потпуности зрелих, отворених, мешкова, и то по два мешка из цветова у централном, средњем и маргиналном делу цвасти. Мешкови су узорковани на собној температури њиховим одвајањем са цветне ложе, при чему се пазило да не дође до оштећења њиховог базалног дела. Тако узорковани мешкови су потом провидном адхезивном траком лепљени на бели папир, а затим скенирани на HP Scanjet 200 скенеру, при резолуцији од 600 dpi. Добијене фотографије коришћене су за мерење квантитативних карактеристика (слика 4-3А; табела 4-5) у софтверу Digimizer Image Analysis. Квалитативне карактеристике мешкова одређиване су на основу фотографија снимљених Leica MZ-16A стереомикроскопом или директно са тек одвојених плодова употребом бинокуларне лупе.

Табела 4-5. Преглед анализираних квантитативних и квалитативних карполошких карактеристика.

Р. бр.	Опис карактеристике	Акроним	Јединица мере/стање
Квантитативне			
1.	Дужина плода	ДП	mm
2.	Ширина плода	ШП	mm
3.	Дужина семена	ДС	mm
4.	Ширина семена	ШС	mm
Квалитативне			
5.	Присуство индументума на плоду	ПИ	0-одсутан; 1-присутан
6.	Обраслост плода индументумом	ОП	1-до стилуса; 2-до 1/3 стилуса; 3-до 2/3 стилуса
7.	Позиција стилуса	ПС	1-повијен на лево; 2-усправан; 3-повијен на десно
8.	Боја семена	БС	1-светло брао; 2-тамно браон



Слика 4-3. А - позиција мерених карполошких квантитативних карактеристика плодова и семена (акроними дати у табели 4-5); Б - узорци семена припремљени за SEM (фото: Јовановић, М. 2024).

Карактеристике семена: За потребе квантификовања карполошких карактеристика, семена су издвајана на собној температури из сувих, отворених, мешкова сваке анализиране индивидуе. Од екстрахованог материјала одабрано је по десет у потпуности развијених и недехидрираних семена по индивидуи и фотографисано помоћу горе поменутог стереомикроскопа. Добијене фотографије су коришћене за мерење квантитативних карактеристика помоћу софтвера Digimizer Image Analysis и одређивање стања одабраних квалитативних карактеристика (слика 4-3А; табела 4-5). Након обраде материјала, семена сваке индивидуе складиштена су у пластичним Eppendorf епруветама и придружена одговарајућим цвастима у папирним кесама.

4.4.1. Микроморфолошка анализа мешкова и семењаче

Анализом микроморфолошких карактеристика мешкова и семењаче обухваћено је 19 анализираних популација. Информације о популацијама коришћеним у овој анализи дате су у прилогу 1-1. Поред популација *Sempervivum* таксона, ова анализа укључила је и популацију врсте рода *Jovibarba* (*J. heuffelii*) као и једну врсту обухваћену *Sedum* sect. *Rupestre* (*S. rupestre*), посматране као *outgroup*. Ове популације увршћене су у анализу са циљем описивања потенцијалних разлика у грађи семењаче која је доминантно условљена генетским факторима. Имајући у виду претпостављене филогенетске сестринске односе наведених родова са родом *Sempervivum*, као и опречне ставове по питању издвајања *Jovibarba* врста у засебан род, ова анализа требала је да представља додатну конфирмацију њихових филогенетског и таксономског статуса.

Из сваке популације, комбиновањем материјала са више различитих индивидуа, издвојени су неоштећени мешкови и недехидрирана семена. Мешкови и семена су постављани на одговарајуће металне сталке (слика 4-3Б) а затим распршивачем JEOL JFC-1100 обложени златом и анализирани скенирајућим електронским микроскопом (SEM) JEOL JSM 5300 (JEOL Ltd., Akishima, Tokyo, Japan). Базални део, кљун (стилус) и вентрални шав мешка, као и цело семе и карактеристике семењаче у средњем, микропиларном и халазном региону, фотографисани су на увећањима у распону од 50-2000х. За описивање микроморфолошких карактеристика семењаче, као и одређивања типова семена на бази истих, праћена је терминологија коју дефинисали 't Hart и Berendsen (1980).

4.5. Палинолошке анализе

Палинолошким анализама обухваћене су популације свих анализираних таксона. Варијабилност квантитативних и квалитативних карактеристике (табела 4-6) испитивана је на нивоу 30 поленових зрна по популацији. За потребе ове анализе прикупљен је већи број цветова са различитих индивидуа једне популације, водећи при томе рачуна да цветови не буду у потпуности отворени како не би дошло до контаминације поленовим зрнима ношеним ветром или опрашивачима из других популација. Из оваквих цветова најпре су издвајани прашници а затим су са њих одвајане у потпуности развијене антере. Антере су затим преношене на предметна стакла и на њима мацериране пинцетом. По мацерирању, додавана је кап 70 %-тног етил алкохола након чега су добијени препарати прекривани покровним стаклом. Овако припремљени препарати фотографисани су помоћу Leica DM 1000 светлосног микроскопа док је квантификација одабраних палинолошких карактеристика вршена у Digimizer Image Analysis софтверу.

Табела 4-6. Преглед анализираних квантитативних и квалитативних карактеристика поленових зрна.

Р. бр.	Опис карактеристике	Акроним	Јединица мере/стање
Квантитативне			
1.	Поларни дијаметар	П	μm
2.	Екваторијални дијаметар	Е	μm
Односи			
3.	Однос поларног и екваторијалног дијаметра	П/Е	(коришћен за одређивање облика)
Квалитативне			
4.	Облик поленовог зрна	ОП	
5.	Класа полена у односу на величину поленових зрна		веома велика (>100 μm) велика (51–100 μm) средња (26–50 μm) мала (10–25 μm) веома мала (<10 μm)

4.6. Статистичка обрада података

Статистичка обрада добијених података вршена је у програмском пакету STATISTICA 8 (Statsoft, Inc., Tulsa, OK, USA). Варијабилност квантитативних карактеристика првенствено је изражена кроз параметре дескриптивне статистике. Дескриптивна статистика представљена је на нивоу свих анализираних таксона кроз

параметре средње вредности (Avg., енгл. *Average*), минимума (Min., енгл. *Minimum*), максимума (Max., енгл. *Maximum*) и стандардне девијације (SD, енгл. *Standard Deviation*). Поред поменутих, одређене су и вредности коефицијента варијације (CV, енгл. *Coefficient of Variation*). За разлику од стандардне девијације, као мере апсолутне варијабилности, коефицијент варијације представља статистичку меру која показује релативни степен варијабилности, омогућавајући поређење степена варијабилности између истих карактеристика са различитим средњим вредностима (Pélabon et al., 2020). У односу на израчунате вредности овог коефицијента карактеристике су третиране као високо ($CV > 50 \%$), умерено ($10 \% < CV < 50 \%$) или ниско ($CV < 10 \%$) варијабилне.

Нормалност дистрибуције анализираних квантитативних карактеристика, као предуслова за параметарске статистичке тестове, тестирана је **Колмогоров-Смирновим тестом** (енгл. *Kolmogorov-Smirnov test*) са подешеним нивоом статистичке значајности од $p < 0,05$. Сетови подата који су показали нормалну дистрибуцију ($p > 0,05$) даље су анализирани **униваријантном анализом варијансе** (ANOVA, енгл. *Analysis of Variance*) како би се утврдиле карактеристике које на најбољи начин описују варијабилност, односно оне са статистички значајним разликама у средњим вредностима између испитиваних таксона. Као такве издвојене су карактеристике са најнижим добијеним p вредностима, односно највишим вредностима Фишеровог коефицијента (F, енгл. *Fisher's coefficient*). Како би се установиле значајне статистичке разлике између конкретних парова таксона спроведен је **post-hoc Tukey's HSD за неједнак N** (енгл. *Honestly Significant Difference for unequal N*) тест на резултатима генерисаним ANOVA анализом. Статистичка значајност сетова података који су одступали од нормалне дистрибуције ($p < 0,05$) анализирана је **Крускал-Валисовим тестом** (енгл. *Kruskal-Wallis's test*). Значајне статистичке разлике између парова таксона за сетове података који одступају од нормалне расподеле утврђене су преко **post-hoc** поређења средњих рангова свих група. Коначно, разлике између средњих вредности одређиваних карактеристика на нивоу комплекса утврђене су применом t-теста.

Степен интра- и интерпопулационе варијабилности, као и степен диференцијације таксона, утврђени су преко мултиваријантних статистичких анализа. Обрасци интерпопулационе варијабилности утврђивани су применом **анализе главних компоненти** (PCA, енгл. *Principal Component Analysis*), при чему су као *a priori* групе дефинисане анализиране популације. Како би се утврдио степен диференцијације унапред дефинисаних група (таксона) и издвојиле карактеристике које овој

диференцијацији доприносе у највећој мери, спроведена је **канонијска дискриминантна анализа** (CDA, енгл. *Canonical Discriminant Analysis*). CDA је спроведена на карактеристикама за које су у PCA анализи добијени стандардизовани коефицијенти већи од 0,7, односно због великог броја карактеристика и високе варијабилности у случају морфолошких карактеристика региона цвасти и цветова од 0,5. На крају, урађена је и **агломеративна хијерархијска кластер анализа** (АНС, енгл. *Agglomerative Hierarchical Cluster analysis*), као метода груписања *a priori* дефинисаних група (таксона) у кластере на основу њихове сличности. Резултати кластер анализе (АНС) приказани су графички у виду дендограма (фенограма) а базирани су на матрици Махаланобисових дистанци (енгл. *Mahalanobis distances*) добијеној у CDA.

Статистичка обрада квалитативних карактеристика извршена је путем вишеструке коресподентне анализе (МСА, енгл. *Multiple Correspondence Analysis*), као непараметарске методе која омогућава утврђивање релација између категоријских, номиналних, варијабли. Све квалитативне карактеристике код којих није утврђена варијабилност, а које се превенствено односе на присуство индументума на одређеним биљним органима, нису биле укључене у анализу. Ова анализа омогућила је формирање и диференцијацију група на бази стања квалитативних карактеристика, као и издвајање оних које у највећој мери доприносе диференцијацији. Резултати ове анализе графички су приказани преко биплотова.

4.7. Геометријска морфометрија листова розете

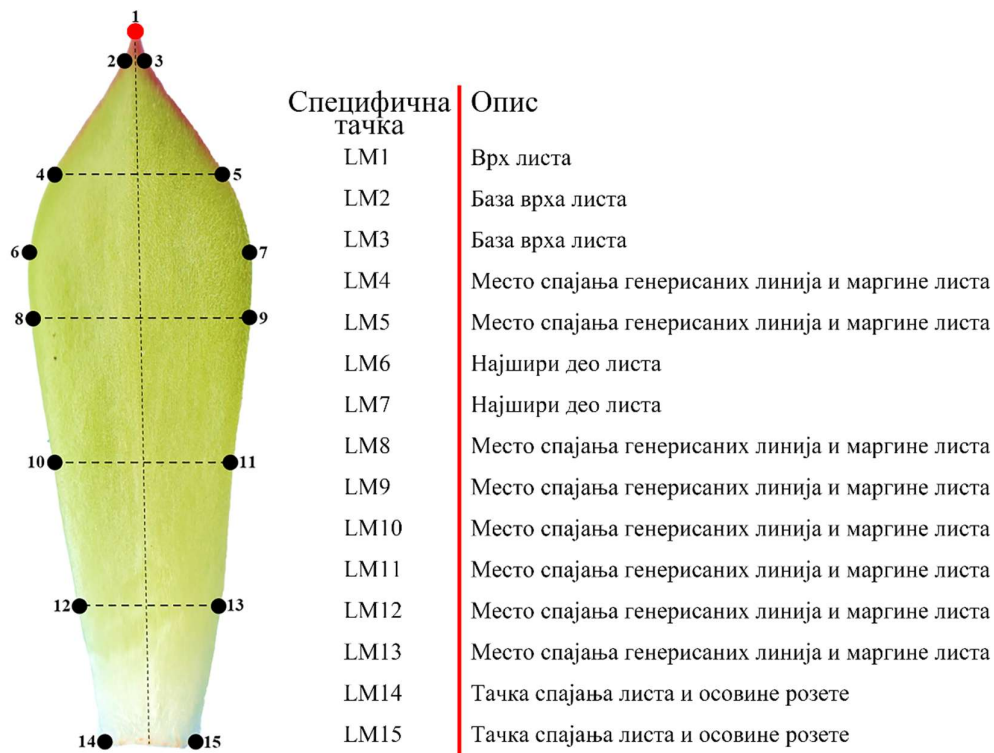
Методом геометријске морфометрије испитивана је варијабилност облика и величине листова розете у оквиру свих анализираних популација. За потребе ове анализе, из централног дела сваке розете је узоркован по један лист, при чему се водило рачуна да листови не буду оштећени.

Конфигурација специфичних тачака (LM): Након узорковања свежи листови розете скенирани су на резолуцији од 600 dpi на скенеру HP Scanjet 200 у JPG формату. Тако добијене фотографије су најпре конвертоване у TPS формат помоћу TpsUtil 1.70 софтвера (Rohlf, 2013) а затим коришћене за дигитализацију специфичних тачака. Укупно 15 специфичних тачака је дефинисано и дигитализовано како би се објасниле основне карактеристике и варијабилност облика и величине листова розете. Четрнаест дефинисаних тачака су биле билатерално симетричне док је једна тачка постављена

асиметрично. Услед разлика у природи и начина дигитализовања, специфичне тачке подељене су на две групе (типа). Специфичне тачке првог типа су дигитализовани у tpsDig2 софтверу (Rohlf, 2005) и описивали су следеће хомологе тачке: LM1 – врх листа розете (асиметрична тачка), LM2 и LM3 – описују базу врха листа (тачка спајања врха листа и лисне плоче), LM6 и LM7 – представљају најшири део листа, LM14 и LM15 – дефинишу тачке спајања листа и осовине розете (**слика 4-4**). Претходно наведене специфичне тачке илуструју стабилне, лако упечатљиве и константне карактеристике листових розета, односно дискретне хомологе тачке или локусе. Како листове розете карактерише одсуство истакнутих морфо-анатомских структура, попут лисних режњева или јасно видљивих васкуларних елемената (нерава), одабир специфичних тачака је био отежан. Већина хомологих тачака листових розета, и претходно дефинисаних специфичних тачака, налази се у њиховом горњем делу, што је отежавало постављање истих у доњем делу листових и, последично, тумачење варијабилности величине и облика. Како би се осигурала покривеност облика целих листових розета, коришћен је MakeFan6 софтвер за обраду слика (Sheets, 2003) у циљу генерисања хоризонталних линија тзв. методом чешља. Генерисане линије имале су за циљ да поделе лист на пет једнаких делова дуж вертикалне осе, при чему је вертикална оса постављена између врха листа (LM1) и средње тачке базе листа (**слика 4-4**). Места спајања генерисаних хоризонталних линија и маргине листа коришћене су за дигитализацију додатних осам специфичних тачака другог типа (LMs 4, 5, 8, 9, 10, 11, 12, 13) (**слика 4-4**).

Дефинисање варијабли облика и величине: Положај специфичних тачака дефинише облик и величину испитиване морфолошке целине код свих *a priori* дефинисаних група у узорку, где је облик дефинисан као информација која након скалирања, транслације и ротације остаје неизмењена а величина целине величином центрида (CS, енгл. *Centroid Size*), односно центром конфигурације дефинисаних специфичних тачака (Klingenberg & Monteiro, 2005). Да би се елиминисале варијације узроковане разликама у позиционирању, скалирању и ротацији листових розета током процеса дигитализације специфичних тачака спроведена је Генерализована Прокастова Анализа (GPA, енгл. *General Procrustes Analysis*). GPA резултирала је добијањем података о Прокастовим координатама, односно симетричним и асиметричним компонентама у случају билатерално симетричних структура, као координатама које дефинишу облик листових розета. Такође, за сваки лист розете одређена је и вредност величине центрида (CS) као мере геометријске скале величине. На основу ових података, генерисаних у MorphoJ

софтверу (Klingenberg, 2011), анализира је варијабилност облика и величине листова розете.



Слика 4-4. Позиција и опис дигитализованих специфичних тачака (црвена тачка – асиметрична тачка; црне тачке – билатерално симетричне тачке).

Статистичке анализе: Униваријантна анализа варијансе (ANOVA), на основу вредности величине центорида (CS), спроведена је у циљу тестирања постојања статистички значајних разлика у средњим вредностима величине листова розете између *a priori* дефинисаних група, тј. комплекса и таксона. ANOVA је требала да одговори на питање да ли је величина листа значајан параметар за објашњавање интер- и интрагрупне варијабилности. Поред претходне, мултиваријантна анализа варијансе (MANOVA, енгл. *Multivariate Analysis of Variance*) базирана на симетричним компонентама спроведена је у циљу тестирања степена варијабилности облика листова на нивоу комплекса и таксона као *a priori* група. Као екстензивно коришћена метода за испитивање разлика између група (Wahlsteen, 2020), MANOVA је требала да одговори на питање да ли уочене варијације у облику листова розете корелирају са предложеном морфолошком и таксономском диференцијацијом.

Експлоративне и методе визуелизације: Анализа главних компоненти (PCA) и дискриминантна анализа (DA, енгл. *Discriminant Analysis*) омогућиле су визуелизацију варијабилности и разлика у облику и величини листова између анализираних индивидуа, таксона и комплекса. Анализом главних компоненти (PCA) представљен је градијент варијабилности облика листова у целом узорку, независно у односу на таксономску припадност појединачних индивидуа *a priori* формираним групама. Наведена анализа је спроведена је у софтверу MorphoJ (Klingenberg, 2011), док су 2D графици конфигурисани у софтверу STATISTICA 7. Дискриминантна анализа (DA) омогућава испитивање разлика између две *a priori* дефинисане групе (Klingenberg, 2011) и тиме омогућава реевалуацију таксономских односа између анализираних група. Ова анализа је спроведена коришћењем табела за класификацију резултата унакрсне валидације (енгл. *cross-validation scores*) са T^2 статистиком, са нивоом коефицијента статистичке значајности $p < 0,0001$ (за тестове са 1000 пермутација). Директна визуелизација разлика у облику листова између таксона врста представљена је преко дијаграма који илуструју варијабилност дуж РС оса комбинујући методу деформационих мрежа (енгл. *deformation grids*) и вектора померања (енгл. *lollipop graphs*). Вектори померања су одабрани као једноставна али ефикасна визуелизациона метода праћења промена положаја специфичних тачака (Klingenberg, 2011). Овако је омогућено издвајање специфичних тачака које у највећој мери одступају у положају код испитиваних група у односу на просечни облик листова.

4.8. Хоролошка анализа

Карте распрострањења испитиваних таксона израђене су на основу прегледавања релевантних литературних података у комбинацији са подацима добијеним прегледавањем хербарских збирки хербаријума Природњачког Музеја (HMMNH) и Института за биологију (MKNH) у Скопју, Националног Музеја Историје Науке у Софији (SOM), Универзитета у Софији (SO), Природњачког музеја у Београду (БЕО), Ботаничке баште „Јевремовац“ (БЕОУ) и Природно-математичког факултета Универзитета у Нишу (HMN), као и података прикупљених током теренских истраживања. Номенклатура таксона датих у литератури и хербаријумским збиркама прилагођена је таксономском концепту коришћеном у овој дисертацији. Прикупљени подаци геореференцирани су помоћу софтвера QGIS (енгл. *Quantum Geographic Information System*) при чему су карте

конструисане пунктирајућом методом. На свакој карти различитим бојама и знаковима обележени су хербарски, литературни, теренски, сумњиви и нетачни подаци о распрострањењу, као и они добијени преклапањем подата различитих извора (нпр. теренски и литературни, хербарски и литературни, итд.).

5. РЕЗУЛТАТИ И ДИСКУСИЈА

5.1. Морфолошка диференцијација комплекса

Како би се утврдиле разлике и, последично, оправданост раздвајања комплекса *S. ciliosum* и *S. ruthenicum*, спроведено је поређење добијених средњих вредности свих анализираних карактеристика t-тестом и униваријантном анализом варијансе (ANOVA).

На нивоу морфолошких карактеристика розете t-тест и ANOVA показали су статистички значајне разлике у средњим вредностима свих карактеристика, при чему се дужина горњег дела листе розете (ГДР) издвојила као најзначајнија за разликовање комплекса (**прилог 2-1**). Уопштено, таксони *S. ciliosum* комплекса одликују се мањим розетама и мањом дужином, ширином и дебљином листова розете у односу на таксоне *S. ruthenicum* комплекса.

У оквиру морфолошких карактеристика региона стабла, статистички значајне разлике потврђене су за све квантитативне карактеристике, осим за дужину интернодуса у доњем делу стабла (ДиД). Са друге стране, ширина доњег листа (ШДЛ) показала се као карактеристика која на најбољи начин описује разлике између комплекса (**прилог 2-1**). Као и у случају розете, таксони обухваћени *S. ciliosum* комплексом карактерисали су се мањом висином, као и краћим и ужим доњим, средњим и горњим листовима стабла у односу на таксоне комплекса *S. ruthenicum*.

Од 64 квантитативних морфолошких карактеристика цвасти и цветова, значајне статистичке разлике нису потврђене за 22 карактеристике. Међутим, као најзначајније карактеристике за објашњавање разлика између датих комплекса издвојиле су се дужине чашичних листића централних, средњих и маргиналних цветова (ДЧЦ, ДЧС, ДЧМ) (**прилог 2-1**). Таксони *S. ciliosum* комплекса могу се описати мањим цвастима са мањим бројем цветова, мањим брактејама, незнатно већим дијаметром централних и средњих цветова, као и мањим бројем чашичних и круничних листића, прашника и карпела у односу на други комплекс. Супротно, дужине и ширине чашичних листића, круничних листића и карпела, као и дужина краћих и дужих филамента, углавном су веће код таксона *S. ciliosum* комплекса. У погледу нектарија, таксони *S. ciliosum* комплекса одликују се вишим али краћим нектаријама у односу на таксоне *S. ruthenicum* комплекса.

На нивоу карактеристика епидермалних структура розете статистички значајне разлике нису утврђене за 7 од 18 анализираних карактеристика. Као карактеристике на основу којих се најлакше могу разликовати комплекси издвојиле су се дужина маргиналних и апикалних трихома листова розете (ДЖ-МР, ДАР) (**прилог 2-2**). Дужина маргиналних трихома је уједно и карактеристика која се често користи у

идентификационим кључевима за диференцијацију таксона датих комплекса (Favarger & Zésiger, 1964; Hagemann, 1986; Parnell & Favarger, 1993; Micevski, 1998; 't Hart, 2002; 't Hart et al., 2003). Генерално, већим епидермалним ћелијама, ћелијама затварачицама и дужим трихомима у горњем делу наличја листова, али и значајно дужим маргиналним и апикалним трихомима, одликовали су се таксони *S. ciliosum* комплекса. Исто, таксони претходног комплекса могу се описати мањим бројем епидермалних ћелија и већим бројем стома и трихома по јединици површине лица и наличја листова розете у односу на таксоне комплекса *S. ruthenicum*.

Од 18 анализираних карактеристика епидермалних структура региона стабла, статистички значајне разлике у средњим вредностима нису потврђене за три карактеристике. Као и у случају розете, дужине маргиналних и апикалних трихома средњих листова стабла (ДЖ-МС, ДАС) издвојиле су се као карактеристике које на најбољи начин осликавају разлике између комплекса (**прилог 2-2**). Разлике у величинама и бројности анализираних структура између комплекса пратиле су исту правилност као код истих структура листова розете, изузев броја трихома по јединици површине лица и наличја средњих листова који је био мањи код *S. ciliosum* у односу на *S. ruthenicum* комплекс.

Од 12 тестираних карактеристика епидермалних структура цвасти и цветова значајне разлике нису утврђене у средњим вредностима за њих пет, које се углавном односе на дужине маргиналних и апикалних трихома круничних листића. Са друге стране, дужина маргиналних трихома брактеја (ДЖ-МБ) се може сматрати најпогоднијом за разликовање комплекса (**прилог 2-2**). Тако, *S. ciliosum* комплекс одликује се дужим трихомима брактеја, круничних листића и прашника у односу на *S. ruthenicum* комплекс.

На нивоу карполошких квантитативних карактеристика значајне разлике нису утврђене у погледу дужине плодова и семена (ДП, ДС) док се ширина семена (ШС) може сматрати најадекватнијом карактеристиком за диференцијацију комплекса (**прилог 2-1**). Компаративно, плодови и семена комплекса *S. ciliosum* мањи су од истих код таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Све анализиране квантитативне карактеристике поленових зрна биле су значајне, али се поларни дијаметар (П) може издвојити као она која најбоље осликава разлике између комплекса (**прилог 2-1**). Поленова зрна таксона комплекса *S. ciliosum* била су мања у поређењу са зрнима таксонима *S. ruthenicum* комплекса.

У односу на квалитативне карактеристике, значајне разлике уочене су на нивоу карактеристика цветова где се таксони *S. ciliosum* комплекса карактеришу жутим или жутозеленим круничним листићима без присуства црвене мрље у њиховом базалном делу и прашницима (филаментима) жутозелене боје. Изузетак од овог правила су крунични листићи са присуством црвене мрље, као и љубичасти прашници, који су карактеристика таксона *S. octopodes*, *S. ciliosum* x *marmoreum* и *S. jakucsii* x *marmoreum*. Супротно, таксони *S. ruthenicum* комплекса одликују се круничним листићима углавном беле боје са присуством љубичасте мрље у базалном делу и љубичастим прашницима, премда су код појединих *S. leucanthum* и *S. ruthenicum* популација крунични листићи били без љубичасте мрље а прашници бело-зелени. У погледу нектарија, таксони *S. ciliosum* одликују се усправним, жутим, ланцетастим до широко објајастим нектаријама без уреза док су нектарије таксона *S. ruthenicum* полегле, зелене или беле, скоро квадратног облика, са једним урезом.

5.2. Анализе морфолошких карактеристика таксона комплекса *S. ciliosum*

5.2.1. Варијабилност морфолошких карактеристика региона розете

У оквиру морфолошких карактеристика розете, најнижа средња вредност дијаметра розете утврђена је код *S. klepa* (ДР, 2,5 cm), док је највиша забележена код *S. galicicum* (4,0 cm) (прилог 2-3). У погледу карактеристика листова розете, најмања дужина доњег дела листа утврђена је код *S. klepa* (ДДР, 9,6 mm), док се *S. jakucsii* издвојио по највишим вредностима исте (20,0 mm). Са друге стране, најниже вредности дужине горњег дела листа розета забележене су код *S. octopodes* а највише поново код *S. jakucsii* (ГДР, 3,4, 7,5 mm, респективно). Добијене највише вредности ширине и дебљине листа карактеришу *S. galicicum* (ШРЛ, 6,6 mm; ДБЛР, 2,8 mm). Супротно, најниже вредности истих забележене су код *S. octopodes* (ШЛР, 3,6 mm), односно *S. klepa* (ДБЛР, 1,3 mm). Вредности тестираних карактеристика хибридогених таксона, *S. ciliosum* x *marmoreum* и *S. jakucsii* x *marmoreum* су углавном приближне, а неретко и више, у односу на остале таксоне а нарочито у односу на претпостављене родитељске таксоне. Добијене вредности анализираних карактеристика налазе се, најчешће, у оквиру опсега вредности датих у идентификационим кључевима (Favarger & Zésiger, 1964; Parnell & Favarger, 1993; Hagemann, 1986; Micevski, 1998; 't Hart et al., 2003). Од овакве правилности, у

погледу дијаметра розете (ДР) одступају *S. jakucsii* и *S. octopodes* са добијеним средњим вредностима већим, а *S. klepa* мањим, од датих у идентификационим кључевима (Parnell & Favarger, 1993; Micevski, 1998). Дужина листова розете у литератури представљена је као једна линеарна мера. Упоређивањем укупне дужина листова, уочено је значајно одступање за *S. galicicum* и *S. octopodes*, обзиром да су добијене вредности знатно више од вредности представљених у идентификационим кључевима.

Већина анализираних карактеристика се одликује веома ниским вредностима стандардне девијације, при чему се дебљина листова розете (ДБЛР) издваја по најнижим вредностима исте. Супротно, дијаметар розете (ДР) одликовао се највишим вредностима стандарде девијације. Анализиране карактеристике свих испитиваних таксона одликују се умереним степеном варијабилности према вредностима коефицијента варијације ($10\% < CV < 50\%$). Letz и Marhold (1998) указују на исти образац варијабилности дијаметара розете (ДР), дужине доњег (ДДР) и горњег дела (ГДР) листа розете у оквиру популација *S. monatum* и *S. carpathicum* распрострањених у западним Карпатима.

Колмогоров-Смирнов тест указао је да карактеристике дужина горњег дела (ГДР) и ширина (ШЛР) листа розете одступају од нормалне расподеле (**табела 5-1**). Са циљем утврђивања постојања статистички значајних разлика у средњим вредностима између анализираних таксона спроведена је униваријантна анализа варијансе (ANOVA) на карактеристикама са нормалном расподелом, односно Крускал-Валисов тест на карактеристикама чија дистрибуција одступа од исте. Резултати су указали на постојање изузетно високих статистички значајних разлика између испитиваних таксона на бази свих карактеристика. Ширина листа розете, на основу вредности F и H коефицијената, издвојила се као карактеристика која на најбољи начин описује разлике између таксона (ШЛР, $H_{6,240}=153,38$). Дужина доњег дела листа розете издваја се по најнижим F вредностима (ДДР, $F_{6,233}=30,37$) те се може сматрати мање адекватном за описивање разлика између таксона.

Post-hoc тестови спроведени су са циљем провере резултата добијених ANOVA и Крускал-Валисовим тестом, како би се утврдило између којих конкретних таксона постоје разлике на бази морфолошких карактеристика розете (**прилог 3-1**). *Post-hoc* тестови указали су на постојање значајних разлика између свих таксона на основу свих карактеристика. У том смислу, *S. klepa* и *S. octopodes* се најчешће разликују од сродних таксона. Ово је нарочито значајно уколико се у обзир узме то да се они често сматрају инфраспецијским таксонима *S. ciliosum*. Како наводе 't Hart и сар. (2002) разлике између

S. ciliosum и *S. ciliosum* subsp. *octopodes* уочавају се само на нивоу цветова, што је супротно добијеним резултатима. Хибридогени таксони су се од родитељских разликовали само по дијаметру розете (ДР), док су се од осталих таксона разликовали и по другим карактеристикама.

Табела 5-1. Резултати Колмогоров-Смирнов, ANOVA и Крускал-Валис теста морфолошких карактеристика региона розете таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	Колмогоров-Смирнов	ANOVA/ Крускал-Валис	
		тест	F/H ²	p ³
Дијаметар розете	ДР	p ¹ > 0,20	41,07	***
Дужина доњег дела листа розете	ДДР	< 0,10	30,37	***
Дужина горњег дела листа розете	ГДР	< 0,01	69,88	***
Ширина листа розете	ШЛР	< 0,01	153,38	***
Дебљина листа розете	ДБЛР	< 0,10	68,88	***

¹ p: статистичка значајност нормалности дистрибуције дате карактеристике, карактеристике са вредностима < 0,05 (болдирано) одступају од нормалне расподеле; ² F-ANOVA F тест (Фишеров коефицијент), H - Крускал-Валис H тест; ³ p: нивои статистичке значајности теста (* p < 0,05 - значајни; ** p < 0,01 – високо значајни; *** p < 0,001 – изузетно високо значајни; н.з.: нема значајности).

5.2.2. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) морфолошких карактеристика региона розете

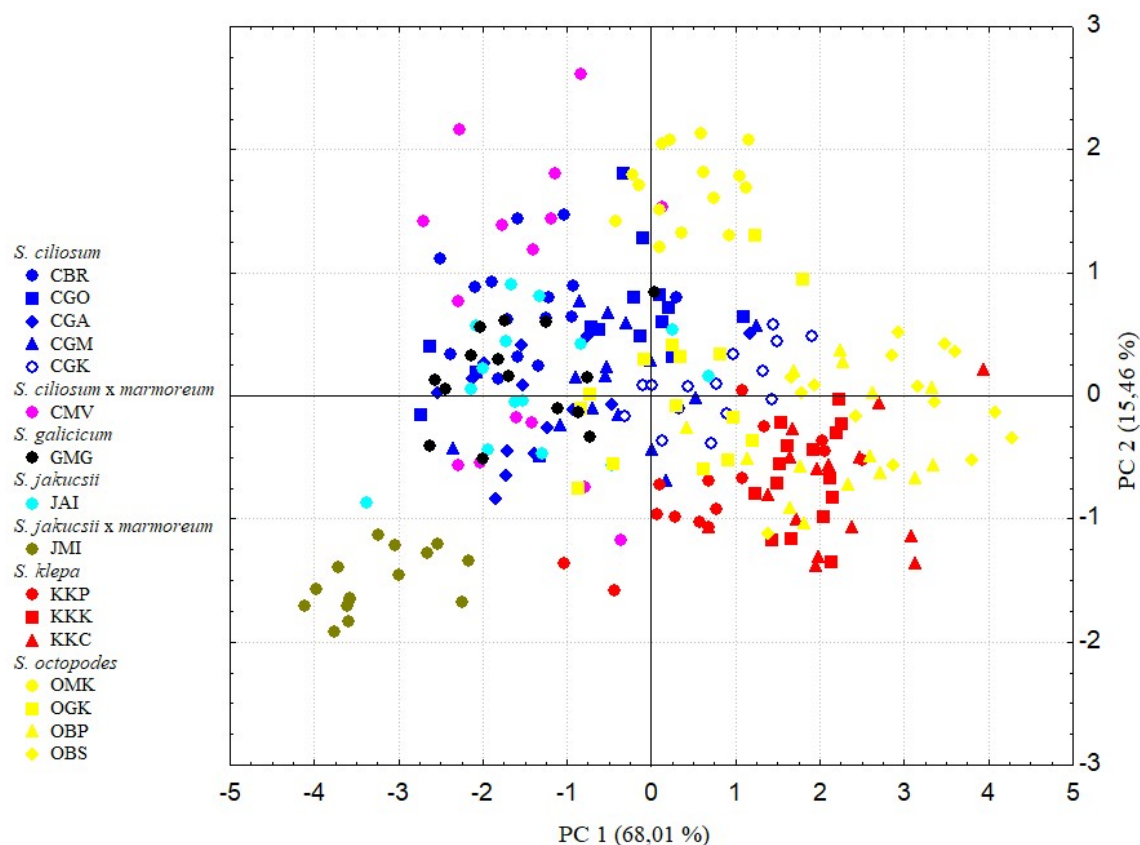
Анализа главних компоненти (PCA) спроведена је на нивоу свих испитиваних популација комплекса *S. ciliosum* у циљу утврђивања степена и образаца варијабилности морфолошких карактеристика региона розете. На основу резултата, прве две РС осе (енгл. *Principal Component Axis*) описују 83,47 % варијабилности, при чему прва оса (PC1) описује 68,01 % (табела 5-2). PCA је указала на значај свих карактеристика у описивању варијабилности узорка, при чему варијабилности PC1 осе у највећој мери доприноси дебљина листа розете (ДБЛР) док је дужина горњег дела листа розете (ГДР) у највећој мери корелисана са варијабилношћу PC2 осе. У негативном делу PC1 осе издвојиле су се популације таксона *S. galicicum*, *S. jakucsii*, *S. jakucsii* x *marmoreum*, *S. ciliosum* x *marmoreum* и већи број *S. ciliosum* популација. Насупрот овоме, у позитивном делу исте осе позициониране су популације таксона *S. klepa*, *S. octopodes* и популација таксона *S. ciliosum* са локалитета Кало Неро у Грчкој (CGK) (слика 5-1). Такође, у оквиру популација *S. octopodes* уочљиво је издвајање популације са локалитета Кајмакчалан у Северној Македонији (ОМК) у односу на остале популација овог таксона. Иако дато раздвајање није потпуно, осим у случају популација *S. klepa* и *S. jakucsii* x *marmoreum*,

уочљиво је формирање две морфолошке групе. Раздвајање популација у односу на другу РС осу није у већој мери изражено (**слика 5-1**). Осим јасног позиционирања *S. klepa* и *S. jakucsii* x *marmoreum* популација у негативном делу ове осе, остале анализиране популације формирају релативно хомогену групу позиционирану интермедијарно у односу на исту осу.

Представљено формирање две групе популација може се повезати и са њиховом географском дистрибуцијом. Наиме, популације таксона *S. ciliosum*, *S. ciliosum* x *marmoreum*, *S. galicicum*, *S. jakucsii* и *S. jakucsii* x *marmoreum* су природно распрострањене на малој географској удаљености планина Скардо-Пиндског масива. Иако су анализиране популације биле подвргнуте процесу аклимације треба имати у виду да адаптације настале као одговор на срединске услове временом могу постати интегрисане. У погледу популација хибридогених таксона уочена је хетерогена дистрибуција *S. ciliosum* x *marmoreum* индивидуа са локалитета Вуринос у Грчкој (CMV), делећи образац морфолошке варијабилности са популацијама *S. ciliosum* из Бугарске (CBR) и Грчке (CGA, CGM, CGO). Супротно, *S. jakucsii* x *marmoreum* индивидуе (JMI) су формирале хомогену групу јасно одвојену од *S. jakucsii* (JAI), указујући на различите обрасце морфолошке варијабилности упркос релативно малој површини хибридне зоне. Такође, често се истиче да популације *S. ciliosum* распрострањене у Грчкој припадају подврсти *ciliosum*, док популације истог таксона распрострањене у Северној Македонији припадају подврсти *octopodes*, са могућношћу јављања и у Грчкој ('t Hart, 2002). Ова тврдња је у сагласности са добијеним резултатима обзиром на уочљив тренд раздвајања популација таксона *S. ciliosum* пореклом из Грчке и *S. octopodes* популација пореклом из Северне Македоније.

Табела 5-2. Вредности оптерећења фактора корелације (PCA) и стандардизованих коефицијената (CDA) морфолошких карактеристика региона розете популација и таксона *S. ciliosum* комплекса. Значајне вредности су болдиране.

Карактеристика	Акр.	PCA на нивоу популација		CDA на нивоу таксона			
		PC1	PC2	без хибридогених		са хибридогеним	
Дијаметар розете	ДР	-0,804	0,178	0,223	0,206	0,390	0,050
Дужина доњег дела листа розете	ДДР	-0,826	0,393	-0,314	-0,642	-0,497	-0,398
Дужина горњег дела листа розете	ГДР	-0,652	-0,723	-0,168	0,255	0,218	0,455
Ширина листа розете	ШЛР	-0,896	-0,179	0,345	1,145	0,662	0,749
Дебљина листа розете	ДбЛР	-0,918	0,179	0,895	-0,732	0,414	-1,026
Eigen-вредности		3,401	0,773	1,727	1,003	1,003	2,605
% варијансе/кумулативне дискриминације		68,01	15,46	0,604	0,956	0,627	0,921



Слика 5-1. Позиције популација комплекса *S. ciliosum* у простору описаном првом и другом осом анализе главних компоненти (PCA) на нивоу морфолошких карактеристика региона розете. Акроними популација корелисани су са истим у **табели 4-1**.

Канонијска дискриминантна анализа (CDA), спроведена у циљу испитивања интерспецијске диференцијације на нивоу свих *a priori* дефинисаних таксона, изузимајући хибридогене, описала је 96,61 % дискриминације. Прва канонијска оса

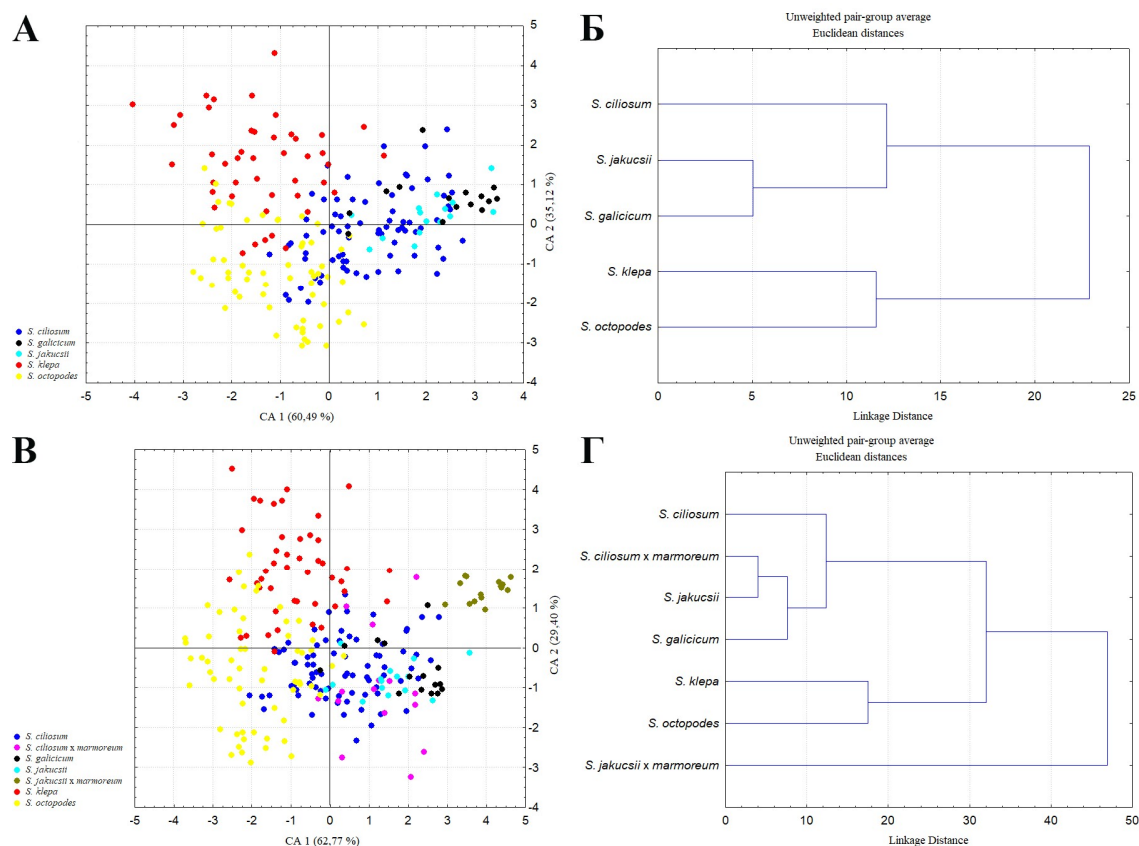
(CA1) учествовала је са 60,49 % у укупној дискриминацији, чему је у највећој мери допринела дебљина листа розете (ДБЛР), док је друга оса (CA2), у највећој мери условљена ширином листа (ШЛР), описала 35,12 % дискриминације (табела 5-2). На добијеном дијаграму приметна је тенденција формирања две групе таксона дуж CA1 осе: у негативном делу осе позиционирани су *S. klepa* и *S. octopodes* а у позитивном *S. ciliosum*, *S. galicicum* и *S. jakucsii*. Диференцијација таксона у односу на другу канонијску осу (CA2) је слабије изражена иако су се у њеном позитивном делу издвојили *S. klepa* и *S. galicicum* (слика 5-2А).

Уопштено, CDA је указала на значајан ниво диференцијације таксона, осим у погледу *S. galicicum* и *S. jakucsii* чија је међусобна диференцијација, и у односу на *S. ciliosum*, ниска. Као што је поменуто, *S. galicicum* и *S. jakucsii* су неретко посматрани као синоними, инфраспецијски или конспецифични таксони у релацији са *S. ciliosum*, управо на бази недовољно изражених разлика у морфологији вегетативних органа (Parnell, 1988; 't Hart et al., 2003; Varina et al., 2013). Дата анализа је показала да се *S. galicicum* и *S. jakucsii* не могу са сигурношћу разликовати од *S. ciliosum* на основу морфолошких карактеристика региона розете. Насупрот овоме, у релацији *S. ciliosum* - *S. octopodes* уочено је значајно раздвајање, што подржава тезу да се ови таксони, осим по карактеристикама цветног региона, разликују и на основу морфолошких карактеристика розете, донекле оправдавајући издвајање овог таксона у ранг врсте као што то предлаже Micevski (1998). Даље, *S. klepa* показује значајан степен диференцијације, са минималним преклапањима са *S. ciliosum*, иако је у скорије време посматрана само као његов варијетет (Niederle, 2013).

Агломеративна хијерархијска кластер анализа (АНС) класификовала је таксоне идентично као CDA, тј. на добијеном фенограму издвајају се две групе: група коју чине *S. klepa* и *S. octopodes* и група коју чине *S. ciliosum*, *S. galicicum* и *S. jakucsii* (слика 5-2Б). Такође, *S. galicicum* и *S. jakucsii* се поново издвајају као најсличнији таксони што је, осим са резултатима CDA, корелисано и са положајем њихових популација у PCA (слика 5-1).

CDA која је укључила и хибридогене таксоне показала је да прве две канонијске осе учествују у 92,17 % укупне дискриминације, чему CA1 доприноси са 62,77 %. Ширина листа (ШЛР) највише је допринела дискриминацији по првој канонијској оси, док је дебљина листа розете (ДБЛР) условила дискриминацију по другој оси (CA2) (табела 5-2). Хибридогени таксони одвајају се у односу на CA1 осу, заузимајући њен

позитивни део. Док се на дијаграму расипања уочава преклапање индивидуа *S. ciliosum* и *S. ciliosum* x *marmoreum* таква ситуација није уочена између *S. jakucsii* и *S. jakucsii* x *marmoreum* који се јасно одвајају по CA2 оси, при чему *S. jakucsii* x *marmoreum* индивидуе формирају хомогену, јасно издвојену групу у односу на све таксоне (слика 5-2В). Положај осталих таксона прати правилност утврђену у претходној CDA анализи.



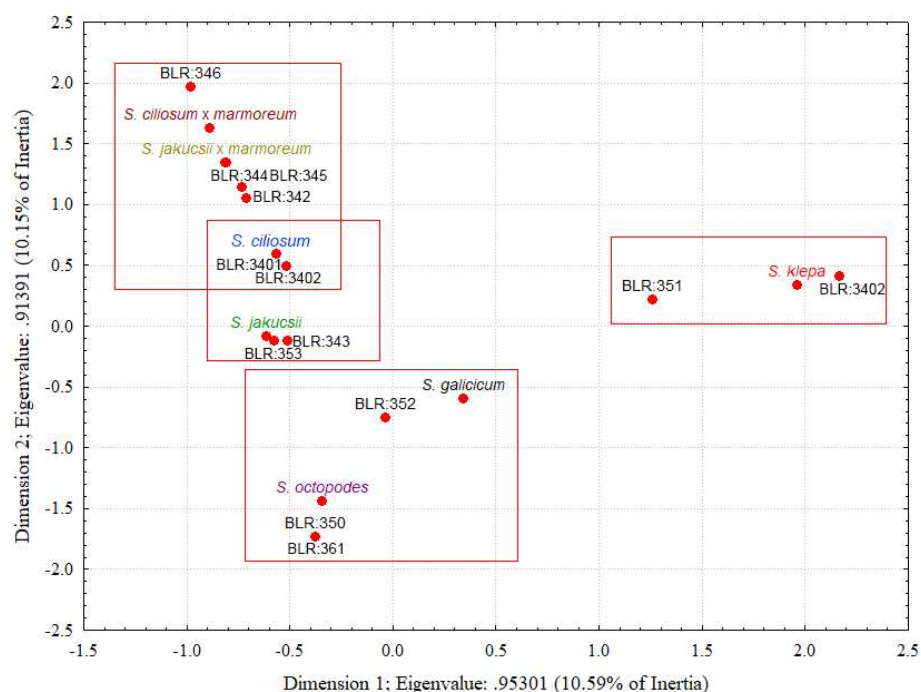
Слика 5-2. Мултиваријационе статистичке анализе на нивоу морфолошких карактеристика региона розете *S. ciliosum* комплекса: канонијска дискриминантна анализа (CDA; **A** – без хибридогених; **B** – са хибридогеним таксонима) и агломеративна хијерархијска кластер анализа (АНС; **B** – без хибридогених; **Г** – са хибридогеним таксонима).

АНС је класификовала таксоне на сличан начин као и CDA, где се на фенограму јасно, као засебна линија, издваја *S. jakucsii* x *marmoreum* (слика 5-2Г). Ова анализа је, донекле изненађујуће, указала на већу сродност *S. ciliosum* x *marmoreum* са *S. jakucsii* него са *S. ciliosum*, као једну од претпостављених родитељских врста. Морфолошке карактеристике региона розете могу испољавати градијент промена њихових квантитативних вредности дуж хибридне зоне између вредности карактеристичних за сваку од родитељских популација (Campbell et al., 2018), при чему не треба занемарити

ни пластичне одговоре на услове животне средине. Наведено може објаснити наизглед неочекивану позицију хибридогених популација, односно, у зависности од протока специфичних гена који условљавају морфолошке карактеристике розета, као и од удаљености хибридогених у односу на родитељске популације, различити обрасци варијабилности могу бити испољени, што се у начелу одражава и на њихову позицију на фенограму.

5.2.3. Анализа квалитативних карактеристика (МСА) региона розете

Мултипна кореспондентна анализа (МСА) спроведена је на нивоу стања боја листова розете кодираних према шеми датој у **прилогу 1-2**. Анализирани таксони међусобно су се издвојили у више група у зависности од сетова стања боја листова розете. Тако, стања 351 и 3402 била су асоцирана са *S. klepa*, условљавајући најизраженију диференцијацију овог таксона. Са друге стране, остали анализирани таксони формирају хомогенију групу, са нижим степеном диференцијације, с тим да су код *S. ciliosum* x *marmoreum* и *S. jakucsii* x *marmoreum* доминирале боје кодова 346, 345 и 342 а положај *S. ciliosum* и *S. jakucsii* био је одређен бојама кодова 3401, 3402, 343 и 353. Стања 352, 350 и 351 условила су раздвајање групе коју граде *S. galicicum* и *S. octopodes* (**слика 5-3**). На представљеном графику, чак и оквиру конкретних група таксона, уочљива је диференцијација таксона у односу на позиције конкретних стања боје листова розете, што даље имплицира значај ове карактеристике у описивању варијабилности и диференцијације анализираних таксона.



Слика 5-3. Позиције стања квалитативних карактеристика региона розете и таксона *S. ciliosum* комплекса у простору описаном I и II кореспондентном осом (кодови стања боја листова дати су у прилогу 1-2).

5.2.4. Варијабилност морфолошких карактеристика региона стабла

Упоређивањем добијених средњих вредности анализираних морфолошких карактеристика стабла, уочено је да највише вредности висине биљке (ВБ, 27,0 cm) и дијаметра стабла (ДС, 3,4 mm) карактеришу *S. galicicum* а најниже *S. octopodes* (13,8 cm и 3,3 mm, респ.). У погледу карактеристика доњих, средњих и горњих листова стабла, по највишим средњим вредностима, у највећем броју случајева, поново се издваја *S. galicicum*. Од овакве законитости одступају само карактеристике ширина доњег (ШДЛ, 7,3 mm) и дебљина горњег (ДБГЛ, 1,6 mm) листа стабла чије су највише средње вредности забележене код *S. jakucsii*. Супротно претходном, најниже средње вредности дужине доњих (ДДЛ, 21,7 mm), средњих (ДСЛ, 19,1 mm) и горњих (ДГЛ, 14,8 mm) листова карактеристика су таксона *S. jakucsii*, док најниже средње њихових ширина (ШДЛ, 4,8 mm; ШСЛ, 4,6 mm; ШГЛ, 3,6 mm) и дебљина (ДБДЛ, 1,7 mm; ДбСЛ, 1,6 mm; ДБГЛ, 1,2 mm) описују *S. octopodes* (прилог 2-4). Вредности анализираних карактеристика региона стабла код хибридогених таксона су у просеку више у односу на сродне, а посебно у односу на родитељске таксоне, при чему се *S. jakucsii x marmoreum* карактерише најдужим и најширим доњим (ДДЛ, 22,8 mm; ШДЛ, 8,1 mm) средњим

(ДСЛ, 24,7 mm; ШСЛ, 7,5 mm) и горњим (ДГЛ, 20,3 mm; ШГЛ, 5,2 mm) листовима у односу на све испитиване таксоне. Добијене средње вредности висине биљке, дужине и ширине листова веће су од вредности истих карактеристика представљених у идентификационим кључевима (Favarger & Zésiger, 1964; Parnell & Favarger, 1993; Micevski, 1998; 't Hart, 2002; 't Hart et al., 2003). Овде треба нагласити да се у истим кључевима често наводи само да су листови стабла дужи у односу на листове розете, што је законитост која је уочена и у добијеним резултатима, са изузетком горњих листова који су по правилу краћи и ужи од листова розете. Међутим, треба имати на уму да у досадашњим кључевима није прављена дистинкција између доњих, средњих и горњих листова стабла.

Анализиране карактеристике одликују се ниским до умереним вредностима стандардне девијације (**прилог 2-4**), при чему се висина биљке (ВБ) и дужине листова (ДДЛ, ДСЛ, ДГЛ) издвајају по вишим вредностима а дебљина листова (ДбДЛ, ДбСЛ, ДбГЛ) по најнижим вредностима исте. У погледу степена варијабилности, тестиране карактеристике одликују се умереном варијабилношћу у оквиру свих таксона (**прилог 2-4**) узимајући у обзир вредности коефицијента варијације. Међутим, као ниско варијабилне издвојиле су се дужина средњег (ДСЛ, CV=9,2 %; *S. klepa*) и дебљина горњег листа (ДбГЛ, CV=8,9 %; *S. jakucsii*) док се дужина интернодуса у доњем делу стабљике издвојила као једина високо варијабилна карактеристика са вредностима коефицијента варијације вишим од 50 % (ДиД, CV=80,3 %; *S. ciliosum* x *marmoreum*).

Одступање од нормалне расподеле Колмогоров-Смирновим тестом утврђено је за карактеристике висина биљке (ВБ) и дужина интернодуса у доњем делу стабљике (ДиД) (**табела 5-3**). ANOVA и Крускал-Валисов тест (**табела 5-3**) указали су на постојање статистички значајних разлика у средњим вредностима свих карактеристика између испитиваних таксона. Висина биљке (ВБ) може се издвојити као она која на најадекватнији начин дефинише разлике у варијабилности између анализираних таксона (ВБ, $H_{6,169}=63,98$), док се дужина средњег листа може издвојити као најмање поуздана (ДСЛ, $F_{6,162}=3,04$).

Табела 5-3. Резултати Колмогоров-Смирнов, ANOVA и Крускал-Валис теста морфолошких карактеристика региона стабла таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/ Крускал-Валис	
		p^1	F/H ²	p^3
Висина биљке	ВБ	< 0,05	63,98	***
Дијаметар стабла у централном делу	ДС	> 0,20	6,02	***
Дужина интернодуса у доњем делу стабла	ДиД	< 0,05	49,07	***
Дужина интернодуса у горњем делу стабла	ДиГ	< 0,20	7,20	***
Дужина доњег листа стабла	ДДЛ	> 0,20	3,49	***
Ширина доњег листа стабла	ШДЛ	> 0,20	13,16	**
Дебљина доњег листа стабла	ДбДЛ	> 0,20	11,71	***
Дужина средњег листа стабла	ДСЛ	> 0,20	3,04	***
Ширина средњег листа стабла	ШСЛ	> 0,20	13,15	**
Дебљина средњег листа стабла	ДбСЛ	> 0,20	10,76	***
Дужина горњег листа стабла	ДГЛ	> 0,20	4,35	***
Ширина горњег листа стабла	ШГЛ	> 0,20	6,20	***
Дебљина горњег листа стабла	ДбГЛ	> 0,20	6,36	***

¹ p : статистичка значајност нормалности дистрибуције дате карактеристике, карактеристике са вредностима < 0,05 (болдирано) одступају од нормалне расподеле; ² F- ANOVA F тест (Фишеров коефицијент), Н - Крускал-Валис Н тест; ³ p : нивои статистичке значајности теста (* p < 0,05 – значајни, ** p < 0,01 – високо значајни, *** p < 0,001 – изузетно високо значајни, н.з. - нема значајности).

Резултати *post-hoc* тестова (прилог 3-2) истакли су да се од сродних таксона у највећој мери разликује *S. octopodes*. На нивоу карактеристика дужина доњег (ДДЛ) и средњег (ДСЛ) листа стабла није утврђено постојање значајних разлика између анализираних таксона. Слично је запажено и за дужину горњих листова стабла (ДГЛ) на основу које је утврђена значајна разлика само између *S. octopodes* и *S. ciliosum* и *S. jakucsii* x *marmoreum*. Хибридогени таксони се ни по једној од анализираних карактеристика нису значајно разликовали од својих родитељских таксона.

5.2.5. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) морфолошких карактеристика региона стабла

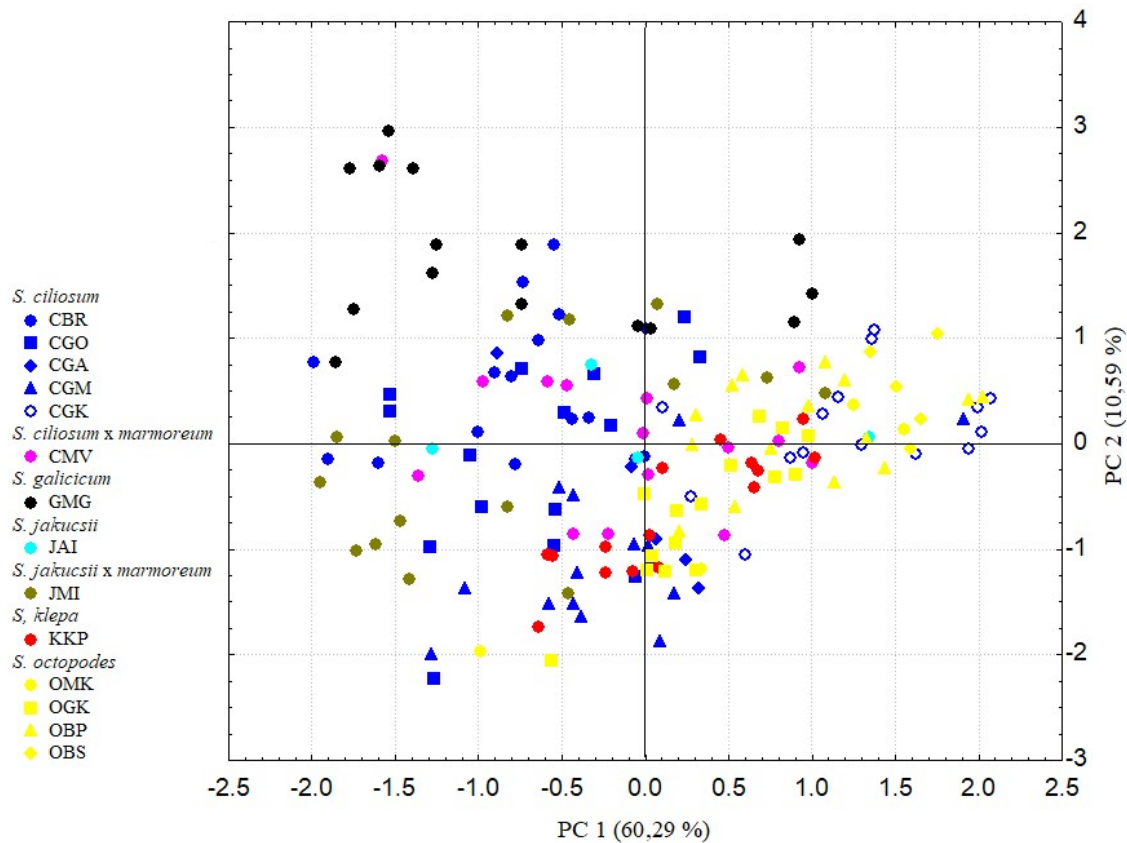
На нивоу морфолошких карактеристика стабла, PCA је указала да прве две осе описују 70,88 % укупне варијабилности, чему прва оса (PC1) доприноси са 60,29 % (табела 5-4). Карактеристике листова су се показале као најзначајније за описивање варијабилности узорка, при чему је ширина средњег листа (ШСЛ) најзначајније корелисана са варијабилношћу прве, док је у односу на другу осу (PC2) то била дужина интернодуса у доњем делу стабла (ДиД), иако се у односу на исту осу ни једна од

карактеристика заправо није показала статистички значајном (вредности коефицијената $< 0,7$) (табела 5-4).

Табела 5-4. Вредности оптерећења фактора корелације (PCA) и стандардизованих коефицијената (CDA) морфолошких карактеристика региона стабла популација и таксона *S. ciliosum* комплекса. Значајне вредности су бодриране.

Карактеристика	Акр.	PCA а нивоу популација		CDA на нивоу таксона			
		PC1	PC2	без хибридогених		са хибридогеним	
				CA1	CA2	CA1	CA2
Висина биљке	ВБ	-0,639	0,548	-	-	-	-
Дијаметар стабла у централном делу	ДС	-0,610	-0,393	-	-	-	-
Дужина интернодуса у доњем делу стабла	ДиД	-0,553	0,567	-	-	-	-
Дужина интернодуса у горњем делу стабла	ДиГ	-0,556	0,567	-	-	-	-
Дужина доњег листа стабла	ДДЛ	-0,786	-0,287	1,060	-0,487	0,134	-0,810
Ширина доњег листа стабла	ШДЛ	-0,880	-0,060	0,428	-1,272	-0,995	-0,788
Дебљина доњег листа стабла	ДбДЛ	-0,881	0,133	-1,251	0,526	0,159	1,173
Дужина средњег листа стабла	ДСЛ	-0,880	-0,146	0,132	1,990	1,520	0,370
Ширина средњег листа стабла	ШСЛ	-0,891	0,053	-0,365	-0,739	-0,784	0,096
Дебљина средњег листа стабла	ДбСЛ	-0,884	0,038	-0,599	0,114	-0,278	0,627
Дужина горњег листа стабла	ДГЛ	-0,846	-0,259	-0,072	-1,176	-0,921	-0,560
Ширина горњег листа стабла	ШГЛ	-0,834	-0,189	-0,184	0,830	0,213	0,078
Дебљина горњег листа стабла	ДбГЛ	-0,715	-0,214	0,548	-0,036	0,560	0,054
Eigen-вредности		7,837	1,376	1,288	0,571	1,084	0,988
% варијансе/кумулятивне дискриминације		60,29	10,59	59,20	26,26	39,74	36,22

На PC графику уочава се високи степен варијабилности на интер- и интрапопулационом нивоу. У негативном делу PC1 осе издвојила се популација таксона *S. jakucsii* са планине Иван у Албанији (JAI), док се у позитивном делу исте одвајају *S. octopodes* популације. У односу на исту осу поново је уочен тренд одвајања популације *S. ciliosum* са локалитета Кало Неро (CGK) од осталих популација овог таксона, указујући на различите обрасце варијабилности у оквиру овог таксона. Остале анализиране популације формирају хетерогену групу без видљивог обрасца груписања у односу на PC1 осу. У релацији са PC2 осом уочено је издвајање популације *S. klepa* са Подлеса (KKP) у њеном негативном, односно популације *S. galicicum* са планине Галичица (GMG) (слика 5-4) позитивном делу ове осе. У погледу позиционирања



Слика 5-4. Позиције популација *S. ciliosum* комплекса у простору описаном првом и другом осом анализе главних компоненти (PCA) на нивоу морфолошких карактеристика региона стабла. Акроними популација корелисани су са истим у **табели 4-1**. популација хибридогених таксона уочено је њихово груписање са родитељским популацијама тј. таксонима.

Канонијска дискриминантна анализа (CDA), на нивоу *a priori* дефинисаних таксона, је показала да прве две канонијске осе описују 85,46 % укупне дискриминације, чему је прва оса (CA1) допринела са 59,20 %. Дискриминација по првој оси је у највећој мери била условљена дебљином доњег листа (ДбДЛ), док је дискриминација по другој оси (CA2, 26,26 %) најзначајније корелисана са дужином средњег листа (ДСЛ) (**табела 5-4**). На дијаграму расипања, приметно је раздвајање таксона *S. jakucsii* и *S. galicicum* смештених у негативном делу CA1 осе, док *S. ciliosum*, *S. klepa* и *S. octopodes* формирају делимично хомогену групу у централном делу дијаграма са тенденцијом одвајања *S. octopodes* у позитивном делу исте осе. У односу на CA2 осу примећено је издвајање *S. klepa* и *S. jakucsii* у негативном и делимично издвајање *S. galicicum* у позитивном делу исте (**слика 5-5A**).

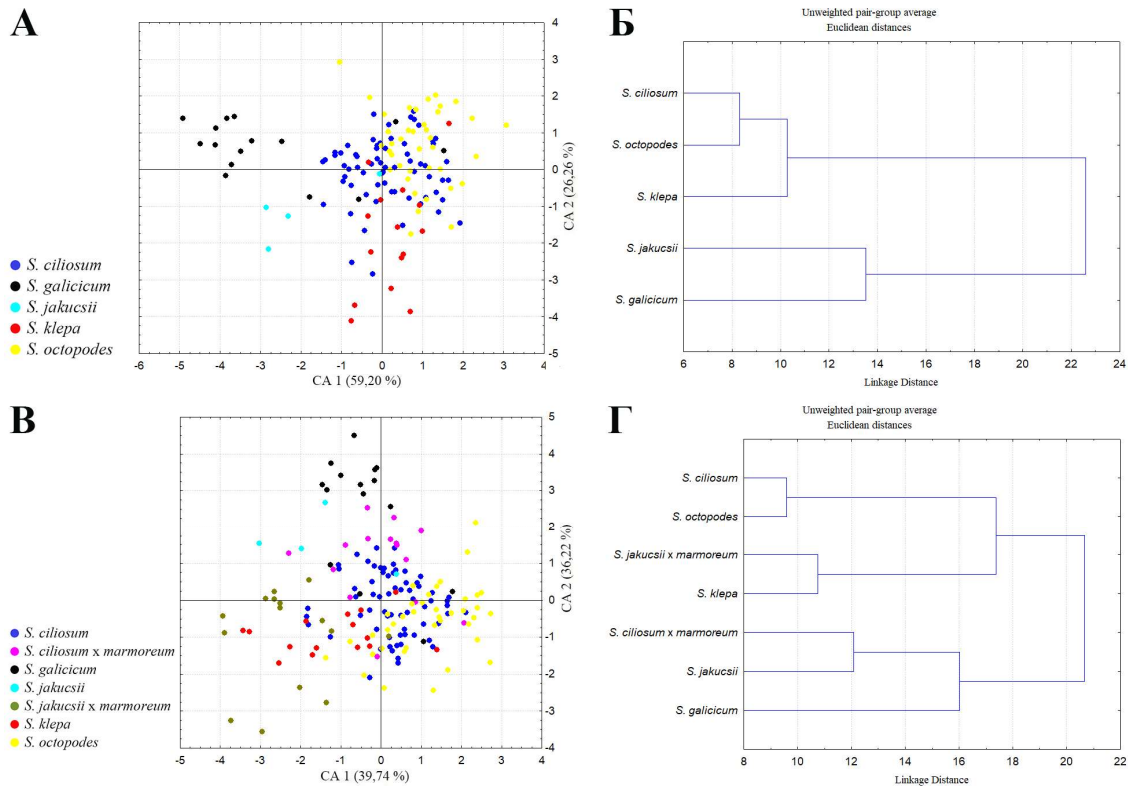
CDA је, за разлику од дискриминације на нивоу морфолошких карактеристика розете, указала на нешто слабији степен дискриминације између *S. ciliosum*, *S. klepa* и *S.*

octopodes. Са друге стране, *S. galicicum* и *S. jakucsii* јасно су се одвојили од претходне групе, указујући на постојање значајних разлика нарочито у односу на *S. ciliosum*. Исто, може се рећи да се наведени таксони међусобно могу пре разликовати на основу карактеристика региона стабла него розете. Груписање, тј. издвајање, *S. galicicum* и *S. jakucsii* у односу на сродне таксоне може бити последица и просторне блискости ових популација, обзиром да настајују планине Галичица и Иван које се географски настављају једна на другу. Непотпуна дискриминација *S. ciliosum* и *S. octopodes* такође може бити последица просторне блискости њихових популација.

АНС је класификовала таксоне на сличан начин. На добијеном фенограму (**слика 5-5Б**) уочава се формирање две групе: група *S. ciliosum* - *S. octopodes* и група *S. galicicum* - *S. jakucsii* док *S. klepa* заузима интермедијарну позицију у односу на дате групе.

CDA на нивоу *a priori* дефинисаних таксона и хибридогених таксона истакла је да су прве две канонијске осе одговорне за 75,99 % дискриминације, од чега прва оса (СА1) описује 39,74 %. Дужина средњег листа (ДСЛ) најзначајније доприноси дискриминацији по СА1, док највећи утицај на СА2 (36,22 %) има дебљина доњег листа (ДбДЛ) (**табела 5-4**). На дијаграму расипања (**слика 5-5В**) уочава се одвајање *S. jakucsii* х *marmoreum* у негативном делу прве осе, док се *S. ciliosum* х *marmoreum* издваја у позитивном делу друге осе. На истом дијаграму може се видети да је дошло до делимичног преклапања индивидуа таксона *S. ciliosum* и хибридогених индивидуа *S. ciliosum* х *marmoreum*. Као и у случају дискриминантне анализе на нивоу карактеристика розете, уочљиво је потпуно раздвајање *S. jakucsii* и *S. jakucsii* х *marmoreum*. Положај осталих анализираних таксона у великој мери прати образац њихове дискриминације утврђен у претходној анализи (**слика 5-5А**).

АНС је класификовала анализиране таксоне на готово идентичан начин као и CDA (**слика 5-5Г**), премда је позиција хибридогених таксона на фенограму супротна очекиваној. Наиме, *S. ciliosum* х *marmoreum* је показао већу сличност са *S. jakucsii*, формирајући једну групу, док је *S. jakucsii* х *marmoreum* био сличнији *S. klepa*. Приказани односи на фенограму могу бити последица већ описаних процеса али и небалансираности узорка у погледу броја анализираних индивидуа.

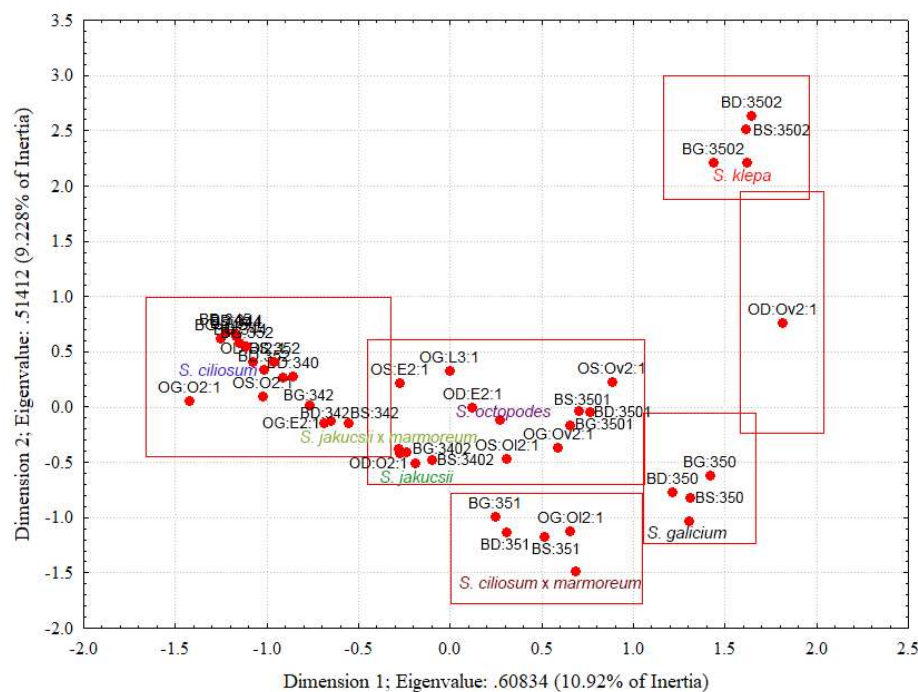


Слика 5-5. Мултиваријационе статистичке анализе на нивоу морфолошких карактеристика региона стабла *S. ciliosum* комплекса: канонијска дискриминантна анализа (CDA; **A** – без хибридогених; **V** – са хибридогеним таксонима) и агломеративна хијерархијска кластер анализа (АНС; **B** – без хибридогених; **Г** – са хибридогеним таксонима).

5.2.6. Анализа квалитативних карактеристика (МСА) региона стабла

У односу на карактеристике облик доњих (ОД), средњих (ОС) и горњих (ОГ) листова стабла, као и њихових боја (БД, БС, БГ, респ.) на графикону (**слика 5-6**) је могуће уочити формирање већег броја група таксона у кореспондентном простору који условљавају добијена оптерећења стања датих карактеристика. Јасно издвајање *S. klepa* асоцирано је са бојом доњих, средњих и горњих листова (3502) и јајастим обликом доњих листова (OD:Ov2:1) која је уједно повезана и са издвајањем *S. galicicum*, чија је позиција била условљена и бојом листова 350. Боја листова 351 и дугуљасте горњи листови (OG:Ol2:1) одређују издвајање, и могу се користити за описивање, *S. ciliosum* x *marmoreum*. Док су претходни таксони углавном били издвојени на бази боје, издвајање таксона *S. ciliosum*, *S. jakucsii*, *S. jakucsii* x *marmoreum* и *S. octopodes* било је у већој мери условљено облицима листова. Тако, *S. jakucsii*, *S. jakucsii* x *marmoreum* и *S. octopodes* се раздвајају према јајастим (OS, OG:Ov2:1), објајастим (OD:O2:1), елипсоидним (OD,

OS:E2:1) и ланцетастим (OG:L3:1) листовима боја 3501 и 3402. Супротно, *S. ciliosum* био је асоциран са већим бројем боја (340, 342, 352, 354) и објајастим и елипсоидним листовима (слика 5-6).



Слика 5-6. Позиције стања квалитативних карактеристика региона стабла и таксона *S. ciliosum* комплекса у простору описаном I и II кореспондентном осом (кодови стања боја и облика листова дати су у прилогу 1-2 и 1-3).

5.2.7. Варијабилност морфолошких карактеристика региона цвасти и цветова

У погледу морфолошких карактеристика цвасти и цветова, највише средње вредности дужине и ширине главне цвасти (ДГЦ, 67,9 mm; ШГЦ, 73,3 mm) забележене су код *S. galicicum* (прилог 2-5) а најниже код *S. klepa* (ДГЦ, 29,7 mm) и *S. jakucsii* (ШГЦ, 25,9 mm). На нивоу брактеја, као таксон са најдужим брактејама издвојио се *S. ciliosum* (ДБ, 7,45 mm) док се *S. galicicum* најнижим вредностима ове карактеристике (5,7 mm). Уочена је и значајна разлика између вредности угла грањања цвасти у фази цвета (УГЦ) који је био већи од угла грањања цвасти током плодношења (УГП). Највећи број цветова у цвасти (БЦЦ) забележен је код *S. ciliosum* (БЦЦ, 33) а најмањи код *S. jakucsii* и *S. octopodes* (23).

Дијаметар централних (ДЦЦ), средњих (ДЦС) и маргиналних (ДЦМ) цветова највећи је код *S. klepa* (2,2 mm; 1,4 mm; 1,0 mm, респ.) док се *S. jakucsii* издвојио по најнижим вредностима истих (1,4 mm; 1,1 mm; 0,9 mm, респ.). У погледу броја сегмената чашице и крунице, прашника и карпела, на нивоу централних, средњих и маргиналних цветова, као таксони са највишим вредностима издвајају се *S. klepa* и *S. octopodes* (БСЧЦ, БСКЦ, БрКЦ, 14; БСЧС/М, БСКС/М, БрКС/М, 12; БрПЦ, 27; БрПС/М, 24) док се *S. jakucsii* поново издваја по најнижим вредностима (БСЧЦ/С, БСКЦ/С, БрКЦ/С, 12; БСЧМ, БСКМ, БрКМ, 11; БрПЦ/С, 24; БрПМ, 23). У односу на карактеристике дужина и ширина чашичних и круничних листића, уочено је да се *S. galicicum* одликује највишим средњим вредностима на нивоу централних (ДЧЦ, 5,8 mm, ШЧЦ, 1,8 mm; ДКЛЦ, 9,1 mm, ШКЛЦ, 2,6 mm), средњих (ДЧС, 5,0 mm, ШЧС, 1,8 mm; ДКЛС, 9,0 mm, ШКЛС, 2,4 mm) и маргиналних цветова (ДЧМ, 4,0 mm, ШЧМ, 1,5 mm; ДКЛМ, 8,5 mm, ШКЛМ, 2,1 mm) док се *S. jakucsii* и *S. klepa* углавном издвајају по најнижим вредностима ових карактеристика (**прилог 2-5**). Супротни тренд уочене је на нивоу дужине краћих и дужих филамената прашника и дужине и ширине карпела. По највишим средњим вредностима датих карактеристика истиче се *S. klepa* (ДКФЦ, 6,0 mm, ДДФЦ, 7,0 mm; ДКФС, 5,6 mm, ДДФС, 6,6 mm; ДКФМ, 5,2 mm, ДДФМ, 6,0 mm; ДКЦ, 6,6 mm, ШКЦ, 1,9 mm; ДКС, 6,3 mm, ШКЦ, 2,0 mm; ДКМ, 5,9 mm, ШКЦ, 1,9 mm), док су се по најнижим издвојили *S. galicicum* и *S. jakucsii* (**прилог 2-5**). На нивоу карактеристика нектарија, као таксони са највишим бројем нектарија (БНЦ, 14; БНС, 12; БНМ, 12-11) издвојили су се *S. galicicum* и *S. klepa* док је код *S. jakucsii* забележен најмањи број (12, 12, 11, респ.). Највише висине нектарија забележене су код *S. galicicum* (ВНЦ/С/М, 0,5 mm) а најниже код *S. jakucsii* (0,3 mm). Дужина нектарија била је највиша код *S. octopodes* (ДНЦ/С, 0,7 mm; ДНМ, 0,5 mm) а најнижа код *S. ciliosum* (ДНЦ/С, 0,5 mm; ДНМ, 0,4 mm).

Вредности горе наведених карактеристика хибридогених таксона се углавном знатно разликују у односу на родитељске и сродне таксоне. Тако, *S. ciliosum* x *tarmoreum* се може издвојити по најнижим вредностима броја сегмената чашице и крунице (БСЧЦ/С/М, БСКЦ/С/М, 11), прашника и карпела (БрПЦ, 23; БрПС/М, 21; БрКЦ/С/М, 11), ширини круничних листића (ШКЛЦ, 1,6 mm; ШКЛС, 1,5 mm; ШКЛМ, 1,2) и броју и дужини нектарија (БНЦ/С/М, 11; ДНЦ, 0,5 mm; ДНС, 0,4 mm; ДНС, 0,3 mm) у односу на цео узорак. Супротно, *S. jakucsii* x *tarmoreum* се, у односу све таксоне, може издвојити по најнижим вредностима дужине краћих и дужих филамената прашника (ДКФЦ, 4,7 mm, ДДФЦ, 5,4 mm; ДКФС, 4,5 mm, ДДФС, 5,2 mm; ДКФМ, 3,8 mm, ДДФМ, 4,4 mm) (**прилог 2-5**).

Представници рода *Sempervivum* карактеришу се изомерним променама, односно скоком, меризма цветова (De Craene, 2015). Изомерне промене се одигравају синхронизовано на нивоу свих циклуса, па чак и на нивоу карпела, што је ретка појава забележена у оквиру малог броја фамилија (Crassulaceae, Ericaceae, Sapotaceae). Промене меризма код *Sempervivum* врста видљиве су и на индивидуалном нивоу, обзиром да је уочен тренд синхронизованог смањивања броја сегмената циклуса идући од централних ка маргиналним цветовима у цвасти. Резултати су показали да се анализирани таксони карактеришу 11-14-мерним централним цветовима у оквиру којих се број прашника креће од 23 до 27, док су средњи и маргинални цветови 11-13-мерни са 21-26 прашника по цвету.

Добијене средње вредности у великој мери одступају од истих датих у кључевима различитих едиција флора. Тако, добијене вредности дијаметра цвета, броја сегмената, дужине чашичних и круничних листића, ширина круничних листића као и дужина карпела код *S. ciliosum* су више или се налазе у оквиру, док је добијена дужина прашника знатно испод, вредности које су навели Favarger & Zésiger (1964), Parnell & Favarger (1993), Hagemann (1986), 't Hart (2002) и 't Hart и сар. (2003). Одступање у дужини прашника донекле је очекивано, обзиром да Parnell и Favarger (1990) истичу да је варијабилност у дужини прашника код *S. ciliosum* високо изражена, нарочито у оквиру популација са територије Грчке. Исти аутори дотичу се и разлике у дужини прашника између популације са Вуриноса, наводећи да се ова популација разликује по краћим прашницима у односу на остале *S. ciliosum* популације. Добијени резултати су указали да су прашници индивидуа ове популације (CMV), овде идентификоване као *S. ciliosum* х *marmoreum*, знатно дужи у поређењу са популацијама идентификованим као типски *S. ciliosum*, али се налазе у опсегу вредности датих за *S. marmoreum* (Hagemann, 1986).

Добијене вредности знатно су више од вредности истих карактеристика датих у идентификационим кључевима за *S. klepa*, *S. galicicum* и *S. octopodes* (Micevski, 1998). Међутим, 't Hart и сар. (2003) за *S. galicicum* наводе знатно више вредности дужине круничних листића и ниже вредности њихове ширине од оних које је дао Micevski (1998), што се значајно разликује и од добијених резултата. Такође, 't Hart и сар. (2003) наводе да се *S. octopodes*, кога они сматрају подврстом у оквиру *S. ciliosum*, од типске врсте разликује по нешто краћим и ужим круничним листићама, али су вредности које су они предложили ниже од добијених вредности. Упоредивањем вредности које је у оригиналном опису за *S. jakucsii* дао Adamović (1904) са добијеним вредностима уочава

се значајно одступање. Наиме, док су добијени дијаметар цвета, дужина круничних и чашичних листића, као и дужина и ширина карпела веће, број сегмената, ширина чашичних листића и дужина прашника су ниже од оних датих у оригиналном опису.

Највише вредности стандардне девијације забележене су за дужину и ширину главне цвасти (ДГЦ, ШГЦ) и број цветова у цвасти (БЦЦ) (**прилог 2-5**). Супротно, карактеристике које описују брактеје, дијаметар цветова и делове цвета одликују се ниским а нектарија најнижим вредностима овог статистичког параметра. Вредности коефицијента варијације указале су да се високом варијабилношћу углавном одликују карактеристике дужина и ширина главне цвасти (ДГЦ, ШГЦ), број цветова (БЦЦ), угао грањања цвасти у фази цветања и плодоношења (УГЦ, УГЦ) и дужина цветне дршке (ДДЦ, ДДС, ДДМ), при чему се дужина цветне дршке средњег цвета (ДДС) издвојила као изузетно високо варијабилна карактеристика ($CV=122,6\%$; *S. galicicum*). Остале карактеристике одликују се умереном до ниском варијабилношћу. Број бочних грана цвасти (ББЦ) издвојио се као карактеристика са потпуним одсуством варијабилности ($CV=0,0\%$; *S. octopodes*) (**прилог 2-5**).

Резултати Колмогоров-Смирнов теста показали су да од 64 анализираних карактеристика 23 одступа од нормалне расподеле (**табела 5-5**). ANOVA и Крускал-Валисовим тестом за пет карактеристика (ББЦ, ДБЦ, УГП, ДЧС, ДЧМ) није утврђено да описују разлике између анализираних таксона (**табела 5-5**). У супротности са претходним, број сегмената крунице маргиналних цветова (БСКМ, $H_{6,169}=48,59$) може се издвојити као најпоузданија карактеристика, а ширина чашичних листића средњег цвета (ШЧС, $F_{6,162}=2,62$) као најмање поуздана за описивање разлика између испитиваних таксона.

Табела 5-5. Резултати Колмогоров-Смирнов, ANOVA и Крускал-Валис теста морфолошких карактеристика цвасти и цветова таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристике цвасти	Акр.	Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/ Крускал-Валис	
		p^1	F/H ²	p^3
Дужина главне цвасти	ДГЦ	< 0,01	25,69	***
Ширина главне цвасти	ШГЦ	> 0,20	8,39	***
Број бочних грана цвасти	ББЦ	< 0,01	0,00	н.з.
Дужина бочних грана цвасти	ДБЦ	> 0,20	0,71	н.з.
Број цветова у цвасти	БЦЦ	> 0,20	3,99	***
Дужина брактеја	ДБ	> 0,20	3,00	**
Ширина брактеја	ШБ	< 0,01	22,68	***
Дебљина брактеја	ДББ	> 0,20	4,47	***
Угао грањања цвасти у фази цветања	УГЦ	< 0,20	3,12	**
Угао грањања цвасти у фази плода	УГП	< 0,15	1,64	н.з.

Карактеристике цвета		ЦЕНТРАЛНИ (Ц)			СРЕДЊИ (С)			МАРГИНАЛНИ (М)		
		Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/ Крускал-Валис		Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/ Крускал-Валис		Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/ Крускал-Валис	
		p	F/H	p	p	F/H	p	p	F/H	p
Дужина цветне дршке	ДЦД	< 0,01	24,60	***	> 0,20	4,97	***	< 0,01	34,44	***
Дијаметар цвета	ДЦ	> 0,20	10,85	***	> 0,20	9,65	***	< 0,10	11,04	***
Број сегмената чашице	БСЧ	< 0,01	21,85	***	< 0,01	28,74	***	< 0,01	45,12	***
Дужина чашичних листића	ДЧ	> 0,20	2,64	*	> 0,20	1,52	н.з.	< 0,15	1,13	н.з.
Ширина чашичних листића	ШЧ	> 0,20	3,49	**	> 0,20	2,62	*	< 0,05	29,64	***
Број сегмената крунице	БСК	< 0,01	27,02	***	< 0,01	29,93	***	< 0,01	48,59	***
Дужина круничних листића	ДКЛ	> 0,20	11,60	***	> 0,20	10,74	***	< 0,01	42,55	***
Ширина круничних листића	ШКЛ	> 0,20	22,76	***	< 0,10	12,12	***	> 0,20	18,18	***
Број прашника	БрП	< 0,01	25,74	***	< 0,01	32,03	***	< 0,01	41,31	***
Дужина филамената краћих прашника	ДКФ	> 0,20	4,42	***	> 0,20	4,50	***	< 0,10	5,28	***
Дужина филамената дужих прашника	ДДФ	< 0,10	8,14	***	< 0,15	8,66	***	< 0,10	6,62	***
Број карпела	БрК	< 0,01	29,09	***	< 0,01	28,30	***	< 0,01	46,09	***
Дужина карпела	ДК	> 0,20	14,03	***	> 0,20	15,36	***	> 0,20	9,71	***
Ширина карпела	ШК	> 0,20	11,99	***	> 0,20	8,11	***	> 0,20	10,63	***
Број нектарија	БрН	< 0,01	28,91	***	< 0,01	34,08	***	< 0,01	43,00	***
Дужина нектарија	ДН	> 0,20	14,81	***	> 0,20	12,32	***	> 0,20	8,39	***
Висина нектарија	ВН	> 0,20	7,60	***	> 0,20	7,44	***	> 0,20	14,87	***
Размак између нектарија	РН	< 0,10	14,54	***	< 0,05	71,83	***	> 0,20	17,72	***

¹ p : статистичка значајност нормалности дистрибуције дате карактеристике, карактеристике са вредностима < 0,05 (болдирано) одступају од нормалне расподеле; ² F- ANOVA F тест (Фишеров коефицијент), Н – Крускал-Валис Н тест; ³ p : нивои статистичке значајности теста (* $p < 0,05$ – значајни, ** $p < 0,01$ – високо значајни, *** $p < 0,001$ – изузетно високо значајни, н.з. – нема значајности).

Post-hoc тестовима (прилог 3-3) утврђено је да се анализирани таксони међусобно не разликују на нивоу 8 карактеристика (ББЦ, ДБЦ, ДБ, УГЦ, УГП, ДЧЦ, ДЧС, ДЧМ). На нивоу већине карактеристика потврђено је постојање значајних разлика између *S. klepa* и сродних таксона, иако овоме у највећој мери доприносе карактеристике дијаметра цветова, дужине круничних листића, дужих филамената прашника и карпела, као и ширина карпела. Са друге стране *S. jakucsii* се у најмањем броју случајева разликовао од сродних таксона. У погледу хибридогених таксона, утврђено је да се *S. ciliosum* x *marmoreum* од родитељског таксона разликовао на нивоу 10 карактеристика (ШГЦ, ДЦМ, БСКЦ, ДКЛЦ, ШКЛЦ, ШКЦ, ДКС, ШКЛМ, РНЦ, РНМ), док се *S. jakucsii* x *marmoreum* од родитељског таксона разликовао на основу само три карактеристике (ШГЦ, ДКЛС, ДКС).

5.2.8. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) морфолошких карактеристика региона цвасти и цветова

Анализа главних компоненти (PCA) показала је да прве две PC осе описују 38,75 % варијабилности узорка (табела 5-6). Услед високе варијабилности и великог броја анализираних карактеристика, као оне које у највећој мери доприносе варијабилности узете су у обзир карактеристике са стандардизованим коефицијентима већим од 0,5. Тако, карактеристике које описују дијаметар цветова као и дужине и ширине сегмената цветова су у највећој мери повезане са варијабилношћу PC1 осе (22,61 %), док карактеристике повезане са бројем сегмената одређених циклуса цвета у највећој мери доприносе варијабилности PC2 осе (16,14 %) (табела 5-6).

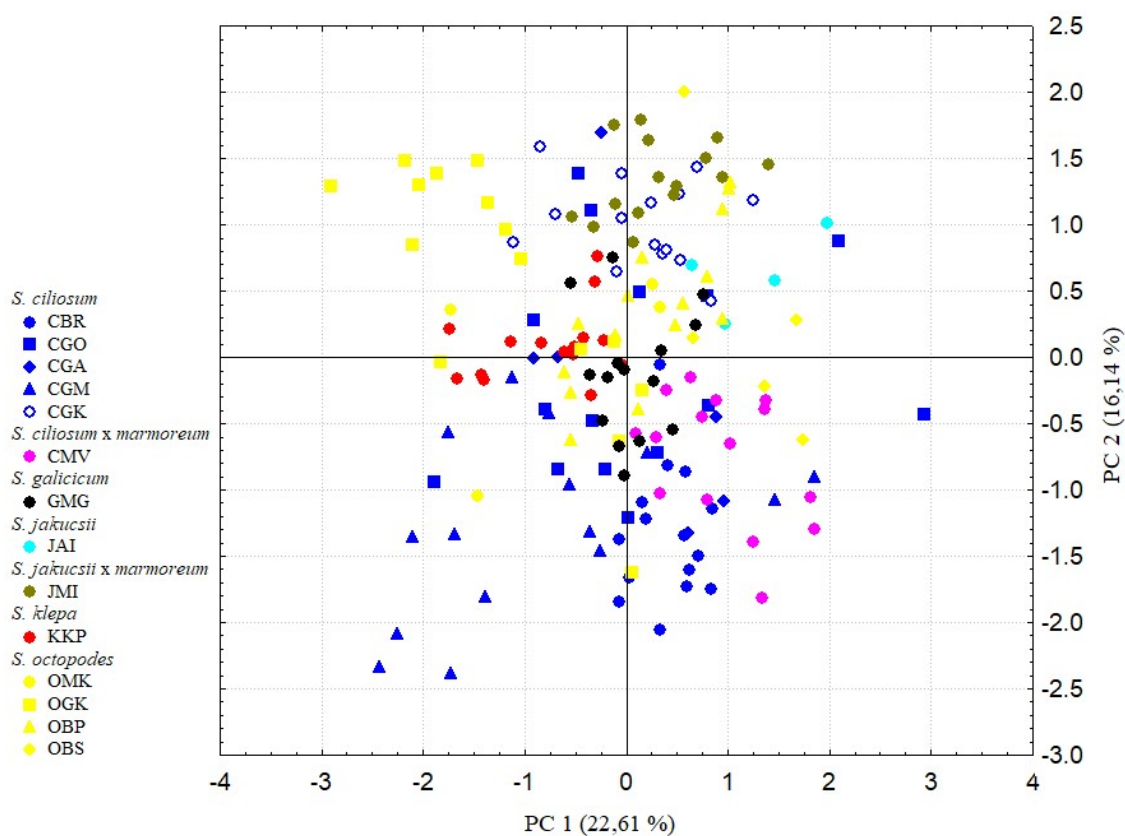
На PC графику (слика 5-7) није уочен значајнији степен раздвајања. У односу на PC1 осу уочава се делимично издвајање популације таксона *S. klepa* са Подлеса (KKP) у негативном делу. У позитивном делу исте осе позициониране су популације *S. jakucsii* са локалитета у Албанији (JAI) и *S. ciliosum* x *marmoreum* са локалитета Вуринос (CMV). У односу на PC2 осу могуће је уочити издвајање популација *S. ciliosum* x *marmoreum* (CMV) у негативном, док су се у позитивном делу ове осе издвојиле популације таксона *S. jakucsii* (JAI) и *S. jakucsii* x *marmoreum* (JMI) и популација *S. ciliosum* са Кало Нера (CGK). Популације хибридогених таксона позициониране су у истим деловима оса као и родитељске популације. Уопштено, позиције испитиваних популација указују на полиморфност морфолошких карактеристика цвасти и цветова. Највећа полиморфност

испољена је код *S. ciliosum*, где је уочено груписање популација са планина Родопског масива у Бугарској и источној Грчкој (CBR, CGM, CGO) и популација распрострањених у северозападним и северним деловима Грчке на планинама Скардо-Пиндског масива (CGK) што може указати на пластичност карактеристика које су постале генетски интегрисане.

Табела 5-6. Вредности оптерећења фактора корелације (PCA - приказане само значајне карактеристике) и стандардизованих коефицијената (CDA - значајне карактеристике болдиране) морфолошких карактеристика региона цвасти и цветова популација и таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	PCA а нивоу популација		CDA на нивоу таксона			
				без хибридогених		са хибридогеним	
		PC1	PC2	CA1	CA2	CA1	CA2
Дијаметар централног цвета	ДЦЦ	-0,832	-0,023	0,075	0,023	-0,023	0,385
Дијаметар средњег цвета	ДЦС	-0,818	-0,072	0,324	0,351	0,414	0,327
Дијаметар маргиналног цвета	ДЦМ	-0,767	-0,089	-	-	-0,025	-0,423
Број сегмената чашице централног цвета	БСЧЦ	-0,567	0,580	-	-	-	-
Дужина чашичних листића централног цвета	ДЧЦ	-0,577	-0,179	0,238	0,043	-0,008	-0,133
Број сегмената крунице централног цвета	БСКЦ	-0,553	0,587	-0,207	-0,187	-0,195	0,360
Дужина круничних листића централног цвета	ДКЛЦ	-0,745	-0,206	0,302	-0,993	0,279	0,773
Број прашника централног цвета	БрПЦ	-0,535	0,527	-	-	-	-
Дужина филамената краћих прашника централног цвета	ДКФЦ	-0,539	-0,298	-0,391	-0,867	-0,345	0,193
Дужина филамената дужих прашника централног цвета	ДДФЦ	-0,533	-0,299	0,194	2,042	0,376	-0,533
Број карпела централног цвета	БрКЦ	-0,500	0,559	0,533	0,306	0,488	-0,258
Дужина карпела централног цвета	ДКЦ	-0,509	-0,428	0,869	0,094	0,792	-0,290
Ширина карпела централног цвета	ШКЦ	-0,506	-0,044	-0,965	-0,222	-0,940	0,241
Број сегмената чашице средњег цвета	БСЧС	-0,416	0,676	-	-	-	-
Дужина чашичних листића средњег цвета	ДЧС	-0,649	-0,127	0,162	0,341	0,292	-0,402
Ширина чашичних листића средњег цвета	ШЧС	-0,513	-0,237	-1,010	0,047	-0,631	-0,299
Број сегмената крунице средњег цвета	БСКС	-0,436	0,713	-	-	0,071	0,591
Дужина круничних листића средњег цвета	ДКЛС	-0,810	-0,167	0,706	0,783	0,485	0,781
Број прашника средњег цвета	БрПС	-0,406	0,700	-0,064	-0,465	-0,382	-0,065
Дужина филамената краћих прашника средњег цвета	ДКФС	-0,620	-0,299	-1,093	0,024	-0,477	0,094
Дужина филамената дужих прашника средњег цвета	ДДФС	-0,575	-0,299	0,910	-0,045	0,357	-0,670
Број карпела средњег цвета	БрКС	-0,372	0,733	-	-	0,453	-0,382
Дужина карпела средњег цвета	ДКС	-0,534	-0,441	0,151	-1,208	0,141	0,107
Ширина карпела средњег цвета	ШКС	-0,659	-0,027	-	-	-0,075	-0,135
Број сегмената чашице маргиналног цвета	БСЧМ	-0,201	0,773	-0,398	-0,623	-0,317	-0,299
Дужина чашичних листића маргиналног цвета	ДЧМ	-0,531	-0,084	-0,188	-0,734	-0,368	-0,485
Број сегмената крунице маргиналног цвета	БСКМ	-0,202	0,780	0,150	0,601	0,384	0,585
Дужина круничних листића маргиналног цвета	ДКЛМ	-0,791	-0,177	-	-	-	-

Ширина круничних листића маргиналног цвета	ШКЛМ	-0,524	0,025	-0,787	-0,004	-0,532	0,533
Број прашника маргиналног цвета	БрПМ	-0,088	0,726	-	-	-	-
Дужина филамената краћих прашника маргиналног цвета	ДКФМ	-0,550	-0,324	-0,434	-0,044	-0,231	-0,022
Дужина филамената дужих прашника маргиналног цвета	ДДФМ	-0,531	-0,300	-	-	-0,255	0,123
Број карпела маргиналног цвета	БрКМ	-0,209	0,754	0,510	-0,343	-	-
Дужина карпела маргиналног цвета	ДКМ	-0,521	-0,455	-	-	0,011	-0,451
Ширина карпела маргиналног цвета	ШКМ	-0,575	-0,133	0,579	0,463	0,417	0,013
Број нектарија централног цвета	БНЦ	-0,529	0,489	-	-	-	-
Број нектарија средњег цвета	БНС	-0,363	0,668	0,015	0,240	-0,191	-0,053
Број нектарија маргиналног цвета	БНМ	-0,189	0,719	-0,321	0,782	-0,029	-0,141
Eigen-вредности		13,793	9,847	5,474	1,241	4,038	2,354
% варијансе/кумулативне дискриминације		22,61	16,14	66,98	15,19	43,33	25,27



Слика 5-7. Позиције популација *S. ciliosum* комплекса у простору описаном првом и другом осом анализе главних компоненти (PCA) на нивоу морфолошких карактеристика региона цвасти и цветова. Акроними популација корелисани су са истим у табели 4-1.

Канонијска дискриминантна анализа (Forward stepwise CDA) без хибридогених таксона, је показала да прве две канонијске осе описују 85,46 % укупне дискриминације. У односу на прву канонијску осу (CA1, 66,98 %), уочава се издвајање групе коју чине *S.*

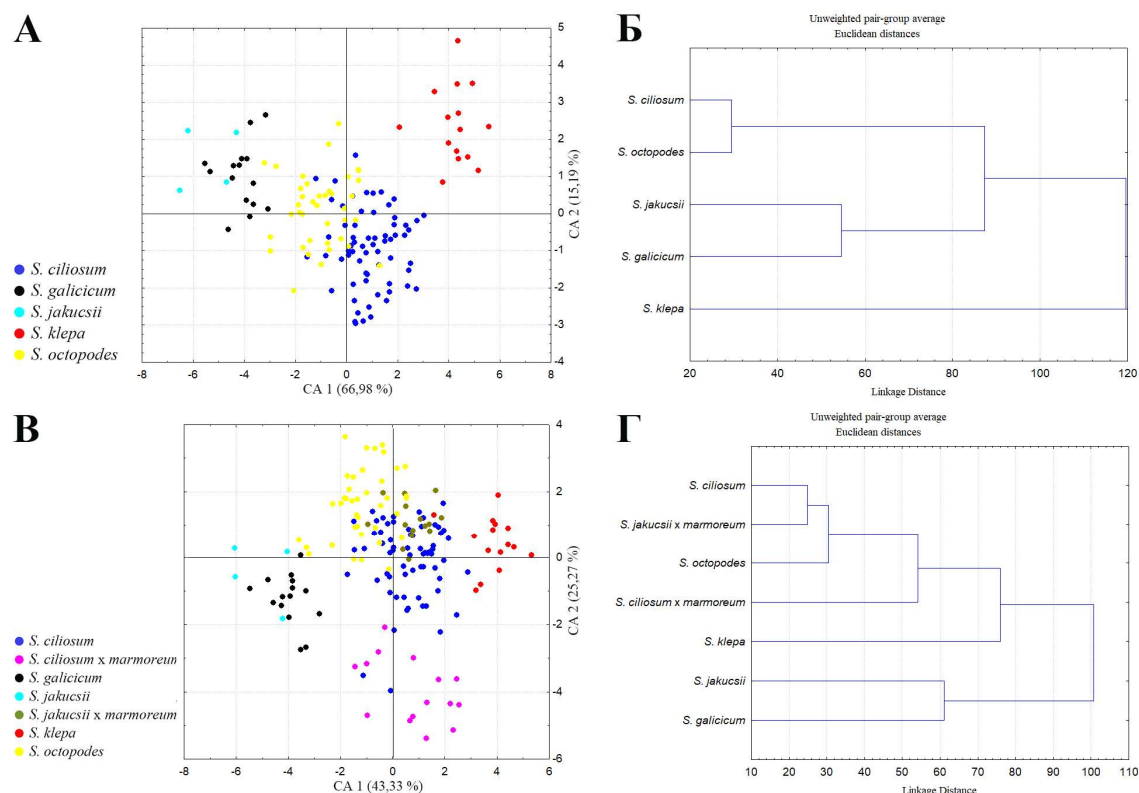
galicum и *S. jakusii* у негативном делу, односно, таксона *S. klepa* у позитивном делу ове осе. Такође, иако непотпуна, уочљива је тенденција раздвајања таксона *S. ciliosum* и *S. octopodes* (слика 5-8А). Оваквој дискриминацији у највећој мери доприноси дужина краћих филамената средњег цвета (ДКФС) (табела 5-6). Друга канонијска оса (СА2, 15,19 %) допринела је раздвајању слично као и претходна, односно, *S. galicum*, *S. jakusii* и *S. klepa* су се издвојили у позитивном делу исте (слика 5-8А). Највећи допринос раздвајању корелисаном са СА2 осом има дужина карпела средњег цвета (ДКС) (табела 5-6). *Sempervivum klepa* је таксон који је показао највиши степен диференцијације у односу на обе канонијске осе, што је у сагласности и са резултатима *post-hoc* тестова који су, на нивоу већине анализираних карактеристика, подржали разлике између овог и сродних таксона. Имајући у виду да су слични резултати добијени и у анализи морфолошких карактеристика стабла и чињеницу да цветови испољавају мањи степен фенотипске пластичности, обзиром да је њихов развој у највећој мери генетички контролисан, представљени резултати подржавају, и наглашавају, веће разлике између *a priori* идентификованих таксона у односу на оне дате у литератури.

На основу АНС фенограма уочљиво је јасно издвајање *S. klepa* (слика 5-8Б). Као и у случају CDA, на фенограму је видљиво груписање *S. ciliosum* и *S. octopodes*, односно *S. galicum* и *S. jakusii*, у два одвојена кластера.

CDA која је укључила и хибридогене таксоне је описала 68,60 % дискриминације, чему је прва оса (СА1) допринела са 43,33 %. Дискриминација ових таксона уочена је у односу на обе осе па су тако хибридогени таксони позиционирани у позитивном делу СА1 осе, а у односу на СА2 осу *S. ciliosum* x *marmoreum* заузима негативни а *S. jakusii* x *marmoreum* позитивни део ове осе (слика 5-8В). Дискриминација осталих таксона пратила је образац дискриминације као у претходној анализи (слике 5-8А и 5-8В). Карактеристике ширина карпела централних цветова (ШКЦ), тј. дужина круничних листића средњих цветова (ДКЛС) имају највећи утицај на дискриминацију по првој, односно другој, оси (табела 5-6). Као и на нивоу морфолошких карактеристика розете и стабла, *S. jakusii* x *marmoreum* показао је већу сличност са *S. ciliosum* него са *S. jakusii*, од кога се у потпуности одваја. Исто, *S. ciliosum* x *marmoreum* формира скоро у потпуности одвојену групу у односу на *S. ciliosum*.

Оваква дискриминација може указати на обрасце наслеђивања морфолошких карактеристика цвета хибридогених таксона/популација. Према томе, претпоставља се да је генетичка основа фенотипа цвета ових таксона сличнија са *S. marmoreum*. Уколико

се упореде добијене вредности карактеристика цветова претпостављених родитељских и хибридогених таксона и вредности датих у литератури за *S. marmoreum* (Micevski, 1998; 't Hart, 2002) уочава се значајно варирање испитиваних карактеристика. Вредности карактеристика добијене за *S. ciliosum* x *marmoreum* сличније су оним датим за *S. marmoreum* док су вредности *S. jakucsii* x *marmoreum* заправо сличније добијеним вредностима за *S. ciliosum*.

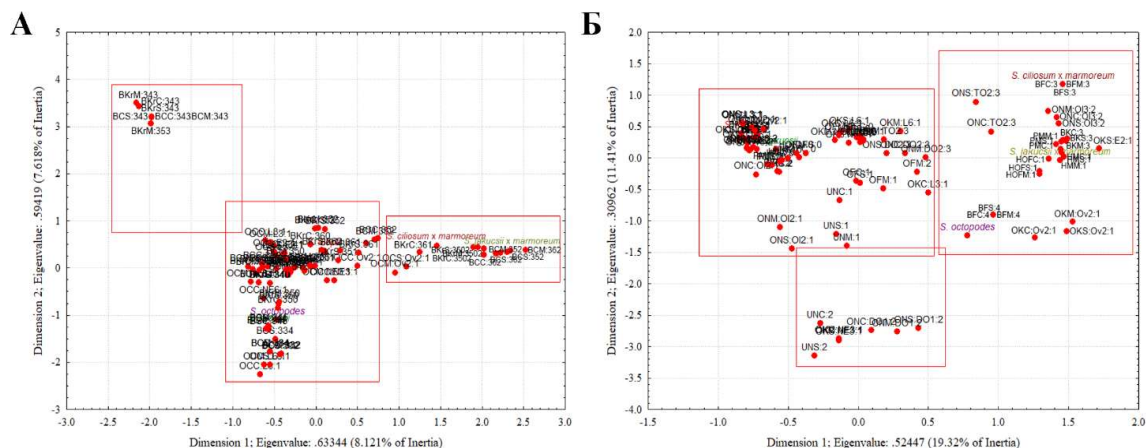


Слика 5-8. Мултиваријационе статистичке анализе на нивоу морфолошких карактеристика региона цвасти и цветова таксона *S. ciliosum* комплекса: канонијска дискриминантна анализа (CDA; **А** – без хибридогених; **В** – са хибридогеним таксонима) и агломеративна хијерархијска кластер анализа (АНС; **Б** – без хибридогених; **Г** – са хибридогеним таксонима).

На АНС фенограму *S. jakucsii* x *marmoreum* формира групу са *S. ciliosum* у оквиру кластера са *S. octopodes* и *S. ciliosum* x *marmoreum* (слика 5-8Г). Оваква позиција наведених таксона је занимљива, обзиром да се често сматра да је и *S. octopodes* таксон настао процесом хибридизације, од чега је једна родитељска врста *S. ciliosum* (Zonneveld, 1999). На сличан начин као у CDA, *S. galicicum* и *S. jakucsii* формирају један кластер а *S. klepa*, у овом случају, заузима интермедијарну позицију на фенограму.

5.2.9. Анализа квалитативних карактеристика (МСА) региона цвасти и цветова

У односу на квалитативне карактеристике цветова и њихових стања (прилог 4-1) формирају се две групе таксона у простору описаном првом и другом кореспондентном осом. На основу стања облика (ОЧЦ, ОЧС, ОЧМ) и боја (БЦЦ, БЧС, БЧМ) чашичних листића и боја карпела (БКрЦ, БКрС, БКрМ) (слика 5-9А) издвајају се две групе: група хибридогених таксона која је асоцирана са јајастим чашичним листићима тамније зелене боје и истих боја карпела; група осталих таксона која се може описати нешто светлијим карпелама и чашичним листићима и уско елипсоидним, ланцетастим или јајастим чашичним листићима. На нивоу стања квалитативних карактеристика круничних листића, прашника и нектарија, хибридогени таксони и *S. octopodes* асоцирани су са јајастим (ОКЦ, ОКС, ОКМ:Ов2:1), двобојним круничним листићима (БКЦ, БКС, БКМ:3) са присуством љубичасте, нехомогене (у виду вертикалних линија) мрље (ПМЦ, ПМС, ПММ:1; ХМЦ, ХМС, ХММ:1) и нехомогено (у виду вертикалних линија) љубичастим филаментима прашника (БФЦ, БФС, БФМ:3; ХОФЦ, ХОФС, ХОФМ:1) са трихомима присутним до њихове 2/3 (ОФЦ, ОФС, ОФМ: 1) (слика 5-9Б). Јединствена стања обојености прашника, тј. двобојни прашници (БФЦ, БФС, БФМ: 4), условљавају делимично издвајање *S. octopodes* у односу на хибридогене таксоне. Ову групу таксона, такође, одређују и трансверзално јајасте нектарије (ОНЦ, ОНС, ОНМ:ТО2:3).



Слика 5-9. Позиције стања квалитативних карактеристика региона чашичних листића и карпела (А) и круничних листића, прашника и нектарија (Б) таксона комплекса *S. ciliosum* у простору описаном I и II кореспондентном осом (кодови стања дати су у прилогу 1-2 и 1-3 и табели 4-3).

Супротно, *S. ciliosum*, *S. galicicum*, *S. jakucsii*, *S. klepa* одвојени су на основу сетова стања жуто-зелених до интензивно жутих круничних листића без љубичасте мрље (БКЦ, БКС, БКМ:1, 2; ПМЦ, ПМС, ПММ:0), бледо зелених, хомогено обојених прашника (БФЦ, БФС, БФМ:2; ХОФЦ, ХОФС, ХОФМ:0) са трихомима до њихове 1/3 и (ОФЦ, ОФС, ОФМ:0) и углавном ланцетастим или елипсоидним круничним листићима (ОКЦ, ОКС, ОКМ:ЕЗ:1, ЕЗ:1) и дугуљастим или спљоштено јајастим нектаријама без или са једним урезом (ОНЦ, ОНС, ОНМ: ОлЗ:2; ДО2:3). Стања квалитативних карактеристика цветова показала су се као корисна за таксономску диференцијацију и донекле прате диференцијацију на нивоу квантитативних карактеристика.

5.3. Анализе карактеристика епидермалних структура таксона комплекса *S. ciliosum*

5.3.1. Варијабилност епидермалних структура региона розете

Епидермалне ћелије листова розете су полигоналног или неправилног облика, са углавном кривудаваим, или ређе изувијаним антиклиналним зидовима на наличју листова. Код одређеног броја *S. ciliosum* и *S. galicicum* индивидуа епидермалне ћелије су се одликовале скоро правим антиклиналним зидовима (**прилог 4-2**). На основу резултата дескриптивне статистике, *S. galicicum* издвојио се по најдужим (ДЕ-РЛ, 179,0 μm ; ДЕ-РН 185,8 μm) и најширим (ШЕ-РЛ, 82,3 μm ; ШЕ-РН, 78,6 μm) епидермалним ћелијама лица и наличја. Супротно, *S. klepa* се издваја као таксон са најмањим епидермалним ћелијама како на лицу (ДЕ-РЛ, 116,85 μm ; ШЕ-РЛ, 60,92 μm) тако и на наличју листова (ДЕ-РН, 112,67 μm ; ШЕ-РН, 50,39 μm) (**прилог 2-6**). У погледу броја епидермалних ћелија по јединици површине (mm^2), *S. klepa* се издваја по највишем броју ћелија на лицу и наличју (БЕРЛ, 198; БЕРН, 217), док су код *S. galicicum* забележене најниже вредности (БЕРЛ, 132; БЕРН, 126). Обзиром да је број епидермалних ћелија по јединици површине обрнуто пропорционалан њиховој величини овакво стање је и очекивано. У погледу односа добијених густина епидермалних ћелија између лица и наличја не може се уочити јасан образац. Код *S. ciliosum*, *S. jakucsii* и *S. klepa* број епидермалних ћелија био је већи на наличју, док је код *S. galicicum* и *S. octopodes* број истих био већи на лицу. Код хибридогених таксона, вредности дужине и ширине епидермалних ћелија лица и наличја *S. ciliosum* x *marmoreum* биле углавном веће, а густине мање, од истих вредности добијених за *S. ciliosum* док је код *S. jakucsii* x *marmoreum* уочена супротна правилност у

односу на родитељски таксон. У односу на цео узорак, *S. jakucsii* x *marmoreum* се одликује најмањим епидермалним ћелијама а *S. ciliolum* x *marmoreum* најмањим бројем епидермалних ћелија наличја (прилог 2-6).

Сви таксони одликују се амфистоматичним листовима са стомама анизоцитног типа без јасног обрасца дистрибуције (прилог 4-2). У односу на дужине ћелија затварачица лица (ДЗ-РЛ) и наличја (ДЗ-РН), *S. galicicum* се поновно издвојио као таксон са највишим вредностима истих (33,6 μm и 32,1 μm , респ.), док су најниже вредности забележене код *S. octopodes* (25,5 μm и 25,3 μm , респ.). Супротно, *S. klepa* се издваја као таксон са најширим ћелијама затварачица лица (ШЗ-РЛ) и наличја (ШЗ-РН), са вредностима од 11,1 односно 11,5 μm , док се *S. octopodes* још једном издвојио по најнижим вредностима наведених карактеристика (7,4 μm и 7,2 μm , респ.). Такође, примећено је да су ћелије затварачице лица углавном дуже и шире од истих ћелија наличја. Од оваквог правила одступа само *S. jakucsii*, код кога су ћелије затварачице наличја краће и уже од истих ћелија на лицу листа. Највећи број стома по mm^2 епидермиса лица и наличја забележен је код *S. octopodes* (БСРЛ, 47) односно код *S. ciliolum* (БСРН, 110). Супротно, *S. jakucsii* се карактерише најнижим бројем стома по mm^2 епидермиса лица и наличја листова розете (32 и 33, респ.). Исто тако, примећено је да је број стома углавном био већи на наличју листова розете, изузимајући *S. ciliolum*. Вредности анализираних карактеристика стома углавном су биле веће код хибридогених у односу на претпостављене родитељске таксоне. Такође, у односу на целокупни узорак *S. jakucsii* x *marmoreum* се издваја по најнижим вредностима ширине ћелија затварачица и броја стома по mm^2 лица и наличја (прилог 2-6).

Листови розете карактеришу се вилозним индументом, сачињеним од кратких, густих, трихома уједначене дужине измешаних са дугим, мање бројним, трихомима. Трихоми прекривају и лице и наличје листова розете али су ређи у доњој трећини листова. Обзиром да се бројност и дужина трихома повећава идући од базалног ка апикалном делу листа, апикални делови су обично сивкасте до скоро беле боје због присуства дугих, меких, трихома који су често испреплетане са трихомима суседних листова. Код свих таксона потврђено је присуство glandуларних, вишећелијских, бисеријатних трихома. Дршке трихома су изграђене од 2-3 пара дугих ћелија, док су главице лоптастог или клинастог облика, састављене од неколико (најмање четири) секреторне ћелије. Код појединих *S. ciliolum* и *S. octopodes* индивидуа забележено је спорадично присуство неglandуларних, вишећелијских, унисеријатних, звездастих

трихома (укупно 1-2 трихома на нивоу популације). Трихоми маргиналног дела листа структурно се не разликују од трихома лица и наличја (**прилог 4-2**). На апикалном делу листа присутна је једна до неколико трихома исте грађе као и горе описане. Према подели типова индументума, предложеној од стране Neeff-a (2005), описани индументум лица и наличја припада glandуларно пубесцентном, док индументум маргине листова одговара трепљастом (цилијатном) типу.

Добијени резултати издвојили су *S. galicicum* као таксон са најдужим трихомима горњег дела лица листа (ДЖ-РЛ, 181,34 μm) а *S. klepa* са најкраћим (146,38 μm). На нивоу дужине трихома горњег дела наличја ситуација је обратна, па се *S. klepa* издвојио по највишим (ДЖ-РН, 256,60 μm) а *S. galicicum* по најнижим вредностима ове карактеристике (158,34 μm). У погледу густине трихома у горњем делу лица и наличја, *S. octopodes* (ГТ-РЛ, 35) и *S. klepa* (ГТ-РН, 30) издвајају се по највишим а *S. jakucsii* по најнижим вредностима (17 и 23, лице и наличје, респ). Уочено је да је дужина и густина трихома на лицу по правилу мања у поређењу са наличјем. Као таксон са највећом дужином маргиналних трихома убедљиво се издвојио *S. klepa* (ДЖ-МР, 2,79 mm) а *S. jakucsii* по најдужим апикалним трихомима (ДАР, 1,69 mm). Супротно, *S. octopodes* се описује најнижим вредностима наведених карактеристика (**прилог 2-6**). Уочене су значајне разлике у вредностима анализираних карактеристика између хибридогених и њихових родитељских таксона, при чему се *S. jakucsii* x *marmoreum* издвојио по најкраћим маргиналним (0,7 mm) и апикалним (0,4 mm) трихомима у целом узорку.

Анализиране карактеристике одликују се ниском до високом варијабилношћу у односу на генерисане вредности стандардне девијације (**прилог 2-6**). Дужина жлезданих трихома у горњем делу (ДЖ-РЛ, ДЖ-РН) и број епидермалних ћелија (БЕРЛ, БЕРЛ) описују се највишим вредностима а дужина маргиналних и апикалних трихома (ДЖ-МР, ДАР) најнижим вредностима овог статистичког параметра. На основу коефицијента варијације, две карактеристике издвојиле су се као високо варијабилне (ДАР, CV=60,3 %; *S. jakucsii* x *marmoreum*; БСРЛ, CV=50,1 %; *S. klepa*). Као ниско варијабилне, са вредностима коефицијента мањим од 10 %, издвојило се 9 карактеристика (ДЕ-РЛ, ШЕ-РЛ, ДЗ-РЛ, ДЖ-РЛ, ДЕ-РН, ШЕ-РН, ДЗ-РН, ДЖ-МР, ДАР). Остале карактеристике, налазе се у опсегу умерене варијабилности (**прилог 2-6**).

На основу резултата Колмогоров-Смирнов теста, нормална расподела није утврђена за пет карактеристика (ДЕ-РН, ШЗ-РН, ДЖ-РН, ДЖ-МР, ДАР) (**табела 5-7**). Крускал-Валис тест и ANOVA потврдили су постојање статистички значајних разлика у

средњим вредностима свих карактеристика (табела 5-7). Дужина маргиналних трихома (ДЖ-МР, $N_{6,240}=170,58$) може се сматрати најпоузданијом за описивање разлика између таксона супротно броју стома на лицу листа (БСРЛ, $F_{6,233}=3,21$).

Табела 5-7. Резултати Колмогоров-Смирнов, ANOVA и Крускал-Валис теста морфолошких карактеристика розете таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/Крускал-Валис	
		p^1	F/H ²	p^3
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-РЛ	> 0,20	20,26	***
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-РЛ	> 0,20	12,73	***
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине ⁴	БЕРЛ	< 0,15	7,61	***
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-РЛ	> 0,20	23,87	***
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-РЛ	< 0,10	38,40	***
Број стома на лицу по јединици површине ⁴	БСРЛ	< 0,10	3,21	**
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-РЛ	> 0,20	8,89	***
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине ⁴	ГТ-РЛ	< 0,10	5,91	***
Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-РН	< 0,05	108,53	***
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-РН	> 0,20	18,43	***
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине ⁴	БЕРН	> 0,20	17,71	***
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-РН	> 0,20	14,91	***
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-РН	< 0,05	100,74	***
Број стома на наличју по јединици површине ⁴	БСРН	< 0,15	4,09	***
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-РН	< 0,05	70,18	***
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине ⁴	ГТ-РН	< 0,10	11,39	***
Дужина маргиналних трихома	ДЖ-МР	< 0,01	170,58	***
Дужина апикалних трихома	ДАР	< 0,01	133,74	***

¹ p : статистичка значајност нормалности дистрибуције дате карактеристике, карактеристике са вредностима < 0,05 (болдирано) одступају од нормалне расподеле; ² F-ANOVA F тест (Фишеров коефицијент), H - Kruskal-Wallis H тест; ³ p : нивои статистичке значајности теста (* $p < 0,05$ – значајни, ** $p < 0,01$ – високо значајни, *** $p < 0,001$ – изузетно високо значајни, н.з. - нема значајности); ⁴ 1 mm².

Резултати *post-hoc* тестова истакли су да се анализирани таксони међусобно могу разликовати на нивоу свих карактеристика епидермалних структура листова розете (прилог 3-4). Броја стома на лицу и наличју (БСРЛ, БСРН) и густина трихома у горњем делу лица листова (ГТ-РЛ) су указале на диференцијацију у најмањем броју парова. Са друге стране, дужина апикалних и маргиналних трихома (ДАР, ДЖ-МР) су у највећој мери допринеле дискриминацији таксона. Као и на бази морфолошких карактеристика, *S. klepa* се најчешће могао разликовати од сродних таксона на бази скоро свих епидермалних карактеристика, док је супротна тенденција уочена за *S. jakucsii*. У односу

на родитељски таксон, *S. ciliosum* x *marmoreum* се није разликовао ни по једној карактеристици, док се *S. jakucsii* x *marmoreum* од *S. jakucsii* разликовао на основу 6 карактеристика (ШЕ-РЛ, БСРЛ, ДЕ-РН, ГТ-РН, ДЖ-МР, ДАР).

Описани тип стома и трихома карактеристичан је за већину представника фамилије Crassulaceae (Gregory, 1998; Duarte & Zaneti, 2002; Thiede & Egli, 2007; Zlatković et al., 2017). Негландуларни звездасти трихоми, регистровани на листовима розете *S. ciliosum* и *S. octopodes* индивидуа до сада су, према сазнањима аутора, нађени само код представника рода *Kalanchoe* (Boiteau & Allorge-Boiteau, 1995) али је њихов таксономски значај у овом случају занемарљив, обзиром да се јављају веома ретко.

Епидермалне структуре анализираних таксона у досадашњим студијама нису обрађиване. Одређени подаци доступни су у описима саме фамилије или сродних родова. Тако, код врста фамилије Crassulaceae, услед сукулентне природе представника, очекивано је да густина стома буде ниска, крећући се у рангу од 5 до 80 (10-65) стома по mm² (Ting & Gibbs, 1982; Strobel & Sundberg, 1984; Thiede & Egli, 2007). Добијене вредности у сагласности су наведеним опсегом. На нивоу фамилије Crassulaceae, како наводе Thiede и Egli (2007), број стома је већи на лицу у односу на наличје. Супротну тврдњу износе Moreira и сар. (2012) и Chernetsky (2012), који су утврдили да је наличје листова врста рода *Kalanchoe* богатије стомама, што је у сагласности са добијеним резултатима. Врсте комплекса *S. ciliosum* се од сродних врста, на основу литературних навода, разликују на основу 2-4 mm дугих маргиналних трихома листова розете (Hagemann, 1986; Micevski, 1998; 't Hart, 2002). Добијени резултати одступају од наведене вредности, обзиром да су код већине таксона маргинални трихоми били краћи од 2 mm. Изузетак је *S. klepa* за који се добијена вредност дужине трихома налази у датом опсегу. Додатно, Letz (2009) наводи да је број трихома по mm² листова розете врсте *S. montanum* износи 5-8, што је драстично мање од броја трихома код врста *S. ciliosum* комплекса.

5.3.2. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) епидермалних карактеристика региона розете

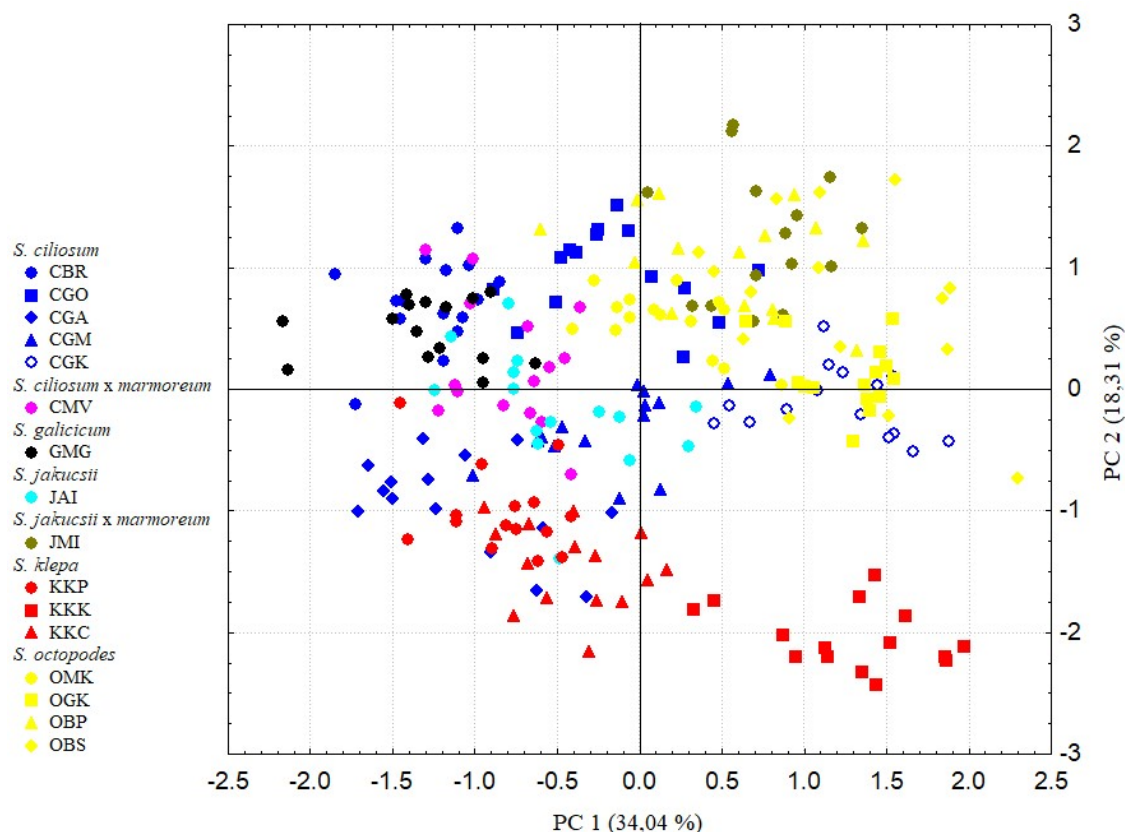
Резултати анализе главних компоненти (PCA) истакли су да су прве две осе одговорне за 52,35 % укупне варијабилности од које PC1 објашњава 34,04 % (табела 5-8). PCA је указала. У односу на PC1, може се приметити, премда непотпуно, одвајање популација *S. galicicum* са Галичице (GMG) и *S. ciliosum* x *marmoreum* са Вуриноса (CMV) у негативном делу, односно популације *S. jakucsii* x *marmoreum* са планине Иван

(JMI), која је уједно била и потпуно одвојена од паренталног таксона, у позитивном делу ове осе (слика 5-10). Овакво раздвајање узроковано је у највећој мери и ширином епидермалних ћелија лица (ШЕ-РЛ) (табела 5-8). У односу на исту осу приметно је формирање две групе *S. klepa* популација, односно, популације са Подлеса и Горног Чичева (ККР, ККС) формирају хомогену групу у негативном делу прве осе, док се популација са врха Клепе (ККК) одвојила у позитивном делу. Популације *S. klepa* показале су тенденцију груписања у негативном делу PC2 осе, а популације *S. galicicum* и *S. ciliosum* x *marmoreum* позиционирају се у позитивном делу ове осе. Оваквом груписању у највећој мери допринеле су ширина ћелија затварачица наличја листова (ШЗ-РН) (табела 5-8).

Табела 5-8. Вредности оптерећења фактора корелације (PCA) и стандардизованих коефицијената (CDA) морфолошких карактеристика епидермалних структура региона розете популација и таксона *S. ciliosum* комплекса. Значајне вредности су болдиране.

Карактеристика	Акр.	PCA а нивоу популација		CDA на нивоу таксона			
		PC1	PC2	без хибридогених		са хибридогеним	
		CA1	CA2	CA1	CA2	CA1	CA2
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-РЛ	-0,797	0,303	0,009	-0,143	-0,073	-0,201
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-РЛ	-0,823	0,139	0,049	0,034	0,079	-0,020
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине ¹	БЕРЛ	0,770	-0,149	-0,743	0,452	-0,669	0,478
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-РЛ	-0,623	-0,456	-	-	-	-
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-РЛ	-0,231	-0,650	-	-	-	-
Број стома на лицу по јединици површине ¹	БСРЛ	0,705	-0,164	0,857	-0,826	0,822	-0,830
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-РЛ	-0,166	-0,197	-	-	-	-
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине ¹	ГТ-РЛ	0,409	0,016	-	-	-	-
Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-РН	-0,730	0,251	0,226	-0,729	0,184	-0,649
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-РН	-0,716	0,340	0,209	-0,052	0,108	-0,078
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине ¹	БЕРН	0,735	-0,295	-0,133	0,051	-0,271	0,157
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-РН	-0,677	-0,348	-	-	-	-
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-РН	-0,190	-0,729	-0,323	-0,208	-0,315	-0,205
Број стома на наличју по јединици површине ¹	БСРН	0,665	-0,086	-	-	-	-
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-РН	0,156	-0,703	-0,148	0,410	-0,210	0,282
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине ¹	ГТ-РН	0,447	-0,091	-	-	-	-
Дужина маргиналних трихома	ДЖ-МР	-0,469	-0,713	-0,759	-0,289	-0,780	-0,188
Дужина апикалних трихома	ДАР	-0,350	-0,728	-0,287	0,014	-0,209	-0,086
Eigen-вредности		6,128	3,296	3,832	1,267	4,207	1,371
% варијансе/кумулативне дискриминације		34,04	18,31	66,96	22,14	63,97	20,84

¹ - 1 mm².



Слика 5-10. Позиције популација *S. ciliosum* комплекса у простору описаном првом и другом осом анализе главних компоненти (PCA) на нивоу епидермалних карактеристика региона розете. Акроними популација корелисани су са истим у **табели 4-1**.

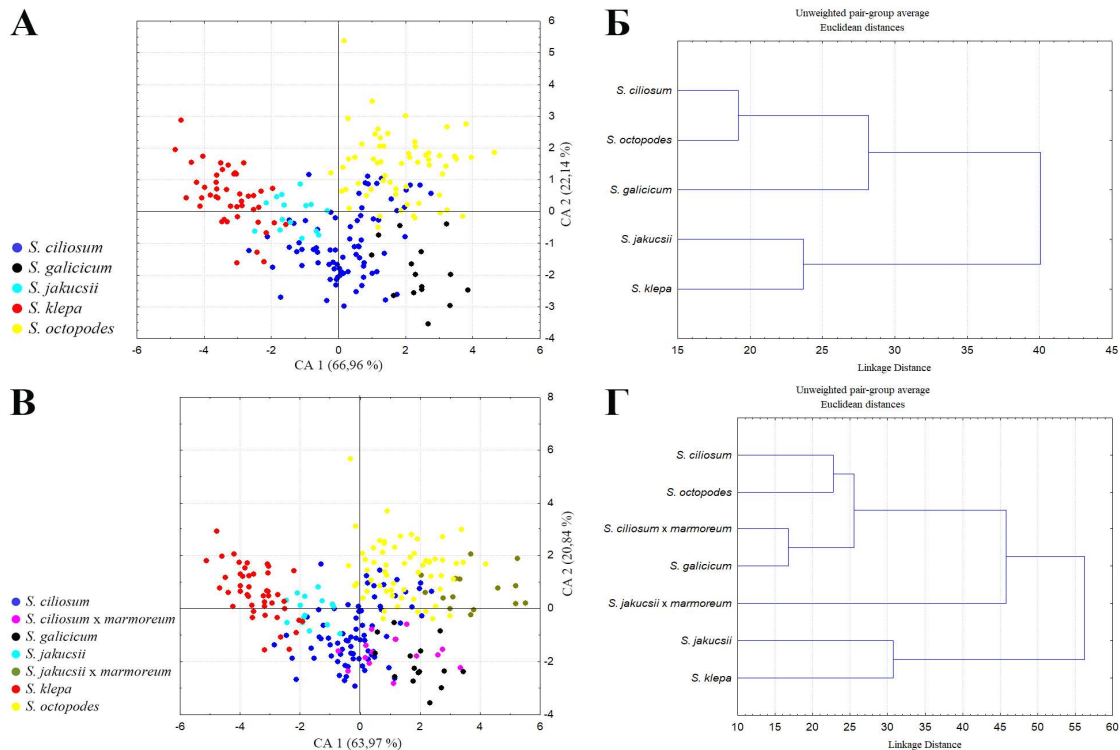
Уочене разлике у обрасцима варијабилности између популација таксона *S. klepa* и остатка анализираних популација могу бити последица и просторне дистрибуције, обзиром да су популације *S. klepa* делимично географски изоловане од остатка популација. Такође, само раздвајање уочено између *S. klepa* популација може бити повезано са надморском висином, обзиром да се Подлес и Горно Чичево налазе на нешто нижим висинама, или пак подлогом и типом станишта у оквиру којих се могу наћи популације овог таксона. Микроклиматски услови могли су условити различите адаптивне промене које су временом могле постати генетски условљене и видљиве чак и након процеса аклимације. Niederle (2014) управо на бази епидермалних карактеристика листова розете, популацију са врха Клепа посматра као *S. ciliosum* var. *galicicum*, јер, како наводи, ова популација се од популације са локалитета Горно Чичево разликује по томе што се налазије листова одликује томентозним индументумом док су дуги трихоми развијени само на маргинама листова. Са друге стране популација са локалитета Горно Чичево одликује се и присуством дугих трихома на наличју листова па

је из тог разлога Niederle (2014) посматра само као екотип *S. ciliosum*, односно као *S. ciliosum* subsp. *micevski* var. *klepa*. Овакви наводи су у супротности са добијеним резултатима обзиром да се обе популације пре свега одликују истим типом индументума, односно дуги трихоми су присутни на наличју листова розете обе популације и дужина трихома наличја листова није била статистички значајна за њихово раздвајање.

CDA је показала значајну, али непотпуну, диференцијацију таксона. Прве две канонијске осе биле су укључене у 89,10 % дискриминације (CA1 66,90 %; CA2 22,14 %). У том смислу, *S. klepa* и *S. jakucsii* су се одвојили у негативном а *S. galicicum* и *S. octopodes* у позитивном делу CA1 осе (слика 5-11A). У односу на CA2, диференцијација је слабије изражена, обзиром да је јасно издвајање уочено само за *S. galicicum* који је био одвојен у њеном негативном делу (слика 5-11A). *Sempervivum ciliosum* заузео је интермедијарну позицију, показујући општу сличност са већином анализираних таксона. Диференцијација у односу на обе осе у највећој мери је одређена бројем стома на лицу (БСРЛ) и дужином маргиналних трихома (ДЖ-МР) (табела 5-8) која се показала као значајна у свим тестовима, што додатно потврђује наводе многих аутора који истичу есенцијалну улогу трихома у идентификација врста рода *Sempervivum* (Parnell & Favarger, 1993; Letz & Marhold, 1998; Micevski, 1998; Neeff, 2005; Karaer et al., 2011; Thiede, 2017).

У односу на таксономске инкозистентности везане за анализиране таксоне, високи степен диференцијације је уочен између свих таксона који се сматрају, у литератури, таксонима нижег ранга у оквиру *S. ciliosum*. Тако, дискриминација *S. octopodes* у односу на *S. ciliosum* упућује на њихове значајне разлике у епидермалним структурама. Добијени резултати могу послужити као додатна конфирмација таксономског статуса *S. octopodes* која је раније била заснивана искључиво на морфолошким карактеристикама (Zonneveld, 1999; 't Hart, 2002). Супротно резултатима, веће сличности су очекиване између *S. galicicum* и *S. jakucsii* са *S. ciliosum*. Таксономски, а на бази морфолошких сличности, *S. galicicum* и *S. jakucsii* често се поистовећују са *S. ciliosum* (Parnell, 1988; 't Hart et al., 2003, Barina et al., 2013). Анализе епидермалних карактеристика листова розете, у комбинацији са резултатима морфолошких анализа, указују на постојање изражених разлика између ових таксона. CDA је, у сагласности са *post-hoc* тестовима и PCA, подржала раздвајање *S. galicicum*. Иако Niederle (2014) поједине популације овог таксона посматра као *S. ciliosum* var. *galicicum*, *S. galicicum* и *S. ciliosum* заузимају удаљене, и одвојене, позиције на CDA графику (слика 5-11A).

АНС је класификовала таксоне на начин сличан CDA. Једино одступање види се у интермедијарној позицији *S. galicicum* који показује сличности са кластерима које чине таксони *S. ciliosum* и *S. octopodes*, односно *S. klepa* и *S. jakucsii* (слика 5-11Б).



Слика 5-11. Мултиваријационе статистичке анализе на нивоу карактеристика епидермалних структура региона розете таксона *S. ciliosum* комплекса: канонијска дискриминантна анализа (CDA; **A** – без хибридогених; **V** – са хибридогеним таксонима) и агломеративна хијерархијска кластер анализа (АНС; **B** – без хибридогених; **Г** – са хибридогеним таксонима).

CDA на нивоу целог узорка истакла је да прве две канонијске осе описују 84,81 % укупне дискриминације, са CA1 осом која је одговорна за 63,97 % дискриминације. Број стома на лицу (БСРЛ) у највећој мери доприноси дискриминацији у односу на обе осе (**табела 5-8**). Хибридогени таксони заузели су позитивни део CA1 осе, док је у односу на CA2 осу *S. ciliosum x marmoreum* заузео њен негативан део за разлику од *S. jakucsii x marmoreum* који је био позициониран у позитивном делу исте осе (**слика 5-11B**). У односу на паренталне таксоне, приметно је делимично преклапање индивида *S. ciliosum x marmoreum* и *S. ciliosum*, док је *S. jakucsii x marmoreum* био у потпуности одвојен, по CA2 оси, од *S. jakucsii* индивида. Како наводи Letz (2009), дужина маргиналних трихома листова розете за *S. marmoreum* износи 0,2 - 0,6 mm, што је

приближно исто вредности ове карактеристике добијене за *S. jakucsii* x *marmoreum* па постоји вероватноћа да су и остале епидермалне карактеристике овог хибридогеног таксона сличније наведеној врсти. За конфирмацију изнете претпоставке неопходно је спровести истраживања која би укључила и популације другог паренталног таксона, нарочито из претпостављене зоне хибридизације. Остали таксони пратили су исти тренд раздвајања као у претходној CDA анализи (слике 5-11А и 5-11В).

На АНС фенограму (слика 5-11Г), уочљиво је формирање два кластера. Први кластер подржао је издвајање група *S. ciliosum* - *S. octopodes* и *S. ciliosum* x *marmoreum* - *S. galicicum* а други издвајање *S. klepa* и *S. jakucsii* као таксона са израженом сличношћу у карактеристикама епидермалних структура. Интермедијарну позицију заузео је *S. jakucsii* x *marmoreum*. Оваква позиција хибридогених таксона у односу на родитељске поново указује на значајне разлике и приметно варирање испитиваних карактеристика.

5.3.3. Варијабилност епидермалних структура региона стабла

Резултати дескриптивне статистике показали су да се *S. galicicum* одликује највећим епидермалним ћелијама лица и наличја средњих листова стабла, са дужинама од 177,9 и 199,42 μm и ширинама 92,7 и 72,9 μm (респ.). Супротно, *S. jakucsii* издвојио се по најмањим епидермалним ћелијама лица (ДЕ-СЛ, 138,5 μm ; ШЕ-СЛ, 56,8 μm) а *S. klepa* по најмањим ћелијама наличја (ДЕ-СН, 139,5 μm ; ШЕ-СН, 60,7 μm) (прилог 2-7). У односу на број епидермалних ћелија по јединици површине, *S. jakucsii* и *S. klepa* одликују се највишим бројем ћелија на лицу и наличју (БЕСЛ, 178; БЕСН, 139, респ.) а *S. galicicum* најнижим вредностима истих карактеристика (БЕСЛ, 97; БЕСН, 114). Број епидермалних ћелија био је мањи на лицу у односу на наличје код већине анализираних таксона, осим код *S. octopodes* где је уочено супротно. У релацији хибридогених и паренталних таксона, *S. ciliosum* x *marmoreum* одликовао се већим епидермалним ћелијама лица и наличја и, последично, њиховом мањом бројношћу у односу на *S. ciliosum* док је у релацији између *S. jakucsii* x *marmoreum* и *S. jakucsii* ситуација била обратна (прилог 2-7).

Узимајући у обзир карактеристике стома (прилог 2-7), *S. galicicum* се истакао као таксон са највишим вредностима дужине и ширине ћелија затварачица, како лица (ДЗ-СЛ, 39,9 μm ; ШЗ-СЛ, 12,8 μm), тако наличја (ДЗ-СН, 40,3 μm ; ШЗ-СН, 12,1 μm). Супротно, *S. jakucsii* издваја се по најнижим вредностима дужине ћелија затварачица на

лицу и наличју (28,4 μm ; 27,7 μm) и ширине ћелија затварачица на лицу (7,2 μm) док је код *S. octopodes* забележена најмања ширина затварачица на наличју (7,4 μm). Број стома по јединици површине лица и наличја боје највиши код *S. ciliosum* (БССЛ, 38; БССН, 40) а најнижи код *S. galicicum* (28 и 29). Јасан образац у разликама наведених карактеристика између лица и наличја не може бити утврђен. Дужине и ширине ћелија затварачица углавном су биле мање, док је њихова бројност била већа, код хибридогених у односу на парентални таксон.

Дужина трихома у горњем делу лица средњих листова стабла (ДЖ-СЛ) била је највећа код *S. galicicum* (199,4 μm) а најмања код *S. klepa* (165,2 μm). Најдужим трихомима у горњем делу наличја (ДЖ-СН) одликује се *S. octopodes* (229,8 μm) а најкраћим *S. ciliosum* (193,9 μm). Највећа густина трихома на лицу и наличју (ГТ-СЛ, ГТ-СН) констатована је код *S. ciliosum* (22), односно код *S. klepa* (26), док су најниже вредности забележене код *S. galicicum* (12 и 19, лице и наличје респ.). Дужина трихома била је већа на наличју листова код свих анализираних таксона али у погледу густине није било изражене правилности. Најдужи маргинални трихоми забележени су код *S. ciliosum* (ДЖ-МС, 1,4 mm) а најкраће код *S. octopodes* (0,8 mm). Дужина апикалних трихома била је највећа код *S. galicicum* (ДАС, 0,9 mm) а најмања код *S. ciliosum* (0,6 mm). Дужина трихома лица и наличја је била већа, а густина мања, код *S. ciliosum* x *marmoreum* у поређењу са *S. ciliosum*, док је између *S. jakucsii* x *marmoreum* и *S. jakucsii* уочена супротна правилност. Такође, *S. jakucsii* x *marmoreum* је једини таксон код кога су апикални трихоми биле дужи од маргиналних (**прилог 2-7**).

У односу на стандардну девијацију, испитиване карактеристике могу се описати ниским до високим степеном варијабилности. Најнижим вредностима стандардне девијације описују се дужине маргиналних и апикалних трихома као и дужине и ширине ћелија затварачица, док се дужине и густине епидермалних ћелија и дужине трихома у горњем делу листа истичу по највишим вредностима истог параметра (**прилог 2-7**). Као високо варијабилна, на основу коефицијента варијације, издвојила се само карактеристика број епидермалних ћелија лица по јединици површине (БЕСЛ, CV=54,3 %; *S. octopodes*). Шест карактеристика издвојило се као ниско варијабилно (ДЕ-СЛ, ШЕ-СЛ, ДЗ-СЛ, ДЕ-СН, ДЗ-СН, ДЖ-СН) а преосталих 11 карактеристика као умерено варијабилно (**прилог 2-7**).

Колмогоров-Смирнов тест потврдио је одступање од нормалне расподеле за пет карактеристика (БЕСЛ, ДЗ-СЛ, ДЗ-СН, БЕСН, ШЗ-СН) (**табела 5-9**). Крускал-Валис тест

и ANOVA нису подржали статистички значајне разлике у средњим вредностима између таксона за 2 (ДЗ-СЛ, ДЕ-СН) од 18 тестираних карактеристика (табела 5-9). Број стома лица (БЕСЛ, $H_{6,169}=53,55$) најадекватније описује разлике, док се густина трихома на наличју (ГТ-СН, $F_{4,134}=2,51$) може сматрати најмање поузданом за описивање разлика у епидермалним структурама листова розете између таксона.

Post-hoc тестови потврдили су постојање значајних разлика између анализираних таксона на нивоу свих епидермалних карактеристика листова стабла (прилог 3-5). Ширина епидермалних ћелија лица (ШЕ-СЛ) је учествовала у диференцијацији најмањег а густина трихома горњег дела лица (ГТ-СЛ) и дужина ћелија затварачица наличја (ДЖ-СН) су допринеле разликама између највећег броја парова таксона. *Sempervivum galicicum* се, на основу свих карактеристика, најчешће могао разликовати од осталих таксона. Супротно, *S. jakucsii* се разликовао у односу на најмањи број таксона. *Sempervivum ciliatum* х *marmoreum* се од паренталног таксона разликовао на основу две карактеристике (БССН, БССН) док се *S. jakucsii* х *marmoreum* није ни по једној карактеристици разликовао од *S. jakucsii*.

Епидермалне структуре средњих листова стабла у квалитативном смислу се не разликују од истих структура листова розете. Једина уочена разлика је та да се наличје листова често одликује епидермалним ћелијама са скоро правим антиклиналним зидовима. Жлездани трихоми присутни су како на средњим, тако и на доњим и горњим листовима стабала, али и на самом стаблу, док присуство нежлезданих звездастих трихома није утврђено. Добијени број стома по mm^2 лица и наличја налази се у опсегу од 5(10) - 80(65), колико износи просечан број стома листова представника Crassulaceae фамилије (Ting & Gibbs, 1982; Thiede & Eggli, 2007). Даље, изостанак јасног обрасца разлика у броју стома између лица и наличја у сагласности је тврдњама о разлици у броју стома између лица и наличја које износе Thiede и Eggli (2007) и Chernetsky (2012).

Упоредивањем дескриптивних параметара епидермалних карактеристика листова розете и средњих листова стабла, може се констатовати да су епидермалне и ћелије затварачице, као и трихоми, листова стабла углавном веће, а њихове густине мање, у односу на листове розете. Маргинални и апикални трихоми листова стабла су углавном краћи од истих трихома листова розете. У доступној литератури нема подата о вредностима анализираних карактеристика, обзиром на то да се чак и морфолошке карактеристике листова стабла ретко користе у сврхе идентификације, па ове

карактеристике, а нарочито дужине трихома, могу послужити као додатни идентификациони параметри.

Табела 5-9. Резултати Колмогоров-Смирнов, ANOVA и Крускал-Валис теста карактеристика епидермалних структура региона стабла таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/Крускал-Валис	
		p^1	F/H ²	p^3
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-СЛ	< 0,20	7,10	***
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-СЛ	> 0,20	15,90	***
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине ⁴	БЕСЛ	< 0,05	40,77	***
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-СЛ	< 0,01	48,46	***
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-СЛ	< 0,01	31,58	***
Број стома на лицу по јединици површине ⁴	БССЛ	< 0,05	53,55	**
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-СЛ	> 0,20	1,91	н.з.
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине ⁴	ГТСЛ	< 0,15	7,65	***
Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-СН	> 0,20	0,89	н.з.
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-СН	> 0,20	2,76	*
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине ⁴	БЕСН	< 0,20	8,81	***
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-СН	< 0,20	20,44	***
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-СН	< 0,05	52,75	***
Број стома на наличју по јединици површине ⁴	БССН	< 0,15	11,98	***
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-СН	> 0,20	5,83	**
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине ⁴	ГТСН	> 0,20	2,51	***
Дужина маргиналних трихома	ДЖ-МС	< 0,15	11,03	***
Дужина апикалних трихома	ДАС	< 0,10	14,63	***

¹ p : статистичка значајност нормалности дистрибуције дате карактеристике, карактеристике са вредностима < 0,05 (болдирано) одступају од нормалне расподеле; ² F- ANOVA F тест (Фишеров коефицијент), H - Kruskal-Wallis H тест; ³ p : нивои статистичке значајности теста (* p < 0,05 – значајни, ** p < 0,01 – високо значајни, *** p < 0,001 – изузетно високо значајни, н.з. - нема значајности); ⁴ 1 mm².

5.3.4. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) епидермалних карактеристика региона стабла

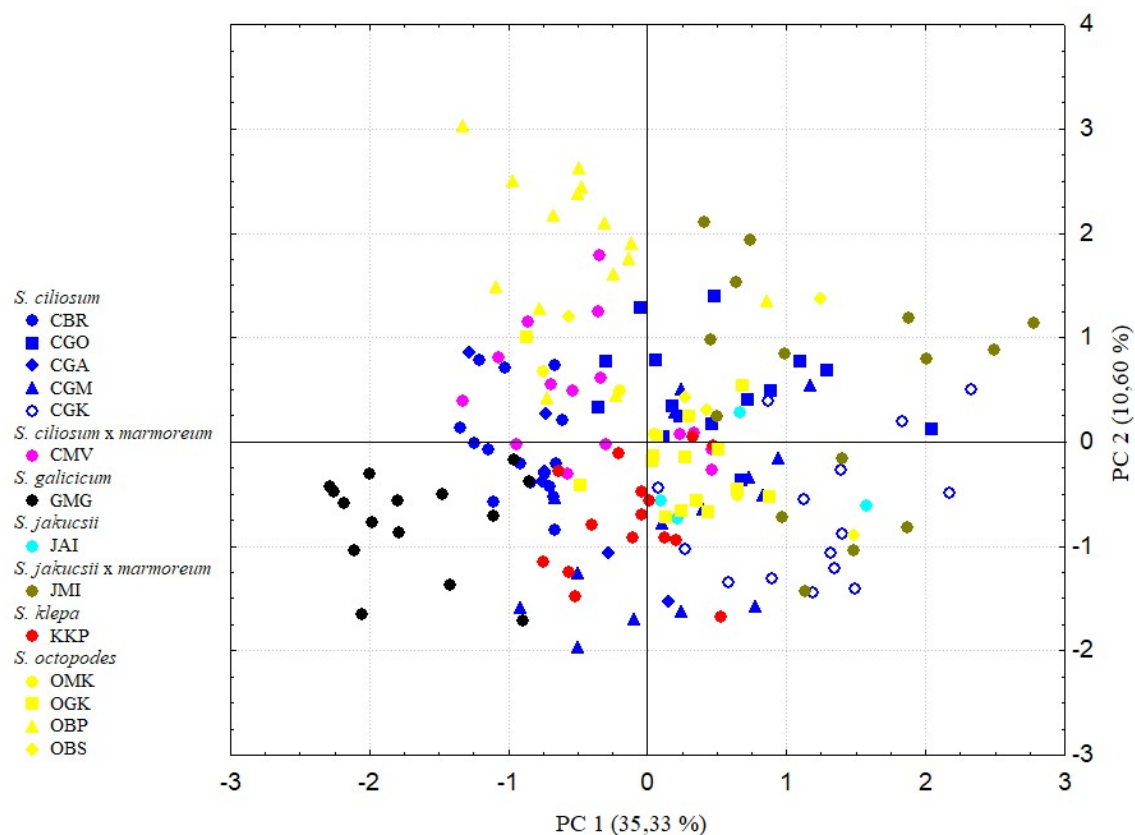
PCA је указала на високи степен варијабилности на интер- и интрапопулационом нивоу, где су прве две PC осе описале 45,93 % ове варијабилности (PC1 35,33 %; PC2 10,60 %) (табела 5-10). Раздвајање по првој оси узорковано је у највећој мери дужином епидермалних ћелија лица (ДЕ-СЛ) док се по другој оси ниједна карактеристика није издвојила као значајна (табела 5-10) иако се дужина трихома у горњем делу лица (ДЖ-СЛ) може издвојити као она која је у највећој мери повезана са варијабилношћу PC2 осе.

Табела 5-10. Вредности оптерећења фактора корелације (PCA) и стандардизованих коефицијената (CDA) морфолошких карактеристика епидермалних структура региона стабла популација и таксона *S. ciliosum* комплекса. Значајне вредности су болдиране.

Карактеристика	Акр.	PCA а нивоу популација		CDA на нивоу таксона			
				без хибридогених		са хибридогеним	
		PC1	PC2	CA1	CA2	CA1	CA2
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-СЛ	-0,787	0,139	-0,294	-0,817	0,040	-0,937
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-СЛ	-0,764	0,084	0,750	-0,418	-0,687	-0,197
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине ¹	БЕСЛ	0,710	-0,277	-0,246	-0,342	0,226	-0,363
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-СЛ	-0,638	-0,298	-	-	-	-
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-СЛ	-0,264	-0,275	-	-	-	-
Број стома на лицу по јединици површине ¹	БССЛ	0,659	-0,304	-	-	-	-
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-СЛ	-0,292	-0,587	-	-	-	-
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине ¹	ГТСЛ	0,693	-0,031	-	-	-	-
Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-СН	-0,637	0,173	-	-	-	-
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-СН	-0,645	0,151	-	-	-	-
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине ¹	БЕСН	0,706	-0,316	-0,494	-0,779	0,369	-0,821
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-СН	-0,694	-0,249	-	-	-	-
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-СН	-0,441	-0,533	-	-	-	-
Број стома на наличју по јединици површине ¹	БССН	0,669	-0,279	-	-	-	-
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-СН	-0,348	-0,259	-	-	-	-
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине ¹	ГТСН	0,555	-0,190	-	-	-	-
Дужина маргиналних трихома	ДЖ-МС	-0,438	-0,436	-	-	-	-
Дужина апикалних трихома	ДАС	-0,333	-0,577	-	-	-	-
Eigen-вредности		6,360	1,909	0,460	0,241	0,498	0,222
% варијансе/кумулятивне дискриминације		35,33	10,60	66,96	34,07	64,96	34,53

¹ - 1 mm².

Анализиране популације формирају хетерогену групу (слика 5-12), међутим, могуће је уочити одвајање популације *S. galicicum* са Галичице (GMG) у негативном делу PC1 и PC2 осе. Такође, популације *S. klepa* са Подлеса (KKP) и *S. jakucsii* x *marmoreum* (JMI) заузимају негативни део PC2 осе, тј. позитивни део PC1 осе, али је преклапање њихових индивидуа са индивидуама сродних таксона у значајној мери изражено. Позиције хибридогених таксона на графику поклапале су се са позицијама претпостављених родитељских врста. Знатно виши степен варијабилности констатован је на нивоу епидермалних карактеристика стабала у поређењу са варијабилношћу истих карактеристика листова розете. Као таксони са највећим опсегом варијабилности могу се издвојити *S. ciliosum* и *S. octopodes*, мада оваква варијабилност може бити последица већег броја анализираних индивидуа ових у односу на остале таксоне.



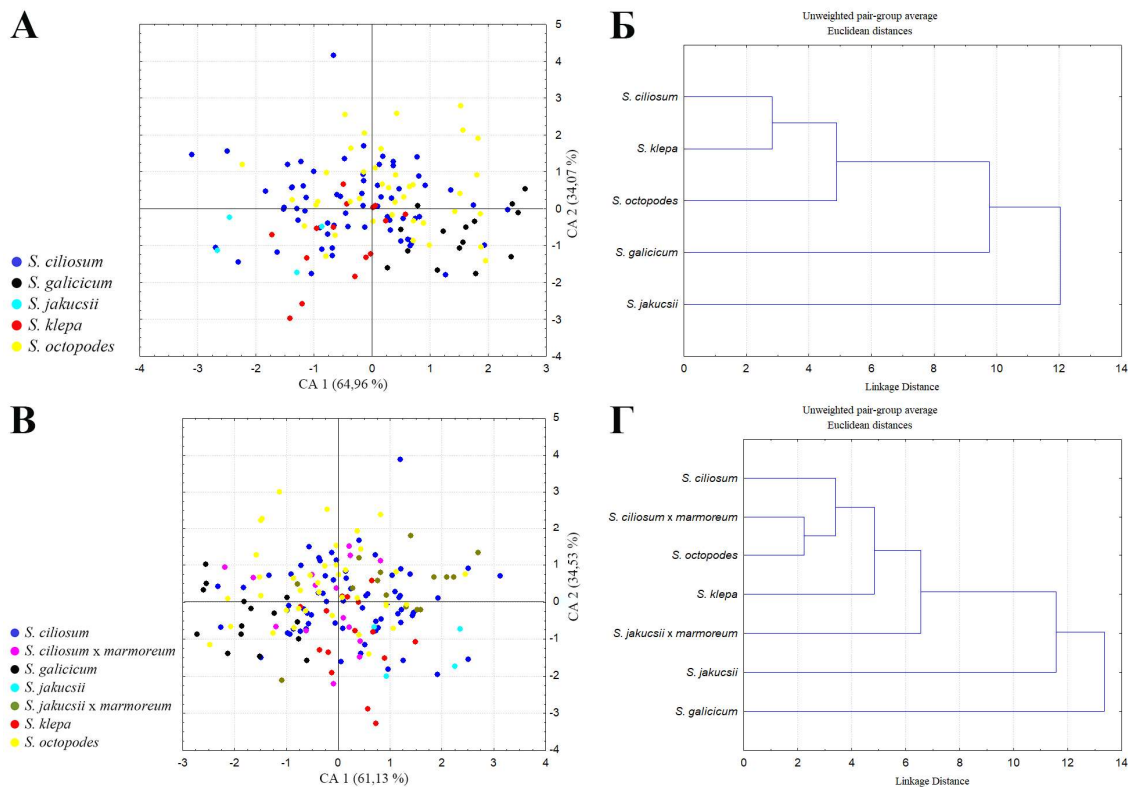
Слика 5-12. Позиције популација *S. ciliosum* комплекса у простору описаном првом и другом осом анализе главних компоненти (PCA) на нивоу епидермалних карактеристика региона стабла. Акроними популација корелисани су са истим у **табели 4-1**.

Канонијска дискриминантна анализа (CDA) на нивоу таксона описала је 95,66 % дискриминације. Прва канонијска оса (CA1), условљена ширином епидермалних ћелија лица (ШЕ-СЛ), била је одговорна за 64,96 % дискриминације, док је друга (CA2) описала 34,07 % дискриминације на коју је највише утицала дужина епидермалних ћелија лица (ДЕ-СЛ) (**табела 5-10**). На графику расипања нема јасне дискриминације иако се може рећи да постоји тенденција одвајања таксона *S. klepa* и *S. jakucsii* у негативним деловима CA1 и CA2 осе, док се у позитивном делу CA1 осе делимично издвојио *S. galicicum* (**слика 5-13А**). Иако низак, овакав степен дискриминације таксона у односу на *S. ciliosum* поново указују на веће разлике између њих супротно тренутно прихваћеним таксономским релацијама. Низак степен диференцијације таксона иде и у прилог широком опсегу варијабилности доказаном у PCA и релативно ниском таксономском значају епидермалних карактеристика средњих листова.

АНС је додатно појаснила дискриминацију добијену канонијском дискриминантном анализом. Наиме, ова анализа указала је на изреженију сличност

између *S. klepa* и *S. ciliosum* истовремено издвајајући *S. jakucsii* као таксон који се у највећој мери разликује на нивоу епидермалних карактеристика средњих листова стабла (слика 5-13Б).

CDA на нивоу целог узорка, истакла је да прве две осе описују 95,66 % дискриминације, чему CA1 оса доприноси са 61,13 % (табела 5-10), чему је најзначајније допринела ширина епидермалних ћелија лица (ШЕ-СЛ). У односу на позитивни део ове осе није уочена дискриминација хибридогеног таксона *S. jakucsii* x *marmoreum* и његовог паренталног таксона. Међутим, ова два таксона била су раздвојена дуж CA2 осе, са *S. jakucsii* x *marmoreum* позиционираном у њеном позитивном а *S. jakucsii* у њеном негативном делу (слика 5-13В). Оваква дискриминација у највећој мери била је корелисана са дужином епидермалних ћелија лица (ДЕ-СЛ) (табела 5-10). Супротно, *S. ciliosum* x *marmoreum* и *S. ciliosum* формирали су хетерогену групу без изражене дискриминације дуж обе осе (слика 5-13В). Позиционирање осталих таксона на графику расипања било је у сагласности са претходном анализом, иако је сама дискриминације била слабије изражена (слике 5-13А и 5-13В).



Слика 5-13. Мултиваријационе статистичке анализе на нивоу карактеристика епидермалних структура региона стабла таксона *S. ciliosum* комплекса: канонијска дискриминантна анализа (CDA; А – без хибридогених; В – са хибридогеним таксонима) и агломеративна хијерархијска кластер анализа (АНС; Б – без хибридогених; Г – са хибридогеним таксонима).

АНС је груписала *S. octopodes* и *S. ciliosum* x *marmoreum* у издвојени кластер, што је интересно ако се у обзир узме претпоставка да је *S. octopodes* хибридогеног порекла, од чега је један од паренталних таксона управо *S. ciliosum* (Zonneveld, 1999) (слика 5-13Г). Такође, овај кластер груписао се са *S. ciliosum*, што додатно наглашава сличности између ова три таксона. Разлике између *S. jakucsii* x *marmoreum* и *S. jakucsii* су израженије, указујући на хетерогеност епидермалних карактеристика. На крају, *S. galicicum* се издвојио као засебна линија, што указује, у сагласности са *post-hoc* и резултатима других мултиваријационих анализа, на изражене разлике у епидермалним карактеристикама листова стабла између овог и сродних таксона.

5.3.5. Варијабилност епидермалних структура региона цвасти и цветова

Резултати дескриптивне статистике епидермалних структура цвасти истакли су да се *S. octopodes* одликује најдужим трихомима у горњем делу лица и наличја брактеја (ДЖ-ЛБ, 194,6 μm ; ДЖ-НБ, 243,8 μm). *Sempervivum jakucsii* издвојио се по најкраћим трихомима лица (160,7 μm) а *S. klepa* трихомима наличја (223,6 μm) брактеја. Трихоми лица брактеја су код свих таксона били краћи од трихома наличја. Најдужим маргиналним и апикалним трихомима брактеја одликују се *S. ciliosum* (ДЖ-МБ, 0,7 mm) односно *S. klepa* (ДАБ, 0,5 mm). Супротно, *S. jakucsii* био је окарактерисан најнижим вредностима претходних карактеристика (0,5 и 0,4 mm, респ.). Примећено је да су код хибридогених таксона трихоми лица и наличја брактеја углавном били дужи, а маргинални и апикални трихоми краћи, у односу на родитељске таксоне (прилог 2-8).

У односу на дужину маргиналних трихома централних и средњих круничних листића као таксон са највишим вредностима истих издвојио се *S. octopodes* (ДЖ-МЦК, ДЖ-МСК, 0,4 mm) док је дужина ових трихома маргиналних круничних листића (ДЖ-ММК) била једнака код свих анализираних таксона. Са друге стране, *S. jakucsii* се издвојио по најнижим вредностима све три наведене карактеристике (ДЖ-МЦК, ДЖ-МСК, 0,1 mm; ДЖ-ММК, 0,2 mm). Дужине апикалних трихома централних и средњих круничних листића су биле једнаке код већине анализираних таксона (ДЖ-АЦК, ДЖ-АСК, 0,3 mm) док су апикални трихоми маргиналних круничних листића били најдужи код *S. octopodes* (ДЖ-АМК, 0,3 mm). У случају *S. ciliosum* x *marmoreum* дужине маргиналних и апикалних трихома биле су једнаке као и код *S. ciliosum*, док су код *S. jakucsii* x *marmoreum* маргинални трихоми централних и средњих круничних листића

били дуже, а апикални трихоми централних круничних листића краћи у односу на *S. jakucsii* (прилог 2-8). Примећено је да је дужина маргиналних и апикалних трихома била углавном иста код цветова из различитих региона цвасти, или су код круничних листића маргиналних цветова трихоми били нешто краћи. Једино одступање примећено је код *S. jakucsii* где је дошло до повећања дужине трихома од централних ка маргиналним цветovima (прилог 2-8).

Средња вредност дужине трихома централних, средњих и маргиналних прашника била је највиша код *S. jakucsii* (ДЖ-ЦФ, 0,6 mm; ДЖ-СФ, ДЖ-МФ, 0,4 mm) а најнижа код *S. ciliolum* (ДЖ-ЦФ, 0,4 mm; ДЖ-СФ, ДЖ-МФ, 0,2 mm). На нивоу хибридогених таксона, одступање је примећено код *S. jakucsii* x *maritimum* који се одликовао дужим трихомима у односу на родитељски таксон. Дужина трихома прашника била је иста код цветова из свих региона цвасти или се скраћивала од централних ка маргиналним цветovima (прилог 2-8).

Карактеристике круничних листића и прашника као и маргиналних и апикалних трихома брактеја, за разлику од дужине трихома у горњем делу лица и наличја брактеја, одликовале су се веома ниским вредностима стандардне девијације (прилог 2-8). Коефицијент варијације истакао је дужине апикалних трихома круничних листића као високо варијабилне у оквиру таксона *S. octopodes* ($CV > 50 \%$; ДЖ-АЦК= 62,1 %, ДЖ-АСК=67,8 %, ДЖ-АМК, 51,8 %). Дужина апикалних трихома средњих круничних листића била је ниско варијабилна код таксона *S. jakucsii* (ДЖ-АСК=5,1 %). Остали таксони одликовали су се умереном варијабилношћу свих карактеристика (прилог 2-8).

Колмогоров-Смирнов тест није потврдио нормалну расподелу за четири карактеристике (ДЖ-АЦК, ДЖ-АСК, ДЖ-АМК, ДЖ-СФ) (табела 5-11). ANOVA и Крускал-Валис тестови истакли су статистички значајне разлике средњих вредности већине карактеристика осим у случају дужине апикалних трихома средњих круничних листића (ДЖ-АСК). Дужина трихома средњих прашника најбоље описује разлике између таксона (ДЖ-ФС, $H_{6,169}=53,14$), док се као најмање поуздана може издвојити дужина трихома у горњем делу лица брактеје (ДЖ-ЛБ, $F_{6,162}=3,14$) (табела 5-11).

Табела 11. Резултати Колмогоров-Смирнов, ANOVA и Крускал-Валис теста карактеристика епидермалних структура региона цвасти и цветова таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/Крускал-Валис	
		p^1	F/H ²	p^3
Дужина трихома у горњем делу лица брактеје	ДЖ-ЛБ	> 0,20	3,14	**
Дужина трихома у горњем делу наличја брактеје	ДЖ-НБ	> 0,20	5,26	***
Дужина маргиналних трихома брактеја	ДЖ-МБ	< 0,10	7,59	***
Дужина апикалних трихома брактеја	ДАБ	< 0,20	6,69	***
Дужина маргиналних трихома централних круничних листића	ДЖ-МЦК	< 0,15	10,62	***
Дужина маргиналних трихома средњих круничних листића	ДЖ-МСК	> 0,20	2,66	*
Дужина маргиналних трихома маргиналних круничних листића	ДЖ-ММК	> 0,20	11,80	***
Дужина трихома апикалног дела централних круничних листића	ДЖ-АЦК	< 0,01	19,62	**
Дужина трихома апикалног дела средњих круничних листића	ДЖ-АСК	< 0,01	7,95	н.з.
Дужина трихома апикалног дела маргиналних круничних листића	ДЖ-АМК	< 0,01	14,98	*
Дужина трихома централних филамената	ДЖ-ЦФ	< 0,10	18,98	***
Дужина трихома средњих филамената	ДЖ-СФ	< 0,01	53,14	***
Дужина трихома маргиналних филамената	ДЖ-МФ	< 0,10	11,80	***

¹ p : статистичка значајност нормалности дистрибуције дате карактеристике, карактеристике са вредностима < 0,05 (болдирано) одступају од нормалне расподеле; ² F- ANOVA F тест (Фишеров коефицијент), H - Kruskal-Wallis H тест; ³ p : нивои статистичке значајности теста (* $p < 0,05$ – значајни, ** $p < 0,01$ – високо значајни, *** $p < 0,001$ – изузетно високо значајни, н.з. - нема значајности).

Post-hoc тестова нису указали на постојање значајних разлика за две карактеристике (ДЖ-ЛБ, ДЖ-АСК) (прилог 3-6). Дужине маргиналних трихома централних круничних листића и трихома средњих и маргиналних прашника (ДЖ-МЦК, ДЖ-СФ, ДЖ-МФ) су учествовале у разликовању највећег броја парова. *Sempervivum jakucsii* се најчешће разликовао од сродних таксона. У односу на паренталне таксоне, *S. jakucsii* x *marmoreum* се разликовао на нивоу три карактеристике (ДЖ-ЦФ, ДЖ-СФ, ДЖ-МФ) док се *S. ciliosum* x *marmoreum* од *S. ciliosum* није разликовао ни по једној карактеристици.

Трихоми брактеја, круничних листића и прашника се у квалитативном смислу нису разликовали од оних присутних на листовима. Присуство трихома утврђено је и на гранама цвасти, цветним дршкама и свим деловима цвета осим нектарија. На круничним листићима, трихоми су били присутни како на маргиналним и апикалним деловима тако и на њиховом наличју (прилог 4-1). Маргинални делови круничних листића одликују се присуством дужих трихома који се смењују са кратким трихомима и чија се дужина ка

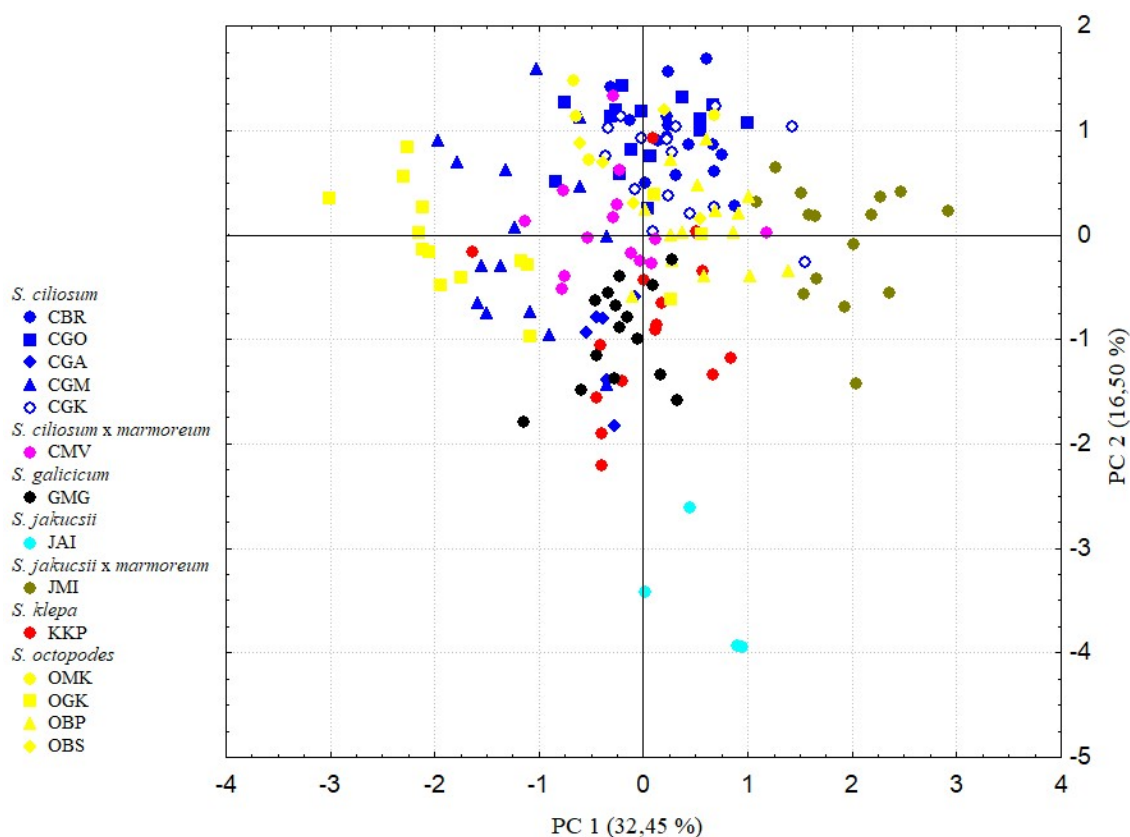
апикалном делу листића обично повећава. Трихоми на прашницима су углавном присутне у њиховом базалном делу. Оваква опажања подржавају и описи које су раније дали Nagemann (1986), Micevski (1998) и 't Hart (2002). Поред жлезданих трихома, на прашницима *S. octopodes* индивидуа забележено је спорадично присуство простих, нежлезданих, трихома. Осим литературних навода о квалитативним карактеристикама, трихоми брактеја, круничних листића и прашника са квантитативног аспекта до сада нису били истраживани па стога представљени резултати могу послужити као додатне дијагностичке карактеристике у кључевима за идентификацију.

5.3.6. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) епидермалних карактеристика региона цвасти и цветова

Прве две осе у PCA описале су 48,95 % укупне варијабилности узорка. Прва оса (PC1), најзначајније корелисана са дужином апикалних трихома централних круничних листића (ДЖ-АЦК), описала је 32,45 % варијабилности (**табела 5-12**). У односу на ову осу издвојила се популација *S. octopodes* са грчког дела Кајмакчалана (ОГК) у негативном, односно популације таксона *S. jakucsii* и *S. jakucsii* x *marmoreum* у њеном позитивном делу (**слика 5-14**). Друга оса (PC2), у највећој мери корелисана са дужином трихома средњих филамената (ДЖ-СФ), описала је 16,50 % варијабилности (**табела 5-12**). У односу на PC2 осу, јасно се издвојила популација *S. jakucsii* у њеном негативном делу. Ова анализа истакла је да је интерпопулациона варијабилност израженију у односу на интрапопулациону, обзиром да су појединачне популације углавном формирале хомогене групе унутар таксона. Популације хибридогених таксона су показале или исте обрасце и степен варијабилности као паренталне популације, у случају *S. ciliolum* x *marmoreum*, или су разлике биле израженије као што то случај са *S. jakucsii* x *marmoreum* (**слика 5-14**).

Табела 5-12. Вредности оптерећења фактора корелације (PCA) и стандардизованих коефицијената (CDA) карактеристика епидермалних структура региона цвасти и цветова популација и таксона *S. ciliosum* комплекса. Значајне вредности су болдиране.

Карактеристика	Акр.	PCA а нивоу популација		CDA на нивоу таксона			
				без хибридогених		са хибридогеним	
		PC1	PC2	CA1	CA2	CA1	CA2
Дужина трихома у горњем делу лица брактеје	ДЖ-ЛБ	-0,233	0,328	-	-	-	-
Дужина трихома у горњем делу наличја брактеје	ДЖ-НБ	-0,298	0,013	-	-	-	-
Дужина маргиналних трихома брактеја	ДЖ-МБ	-0,728	0,177	0,136	-1,124	-0,823	0,624
Дужина апикалних трихома брактеја	ДАБ	-0,630	-0,073	-	-	-	-
Дужина маргиналних трихома централних круничних листића	ДЖ-МЦК	-0,605	0,389	-	-	-	-
Дужина маргиналних трихома средњих круничних листића	ДЖ-МСК	-0,641	0,478	-	-	-	-
Дужина маргиналних трихома маргиналних круничних листића	ДЖ-ММК	-0,539	0,344	-	-	-	-
Дужина трихома апикалног дела централних круничних листића	ДЖ-АЦК	-0,727	0,023	0,156	0,078	-0,097	0,153
Дужина трихома апикалног дела средњих круничних листића	ДЖ-АСК	-0,719	0,083	0,122	0,904	0,426	0,035
Дужина трихома апикалног дела маргиналних круничних листића	ДЖ-АМК	-0,659	-0,036	-	-	-	-
Дужина трихома централних филамената	ДЖ-ЦФ	-0,467	-0,693	-	-	-	-
Дужина трихома средњих филамената	ДЖ-СФ	-0,429	-0,735	-1,014	-0,209	-0,654	-0,808
Дужина трихома маргиналних филамената	ДЖ-МФ	-0,443	-0,688	-	-	-	-
Eigen-вредности		4,219	2,145	0,482	0,064	0,692	0,326
% варијансе/кумулативне дискриминације		32,45	16,50	87,11	11,65	65,80	30,96

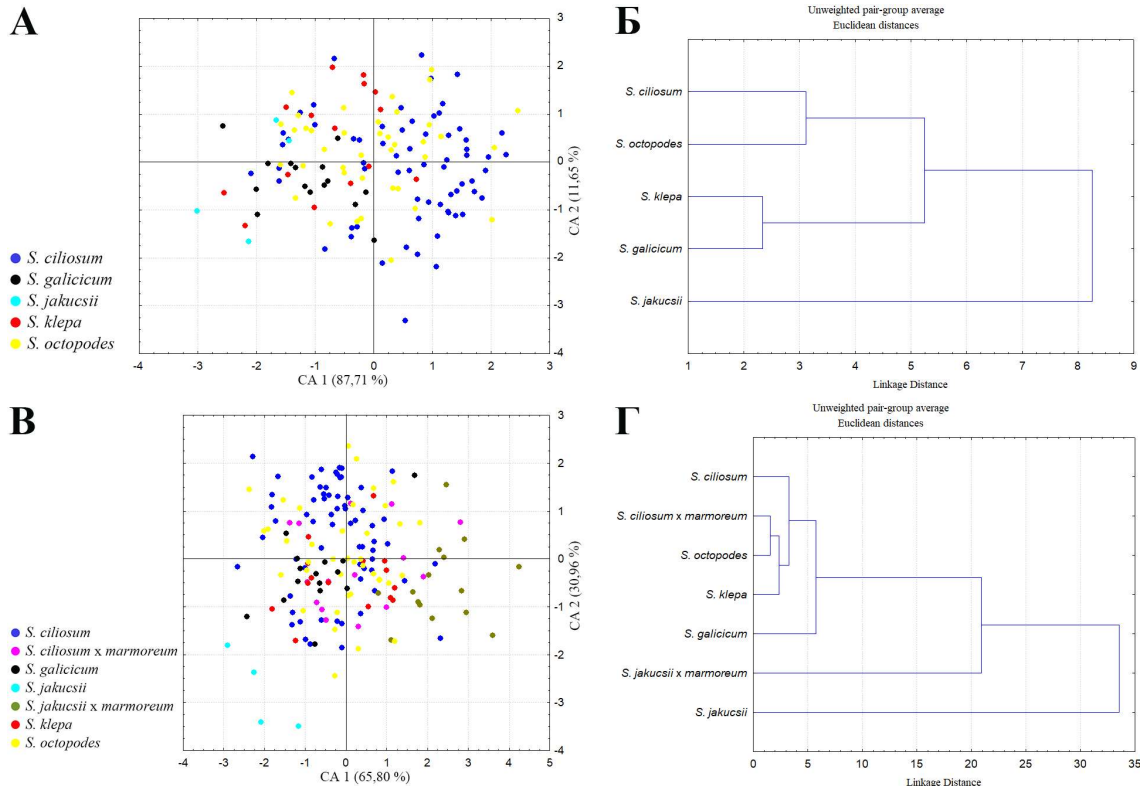


Слика 5-14. Позиције популација комплекса *S. ciliosum* у простору описаном првом и другом осом анализе главних компоненти (PCA) на нивоу епидермалних карактеристика региона стабла. Акроними популација корелисани су са истим у **табели 4-1**.

CDA без хибридогених таксона је указала на низак степен дискриминације. Прве две канонијске осе биле су одговорне за 99,36 % дискриминације, у чему је прва (CA1) имала удео од 87,71 % (**табела 5-12**). У односу на ову осу приметна је тенденција груписања таксона *S. galaticum*, *S. jakusii* и *S. klepa* у њеном негативном делу али се ова дискриминација се не може сматрати значајном обзиром да су наведени таксони формирали изражено хетерогену групу (**слика 5-15А**). У релацији са CA2 осом (11,65 %) није било раздвајања, мада је уочљива тенденција груписања *S. galaticum* индивидуа у њеном негативном делу. Дужина трихома средњих филамената (ДЖ-СФ) је у највећој мери била корелисана са дискриминацијом прве осе, док је са другом осом то била дужина маргиналних трихома брактеја (ДЖ-МБ) (**табела 5-12**). Компаративно, у односу на розету и стаблу, епидермалне карактеристике цвасти и цветова показују најнижи значај у дискриминацији.

АНС је дала јаснију слику релација између таксона (**слика 5-15Б**). Наиме, на фенограму је уочљиво формирање два кластера. Први кластер групише *S. ciliosum* и *S.*

octopodes, што је у складу обрасцима варијабилности и дискриминације добијеним претходним анализама, али и са актуелним интерпретацијама њихове таксономске релације ('t Hart, 2002; 't Hart et al., 2003). Други кластер обухватио је *S. galicicum* и *S. klepa*. Даље, *S. jakucsii* се издвојио као изолована линија, што указује на значајне разлике између овог и таксона претходно наведених кластера. Оваква позиција *S. jakucsii* у сагласности је са резултатима *post-hoc* тестова и горе датих мултиваријационих анализа.



Слика 5-15. Мултиваријационе статистичке анализе на нивоу карактеристика епидермалних структура региона цвасти и цветова таксона *S. ciliosum* комплекса: канонијска дискриминантна анализа (CDA; **А** – без хибридогених; **В** – са хибридогеним таксонима) и агломеративна хијерархијска кластер анализа (АНС; **Б** – без хибридогених; **Г** – са хибридогеним таксонима).

Укључујући и хибридогене таксоне, прве две осе CDA анализе биле су одговорне за 96,76 % дискриминације (CA1 65,80 %; CA2 30,96 %) (**табела 5-12**). *Sempervivum jakucsii x marmoreum* и *S. jakucsii* су испојили значајан степен дискриминације по CA1 оси, позиционирајући се у њеном позитивном, односно негативном делу, чему је највише допринела дужина маргиналних трихома брактеја (ДЖ-МБ) (**слика 5-15В**). У односу на CA2 осу, које је значајно условљена дужином трихома средњих прашника (ДЖ-СФ),

нема раздвајања поменутих таксона. Значајан степен диференцијације између *S. ciliosum* x *marmoreum* и *S. ciliosum* није уочен (слика 5-15В).

АНС је издвојила *S. octopodes* и *S. ciliosum* x *marmoreum* као најсличније таксоне, блиско повезане са *S. ciliosum* и *S. klepa* (слика 5-15Г). Слични резултати добијени су и на бази епидермалних карактеристика листова стабла (слика 5-13Г). Са друге стране, *S. jakucsii* x *marmoreum* и *S. jakucsii* су се издвојили као засебне линије. Исто тако, *S. jakucsii* се поново издвојио као таксон који се на бази епидермалних карактеристика цвасти и цветова у највећој мери разликује од сродних таксона.

5.4. Анализе карполошких карактеристика таксона комплекса *S. ciliosum*

5.4.1. Варијабилност квантитативних карполошких карактеристика

На нивоу морфолошких карактеристика плодова, највиша средња вредност дужине плода констатована је код *S. klepa* (ДП, 5,3 mm) а најнижа код *S. jakucsii* (4,1 mm). Исто, најширим плодовима (ШП) одликовале су се индивидуе таксона *S. klepa* (2,1 mm) док су најужи плодови забележени код *S. ciliosum* (1,7 mm). У погледу квантитативних карактеристика семена, семена *S. ciliosum* била су нешто дужа (ДС, 0,8 mm) у односу на остале таксоне који су се одликовали истом дужином семена (0,7 mm). На нивоу ширине семена (ШС), *S. ciliosum* и *S. jakucsii* имали су семена исте ширине (0,4 mm) која су била незнатно шира од семена осталих таксона (0,2 mm) (прилог 2-9). Добијене вредности наведених карактеристика хибридогених таксона су биле више или једнаке вредностима истих карактеристика родитељски таксона.

Уопштено, карактеристике плодова су се одликовале компаративно вишим вредностима стандардне девијације у односу на карактеристике семена (прилог 2-9). У односу на коефицијент варијације, већина анализираних карактеристика је било умерено до ниско варијабилно. Тако, у оквиру таксона *S. octopodes* и *S. galicicum* дужина плода се издвојила као ниско варијабилна карактеристика (ДП, 8,32 % и 8,42 %, респ.) док су се као такве издвојиле карактеристике семена у оквиру таксона *S. galicicum* (ДС, 5,9 %; ШС, 8,3 %) и *S. jakucsii* (ДС, 8,1 %) (прилог 2-9).

Нормална расподела Колмогоров-Смирновим тестом констатована је за све анализиране карактеристике (табела 5-13). ANOVA је истакла статистички значајне разлике између средњих вредности свих карактеристика. На основу вредности

Фишеровог коефицијента, дужина плода издвојила се као карактеристика која најпоузданије одражава разлике између таксона (ДП, $F_{6,162}=21,02$) за разлику од дужине семена која се може издвојити као најнепоузданија (ДС, $F_{6,162}=9,40$) (табела 5-13).

Резултати *post-hoc* теста истакли су значајне разлике између таксона на нивоу свих карактеристика (прилог 3-7). На бази дужине плода (ДП) се могао разликовати највећи број парова, док је дужина семена (ДС) најмање допринела разликама између таксона. У односу на сродне таксоне најчешће се разликовала *S. klepa*, а супротна ситуација уочена је код *S. jakucsii*. Хибридогени и парентални таксон нису се разликовали ни по једној карактеристици.

Табела 13. Резултати Колмогоров-Смирнов, ANOVA и Крускал-Валис теста квантитативних карполошких карактеристика таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/Крускал-Валис	
		p^1	F/H^2	p^3
Дужина плода	ДП	$> 0,20$	21,02	**
Ширина плода	ШП	$> 0,20$	10,78	***
Дужина семена	ДС	$> 0,20$	9,40	***
Ширина семена	ШС	$> 0,20$	13,91	***

¹ p : статистичка значајност нормалности дистрибуције дате карактеристике, карактеристике са вредностима $< 0,05$ (болдирано) одступају од нормалне расподеле; ² F -ANOVA F тест (Фишеров коефицијент), H - Kruskal-Wallis H тест; ³ p : нивои статистичке значајности теста (* $p < 0,05$ – значајни, ** $p < 0,01$ – високо значајни, *** $p < 0,001$ – изузетно високо значајни, н.з. - нема значајности).

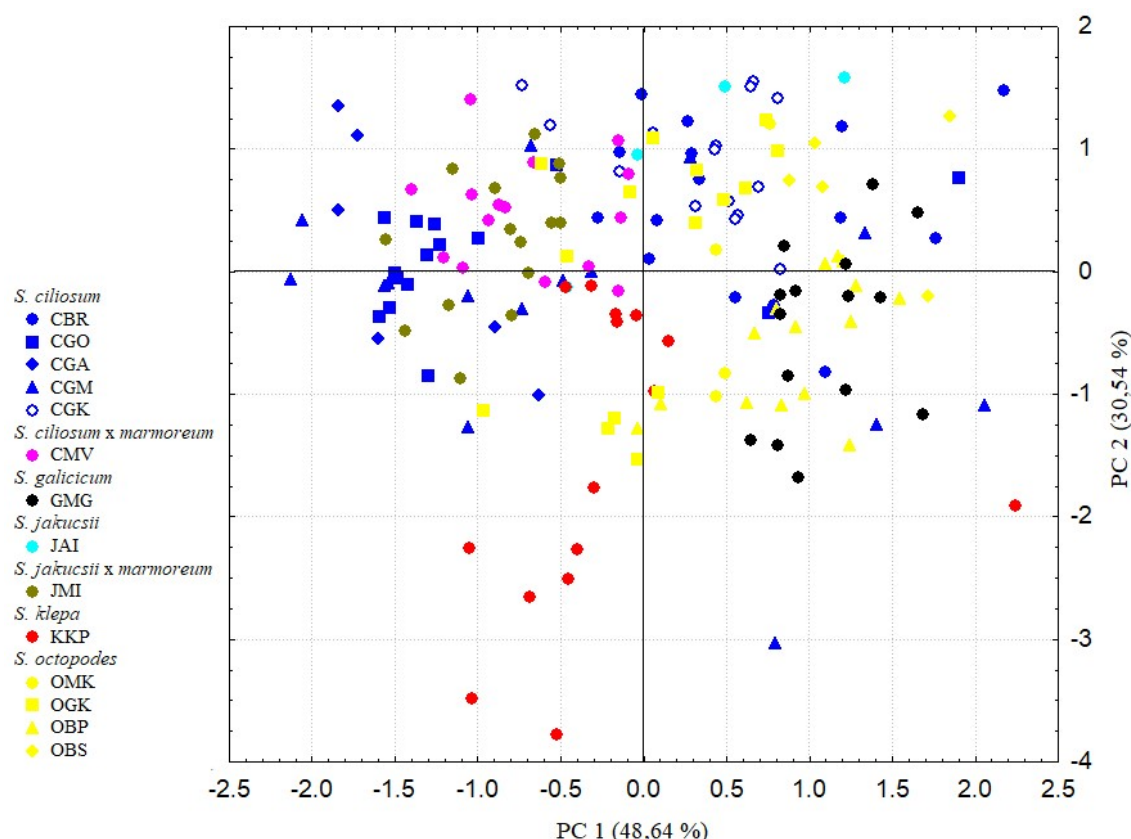
Плодови и семена таксона комплекса *S. ciliosum* са квантитативног аспекта, према сазнањима аутора, раније нису обрађивани, тако да се добијене вредности могу употребити за детаљнију карактеризацију обрађиваних таксона. Ограничени подаци доступни су за поједине врсте рода *Sempervivum* и сродних родова. Thiede и Eggli (2007) наводе да се дужина семена представника рода *Sempervivum* креће у опсегу од 0,5 до 1 mm, што је у сагласности са представљеним резултатима. Такође, Kobiv и сар. (2008) наводе да је дужина семена код *S. marmoreum* 0,8 mm, што поново одговара добијеним резултатима. Обзиром да се карактеристике плодова и семена често сматрају високо конзервативним и значајним са таксономског и филогенетског аспекта, очекивано је да у квантитативном смислу плодови испитиваних таксона буду слични врстама рода *Jovibarba*. С тим у вези, плодови врста рода *Jovibarba* дуги су од 3,80 до 5,90 mm и широки између 1,50 и 1,85 mm док су семена величине 0,90 x 0,60 mm (Bârcă & Niculae, 2008; Nikolić, 2015; Nikolić et al., 2011). Вредности карактеристика плодова добијене у овој студији скоро су једнаке или веће, нарочито у смислу дужине, док су семена углавном краћа од семена рода *Jovibarba*.

5.4.2. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) карполошких карактеристика

Анализа главних компоненти (PCA) на основу прве две осе описала је 79,18 % варијабилности. Прва оса (PC1 48,64 %) условила је, на бази дужине семена (ДС), издвајање популација таксона *S. klepa* у негативном, односно популација *S. jakucsii* и *S. galicicum* у њеном позитивном делу (**табела 5-14, слика 5-16**). У односу на другу осу (PC2 30,45 %) поново су се издвојиле *S. klepa* популације у негативном, тј. *S. jakucsii* у њеном позитивном делу. Друга оса је у највећој мери била корелисана са ширином плода (ШП). Треба истаћи да ординациони дијаграм уопштено указује на високи степен варијабилности, чему највише доприноси широки опсег варијабилности у оквиру популација таксона *S. ciliosum* и *S. octopodes* и њиховог преклапања са популацијама осталих таксона. Ово не мора бити последица само природне варијабилности плодова и семена већ и разлике у броју анализираних индивидуа у оквиру конкретних популација и таксона. Ординациони дијаграм показао је слабу диференцијацију између *S. ciliosum* х *marmoreum* и популација родитељског таксона али је у случају популација *S. jakucsii* х *marmoreum* и *S. jakucsii* било видљиво раздвајање по првој оси, што указује на разлучите обрасце варијабилности између хибридогених и паренталних популација (**слика 5-16**). Такође, PCA је указала на нешто већи степен инер- у односу на интрапопулациону варијабилност. Варијабилност плодова и семена не треба бити у значајнијој мери повезивана са еколошким условима станишта, обзиром да је фенотипска пластичност карполошких карактеристика под знатно већим утицајем генетчких фактори. Тако, представљена варијабилност може указати на варијабилност у генетичкој бази испитиваних таксона и на још увек присутне процесе диверзификације.

Табела 5-14. Вредности оптерећења фактора корелације (PCA) и стандардизованих коефицијената (CDA) квантитативних карактеристика плодова и семена популација и таксона *S. ciliosum* комплекса. Значајне вредности су болдиране.

Карактеристика	Акр.	PCA а нивоу популација		CDA на нивоу таксона			
				без хибридогених		са хибридогеним	
		PC1	PC2	CA1	CA2	CA1	CA2
Дужина плода	ДП	-0,433	-0,645	-	-	-	-
Ширина плода	ШП	-0,054	-0,848	0,706	0,560	0,750	0,222
Дужина семена	ДС	-0,953	0,064	0,189	-1,978	-0,117	-1,926
Ширина семена	ШС	-0,920	0,287	-0,958	1,626	-0,722	1,538
Eigen-вредности		1,946	1,222	0,708	0,198	0,987	0,251
% варијансе/кумулативне дискриминације		48,64	30,54	74,72	20,91	74,89	19,07

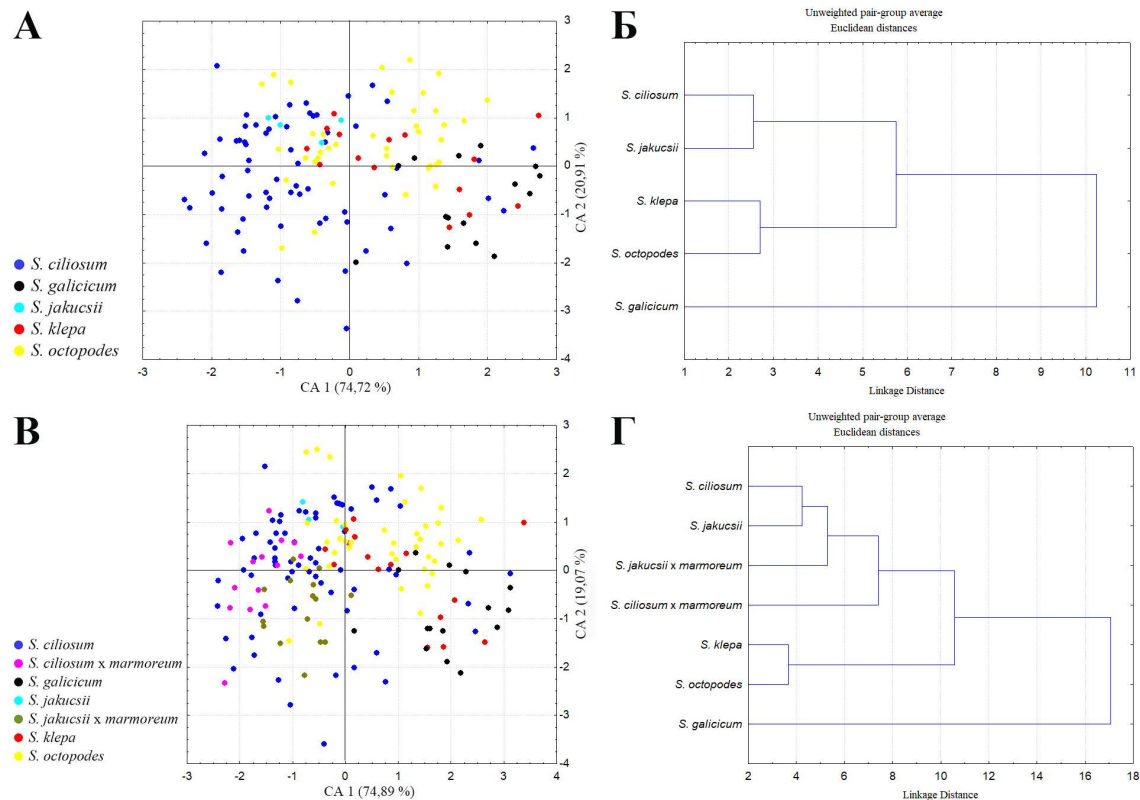


Слика 5-16. Позиције популација *S. ciliosum* комплекса у простору описаном првом и другом осом анализе главних компоненти (PCA) на нивоу квантитативних карполошких карактеристика. Акроними популација корелисани су са истим у **табели 4-1**.

Прве две осе канонијске дискриминантне анализе (CDA), на нивоу прелиминарно класификованих таксона, описале су 95,63 % дискриминације. У односу на прву осу (CA1 74,72 %) издвојио се, у њеном негативном делу, *S. jakucsii* док се *S. galicicum* издвојио у позитивном делу простора исте осе (**слика 5-17A**). У релацији са другом осом (CA2 20,91 %) била је приметна дискриминација *S. octopodes* и *S. jakucsii* у негативном делу. Наведеном одвајању по првој оси највише доприноси ширина семена (ШС) док је дужина семена (ДС) била најзначајнија за дискриминацију по другој оси (**табела 5-14**).

Уопштено, CDA је истакла умерени степен диференцијације, и уједно умерени таксономски значај карполошких квантитативних карактеристика, што је у сагласности и са малим разликама у добијеним вредностима тестираних карактеристика. Утврђена тенденција диференцијације *S. galicicum*, *S. klepa* и *S. octopodes* у односу на *S. ciliosum* може указивати на постојање већих генетичких разлика између испитиваних таксона. Оваква претпоставка је у супротности са тренутно прихваћеним таксономским релацијама у оквиру комплекса *S. ciliosum* ('t Hart, 2002; 't Hart et al., 2003).

У односу на АНС фенограм уочљиво је формирање два кластера (слика 5-17Б). Први кластер обухватио је *S. ciliosum* и *S. jakucsii*, што је у сагласности и са виским степеном преклапања индивидуа ових таксона у CDA. Други кластер обухватио је таксоне *S. klepa* и *S. octopodes* док се *S. galicicum* издвојио као засебна линија и таксон за значајним разликама у односу на сродне таксоне, а нарочито у односу на *S. ciliosum*.



Слика 5-17. Мултиваријационе статистичке анализе на нивоу квантитативних карполошких карактеристика таксона *S. ciliosum* комплекса: канонијска дискриминантна анализа (CDA; **А** – без хибридогених; **В** – са хибридогеним таксонима) и агломеративна хијерархијска кластер анализа (АНС; **Б** – без хибридогених; **Г** – са хибридогеним таксонима).

Узимајући у обзир и хибридогене таксоне, CDA анализа је утврдила да прве две осе описују 93,96 % укупне дискриминације (CA1 74,89 %; CA2 19,07 %) (табела 5-14). У релацији *Sempervivum jakucsii x marmoreum* и *S. jakucsii* примећено је њихово одвајање по CA1 оси, при чему је *S. jakucsii x marmoreum* био позициониран у њеном негативном а *S. jakucsii* у позитивном делу (слика 5-17В). Индивидуе таксона *S. ciliosum x marmoreum* и *S. ciliosum* формирале су хомогену групу па диференцијација није уочена ни по једној од оса. Остали таксони пратили су образац дискриминације већ утврђен у претходној анализи. Карактеристика која је у највећој мери била корелисана са

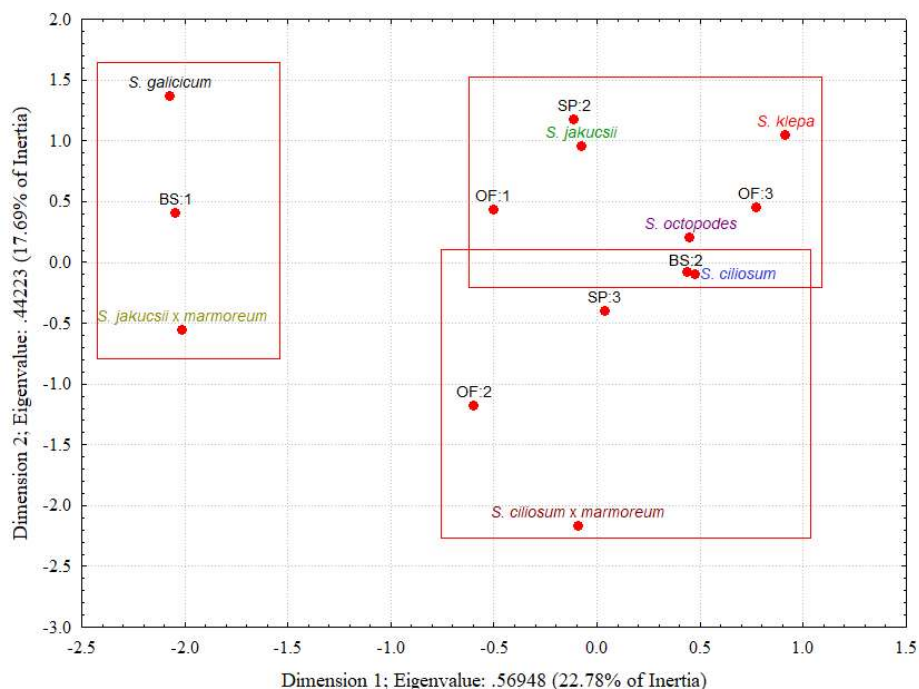
диференцијацијом по првој оси била је ширина плода (ШП) док је дужина семена (ДС) најзначајније утицала на диференцијацију повезану са другом осом (табела 5-14).

Утврђени обрасци дискриминације између паренталних и хибридогених таксона указују на релативно ниску интерспецијску варијабилност. Добијени односи у сагласности су и са резултатима дескриптивне статистике, *post-hoc* тестова и обрасцима опште варијабилности утврђене у РСА. Такође, израженија дискриминација између *S. jakucsii* x *marmoreum* и *S. jakucsii* може бити последица различитих образаца наслеђивања између хибридогених и родитељских популација али и диспропорције у броју анализираних индивидуа.

На АНС фенограму груписање *S. ciliosum*, *S. jakucsii*, *S. jakucsii* x *marmoreum* и *S. ciliosum* x *marmoreum* у оквиру једног хетерогеног кластера (слика 5-17Г) указује на високу сличност у плодовима и семенима ових таксона и поново наводи на претпоставку да су многе квантитативне карактеристике репродуктивних структура хибридогених таксона пореклом од паренталних популација *S. ciliosum* комплекса. Даље, *S. klepa* и *S. octopodes* су поново били обухваћени једним кластером док се *S. galicicum* издвојио као таксон са најизраженијим разликама у односу на сродне таксоне.

5.4.3. Анализа квалитативних карполошких карактеристика (МСА)

За разлику од дискриминантне анализе, МСА је другачије груписала таксоне у односу на стања квалитативних карактеристика плодова и семена. Изолована позиција стања боје семена, као што је светло браон боја (БС:1), одредила је издвајање *S. galicicum* и *S. jakucsii* x *marmoreum* (слика 5-18). Са друге стране, већина осталих анализираних стања била је асоцирана са груписањем и издвајањем *S. ciliosum*, *S. jakucsii*, *S. klepa* и *S. octopodes*. Дати таксони могу се описати усправним стилусом (СП:2), трихомима који иду до стилуса или до 2/3 истог (ОФ:1; 3) и тамно браон бојом семена (БС:2). Супротно овој групи, стилус повијен ка спољашњем делу цвета (десно, СП:3) са трихомима који иду његове 1/3 (ОФ:2) су била стања јасно асоцирана са положајем *S. ciliosum* x *marmoreum*.

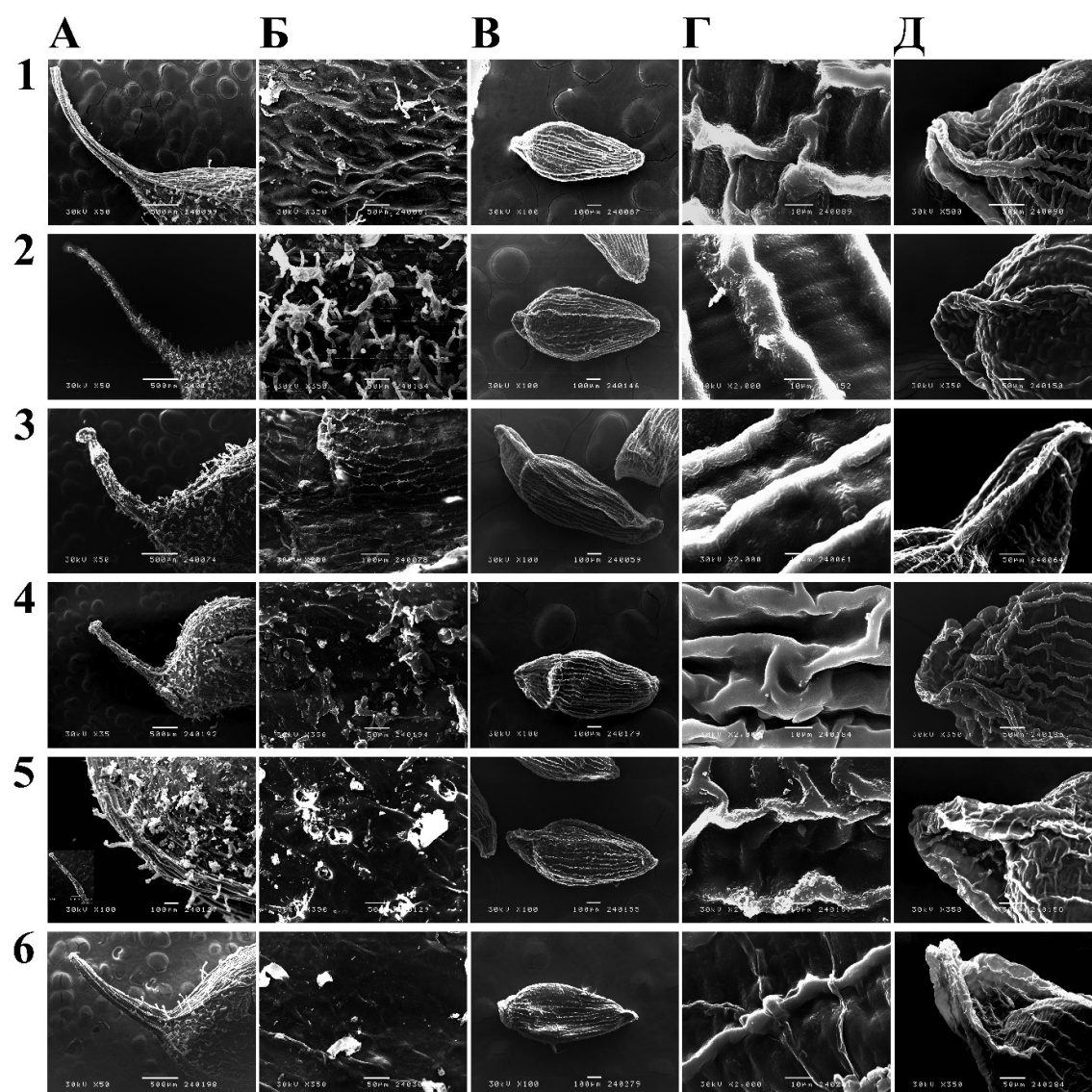


Слика 5-18. Позиције стања квалитативних карполошких карактеристика таксона *S. ciliosum* комплекса у простору описаном I и II кореспондентном осом (кодови стања дати су у табели 4-5).

5.4.4. Микроморфолошке карактеристике семена и плодова

Микроморфолошка анализа плодова таксона *S. ciliosum* комплекса је по први урађена и представљена у овом истраживању, а према сазнањима аутора овакве анализе до сада нису биле спровођене ни на нивоу целог рода. Микрографије плодова указале су на општу униформност микроморфолошких структура плодова са мањим интерспецијским разликама. На плодовима свих таксона констатовано је присуство жлезданих трихома чија је густина била већа у горњим деловима и вентралним шаву. У односу на густину трихома *S. galicum*, *S. jakucsii*, а нарочито *S. ciliosum* x *marmoreum*, су се издвојили по плодовима са знатно гушћим индументумом (слика 5-19А). Плодови свих таксона изграђени су од полигоналних, издужених, ћелија са скоро правим зидовима. Површина плодова прекривена је дебелим депозитима епикутикуларног воска који су углавном изграђивали континуирани, компактни, слој. Слој воска био је дебљи на местима антиклиналних зидова па је површина плодова, нарочито њиховог дорзалног дела, имала мрежасти изглед. На плодовима су веома често уочени и делови у којима је дошло до прекида компактног воштанога слоја, па су се исти одликовали присуством хоризонталних воштаних љуспи неправилног облика и равних ивица, или су у слоју

воска уочаване пукотине овалног облика (*S. klepa*). На површини су веома често уочаване и мале воштане грануле-кристали који су били појединачно расути или су градили слеplене групације, или су у делу антиклиналних зидова биле присутне формације правоугаоних (плочастих) кристала воска (слика 5-19Б). Присуство дебелих слојева епikuтикуларног воска и густог индументума на плодовима један је од механизма којим биљке са САМ типом метаболизма спречавају прекомерни губитак воде путем транспирације (Niechayev et al., 2019).



Слика 5-19. SEM микрографије плодова и семена таксона *S. ciliosum* комплекса (1 – *S. ciliosum*; 2 – *S. ciliosum* x *marmoreum*; 3 – *S. galicicum*; 4 – *S. jakucsii*; 5 – *S. klepa*; 6 – *S. octopodes*): А – горњи део и стилус (кљун) плода са трихомима; Б – детаљи зида плодова са депозитима воска; В – изглед семена; Г – изглед лонгитудиналних ребара и анастомоза са гранулама воска; Д – набор семењаче у халазном региону (халазна корона) (фото: Миљковић, М., Јовановић, М. 2024).

Микроморфолошке структуре семена (семењаче) такође нису у значајнијој мери испитиване. Лимитирани подаци за *S. ciliosum* могу се наћи у студији Кнапп-а (1994). Микрографије семена истакле су да се семењача свих таксона одликује израженом орнаментиком са уочљивим лонгитудиналним наборима (ребрима) који се пружају од микропиларног до халазног региона (**слика 5-19В**). Између лонгитудиналних ребара, често су у мањој или већој мери видљиве хоризонталне анастомозе, дајући семењачи изглед „мердевина“. Хоризонталне анастомозе представљају места контакта ћелија једног лонгитудиналног реда ('t Hart & Berendsen, 1980).

На интерспецијском нивоу, уочене су мање разлике у односу на израженост ребара и анастомоза (**слика 5-19Г**). Иако се већина таксона одликује релативно униформном орнаментиком семењаче, код *S. ciliosum* x *marmoreum* примећено је да су ребра била слабије изражена у односу на остале таксоне. Даље, уочено је да је семењача свих таксона била гранулисана, односно семењачу је прекривао слој воска изграђен од мањих или већих гранула. У односу на гранулисаност уочене су мање разлике, при чему су се семена индивидуа *S. klepa* одликовала нешто гранулисанијом семењачом и израженим накупинама воска на површини ребара (**слика 5-19Д**). У микропиларном и халазном региону уочљиви су набори семењаче које су биле знатно израженија код семена *S. galicicum*, *S. jakucsii* и *S. klepa*, али су значајне варијације уочена и на интрапопулационом нивоу (**слика 5-19Г**).

Узимајући у обзир наведене карактеристике, семена анализираних таксона могу се сврстати у бипапилатни тип, односно костатни подтип који се карактерише присуством лонгитудиналних ребара насталих срастањем папила суседних ћелија уздужних редова. У оквиру костатног подтипа издваја се још неколико подтипива семена. Анализирана семена се могу сврстати између латикостатног и тектокостатног подтипа, обзиром да се латикостатни подтип одликује семенима са фино гранулисаном семењачом и размаком између ребара од 8-10 μm , док се тектокостатни подтип одликује глатком семењачом и веома широким ребрима. Ширина ребара добијена у овој студији износи од 22,5 (*S. ciliosum* x *marmoreum*) до 38 μm (*S. jakucsii*) што пре одговара одликама тектокостатног подтипа, али констатована гранулисана структура је више у сагласности са латикостатним подтипом.

Латикостатним семенима, према 't Hart и Berendsen (1980), одликују се врсте у оквиру *Sedum* ser. *Rupestria* које се и у филогенетском смислу сматрају делом кладе коју чине *Sempervivum* и *Jovibaraba* (Messerschmid et al., 2020). Имајући у виду да многи

аутори указују на значај орнаментике семена у интра- и интергенеричкој класификацији фамилије Crassulaceae ('t Hart & Berendsen, 1980; Barca & Niculae, 2008), анализирана су и плодови и семена врста *S. rupestre* и *J. heuffellii*. У том погледу, плодови врсте *S. rupestre* одликују се потпуним одсуством трихома и мање израженим наслагама епикутикуларних воскова док су семена окарактерисана делимично глатком семењачом, знатно вишим ребрима размака око 50 μm и делимично израженим анастомозама (**прилог 4-3**). Са друге стране, плодови *J. heuffellii* индивидуа карактеришу се присуством дугих жлезданих трихома на вентралном шаву и кратких, ретких, трихома на бочним странама, док су у семена веома слична семенима таксона *S. ciliosum* комплекса (**прилог 4-3**). Овакви резултати указују на изражене сличности између анализираних таксона, нарочито у погледу микроморфолошких структура семењаче, и донекле оправдавају њихово сврставање у једну кладу. Ипак, изражена варијабилност у микроморфолошким структурама у овом тренутку лимитира њихов значај у интер- и интрагенеричкој класификацији и указује на неопходност детаљнијих испитивања.

5.5. Палинолошке анализе таксона комплекса *S. ciliosum*

5.5.1. Варијабилност квантитативних карактеристика поленових зрна

У погледу квантитативних карактеристика поленових зрна (**прилог 2-10**), највишим средњим вредностима поларног (П) и екваторијалног (Е) дијаметра карактерисао се *S. galicum* (25,9 μm и 21,9 μm) а најнижим *S. ciliosum* (21,6 μm и 18,8 μm , респ.). Хибридогени таксони одликовали су се у просеку вишим вредностима поларног дијаметра (*S. jakucsii* x *marmoreum*), односно нижим вредностима екваторијалног дијаметра (*S. ciliosum* x *marmoreum*) у односу на паренталне таксоне.

Добијене вредности стандардне девијације указале су на умерену варијабилност анализираних карактеристика, што потврђују и вредности коефицијента варијације. Тестиране карактеристике код већине таксона нашле су се у опсегу умерене варијабилности, са изузетком поларног дијаметара (П) који је код *S. klepa*, *S. octopodes* и *S. jakucsii* x *marmoreum* био ниско варијабилан (CV=9,0 %, 9,6 % и 9,2 %, респ.) и екваторијалног дијаметра (Е) код *S. klepa* (9,3 %) и *S. octopodes* (7,9 %) (**прилог 2-10**).

Нормална расподела није потврђена за однос поларног и екваторијалног дијаметра (П/Е). ANOVA је истакла статистички значајне разлике у средњим

вредностима поларног и екваторијалног дијаметра, при чему поларни дијаметар адекватније описује разлике између таксона (П, $F_{6,413}=16,03$) (табела 5-15).

Табела 5-15. Резултати Колмогоров-Смирнов, ANOVA и Крускал-Валис теста квантитативних карактеристика поленових зрна таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/Крускал-Валис	
		p^1	F/H ²	p^3
Поларни дијаметар	П	< 0,15	16,03	***
Екваторијални дијаметар	Е	> 0,20	6,65	***
Однос поларног и екваторијалног дијаметра	П/Е	< 0,01	10,43	н.з.

¹ p : статистичка значајност нормалности дистрибуције дате карактеристике, карактеристике са вредностима < 0,05 (болдирано) одступају од нормалне расподеле; ² F- ANOVA F тест (Фишеров коефицијент), H - Kruskal-Wallis H тест; ³ p : нивои статистичке значајности теста (* $p < 0,05$ – значајни, ** $p < 0,01$ – високо значајни, *** $p < 0,001$ – изузетно високо значајни, н.з. - нема значајности).

Post-hoc тестови истакли су да однос поларног и екваторијалног дијаметра (П/Е) не доприноси разликама између таксона, што је и очекивано обзиром на високу корелисаност са екваторијалним и поларним дијаметром. Поларни дијаметар (П) допринео је разликама највећег броја парова. *Sempervivum galicicum* се разликовао од највећег а *S. jakucsii* од најмањег броја сродних таксона. Хибридогени таксони се нису ни по једној карактеристици разликовали од родитељских таксона (прилог 3-8).

Добијене вредности поларног и екваторијалног дијаметра налазе се у опсегу вредности датих за фамилију (13,0-38,0 μm ; Erdtman, 1952; Thiede & Eggli, 2007) али одступају по вишим вредностима екваторијалног дијаметра које се наводе за род (14-25x12-19 μm ; Тернер, 1966; Hideux, 1979). Досадашње студије нису обухватале дате таксоне, изузимајући *S. ciliosum* чија је поленова зрна анализирао Parnell (1991) наводећи вредности поларног дијаметра од 21,6 μm а екваторијалног од 16,7 μm . Добијена вредност поларног дијаметра у овој студији је идентична, а екваторијална виша, од наведених вредности. У односу на величину, поленова зрна анализираних таксона припадају групи малих поленових зрна (10–25 μm) (Kremp, 1965; Hesse et al., 2009).

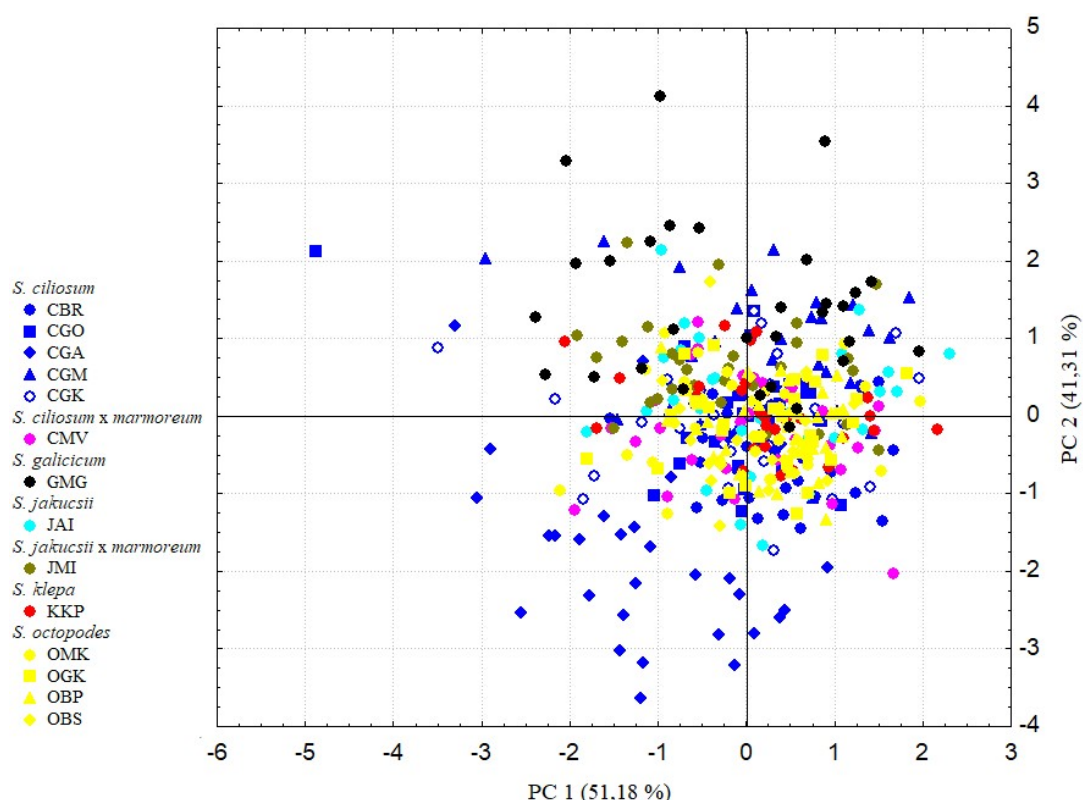
5.5.2. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) квантитативних карактеристика поленових зрна

PCA је истакла значајну варијабилност, где су прве две компоненте описале чак 99,49 % исте (PC1 58,18 %; PC2 41,31 %) (табела 5-16). Значајних раздвајања у односу на PC1 осу скоро и да нема, обзиром да све анализиране популације формирају релативно

хомогену групу у средишњем делу графика. Међутим, уочена је блага диференцијација популације *S. ciliosum* са Аскиона (CGA) која се издвојила у негативном делу PC1. У позитивном делу друге компоненте (PC2) издвојиле су се популације *S. galicicum* са Галичице (GMG) и *S. jakucsii* x *marmoreum* са планине Иван (JMI) (слика 5-20). Варијабилност прве осе у највећој мери објашњава однос поларног и екваторијалног дијаметра (П/Е) док је друга оса одређена поларним дијаметром (П) (табела 5-16).

Табела 5-16. Вредности оптерећења фактора корелације (PCA) и стандардизованих коефицијената (CDA) квантитативних карактеристика поленових зрна популација и таксона *S. ciliosum* комплекса. Значајне вредности су болдиране.

Карактеристика	Акр.	PCA а нивоу популација		CDA на нивоу таксона			
		PC1	PC2	без хибридогених		са хибридогеним	
		CA1	CA2	CA1	CA2	CA1	CA2
Поларни дијаметар	П	-0,438	0,897	-0,822	-0,604	-0,850	-0,552
Екваторијални дијаметар	Е	0,755	0,652	-0,428	0,927	-0,408	0,928
Однос поларног и екваторијалног дијаметра	П/Е	-0,992	0,100	-	-	-	-
Eigen-вредности		1,745	1,239	0,252	0,021	0,274	0,022
% варијансе/кумулативне дискриминације		58,18	41,31	92,34	7,66	92,58	7,42



Слика 5-20. Позиције популација *S. ciliosum* комплекса у простору описаном првом и другом осом анализе главних компоненти (PCA) на нивоу квантитативних карактеристика поленових зрна. Акроними популација корелисани су са истим у табели 4-1.

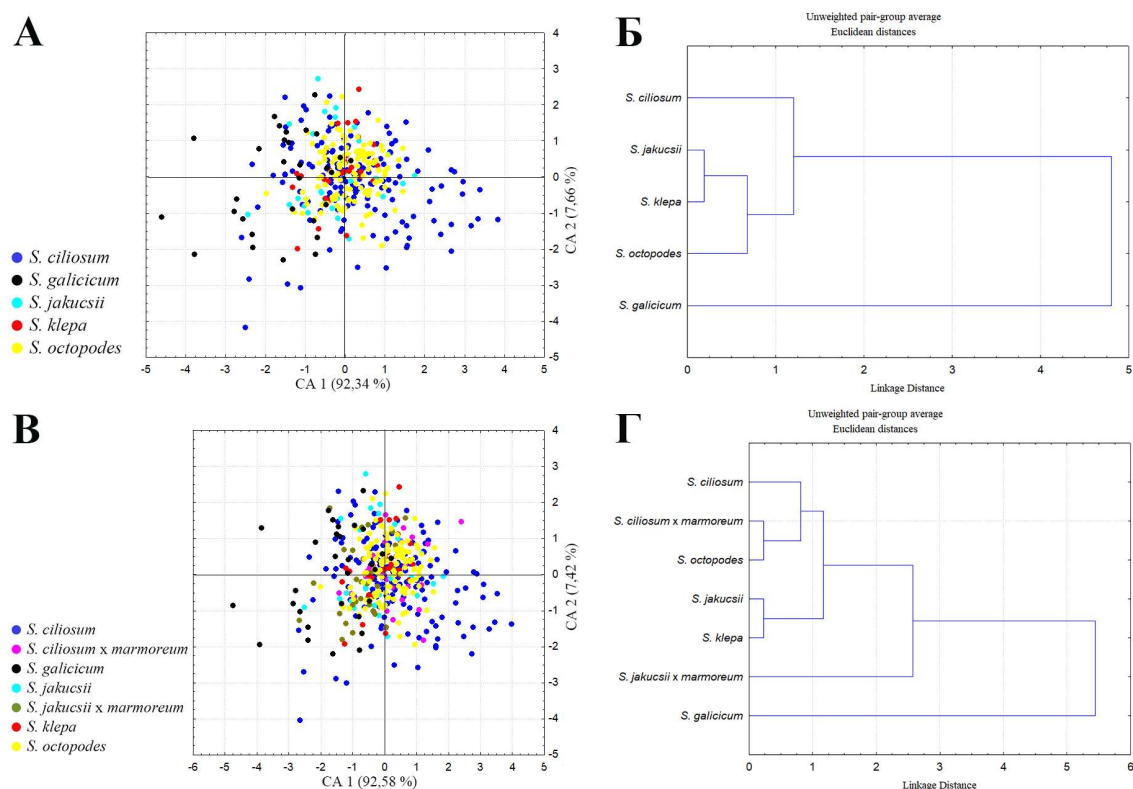
На нивоу *a priori* класификованих таксона, прве две канонијске осе су описале целокупну дискриминацију (100 %) од чега прва оса (CA1) објашњава 92,34 % дискриминације. Однос поларног и екваторијалног дијаметра, иако значајан по PCA, није узет у разматрање у овој анализи због изузетно високе корелисаности са осталим карактеристикама. Тако, дискриминацији по првој оси највише је допринео поларни (П) а по другој оси са екваторијални (Е) дијаметар (**табела 5-16**). У негативном делу прве осе (CA1) издвојио се *S. galicicum*, иако се ова дискриминација не може схватити као комплетна обзиром на изражено преклапање са сродним таксонима (**слика 5-21А**). Друга оса (CA2) описала је свега 7,66 % дискриминације и у односу на ову осу није било видљиве дискриминације. Заправо, сви таксони су формирали једну хомогену групу, са нешто хетерогенијим распоредом индивидуа таксона *S. ciliosum* што може бити корелисано и са већим бројем анализираних индивидуа, односно поленових зрна, овог таксона.

Генерално, CDA је истакла низак степен дискриминације таксона а самим тиме и релативно низак таксономски значај квантитативних карактеристика поленових зрна. На низак таксономски значај поленових зрна указали су и Hideux (1979), Parnell (1991) и Thiede и Eggli (2007) истичући да квалитативне, у односу на квантитативне, карактеристике поленових зрна могу са већом сигурношћу бити коришћене за разликовање врста.

АНС је дала јаснију слику односа између анализираних таксона. Наиме, ова анализа додатно је истакла, у односу на највећу дистанцу, издвајање *S. galicicum*, што се подудара и са резултатима униваријантних и мултиваријантних анализа. Осим овога, на фенограму је уочљиво формирање два кластера од кога је један обухватио *S. ciliosum* и *S. octopodes* а други *S. klepa* и *S. jakucsii*, при чему је сличност између таксона обухваћених другим кластером била компаративно већа у односу на сличност таксона првог кластера (**слика 5-21Б**).

На нивоу целокупног узорка, CDA анализа је констатовала да прве две осе објашњавају целокупну дискриминацију (CA1 92,58 %; CA2 7,42 %). Поларни дијаметар (П) у највећој мери допринео је дискриминацији по првој оси, док је екваторијални дијаметар (Е) условио дискриминацију таксона у односу на другу осу (**табела 5-16**). Као и претходној анализи, индивидуе свих таксона формирале су хомогену групу (**слика 5-21В**). Између хибридогених и паренталних таксона такође није уочен значајни степен диференцијације, мада је присутна тенденција груписања *S. jakucsii* x *marmoreum*

индивидуу у негативним деловима СА1 и СА2 оса. Низак степен дискриминације између паренталних и хибридогених таксона је био очекиван, имајући у виду утврђене обрасце варијабилности и претходно утврђени ниски потенцијал полена у дискриминацији таксона.

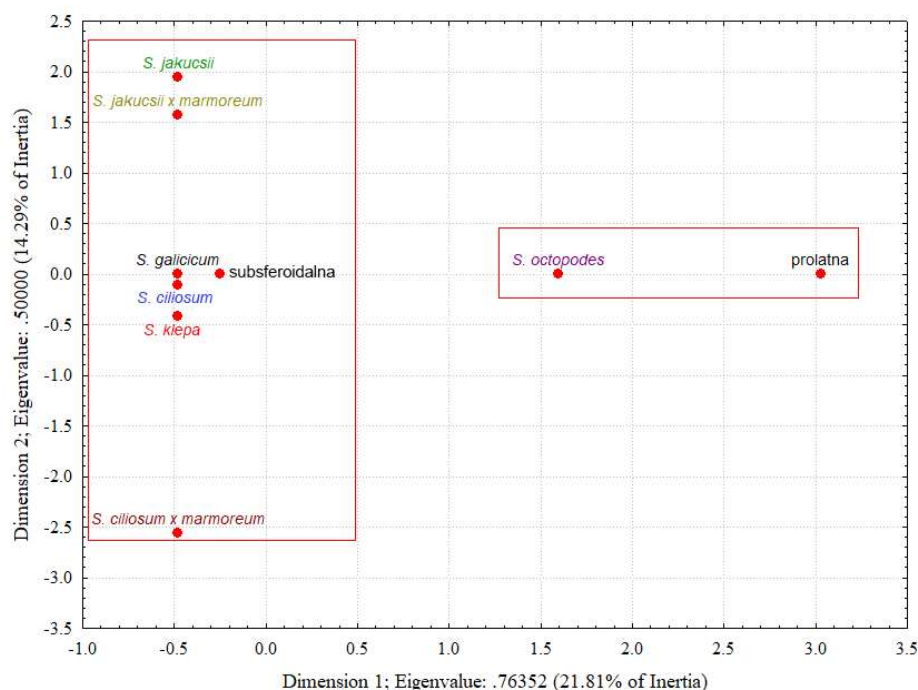


Слика 5-21. Мултиваријационе статистичке анализе на нивоу квантитативних карактеристика полених зрна таксона *S. ciliosum* комплекса: канонијска дискриминантна анализа (CDA; **А** – без хибридогених; **В** – са хибридогеним таксонима) и агломеративна хијерархијска кластер анализа (АНС; **Б** – без хибридогених; **Г** – са хибридогеним таксонима).

На АНС фенограму истакнуто је груписање *S. ciliosum* x *marmoreum*, *S. octopodes* и *S. ciliosum*, што указује на њихову високу сличност и поново доводи у питање претпостављено хибридогено порекло *S. octopodes* (слика 5-21Г). Са друге стране, *S. jakucsii* је показао већу сличност са *S. klepa* него са *S. jakucsii* x *marmoreum* који је заправо представљао засебну линију. Још једном се, као таксон са најизраженијим разликама у односу на сродне таксоне издвојио *S. galicicum*.

5.5.3. Анализа квалитативних карактеристика (МСА) поленових зрна

У односу на стања квалитативних карактеристика, односно облика поленових зрна (ОП), уочава се јасна одвојеност *S. octopodes* по првој оси чија је позиција асоцирана са пролатним (издуженим) поленовим зрнима (слика 5-22, прилог 4-4). Распоред осталих таксона, односно њихово груписање, одређено је субсфероидалним поленовим зрнима. Оваква дискриминација таксона је посве другачија од добијене у канонијској дискриминантној анализи (слике 5-21А и 5-21В) а може се и приметити да облик поленових зрна у већој мери доприноси разликовању таксона што истичи и Караг и сар. (2010).



Слика 5-22. Позиције стања квалитативних карактеристика поленових зрна таксона *S. ciliosum* комплекса у простору описаном I и II кореспондентном осом.

5.6. Анализа морфолошких карактеристика таксона комплекса *S. ruthenicum*

5.6.1. Варијабилност морфолошких карактеристика региона розете

На нивоу морфолошких карактеристика розете (прилог 2-11) *S. ruthenicum* се издвојио по највишим а *S. kindingeri* по најнижим вредностима дијаметра розете (ДР, 5,6

cm и 4,5 cm, респ.). У односу на највише вредности дужине доњег дела листа издвојио се *S. leucanthum* (ДДР, 36,9 mm) док се по најнижим вредностима ове карактеристике издвојио *S. zeleborii* (23,5 mm). Супротно је забележено на нивоу дужине горњег дела листа (ГДР) која је била највиша код *S. zeleborii* (8,4 mm) а најнижа код *S. leucanthum* (7,6 mm). Такође, *S. leucanthum* одликовао се највећом ширином (ШЛР, 11,2 mm) и дебљином (ДБЛР, 3,6 mm) листова док се *S. kindingeri* одликовао најнижим вредностима ових карактеристика (8,9 mm и 2,8 mm, респ.). Вредности испитиваних карактеристика код индивидуа *S. kindingeri* x *macedonicum*, биле су ниже у односу на *S. kindingeri*. Добијене вредности углавном одступају од вредности које се могу наћи у идентификационим кључевима. Дијаметар розете, дужине и ширине листова за *S. ruthenicum* биле су знатно веће од вредности које је дао Hagemann (1986) али су се налазе у опсегу вредности које наводи 't Hart (2002). Вредности истих карактеристика добијене за *S. kindingeri* биле су веће у погледу ширине листова од оних које наводи Hagemann (1986) док су се од описа Micevskog (1998) анализиране индивидуе разликовале по ужим листовима. *Sempervivum leucanthum* се разликовао по знатно дужим листовима док добијене се вредности за *S. zeleborii* налазе у рангу вредности датих у идентификационим кључевима (Velev, 1970; 't Hart, 2002).

Вредности стандардне девијације истакле су умерену до ниску варијабилност анализираних карактеристика у оквиру свих таксона, при чему су се дебљина листова розете (ДБЛР) и дијаметар розете (ДР) издвојили по компаративно најнижим, односно највишим, вредностима датог параметра (**прилог 2-11**). У односу на коефицијент варијације, испитиване карактеристике у оквиру свих таксона описују се умереном варијабилношћу. На исти степен варијабилности ових карактеристика у својој студији указују и Letz и Marhold (1998). Једино одступање уочено је на нивоу карактеристике дебљина листова (ДБЛР) код *S. leucanthum* која је била високо варијабилна (CV=58,4 %) (**прилог 2-11**).

Колмогоров-Смирнов тест потврдио је нормалну расподелу само за карактеристику дужина горњег дела листа розете (ГДР). ANOVA и Крускал-Валисов тест истакли су високу статистичку значајност разлика у средњим вредностима карактеристика испитиваних таксона, те се тако разлике између истих најпоузданије могу представити преко дебљине листова (ДБЛР, $H_{6,300}=66,53$) а дужина горњег дела листа може се сматрати најмање поузданом у сврхе објашњавања разлика између таксона (ГДР, $F_{5,300}=3,11$) (**табела 5-17**).

Post-hoc тестови показали су, на нивоу свих карактеристика, значајне разлике између анализираних таксона (прилог 3-9). Међутим, на основу дужине горњег дела листа розете (ГДР) разликовао се најмањи број таксона. На основу дебљине листова розете (ДБЛР) могли су се разликовати скоро сви таксони. *Sempervivum kindingeri* х *macedonicum* био је таксон који се у највећој мери разликовао док су се *S. leucanthum* и *S. ruthenicum* разликовали у најмањем броју случајева од сродних таксона. У односу на парентални таксон *S. kindingeri* х *macedonicum* се разликовао само на основу дужине доњег дела листа розете (ДДР).

Табела 17. Резултати Колмогоров-Смирнов, ANOVA и Крускал-Валис теста морфолошких карактеристика региона розете таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/Крускал-Валис	
		p^1	F/H ²	p^3
Дијаметар розете	ДР	< 0,05	28,34	***
Дужина доњег дела листа розете	ДДР	< 0,05	42,34	***
Дужина горњег дела листа розете	ГДР	< 0,20	3,11	**
Ширина листа розете	ШЛР	< 0,01	59,25	***
Дебљина листа розете	ДБЛР	< 0,01	65,53	***

¹ p : статистичка значајност нормалности дистрибуције дате карактеристике, карактеристике са вредностима < 0,05 (болдирано) одступају од нормалне расподеле; ² F- ANOVA F тест (Фишеров коефицијент), H - Kruskal-Wallis H тест; ³ p : нивои статистичке значајности теста (* p < 0,05 - значајни; ** p < 0,01 – високо значајни; *** p < 0,001 – изузетно високо значајни; н.з.: нема значајности).

5.6.2. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) морфолошких карактеристика региона розете

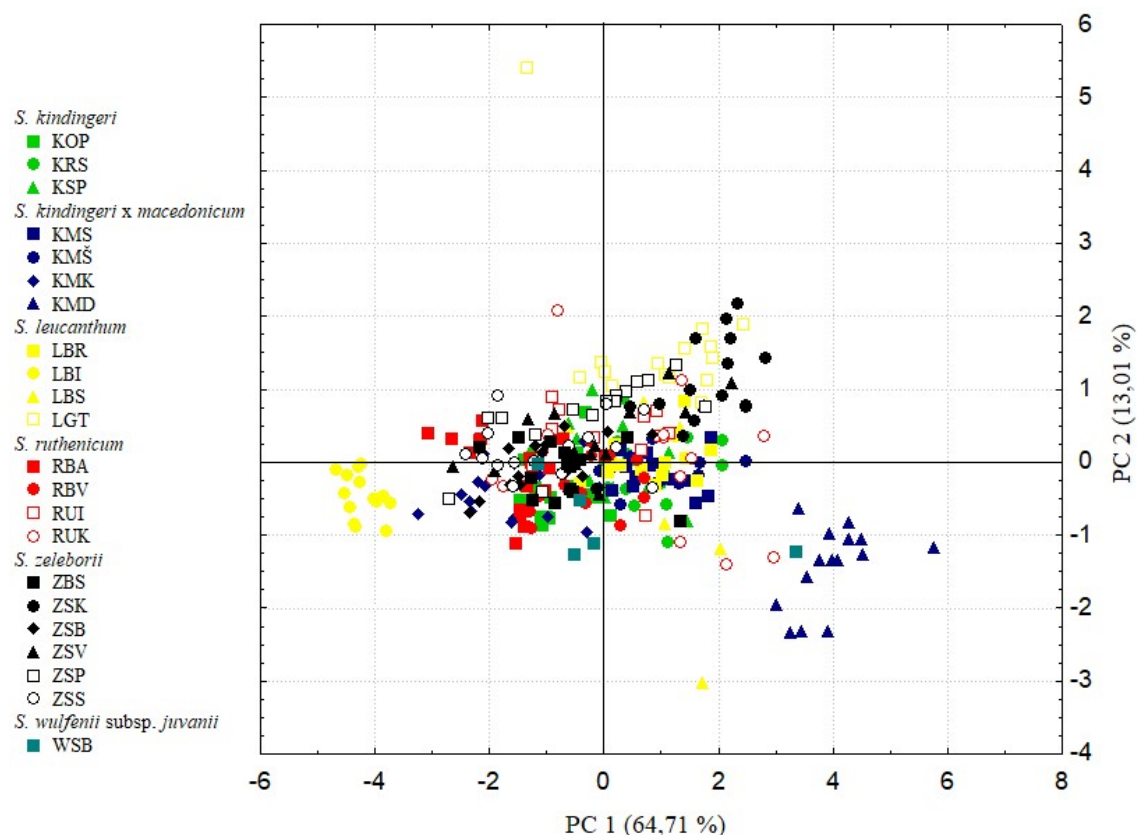
Анализа главних компоненти (PCA), која је обухватиле све популације анализираних таксона *S. ruthenicum* комплекса, као и *outgroup* популацију *S. wulfenii* subsp. *juvanii*, истакла је да прве две PC осе описују 77,72 % укупне варијабилности узорка, од чега прва главна компонента (PC1) описује 64,71 % а друга (PC2) 13,01 %. Ширина листа (ШЛР) је у највећој мери била повезана са варијабилношћу прве осе, док се ниједна карактеристика није показала значајном за описивање варијабилности корелисаном са другом осом (табела 5-18). На PC дијаграму (слика 5-23) уочљиво је груписање скоро свих анализираних популацију што указује на изражене исте обрасце варијабилности карактеристика розете између популација различитих таксона. Међутим, на нивоу конкретних таксона уочено је издвајање популације *S. leucanthum* са Источне Старе планине (LBI) у негативном делу PC1 осе од осталих популација овог таксона, које

показују тенденцију груписања у позитивном делу исте осе. Исто, популација *S. kindingeri* x *macedonicum* са локалитета Дурлов поток на Шар планини (KMD) се јасно издваја у позитивном делу PC1 осе у односу на остале популације овог таксона које су позициониране интермедијарно у ординационом простору (слика 5-23). Претходно наведене популације издвојиле су се и по другој оси позиционирајући се у њеном негативном делу. Такође, уочена је тенденција одвајања дела *S. ruthenicum* популација. Наиме, већина индивидуа популација балканског распрострањења (RBA, RBV) била је позиционирана у негативном делу PC1 осе док је већи број индивидуа популација из Украјине (RUI, RUK) било груписано у позитивном делу осе.

Различити образац и степен варијабилности уочен код изоловане *S. leucanthum* популације може се повезати са географском дистрибуцијом и карактеристикама станишта. Наиме, ова популација, одликујући се знатно већим розетама и листовима, настањује станишта на нижој надморској висини у односу на остале анализиране популације. Слична запажања изнели су Dimitrijević и сар. (2011) који су указали на тренд смањења величине розете и листова розете са повећањем надморске висине код таксона *J. heuffelii*. У том смислу, издвојена популација се може сматрати морфотипом, или пре екотипом, обзиром да између популација високопланинског распрострањења нису утврђене велике разлике. Слично се може закључити и у погледу благог раздвајања балканских и украјинских популација таксона *S. ruthenicum*, иако би у овом случају већи утицај имала широка географска дистрибуција самог таксона него надморска висина, обзиром да се његове популације генерално могу наћи само у низијским деловима. Међутим, разлика између популација хибридогеног таксона *S. kindingeri* x *macedonicum* се пре може повезати са веома израженим варирањем морфолошких карактеристика региона розете у зони хибридизације.

Табела 5-18. Вредности оптерећења фактора корелације (PCA) и стандардизованих коефицијената (CDA) морфолошких карактеристика региона розете популација и таксона *S. ruthenicum* комплекса. Значајне вредности су болдиране.

Карактеристика	Акр.	PCA на нивоу популација		CDA на нивоу таксона			
		PC1	PC2	без хибридогеног и <i>outgroup</i> -е		са хибридогеним и <i>outgroup</i> -ом	
				CA1	CA2	CA1	CA2
Дијаметар розете	ДР	-0,761	-0,461	0,010	-1,162	0,090	-0,150
Дужина доњег дела листа розете	ДДР	-0,807	-0,130	1,492	0,521	-1,577	0,119
Дужина горњег дела листа розете	ГДР	-0,801	-0,236	-1,227	0,473	1,067	0,874
Ширина листа розете	ШЛР	-0,873	0,249	0,003	0,380	0,215	-0,735
Дебљина листа розете	ДБЛР	-0,775	0,551	-0,311	-0,705	0,349	-0,724
Eigen-вредности		3,235	0,650	1,003	0,222	0,919	0,480
% варијансе/кумулативне дискриминације		64,71	13,01	71,80	15,90	57,52	30,06



Слика 5-23. Позиције популација *S. ruthenicum* комплекса у простору описаном првом и другом осом анализе главних компоненти (PCA) на нивоу морфолошких карактеристика региона розете. Акроними популација корелисани су са истим у **табели 4-1**.

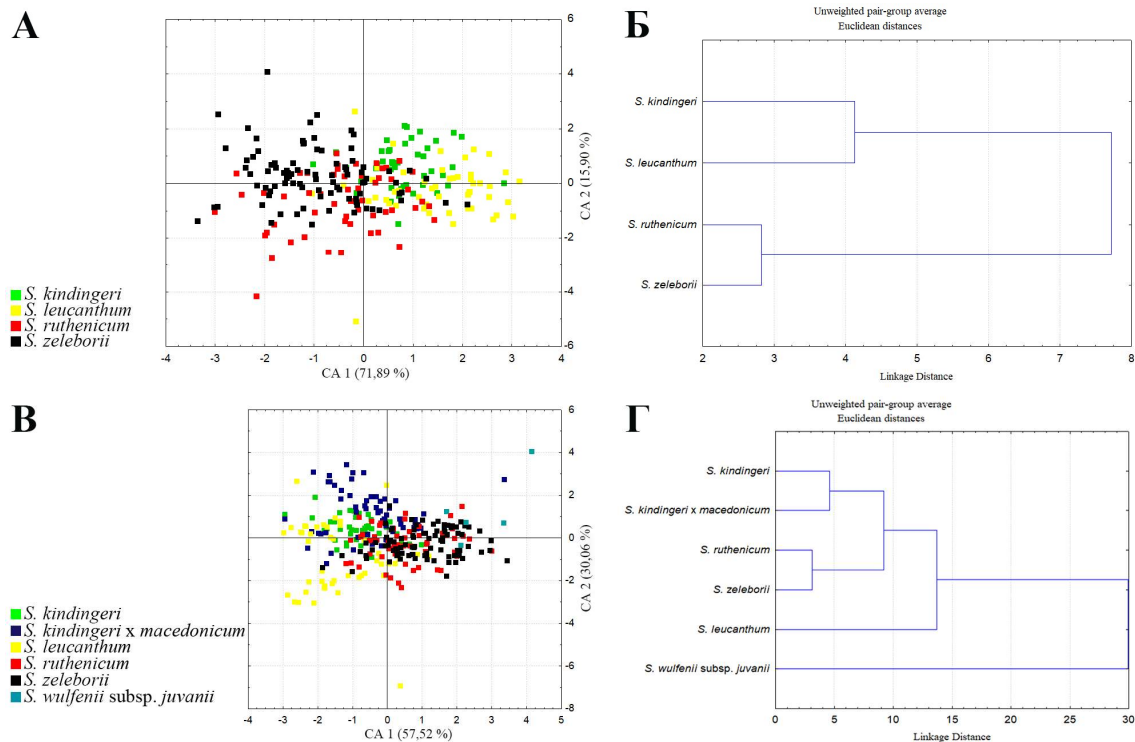
Канонијска дискриминантна анализа (CDA), на нивоу *a priori* дефинисаних таксона, описала је 87,80 % укупне дискриминације. Прва канонијска оса (CA1) условила је 71,80 % дискриминације чему је највећи допринос дала дужина доњег дела

листа розете (ДДР) док је друга оса, најзначајније условљена дијаметром розете (ДР), описала 15,90 % дискриминације (табела 5-18). На добијеном дијаграму, уочљиво је формирање две групе у односу на прву осу (CA1): *S. leucanthum* и *S. kindingeri* формирају групу у позитивном док *S. ruthenicum* и *S. zeleborii* чине другу групу позиционирану у негативном делу осе са одређеним бројем индивидуа које се преклапају са индивидуама прве групе. У односу на другу осу (CA2) приметна је умерена диференцијација *S. kindingeri* и *S. ruthenicum* у позитивном, тј. *S. leucanthum* и *S. zeleborii* у негативном делу осе (слика 5-24А).

На основу савремених таксономских концепта, *S. ruthenicum* и *S. zeleborii*, као и *S. leucanthum* и *S. kindingeri*, често се сматрају синонимима на бази недовољно изражених морфолошких разлика (Hagemann, 1986; Jalas et al., 1999; 't Hart, 2002, 't Hart et al., 2003; WFO, 2024). Резултати свакако истичу сличности између истих таксона али истовремено указују и на високи степен диференцијације, упућујући на веће разлике у морфолошким карактеристикама региона розете у односу на постојећа мишљења. Овоме иду у прилог и тврдње Parnell и Favarger (1990) који истичу да се *S. ruthenicum* разликује по већим розетама и листовима у поређењу са *S. zeleborii*, што је потврђено и дескриптивном анализом.

АНС је класификовала таксоне на исти начин као и CDA, тј. на приказаном фенограму може се видети да *S. leucanthum* и *S. kindingeri* формирају један, а *S. ruthenicum* и *S. zeleborii* други кластер, при чему је дистанца између последња два таксона мања што уједно упућује на њихову већу сличност (слика 5-24Б).

CDA која је укључила хибридогени таксон и *S. wulfenii* subsp. *juvanii* објаснила је, на бази прве две осе, 87,60 % дискриминације (CA1 57,52 %; CA2 30,06 %). На дискриминацију по првој оси (CA1) највише је утицала дужина доњег дела листа (ДДР) док је дужина горњег дела (ГДР) била најзначајнија за дискриминацију по другој оси (табела 5-18). Већина индивидуа хибридогеног таксона издвојила се у негативним деловима CA1 и CA2 осе, показујући при том већу сличност са паренталним таксоном. Са друге стране, *S. wulfenii* subsp. *juvanii* био је позициониран у позитивном делу CA1 осе (слика 5-24В). Дискриминација преосталих таксона пратила је већ утврђене обрасце у претходној анализи.



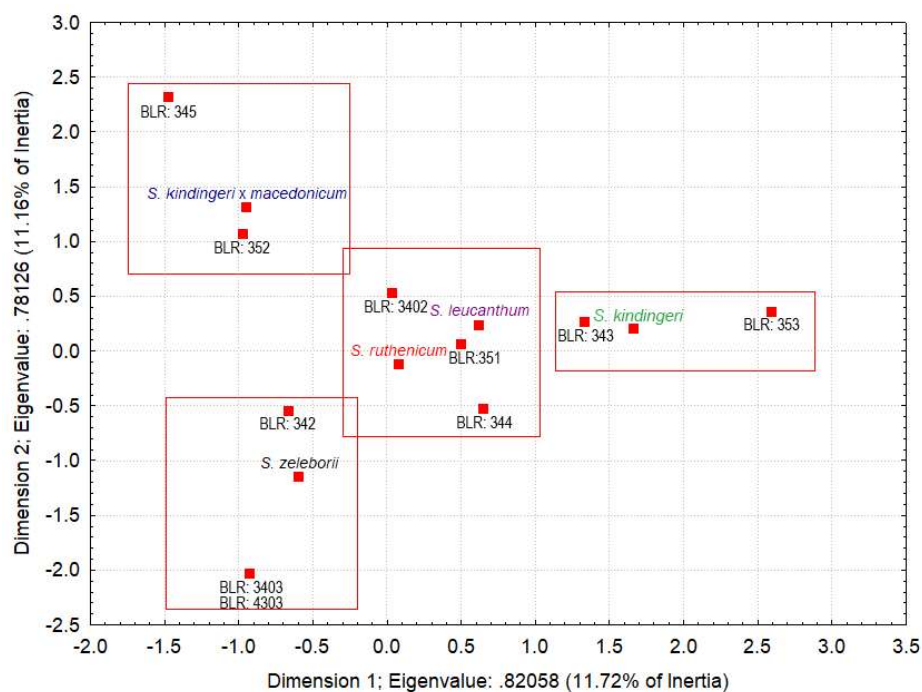
Слика 5-24. Мултиваријационе статистичке анализе на нивоу морфолошких карактеристика региона розете таксона *S. ruthenicum* комплекса: канонијска дискриминантна анализа (CDA; **A** – без хибридогеног и *outgroup* таксона; **C** – са хибридогеним и *outgroup* таксоном) и агломеративна хијерархијска кластер анализа (АНС; **B** – без хибридогеног и *outgroup* таксона; **D** – са хибридогеним и *outgroup* таксоном).

Изражена сличност у морфолошким карактеристикама розете између хибридогеног и паренталног таксона може указати на обрасце наслеђивања који условљавају фенотип вегетативних биљних органа. Међутим, на датом графику (**слика 5-24C**) уочљиво је издвајање једног дела индивидуа у односу на индивидуе паренталног таксона што поново, као и у PCA, може указати на већу блискост ових индивидуа са индивидуама другог паренталног таксона.

Генерисани АНС фенограм указао је на мало другачије односе између анализираних таксона. Једина девијација у односу на CDA огледа се у одвајању *S. kindingeri* и *S. leucanthum*, који се овде издвојио као засебна линија. Као што је и очекивано, *S. kindingeri x macedonicum* био је најсличнији паренталном таксону. Исто тако, *S. wulfenii subsp. juvanii* издвојио се као таксон који се у највећој мери разликује од осталих таксона, што је и очекивано обзиром да у таксономском смислу није повезан са анализираним комплексом (**слика 5-24D**).

5.6.3. Анализа квалитативних карактеристика (МСА) региона розете

У односу на оптерећења стања карактеристике боје листова (БЛР) таксони комплекса *S. ruthenicum* диференцирали су се у неколико група, при чему је свака била одређена специфичним стањима која се нису јављала у другим групама. У том смислу *S. kindingeri* x *macedonicum*, чија је позиција одређена бојама листова 345 и 352, показао је високи степен дискриминацију у односу на *S. kindingeri* који се може описати нешто тамнијом бојом листова (343, 353). Са друге стране, *S. leucanthum* и *S. ruthenicum*, градећи једну групу, одликовали су се прелазном бојом листова у односу на претходна два таксона (3402, 351, 344) док је *S. zeleborii* био описан највећим бројем различитих стања боје листова розете (342, 3403, 4303) и као такав показао значајна степен диференцијације у односу на претходне таксоне (слика 5-25). Приказана диференцијација таксона у знатној мери одступа у односу на диференцијацију на основу квантитативних карактеристика розете и указује на значај боје листова розете у описивању варијабилности и раздвајању датих таксона.



Слика 5-25. Позиције стања квалитативних карактеристика региона розете и таксона *S. ruthenicum* комплекса у простору описаном I и II кореспондентном осом (кодови стања боја листова дати су у прилогу 1-2).

5.6.4. Варијабилност морфолошких карактеристика региона стабла

На нивоу морфолошких карактеристика стабла, резултати дескриптивне статистике издвојили су *S. leucanthum* као таксон са највишим средњим вредностима висине биљке (ВБ, 24,1 cm) а *S. kindingeri* по најнижим вредностима исте карактеристике (17,8 cm). Дијаметар стабљике (ДС) био је највећи код *S. ruthenicum* а најмањи код *S. leucanthum* (ДС, 6,5 mm и 5,0 mm, респ.). У односу на највише вредности карактеристика које описују доње листове стабла издвојио се *S. ruthenicum* (ДДЛ, 38,9 mm; ШДЛ, 10,1 mm; ДбДЛ, 4,0 mm). Супротно, *S. kindingeri* издвојио се по најкраћим и најужим доњим листовима (ДДЛ, 30,5 mm; ШДЛ, 8,6 mm) а *S. leucanthum* по доњим листовима најмање дебљине (ДбДЛ, 3,0 mm). На нивоу средњих листова стабала, *S. ruthenicum* се поново издвојио као таксон са највишом дужином, ширином и дебљином истих (ДСЛ, 32,2 mm; ШСЛ, 8,9 mm; ДбСЛ, 3,3 mm) а исто је уочено и на нивоу горњих листова стабла (ДГЛ, 25,0 mm; ШГЛ, 6,8 mm; ДбГЛ, 2,2 mm). Супротно претходном, *S. kindingeri* је имао најкраће средње и горње листове (25,3 и 19,3 mm, респ.), ширина средњег листа била је најмања код *S. leucanthum* индивида (7,9 mm) а *S. zeleborii* се може описати најнижим вредностима дебљине средњих и дужине и дебљине горњих листова (2,7 mm, 5,3 mm и 1,5 mm, респ.) (прилог 2-12).

Већина претходно наведених карактеристика је по први пут анализирана у овој студији. У релевантној ботаничкој литератури могу се наћи информације о висини стабла и дужини листова. Обзиром да подела на доње, средње и горње листове није дата у литератури, претпоставља се да је њихова дужина сагледавана на нивоу целог стабла. Тако, добијене вредности висине биљке и дужине листова за *S. ruthenicum* биле су веће од вредности које су у својим описима дали Hagemann (1986) и 't Hart (2002). Такође, висина за *S. zeleborii* добијена у овој студији била је у опсегу вредности које је представио Velev (1970) док се *S. leucanthum* одликовао знатно вишом вредношћу висине од оне коју је навео Hagemann (1986). Просечна висина у оквиру *S. kindingeri* индивида била је компаративно мања у односу на литературне наводе (Hagemann, 1986; Micevski, 1998). У опису овог таксона који је дао Micevski (1998), поред вредности дужине и ширине средњих листова наводе се и дужина и ширина горњих листова, па су тако добијене вредности углавном биле ниже, осим у случају дужина горњих листова која се налази у оквиру литературних вредности.

Анализиране карактеристике одликују ниске до умерене вредности стандардне девијације, при чему се дебљине листова (ДбДЛ, ДбСЛ, ДбГЛ) описују најнижим а

дужине листова (ДДЛ, ДСЛ, ДГЛ) највишим вредностима овог статистичког параметра (**прилог 2-12**). Вредности коефицијента варијације већине карактеристика налазиле су се у опсегу између 10 и 50 %, што упућује на њихову умерену варијабилност. Изузетак су дужина интернодуса у доњем делу стабла код *S. kindingeri* и *S. kindingeri* x *macedonicum* (ДиД, CV=50, 5 % и 50,6 %, респ.) и висина биљке код *S. leucanthum* (ВБ, CV= 53,8 %) које су биле високо варијабилне (**прилог 2-12**).

Од 13 анализираних карактеристика за три (ДиД, ШГЛ, ДБГЛ) није утврђена нормална расподела (**табела 5-19**). Значајне статистичке разлике у средњим вредностима утврђене су за све карактеристике Крускал-Валис и ANOVA тестовима (**табела 5-19**). Дебљина горњег листа најбоље описује разлике између анализираних таксона (ДБГЛ, $N_{6,169}=46,55$) за разлику од дужине горњег листа (ДГЛ, $F_{6,162}=6,40$) која се може сматрати најмање поузданом за објашњавање разлика између таксона.

Табела 5-19. Резултати Колмогоров-Смирнов, ANOVA и Крускал-Валис теста морфолошких карактеристика региона стабла таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/Крускал-Валис	
		p^1	F/H ²	p^3
Висина биљке	ВБ	< 0,15	11,07	***
Дијаметар стабла у централном делу	ДС	> 0,20	12,65	***
Дужина интернодуса у доњем делу стабла	ДиД	< 0,01	14,85	**
Дужина интернодуса у горњем делу стабла	ДиГ	> 0,20	7,25	***
Дужина доњег листа стабла	ДДЛ	> 0,20	6,85	***
Ширина доњег листа стабла	ШДЛ	> 0,20	24,09	***
Дебљина доњег листа стабла	ДБДЛ	> 0,20	22,30	***
Дужина средњег листа стабла	ДСЛ	> 0,20	7,39	***
Ширина средњег листа стабла	ШСЛ	< 0,10	14,38	***
Дебљина средњег листа стабла	ДБСЛ	< 0,15	10,19	***
Дужина горњег листа стабла	ДГЛ	> 0,20	6,40	***
Ширина горњег листа стабла	ШГЛ	< 0,05	31,87	***
Дебљина горњег листа стабла	ДБГЛ	< 0,05	46,55	***

¹ p : статистичка значајност нормалности дистрибуције дате карактеристике, карактеристике са вредностима < 0,05 (болдирано) одступају од нормалне расподеле; ² F- ANOVA F тест (Фишеров коефицијент), H - Kruskal-Wallis H тест; ³ p : нивои статистичке значајности теста (* p < 0,05 – значајни, ** p < 0,01 – високо значајни, *** p < 0,001 – изузетно високо значајни, н.з. - нема значајности).

Анализирани таксони међусобно су се, према резултатима *post-hoc* тестова, разликовали на основу свих морфолошких карактеристика региона стабла (**прилог 3-10**). Дебљина средњих листова (ДБСЛ) допринела је разликама између највећег, а дужина интернодуса у доњем делу стабла (ДиД) је учествовала у разликама најмањег, броја

парова. *Sempervivum kindingeri* x *macedonicum* се од сродних таксона разликовао на бази највећег броја карактеристика, док је супротно утврђено за *S. kindingeri*. Исто тако, *S. kindingeri* x *macedonicum* и *S. kindingeri* међусобно су се разликовали на основу 7 анализираних карактеристика (ВБ, ШДЛ, ДБДЛ, ШСЛ, ДБСЛ, ШГЛ, ДБГЛ).

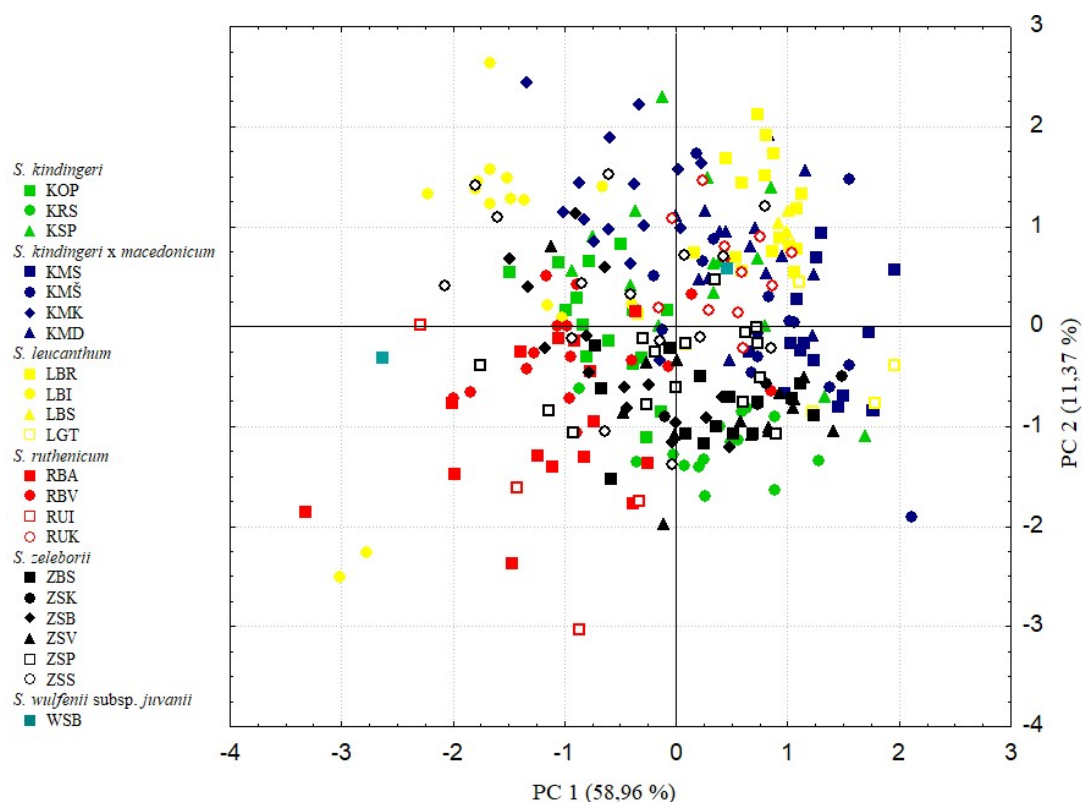
5.6.5. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) морфолошких карактеристика региона стабла

PCA анализа спроведена на нивоу свих морфолошких квантитативних карактеристика региона стабла истакла је високу интер- и интрапопулациону варијабилност. Прве две PC осе биле су одговорне за 70,33 % варијабилности узорка, од чега је PC1 описала 59,96 % а PC2 11,37 % исте. Ширина средњег листа (ШСЛ) најзначајније је условила раздвајање корелисано са првом осом, међутим, ниједна карактеристика није статистички значајно утицала на варијабилност друге осе (табела 5-20). На PCA дијаграму (слика 5-26) индивидуе анализираних популација формирају хетерогену групу, са слабо уочљивим обрасцима раздвајања конкретних популација/таксона. Међутим, може се рећи да постоји тенденција одвајања већине анализираних *S. ruthenicum* популација у негативном, односно *S. leucanthum* и *S. kindingeri* x *macedonicum* популација у позитивном, делу PC1 осе. У односу на другу осу (PC2) уочљива је тенденција одвајања *S. zeleborii* популација у негативном тј. *S. leucanthum* популација у позитивном делу ове осе. Као и у случају морфолошких карактеристика розете, приметно је веће раздвајање појединачних *S. leucanthum* популација па је тако у негативном делу PC1, тј. позитивном делу PC2, осе уочено издвајање популације са Источне Старе планине (LBI) као и популације *S. kindingeri* x *macedonicum* са Дурловог потока (KMD). Са друге стране, једна од украјинских *S. ruthenicum* популација (RUK) јасно се одвојила у позитивним деловима PC1 и PC2 осе у односу на остале популације овог таксона (слика 5-26).

Варијабилност морфолошких карактеристика стабла била је компаративно већа у односу на варијабилност морфолошких карактеристика розете. Издвајање истих популација у овој и претходној PCA анализи (слике 5-23 и 5-26) поново указује на постојање различитих екотипова, морфотипова и опсежно варирање карактеристика у оквиру једног таксона.

Табела 5-20. Вредности оптерећења фактора корелације (PCA) и стандардизованих коефицијената (CDA) морфолошких карактеристика региона стабла популација и таксона *S. ruthenicum* комплекса. Значајне вредности су болдиране.

Карактеристика	Акр.	PCA на нивоу популација		CDA на нивоу таксона			
				без хибридогеног и <i>outgroup</i> -е		са хибридогеним и <i>outgroup</i> -ом	
		PC1	PC2	CA1	CA2	CA1	CA2
Висина биљке	ВБ	-0,374	0,691	-	-	-	-
Дијаметар стабла у централном делу	ДС	-0,843	-0,178	0,783	1,204	0,538	0,555
Дужина интернодуса у доњем делу стабла	ДиД	-0,282	0,670	-	-	-	-
Дужина интернодуса у горњем делу стабла	ДиГ	-0,430	0,586	-	-	-	-
Дужина доњег листа стабла	ДДЛ	-0,847	0,069	-0,483	-0,473	-1,204	0,194
Ширина доњег листа стабла	ШДЛ	-0,883	-0,146	0,274	0,453	1,202	-0,377
Дебљина доњег листа стабла	ДбДЛ	-0,825	-0,248	-0,577	0,647	0,204	-1,118
Дужина средњег листа стабла	ДСЛ	-0,883	0,104	0,272	-1,240	0,194	0,060
Ширина средњег листа стабла	ШСЛ	-0,927	-0,082	0,273	0,317	0,090	0,212
Дебљина средњег листа стабла	ДбСЛ	-0,809	-0,190	0,180	-0,710	-0,133	0,464
Дужина горњег листа стабла	ДГЛ	-0,885	0,017	0,056	0,203	0,360	0,022
Ширина горњег листа стабла	ШГЛ	-0,872	-0,022	-0,080	-0,574	-0,331	-0,099
Дебљина горњег листа стабла	ДбГЛ	-0,732	-0,181	-1,128	0,383	-0,795	-0,640
Eigen-вредности		7,664	1,478	0,614	0,399	0,724	0,436
% варијансе/кумулативне дискриминације		58,96	11,37	49,93	32,42	43,86	26,40



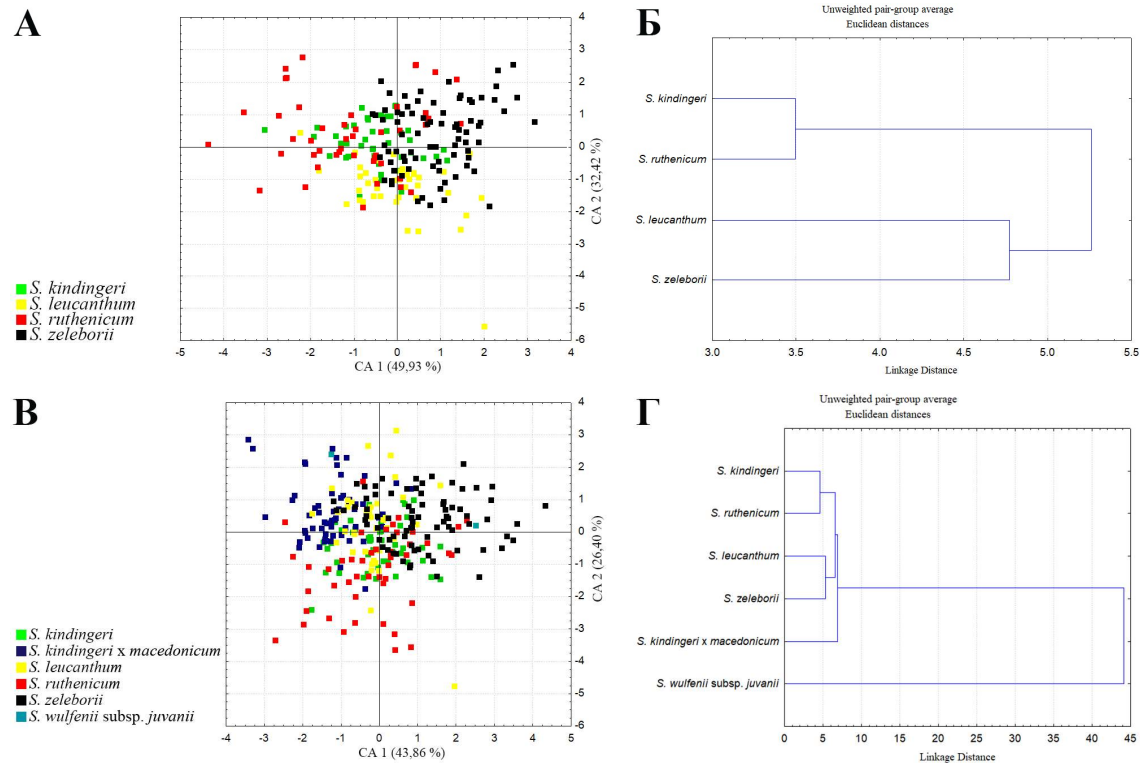
Слика 5-26. Позиције популација *S. ruthenicum* комплекса у простору описаном првом и другом осом анализе главних компоненти (PCA) на нивоу морфолошких карактеристика региона стабла. Акроними популација корелисани су са истим у **табели 4-1**.

Укључујући само таксоне *S. ruthenicum* комплекса (без хибридогеног и *outgroup* таксона), прве две канонијске осе CDA анализе биле су корелисане са 83,35 % дискриминације (CA1 49,93 %; CA2 32,42 %). На дискриминацију по првој оси (CA1) највише је утицала дебљина горњег листа (ДБГЛ), док је дискриминацији друге осе (CA2) значајно допринела дужина средњег листа (ДСЛ) (**табела 5-20**). Добијени дијаграм указао је на не тако јасну диференцијацију таксона. Наиме, иако се у односу на CA1 осу може уочити тенденција раздвајања *S. ruthenicum* у негативном а *S. zeleborii* у позитивном делу, степен њиховог преклапања је ипак значајан. Са друге стране, јасне дискриминације у односу на CA2 осу скоро и да није било, осим делимичног издвајања дела *S. leucanthum* индивидуа у њеном негативном делу (**слика 5-27А**).

АНС је, као сличније, класификовала *S. kindingeri* и *S. ruthenicum* у један кластер док су *S. leucanthum* и *S. zeleborii* били део другог кластера. Такође, у односу на добијене дистанце између таксона, већа сличност утврђена је између *S. kindingeri* и *S. ruthenicum* у односу на *S. leucanthum* и *S. zeleborii* (**слика 5-27Б**).

Представљене анализе указале су на другачије обрасце груписања таксона у односу на резултате добијене на нивоу морфолошких карактеристика розете. Добијени резултати иду у прилог запажањима које су изнели Muirhead (1969), Parnell и Favarger (1990) и Micevski (1998) који сматрају да су *S. ruthenicum* и *S. zeleborii*, односно *S. leucanthum* и *S. kindingeri*, таксони који се требају сматрати као добро дефинисане, раздвојене, врсте.

CDA на нивоу целокупног узорка описала је 70,26 % дискриминације (CA1 43,86 %; CA2 26,40 %). Хибридогени таксон, *S. kindingeri* x *macedonicum*, издвојио се у негативном делу CA1 осе, при чему је преклапање са паренталним таксоном било минимално (**слика 5-27В**). Оваквој дискриминацији је највише допринела дужина доњег листа (ДДЛ) (**табела 5-20**). *Outgroup* таксон, *S. wulfenii* subsp. *juvanii*, био је позициониран у позитивном делу CA2 осе, док је дискриминација по CA1 оси изостала (**слика 5-27В**). Дебљина доњих листова (ДБДЛ) била је најзначајније корелисана са дискриминацијом по другој оси (**табела 5-20**). Дискриминација осталих таксона била је испољена на исти начин као и у претходној анализи, али је степен њиховог преклапања био знатно виши (**слика 5-27А**).



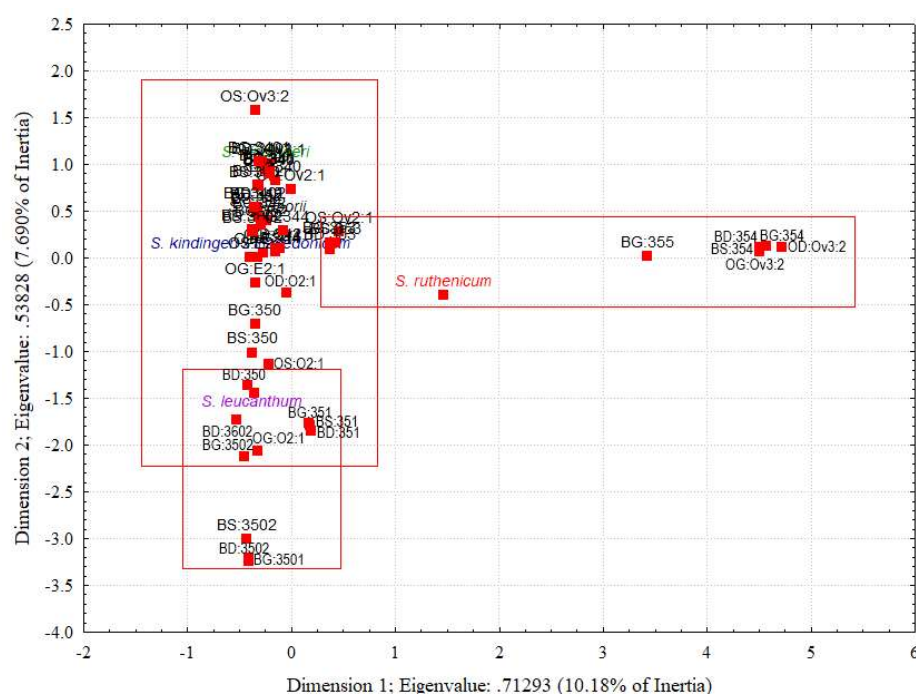
Слика 5-27. Мултиваријационе статистичке анализе на нивоу морфолошких карактеристика региона стабла таксона *S. ruthenicum* комплекса: канонијска дискриминантна анализа (CDA; **A** – без хибридогеног и *outgroup* таксона; **B** – са хибридогеним и *outgroup* таксоном) и агломеративна хијерархијска кластер анализа (АНС; **Б** – без хибридогеног и *outgroup* таксона; **Г** – са хибридогеним и *outgroup* таксоном).

АНС је поново подржала издвајање *S. wulfenii* subsp. *jovanii* као засебне линије, односно таксона, а слично је демонстрирала и за *S. kindingeri* x *macedonicum* (слика 5-27Г). У овом случају, разлике између *S. kindingeri* x *macedonicum* и *S. kindingeri* су биле значајне, тако да је хибридогени таксон био издвојен као друга засебна линија. Остали таксони били су груписани на исти начин као у претходном случају (слика 5-27Б). Другачији однос између хибридогеног и паренталног таксона у односу на резултате на бази морфолошких карактеристика розете упућују на изражене различите обрасце варирања и наслеђивања особина различитих региона хибридогеног таксона.

5.6.6. Анализа квалитативних карактеристика (МСА) региона стабла

Разлике у стањима облика доњих, средњих и горњих листова стабла (ОД, ОС, ОГ) и њихових боја (БД, БС, БГ, респ.) условиле су формирање две групе таксона у простору описаном првом и другом кореспондентном осом (слика 5-28). Тачније, *S. ruthenicum* је

био одвојен од осталих таксона у односу на прву осу, чију су позицију углавном диктирала оптерећења стања боја (355, 354), односно тамнији листови стабла као и јајасти облик истих (Ов3:2). Остали таксони могу се описати већим бројем стања боја и углавном светлије зеленим листовима али и већим бројем облика листова са доминацијом објајастих (О2:1) или елипсоидних листова (Е3:1). У овој групи могуће је уочити и делимичну дискриминацију *S. leucanthum* асоцирану са специфичним стањима боја листова (3501, 3502). Потврђено одвајање таксона који се према савременим концептима сматрају синонимима указује на таксономски значај квалитативних карактеристика региона стабла.



Слика 5-28. Позиције стања квалитативних карактеристика региона стабла и таксона *S. ruthenicum* комплекса у простору описаном I и II кореспондентном осом (кодови стања боја листова дати су у прилогу 1-2 и 1-3).

5.6.7. Варијабилност морфолошких карактеристика региона цвасти и цвелоа

На нивоу морфолошких квантитативних карактеристика цвасти (прилог 2-13), *S. leucanthum* и *S. ruthenicum* одликовали су се најдужим и најширим цвастима (ДГЦ, 55,3 mm; ШГЦ, 68,0 mm, респ.) док се *S. zeleborii* одликовао најнижим вредностима наведених карактеристика (31,9 mm и 56,3 mm). У односу на величину брактеја,

најдужим и најширим брактејама одликовао се *S. kindingeri* (ДБ, 7,8 mm; ШБ, 1,5 mm) а *S. zelebori* најкраћим и најужим (6,3 mm и 1,2 mm). Угао грањања цвасти у фази цвета (УГЦ) био је већи од угла грањања у фази плодоношења (УГП). Највећим бројем цветова у цвасти одликовао се *S. ruthenicum* (БЦЦ, 51) а најмањим *S. kindingeri* (36).

Дијаметар централних и средњих цветова био је највећи код *S. zeleborii* (ДЦЦ, 24,7 mm; ДЦС, 23,1 mm) а маргиналних код *S. kindingeri* (ДЦМ, 20,1 mm). Супротно, *S. ruthenicum* се издвојио по најнижим вредностима дијаметра централних (23,6 mm) а *S. kindingeri* и *S. leucanthum* по најнижим вредностима дијаметра средњих и маргиналних цветова (21,7 mm, 19,3 mm, респ.). Број сегмената чашице и крунице (14), као и број прашника (28) и карпела (14), у оквиру централних, средњих и маргиналних цветова, био је једнак код свих таксона. Одступање од овог правила примећено је само у погледу броја сегмената чашице и крунице централних цветова код *S. leucanthum*, којих је било мање у односу на друге таксоне (БСЧЦ, БСКЦ, 12). Дужина чашичних и круничних листића централних, средњих и маргиналних цветова, била је највећа код *S. zeleborii* (ДЧЦ, 4,5 mm, ДЧС, 4,0 mm, ДЧМ, 3,2 mm; ДКЛЦ, 10,8 mm, ДКЛС, 10,4 mm, ДКЛМ, 9,2 mm) док су се најнижим вредностима одликовали *S. ruthenicum* (ДЧЦ, 4,2 mm, ДЧС, 3,6 mm, ДЧМ, 2,6 mm), односно *S. leucanthum* (ДКЛЦ, 10,0 mm, ДКЛМ, 8,6 mm) и *S. kindingeri* (ДКЛС, 9,5 mm). Највеће ширине чашичних и круничних листића углавном су биле забележене код *S. leucanthum* индивидуа, док се *S. ruthenicum* поново издвојио по најнижим вредностима наведених карактеристика (ШЧЦ, 1,7 mm, ШЧС, 1,4 mm, ШЧМ, 1,1 mm; ШКЛЦ, 2,1 mm, ШКЛС, 1,9 mm, ШКЛМ, 1,6 mm) (**прилог 2-13**). Сличан тренд уочен је и на нивоу дужина краћих и дужих филамената прашника где се поново *S. zeleborii* издвојио по највишим вредностима (ДКФЦ, 5,1 mm, ДДФЦ, 5,8 mm; ДКФС, 5,0 mm, ДДФС, 5,8 mm; ДКФМ, 4,6 mm, ДДФМ, 5,3 mm) док се *S. leucanthum* издвојио по најнижим вредностима ових карактеристика (**прилог 2-13**). Супротно, *S. leucanthum* се издвојио по највишим вредностима дужине (ДКЦ, ДКС 5,8 mm; ДКМ, 5,1 mm) а *S. zeleborii* ширине карпела (ШКЦ, 2,2 mm; ШКС, 2,1 mm; ШКМ, 1,8 mm) док је *S. ruthenicum* углавном био окарактерисан најнижим вредностима датих карактеристика.

Број нектарија централних, средњих и маргиналних цветова био је углавном једнак код свих таксона (БНЦ, БНС, 13; БНМ, 12). У погледу највиших вредности висине нектарија, на нивоу централних и маргиналних цветова издвојио се *S. kindingeri* (ВНЦ, ВНМ, 0,4 mm) док су нектарије средњих цветова биле највише код *S. leucanthum* (ВНС, 0,3 mm). У односу на најниже вредности датог параметра није се могао издвојити ни

један таксон, обзиром да су нектарије биле углавном једнаке висине код свих таксона. Дужина нектарија централних цветова (ДНЦ) била је једнака код свих таксона док се *S. zeleborii* могао описати незнатно дужим нектаријама средњих и маргиналних цветова (ДНС, 0,7 mm; ДНМ, 0,6 mm) у поређењу са осталим таксонима.

Вредности анализираних карактеристика код *S. kindingeri* x *macedonicum* су се углавном знатно разликовале у односу на парентални таксон. Док је број сегмената чашице и крунице, прашника, карпела и нектарија, централних, средњих и маргиналних цветова углавном био једнак, дужине чашичних листића, ширина круничних листића и карпела, као и висина и дужина нектарија биле су ниже а дужине круничних листића, филамената краћих и дужих прашника више код хибридогеног у односу на парентални таксон (прилог 2-13).

Као и у случају претходног комплекса, примећене су изомерне промене меризма цветова на индивидуалном нивоу, односно, број сегмената свих циклуса смањивао од централних ка маргиналним цветовима у цвасти. Тако, анализирани таксони комплекса *S. ruthenicum* карактеришу се 14(12)-мерним централним цветовима са 26-27 прашника, док су средњи и маргинални цветови 12-13-мерни са 23-25 прашника.

Добијене средње вредности дужине брактеја, дијаметра цвета, броја сегмента одређених циклуса цвета, као и дужина и ширина одређених делова цвета у великој мери одступају од вредности наведених у идентификационим кључевима. Тако, вредности броја цветова у цвасти, дужине брактеја, дужине и ширине чашичних и круничних листића и дужине прашника добијене у овој студији за *S. kindingeri* су у просеку мање од вредности истих карактеристика које наводе Hagemann (1986) и Micevski (1998). Исто се може рећи и за *S. leucanthum*, односно добијене вредности су у просеку мање од датих у литератури (Velev, 1970; 't Hart, 2002). Са друге стране, добијена дужина брактеја и ширина круничних листића код *S. ruthenicum* била је већа, а дужине чашичних и круничних листића и дужина прашника ниже у односу на вредности дате у кључевима за идентификацију ('t Hart, 2002). У случају таксона *S. zeleborii*, дијаметар цвета, дужина и ширина круничних листића и нектарија биле су веће од вредности које наводе Velev (1970) и Parnell и Favarger (1990). Осим што је примећено значајно одступање између вредности у овој студији и литературним изворима, уочено је да су можда и највећа одступања видљива на нивоу дужине прашника, обзиром да се у литератури наводи дужина од 7 mm што је за 1-1,5 mm више од добијених вредности. Такође, занимљиво је осврнути се на наводе Parnella и Favagera (1990) који истичу да се *S. ruthenicum* може

разликовати од *S. zeleborii* по већим нектаријама. Међутим, у овој студији утврђено је супротно, односно нектарије ова два таксона су или биле једнаке висине и дужине, или су нектарије *S. zeleborii* биле веће од нектарија *S. ruthenicum* индивидуа. Оваква одступања од литературних навода може се повезати са природном пластичношћу анализираних таксона и процесом аклимације. Свакако, овакве разлике истичу неопходност ревизије идентификационих кључева и конструисање детаљнијих описа ових таксона.

Вредности стандардне девијације су биле највише на нивоу дужине и ширине главне цвасти (ДГЦ, ШГЦ), броја цветова у цвасти (БЦЦ) и угла грањања цвасти у фази цветања (УГЦ). Док су се карактеристике које се односе на бројност чланова свих циклуса цветова издвојиле по умереним, дужине и ширине делова цветова издвојиле су се по ниским вредностима овог статистичког параметра (**прилог 2-13**). Коефицијент варијације издвојио је седам карактеристика као високо варијабилне у оквиру свих анализираних таксона (ДГЦ, ДБЦ, БЦЦ, ДДЦ, ДДС, ДДМ, ШБ). Чак 23 анализираних карактеристика, углавном оних које се односе на број чланова различитих циклуса цвета, било је ниско варијабилно док се број бочних грана цвасти (ББЦ) издвојио као карактеристика са потпуним одсуством варијабилности ($CV=0,0\%$; *S. ruthenicum*, *S. leucanthum*, *S. kindingeri*) (**прилог 2-13**).

Колмогоров-Смирнов теста није потврдио нормалну расподелу за 27 од 64 карактеристика (**табела 5-21**). ANOVA и Крускал-Валисов тест су показали да код 20 карактеристика нема статистички значајних разлика у средњим вредностима (**табела 5-21**). У оквиру карактеристика за које су потврђене значајне разлике у средњим вредностима, дужина главне цвасти и висина нектарија маргиналног цвета истакле су се као најадекватније за описивање разлика између таксона (ДГЦ, $H_{6,169}=58,85$; ВНМ, $H_{6,169}=39,51$) а дужина краћих филамената централног цвета (ДКФЦ, $F_{4,266}=2,56$) као најмање поуздана.

Анализирани таксони, према резултатима *post-hoc* тестова, нису се могли међусобно разликовати на основу 26 карактеристика (**прилог 3-11**) и то углавном оних које се односе на број чланова различитих циклуса цветова. Од карактеристика које су учествовале у разликовању таксона, дужина маргиналних нектарија (ДНМ) допринела је разлици између највећег броја таксона. *Sempervivum kindingeri* x *macedonicum* и *S. ruthenicum* су се по највећем броју карактеристика разликовали од сродних таксона, док је супротно примећено за *S. zeleborii*. Хибридогени таксон се од родитељског разликовао

на основу 12 карактеристика, чему су највише допринеле карактеристике нектарија (ДЦДЦ, ШШЛЦ, ШКЦ, ШЧЛС, ДКЛС, БрКС, ДКМ, ВНЦ, ВНС, ВНМ, ДНМ, РНМ).

Табела 5-21. Резултати Колмогоров-Смирнов, ANOVA и Крускал-Валис теста морфолошких карактеристика региона цвасти и цветова таксона комплекса *S. ruthenicum*.

Карактеристике цвасти	Акр.	Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/Крускал-Валис	
		p^1	F/H ²	p^3
Дужина главне цвасти	ДГЦ	< 0,01	58,85	***
Ширина главне цвасти	ШГЦ	< 0,15	3,09	**
Број бочних грана цвасти	ББЦ	< 0,01	1,35	н.з.
Дужина бочних грана цвасти	ДБЦ	> 0,20	2,57	н.з.
Број цветова у цвасти	БЦЦ	< 0,01	24,09	***
Дужина брактеја	ДБ	< 0,10	4,70	**
Ширина брактеја	ШБ	< 0,01	7,68	н.з.
Дебљина брактеја	ДББ	< 0,01	15,67	**
Угао грањања цвасти у фази цветања	УГЦ	< 0,05	14,87	**
Угао грањања цвасти у фази плода	УГП	< 0,05	25,70	***

Карактеристике цвета		ЦЕНТРАЛНИ (Ц)			СРЕДЊИ (С)			МАРГИНАЛНИ (М)		
		Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/Крускал-Валис		Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/Крускал-Валис		Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/Крускал-Валис	
		p	F/H	p	p	F/H	p	p	F/H	p
Дужина цветне дршке	ДЦД_	< 0,01	38,89	***	< 0,01	30,04	***	< 0,01	12,75	**
Дијаметар цвета	ДЦ_	> 0,20	0,79	н.з.	> 0,20	1,82	н.з.	> 0,20	1,02	н.з.
Број сегмената чашице	БСЧ_	< 0,01	1,99	н.з.	< 0,01	6,30	н.з.	< 0,01	10,15	*
Дужина чашичних листића	ДЧЛ_	< 0,20	1,74	н.з.	> 0,20	3,02	*	< 0,15	8,23	***
Ширина чашичних листића	ШЦЛ_	> 0,20	8,45	***	> 0,20	8,50	***	> 0,20	3,63	**
Број сегмената крунице	БСК_	< 0,01	1,78	н.з.	< 0,01	6,86	н.з.	< 0,01	11,04	*
Дужина круничних листића	ДК_	> 0,20	3,37	**	> 0,20	5,35	***	> 0,20	5,95	***
Ширина круничних листића	ШКЛ_	> 0,20	5,77	***	> 0,20	6,14	***	> 0,20	3,18	*
Број прашника	БрП_	< 0,01	3,16	н.з.	< 0,01	3,80	н.з.	< 0,01	9,80	*
Дужина филамената краћих прашника	ДКФ_	> 0,20	2,56	*	> 0,20	6,92	***	> 0,20	5,75	***
Дужина филамената дужих прашника	ДДФ_	> 0,20	7,18	***	> 0,20	8,15	***	> 0,20	8,07	***
Број карпела	БрК_	< 0,01	5,41	н.з.	< 0,01	14,36	**	< 0,01	7,57	н.з.
Дужина карпела	ДК_	> 0,20	2,53	*	> 0,20	2,28	н.з.	> 0,20	1,68	н.з.
Ширина карпела	ШК_	> 0,20	7,94	***	< 0,15	10,89	***	> 0,20	11,22	***
Број нектарија	БрН_	< 0,01	4,94	н.з.	< 0,01	7,54	н.з.	< 0,01	7,52	н.з.
Дужина нектарија	ДН_	> 0,20	5,20	***	> 0,20	7,55	***	> 0,20	9,95	***
Висина нектарија	ВН_	< 0,05	36,70	***	< 0,15	12,76	***	< 0,05	39,51	***
Размак између нектарија	РН_	> 0,20	9,22	***	> 0,20	9,48	***	< 0,20	4,86	***

¹ p : статистичка значајност нормалности дистрибуције дате карактеристике, карактеристике са вредностима < 0,05 (болдирано) одступају од нормалне расподеле; ² F- ANOVA F тест (Фишеров коефицијент), H - Kruskal-Wallis H тест; ³ p : нивои статистичке значајности теста (* p < 0,05 – значајни, ** p < 0,01 – високо значајни, *** p < 0,001 – изузетно високо значајни, н.з. - нема значајности).

5.6.8. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) морфолошких карактеристика региона цвасти и цветова

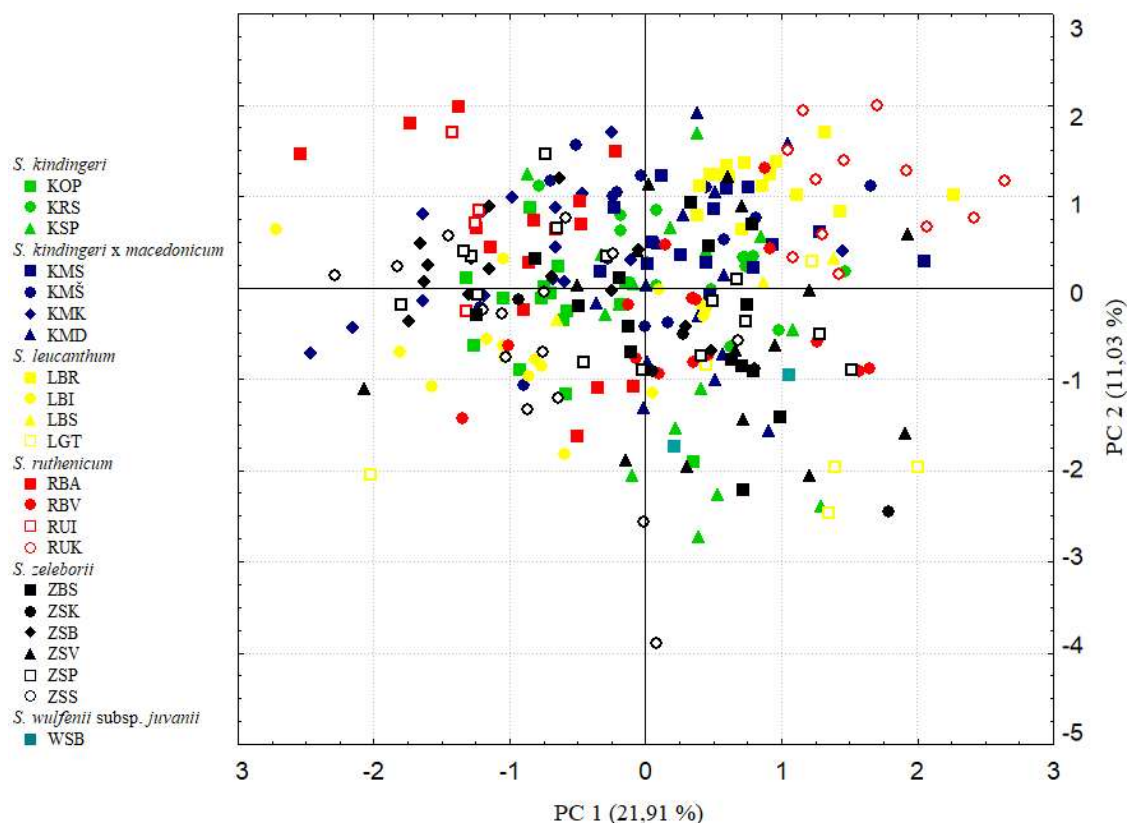
PCA је показала да прве две осе описују свега 39,94 % варијабилности узорка, од чега прва оса (PC1) описује 21,91 % а друга (PC2) 11,03 %. Због високог броја анализираних карактеристика и варијабилности, као карактеристике које у највећој мери доприносе варијабилности разматране су оне са стандардизованим коефицијентима већим од 0,5. Тако, дијаметар средњег цвета (ДЦС) је у највећој мери био повезан са варијабилношћу PC1 осе а број нектарија средњег цвета (БНС) најкорелисанији са варијабилношћу PC2 осе (табела 5-22). На приказаном PC графику (слика 5-29) значајнијих раздвајања скоро да није било, обзиром је интер- и интрапопулациона варијабилност била високо изражена. Све индивидуе формирале су хетерогену групу у централном дели графика. Међутим, оно што јесте уочено је поновно издвајање индивидуа популације *S. leucanthum* са Источне Старе планине (LBI), у односу на остале популације овог таксона, у негативним деловима првих двеју оса. Исто тако, у позитивним деловима истих оса, може се уочити издвајање *S. ruthenicum* популације из области Кијева у Украјини (RUK) (слика 5-29) у односу на остале популације овог таксона које су углавном биле позициониране у негативном делу PC1 осе.

Ово је још једном указало на другачији образац варијабилности наведених популација, што може бити узроковано њиховом географском изолованостју у оквиру претпостављених ареала датих таксона. Такође, оваква ситуација може указати на почетак или текући процес специјације наведених популација, или пак на њихову другачију генетичку основу, или, у крајњем случају на хибридогено порекло одређених популација ових таксона. Оваква варијабилност указује уједно и на полиморфност али и изражену сличност у морфолошким карактеристикама цвасти и цветова између испитиваних популација, што је уочљиво и на нивоу дескриптивне статистике и *post-hoc* тестова који су многе особине означили као непогодне за раздвајање таксона.

Табела 5-22. Вредности оптерећења фактора корелације (РСА-приказане само значајне карактеристике) и стандардизованих коефицијената (СДА-значајне карактеристике болдиране) морфолошких карактеристика региона цвасти и цветова популација и таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	РСА на нивоу популација		СДА на нивоу таксона			
				без хибридогеног и <i>outgroup</i> -е		са хибридогеним и <i>outgroup</i> -ом	
		PC1	PC2	CA1	CA2	CA1	CA2
Дужина брактеја	ДБ	-0,565	-0,565	-0,072	0,125	-0,023	0,234
Ширина брактеја	ШБ	-0,550	-0,550	0,284	0,157	-0,304	-0,116
Дебљина брактеја	ДББ	-0,514	-0,514	-0,298	-0,520	0,586	0,254
Дијаметар централног цвета	ДЦЦ	-0,640	-0,045	0,368	0,649	-0,557	-0,459
Дијаметар средњег цвета	ДЦС	-0,739	-0,045	0,064	-0,083	0,063	-0,368
Дијаметар маргиналног цвета	ДЦМ	-0,687	-0,151	0,154	0,107	-0,251	0,266
Број сегмената чашице централног цвета	БСЧЦ	-0,419	0,552	0,230	-0,295	-0,305	0,700
Дужина чашичних листића централног цвета	ДЧЦ	-0,570	-0,095	-0,410	0,426	0,206	-0,600
Ширина чашичних листића централног цвета	ШЧЦ	-0,583	-0,112	0,342	-0,609	-0,336	0,626
Број сегмената крунице централног цвета	БСКЦ	-0,419	0,569	-	-	-	-
Дужина круничних листића централног цвета	ДКЛЦ	-0,655	-0,005	-0,437	-0,658	0,480	0,724
Ширина круничних листића централног цвета	ШКЛЦ	-0,574	0,005	0,538	0,180	-0,406	-0,345
Дужина филамената краћих прашника централног цвета	ДКФЦ	-0,641	-0,081	0,704	0,782	-0,841	-0,684
Дужина филамената дужих прашника централног цвета	ДДФЦ	-0,634	-0,098	-1,064	-1,180	1,411	0,597
Број карпела централног цвета	БрКЦ	-0,256	0,608	-	-	-	-
Дужина карпела централног цвета	ДКЦ	-0,562	-0,157	0,467	0,065	-0,615	0,359
Ширина карпела централног цвета	ШКЦ	-0,620	-0,183	-0,252	0,414	0,140	-0,446
Број сегмената чашице средњег цвета	БСЧС	-0,447	0,730	0,536	0,501	-0,220	-2,244
Дужина чашичних листића средњег цвета	ДЧС	-0,647	-0,224	-0,021	0,167	0,242	-0,215
Ширина чашичних листића средњег цвета	ШЧС	-0,585	-0,292	0,493	-0,017	-0,645	0,013
Број сегмената крунице средњег цвета	БСКС	-0,401	0,662	-0,447	-0,364	0,131	1,534
Дужина круничних листића средњег цвета	ДКЛС	-0,714	-0,140	0,025	0,366	-	-
Ширина круничних листића средњег цвета	ШКЛС	-0,594	-0,167	0,366	0,008	-0,255	0,426
Број прашника средњег цвета	БрПС	-0,421	0,636	-0,179	-0,162	-0,013	1,346
Дужина филамената краћих прашника средњег цвета	ДКФС	-0,719	-0,300	-	-	-0,095	-0,184
Дужина филамената дужих прашника средњег цвета	ДДФС	-0,698	-0,284	-0,986	-0,432	0,765	0,560
Број карпела средњег цвета	БрКС	-0,325	0,740	0,054	-0,287	0,624	-0,217
Дужина карпела средњег цвета	ДКС	-0,548	-0,272	1,012	-0,056	-0,479	-0,411
Ширина карпела средњег цвета	ШКС	-0,679	-0,341	-1,017	0,366	0,417	-0,180
Број сегмената чашице маргиналног цвета	БСЧМ	-0,444	0,531	-	-	-0,724	-0,372
Број сегмената крунице маргиналног цвета	БСКМ	-0,442	0,538	-	-	0,771	-0,380
Дужина круничних листића маргиналног цвета	ДКЛМ	-0,627	-0,248	-0,110	-0,670	0,628	-0,478
Ширина круничних листића маргиналног цвета	ШКЛМ	-0,565	-0,315	-	-	-	-
Број прашника маргиналног цвета	БрПМ	-0,442	0,538	-	-	-	-
Дужина филамената краћих прашника маргиналног цвета	ДКФМ	-0,627	-0,248	-	-	-0,730	0,319
Дужина филамената дужих прашника маргиналног цвета	ДДФМ	-0,565	-0,315	-	-	0,645	-0,218

Број карпела маргиналног цвета	БрКМ	-0,333	0,581	-	-	-0,132	0,650
Ширина карпела маргиналног цвета	ШКМ	-0,577	-0,286	-0,131	0,795	-0,178	0,070
Број нектарија централног цвета	БНЦ	0,615	0,615	-0,300	0,026	0,514	-0,643
Број нектарија средњег цвета	БНС	0,750	0,750	-	-	-0,501	0,216
Број нектарија маргиналног цвета	БНМ	0,576	0,576	-	-	-	-
Eigen-вредности		14,679	7,391	1,582	1,119	2,017	0,808
% варијансе/кумулативне дискриминације		21,91	11,03	45,40	32,11	46,59	18,81



Слика 5-29. Позиције популација *S. ruthenicum* комплекса у простору описаном првом и другом осом анализе главних компоненти (PCA) на нивоу морфолошких карактеристика региона цвасти и цветова. Акроними популација корелисани су са истим у табели 4-1.

CDA (Forward stepwise CDA) спроведена на нивоу таксона као *a priori* група је истакла да прве две осе одређују 77,51 % (CA1 45,40 %; CA2 32,11 %) укупне дискриминације. У релацији са првом осом (CA1) дошло је до дискриминације *S. kindingeri* и *S. zeleborii* у негативном делу, док су се *S. ruthenicum* и *S. leucanthum* издвојили у позитивном делу, иако преклапање између ове две групе постоји (слика 5-30А). У односу на CA2 осу, у негативном делу издвојио се *S. ruthenicum* док су *S. zeleborii* и *S. leucanthum* заузели позитивни део ове осе, иако се дискриминација *S. zeleborii* не може сматрати потпуном обзиром на високи степен преклапања са *S. kindingeri* (слика

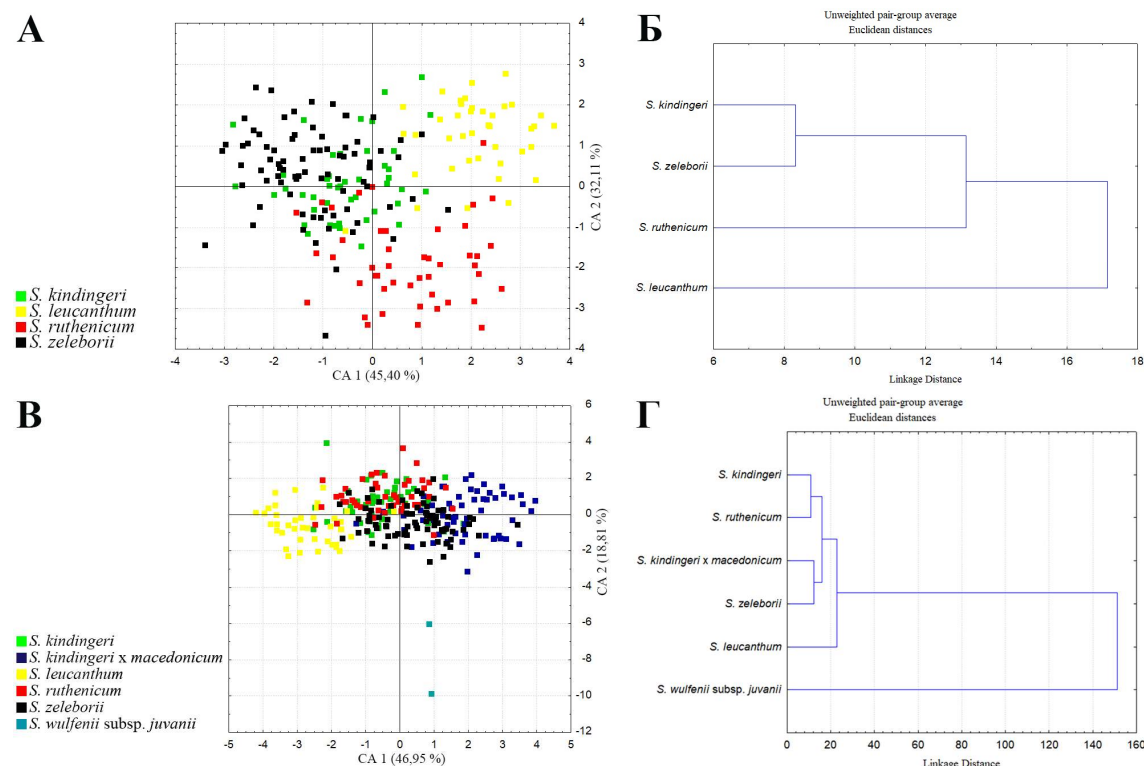
5-30А). На дискриминацију обе осе највећи утицај имала је дужина дужих филамената прашника централних цветова (ДДФЦ) (**табела 5-22**).

АНС је објединила *S. kindingeri* и *S. zeleborii* заједничким кластером док су се *S. ruthenicum* и *S. leucanthum* издвојили као засебне линије, при чему је *S. ruthenicum* заузео интермедијарну позицију између наведеног кластера и *S. leucanthum* (**слика 5-30Б**). Такође, *S. leucanthum* је био најудаљенији од остатка таксона што је у сагласности и са његовом позицијом на CDA графику (**слика 5-30А**).

Представљени резултати, указавши на веће разлике између *S. leucanthum* и *S. kindingeri* али и *S. ruthenicum* и *S. zeleborii* у супротности су њиховим тренутно прихваћеним таксономским статусом (t Hart et al., 2003; WFO, 2024). У комбинацији са резултатима претходно обрађених морфолошких карактеристика уочљиво је да су разлике између таксона који се сматрају синонимима веће него што се сматрало. Обрасци варијабилности и дискриминације могу указати и на њихову латитудиналну географску диференцијацију, обзиром да су се таксони распрострањени углавном на територији Србије и Северне Македоније, тј. *S. zeleborii* и *S. kindingeri*, груписали док су таксони распрострањени даље на југоистоку и ван Балканског полуострва, тј. *S. ruthenicum* и *S. leucanthum*, били морфолошки сличнији.

CDA спроведена на целом узорку објаснила је 65,76 % укупне дискриминације (CA1 46,59 %; CA2 18,81 %). Дужина дужих филамената прашника (ДДФЦ) и број сегмената чашнице (БСЧЦ) централних цветова су најзначајније условили дискриминацију по првој тј. другој осе (**табела 5-22**). *Sempervivum kindingeri* х *macedonicum* издвојио се у позитивном делу CA1 осе, уз минимално преклапање са паренталним таксоном (**слика 5-30В**). Исто тако, *S. wulfenii* subsp. *juvanii*, издвојио се у позитивном делу прве (CA1) тј. негативном делу друге (CA2) осе, и представљао је најјасније издвојени таксон. Дискриминација осталих таксона није била у већој мери изражена, обзиром да су формирали хомогену групу позиционирану у интермедијарном делу графика, од чега незнатно одступа *S. leucanthum* који је показао већи степен диференцијације по CA1 осе (**слика 5-30В**).

АНС је издвојила *S. wulfenii* subsp. *juvanii* као најудаљенију линију док је *S. kindingeri* х *macedonicum* био сличнији *S. zeleborii* него паренталном таксону (**слика 5-30Г**).

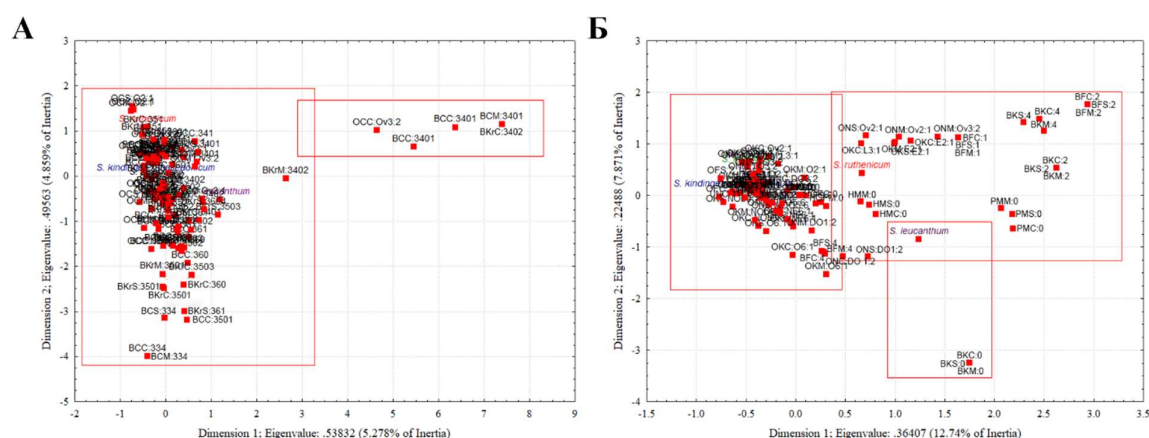


Слика 5-30. Мултиваријационе статистичке анализе на нивоу морфолошких карактеристика региона цвасти и цветова таксона *S. ruthenicum* комплекса: канонијска дискриминантна анализа (CDA; **A** – без хибридогеног и *outgroup* таксона; **B** – са хибридогеним и *outgroup* таксоном) и агломеративна хијерархијска кластер анализа (АНС; **Б** – без хибридогеног и *outgroup* таксона; **Г** – са хибридогеним и *outgroup* таксоном).

5.6.9. Анализа квалитативних карактеристика (МСА) региона цвасти и цветова

На основу спектра стања облика (ОЦЦ, ОЧС, ОЧМ) и боја (БЦЦ, БЧС, БЧМ) чашичних листића и боја карпела (БКрЦ, БКрС, БКрМ) анализирани таксони не показују значајан ниво диференцијације (**слика 5-31А**). Издвојене позиције стања боја и облика чашичних листића (Ov3:2; 3401) и боје карпела (3402) могу се у већој мери асоцирати са *S. ruthenicum*. У погледу стања круничних листића, прашника и нектарија, *S. ruthenicum* и *S. leucanthum* одликовали су се високом варијабилношћу истих, показавши при том значајан ниво дискриминације у односу на остале таксоне (**слика 5-31Б**) на бази ланцетастих до елипсоидних (ОКЦ, ОКС, ОКМ: L3:1, E2:1), белих до жутозелених (БКЦ, БКС, БKM:2, 4) круничних листића без љубичасте мрље (ПМЦ, ПМС, ПММ:0) (**прилог 4-1**). Међутим, позицију *S. leucanthum* у највећој мери одредили су бледожути крунични листићи (БКЦ, БКС, БKM:0). Исто тако, код појединих популација наведених таксона

присутна је хомогена љубичаста мрља у бази круничних листића (ХМЦ, ХМС, ХММ:0). Позиције претходних таксона такође су у великој мери одређене белим или бледозеленим филаментима (БФЦ, БФС, БФМ:1, 2). Другу групу, коју чине *S. kindingeri*, *S. kindingeri* x *tacedonicum* и *S. zeleborii*, карактеришу двобојни крунични листићи са, углавном, нехомогеном љубичастом мрљом у базалном делу, која код *S. kindingeri* некада може бити и скоро црвена (БКЦ, БКС, БКМ:3; ХМЦ, ХМС, ХММ:0, 1) и велика варијабилност у погледу облика круничних листића и нектарија (слика 5-31Б). Добијена дискриминација таксона у односу на квалитативна стања круничних листића и прашника прати образац дискриминације на бази квантитативних карактеристика цветова те се и квалитативне карактеристике цветова могу сматрати таксономски значајним.



Слика 5-31. Позиције стања квалитативних карактеристика чашичних листића и карпела (А) и круничних листића, прашника и нектарија (Б) таксона *S. ruthenicum* комплекса у простору описаном I и II кореспондентном осом (кодови стања дати су у прилогу 1-2 и 1-3 и табели 4-3).

5.7. Варијабилност карактеристика епидермалних структура таксона комплекса *S. ruthenicum*

5.7.1. Варијабилност епидермалних структура региона розете

Листови розете таксона комплекса *S. ruthenicum* одликују се полигоналним епидермалним ћелијама лица и наличја са благо кривудаим или правим антиклиналним зидовима (**прилог 4-2**). Дескриптивна статистика издвојила је *S. leucanthum* као таксон са највећом дужином и ширином епидермалних ћелија лица (ДЕ-РЛ, 134,4 μm ; ШЕ-РЛ, 63,8 μm) и уједно најдужим епидермалним ћелијама наличја (ДЕ-РН, 138,2 μm) док се *S. kindingeri* могао описати најширим ћелијама наличја (ШЕ-РН, 62,2 μm). Супротно, *S.*

zeleborii се издвојио по најкраћим и најужим епидермалним ћелијама лица (ДЕ-РЛ, 113,4 μm ; ШЕ-РЛ, 52,4 μm) и наличја (ДЕ-РН, 113,2 μm ; ШЕ-РН, 53,5 μm) (прилог 2-14). У односу на број епидермалних ћелија по јединици површине (mm^2), *S. ruthenicum* се издвојио као таксон са највећим бројем ових ћелија на лицу (БЕРЛ, 220) а *S. kindingeri* са највећим бројем истих на наличју (БЕРН, 142). Најниже вредности ове карактеристике забележене су код *S. leucanthum* за лице (173) тј. код *S. zeleborii* за наличје (205). Епидермалне ћелије лица биле су мање у поређењу са ћелијама наличја код *S. kindingeri* и *S. leucanthum* док је код *S. ruthenicum* и *S. zeleborii* ситуација била обратна. Такође, број епидермалних ћелија на лицу био је, по правилу, виши у односу на број ћелија на наличју. Када се добијене вредности карактеристика упореде између *S. kindingeri* x *macedonicum* и паренталног таксона, може се закључити да су дужине епидермалних ћелија лица и наличја мање, а ширине веће, код хибридогеног таксона. У погледу густине истих, *S. kindingeri* x *macedonicum* одликовао се већим бројем ћелија на лицу, односно мањим на наличју, у односу на парентални таксон.

Листови розете свих таксона су амфистоматични са анизоцитним стомама у чијем распореду на листу нема јасног обрасца (прилог 4-2). На бази највеће дужине ћелија затварачица лица и наличја, као таксон са највишим вредностима издвојио се *S. ruthenicum* (ДЗ-РЛ, 32,1 μm ; ДЗ-РН, 31,7 μm). Супротно, *S. zeleborii* издвојио се по најнижим вредностима наведених карактеристика (29,3 μm и 29,2 μm , лице и наличје респ.). У односу на ширину ћелија затварачица, *S. leucanthum* се одликује најширим ћелијама на лицу и наличју (ШЗ-РЛ, 8,4 μm ; ШЗ-РН, 8,3 μm). Најниже вредности ширине истих ћелија лица забележене су код *S. ruthenicum* (7,8 μm) а наличја код *S. kindingeri* (7,7 μm). Највећа бројност стома по mm^2 лица и наличја добијена је за *S. zeleborii* (БСРЛ, 55; БСРН, 52), док се најмањом бројношћу одликовао *S. kindingeri* (31 и 29, лице и наличје респ.). Јасан образац разлика у дужини стома лица и наличја није могао бити утврђен за разлику од ширине ћелија затварачица која је углавном била већа на лицу. Уочено је и да је број стома на лицу био у просеку већи од боја стома на наличју (прилог 2-14). У односу на родитељски таксон *S. kindingeri* x *macedonicum* се разликовао по дужим и ширим ћелијама затварачица и већем броју стома лица листа, док је на нивоу наличја листова био изражен супротан образац.

Листови розете одликују се томентозним индументумом који сачињавају трихоми униформне дужине који су понекада у већој мери изражени на наличју листова као и у горњим деловима листа због чега листови често делују сиво обојени. Маргинални и

апикални делови листова су прекривени кратким трихомима униформне дужине (**прилог 4-2**). Тип трихома идентичан је описаним трихомима таксона *S. ciliosum* комплекса. Узимајући у обзир поделу коју је дао Neeff (2005) описани индументум лица и наличја листова розете припада пубесцентном типу а индументум маргине листова трепљастом, односно, цилијатном типу. У односу на квантитативне вредности (**прилог 2-14**), *S. kindingeri* имао је најдуже трихоме у горњем делу лица и наличја (ДЖ-РЛ, 199,0 μm ; ДЖ-РН, 204,5 μm) док су најкраћи трихоми лица и наличја забележени код (173,8 μm и 180,3 μm). Густина трихома у горњем делу лица и наличја била је највећа код *S. zeleborii* (ГТ-РЛ, 36; ГТ-РН, 39) а најмања у оквиру индивидуа таксона *S. leucanthum* (23 и 26, респ.). Најдужим маргиналним трихомима карактерисао се *S. leucanthum* (ДЖ-МР, 0,5 mm) док је *S. ruthenicum* био окарактерисан најкраћим апикалним трихомима (ДАР, 0,3 mm). Уочено је да су трихоми лица код *S. ruthenicum* и *S. zeleborii* били дужи у односу на трихоме наличја али је код *S. kindingeri* и *S. leucanthum* уочена супротна правилност. Исто, густина трихома је увек била нижа на лицу у односу на наличје листова. У односу на парентални таксон *S. kindingeri* x *macedonicum* се одликовао нижим вредностима свих анализираних карактеристика трихома.

Број епидермалних ћелија и дужина трихома у горњем дели лица и наличја одликовале су се високи вредностима стандардне девијације (БЕРЛ, БЕРН; ДЖ-РН, ДЖ-РЛ). Супротно овим, карактеристике које описују дужине и ширине ћелија затварачица и дужине маргиналних и апикалних трихома описивале су се ниским вредностима истог статистичког параметра (**прилог 2-14**). Коефицијент варијације истакао је умерену варијабилност свих анализираних карактеристика на нивоу свих таксона, са изузетком карактеристика густина трихома у горњем делу лица и наличја које су код *S. kindingeri* биле високо варијабилне (ГТ-РЛ, CV=58,9 %; ГТ-РН, CV=54,0 %) (**прилог 2-14**).

Нормална расподела Колмогоров-Смирновим тестом није констатована за пет карактеристика (ШЗ-РЛ, БСРЛ, ГТ-РЛ, БСРН, ГТ-РН) (**табела 5-23**). ANOVA и Крускал-Валис тест нису утврдили значајне статистичке разлике за три карактеристике (ДЖ-РЛ, ШЗ-РН, ДАР) док су, од оних значајних, као најпогоднију карактеристику за описивање разлика издвојили густину трихома у горењем делу наличја (ГТ-РН, $H_{4,295}=97,21$). Са друге стране, карактеристика која у најмањем степену одражава разлике између анализираних таксона била је дужина трихома у горњем делу наличја (ДЖ-РН, $F_{4,290}=2,40$) (**табела 5-23**).

Табела 23. Резултати Колмогоров-Смирнов, ANOVA и Крускал-Валис теста епидермалних карактеристика региона розете таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/Крускал-Валис	
		p^1	F/H ²	p^3
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-РЛ	> 0,20	8,74	***
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-РЛ	> 0,20	10,10	***
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине ⁴	БЕРЛ	> 0,20	16,80	***
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-РЛ	> 0,20	4,91	***
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-РЛ	< 0,01	4,72	н.з.
Број стома на лицу по јединици површине ⁴	БСРЛ	< 0,05	63,44	***
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-РЛ	> 0,20	2,40	н.з.
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине ⁴	ГТ-РЛ	< 0,01	82,96	***
Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-РН	> 0,20	12,84	***
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-РН	> 0,20	7,26	***
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине ⁴	БЕРН	> 0,20	14,21	***
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-РН	> 0,20	3,98	**
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-РН	< 0,20	2,06	н.з.
Број стома на наличју по јединици површине ⁴	БСРН	< 0,01	74,96	***
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-РН	< 0,20	4,02	**
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине ⁴	ГТ-РН	< 0,01	97,21	***
Дужина маргиналних трихома	ДЖ-МР	< 0,15	4,48	**
Дужина апикалних трихома	ДАР	> 0,20	1,10	н.з.

¹ p : статистичка значајност нормалности дистрибуције дате карактеристике, карактеристике са вредностима < 0,05 (болдирано) одступају од нормалне расподеле; ² F- ANOVA F тест (Фишеров коефицијент), H - Kruskal-Wallis H тест; ³ p : нивои статистичке значајности теста (* $p < 0,05$ – значајни, ** $p < 0,01$ – високо значајни, *** $p < 0,001$ – изузетно високо значајни, н.з. - нема значајности); ⁴ 1 mm².

Резултата *post-hoc* тестова истакли су да се разлике између таксона нису могле утврдити на основу три карактеристике (ШЗ-РЛ, ШЗ-РН, ДАР) (прилог 3-12). На основу броја епидермалних ћелија наличја (БЕРН) разликовао се највећи број таксона за разлику од дужине жлезданих трихома на лицу (ДЖ-РЛ). У односу на сродне таксоне, *S. ruthenicum* се могао најчешће а *S. kindingeri* x *macedonicum* најређе разликовати. У односу на родитељски таксон *S. kindingeri* x *macedonicum* се разликовао на нивоу шест карактеристика (БЕРЛ, БСРЛ, ДЕ-РЛ, БЕРН, БСРН, ДЖ-РН).

У квалитативном смислу епидермалне ћелије, стома и трихоми нису се значајно разликовале између испитиваних таксона. Као што је већ наведено, очекивани број стома по mm² код представника фамилије Crassulaceae износи 5(10)–80(65) (Ting & Gibbs, 1982; Strobel & Sundberg, 1984; Thiede & Eggli, 2007) што је у складу са резултатима. Thiede и Eggli (2007) истичу да је број стома на лицу већи у односу на наличје, што је и овде

утврђена правилност. У едицијама регионалних флора може се наћи податак да се таксони овог комплекса карактеришу маргиналним трихомима краћим од 2 mm (Hagemann, 1986; Micevski, 1998; 't Hart, 2002). Ово се, у односу на резултате, може сматрати делимично тачним, обзиром да маргинални трихоми јесу били краћи од 2 mm, међутим, ни код једног таксона они нису били дужи од 0,5 mm. Parnell и Favarger (1993) наводе да се *S. zeleborii* одликују присуством маргиналних трихома дужине 0,5 - 1,0 mm као и да се на маргинама листова розете наизменично смењују дужи и краћи трихоми. Добијена дужина маргиналних трихома за дати таксон била је нижа а као и код осталих таксона није утврђено постојање маргиналних трихома различите дужине. На крају, густина трихома по mm² лица и наличја листова розете била је значајно већа од оне коју је Letz (2009) навео за *S. montanum*.

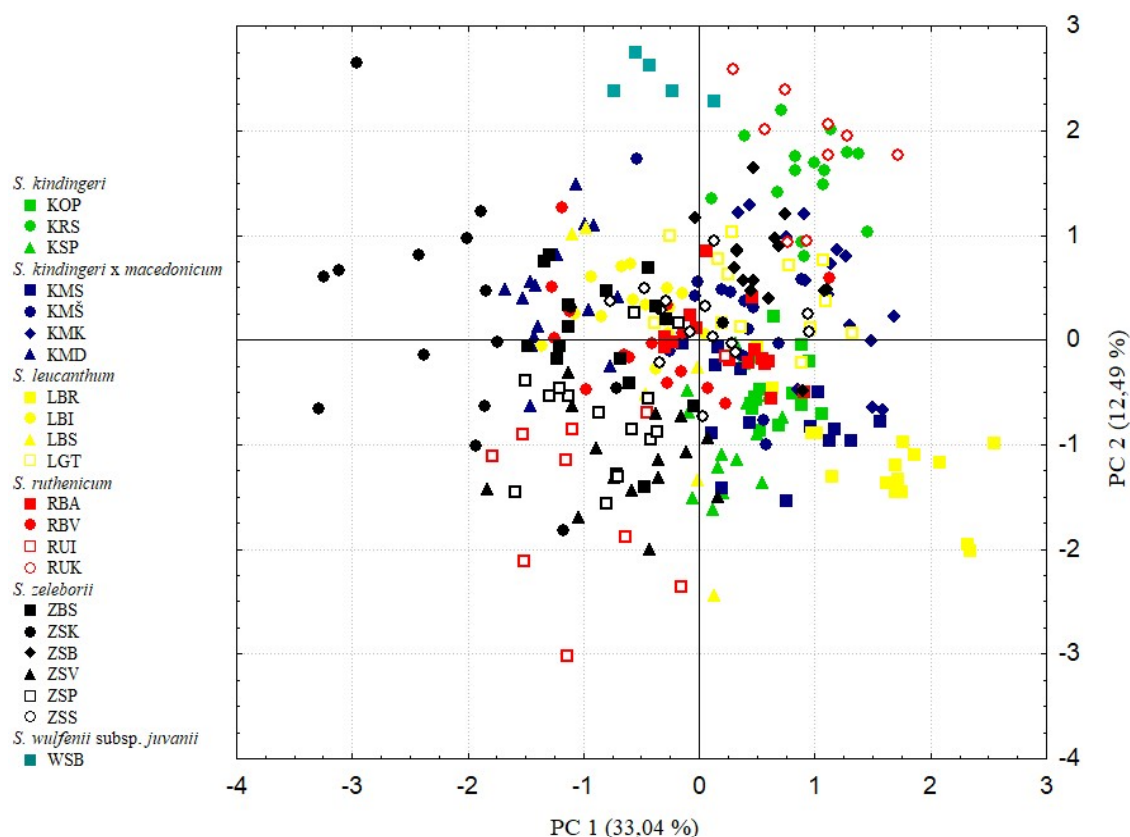
5.7.2. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) епидермалних карактеристика региона розете

Прве две осе PCA анализе описале су 55,05 % укупне варијабилности. Варијабилност прве осе (PC1 33,04 %) највише је била условљена бројем епидермалних ћелија по mm² наличја (БЕРН) а варијабилност друге осе (PC2 12,49 %) дужином трихома у горњем делу лица листа (ДЖ-РЛ) (табела 5-24). У односу на PC1 и PC2 осу значајнијих раздвајања није било, иако су све популације таксона *S. kindingeri* биле позициониране у позитивном делу PC1 осе. Значајније разлике уочене су на интерпопулационом нивоу. Тако, популације *S. ruthenicum* из Украјине (RUI, RUK) биле су јасније издвојене у позитивном делу PC1 и PC2, односно у негативним деловима истих оса (RUI), у односу на балканске популације које су заузеле интермедијарни положај. Популација *S. kindingeri* x *macedonicum* са Дурловог потока (KMD), у односу на остале популације овог таксона, показала је тенденцију одвајања у негативном делу прве осе. У оквиру анализираних *S. kindingeri* популација уочена је тенденција издвајања индивидуа популације са планине Радан (KRS) у позитивном делу обе осе. У односу на анализиране *S. leucanthum* популације запажено је издвајање популације са Риле (LBR) у позитивном делу PC1, односно негативном делу PC2 осе (слика 5-32).

Табела 5-24. Вредности оптерећења фактора корелације (PCA) и стандардизованих коефицијената (CDA) морфолошких карактеристика епидермалних структура региона розете популација и таксона *S. ciliosum* комплекса. Значајне вредности су болдиране.

Карактеристика	Акр.	PCA на нивоу популација		CDA на нивоу таксона			
				без хибридогеног и <i>outgroup</i> -е		са хибридогеним и <i>outgroup</i> -ом	
		PC1	PC2	CA1	CA2	CA1	CA2
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-РЛ	0,783	-0,139	0,223	0,002	0,251	-0,099
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-РЛ	0,795	-0,134	0,110	0,172	0,037	-0,241
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине ¹	БЕРЛ	-0,740	-0,141	0,375	0,713	0,387	0,373
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-РЛ	0,491	-0,217	-	-	-	-
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-РЛ	0,063	-0,328	-	-	-	-
Број стома на лицу по јединици површине ¹	БСРЛ	-0,716	0,239	0,419	-0,421	0,498	-0,123
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-РЛ	0,299	0,713	0,288	0,443	0,297	0,525
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине ¹	ГТ-РЛ	-0,527	-0,448	-	-	-	-
Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-РН	0,779	-0,168	-0,369	-0,457	-0,282	-0,471
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-РН	0,759	-0,102	-0,091	0,135	-0,031	0,125
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине ¹	БЕРН	-0,833	-0,081	-0,205	0,593	-0,175	0,296
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-РН	0,481	-0,475	-	-	-	-
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-РН	0,112	-0,464	-	-	-	-
Број стома на наличју по јединици површине ¹	БСРН	-0,703	0,081	0,499	-0,665	0,471	-0,832
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-РН	0,190	0,707	-0,388	0,240	-0,263	0,138
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине ¹	ГТ-РН	-0,540	-0,428	-	-	-	-
Дужина маргиналних трихома	ДЖ-МР	0,265	0,303	-	-	-	-
Дужина апикалних трихома	ДАР	0,120	-0,061	-	-	-	-
Eigen-вредности		5,948	2,249	0,509	0,275	0,411	0,246
% варијансе/кумулативне дискриминације		33,04	12,49	53,58	28,26	41,77	25,06

¹ -1 mm².



Слика 5-32. Позиције популација *S. ruthenicum* комплекса у простору описаном првом и другом осом анализе главних компоненти (PCA) на нивоу епидермалних карактеристика региона розете. Акроними популација корелисани су са истим у табели 4-1.

Висока интерпопулациона варијабилност може се повезати са природном варијабилношћу епидермалних карактеристика или, у случају хибридогеног таксона, снажнијим утицајем одређених генотипова који условљавају варијабилност истих. Занимљиво је да је исти тренд дискриминације конкретних популација примећен и на нивоу анализа морфолошких карактеристика свих региона биљака, с тим да је у овом случају изостало издвајање популације *S. leucanthum* популације са Источне Старе планине (LBI). Исто тако, на нивоу епидермалних карактеристика региона розете примећено је издвајање већег броја популација што може указивати и на нешто већу варијабилност ових карактеристика у односу на морфолошке карактеристике истог региона.

CDA спроведена на нивоу *a priori* таксона, описала је 82,54 % дискриминације. Иако се ни једна карактеристика повезана са дискриминацијом прве осе (CA1 53,58 %) није одликовала вредностима стандардизованих коефицијената већим од 0,7, као најзначајнија може се издвојити број стома наличја (БСРН), док је дискриминација по

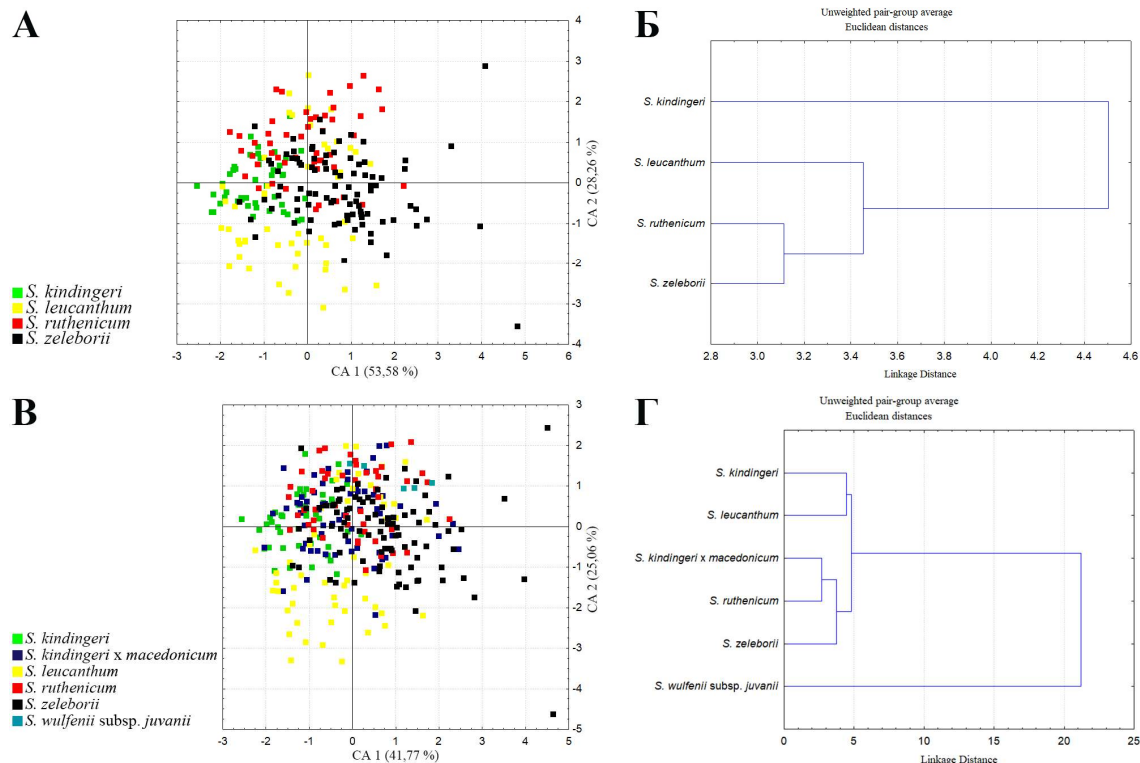
другој оси (CA1 28,26 %) била најкорелисанији са бројем епидермалних ћелија лица (БЕРЛ) (табела 5-24). На дијаграму може се уочити формирање хетерогених група таксона и њихово умерено преклапање. Значајнија дискриминација примећена је на нивоу таксона *S. kindingeri* позиционираном у негативном делу CA1 осе док је нешто нижи степен дискриминације уочен у релацији са CA2 осом која је условила издвајање таксона *S. ruthenicum* у свом позитивном делу (слика 5-33А). Дискриминација *S. leucanthum* и *S. zeleborii*, у односу на обе осе, је изостала обзиром да су њихове индивидуе формирале хетерогене групе које су се у великој мери преклапале међусобно али и са другим таксонима (слика 5-33А).

Као и на нивоу морфолошких карактеристика розете, указано је на већу сличност између *S. ruthenicum* и *S. zeleborii* у односу на остале таксоне, односно на исте обрасце варијабилности морфолошких и епидермалних карактеристика овог региона. Ово није неочекивано имајући у виду да су промене у димензијама листова позитивно корелисане са променама у величини и броју епидермалних ћелија (Mele & Gargiulo, 2020) која се и издвојила као значајна карактеристика за дискриминацију анализираних таксона.

АНС је потврдила већ добијене обрасце дискриминације. На фенограму *S. kindingeri* се издвојио као најудаљенији, али сличнији таксон са *S. leucanthum*, у односу на кластер који су формирали *S. ruthenicum* и *S. zeleborii* (слика 5-33Б).

CDA на нивоу целог узорка описала је 66,83 % укупне дискриминације (CA1 41,77 %; CA2 25,06 %). Дискриминацију по првој оси у највећој мери условио је број стома по јединици површине лица (БСРЛ) а по другој оси број стома по јединици површине наличја (БСРН), иако ни за једну од анализираних карактеристика стандардизовани коефицијент није био већи од 0,7 (табела 5-24). *Sempervivum kindingeri* x *macedonicum* показао је нешто виши степен варијабилности епидермалних карактеристика што може бити последица различитих образаца размене гена са паренталним популацијама у зони хибридизације. Индивидуе хибридогеног таксона формирале су хетерогену групу у централном делу графика, па је дискриминација овог таксона у односу на обе осе изостала. Такође, било је приметно значајно преклапање индивидуа хибридогеног и паренталног таксона. *Sempervivum wulfenii* subsp. *juvanii* био је позициониран у позитивном делу CA1 и CA2 осе, али је његова дискриминација у односу на таксоне комплекса *S. ruthenicum* била слабо изражена (слика 5-33В). Дискриминација преосталих таксона подударала се са њиховим односима добијеним у претходној анализи (слика 5-33А).

АНС фенограм појаснио је односе, иако је хибридогени таксон показао највећу сличност са *S. ruthenicum* а затим и са *S. zeleborii*, који су били део једног кластера, у односу на кластер који је обухватио *S. kindingeri* и *S. leucanthum*. Очекивано, *S. wulfenii* subsp. *juvanii* издвојио се као засебна, најудањенија, линија (слика 5-33Г).



Слика 5-33. Мултиваријационе статистичке анализе на нивоу епидермалних карактеристика региона розете комплекса *S. ruthenicum*: канонијска дискриминантна анализа (CDA; А – без хибридогеног и *outgroup* таксона; В – са хибридогеним и *outgroup* таксоном) и агломеративна хијерархијска кластер анализа (АНС; Б – без хибридогеног и *outgroup* таксона; Г – са хибридогеним и *outgroup* таксоном).

5.7.3. Варијабилност епидермалних структура региона стабла

Дескриптивна статистика епидермалних карактеристика стабла (прилог 2-15) издвојила је *S. kindingeri* као таксон са најдужим и најширим епидермалним ћелијама како лица (ДЕ-СЛ, 150,1 μm ; ШЕ-СЛ, 66,0 μm) тако и наличја (ДЕ-СН, 140,8 μm ; ШЕ-СН, 65,7 μm) средњих листова. Супротно претходном, најниже вредности дужине и ширине епидермалних ћелија лица (117,3 μm и 53,2 μm , респ.) и наличја (116,7 μm и 52,7 μm , респ.) забележене су код *S. zeleborii* код кога је забележен и највећи број епидермалних ћелија по јединици површине лица и наличја (БЕСЛ, 200; БЕСН, 202).

Очекивано, *S. kindingeri* одликовао се најнижим бројем епидермалних ћелија на лицу и наличју (112 и 122). У односу на парентални таксон, *S. kindingeri* x *macedonicum* се разликовао по мањим епидермалним ћелијама односно њиховом већом бројношћу. Уопштено, дужина и ширина епидермалних ћелија била је већа на лицу, а њихова бројност мања, у односу на наличје средњих листова.

Најдуже ћелије затварачице лица присутне су код *S. kindingeri* (ДЗ-СЛ, 36,5 μm) док су исте ћелије наличја биле најдуже код *S. leucanthum* (ДЗ-СН, 34,8 μm). Највише средње вредности ширине затварачица лица и наличја забележене су код *S. leucanthum* (ШЗ-СЛ, 9,2 μm ; ШЗ-СН, 8,9 μm) (**прилог 2-15**). Супротно, *S. zeleborii* издвојио се по најкраћим (31,0 μm и 31,4 μm) и најужим (7,8 μm и 7,6 μm) ћелијама затварачицама. Највећи број ових ћелија на лицу и наличју констатован за *S. zeleborii* (БССЛ, 46; БССН, 47) а најмањи за *S. kindingeri* (23 и 25). Дужина ћелија затварачица лица и наличја била је мања а ширина истих већа на лицу и мања на наличју код хибридогеног у поређењу са родитељским таксоном. Исто, бројност ових ћелија била је већа на лицу и наличју листова *S. kindingeri* x *macedonicum* у односу на *S. kindingeri*. Јасан образац у разликама дужине ћелија затварачица између лица и наличја није могао бити утврђен. У погледу њихове ширине веће вредности забележене су на лицу док је бројност ћелија затварачица на лицу била нижа у односу на наличје листа.

Најдужи трихоми горњег дела лица средњих листова забележе су код *S. zeleborii* (ДЖ-СЛ, 191,3 μm) док се *S. kindingeri* одликовао најдужим трихомима наличја листова (ДЖ-СН, 194,7 μm). Најниже вредности наведених карактеристика констатоване су за *S. ruthenicum* (151,9 μm и 175,8 μm , лице и наличје респ.). Највећом густином трихома на лицу и наличју поново се могао описати *S. zeleborii* (ГТСЛ, 35; ГТСН, 33) а најмањом *S. kindingeri* (17 и 17). У односу на маргиналне трихоме, није било разлика између анализираних таксона, док су се на основу дужине апикалних трихома *S. kindingeri* и *S. zeleborii* могли разликовати по већим дужинама истих (ДАС, 0,4 mm) у односу на *S. ruthenicum* и *S. leucanthum* (0,3 mm). Компаративно, *S. kindingeri* x *macedonicum* се могао разликовати по дужим трихомима лица и наличја, њиховој већој бројности, као и дужим маргиналним трихомима, односно краћим апикалним, у односу на парентални таксон. На нивоу целог узорка, дужина и густина трихома била је нижа на лицу у односу на наличје листова (**прилог 2-15**).

Високе вредности стандардне девијације забележене су за карактеристике дужине, ширине и броја епидермалних ћелија и дужину трихома у горњем делу лица и

наличја, док су најниже вредности истог параметра забележене за дужину маргиналних и апикалних трихома и ширину ћелија затварачица (**прилог 2-15**). На основу коефицијента варијације све карактеристике биле су умерено варијабилне, изузимајући дужину ћелија затварачица лица код *S. kindingeri* (ДЗ-СЛ, CV=9,4 %) и дужину ћелија затварачица наличја код *S. kindingeri* x *macedonicum* (ДЗ-СН, CV=9,2 %) (**прилог 2-15**) које су биле ниско варијабилне.

Одступање од нормалне расподеле, Колмогоров-Смирновим тестом, утврђено је за четири карактеристике (ШЕ-СЛ, БССЛ, ГТСЛ, ДАС) (**табела 5-25**). Статистичка значајност у разликама између средњих вредности свих карактеристика потврђена је Крускал-Валис и ANOVA тестовима. Густина трихома горњег дела лица може сматрати најадекватнијом (ГТСН, $N_{4,270}=117,82$) а дужина апикалних трихома (ДАС, $N_{4,270}=3,71$) најмање погодном за описивање разлика између анализираних таксона (**табела 5-25**).

Значајне разлике између таксона утврђене су на нивоу свих карактеристика *post-hoc* тестовима (**прилог 3-13**). Број епидермалних ћелија лица (БЕСЛ) и густина трихома горњег дела наличја (ГТСН) допринеле су разликама између највећег броја таксона, за разлику од дужине апикалних трихома (ДАС). Од сродних таксона најчешће се разликовао *S. zeleborii* док је супротно утврђено та *S. ruthenicum*. *Sempervivum kindingeri* x *macedonicum* се од паренталног таксона разликовао на основу 11 карактеристика (ДЕ-СЛ, ШЕ-СЛ, БЕСЛ, ДЗ-СЛ, БССЛ, ГТСЛ, ДЕ-СН, ШЕ-СН, БЕСН, ДЗ-СН, БССН) (**прилог 3-13**).

Епидермалне структуре средњих листова стабла се у квалитативном смислу нису разликовале у односу на исте структуре листова розете. Међутим, примећено је да су антиклинални зидови средњих листова *S. leucanthum* били изразито изувијани, што није случај код осталих таксона. Жлездани трихоми прекривали су не само лице и наличје средњих, већ и доњих и горњих листова стабла, као и само стабло. Такође, спорадично присуство нежлезданих звездастих трихома утврђено је код *S. leucanthum*. Број стома по mm² лица и наличја, као и њихова мања бројност на лицу, у сагласности је са литературним подацима (Ting & Gibbs, 1982; Thiede & Eggli, 2007; Chernetskyu, 2012; Moreira et al., 2012). У односу на листове розете, епидермалне и ћелије затварачице и трихоми на лицу и наличју листова стабла углавном су биле мање, а њихове густине веће, дужина маргиналних трихома такође је била мања а апикалних једнака оним на листовима розете. Имајући у виду да у доступној литератури податка о квантитативним

и квалитативним карактеристикама анализираних структура нема, представљени резултати могу се користити за детаљнију карактеризацију анализираних таксона.

Табела 5-25. Резултати Колмогоров-Смирнов, ANOVA и Крускал-Валис теста епидермалних карактеристика региона стабла таксона комплекса *S. ruthenicum*.

Карактеристика	Акр.	Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/Крускал-Валис	
		p^1	F/H ²	p^3
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-СЛ	> 0,20	19,70	***
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-СЛ	< 0,05	43,46	***
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине ⁴	БЕСЛ	> 0,20	34,63	***
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-СЛ	> 0,20	24,06	***
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-СЛ	> 0,20	6,95	***
Број стома на лицу по јединици површине ⁴	БССЛ	< 0,01	86,86	**
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-СЛ	> 0,20	19,17	***
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине ⁴	ГТСЛ	< 0,01	117,82	***
Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-СН	> 0,20	12,57	***
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-СН	> 0,20	11,37	***
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине ⁴	БЕСН	< 0,15	24,59	***
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-СН	> 0,20	13,46	***
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-СН	> 0,20	6,85	***
Број стома на наличју по јединици површине ⁴	БССН	< 0,10	24,34	***
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-СН	> 0,20	6,12	***
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине ⁴	ГТСН	< 0,10	44,33	***
Дужина маргиналних трихома	ДЖ-МС	< 0,15	12,13	**
Дужина апикалних трихома	ДАС	< 0,05	3,71	**

¹ p : статистичка значајност нормалности дистрибуције дате карактеристике, карактеристике са вредностима < 0,05 (болдирано) одступају од нормалне расподеле; ² F- ANOVA F тест (Фишеров коефицијент), H - Kruskal-Wallis H тест; ³ p : нивои статистичке значајности теста (* $p < 0,05$ – значајни, ** $p < 0,01$ – високо значајни, *** $p < 0,001$ – изузетно високо значајни, н.з. - нема значајности); ⁴ 1 mm².

5.7.4. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) епидермалних карактеристика региона стабла

PCA спроведена на нивоу свих епидермалних карактеристика листова стабла упутила је на висок степен интра- и интерпопулационе варијабилности. Прве две PC осе описале су 43,71 % варијабилности узорка, чему је прва оса (PC1) допринела са 32,26 % а друга (PC2) са 11,45 %. Дефинисању варијабилности по PC1 оси у највећој мери је допринео број епидермалних ћелија на лицу (БЕРН) док је у односу на PC2 то била дужина трихома у горњем делу лица (ДЖ-СН) иако ни једна од анализираних

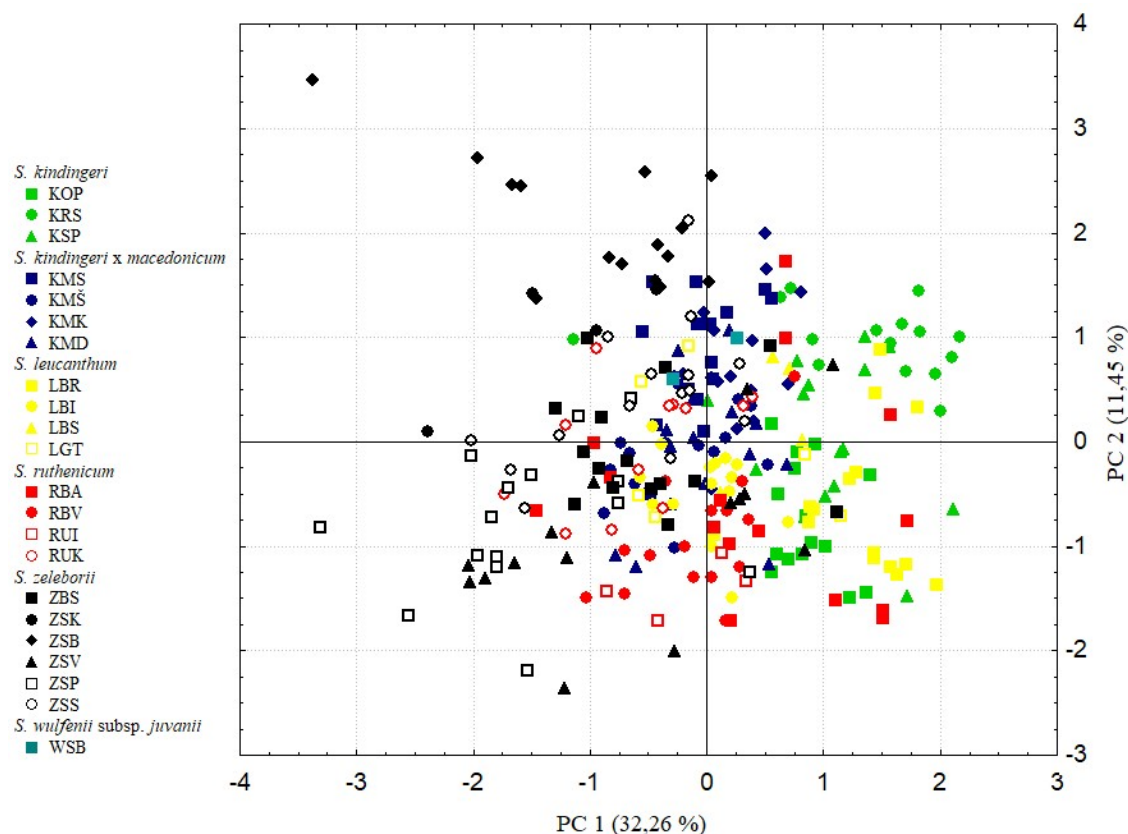
карактеристика у корелацији са другом осом није била дефинисана фактором корелације већим од 0,7 (табела 5-26).

Табела 5-26. Вредности оптерећења фактора корелације (PCA) и стандардизованих коефицијената (CDA) морфолошких карактеристика епидермалних структура региона стабла популација и таксона *S. ruthenicum* комплекса. Значајне вредности су болдиране.

Карактеристика	Акр.	PCA на нивоу популација		CDA на нивоу таксона			
				без хибридогеног и <i>outgroup</i> -е		са хибридогеним и <i>outgroup</i> -ом	
		PC1	PC2	CA1	CA2	CA1	CA2
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-СЛ	0,701	-0,009	-0,121	-0,590	-0,190	0,082
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-СЛ	0,707	-0,035	-0,014	0,863	-0,024	-0,384
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине ¹	БЕСЛ	-0,818	0,050	0,295	-0,657	0,395	0,534
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-СЛ	0,561	-0,156	-	-	-	-
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-СЛ	0,211	-0,400	-	-	-	-
Број стома на лицу по јединици површине ¹	БССЛ	-0,733	-0,004	0,375	0,589	0,298	-0,456
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-СЛ	-0,092	0,657	-	-	-	-
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине ¹	ГТСЛ	-0,558	0,170	-	-	-	-
Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-СН	0,687	0,097	-	-	-	-
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-СН	0,685	0,075	-	-	-	-
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине ¹	БЕСН	-0,822	-0,200	0,169	-0,117	0,193	0,434
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-СН	0,504	-0,175	-	-	-	-
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-СН	0,281	-0,370	-	-	-	-
Број стома на наличју по јединици површине ¹	БССН	-0,715	-0,185	0,339	0,321	0,258	-0,834
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-СН	-0,004	0,630	-	-	-	-
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине ¹	ГТСН	-0,679	-0,194	-	-	-	-
Дужина маргиналних трихома	ДЖ-МС	0,080	0,608	-	-	-	-
Дужина апикалних трихома	ДАС	-0,007	0,592	-	-	-	-
Eigen-вредности		5,807	2,061	0,818	0,037	0,724	0,106
% варијансе/кумулативне дискриминације		32,26	11,45	93,81	5,70	82,35	12,08

¹ -1 mm².

На датом графику (слика 5-34) значајнијих раздвајања нема. Међутим, уочено је делимично издвајање *S. kindingeri* популација у позитивном делу PC1 осе, као и позиционирање већине *S. zeleborii* индивидуа у негативном делу исте осе. Између популација таксона *S. kindingeri* уочена је тенденција издвајања популације са Радана (KRS) по PC2 оси, а слично је примећено и са популацијом таксона *S. zeleborii* са Бељанице (ZSB). У односу на PC2 осу већина анализираних индивидуа таксона *S. ruthenicum* позиционирала се у њеном негативном делу



Слика 5-34. Позиције популација *S. ruthenicum* комплекса у простору описаном првом и другом осом анализе главних компоненти (PCA) на нивоу епидермалних карактеристика региона стабла. Акроними популација корелисани су са истим у табели 4-1.

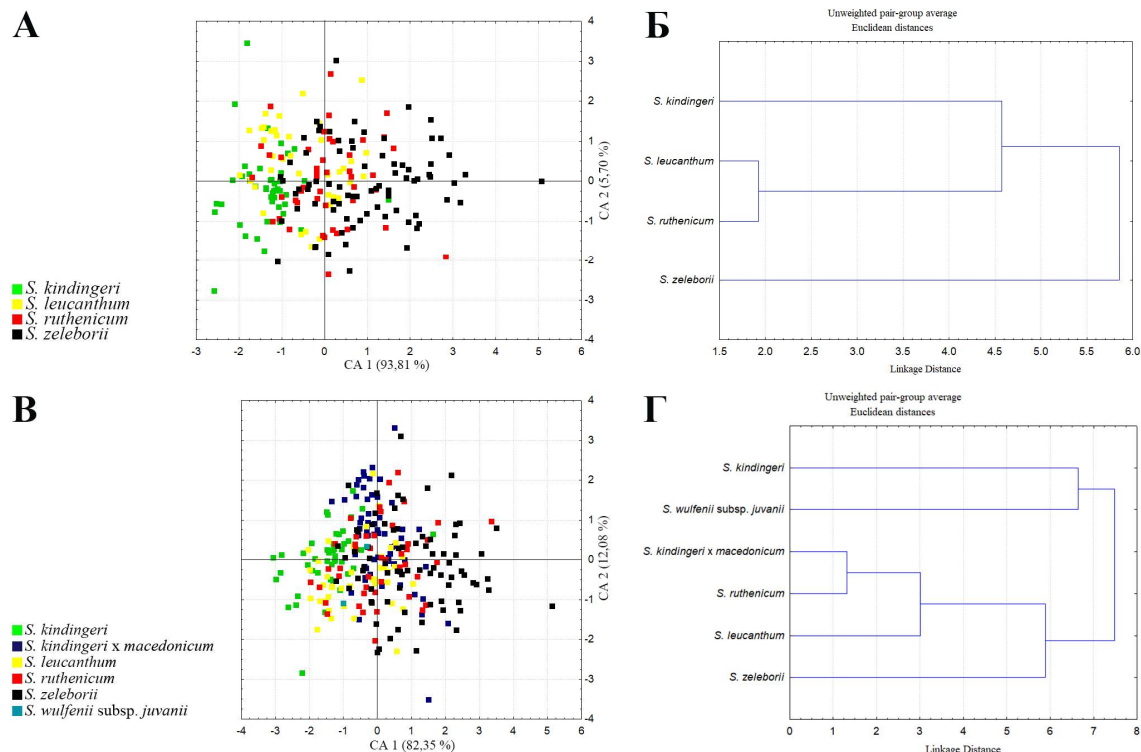
Структура варијабилности епидермалних карактеристика листова стабла може се описати као комплексна. Генерално, варијабилност на нивоу целог узорка била је висока, али на нивоу конкретних таксона и популација могло се уочити мање варирање. Нижи степен варијабилности био је уочен на нивоу популација таксона *S. kindingeri*. Супротно, највећи степен варијабилности био је изражен на нивоу таксона *S. ruthenicum* и *S. zeleborii* чије су индивидуе биле расуте готово по читавом графику. Раздвајање одређених популација у овој анализи било је примећено и на нивоу епидермалних карактеристика листова розете, што указује на коваријабилност епидермалних карактеристика ових региона.

CDA на нивоу таксона дефинисала је чак 99,51 % дискриминације, при чему је прва оса (CA1) била повезана са 93,81 % а друга (CA2) са 5,70 %. Дискриминацију по првој оси одредио је број стома на лицу (БССЛ) а дискриминацију по другој оси најзначајније је условила ширина епидермалних ћелија лица (ШЕ-СЛ) (табела 5-26). На датом дијаграму (слика 5-35А) у релацији са првом осом (CA1) уочљива је

дискриминација *S. kindingeri* у негативном, док су позиције индивидуа *S. zeleborii* показале назнаку груписања у позитивном делу ове осе. Иако раздвајање по првој оси постоји, истовремено је уочен и високи степен преклапања анализираних таксона, нарочито између индивидуа *S. ruthenicum*, које су заузеле интермедијарни положај на графику и индивидуа осталих таксона. У односу на СА2 није уочена дискриминација (слика 5-35А).

АНС је издвојила *S. leucanthum* и *S. ruthenicum* као блиске таксоне у оквиру једног кластера, који је показао већу блискост са *S. kindingeri* линијом, док је *S. zeleborii* био издвојен као таксон који се драстично разликовао од осталих (слика 5-35Б).

Представљене анализе су груписале таксоне на другачији начин у односу на анализе епидермалних карактеристика региона розете, указавши на веће разлике између *S. zeleborii* и сродних таксона, што је у сагласности и са *post-hoc* тестовима. Такође, представљени резултати поново указују на значајне разлике између таксона који се сматрају синонимима.



Слика 5-35. Мултиваријационе статистичке анализе на нивоу епидермалних карактеристика региона стабла *S. ruthenicum* комплекса: канонијска дискриминантна анализа (CDA; А – без хибридогеног и *outgroup* таксона; В – са хибридогеним и *outgroup* таксоном) и агломеративна хијерархијска кластер анализа (АНС; Б – без хибридогеног и *outgroup* таксона; Г – са хибридогеним и *outgroup* таксоном).

CDA која је обухватила и хибридогени и *outgroup* таксон, објаснила је 94,43 % укупне дискриминације на нивоу првих двеју оса (CA1 82,35 %; CA2 12,08 %). Дискриминација корелисана са првом осом условљена је бројем епидермалних ћелија на лицу (БЕСЛ) а по другој оси бројем стома на наличју (БЕСН) (табела 5-26). *Sempervivum kindingeri* x *macedonicum* заузео је централни део графика без изражене дискриминације у односу на прву или другу осу (слика 5-35В). *Sempervivum wulfenii* subsp. *juvanii* био је позициониран у негативном делу CA1 осе. Раздвајање осталих таксона пратило је већ утврђени образац дискриминације (слика 5-34А).

АНС је класификовала таксоне у сагласности са CDA: *S. kindingeri* x *macedonicum* био је најсличнији са *S. ruthenicum*, који су били део већег кластера заједно са *S. leucanthum* и *S. zeleborii*. Супротно досадашњим анализама, *S. wulfenii* subsp. *juvanii* није представљао најудаљенији таксон, обзиром да је формирао други кластера са *S. kindingeri* (слика 5-35Г). Међутим, ово може бити последица малог броја анализираних индивидуа *outgroup* таксона, а не стварних сличности у епидермалним карактеристикама листова стабла са *S. kindingeri*.

5.7.5. Варијабилност епидермалних структура региона цвасти и цвествова

Резултати дескриптивне статистике издвојили су *S. kindingeri* по највишим вредностима дужине трихома у горњем делу лица и наличја брактеја (ДЖ-ЛБ, 170,1 μm , ДЖ-НБ, 212,6 μm). Исти таксон издвојио се и по дужим апикалним трихомима брактеја (ДАБ, 0,3 mm) у односу на остале таксоне код којих је забележена једнака дужина ових трихома. Супротно, *S. ruthenicum* могао се описати најнижим вредностима трихома у горњем делу лица и наличја (115,2 μm и 153,7 μm). Дужина маргиналних трихома брактеја (ДЖ-МБ) била је једнака код свих таксона. Лице брактеја одликовало се краћим трихомима у односу на наличје. Код хибридогеног таксона трихоми лица, наличја и маргине брактеја били су дужи, а апикални једнаки са истим трихомима родитељског таксона (прилог 2-16).

На нивоу трихома круничних листића, исте дужине маргиналних трихома централних и средњих круничних листића забележене су за све таксоне (ДЖ-МЦК, ДЖ-МСК, 0,3 mm) (прилог 2-16). Дужина маргиналних трихома маргиналних круничних листића била је виша код *S. kindingeri* и *S. zeleborii* (ДЖ-ММК, 0,3 mm) у односу на *S.*

leucanthum и *S. ruthenicum* (0,2 mm). Дужине апикалних трихома централних, средњих и маргиналних круничних листића биле су поново једнаке код *S. kindingeri* и *S. zeleborii* (ДЖ-АЦК, ДЖ-АСК, ДЖ-АМК, 0,3 mm) и нешто веће од истих трихома код *S. leucanthum* и *S. ruthenicum* (0,2 mm). Хибридогени таксон од паренталног се разликовао само дужим маргиналним трихомима круничних листића централних и средњих цветова (0,4 mm), што је уједно била и највећа вредност ових карактеристика на нивоу целог узорка (**прилог 2-16**).

Дужина трихома централних, средњих и маргиналних прашника била је једнака како међусобно тако и на нивоу цветова свих испитиваних таксона укључујући и хибридогени (ДЖ-ЦФ, ДЖ-СФ, ДЖ-МФ, 0,2 mm) (**прилог 2-16**).

Анализиране карактеристике одликују се изузетно ниским вредностима стандардне девијације, која је код дужине трихома прашника често била једнака нули. Изузетак су дужина трихома у горњем делу лица и наличја брактеја (ДЖ-ЛБ, ДЖ-НБ) које су се одликовале високим вредностима овог статистичког параметра (**прилог 2-16**). У односу на коефицијент варијације, све карактеристике су биле умерено варијабилне, изузимајући дужину апикалних трихома централних и средњих круничних листића код *S. kindingeri* које су биле високо варијабилне (ДЖ-АЦК, CV=59,3 %; ДЖ-АСК, CV=60,0 %) (**прилог 2-16**).

Нормална расподела Колмогоров-Смирнов тестом није потврђена за три карактеристике (ДЖ-МСК, ДЖ-АЦК, ДЖ-АСК) (**табела 5-27**). Статистички значајне разлике између средњих вредности Крускал-Валис и ANOVA тестовима потврђене су за све карактеристике. Дужина апикалних трихома средњих круничних листића се може издвојити као она која на најбољи начин описује разлике између анализираних таксона (ДЖ-АСК, $H_{4,270}=44,57$) док се као најмање поуздана издвојила дужина трихома централних филамената (ДЖ-ЦФ, $F_{4,265}=4,68$) (**табела 5-27**).

Између анализираних таксона, *post-hoc* тестовима, утврђене су значајне разлике на нивоу свих карактеристика (**прилог 3-14**). Дужина трихома у горњем делу наличја брактеје (ДЖ-НБ) утицала је на разлике између највећег броја таксона супротно дужини трихома централних филамената (ДЖ-ЦФ). У односу на сродне таксоне најчешће се разликовао *S. kindingeri* x *macedonicum*, односно *S. ruthenicum*, а најређе *S. leucanthum*. У односу на парентални таксон *S. kindingeri* x *macedonicum* се могао разликовати на основу 6 карактеристика (ДЖ-ГБ, ДЖ-МБ, ДЖ-МЦК, ДЖ-МСК, ДЖ-ММК, ДЖ-АМК).

Табела 5-27. Резултати Колмогоров-Смирнов, ANOVA и Крускал-Валис теста квантитативних епидермалних карактеристика региона цвасти и цветова таксона комплекса *S. ruthenicum*.

Карактеристика	Акр.	Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/Крускал-Валис	p^3
		p^1	F/H ²	
Дужина трихома у горњем делу лица брактеје	ДЖ-ЛБ	> 0,20	31,26	***
Дужина трихома у горњем делу наличја брактеје	ДЖ-НБ	> 0,20	37,68	***
Дужина маргиналних трихома брактеја	ДЖ-МБ	> 0,20	18,71	***
Дужина апикалних трихома брактеја	ДАБ	> 0,20	12,53	***
Дужина маргиналних трихома централних круничних листића	ДЖ-МЦК	< 0,10	9,61	***
Дужина маргиналних трихома средњих круничних листића	ДЖ-МСК	< 0,01	21,74	***
Дужина маргиналних трихома маргиналних круничних листића	ДЖ-ММК	> 0,20	16,17	***
Дужина трихома апикалног дела централних круничних листића	ДЖ-АЦК	< 0,01	28,76	***
Дужина трихома апикалног дела средњих круничних листића	ДЖ-АСК	< 0,01	44,57	***
Дужина трихома апикалног дела маргиналних круничних листића	ДЖ-АМК	> 0,10	14,90	***
Дужина трихома централних филамената	ДЖ-ЦФ	< 0,10	4,68	**
Дужина трихома средњих филамената	ДЖ-СФ	> 0,20	5,73	***
Дужина трихома маргиналних филамената	ДЖ-МФ	> 0,20	5,11	***

¹ p : статистичка значајност нормалности дистрибуције дате карактеристике, карактеристике са вредностима < 0,05 (болдирано) одступају од нормалне расподеле; ² F- ANOVA F тест (Фишеров коефицијент), H - Kruskal-Wallis H тест; ³ p : нивои статистичке значајности теста (* p < 0,05 – значајни, ** p < 0,01 – високо значајни, *** p < 0,001 – изузетно високо значајни, н.з. - нема значајности).

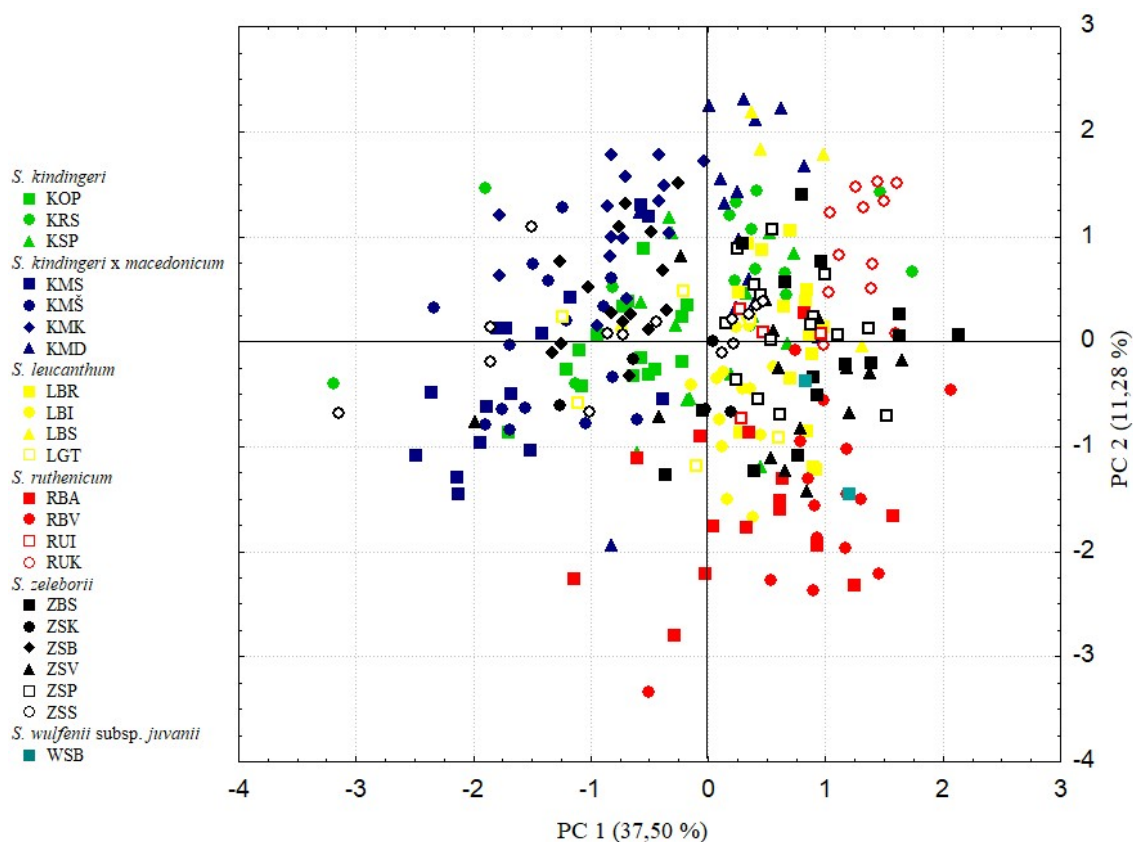
Сви делови цвасти и цветова, осим нектарија, одликовали су се присуством трихома који се квалитативно нису разликовали од трихома листова розете и стабла. Крунични листићи имали су трихоме, како на маргиналном и апикалном делу, тако и на наличју, што је у сагласности са описима у идентификационим кључевима (Velev, 1970; Hagemann, 1986; Micevski, 1998; t Hart, 2002). Маргинални делови круничних листића били су прекривени трихомима варијабилне дужине од своје базе до апикалног дела, или у горње две трећине маргина, што је било варијабилно како на интер- тако и на интраспецијском нивоу, али и на нивоу круничних листића у оквиру једног цвета. Филаменти прашника су се одликовали присуством трихома у свом базалном делу.

5.7.6. Мултиваријантне статистичке анализе (РСА, CDA, АНС) епидермалних карактеристика региона цвасти и цветова

Прве две РСА осе објасниле су 48,78 % (PC1 37,50 %; 11,28 %) варијабилности узорка. Прва оса била је одређена дужином маргиналних трихома маргиналних круничних листића (ДЖ-ММК) док је на варијабилност друге осе најзначајније утицала дужина трихома у горњем делу наличја брактеје (ДЖ-НБ) (табела 5-28). У релацији са првом осом (PC1), иако јасних раздвајања није било, приметне су назнаке груписања популација *S. kindingeri* x *macedonicum* у негативном, односно *S. leucanthum* и *S. ruthenicum* популација у позитивном делу ове осе. У односу на другу осу (PC2) значајнијих раздвајања није било. Међутим, на интраспецијском нивоу могуће је уочити издвајање индивидуа украјинских *S. ruthenicum* популација (RUK, RUK) у позитивном делу друге осе, у односу на популације балканског распрострањена (RBA, RBV) које су се груписале у негативном делу исте осе. Такође, у позитивном делу прве и друге осе уочљиво је издвајање популација *S. kindingeri* са Радана (KRS) и *S. kindingeri* x *macedonicum* са Дурловог потока (KMD) у односу на остале популације ових таксона које су се нашле у негативним деловима ових оса (слика 5-36). Резултати су поново указали на разлике у варијабилности истих популација као и у већини претходних анализа што даље указује да овакви, поновљени, обрасци нису последица насумичних флуктуација у одређеним подскуповима података или методолошког приступа. Оваква варијабилност наведених популација, како је већ наглашено, може указати на њихову генетску дивергенцију која може бити последица прилагођавања микроклиматским условима у природним стаништима. Додатно, раздвајање балканских и украјинских *S. ruthenicum* популација може одражавати географске баријере, тј. изолацију удаљеношћу, историјски и локални проток гена или потенцијално хибридогено порекло одређених популација.

Табела 5-28. Вредности оптерећења фактора корелације (PCA) и стандардизованих коефицијената (CDA) карактеристика епидермалних структура региона цвасти и цветова популација и таксона *S. ruthenicum* комплекса. Значајне вредности су болдиране.

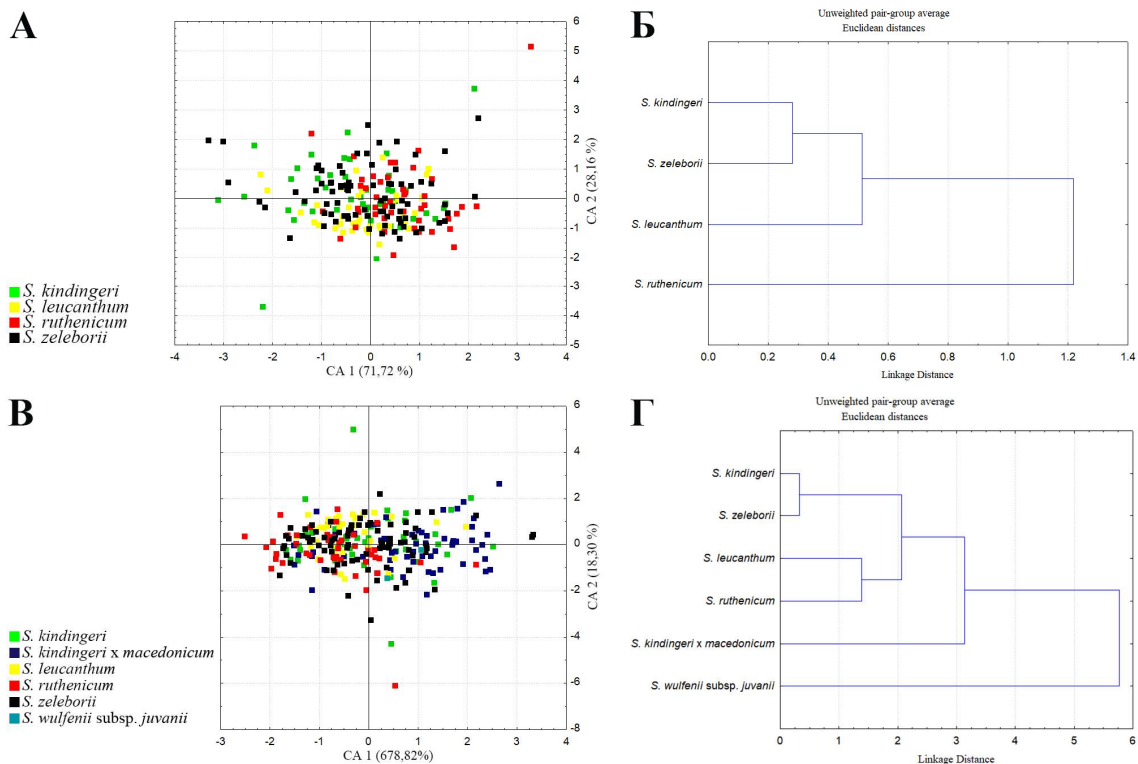
Карактеристика	Акр.	PCA на нивоу популација		CDA на нивоу таксона			
				без хибридогеног и <i>outgroup</i> -е		са хибридогеним и <i>outgroup</i> -ом	
		PC1	PC2	CA1	CA2	CA1	CA2
Дужина трихома у горњем делу лица брактеје	ДЖ-ЛБ	-0,570	0,550	-	-	-	-
Дужина трихома у горњем делу наличја брактеје	ДЖ-НБ	-0,363	0,620	-	-	-	-
Дужина маргиналних трихома брактеја	ДЖ-МБ	-0,629	0,365	-	-	-	-
Дужина апикалних трихома брактеја	ДАБ	-0,372	0,452	-	-	-	-
Дужина маргиналних трихома централних круничних листића	ДЖ-МЦК	-0,739	-0,230	0,664	1,099	0,198	-1,285
Дужина маргиналних трихома средњих круничних листића	ДЖ-МСК	-0,760	-0,212	-0,433	-0,573	0,050	0,835
Дужина маргиналних трихома маргиналних круничних листића	ДЖ-ММК	-0,767	-0,021	-1,008	0,192	0,846	0,413
Дужина трихома апикалног дела централних круничних листића	ДЖ-АЦК	-0,630	-0,089	-	-	-	-
Дужина трихома апикалног дела средњих круничних листића	ДЖ-АСК	-0,636	-0,041	-	-	-	-
Дужина трихома апикалног дела маргиналних круничних листића	ДЖ-АМК	-0,679	0,050	-	-	-	-
Дужина трихома централних филамената	ДЖ-ЦФ	-0,553	-0,297	-	-	-	-
Дужина трихома средњих филамената	ДЖ-СФ	-0,609	-0,320	-	-	-	-
Дужина трихома маргиналних филамената	ДЖ-МФ	-0,483	-0,376	-	-	-	-
Eigen-вредности		4,875	1,466	0,108	0,043	0,256	0,060
% варијансе/кумулативне дискриминације		37,50	11,28	71,72	28,16	78,82	18,30



Слика 5-36. Позиције популација комплекса *S. ruthenicum* у простору описаном првом и другом осом анализе главних компоненти (PCA) на нивоу епидермалних карактеристика региона цвасти и цветова. Акроними популација корелисани су са истим у **табели 4-1**.

CDA на нивоу таксона је описала високи степен дискриминације, где су прве две осе биле одговорне за чак 99,88 % исте (CA1 71,72 %; CA2 28,16 %). На графику, јасне групе таксона нису биле формиране, пошто је већина индивидуа формирала релативно хомогену групу. Ипак, примећено је да је већина *S. ruthenicum* индивидуа била позиционирана у позитивном делу CA1 осе, чему је највише допринела дужина маргиналних трихома маргинални круничних листића (ДЖ-ММК) (**слика 5-37А, табела 5-28**). У односу на другу осу (CA2) могла се уочити дискриминација *S. leucanthum* у негативном делу исте, условљена дужином маргиналних трихома централних круничних листића (ДЖ-МЦК).

АНС на основу овог сета података је поново истакла не тако блиске односе између *S. kindingeri* и *S. leucanthum*, тј. *S. zeleborii* и *S. ruthenicum*. Као што види на фенограму (**слика 5-37Б**), *S. kindingeri* и *S. zeleborii* били су обухваћени једним кластером, који је био сличнији таксону *S. leucanthum*, док је *S. ruthenicum* представљао најудаљенију линију.



Слика 5-37. Мултиваријационе статистичке анализе на нивоу епидермалних карактеристика региона цвасти и цветова таксона *S. ruthenicum* комплекса: канонијска дискриминантна анализа (CDA; А – без хибридогеног и *outgroup* таксона; В – са хибридогеним и *outgroup* таксоном) и агломеративна хијерархијска кластер анализа (АНС; Б – без хибридогеног и *outgroup* таксона; Г – са хибридогеним и *outgroup* таксоном).

На нивоу целокупног узорка, прве две канонијске осе описале су 97,12 % дискриминације (CA1 78,82%; CA2 18,30 %). *Sempervivum kindingeri* x *macedonicum* и *S. wulfenii* subsp. *juvanii* одвојили су се у позитивном делу прве осе (CA1), са изузетком мањег броја индивидуа хибридогеног таксона које су биле позициониране у негативном делу исте (слика 5-37В). У односу на CA2 осу примећена је значајнија дискриминација само *outgroup* таксона, смештеног у њеном негативном делу. На нивоу осталих таксона, нешто већи степен дискриминације уочен је за *S. leucanthum* и *S. ruthenicum* чији је већи број индивидуа заузео негативни део прве осе, иако сви таксони формирају релативно хомогену групу, са високим степеном преклапања (слика 5-37В).

АНС је груписала таксоне на сличан начин као и у претходном случају: *S. kindingeri* и *S. zebeborii* су формирали кластер сличнији кластеру који је обухватио *S. leucanthum* и *S. ruthenicum*, док су *S. kindingeri* x *macedonicum*, а нарочито *S. wulfenii* subsp. *juvanii*, били издвојени као таксони са израженим разликама у карактеристикама епидермалних структура цветова у односу на претходне (слика 5-37Г). Оваква релација

је очекивана, и указује на већу блискост и оправданост издвајања осталих таксона у испитивани комплекс. Изражене разлике између хибридогеног и паренталног таксона, који су били блиско повезан само на нивоу морфолошких карактеристика розете, указују на различите обрасце наслеђивања и потенцијално већу сличност карактеристика репродуктивног региона са другом паренталном популацијом, тј. врстом.

5.8. Анализе карполошких карактеристика таксона комплекса *S. ruthenicum*

5.8.1. Варијабилност квантитативних карполошких карактеристика

На нивоу квантитативних карактеристика плодова и семена, највећа средња вредност дужине плода утврђена је код *S. leucanthum* (ДП, 5,6 mm) а најмања код *S. zeleborii* (5,3 mm). Најширим плодовима одликовао се *S. zeleborii* (ШП, 1,8 mm) а најужим *S. ruthenicum* (1,6 mm). На нивоу семена, дужина семена код *S. kindingeri* и *S. ruthenicum* била је једнака (ДС, 0,7 mm) и нешто нижа од дужине семена *S. leucanthum* и *S. zeleborii* (0,8 mm). Ширина семена била је једнака код свих таксона (0,4 mm) (**прилог 2-17**). Вредности истих карактеристика хибридогеног таксона биле су углавном ниже у односу на парентални таксон.

Карактеристике плодова одликовале су се умереним до високим а карактеристике семена ниским вредностима стандардне девијације, која је на нивоу ширине семена често била једнака нули (**прилог 2-17**). Тестиране карактеристике су, уопштено, биле умерено варијабилне, узимајући у обзир вредности коефицијента варијације. Као ниско варијабилне издвојиле су се дужина плода код *S. kindingeri* и *S. ruthenicum* (ДП, CV=9,10 % и 9,80 %, респ.) тј. дужина и ширина семена код *S. kindingeri* (ДС, CV=8,40 %; ШС, CV=9,50 %) и *S. zeleborii* (ДС, CV=9,00 %) (**прилог 2-17**).

Нормална расподела утврђена је за све карактеристике (**табела 5-29**). ANOVA је указала на значајне разлике у средњим вредностима тестираних карактеристика где је ширина семена најадекватније описивала разлике између таксона (ШС, $F_{4,265}=21,22$) за разлику од дужине плода (ДП, $F_{4,265}=5,42$) (**табела 5-29**).

Post-hoc тест истакао је значајне разлике између таксона на бази свих карактеристика (**прилог 3-15**). На бази дужине семена (ДС) могао се, међусобно, разликовати највећи број таксона, док је обратно утврђено за дужину плода (ДП). *Sempervivum zeleborii* се најчешће могао разликовати од сродних таксона за разлику од

S. kindingeri. У односу парентални таксон *S. kindingeri* x *macedonicum* се разликовао само на основу ширине плода (ШП).

У литератури су доступни ограничени описи плодова и семена. Тако, Răvăruf (1965) и 't Hart (2002) наводе дужину плодова од 5 mm, тј. семена од 0,5 mm, за *S. ruthenicum*. Micevski (1998) истиче да је дужина плодова код *S. kindingeri* 7 mm, док Velev (1970) семена *S. leucanthum* и *S. zeleborii* описује дужином од 0,5 mm. Добијене вредности наведених карактеристика углавном су ниже у односу на горе наведене, осим у погледу дужине плодова *S. ruthenicum* која је била већа од оних у литератури.

Табела 29. Резултати Колмогоров-Смирнов, ANOVA и Крускал-Валис теста квантитативних карполошких карактеристика таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/Крускал-Валис	
		p^1	F/H ²	p^3
Дужина плода	ДП	> 0,20	5,42	***
Ширина плода	ШП	> 0,20	12,25	***
Дужина семена	ДС	> 0,20	11,50	***
Ширина семена	ШС	> 0,20	21,22	***

¹ p : статистичка значајност нормалности дистрибуције дате карактеристике, карактеристике са вредностима < 0,05 (болдирано) одступају од нормалне расподеле; ² F- ANOVA F тест (Фишеров коефицијент), H - Kruskal-Wallis H тест; ³ p : нивои статистичке значајности теста (* $p < 0,05$ – значајни, ** $p < 0,01$ – високо значајни, *** $p < 0,001$ – изузетно високо значајни, н.з. - нема значајности).

5.8.2. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) карполошких карактеристика

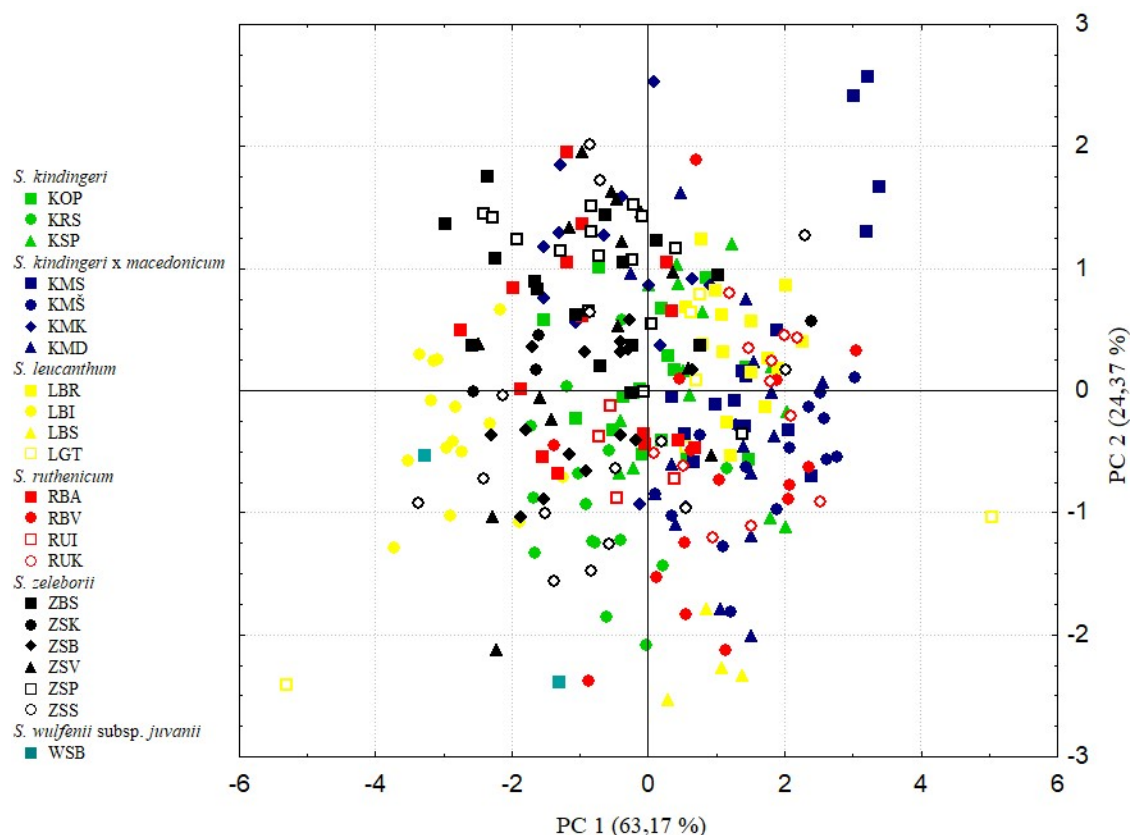
На нивоу карполошких карактеристика, анализа главних компоненти (PCA) истакла је да прве две осе описују 87,54 % варијабилности узорка. Прва оса (PC1 63,17 %) била је условљена дужином семена (ДС) док је варијабилности друге осе (PC2 24,37 %) највише допринела дужина плода (ДП) (**табела 5-30**). Везано са првом осом уочено је издвајање популација *S. zeleborii*, као и *S. kindingeri* x *macedonicum* са Дурловог потока (KMD), *S. leucanthum* са Источне Старе планине (LBI) и балканских популација *S. ruthenicum* (RBA, RBV) у негативном делу (**слика 5-38**). У односу на другу осу јаснијих издвајања није било.

Издавање наведених популација поново може указати на њихову другачију генетичку основу у односу на друге популације истих таксона, обзиром да је фенотипска пластичност семена узрокована факторима средине минимална (Barthlott, 1981; Zorić et al., 2010). Међутим, у студијама новијег датума примећена је специјес-специфична

корелација између надморске висине и величине семена, односно са повећањем надморске висине величина семена се код појединих врста повећава док се код других смањује (Olejniczak et al., 2018; Wang et al., 2021). Такође, одређене студије указују да семена испољавају високу интерспецијску варијабилност проузроковану лонгитудиналним градијентом дистрибуције таксона (Zhao et al., 2022). Све претходно наведено може бити повезано са различитим обрасцима варијабилности у оквиру наведених популација.

Табела 5-30. Вредности оптерећења фактора корелације (PCA) и стандардизованих коефицијената (CDA) карактеристика епидермалних структура региона цвасти и цветова популација и таксона *S. ruthenicum* комплекса. Значајне вредности су болдиране.

Карактеристика	Акр.	PCA на нивоу популација		CDA на нивоу таксона			
		PC1	PC2	без хибридогеног и <i>outgroup</i> -е		са хибридогеним и <i>outgroup</i> -ом	
Дужина плода	ДП	-0,593	-0,738	-0,572	0,279	-0,195	0,685
Ширина плода	ШП	-0,823	-0,308	0,576	-0,288	0,514	-0,043
Дужина семена	ДС	-0,893	0,328	-0,921	-1,547	-0,918	0,977
Ширина семена	ШС	-0,837	0,477	1,396	0,865	1,420	-0,590
Eigen-вредности		2,527	0,975	0,436	0,096	0,430	0,158
% варијансе/кумулативне дискриминације		63,17	24,37	75,53	17,43	63,35	23,33

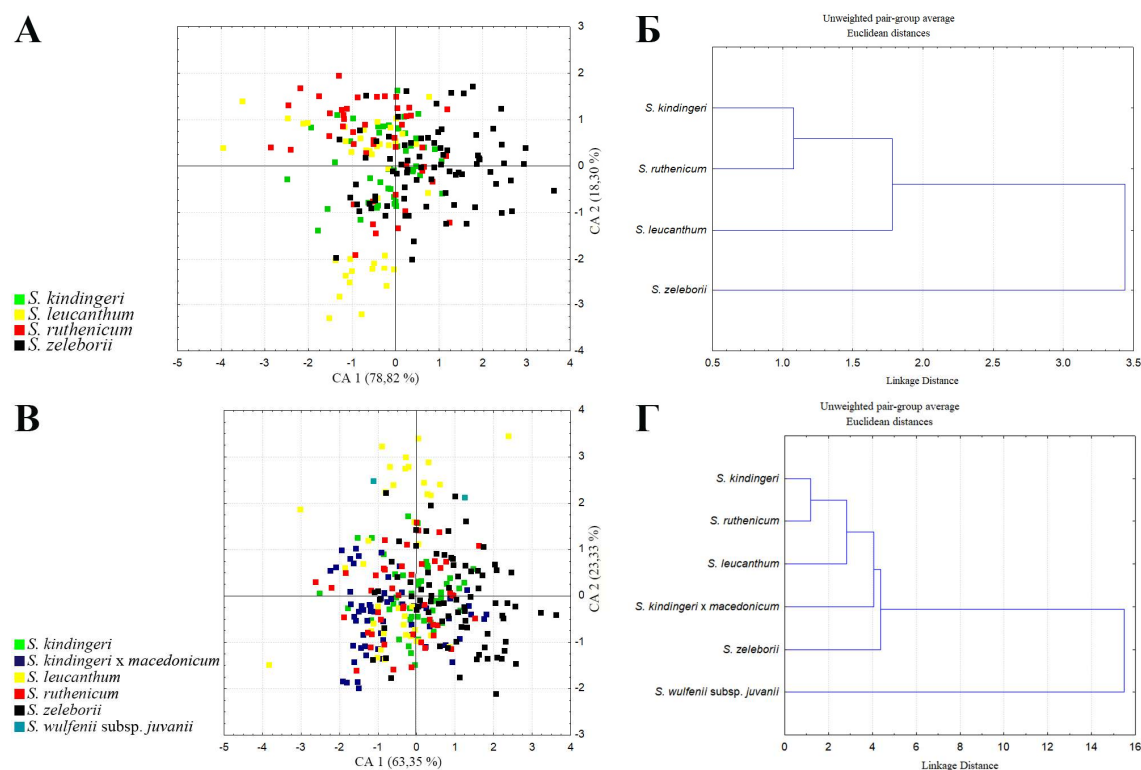


Слика 5-38. Позиције популација *S. ruthenicum* комплекса у простору описаном првом и другом осом анализе главних компоненти (PCA) на нивоу квантитативних карполошких карактеристика. Акроними популација корелисани су са истим у **табели 4-1**.

Прве две осе (CA1, CA2) канонијске дискриминантне анализе (CDA) прелиминарно класификованих таксона, биле су одговорне за 92,96 % дискриминације. Ширина (ШС), односно дужина (ДС), семена у највећој мери су допринеле дискриминацији по првој и другој оси (**табела 5-30**). У релацији са првом осом (CA1 75,53 %), иако са доста преклапања, уочена је дискриминација *S. leucanthum* у негативном, односно *S. zeleborii* у позитивном делу (**слика 5-39А**). У односу на другу осу (CA 17,43 %) дискриминације није било. Међутим, у односу на ову осу уочена је значајна дискриминација између једног дела *S. leucanthum* и *S. ruthenicum* индивидуа које су се груписале у негативном делу друге осе, у односу на преостали, већи број индивидуа ових таксона који је био груписан у позитивном делу исте (**слика 5-39А**). CDA је по први пут истакла овакву дискриминацију, указујући на високу интраспецијску варијабилност у оквиру таксона *S. leucanthum* и *S. ruthenicum*. Обзиром на таксономски значај ове анализе, добијени резултати могу указивати на постојање хибридогених или

криптичних популација у оквиру ова два таксона, које се на основу већине других морфолошких и епидермалних карактеристика нису разликовале.

АНС је објединила *S. kindingeri* и *S. ruthenicum* у један кластер, који је већу сличност показао са *S. leucanthum* него са *S. zeleborii* који је био најудаљенији у односу на сродне таксоне (слика 5-39Б).



Слика 5-39. Мултиваријационе статистичке анализе на нивоу квантитативних карполошких карактеристика *S. ruthenicum* комплекса: канонијска дискриминантна анализа (CDA; **A** – без хибридогеног и *outgroup* таксона; **C** – са хибридогеним и *outgroup* таксоном) и агломеративна хијерархијска кластер анализа (АНС; **B** – без хибридогеног и *outgroup* таксона; **D** – са хибридогеним и *outgroup* таксоном).

CDA на нивоу целог узорка описала је 88,68 % дискриминације (CA1 63,35 %; CA2 23,33 %). Дискриминација прве осе била је повезана са ширином (ШС), а друге са дужином (ДС) семена (табела 5-30). Већина *S. kindingeri* x *macedonicum* индивидуа издвојило се у негативном делу прве CA1 осе, док се одређени број груписао у позитивном делу исте, при чему је преклапање обе групе индивидуа са паренталним таксоном било слабо изражено. Са друге стране, *S. wulfenii* subsp. *juvanii* показао је дискриминацију корелисану са CA2 осом, заузевши њен позитиван део (слика 5-39C). Остали таксони формирали су хетерогену групу, са тенденцијом издвајања индивидуа *S.*

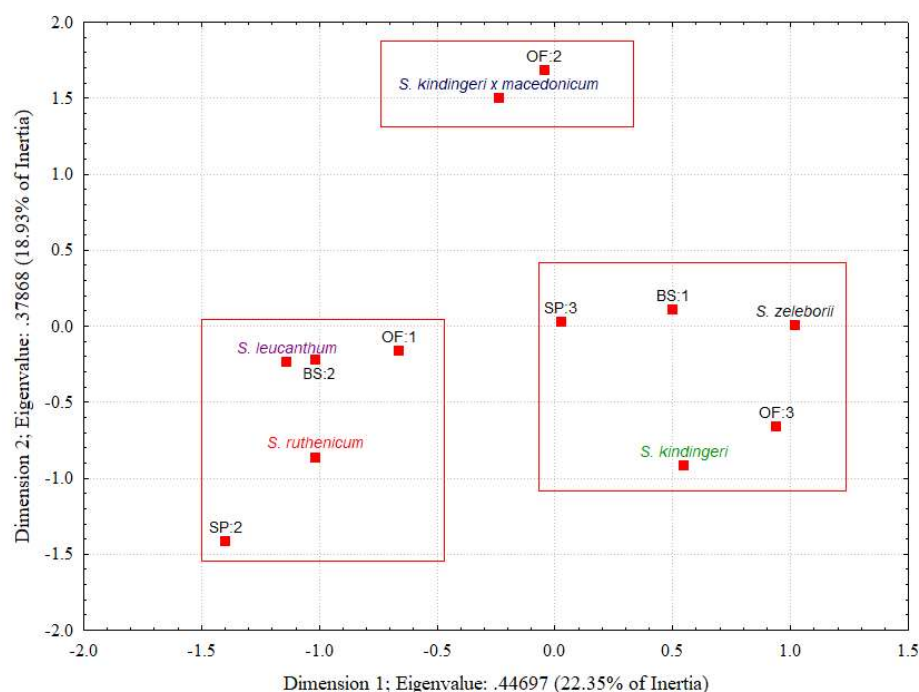
zeleborii у позитивном делу прве осе, при чему је примећено и формирање две групе *S. leucanthum* индивидуа које су биле одвојене у односу на другу канонијску осу (слика 5-39В).

АНС је груписала таксоне у сагласности са CDA, при чему се *S. kindingeri* х *macedonicum* значајно разликовао од паренталног таксона зауевши интермедијарни положај на фенограму између групе која је обухватила *S. kindingeri*, *S. ruthenicum* и *S. leucanthum* и линије *S. zeleborii*. Очекивано, *S. wulfenii* subsp. *juvanii* издвојио се као најразличитији таксон (слика 5-39Г).

5.8.3. Анализа квалитативних карполошких карактеристика (МСА)

Анализирана стања квалитативних карактеристика плодова и семена условила су формирање три групе, при чему је свака била одређена сетом стања која се нису јављала у другим групама. Као и у пертходним анализама, *S. leucanthum* и *S. ruthenicum* издвојили су се на основу трихома плода који су били присутни до стилуса, његовог усправног положаја (ОФ:1; СП:2) и тамно браон боје семена (БС:2). Супротно, у позитивном делу прве осе груписали су се *S. kindingeri* и *S. zeleborii*, чије су позиције биле асоциране са на десно (ка леђној страни) повијеним стилусом плода, трихомима које су ишли до његове 2/3 (СП:3; ОФ:3) и светло браон семенима (БС:1) (слика 3-40). На крају, *S. kindingeri* х *macedonicum* издвојио се од осталих таксона, а нарочито од родитељског, по доминирајућој карактеристици трихома које су ишле до 1/3 стилуса плода (ОФ:2).

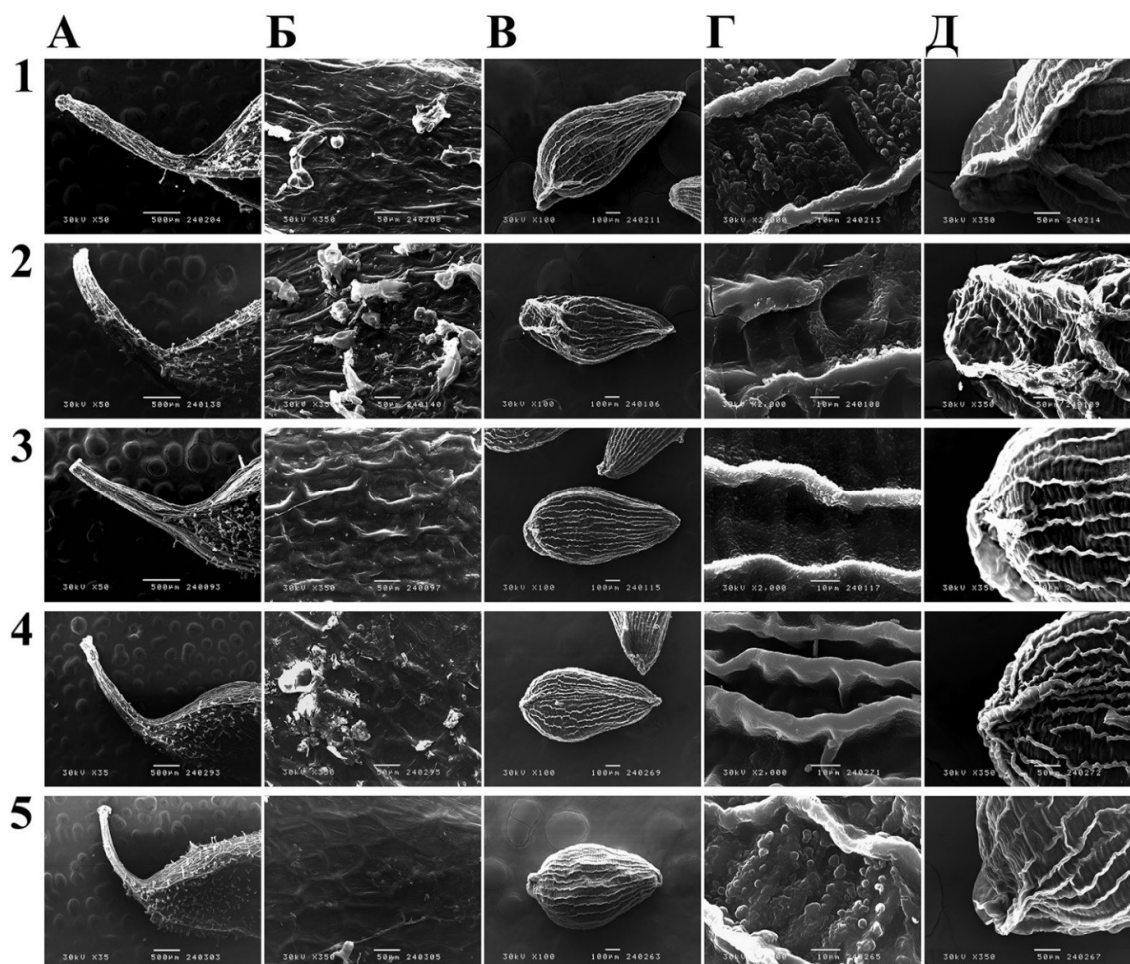
Таксони овог комплекса могу се описати кифокарпним подовима, код којих су зрели мешкови дивергентни, тј. раздвојени готово у звездастом облику, са стилусом који је повијен ка спољашњој страни плода. Семена свих анализираних таксона била су пириформног (крушкастог) облика, па ова карактеристика није разматрана у претходној анализи



Слика 5-40. Позиције стања квалитативних карполошких карактеристика таксона *S. ruthenicum* комплекса у простору описаном I и II кореспондентном осом (кодови стања дати су у **табели 1-2**).

5.8.4. Микроморфолошке карактеристике плодова и семена

Анализа микроморфолошких структура плодова и семена таксона *S. ruthenicum* комплекса је први пут представљена у овом истраживању. Микрографије плодова указале су на општу униформност микроморфолошких структура плодова без већих разлика на интерспецијском нивоу. Површина плодова била је прекривена жлезданим трихомима који су били присутни у горњој половини плодова, идући до стилуса или до његове половине. Код појединих таксона трихоми су били гушћи на дорзалној страни и вентралном шаву плода (**слика 5-41А**). Генерално, плодови су били изграђени од издужених, полигоналних ћелија, са релативно равним или благо изувијаним антиклиналним зидовима. Површина плодова, као и код таксона претходног комплекса, била је прекривена дебелим, компактним, континуираним слојем епикутуларног воска, са донекле дебљим слојем у нивоу антиклиналних зидова што је условило мрежасте изглед површине плодова. На површини су веома често уочавани издужени кристали или грануле воска, некада само у нивоу антиклиналних зидова, као и хоризонталне воштане љуспе неправилног облика и мање-више равних ивица на местима пуцања воштаног слоја (**слика 5-41Б**).



Слика 5-41. SEM микрографије плодова и семена таксона *S. ruthenicum* комплекса (1 – *S. kindingeri*; 2 – *S. kindingeri* x *macedonicum*; 3 – *S. leucanthum*; 4 – *S. ruthenicum*; 5 – *S. zeleborei*): **А** – горњи део и стилус (кљун) плода са трихомима; **Б** – детаљи зида плодова са депозитима воска; **В** – изглед семена; **Г** – изглед лонгитудиналних ребара и анастомоза са гранулама воска; **Д** – набор семењаче у халазном региону (халазна корона) (фото: Миљковић, М., Јовановић, М. 2024).

На микрографијама семена уочава је јасно изражена орнаментика семењаче у виду ребара која се пружају лонгитудинално између халазног и микропиларног региона (слика 5-41В). Анастомозе, односно набори семењаче између ребара, су добро изражене, дајући семењачи изглед „мердевина“. Између врста уочене су мале разлике у односу на израженост ребара, па су се семена *S. ruthenicum* одликовала нешто нижим ребрима. Површини семена била је прекривена изразито дебелим, континуираним слојем епikuтикуларног воска, који је често био дебљи у нивоу ребара. На појединим местима, а нарочито на ребрима, уочени су прекиди у слоју епikuтикуларног воска. Такође, површина семењаче била је изразито гранулисана, усред присуства појединачних куглица воска, које су се често груписале и градиле структуре у виду љуспи (слика 5-

41Г). Степен гранулисаности семена био је варијабилан како на интер- тако и на интраспецијском нивоу. Микропиларни и халазни регион одликовао се издуженим, набораним, наставцима семењаче, а понекада се могла уочити и рафа (слика 5-41Д). Халазна корона била је мање изражена код *S. leucanthum* и *S. zeleborii*, али су варирања у њеној дужини уочена и у оквиру семена једног таксона.

У односу на поделу коју су предложили 't Hart и Berendsen (1980), семена овог комплекса припадају бипапилатном типу, односно латикостатном или тектокоостатном подтипу. Немогућност сврставања анализираних семена у један од два наведених подтипова последица је постојања веома широких ребара и изражене гранулисаности семењаче. Ширина ребара анализираних таксона износила је од 35,20 (*S. ruthenicum*) до 46,30 (*S. zeleborii*) односно 50,20 μm (*S. kindingeri* x *macedonicum*). У односу *outgroup* таксоне (*S. wulfenii* subsp. *juvanii*, *S. rupestre*, *J. heuffelli*), плодови овог комплекса разликују се по знатно гушћим трихомима док се семена разликују по знатно мањој гранулисаности семењаче у односу на *S. wulfenii* subsp. *juvanii*, тј. израженијој гранулисаности у односу на *S. rupestre* и *J. heuffelli* и нижим ребрима у односу на *S. rupestre* (прилог 4-3).

5.9. Палинолошке анализе таксона комплекса *S. ruthenicum*

5.9.1. Варијабилност квантитативних карактеристика поленових зрна

На нивоу квантитативних карактеристика поленових зрна, највишом средњом вредношћу поларног дијаметра одликовао се *S. ruthenicum* (П, 26,0 μm) а најнижом *S. zeleborii* (23,7 μm). Супротно, највишим вредностима екваторијалног дијаметра могао се описати *S. zeleborii* (Е, 20,9 μm) а најнижим *S. ruthenicum* (18,8 μm). Највећа вредност односа поларног и екваторијалног дијаметра забележена је код *S. ruthenicum* (П/Е, 1,5) а најнижа код *S. leucanthum* (0,8). Хибридогени таксон одликовао се вишим вредностима ових карактеристика у односу на парентални (прилог 2-18).

Све карактеристике, на основу вредности стандарде девијације и коефицијента варијације, биле су умерено варијабилне. Једино одступање уочено је на нивоу поларног дијаметара који је код *S. kindingeri* био ниско варијабилан (П, CV=8,3 %) (прилог 2-18).

Колмогоров-Смирнов тест потврдио је одступање од нормалне расподеле за карактеристике поларни дијаметар (П) и однос поларног и екваторијалног дијаметра (П/Е). Крускал-Валис и ANOVA су показали да статистички значајне разлике у средњим

вредностима постоје на нивоу свих карактеристике, где је однос поларног и екваторијалног дијаметра био најзначајнији (П/Е, $H_{4,630}=28,30$) а поларни дијаметар најмање погодан за описивање разлика између таксона (П, $H_{4,630}=10,95$) (табела 5-31).

Табела 31. Резултати Колмогоров-Смирнов, ANOVA и Крускал-Валис теста квантитативних карактеристика поленових зрна таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	Колмогоров-Смирнов тест	ANOVA/Крускал-Валис	
		p^1	F/H ²	p^3
Поларни дијаметар	П	< 0,01	10,95	*
Екваторијални дијаметар	Е	< 0,20	16,74	***
Однос поларног и екваторијалног дијаметра	П/Е	< 0,01	28,30	***

¹ p : статистичка значајност нормалности дистрибуције дате карактеристике, карактеристике са вредностима < 0,05 (болдирано) одступају од нормалне расподеле; ² F- ANOVA F тест (Фишеров коефицијент), H - Kruskal-Wallis H тест; ³ p : нивои статистичке значајности теста (* $p < 0,05$ – значајни, ** $p < 0,01$ – високо значајни, *** $p < 0,001$ – изузетно високо значајни, н.з. - нема значајности).

Post-hoc тестови показали су да се таксони међусобно могу разликовати на основу свих карактеристике, при чему је поларни дијаметра (П) допринео разликама у највећем броју парова. У односу на сродне таксоне најчешће се разликовао *S. ruthenicum* а најређе *S. leucanthum*. У односу на родитељски, хибридогени таксон се није разликовао ни по једној карактеристици (прилог 3-16).

Добијене вредности, у односу на вредности поларног и екваторијалног дијаметра на нивоу фамилије датих у литератури (Erdtman, 1952; Thiede & Eggli, 2007), не показују одступања, међутим у односу на вредности дате за род (Terpner, 1966; Hideux, 1979; Parnell, 1991) вредности екваторијалног дијаметра биле су нешто веће. У односу на величину, поленова зрна анализираних таксона припадају групи малих (10–25 μm) тј. средњих (26–50 μm) зрна у случају таксона *S. ruthenicum* (Kremp, 1965; Hesse et al., 2009).

5.9.2. Мултиваријантне статистичке анализе (PCA, CDA, АНС) квантитативних карактеристика поленових зрна

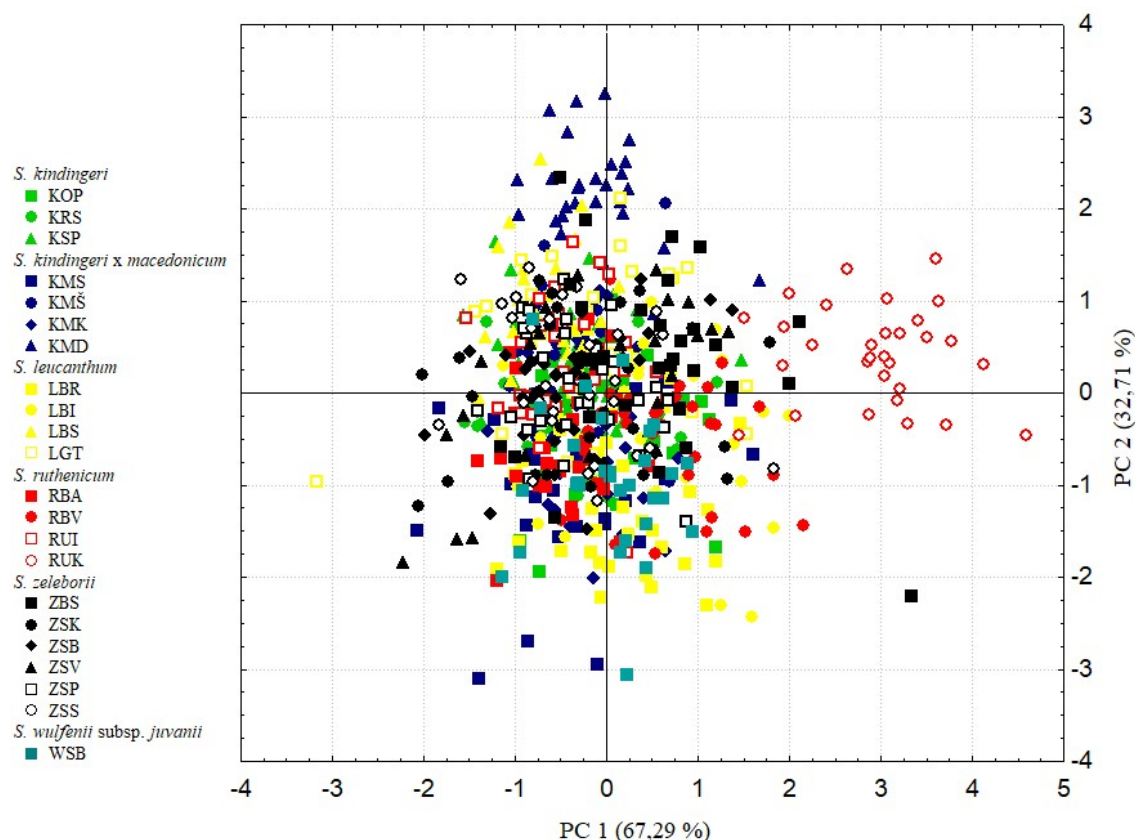
PCA спроведена на нивоу квантитативних карактеристика поленових зрна описала је 91,00 % варијабилности целог узорка, при чему је варијабилност повезана са првом осом (PC1) износила 67,29 % а са другом (PC2) 23,71 %. Варијабилност наведених оса била је условљена екваторијалним дијаметра (Е) и поларним дијаметром (П), респективно (табела 5-32). На приказаном графику уочава се да већина анализираних

популација формира изразито хомогену групу у централном делу графика, што указује на исте обрасце варијабилности на интра- и интерпопулационом нивоу. У односу на ову групу, значајни степен издвајања био је истакнут на нивоу *S. ruthenicum* популација из Украјине (RUK), која је била позиционирана у позитивном делу PC1 осе и *S. kindingeri* x *macedonicum* са Дурловог потока (KMD) која се одвојила у негативном делу PC2 осе (слика 5-42).

Оваква слика раздвајања, указује на изражене разлике у варијабилности поленових зрна наведених популација у односу на целокупни узорак. Упоређивањем је утврђено да су вредности поларног и екваторијалног дијаметра издвојених популација знатно више у односу на остале популације истих таксона. Разлике у величини поленових зрна на интраспецијском нивоу често се повезују са разликама у нивоу плоидије у оквиру популација једне врсте или са хибридним пореклом одређених популација (Franssenn et al., 2001; Wang et al., 2023). У случају испитиваних таксона и популација, разлике у поленовим зрнима издвојених популација у већој мери подржавају хибридизациону теорију, нарочито у случају популације *S. kindingeri* x *macedonicum* са Дурловог потока (KMD) и упућују на већу сличност ове популације са родитељском врстом која не припада датом комплексу, *S. macedonicum*. Са друге стране, у погледу разлика између популација таксона *S. ruthenicum* обе теорије могу бити применљиве, при чему би, ако се говори о хибридизацији, постојала могућност да је популација из области Кијева у Украјини (RUK) хибридогеног порекла или да је то случај са балканским популацијама.

Табела 5-32. Вредности оптерећења фактора корелације (PCA) и стандардизованих коефицијената (CDA) квантитативних карактеристика поленових зрна популација и таксона *S. ruthenicum* комплекса. Значајне вредности су болдиране.

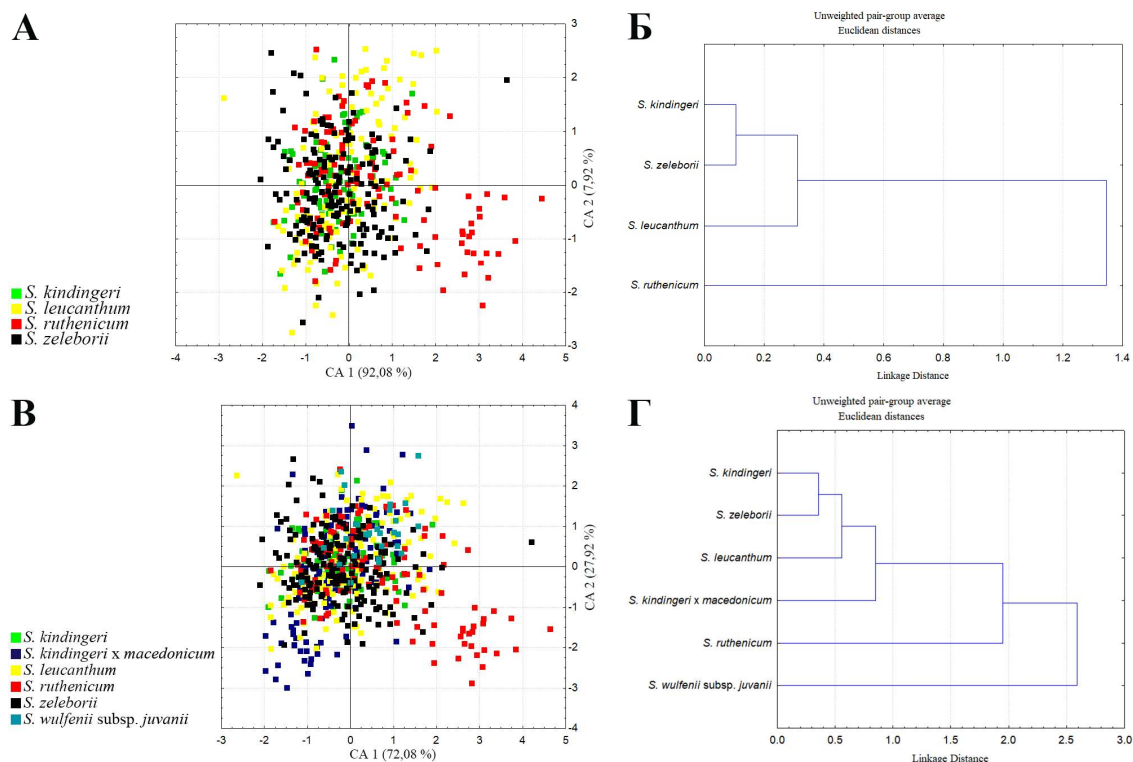
Карактеристика	Акр.	PCA на нивоу популација		CDA на нивоу таксона			
				без хибридогеног и <i>outgroup</i> -е		са хибридогеним и <i>outgroup</i> -ом	
		PC1	PC2	CA1	CA2	CA1	CA2
Поларни дијаметар	П	0,683	0,730	0,456	-0,911	0,306	-0,952
Екваторијални дијаметар	Е	-0,743	0,669	-0,808	-0,620	-0,953	-0,302
Eigen-вредности		2,019	0,981	0,127	0,011	0,143	0,055
% варијансе/кумулативне дискриминације		67,29	23,71	92,08	7,92	72,08	27,92



Слика 5-42. Позиције популација *S. ruthenicum* комплекса у простору описаном првом и другом осом анализе главних компоненти (PCA) на нивоу квантитативних карактеристика поленових зрна. Акроними популација корелисани су са истим у табели 4-1.

Прве две канонијске осе CDA анализе, на нивоу *a priori* таксона, описале су 100 % дискриминације (CA1 92,08; CA2 7,92 %). Обзиром да однос поларног и екваторијалног дијаметра није разматрана због изузетно високе корелисаности са осталим карактеристикама, може се рећи да је дискриминација по првој оси била условљена екваторијалним (E) а по другој оси поларним дијаметром (П) (табела 5-32.) У релацији са обе осе, дискриминација таксона није уочена, обзиром да су све индивидуе формирале хомогену групу (слика 5-43А). Међутим, у позитивном делу прве осе (CA1), односно негативном делу друге осе (CA2), одвојио се један део *S. ruthenicum* индивидуа. Низак ниво дискриминације указује и на низак значај поленових зрна у интерспецијској класификацији.

АНС је појаснила односе између анализираних таксона. Тако, *S. kindingeri* и *S. zeleborii* били су међусобно сличнији, и обједињени једним кластером, са којим је високи ниво сличности показао *S. leucanthum*. Са друге стране, *S. ruthenicum* издвојио се као најудаљенији и најразличитији таксон (слика 5-43Б).



Слика 5-43. Мултиваријационе статистичке анализе квантитативних карактеристика поленових зрна таксона *S. ruthenicum* комплекса: канонијска дискриминантна анализа (CDA; **A** – без хибридогеног и *outgroup* таксона; **B** – са хибридогеним и *outgroup* таксоном) и агломеративна хијерархијска кластер анализа (АНС; **Б** – без хибридогеног и *outgroup* таксона; **Г** – са хибридогеним и *outgroup* таксоном).

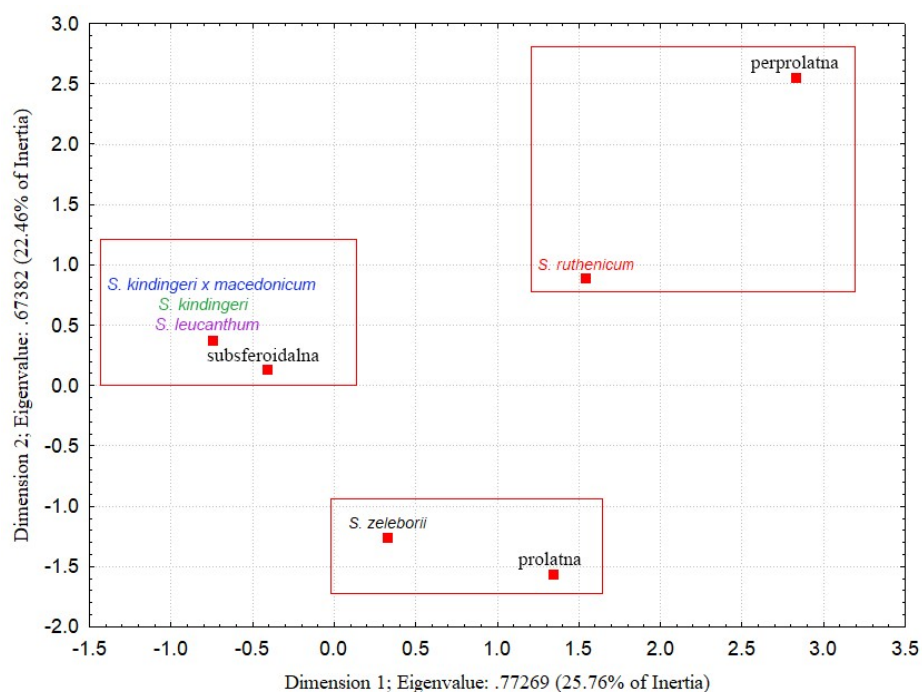
На нивоу целокупног узорка, CDA је поново описала 100 % дискриминације (CA1 72,08 %; CA2 27,92 %), где су исте карактеристике као и у претходној анализи у највећој мери условиле дискриминацију корелисану са првим двеју осама (**табела 5-32**). Сви таксони, укључујући и *S. kindingeri* x *macedonicum* и *S. wulfenii* subsp. *juvanii*, формирали су хомогену групи у средњем делу графика, али је истовремено примећено издвајање групе *S. ruthenicum* индивидуа у позитивном делу CA1, односно негативном делу CA2 осе, и групе *S. kindingeri* x *macedonicum* индивидуа у негативним деловима обе осе (**слика 5-43B**).

На АНС фенограму *S. kindingeri* x *macedonicum* заузео је интермедијарну позицију између *S. ruthenicum* и осталих таксона, показавши значајне разлике у односу на парентални таксон. Најизразитије раздвајање уочено је за *S. wulfenii* subsp. *juvanii*, што наглашава веће сличности између таксона датог комплекса него са *outgroup*-ом (**слика 5-43Г**).

5.9.3. Анализа квалитативних карактеристика (МСА) поленових зрна

У односу на облик поленових зрна (ОП), *S. kindingeri*, *S. leucanthum* и *S. kindingeri* x *macedonicum* били су груписани око субсфероидалног облика у негативном делу прве, односно позитивном делу друге МСА осе (слика 5-44). Пролатна поленова зрна ближе су окарактерисала *S. zeleborii* док је перпролатни облик поленових зрна био јединствено стање асоцирано са *S. ruthenicum* (прилог 4-4). У погледу апертура, сва поленова зрна била су триколпатна.

У поређењу са квантитативним особинама поленових зрна, њихове квалитативне карактеристике показују већи степен варијабилности што се огледа и у већем значају за карактеризацију и дискриминацију таксона овог комплекса, још једном потврђујући таксономски значај облика поленових зрна (Karaer et al., 2010). Добијена дискриминација на основу облика поленових зрна одступа од оне добијене на основу квантитативних карактеристика пре свега у погледу веће сличности хибридогеног и родитељског таксона, али и значајније дискриминације *S. zeleborii* у односу на сродне таксоне.



Слика 5-44. Позиције стања квалитативних карактеристика поленових зрна таксона *S. ruthenicum* комплекса у простору описаном I и II кореспондентном осом.

5.10. Геометријска морфометрија листова розете

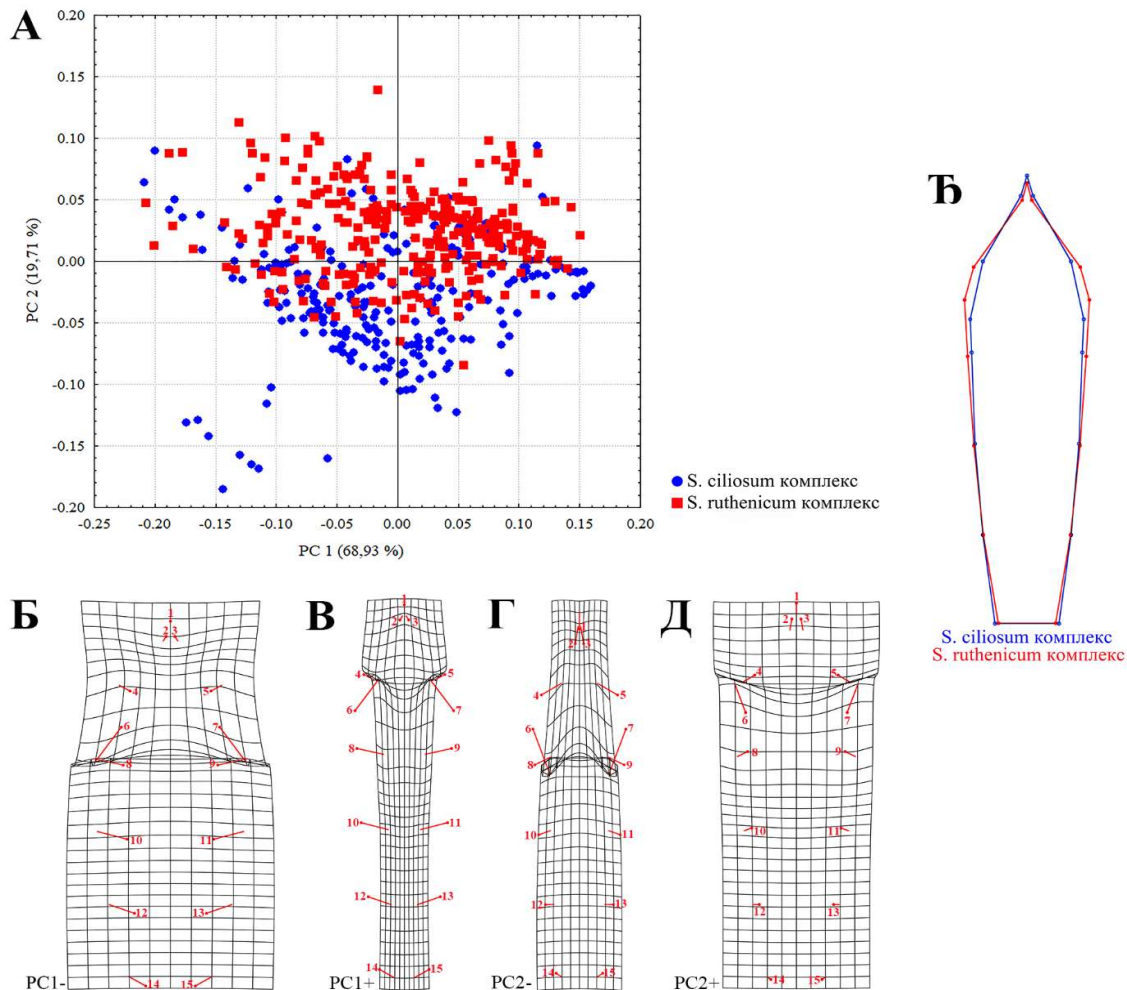
5.10.1. Разлике у облику и величини листова на нивоу комплекса

На основу величине центроида (CS), униваријантна анализа варијансе (ANOVA) је показала постојање високо статистички значајних разлика у средњим вредностима величине листова између комплекса као *a priori* дефинисаних група ($F_{1,536} = 231,54, p < 0,001$). Поред тога, мултиваријантна анализа варијансе (MANOVA) је потврдила високо статистички значајне разлике у облику листова розете између комплекса ($F_{13,524} = 34, p < 0,001$).

Анализа главних компоненти (PCA) спроведена је са циљем утврђивања образаца варијација у облику и величини листова розете. Тако, ова анализа открила је да прве две осе објашњавају 89,02 % варијабилности, од чега прва (PC1) оса 68,93 % а друга (PC2) 19,71 % варијабилности облика листова (слика 5-45А). Иако PCA није резултирала потпуним разграничењем комплекса, у морфопростору дефинисаном првим двеју осама, приметно је груписање индивидуа *S. ciliosum* комплекса у негативном делу друге осе, односно индивидуа *S. ruthenicum* комплекса, које чине донекле хомогенију групу, у позитивном делу исте (слика 5-45А).

Позиције индивидуа пројектованих на најудаљенијим тачкама (минималне и максималне вредности) PC осе, наглашавају главне разлике у облику листова розете између комплекса, односно у целом узорку. Најистакнутије промене у облику приписују се позиционим променама специфичних тачака LM6 и LM7, које описују најшири део листа. Код листова у негативном делу PC1 осе приметна је тенденција померања тачака LM6 и LM7 испод тачака LM8 и LM9 (издуживање и ширење трансформационе мреже) па је најшири део ближи средини листа те су листови генерално шири у доњем делу (проширивање трансформационе мреже у делу листа описаним LM10, 11, 12, 13, 14 и 15) и ужи у горњем (вршном) делу са нешто слабије истакнутим врхом (представљен односом између LM 1, 2 и 3) (слика 5-45Б). Насупрот томе, промене на трансформационој мрежи листова позиционираних у позитивном делу PC1 осе откриле су карактеристично померање положаја најширег дела листа ближе, или изнад, LM6 и LM7, па су ови листови генерално ужи у доњем а шири у горњем делу листа са нешто израженијим врхом (слика 5-45В). У односу на другу (PC2) осу, листови индивидуа које су биле распоређене у негативном делу били су ужи, дужи и са израженијим апикалном делом и оваквим листовима су се чешће могле описати индивидуе *S. ciliosum* комплекса (слика 5-45Г). Индивидуе позициониране у позитивном делу осе имале су шире листове

розете са најширим делом листа смештеним изнад тачака LM4 и LM5 и нешто краћим апикалним делом листа (слика 5-45Д). Овакав облик био је доминантнији код индивидуа *S. ruthenicum* комплекса. На промену облика и величине листова у односу на другу осу поново су у највећој мери допринеле промена просторне позиције тачака које су описивале најшири део листа (LM6 и LM7).



Слика 5-45. Мултиваријационе анализе на нивоу комплекса. **А** – анализа главних компоненти (РСА) испитиваних комплекса у $PC1 \times PC2$ морфо-простору базирано на симетричној компоненти; **Б-Д** – приказ промене облика листова розете између екстремних негативних и позитивних вредности РС скорова комбинацијом трансформационе мреже и вектора померања; **Ђ** – разлике у просечном облику листова комплекса добијене у дискриминантној анализи (DA).

Дискриминантна анализа (DA) је потврдила да се средњи облици листова розете значајно разликују између комплекса ($p < 0,0001$). Унакрсни валидациони тест назначио је тачну класификацију високог процената анализираних индивидуа, тј. 81,04 %

индивидуа је било тачно класификовано у оквиру дефинисаних комплекса. Овом анализом, утврђено је да су најочљивије разлике између средњег облика листова розета индивидуа које припадају комплексима *S. ciliosum* и *S. ruthenicum* у позицијама LM1 до 7 (слика 5-45Б).

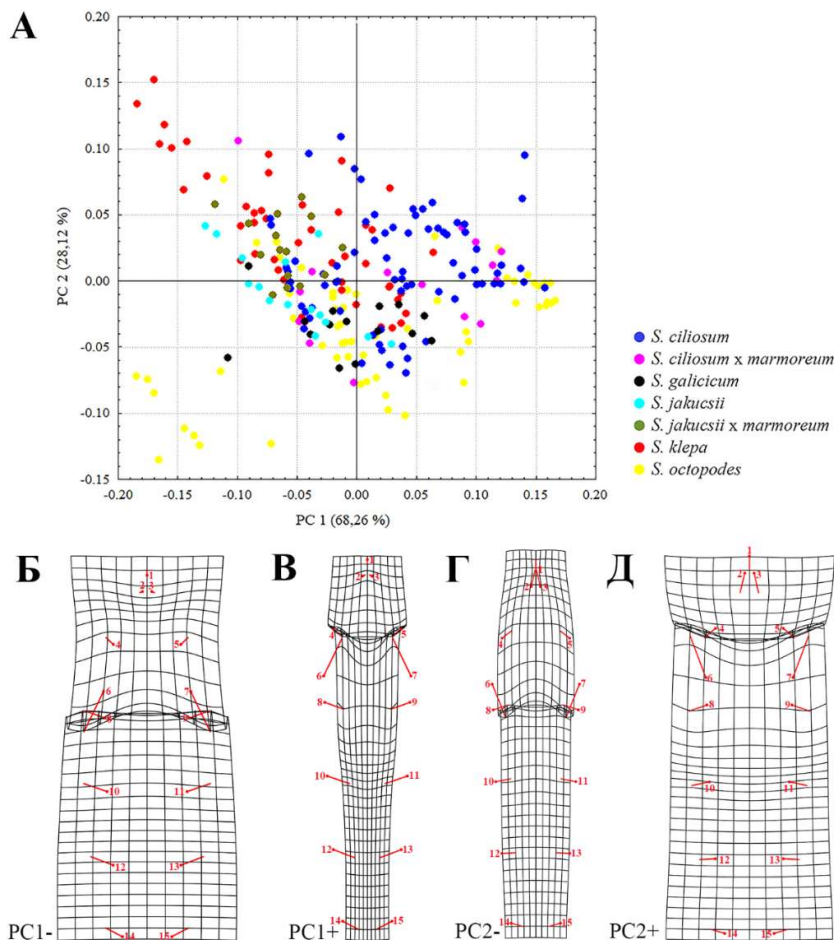
Непотпуно раздвајање комплекса у РС анализи може се приписати дуготрајној адаптацији облика и величине листова розете у популацијама подвргнутим процесу аклимације, а које може проистећи из континуираног прилагођавања сличним условима животне средине у њиховом природном станишту. Међутим, добијени високи проценат дискриминације оправдава раздвајање комплекса.

5.10.2. Разлике у облику и величини листова на нивоу *S. ciliosum* комплекса

Униваријантна анализа варијансе (ANOVA) указала је на статистички значајне разлике у величини листова розете унутар комплекса *S. ciliosum* ($F_{6,233} = 3,48, p < 0,05$). Такође, облик листова розете значајно се разликовао између анализираних таксона ($F_{78,1224} = 7,00, p < 0,001$), према резултатима мултиваријантне анализе варијансе (MANOVA).

Према PCA анализи, прве две осе описале су 89,37 % варијабилности облика листова розете међу таксонима *S. ciliosum* комплекса (слика 5-46А). Прва оса (PC1 68,26 %) разликује, у позитивном делу, *S. jakucsii* и *S. jakucsii* x *marmoreum*, и подскупове индивидуа *S. octopodes* и *S. klepa*, од осталих таксона и индивидуа. Ово раздвајање се не може схватити комплетним обзиром да долази до преклапања са другим таксонима (слика 5-46А). Раздвајање индивидуа и таксона било је углавном условљено ширином и положајем најширег дела листова. Листови розете позиционирани у негативном делу PC1 осе (слика 5-46Б) су уопштено шири, са најширим делом (LM6-7) позиционираним испод LM 8 и 9 и апексом који је шири и дужи. Са друге стране, листови розете таксона и индивидуа у позитивном делу исте осе ужи су у базалном делу (сужавање трансформационе мреже и промена путања вектора LM8 до 15) а најшири део листа розете ближи је врху листа (померање положаја LM6 и 7 ка врху листа) док је сам апекс листа краћи и ужи (сужавање трансформационе мреже описаним LM1, 2 и 3) (слика 5-46В). Друга оса (PC2 21,11 %) одвојила је *S. galicicum* и већину *S. octopodes* индивидуа у негативном, односно *S. jakucsii* x *marmoreum* у позитивном делу, иако се, због значајног преклапања, ни ова раздвајања не требају сматрати потпуним (слика 5-46А). Листови у

негативном делу ове осе могу се описати као уопштено ужи, нарочито у доњем делу, са најширим делом помереним ка LM8 и 9 и знатно дужим апикалним делом (слика 5-46Г) док су листови индивидуа позиционираних у позитивном делу шири са најширим делом листа (LM6-7) ближим врху (слика 5-46Д).



Слика 5-46. Анализа главних компоненти (PCA) анализираних таксона *S. ciliosum* комплекса; **А-** PC1×PC2 морфо-простор базирано на симетричној компоненти; **Б-Д** – приказ промене облика листова розете између екстремних негативних и позитивних вредности PC скорова комбинацијом трансформационе мреже и вектора померања.

Дискриминантна анализа (DA) је истакла да се средњи облици листова розете значајно разликују између већине парова таксона са p вредностима мањим од 0,0001, док су у паровима *S. ciliosum* – *S. ciliosum* x *marmoreum*, *S. galicicum* – *S. ciliosum* x *marmoreum*, *S. jakucsii* – *S. ciliosum* x *marmoreum*, *S. galicicum* – *S. jakucsii* и *S. galicicum* – *S. octopodes* забележене нешто више, али опет значајне, p вредности (табела 5-33). Унакрсни валидациони тест резултовао је високим процентом тачне класификације са

компаративно нижим процентом добијеним за парове *S. ciliosum* – *S. ciliosum* x *marmoreum* и *S. ciliosum* – *S. octopodes*. За разлику од *S. ciliosum* – *S. ciliosum* x *marmoreum* пара код кога је забележена нешто нижа дискриминација у пару хибридогеног и родитељског таксона *S. jakucsii* – *S. jakucsii* x *marmoreum* забележен је веома високи проценат дискриминације који је уједно био и највиши у целом узорку. Најзначајније разлике у средњем облику листа између анализираних таксона биле су изражене у горњој половини (LM1 до 9) (прилог 4-5).

Табела 5-33. Проценат тачне класификације добијене у поређењу парова таксона у дискриминантној анализи (DA) за облик листова розете таксона *S. ciliosum* комплекса.

Таксон	<i>S. ciliosum</i>	<i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i>	<i>S. klepa</i>	<i>S. galicicum</i>	<i>S. jakucsii</i>	<i>S. jakucsii</i> x <i>marmoreum</i>	<i>S. octopodes</i>
<i>S. ciliosum</i>							
<i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i>	73,00**						
<i>S. klepa</i>	83,33***	97,60***					
<i>S. galicicum</i>	91,90***	97,60***	98,20***				
<i>S. jakucsii</i>	94,60***	97,60**	97,00***	98,50**			
<i>S. jakucsii</i> x <i>marmoreum</i>	90,10***	98,20***	91,60***	99,70***	99,40***		
<i>S. octopodes</i>	83,70***	94,75***	94,29***	90,25**	97,00***	99,25***	

*** $p < 0,001$ – изузетно високо значајна; ** $p < 0,01$ – високо значајна; * $p < 0,05$ – значајна, н.з. - нема значајности.

Добијени облици листови розета конгруентни су са ланцетастим, обланцетастим, елипсоидним до јајастим, листовима са шиљатим или тупим врхом, што су и често коришћени облици за описивање листова розете ових таксона у литератури (Hagemann, 1986; Micevski, 1998; 't Hart, 2002). Генерално, листови код којих је најшири део локализован даље од врха листа, који су уједно били шири и одликовали се мањим апексом, чешћи су код *S. galicicum*, *S. jakucsii*, *S. jakucsii* x *marmoreum* и *S. klepa*, док су ужи листови са најширим делом позиционираним ближе апексу преовладавали у *S. ciliosum* и *S. ciliosum* x *marmoreum*, што указује на сличне обрасце у варијабилности листова између ових таксона. Поред претходног, високи проценат дискриминације између различитих таксона у складу је са *a priori* класификацијом и указује на потребе поновне процене таксономског статуса испитиваних таксона. Геометријска морфометрија се показала и као моћно средство за детекцију хибридних таксона (Akli et al., 2022; Liu et al., 2018; Viscosi & Cardini, 2011; Viscosi & Fortini, 2011). Наведено је посебно значајно за објашњење добијених образаца варијабилности облика листова *S. octopodes* будући да Zonneveld (1999) и Parnell и Favarger (1993) износе хипотезу

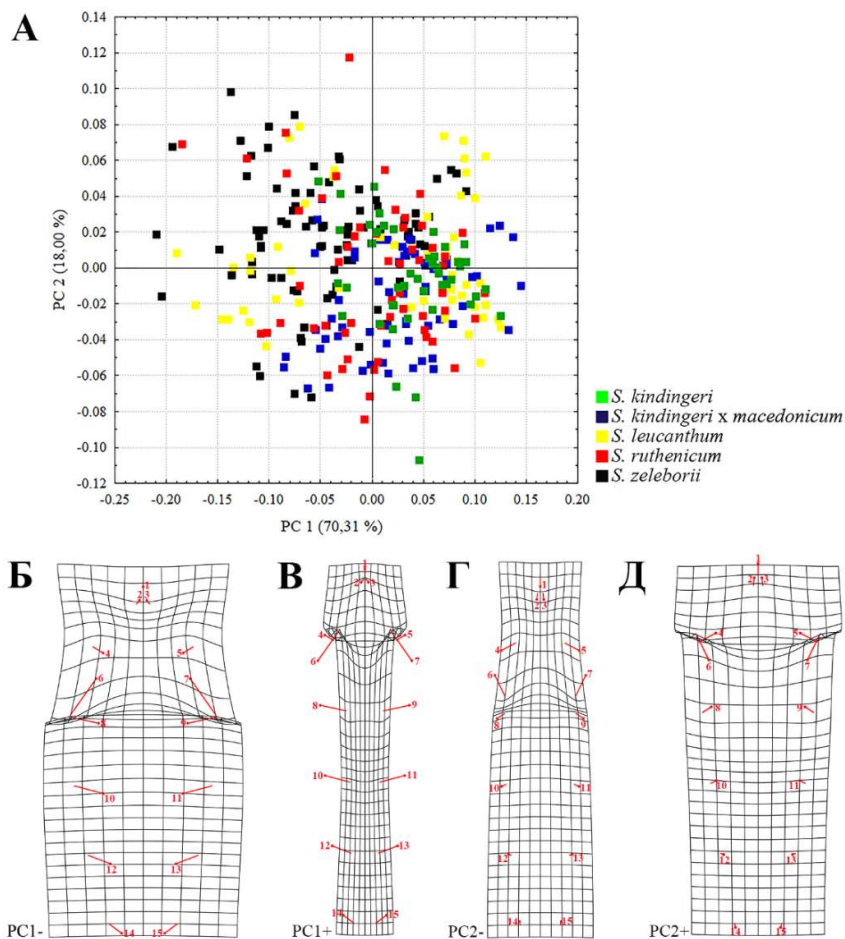
хибридогеном пореклу овог таксона. Резултати дискриминантне анализе (DA) у комбинацији са раштрканим положајем јединки *S. octopodes*, које су формирале три јасно одвојене групе у РСА морфопростору (**слика 5-46А**), указују на изражену варијабилност, али истовремено могу сугерисати и овакво порекло. Формирање три удаљене групе индивидуа указује на могућност различитих образаца наслеђивања, што имплицира да облик може бити наслеђен од различитих родитељских врста/популација. Међутим, потребне су детаљне молекуларне студије које би обухватиле ове и претпостављене родитељске популације да би се потврдила предложена хипотеза.

5.10.3. Разлике у облику и величини листова на нивоу *S. ruthenicum* комплекса

Униваријантна анализа варијансе (ANOVA) истакла је статистички значајне разлике величине листова розете ($F_{4,293} = 4,21$, $p < 0,05$). Такође, резултати мултиваријантне анализе варијансе (MANOVA) указали су на статистички високо значајне разлике у облик листова розете између таксона датог комплекса ($F_{52,1090} = 5,00$, $p < 0,001$).

Анализа главних компоненти (PCA) је истакла да прве две осе описују 88,31 % укупне варијабилности облика листова таксона датог комплекса (**слика 5-47А**). Прва оса (PC1) садржала је информацију о 70,31 % варијабилности. У позитивном делу ове осе издвојиле су се индивидуе таксона *S. zeleborii* и део *S. leucanthum* индивидуа, док су позитивни део осе заузеле већина индивидуа *S. kindingeri* и други, већи, део *S. leucanthum* индивидуа. Ширина целог листа, праћена променом позиције најширег дела и дужине апекса, представљале су најзначајније разлике између најудаљенијих индивидуа дуж PC1 осе. Тако, индивидуе таксона који се налазе у негативном делу наведене осе карактеришу се проширењем трансформационе мреже целог листа, нарочито у делу описаном LM6 и 7 који је био позициониран ближе LM8 и 9, па су овакви листови били приметно шири са дужим апексом (**слика 5-47Б**). Листови у позитивном делу PC1 осе су углавном ужи, најшири део листа (LM6-7) је померен ближе врху (ближе или изнад LM4 и 5), са обично краћим апексом листа (описан положајем LM1, 2 и 3) (**слика 5-47В**). Друга PC оса описала је 18,00 % укупне варијабилности али је разграничење таксона по овој оси изостало. Најистакнутије промене у облику листова, између негативног и позитивног дела ове осе, огледају се првенствено у дужини и ширини листова, положају најширег дела и дужини апекса. Последишно, листови индивидуа у негативном делу ове осе су

обично дужи и ужи, посебно у горњем делу листа (издуживање трансформационе мреже изнад LM8 и 9), при чему се најшири део листа налази ближе LM8 и 9, са дужим апексом (слика 5-47Г). Супротно, листови у позитивном делу PC2 осе су обично краћи и шири, са најширим делом позиционираним ближе LM4 и 5. У овом случају, апекс листа је обично краћи (слика 5-47Д).



Слика 5-47. Анализа главних компоненти (PCA) анализираних таксона *S. ruthenicum* комплекса; **А-** PC1×PC2 морфо-простор базирано на симетричној компоненти; **Б-Д** – приказ промене облика листова розете између екстремних негативних и позитивних вредности РС скорова комбинацијом трансформационе мреже и вектора померања.

Дискриминантном анализом (DA) утврђена је статистички сигнификантна разлика у средњим облицима листова у оквиру свих парова таксона ($p < 0,0001$), осим у случају *S. leucanthum* – *S. ruthenicum*. Резултати унакрсног валидационог теста указали су на умерен до високи проценат тачне класификације (табела 5-34). Највиши проценат тачне класификације добијен је за пар *S. zeleborii* – *S. kindingeri* x *macedonicum*, док је најнижи забележен за *S. leucanthum* – *S. zeleborii*. У пару хибридогеног и родитељског

таксона забележен је релативно високи проценат дискриминације. Средњи облик листова розете између парова анализираних таксона највише варира у погледу ширине целог листа (прилог 4-6).

Табела 5-34. Проценат тачне класификације добијене у поређењу парова таксона у дискриминантној анализи (DA) за облик листова розете таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Таксон	<i>S. leucanthum</i>	<i>S. kindingeri</i>	<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>	<i>S. ruthenicum</i>	<i>S. zeleborii</i>
<i>S. leucanthum</i>					
<i>S. kindingeri</i>	72,16***				
<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>	75,25***	85,62***			
<i>S. ruthenicum</i>	57,01 ^{н.з.}	73,27***	71,55***		
<i>S. zeleborii</i>	66,42***	80,15***	79,05***	66,90***	

*** $p < 0,001$ – изузетно високо значајна; ** $p < 0,01$ – високо значајна; * $p < 0,05$ – значајна, н.з. - нема значајности.

Добијени облици листова подударaju се објајастим или клинастим листовима са ушиљеним врхом. У литератури, таксони комплекса *S. ruthenicum* често се описују издужено јајастим до објајастим и објајасто-клинастим листовима розете (Velev, 1970; Hagemann, 1986; Micevski, 1998; 't Hart, 2002). Геометријска морфометрија истакла је значајну варијабилност облика и величине листова розете унутар датог комплекса. Положај најширег дела листа розете најзначајније је утицао на промене облика целог листа на већ устаљен начин. Ове варијације одговарале су постепеним променама облика листова розете од скоро клинастих, уобичајених за *S. leucanthum* и *S. kindingeri*, до издужено објајастих чешћих код *S. zeleborii*. Добијене разлике у облику листова су недовољне да би се обезбедила потпуна поузданост разграничења таксона. Значајно преклапање облика листова розете ограничава геометријску морфометрију да разликује упоређиване таксоне и указује на постојање сличних еволутивних процеса у анализираним популацијама те се може претпоставити да су процеси диверзификације још увек у току, нарочито између таксона *S. leucanthum* и *S. ruthenicum*. Упркос значајној интер- и интерспецијској варијабилности, добијени резултати указали су на значајни степен раздвајања таксона *S. leucanthum* и *S. kindingeri*, односно *S. ruthenicum* и *S. zeleborii*, што је у супротности са преовлађујућим мишљењем да су наведени таксони синоними (Velev, 1970; 't Hart, 2002; 't Hart et al., 2003; WFO, 2024).

6. ОПШТА ДИСКУСИЈА

6.1. Диференцијација комплекса *S. ciliosum* и *S. ruthenicum*

Фенотипска пластичност и недовољна морфолошко-молекуларна истраженост врста рода *Sempervivum* условиле су постојање великог броја класификационих интрагенеричких система. Такође, учестали процеси хибридизације и брза, недавна, дивергенција врста овог рода (Gontcharova & Gontcharov, 2009; Klein & Kadereit, 2015) резултирале су изузетно високом сличношћу врста што отежава одабир адекватних карактеристика које би могле бити коришћене у сврхе дискриминације. Услед овакве варијабилности, многе врсте или таксони овог рода класификовани су у различите агрегате, групе или комплексе.

На Балканском полуострву и ширем простору југоисточне Европе издвајају *S. ciliosum* и *S. ruthenicum* комплекси жутоцветних чуваркућа који обухватају низ морфолошки недовољно разграничених и истражених таксона. Значајан број ових таксона у различитим класификационим системима није признат, посматран као инфраспецијски облик или је уврштен у синонимику већ описаних таксона. Њихово прелиминарно груписање у један од комплекса углавном је вршено на бази квалитативних и мањег броја квантитативних параметара (Velev, 1970; Hagemann, 1986; Micevski, 1998; 't Hart, 2002). Међутим, детаљнија квантификација разлика и оправданост раздвајања ових комплекса остала је неистражена.

Униваријантне (t-тест, ANOVA) и мултиваријантне (PCA, CDA, АНС, МСА) анализе указале су на значајне разлике у квантитативним и квалитативним карактеристика на нивоу комплекса. Уопштено, *S. ciliosum* од *S. ruthenicum* комплекса може се разликовати по мањим розетама затвореног типа, мањим листовима розете и стабла, нижим стаблом и мањим цвастима са мањим бројем цветова. Исто, таксони наведеног комплекса могу се описати мањим брактејама, бројем сегмената цвета, плодовима, семенима и поленовим зрнима. Ипак, чашични и крунични листићи, карпеле, филаменти и висина нектарија су већи у односу на *S. ruthenicum* комплекс. На нивоу епидермалних карактеристика, *S. ciliosum* комплекс може се описати већим епидермалним и ћелијама затварачицама, дужим трихомима у горњем делу наличја листова и дужим маргиналним и апикалним трихомима листова розете и стабла, брактеја, круничних листића и прашника, али и већим бројем стома и трихома по јединици површине листова односно мањим бројем епидермалних ћелија.

Карактеристике које се издвајају као најадекватније за описивање разлика и диференцијацију ових комплекса су дужина горњег дела листе розете (ГДР), дужине

чашичних листића (ДЧЦ, ДЧС, ДЧМ), дужина маргиналних и апикалних трихома листова розете и средњих листова стабла (ДЖ-МР, ДАР, ДЖ-МС, ДАС), дужина маргиналних трихома брактеја (ДЖ-МБ), ширина плода (ШП) и поларни дијаметар поленових зрна (П) (**прилог 2-1**). У литератури је дужина маргиналних трихома листова розете вероватно и најчешће употребљавана за диференцијацију датих комплекса, при чему се таксони *S. ciliosum* комплекса описују маргиналним трихомима дужим од 2 mm а таксони *S. ruthenicum* комплекса трихомима краћим од 2 mm (Favarger & Zésiger, 1964; Hagemann, 1986; Parnell & Favarger, 1993; Micevski, 1998; 't Hart, 2002; 't Hart et al., 2003). Иако су добијени резултати истакли значај ове карактеристике истовремено су добијене вредности за таксоне *S. ruthenicum* комплекса биле ниже од горе датих, тј. сви таксони су се одликовали дужином маргиналних трихома једнаком или нижом од 0,5 mm (**прилог 2-14**) што треба имати у виду при сачињавању идентификационих кључева.

Разлике у величини епидермалних ћелија и ћелија затварачица између анализираних комплекса могу, осим њихове природне варијабилности, бити позитивно корелисане и са нивоом плоидије, односно, код таксона са већим бројем хромозома очекује се да наведене структуре буду веће у поређењу са таксонима са мањим бројем хромозома (Melaragno et al., 1993; Beaulieu et al., 2008; Katagiri et al., 2016). На основу доступних података, таксоне *S. ciliosum* комплекса, конкретно *S. ciliosum* и *S. octopodes*, карактерише $2n = 34$ хромозома, док таксони *S. ruthenicum* комплекса, *S. ruthenicum*, *S. zeleborii* и *S. leucanthum*, садрже $2n = 64$ (Favarger & Zésiger, 1964; Hagemann, 1986; Parnell & Favarger, 1993; 't Hart, 2002; 't Hart et al., 2003). Према резултатима, дужина епидермалних и ћелија затварачица таксона комплекса *S. ciliosum* већа је него код таксона *S. ruthenicum* комплекса, без обзира на претпостављени нижи ниво плоидије. Слично је уочено и на нивоу самих таксона – таксони унутар истог комплекса одликовали су се значајним разликама у дужинама наведених епидермалних структура упркос једнаком нивоу плоидије. Иако бројеви хромозома анализираних популација са Балканског полуострва могу одступати од оних датих у литератури, претходно наводи на уверење да ниво плоидије није увек корелисан са величином ћелија анализираних таксона. Обзиром на недостатак цитолошке разноликости таксона у оквиру једног комплекса разлике у величинама наведених структура не морају бити само цитолошки условљене већ могу бити и под контролом фактора средине. Додатно, густина стома неретко је негативно корелисана са нивоом плоидије (Beaulieu et al., 2008), што је подржано и добијеним резултатима, обзиром да су се таксони *S. ciliosum* комплекса одликовали већом густином стома у поређењу са таксонима *S. ruthenicum* комплекса.

Број стома листова био је значај и за описивање разлика између таксона, што Zlatković и сар. (2017) истичу као значајно и за анатомску карактеризацију врста *Sedum album* комплекса. Значај ове карактеристике у интерспецијској карактеризацији наводе и Moreira и сар. (2012) и Chernetskyu (2012) па се, осим на нивоу конкретних родова, број стома потенцијално може сматрати значајним за интергенеричку класификацију на нивоу целе фамилије.

Разматрајући квалитативне параметре, разлике између комплекса уочене су на нивоу облика листова, типа индументума, боје круничних листића и прашника, боје и облика нектарија и пложају стилуса плодова. У погледу индументума, *S. ciliosum* комплекс одликује се вилозним а *S. ruthenicum* комплекс томентозним индументумом. Можда као најзначајнија може се издвојити боја круничних листића, који су код *S. ciliosum* комплекса жути до жутозелени, углавном без присуства љубичасте мрље у базалном делу, док се таксони *S. ruthenicum* комплекса карактеришу претежно белом бојом истих са углавном присутном љубичастом мрљом у базалном делу. Боја филамената прашника такође је показала корелисаност са конкретним комплексом па се већина таксона унутар *S. ciliosum* комплекса карактерисала претежно жутозеленим док код већине индивида и таксона *S. ruthenicum* комплекса доминира љубичаста боја филамената, што је у складу и са литературним наводима (Velev, 1970; Hagemann, 1986; Micevski, 1998; 't Hart, 2002). Такође, таксони *S. ciliosum* комплекса могу се препознати по усправним нектаријама и ортокарпним плодовима а *S. ruthenicum* комплекса по углавном полеглим нектаријама и кифокарпним плодовима.

Наведено раздвајање комплекса подржано је и филогенетским студијама, пошто *S. ciliosum* и *S. ruthenicum*, као типски таксони анализираних комплекса, припадају различитим, добро подржаним, интрагенеричким кладама (Klein & Kadereit, 2015). Klein и Kadereit (2015) су *S. ciliosum* сврстали у кладу Б, која се осим молекуларним маркерима, карактерише и густим индументумом листова розете док се *S. ruthenicum* нашао у кледи Ф чије су синапоморфне карактеристике бели крунични листићи са базалном црвенољубичастом мрљом, тамно љубичасти филаменти и изражено закривљени стилус карпела, што су уједно и стања и разлике потврђена и у оквиру ове студије.

6.2. Диференцијација таксона комплекса *S. ciliosum*

Униваријантне и мултиваријантне анализе сетова података морфолошких, епидермалних, карполошких и палинолошких карактеристика указале су на високу варијабилност, али уједно и значајан степен дискриминације, таксона *S. ciliosum* комплекса. Висока варијабилност се, без обзира на спроведени процес аклимације, може приписати адаптивним одговорима на услове животне средине у природним стаништима. Такође, ова група таксона може се сматрати, у еволутивном смислу, релативно младом (Klein & Kadereit, 2015), па се може претпоставити да су процеси диверзификације и специјације и даље у току, што може бити још један од узрока високо изражене варијабилности.

Велики број тестираних карактеристика подржао је постојање разлика између *a priori* дефинисаних таксона, са нешто мањим бројем карактеристика које су допринеле разликама између хибридогених и родитељских таксона. Тако, анализиране таксоне је међусобно најлакше разликовати на основу дужине горњег дела листа розете (ДГР), ширине и дебљине листа розете (ШЛР, ДБЛР), висине биљке (ВБ), дужине, ширине и дебљине доњих листова стабла (ДДЛ, ШДЛ, ДБДЛ), дужине и ширине средњих и горњих листова стабла (ДСЛ, ШСЛ, ДГЛ, ШГЛ), дијаметра цветова (ДЦЦ, ДЦС, ДЦМ), дужине и ширине чашичних (ДЧ_, ШЧ_) и круничних (ДКЛ_, ШКЛ_) листића, дужине краћих и дужих филамената (ДКФ_, ДДФ_), дужине и ширине карпела (ДК_, ШК_) централних, средњих и маргиналних цветова. Поред претходних, таксони овог комплекса могу се међусобно разликовати и на бази епидермалних карактеристика дужина маргиналних и апикалних трихома листова розете (ДЖ-МР, ДЖ-АР), број стома на лицу и наличју листова розете (БСРЛ, БСРН), дужина епидермалних ћелија лица листа розете (ДЕ-РЛ), дужина и ширина епидермалних ћелија средњих листова стабла (ДЕ-СЛ, ШЕ-СЛ), дужина маргиналних трихома брактеја (ДЖ-МБ). Наведеним карактеристикама се могу додати и ширина плода (ШП), дужина и ширина семена (ДС, ШС) као и поларни дијаметар поленових зрна (П).

На популационом нивоу, анализа главних компоненти (РСА) је истакла различите обрасце варијабилности у зависности од сета тестираних карактеристика. Неретко је варијабилност на интерпопулационом нивоу била израженија у односу на варијабилност између таксона, што је нарочито уочљиво у оквиру *S. ciliosum* и *S. octopodes* популација. Тако, често је испољено издвајање популација *S. ciliosum* са локалитета Кало Неро у Грчкој (CGK) и *S. octopodes* са грчког дела Кајмакчалана (OGK) у односу на остале

популација ових таксона. Овакво издвајање може упутити и на географске, али генетички интегрисане, обрасце варијабилности, нарочито у погледу популација *S. ciliosum*, обзиром на формирање две групе популација: популације распрострањене на планинама Родопског масива у Бугарској и источним деловима Грчке (CBR, CGM, CGO) и популација распрострањених у северозападним и северним деловима Грчке на планинама Скардо-Пиндског масива (CGK). Међутим, на нивоу целог узорка, није уочена јасна корелација између варијабилности и географског порекла анализираних популација, па се морфо-анатомска диференцијација може пре повезати са интра- и интерпопулационим генетичким варијацијама.

Канонијска дискриминантна (CDA), агломеративна хијерархијска кластер (АНС) анализа и геометријска морфометрија (GMM) указале су на различите обрасце дискриминације таксона у зависности од сета карактеристика. Уколико се упореде односи између *S. ciliosum* и, према једној групи аутора, припадајућих инфраспецијских таксона *S. ciliosum* subsp. *ciliosum* var. *galicicum*, *S. ciliosum* subsp. *ciliosum* var. *micevski*, *S. ciliosum* subsp. *octopodes* (Zonneveld, 1999; 't Hart, 2002; 't Hart et al., 2003; Niederle, 2014; WFO, 2024), овде посматрани као засебни таксони, може се уочити високи степен дискриминације.

Sempervivum galicicum је у скоро свим анализама био јасно дискриминисан од *S. ciliosum*, а нарочито на нивоу карактеристика плодова и семена и поленових зрна, за чију се варијабилност сматра да је условљена генетичким факторима. Висока стопа диференцијације установљена је и на нивоу морфолошких и епидермалних карактеристика стабла, цвасти и цветова, док је већа сличност била изражена само на нивоу морфолошких карактеристика розете. Добијене значајне морфо-анатомске дивергенције између наведених таксона превазилазе разлике које истичу 't Hart (2002) и 't Hart и сар. (2003) и иду у прилог чињеници да Micevski (1998) *S. galicicum* сматра добро дефинисаном врстом. Посматрање *S. galicicum* само као варијетета у оквиру *S. ciliosum* последица је не само занемаривања високе фенотипске пластичности у природним стаништима између популација ових врста већ и недостатка, до сада, студија које су обухватале анализу варијабилности морфо-анатомских карактеристика.

Sempervivum jakucsii, од једне групе аутора посматран као синоним, хетеротипски синоним или конспецифични таксон са *S. ciliosum* (Parnell, 1988; Barina et al., 2013; WFO, 2024) а од друге групе као синоним *S. octopodes* (Zonneveld, 1999), узимајући у обзир готово све сетове података, није показао значајну сличност ни са једним од наведених

таксона. Штавише, *S. jakucsii* био је таксон који је показао најзначајнији степен дискриминације на бази епидермалних карактеристика стабла, цвасти и цветова. Нешто већа сличност између *S. jakucsii* и *S. ciliosum* утврђена је само на нивоу карактеристика плодова и семена и донекле на нивоу морфолошких карактеристика розете, иако је у последњем случају *S. jakucsii* био сличнији са *S. galicicum*. Претходно указују на неоправданост поистовећивања *S. jakucsii* са *S. ciliosum* или *S. octopodes* и неопходност подизања овог таксона у виши таксономски ранг. Међутим, интересно је да су исте анализе често указивале на низак степен диференцијације *S. jakucsii* и *S. galicicum*. Наиме, значајна сличност између ових таксона утврђена је на нивоу морфолошких карактеристика розете, стабла, цветова и поленових зрна. Ово може бити последица не само процеса адаптације на географски блиским стаништима већ и потенцијално значајним генетичким сличностима између наведених таксона. Свакако, у овом тренутку неоправдано је сматрати *S. jakucsii* инфраспецијским таксоном, или синонимом, *S. galicicum* али је њихову везу неопходно даље разјаснити молекуларним анализама.

Sempervivum klepa, првенствено сматран добро дефинисаном врстом (Micevski, 1998), тренутно је посматрана само као варијетет, тј. екотип, типске подврсте *S. ciliosum*, управо на бази епидермалних карактеристика, односно трихома, листова розете (Niederle, 2014). Заправо, Niederle (2014), што је већ речено, популацију са врха Клепе поистовећује са *S. ciliosum* var. *galicicum* док популацију са локалитета Горно Чичево посматра као наведени варијетет. Спроведене анализе које су укључиле популације са оба наведена локалитета и једну додатну популацију, а нарочито на нивоу епидермалних карактеристика листова розете, у супротности су закључцима наведеног аутора обзиром да је *S. klepa* показала значајан степен дискриминације у односу на *S. ciliosum* и *S. galicicum*. Супротно, *S. klepa* је била сличнија са *S. ciliosum* на бази епидермалних карактеристика листова стабла, односно са *S. galicicum* узимајући у обзир епидермалне карактеристике цвасти и цветова. Међутим, треба имати у виду да су ове карактеристике показале генерално слабији дискриминаторни потенцијал у односу на епидермалне карактеристике розете. Такође, *S. klepa* се у односу на све таксоне издвојио и на бази морфолошких карактеристика региона стабла и цветова. Имајући у виду претходно, посматрање *S. klepa* као варијетета у оквиру *S. ciliosum* је неоправдано па овај таксон треба да задржи статус добро дефинисане врсте, како је и дефинисао Micevski (1998). Међутим, иако се номинатив „клепа“ у начелу не треба сматрати исправним већ би њега требао заменити „klepae“, први епитет се и даље може сматрати валидним обзиром на номеклатурни приоритет (Turland et al., 2018).

Иако је присуство *S. octopodes* популација на територији Грчке, о чему је полемисао 't Hart (2002), потврђено, таксономски статус и претпостављено хибридогено порекло *S. octopodes* нису могли бити у потпуности разјашњени. Наиме, *S. octopodes* је показао значајну сличност са *S. ciliosum* на нивоу квантитативних морфолошких и епидермалних карактеристика розете, стабла, цвасти и цветова и квантитативних и квалитативних карактеристика поленових зрна. Овакве сличности иду у прилог наводима аутора који *S. octopodes* сматрају инфраспецијским таксоном *S. ciliosum* (Zonneveld, 1999; 't Hart, 2002; 't Hart et al., 2003; Klein & Kadereit, 2015). Утврђене разлике између ових таксона у сагласности су са оним које наводе Zonneveld (1999) и 't Hart и сар. (2003) а које се првенствено огледају у присуству љубичасте мрље круничних листића и љубичастих филамената код *S. octopodes*. Ово не треба узети као критеријум за припадност овог таксона *S. ruthenicum* комплексу, обзиром да оваква обојеност није била константно изражени код анализираних индивидуа, па ни у свим цветовима једне индивидуе или свим круничним листићима и филаментима једног цвета. Исто, по великој већини других квантитативних и квалитативних карактеристика *S. octopodes* био је сличнији комплексу у који је прелиминарно класификован. Међутим, оваква обојеност наведених делова цвета била је карактеристика хибридогених таксона, *S. ciliosum* x *marmoreum* и *S. jakucsii* x *marmoreum*, што наводи на претпоставку да је уочена обојеност круничних листића и филамената последица хибридизације и испољавања гена црвеноцветних чуваркућа. Такође, *S. octopodes* је показао и значајно варирање тестираних квантитативних карактеристика, што је једна од одлика хибридогених таксона, при чему је веома често био део кластера са *S. ciliosum* и *S. ciliosum* x *marmoreum*. Додатно, геометријска морфометрија је јасно указала на формирање три групе *S. octopodes* индивидуа (слика 5-46А) што поново може указати на хибридогено порекло. Наведено иде у прилог претпоставци о оваквом пореклу *S. octopodes* (Zonneveld, 1999). Иако је хипотеза о хибридогеном пореклу у овом тренутку вероватнија, овај таксон је тренутно боље посматрати као засебну врсту, обзиром на изражене разлике, нарочито квалитативних карактеристика, са *S. ciliosum*.

Хибридогени таксони, *S. ciliosum* x *marmoreum* и *S. jakucsii* x *marmoreum*, први пут су прелиминарно описани у овој студији. Њихово издвајање, у овом раду, урађено је на бази постојања комбинованих квантитативних и квалитативних карактеристика претпостављених паренталних таксона или популација. Иако је основаност њиховог издвајања подржана таксономским доказима, они се, ипак, могу у овом тренутку сматрати само као провизорно дефинисани таксони. У том смислу, они ће бити посебно

сагледавани у будућим истраживањима, па се очекује да ће резултати истих бити и формално описивање нових таксона. Свакако, наведени таксони одликовали су се упадљивим варирањем анализираних квантитативних карактеристика, при чему је *S. ciliosum* x *marmoreum* чешће показивао сличност са претпостављеном родитељском врстом у односу на *S. jakucsii* x *marmoreum*. Овакво варирање карактеристика може бити последица и процеса интрогресије са једном од родитељских популација. У погледу квалитативних карактеристика, хибридогени таксони одликовали су се цветовима који су сличнији са *S. marmoreum*, услед присуства црвене обојености дела круничних листића и прашника. Ово може указивати на утицај генотипова који снажније доприносе изгледу једних особина у односу на друге, као што је тип обојености круничних листића, филамента прашника и слично. Управо на бази ових карактеристика, популација *S. ciliosum* x *marmoreum* са локалитета Вуринос (CMV) раније је посматрана као *S. zeleborii* (Akeroyd & Preston, 1981), иако касније Parnell и Favarger (1990) наводе да се она треба посматрати као *S. ciliosum*, истичући да се од осталих популација ове врсте разликује по краћим прашницима, што је у супротности са добијеним резултатима али су добијене вредности дужине у опсегу вредности датих за *S. marmoreum* (Hagemann, 1986), што додатно указује на изражено варирање карактеристика.

Све испитиване таксоне, укључујући и оне хибридног порекла, неопходно је размотрити кроз конзервационе пројекте, имајући у виду њихову географску дистрибуцију и тренд климатских промена. Пораст просечне вредности годишњих температура и смањење количине перципитације могу довести до трајних промена услова станишта па би популације ових врста могле бити у будућности суочене са смањењем бројности и успешности репродукције. У природним популацијама врста рода *Sempervivum* у просеку процвета свега око 20 % индивидуа (Smith, 1981) што додатно може бити смањено негативним климатским али и антропогеним факторима. С тога, осим *in situ* мера заштите треба применити и *ex situ* мере, попут гајења у ботаничким баштама, складиштења плодова, семена и генетичког материјала у банкама семена одакле би ови таксони могли бити реинтродуковани у природна станишта.

6.3. Диференцијација таксона комплекса *S. ruthenicum*

У оквиру популација и таксона *S. ruthenicum* комплекса забележен је релативно високи ниво варијабилности анализираних карактеристика и нешто нижи степен

дискриминације анализираних таксона у односу на претходни комплекс, што једним делом може бити последица недавних еволутивних процеса дивергенције у оквиру кладе Ф (Klein & Kadereit, 2015).

Значајан број карактеристика подржао је разлике у варијабилности и дискриминацију *a priori* идентификованих таксона. Као такве издвајају се: дијаметар розете (ДР), дужина доњег и горњег дела листа розете (ДДР, ДГР), дијаметра стабла (ДС), дужина и ширина доњих (ДДЛ, ШДЛ), дужина и дебљина средњих (ДСЛ, ДБСЛ) и дебљина горњих (ДБГЛ) листова стабла, дијаметар централних цветова (ДЦЦ), дужина и ширина круничних листића (ДКЛЦ, ШКЛЦ) и дужина краћих и дужих филамената (ДКФЦ, ДДФЦ) централних цветова, број сегмената чашице (БСЧС), дужина дужих филамената прашника (ДДФС), дужина и ширина карпела (ДКС, ШКС) средњих цветова као и ширина карпела маргиналних цветова (ШКМ). Епидермалне карактеристике попут броја епидермалних ћелија лица (БЕРЛ) и стома наличја (БСРН) листа розете, ширина епидермалних ћелија (ШЕ-СЛ) и броја стома (БССЛ) лица средњих листова стабла такође значајно истичу разлике између таксона. У исте сврхе могу се користити и дужина и ширина семена (ДС, ШС) као и поларни (П) и екваторијални (Е) дијаметар поленових зрна. Наведене карактеристике могу се користити и за описивање разлика између хибридогеног и родитељског таксона.

Анализа главних компоненти (РСА) је указала на различите и комплексне обрасце варијабилности, при чему је варијабилност између популација једног таксона често била већа у односу на интерспецијску варијабилност. Највећа варијабилност забележена је у оквиру популација *S. leucanthum*, *S. ruthenicum* и *S. kindingeri* x *macedonicum*. У оквиру *S. leucanthum* уочено је издвајање популације са Источне Старе планине (ЛБИ) која је по готово свим квантитативним карактеристика одступала од сродних популација. Тачније, наведена популација која настањује ниже надморске висине одликовала се знатно већим листовима розете и стабла, висином биљке и дужином цвасти, али и осталих делова биљака, у односу на сродне популације са виших надморских висина. Овакав негативан тренд корелисаности дужине и ширине листова, висине биљке и дужине цвасти са надморском висином наводе и Körner и сар. (1986) и Novenden и Vander Schoor (2004), што може бити случај и код наведене популације. Даље, у оквиру таксона *S. ruthenicum*, на основу свих сетова карактеристика, издвајала се украјинска популација (РУК) што може бити последица географске удаљености у односу на сродне популације или процеса хибридизације. У оквиру *S. kindingeri* x *macedonicum* популација примећен

тренд издвајања популације са локалитета Дурлов поток на Шар планини (KMD) што у овом случају пре може бити повезано са значајним степеном варијабилности у зони хибридизације, обзиром да су све популације овог таксона прикупљене са локалитета који су били на малој просторној удаљености. Значајнија географска диференцијација анализираних популација није утврђена па се варијабилност и диференцијација може пре објаснити генетичким разликама.

Таксономски, *S. ruthenicum* и *S. zeleborii*, односно *S. kindingeri* и *S. leucanthum*, се чешће сматрају синонимима него засебним, добро, дефинисани врстама (Velev, 1970; Jalas et al., 1999; 't Hart, 2002; 't Hart et al., 2003; WFO, 2024). Међутим, мултиваријантне анализе (CDA, АНС, МСА, GMM) указале су на другачије односе наведених таксона. Добијена дискриминација на основу карактеристика цветова, плодова и семена и поленових зрна указала је на делимичну географску диференцијацију, обзиром да су *S. zeleborii* и *S. kindingeri*, распрострањени углавном на територији Србије и Северне Македоније, често били део једне групе или кластера у односу на *S. ruthenicum* и *S. leucanthum*, распрострањени на југоистоку и ван Балканског полуострва, који су чешће били сличнији.

Sempervivum ruthenicum и *S. zeleborii* показали су низак степен диференцијације само на нивоу морфолошких и епидермалних карактеристика розете (слика 5-24А, Б). Са друге стране на основу морфолошких карактеристика стабла и плодова и семена *S. ruthenicum* је показао већу сличност са *S. kindingeri*, односно са *S. leucanthum* на бази морфолошких карактеристика цвасти и цветова и епидермалних карактеристика стабла. Исто, овај таксон се на основу квантитативних и квалитативних карактеристика поленових зрна и епидермалних карактеристика цвасти и цветова издвојио као таксон са највећим разликама у односу на сродне таксоне. Наведено указује на значајне разлике између *S. ruthenicum* и *S. zeleborii* и оправдава раздвајање ова два таксона у две засебне врсте, што је у сагласности са лектотипификацијом спроведеном од стране Muirhead (1966), Parnell (1988) и Parnell и Favarger (1990). Међутим, иако Parnell и Favarger (1990) наводе да се *S. ruthenicum* од *S. zeleborii* разликује на основу већих делова биљака у овој студији није утврђена таква правилност.

Иако се релација између *S. ruthenicum* и *S. zeleborii* може сматрати решеном, остаје питање порекла значајних разлика у квалитативним и квантитативним особинама, нарочито у погледу присуства љубичасте мрље на круничним листићима и љубичастим филamentима балканских популација *S. ruthenicum* и издвојене украјинске популације

код које оваква обојеност изостаје. Velenovský (1891) сматра да је права боја прашника *S. ruthenicum* заправо зеленкаста или бела. Међутим, ово се може посматрати из два угла. Иако у оригиналном опису *S. ruthenicum* информације о боји филамената нису наведене, Schnittspahn и Lehmann (1855) се позивају на илустрацију дату од стране Koch-a (1801) где се недвосмислено види да су филаменти љубичасте боје. У односу на дате резултате то би популацију из Украјине могло да окарактерише као хибридогеног порекла. Са друге стране, ако се уваже наводи Velenovský-ог (1891) све популације овог таксона са Балканског полуострва могле би бити посматране као популације хибридогеног порекла што би даље имплицирало да на Балканском полуострву нема правог *S. ruthenicum*. Овакво становиште заступају и Jalas и сар. (1999) који иако наводе велике сличности између *S. ruthenicum* и *S. zeleborii* истовремено сматрају да се *S. ruthenicum* може наћи само у западном делу њиховог заједничког ареала, односно од Румуније до Украјине. Такође, поленова зрна украјинске популације из области Кијева се од осталих анализираних популација разликују по већем поларном и екваторијалном дијаметру и перпролатном облику. Klein и Kadereit (2016), испитујући порекло и путеве ширења алопатричних хибрида рода *Sempervivum*, у своју студију укључују и одређени број индивидуа са територије Бугарске и Румуније које су прелиминарно класификовали као *S. marmoreum*. Међутим, даљим анализама потврдили су хибридогено порекло одређеног броја ових индивидуа од чега је једна родитељска линија, тј. популација, представљала типски *S. marmoreum* пореклом са Источних Карпата док су друге родитељске популације представљене типским индивидуама *S. ruthenicum* са територије Украјине. Ово недвосмислено указује на хибридогено порекло балканских популација означених као *S. ruthenicum* и на то да се типски *S. ruthenicum* може наћи само на нижим надморским висинама ван Балканског полуострва и на територији Украјине. Дата студија у складу је и са морфолошким разликама утврђеним између балканских и украјинских *S. ruthenicum* популација.

S. kindingeri и *S. leucanthum* показали су значајан степен међусобне дискриминације на бази свих карактеристика, осим на нивоу морфолошких карактеристика розете (слика 5-24А, Б), што је супротно наводима 't Hart (2002) и 't Hart и сар. (2003) који тврде да услед слабо изражених морфолошких разлика између ова два таксона они требају бити посматрани као синоними. Добијени резултати заправо указују на неопходност издвајања ових таксона у две врсте, што истичу и Parnell и Favarger (1993) и Micevski (1998).

Као и у случају интерпопулационе варијабилности код *S. ruthenicum*, слично је забележено и за *S. leucanthum*. У оквиру популације са Источне Старе планине у Бугарској (LBI) уочено је одсуство љубичасте мрље на круничним листићима, док су филаменти, уместо љубичасти како је очекивано, били бледозелени или бели. Поред природне варијабилности, процеси хибридизације такође се могу приписати оваквим разликама. Како наводе 't Hart (2002) и 't Hart и сар. (2003) *S. leucanthum*, чија је права боја прашника љубичаста, веома често може хибридизовати са *S. ciliosum* у сипатричним деловима ареала ових таксона на територији Бугарске, па је варијабилна боја филамената прашника у појединим популацијама последица интрогресије. Ово може наведену популацију означити као хибридогену, међутим, на основу запажања аутора ове студије морфолошких сличности између ове и било које анализиране *S. ciliosum* популације нема, нити се може посматрати као *S. leucanthum* var. *ciliosum* обзиром на значајне разлике у висини и дужини маргиналних трихома листова розете између ове популације и вредности ових карактеристика датих у литератури (Velev, 1980). Постојеће разлике у анализираним популацијама овог таксона највероватније су последица природне варијабилности условљене разликама у станишту.

Sempervivum kindingeri x *macedonicum*, у овом раду провизорно одређен, показао је низак степен дискриминације у односу на родитељски таксон само у морфолошким карактеристикама розете док је дискриминација у односу на друге регионе била знатно израженија. Ово поново указују на различите обрасце наслеђивања особина од родитељских таксона у зони хибридизације. Поново је уочено да је хибридогени таксон са жутоцветним чуваркућама сличнији на нивоу розета док су цветови сличнији, нарочито у квалитативном смислу, другој претпостављеној родитељској врсти. Разлике у оквиру појединачних популација могу бити последица интрогресије са једном од родитељских врста.

Коначно, издвајање анализираних таксона у оквиру *S. ruthenicum* комплекса оправдано је и значајним разликама између *outgroup* таксона, *S. wulfenii* subsp. *juvanii*, који је увек представљао најудаљенију линију у АНС анализи, у односу на кластер таксона датог комплекса.

Као и у претходном случају, таксоне *S. ruthenicum* комплекса, као и *S. kindingeri* x *macedonicum*, треба сагледати и кроз активне конзервационе планове, у циљу очувања генетичког и специјског диверзитета рода *Sempervivum*, али и очувања флористичког диверзитета Балканског полуострва.

7. ЗАКЉУЧЦИ

1. Од 137 квантитативних карактеристика свих региона комплекси *S. ciliosum* и *S. ruthenicum* су се разликовали на основу 97, те је њихово, претходно условно, раздвајање оправдано. Као најзначајније издвајају се: дужина горњег дела листа розете (ГДР), ширина доњег листа стабла (ШДЛ), дужина чашичних листића (ДЧЦ, ДЧС, ДЧМ), дужина маргиналних и апикалних трихома листова розете (ДЖ-МР, ДАР) и средњих листова стабла (ДЖ-МС, ДАС), дужина маргиналних трихома брактеја (ДЖ-МБ), ширина семена (ШС) и поларни дијаметар поленових зрна (П).
2. У квалитативном смислу комплекси су се разликовали у типу индументума листова розете, обојености круничних листића и прашника. Тако, *S. ciliosum* комплекс се одликује вилозним индументумом, жутозеленим до жутиим круничним листићима без присуства базалне љубичасте мрље и жутозеленим филаментима прашника. *Sempervivum ruthenicum* комплекс одликује се томентозним индументумом, скоро белим круничним листићима са присутном базалном мрљом и љубичастим филаментима.
3. На нивоу таксона *S. ciliosum* комплекса утврђена је умерена варијабилност већине анализираних морфолошких карактеристика региона розете, стабла и цвасти и цветова. Мултиваријационе анализе (PCA, CDA, AHC) указале су на различите обрасце варијабилности на интер- и интрапопулационом нивоу као и различите обрасце интерспецијске дискриминације где се *S. klepa* може издвојити као таксон са највећим степеном дискриминације у односу на сродне таксоне.
4. Анализе епидермалних карактеристика таксона *S. ciliosum* комплекса истакле су да су епидермалне ћелије полигоналног или неправилног облика, са кривудама, ретко изувијаним или правим антиклиналним зидовима. Листови су амфистоматични са анизоцитним стомама. Индументум је вилозног типа, изграђен од густих трихома уједначене дужине измешаним са дугим, мање бројним, трихомима, који су нарочито дуги на маргинама листова розете. Трихоми су glandularни, вишећелијски, бисеријатни са дршкама изграђеним од 2-3 пара дугих ћелија и лоптастим или клинастим главицама састављених од најмање четири секреторних ћелија. Епидермалне карактеристике одликовале су се ниском до високом варијабилношћу. Мултиваријационе анализе указале су на нижи дискриминациони потенцијал ових карактеристика, али и најизраженију диференцијацију таксона *S. klepa* и *S. jakucsii*.
5. Квантитативне и квалитативне карактеристике плодова и семена први пут су детаљно обрађене у овој студији. Квантитативне карактеристике одликују се ниском до умереном варијабилношћу и релативно ниским дискриминационим потенцијалом,

иако је уочено издвајање *S. galicicum*. Квалитативне карактеристике условиле су јасније раздвајање таксона *S. ciliosum* комплекса. Микроморфолошка анализа указала је на постојање glandуларних трихома на плодовима и дебелих наслага епikuтикуларних воскова на плодовима и семенима. Семена су се одликовала израженим лонгитудиналним ребрима са развијеним анастомозама, микропиларном и халазном короном, припадајући бипапилатном типу и костатном подтипу. Такође, утврђене су значајне разлике у микроморфолошким структурама између таксона овог комплекса и *outgroup* таксона *S. rupestre* а нешто ниже у односу на *J. heuffelii*, што додатно потврђује утврђене филогенетске односе између ових родова и секција.

6. Таксони *S. ciliosum* комплекса одликовали су се ниском до умереном варијабилношћу квантитативних карактеристика поленових зрна које су показале низак степен дискриминације, осим у случају таксона *S. galicicum*. У квалитативном смислу, сва поленова зрна су била триколпатна, али је у односу на њихов облик дошло до издвајања *S. octopodes* који се карактерисао пролатним зрнима у односу на остале таксоне, укључујући и хибридогене, који су имали поленова зрна субсфероидалног облика.
7. Геометријска морфометрија (GMM) истакла је значајне разлике у облику и величини листова розете таксона *S. ciliosum* комплекса, које су подржане високим процентом тачне класификације и дискриминације истих, указавши притом на могуће хибридогено порекло *S. octopodes*. Највеће промене у облику листова условљене су променом позиције најширег дела листа (LM6-7) који је често смештен ближе средини листа па се листови могу описати као обланцетасти, елипсоидни до јајастии са шиљатим или тупим врхом.
8. Хибридогени таксони, *S. ciliosum* x *marmoreum* и *S. jakucsii* x *marmoreum*, први пут и провизорно описни у овој студији, одликовали су се широким опсегом варирања анализираних карактеристика, при чему је *S. ciliosum* x *marmoreum* чешће показивао сличност са родитељским таксоном од *S. jakucsii* x *marmoreum*.
9. У односу на сагледавање свих резултата и тренутног таксономског статуса анализираних таксона *S. ciliosum* комплекса, *S. klepa*, *S. galicicum* и *S. jakucsii* требају бити посматрани као специфичне, добро, дефинисане врсте а не инфраспецијски таксони или синоними у оквиру *S. ciliosum*. Међутим, *S. octopodes* је често показивао сличност и био део једног кластера са *S. ciliosum* x *marmoreum*, што може бити потврда претпостављеног хибридогеног порекла па се предлаже да и даље условно

буде посматран као *S. octopodes* обзиром на изражене, нарочито квалитативне, разлике у односу на *S. ciliosum*.

10. Морфолошке карактеристике розете, стабла, цвасти и цветова таксона *S. ruthenicum* комплекса биле су ниско до умерено варијабилне. Мултиваријационе анализе (РСА, CDA, АНС) истакле су различите обрасце варијабилности на интер- и интрапопулационом нивоу и обрасце интерспецијске дискриминације, при чему су таксони раније сматрани синонимима показали значајан степен међусобне диференцијације, осим на нивоу карактеристика розете.
11. На нивоу карактеристика епидермалних структура значајније разлике између овог и претходног комплекса нису утврђене, осим на нивоу типа индументума који је код таксона *S. ruthenicum* комплекса био томентозног типа са маргиналним трихомима розете које су били униформне дужине. У квантитативном смислу, анализиране карактеристике биле су умерено варијабилне, испољивши при том нижи потенцијал у диференцијацији таксона и указавши на већу разлику између таксона посматраних као синоними, тј. *S. kindingeri* и *S. leucanthum* и *S. zeleborii* и *S. ruthenicum*.
12. Микроморфолошке карактеристике плодова и семена нису се у већој мери разликовале од истих претходног комплекса осим у погледу израженије гранулисаности семењаче, као ни између таксона унутар *S. ruthenicum* комплекса. У квантитативном погледу, карактеристике подова и семена показале су ниску до умерену варијабилност. Диференцијација таксона у односу на квантитативне и квалитативне карактеристике овог региона била је испољена на исти начин као и код претходних региона.
13. Таксони *S. ruthenicum* комплекса одликовали су се умереном варијабилношћу квантитативних карактеристика поленових зрна које су показале низак степен варијабилности и интерспецијске дискриминације. Квалитативне карактеристике поленових зрна, тј. облик, условили су израженију дискриминацију па су се *S. kindingeri*, *S. leucanthum* и *S. kindingeri* x *macedonicum* одликовали субсфероидалним, *S. zeleborii* пролатним а *S. ruthenicum* перпролатним, триколпатним, поленовим зрнима.
14. Геометријска морфометрија (GMM) указала је на високе разлике у облику и величини листова розете између таксона *S. ruthenicum* комплекса, које су подржане добијеним високим процентом тачне класификације и дискриминације, осим у случају пара *S. leucanthum* - *S. ruthenicum*. Најзначајније промене облика листова узроковане су променом позиције најширег дела листа (LM6-7) који је углавном био позициониран

ближе врху листа па се листови генерално могу описати као клинасти са шиљатим или тупим врхом.

15. Хибридогени таксон, *S. kindingeri* х *macedonicum*, одликовао се упадљивим варирањем испитиваних карактеристика а сличност са родитељским таксоном *S. kindingeri* утврђена је само на основу морфолошких и епидермалних карактеристика розете.
16. Анализа главних компоненти (РСА) спроведена на сету квантитативних података свих региона истакла је издвајање популација *S. leucanthum* са Источне Старе планине (LBI), *S. kindingeri* х *macedonicum* са локалитета Дурлов поток (KMD) и *S. ruthenicum* из Украјине (RUK) у односу на остале популације ових таксона. Ове популације су се разликовале и у квалитативном смислу, нарочито у погледу издвојених *S. leucanthum* и *S. ruthenicum* популација које су се одликовале круничним листићима без љубичасте мрље и филаментима прашника беле боје. Издвајање *S. leucanthum* популације вероватно је последица варијабилности условљене факторима животне средине па се она може сматрати морфотипом, тј. екотипом, док је одвајање *S. ruthenicum* популација балканског распрострањења и популација са територије Украјине највероватније условљено генетичким разликама. Популације овог таксона са Балканског полуострва вероватно су хибридогеног порекла, што се огледа у љубичастој обојености њихових прашника, настале укрштањем *S. marmoreum* са Карпата и *S. ruthenicum* популација које су распрострањене ван Балканског полуострва, на шта указују и молекуларне студије. Тако, може се закључити да на Балканском полуострву нема правог *S. ruthenicum*.
17. На основу свих резултата и добијене дискриминације *S. leucanthum* и *S. kindingeri*, односно *S. ruthenicum* и *S. zeleborii*, не требају се сматрати синонимима већ добро дефинисаним, засебним, врстама.
18. Издвајање наведених врста у *S. ruthenicum* комплекс је оправдано имајући у виду удаљену позицију *outgroup* таксона *S. wulfenii* subsp. *juvanii* у односу на врсте наведеног комплекса.
19. Све анализиране популације и врсте треба укључити у *in situ* и *ex situ* конзервационе пројекте у циљу очувања генетичког и специјског диверзитета.

**8. ИДЕНТИФИКАЦИОНИ КЉУЧ
ЖУТОЦВЕТНИХ ВРСТА РОДА
SEMPERVIVUM СА БАЛКАНСКОГ
ПОЛУОСТРВА**

1. Розете затвореног типа, маргинални трихоми листова розете дуге преко 0,7 mm, испреплетани са трихомима суседних листова 2
- 1а. Розете отвореног типа, маргинални трихоми листова розете једнаки или краћи од 0,5 mm, нису испреплетани са трихомима суседних листова..... 8
2. Крунични листићи жутозелени до жути без љубичасте мрље у базалном делу, филаменти прашника жутозелени..... 3
- 2а. Крунични листићи са љубичастом мрљом у базалном делу, филаменти прашника љубичасти..... 6
3. Крунични листићи изразито жути, маргинални трихоми листова розете дужи од 2,8 mm..... **1. *S. klepa***
- 3а. Крунични листићи жутозелени до жути, маргинални трихоми листова розете једнаки или краћи од 2 mm..... 4
4. Розете пречника 2-4 cm, листови розете са маргиналним трихомима дужине око 2 mm, спољашњи листови розете и стабла црвени у горњој половини или само на врху, пупољци конусни..... 5
- 4а. Розете пречника 3,5-5 cm, листови розете са маргиналним трихомима дужине око 1,2 mm, спољашњи листови розете и стабла на наличју скоро од базе црвено обојени, пупољци лоптасти **2. *S. galicicum***
5. Апикални трихоми листова розете дуги око 1 mm, чашични листићи 4,6 x 1,5 mm, крунични 10,5 x 1,9 mm, краћи филаменти око 4,9 mm а дужи око 5,5 mm дуги, карпеле 5,9 x 1,9 mm..... **3. *S. ciliosum***
- 5а. Апикални трихоми листова розете дуге око 1,7 mm, чашични листићи 3,9 x 1,4 mm, крунични 7,7 x 2 mm, краћи филаменти око 4,2 mm а дужи око 4,9 mm дуги, карпеле 4 x 1,8 mm..... **5. *S. jakucsii***
6. Маргинални трихоми листова розете 0,7 mm дуги, цветови 12-14-мерни, крунични листићи са нехомогеном (у виду вертикалних линија) са љубичастом мрљом у базалном делу..... **10. *S. jakucsii* x *marmoreum***
- 6а. Маргинални трихоми листова розете једнаки или дужи од 0,9 mm, цветови 11-13-мерни, крунични листићи са хомогеном љубичастом мрљом у базалном делу..... 7

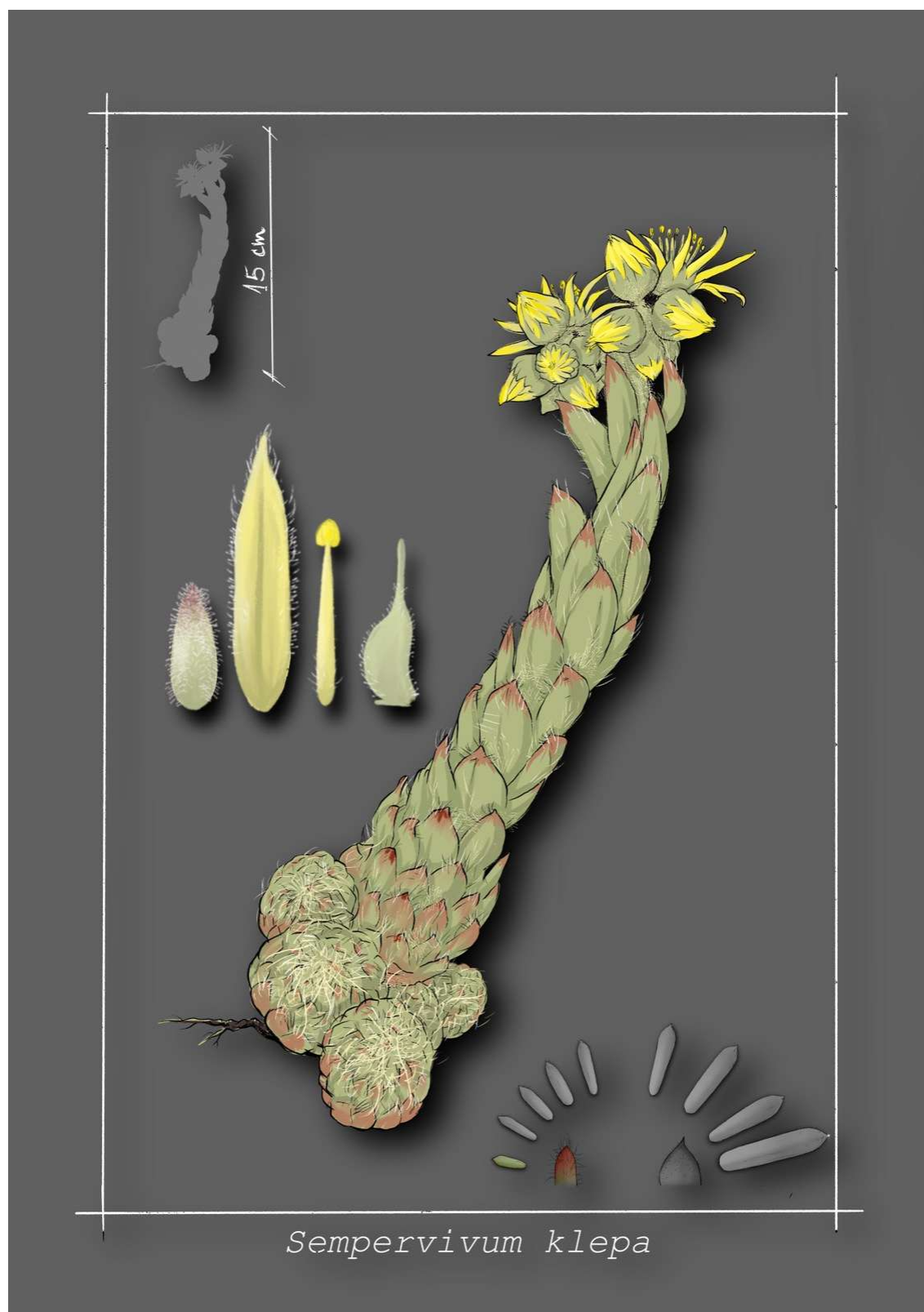
7. Биљка висине око 14 cm, маргинални трихоми листова розете око 0,9 mm дуги, крунични листићи 10,5 x 2,3 mm, са бледом хомогеном љубичастом мрљом у базалном делу, филаменти прашника бледо љубичасти..... **4. *S. octopodes***
- 7а. Биљка висине око 22 cm, маргинални трихоми листова розете око 1,8 mm дуги, крунични листићи 9 x 1,4 mm, са тамном хомогеном љубичастом мрљом у базалном делу, филаменти прашника тамно љубичасти **11. *S. ciliosum* x *marmoreum***
8. Биљке крупније, стабла висине око 24 cm, крунични листићи без или са бледом љубичастом мрљом у базалном делу, филаменти прашника бели или бледо љубичасти..... **9**
- 8а. Биљке мање, стабла висине око 20 cm, крунични листићи са тамнијом љубичастом мрљом у базалном делу, филаменти прашника љубичасти..... **10**
9. Розете дијаметра 3-10 cm, листови розете око 40 x 10 mm са маргиналним трихомима дужине 0,5 mm, филаменти прашника боје слоноваче или бледо љубичасти..... **6. *S. leucanthum***
- 9а. Розете дијаметра 3-8,5 cm, листови розете око 35 x 10 mm са маргиналним трихомима дужине 0,4 mm, филаменти прашника бели или тамније љубичасти..... **7. *S. ruthenicum***
- 10а. Биљке око 18 cm високе, крунични листићи са скоро црвеном или љубичастом мрљом до 1/3 њихове дужине..... **11**
- 10а. Биљке око 22 cm високе, крунични листићи са љубичастом мрљом до 2/3 њихове дужине..... **12. *S. kindingeri* x *macedonicum***
11. Розете дијаметра 3-7 cm, листови розете око 30 x 7 mm, крунични листићи 9,5 x 1,8 mm са јарком, црвеном до љубичастом, нехомогеном мрљом у базалном делу и тамно љубичастим до црвеним филаментима прашника..... **8. *S. kindingeri***
- 11а. Розете дијаметра 1,5-8 cm, листови розете око 32 x 11 mm, крунични листићи 10,1 x 1,9 mm са (бледо)љубичастом нехомогеном мрљом у базалном делу и бледо љубичастим филаментима прашника..... **9. *S. zeleborii***

8.1. Преглед таксона

1. *Sempervivum klepa* Micevski

Вишегодишња око 15 cm висока биљка, са лоптастим розетама затвореног типа, пречника 1,7-4,0 cm (**илустрација 8-1**). Листови розете 13,5 × 4,5 mm, густо збијени, повијени ка центру, у централном делу розете мањи, у спољашњем дужи, обланцетасти, издужено-објајасте, на врху кратко ушиљени, светло зелени, понекад на врху бледо црвено обојени (спољашњи листови). Листови розете изразито густо жлездасто длакави, са трихомима чија се дужина и густина повећавају од базе ка врху листа и дугим трихомима на наличју листова. Маргинални трихоми дуги 2,8 mm, испреплетани са трихомима суседних листова, апикални трихоми до 1,6 mm. Цветно стабло усправно, прекривено, као и сви остали делови биљке, жлезданим трихомима. Листови стабла елиптични до објајасте на врху ушиљени, меснати, збијени, црепасто преклопљени, положени уз стабло, у доњем делу светло зелени у вршном делу наличја тамно црвени. Доњи листови 25 × 7 mm, средњи 22 × 6 mm са око 1,2 mm дугим маргиналним трихомима, горњи 18 × 4 mm. Цваст дуга око 3 cm и широка око 5 cm. Брактеје 7,3 × 1,1 mm, ланцетасти, светло зелене. Цветни пупољци конусни. Цветови 13-12-мерни, око 27 mm у пречнику, на кратким цветним дршкама. Чашични листићи 4,2 × 1,2 mm, слободни, широко ланцетасти до јајасте, на врху оштри, зелени, ретко на врху црвени. Крунични листићи 12 × 1,7 mm, ланцетасти, зашиљеног врха, повијени на доле у базалном делу а у апикалном често кукасто савијени, жути, на наличју и дуж целих маргина жлездасто длакави. Прашници у два реда, филаменти бледо зелени, у доњој трећини обрасли трихомима, филаменти краћих прашника око 5,6 mm а дужих 6,5 mm дуги. Антере жуте. Карпеле 6,2 × 2,0 mm, светло зелене са релативно дугим, усправним стилусом, на вентралној и дорзалној страни прекривене трихомима до половине стилуса. Нектарије око 0,5 mm дуге и 0,4 mm високе, усправне или полегле, издужено до трансверзално јајасте, жуте до жутозелене, понекад на врху са једним урезом. Плодови ортокарпни, тамно браон, прекривени трихомима, 5,5-8,5 mm дуги и 1,8-2,2 mm широки. Семена 0,7 × 0,3 mm, пириформна са добро израженим лонгитудиналним наборима и микропиларном и халазном короном. Поленова зрна субсфероидална, трикоплатна, поларног дијаметра 22,1 и екваторијалног 20,2 μm .

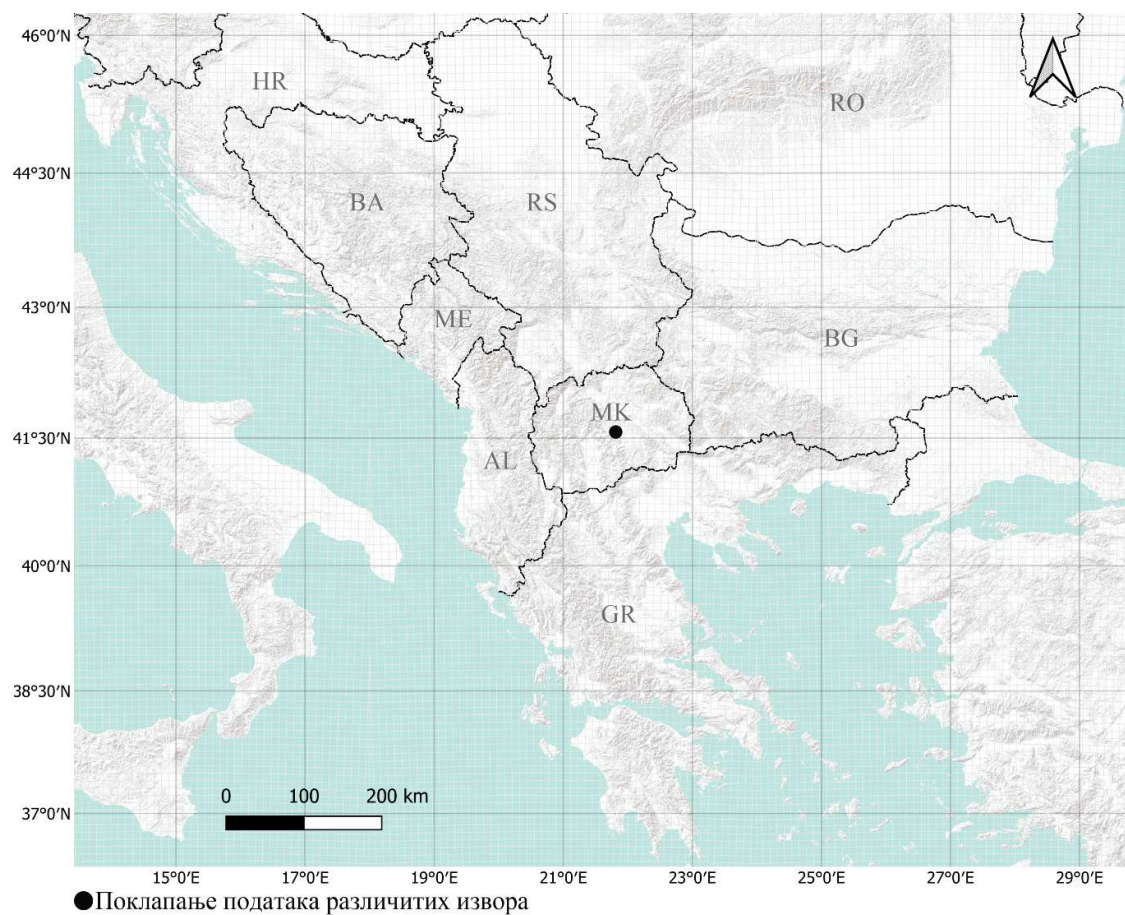
Распрострањење: Ендемит планине Клепа (Северна Македонија) (**карта 8-1**). Расте на стенама, камењарима и травнатим камењарима на кречњаку и силикату, изнад 800 м.н.в.



Илустрација 8-1. Приказ хабитуса, детаља цвета и листова розете (доле десно) врсте *S. klepa* (илустровала Димитрија Савић Здравковић).

Преглед локалитета на којима је врста констатована:

- **Хербарски подаци:** СЕВЕРНА МАКЕДОНИЈА – Велес, Клепа (MKNH027722 – Holotypus! *Flora exsiccata Macedonica, Sempervivum klepa Micevski, Veles-Ms. Klepa, in rupibus, solo silicosa, 1100 m, 4.06.1994, leg: K. Micevski*) MKNH027714 - 027720, MKNH027721, MKNH027723 - 027727).
- **Литературни подаци:** СЕВЕРНА МАКЕДОНИЈА – Велес, Клепа (Micevski. 1998; Niederle, 2014); Клепа, Горно Чичево (Niederle, 2014).
- **Ревидирани подаци:** СЕВЕРНА МАКЕДОНИЈА – *Sempervivum ciliosum* var. *galicicum*, врх Клепе (Niederle, 2014); *Sempervivum ciliosum* subsp. *micevski* var. *klepa*, Горно Чичево (Niederle, 2014).

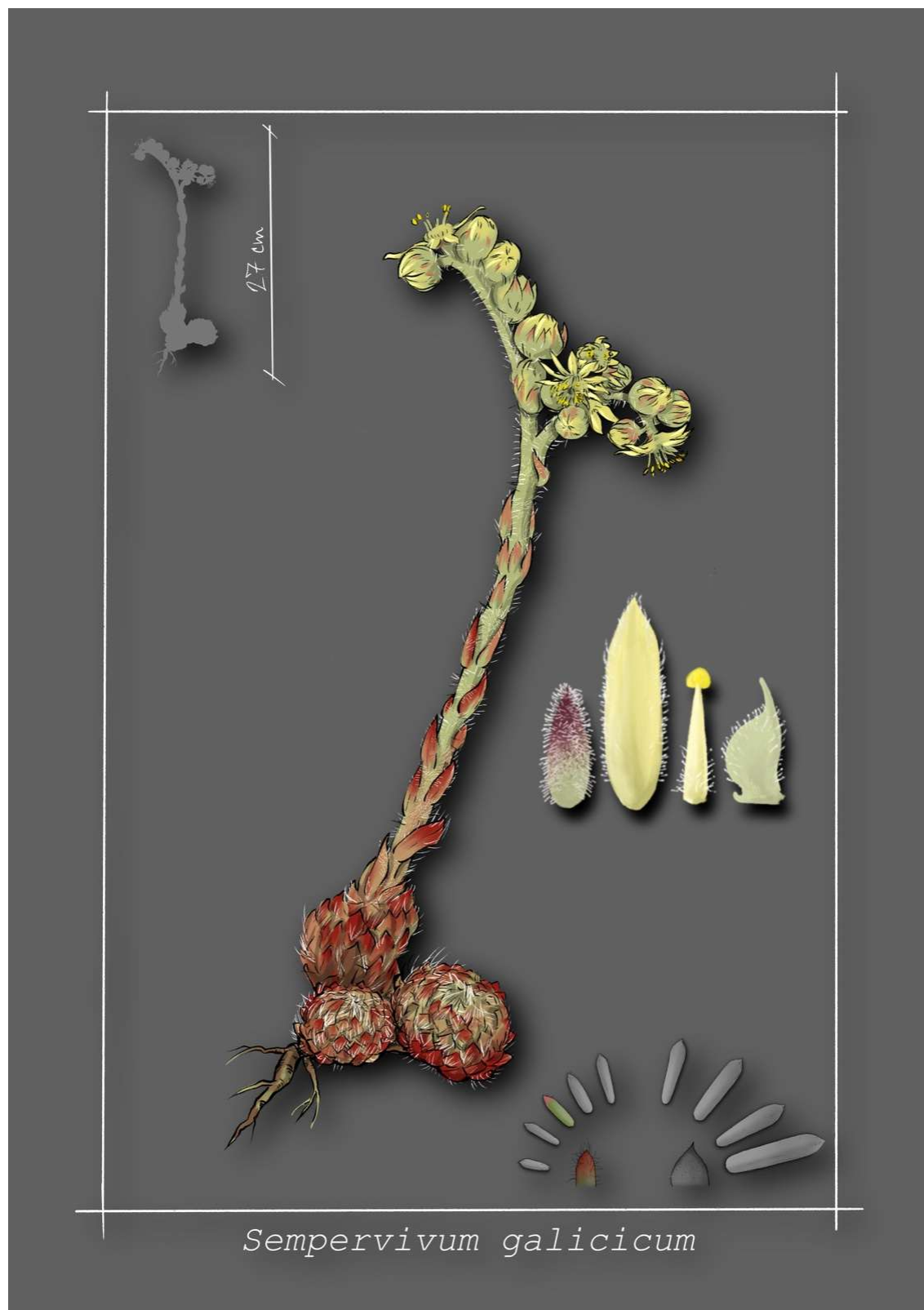


Карта 8-1. Распрострањење врсте *S. klepa* на основу хербарских, литературних и теренских података.

2. *Sempervivum galicicum* (A. C. Smith) Micevski

Вишегодишња до 27 cm висока биљка, са лоптастим розетама затвореног типа, пречника 3,5-5 cm (**илустрација 8-2**). Листови розете 22 × 7 mm, густо збијени, у централном делу розете мањи, повијени ка центру, спољашњи дужи, елиптични до издужено-објајасте, на врху кратко ушиљени, светло зелени у доњем делу, спољашњи листови у горње две трећине или горњој половини тамно, хомогено, црвено обојени, унутрашњи листови само на врху црвено обојени, па цела розета делује црвено. Листови розете изразито густо жлездасто длакави, са трихомима чија се дужина и густина повећавају од базе ка врху листа и дугим трихомима на наличју листа. Маргинални трихоми дуги 1,2 mm, испреплетане са трихомима суседних листа, апикални трихоми до 0,7 mm. Цветно стабло усправно, прекривено, као и сви остали делови биљке, жлезданим трихомима. Листови стабла елиптични, издужено јајасте или објајасте, меснати, положени уз стабло, у доњем делу светло зелени у горњој половини наличја тамно црвени, на лицу црвени на маргинама и ближе апикалном делу. Доњи листови 23 × 6 mm, средњи 24 × 7 mm са до 1 mm дугим маргиналним трихомима, горњи 19 × 5 mm. Цваст дуга и широка око 7 cm. Брактеје 5,7 × 1,2 mm, ланцетасте, светло зелене. Цветни пупољци лоптасти. Цветови у просеку 13-11-мерни, око 20 mm у пречнику, на кратким цветним дршкама. Чашични листићи 4,9 × 1,7 mm, ланцетасте до објајасте, на врху оштри, слободни, светло зелени и на врху хомогено или у виду тачака тамно црвени. Крунични листићи 8,9 × 2,3 mm, уско елиптични, зашиљеног врха, жутозелени, на маргинама скоро бели, у вршном делу понекад лучно савијени, на наличју и дуж целих маргина жлездасто длакави. Прашници у два реда, филаменти бледо зелени, у бази широки, у доње две трећине обрасли трихомима, филаменти краћих прашника 4,5 mm а дужих 4,9 mm. Антере жуте. Карпеле 4,9 × 2,3 mm, светло зелене, са кратким, углавном усправним стилусом, на вентралној и дорзалној страни прекривене трихомима. Нектарије око 0,5 mm дуге и високе, усправне, ланцетасте до широко објајасте, жуте или зелене. Плодови ортокарпни, тамно браон, прекривени трихомима, 4,1-5,3 mm дуги и 1,3-2,4 mm широки. Семења 0,7 × 0,2 mm, пириформна са израженим лонгитудиналним наборима и више или мање израженом микропиларном и халазном короном. Поленова зрна субсфероидална, триколатна, поларног дијаметра 25,9 и екваторијалног 21,9 μm .

Распрострањење: Ендемит планине Галичица (Северна Македонија) (**карта 8-2**). Настањује кречњачке стене и камењаре изнад 1400 м.н.в.

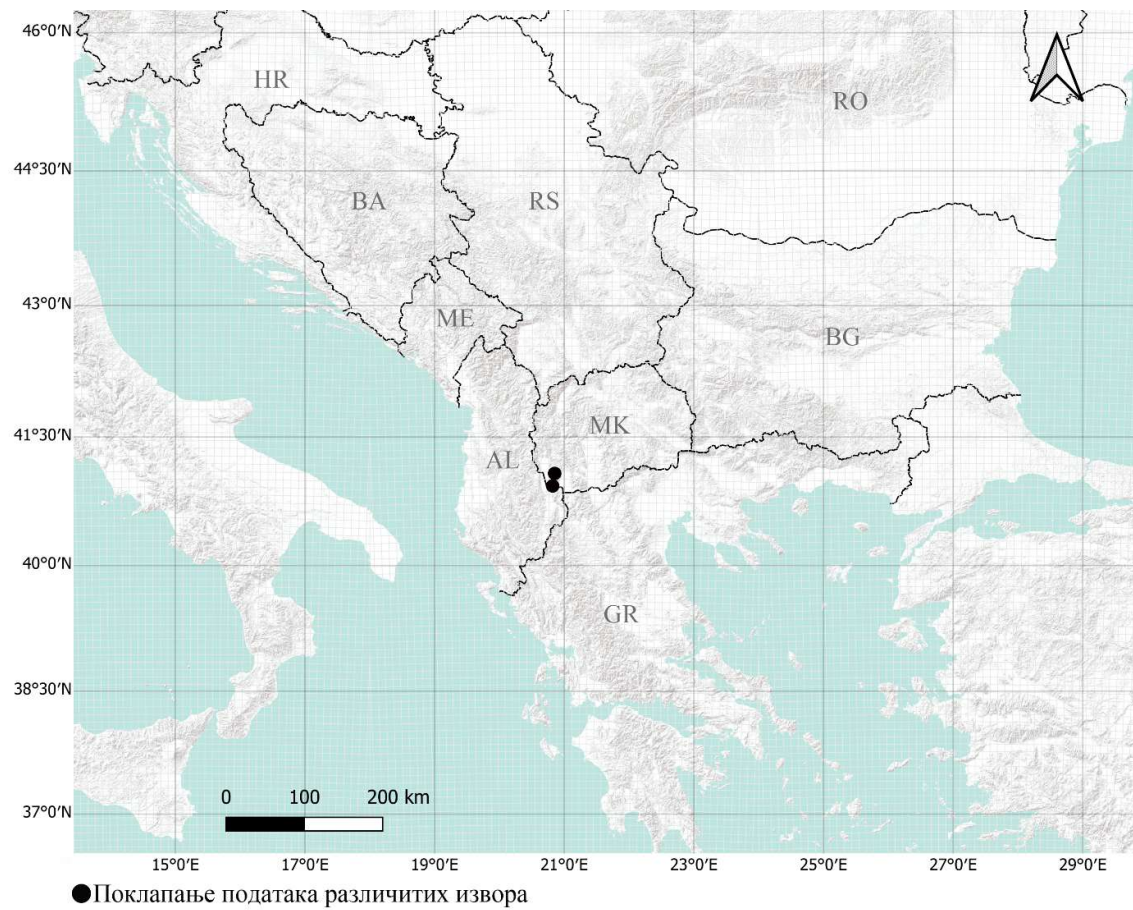


Илустрација 8-2. Приказ хабитуса, детаља цвета и листових розета (доле десно) врсте *S. galicicum* (илустровала Димитрија Савић Здравковић).

Преглед локалитета на којима је врста констатована:

- **Хербарски подаци:** СЕВЕРНА МАКЕДОНИЈА – Галичица: Галичица (HMMNH3396, MKNH027798 - 027804, MKNH027806, MKNH027808 - 027809, MKNH027811, MKNH027814 - 027815, MKNH027822 - 027828, BEOU37616); Галичица, стене око чесме, 1550 м.н.в. (MKNH027812); Галичица, поред пута ка репетитору (HMMNH_Nikolov, Z.); Галичица, над преслапом (MKNH027818 - 027819, MKNH027821); Галичица, Стара Галичица (MKNH027807, MKNH027817, MKNH027820); Галичица, Гафа (MKNH027810); Галичица, камењар изнад села Царино (MKNH027816); Галичица, врх Томорос (HMMNH6021); Галичица, врх Магаро (BRNU674876¹; HMMNH_Nikolov, Z.)
- **Литературни подаци:** СЕВЕРНА МАКЕДОНИЈА – Галичица (Smith, 1978); Галичица (Micevski, 1998); Галичица: Баба-Преслап; Бугарска чука-Барјаче; Бугарска чука-Суво поље; врх Лако Сигној; врх Магаро; Источко поле; Коста Бачило-Бетонска локва; Кучополе; Стара Галичица-Казан; (Matevski, 2018); Галичица (Klein & Kadereit, 2015).
- **Ревидирани подаци:** СЕВЕРНА МАКЕДОНИЈА – *Sepervivum ciliosum*, врх Магаро (BRNU674876); *Sempervivum ciliosum* var. *galicum*, Галичица (BEO10288, BEO44902); Галичица нагиб Сувопоља (BEO10317); Мала Галичица испод Голем Врх (BEO10290); Галичица ка врху Томорос (BEO10292; BEOU37121); Галичица Корита (BEO10289); Клепа (Niederle, 2014); *Sempervivum sp.*, Галичица (HMMNH3396).

¹ Хербаријум Департмана за ботанику и зоологију Масариковог Универзитета у Брну, Чешка (Department of Botany and Zoology of the Masaryk University, Brno)

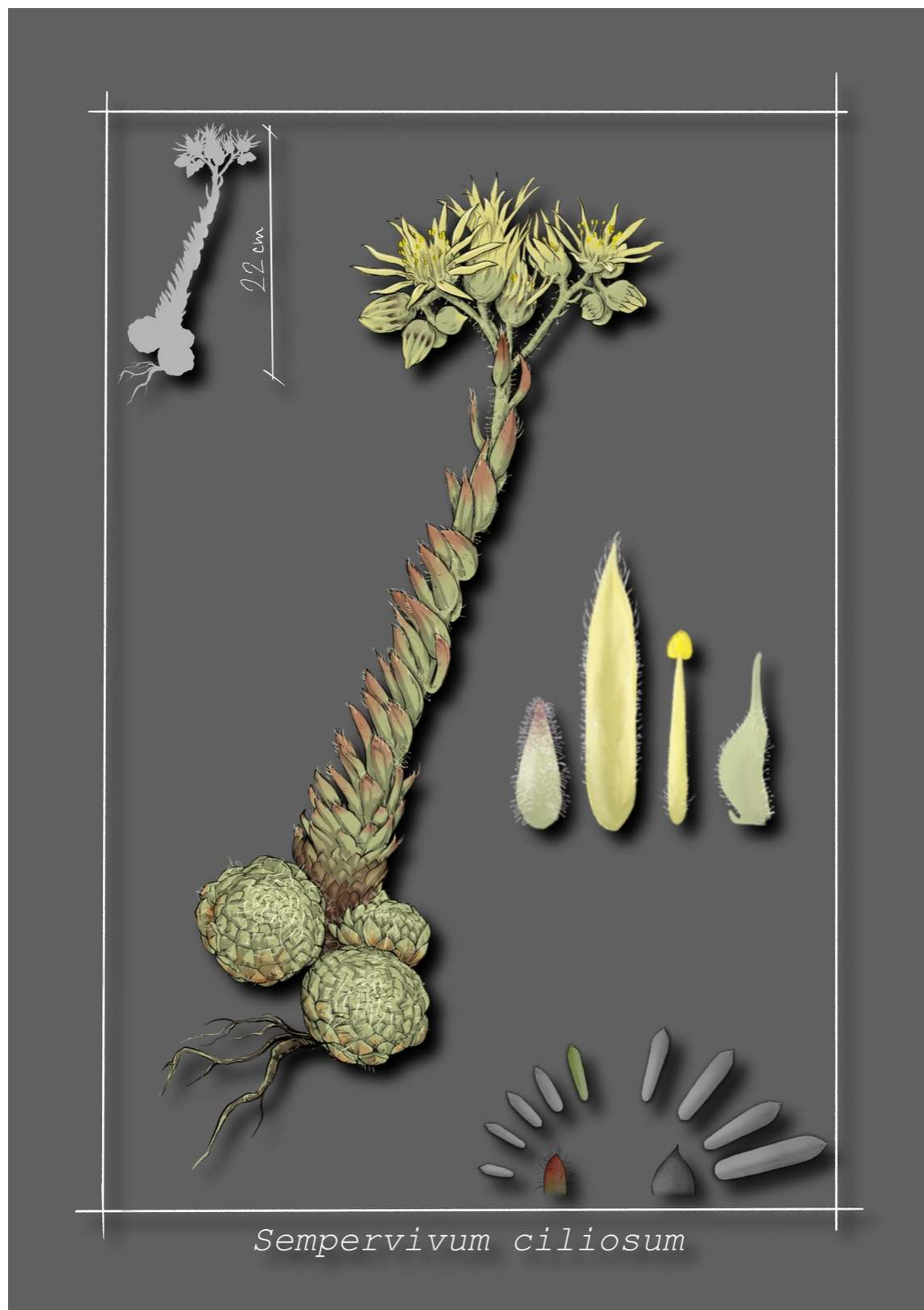


Карта 8-2. Распрострањење врсте *S. galicicum* на основу хербарских, литературних и теренских података.

3. *Sempervivum ciliatum* Craib

Вишегодишња до 22 cm висока биљка, са лоптастим розетама затвореног типа, пречника 2-4 cm (**илустрација 8-3**). Листови розете $23,5 \times 6$ mm, збијени, у централном делу розете мањи, повијени ка центру, у спољашњем делу неретко усправни, обланцетасти, дугуљасто-обланцетасти, на врху кратко ушиљени, светло зелени, спољашњи листови у вршном делу наличја, ретко и лица, тамно црвено обојени. Листови розете густо жлездасто длакави са трихомима чија се дужина и густина повећавају од базе ка врху листа. Маргинални трихоми дуги 1,9 mm испреплетани са трихомима суседних листова, апикални трихоми до 1 mm. Цветно стабло усправно, као и сви делови биљке, прекривено трихомима. Листови стабла обланцетасти, дугуљастасти, светло зелени, у апикалном делу често тамно црвени, неретко повијени на једну страну у односу на стабло. Доњи листови 28×8 mm, средњи 25×7 mm са до 1,4 mm дугим маргиналним трихомима, горњи 20×5 mm. Цваст дуга око 4,8 и широка око 5 cm. Брактеје $7,5 \times 1,6$ mm, ланцетасте. Цветни пупољци конусни. Цветови 13-11-мерни, око 22 mm у пречнику, на кратким цветним дршкама. Чашични листићи $4,6 \times 1,5$ mm, ланцетасти, слободни, светло зелени, на врху тамно црвени. Крунични листићи $10,5 \times 1,9$ mm, жутозелени или жути, у базалном делу и на маргинама често светлије обојени, у вршном понекад кукасто савијени, на наличју и маргинама жлездасто длакави. Филаменти бледо зелени, у доњој трећини обрасли жлезданим трихомима, филаменти краћих прашника 4,9 mm а дужих 5,5 mm дуги. Антере жуте. Карпеле $5,9 \times 1,9$ mm, светло зелене са дугим, усправним или ка дорзалној страни повијеним стилусом, на вентралној и дорзалној страни прекривене трихомима. Нектарије око 0,4 mm дуге и високе, усправне, ланцетасте, широко објајасте, жуте или зелене. Плодови ортокарпни, тамно браон, прекривени трихомима, 4,0-7,5 mm дуги и 1,1-2,3 mm широки. Семења $0,8 \times 0,4$ mm, пириформна са добро израженим лонгитудиналним ребрима. Поленова зрна субсфероидална, триколпатна, поларног дијаметра 21,6 и екваторијалног 18,8 μ m.

Распрострањење: Ендемит Балканског полуострва, од источне Албаније и југо-западне Македоније до западне Бугарске (**карта 8-3**). Настањује стене и камените пашњаке планинског до субалпског појаса (500-2200 м.н.в.) на кречњаку, силикату или граниту.

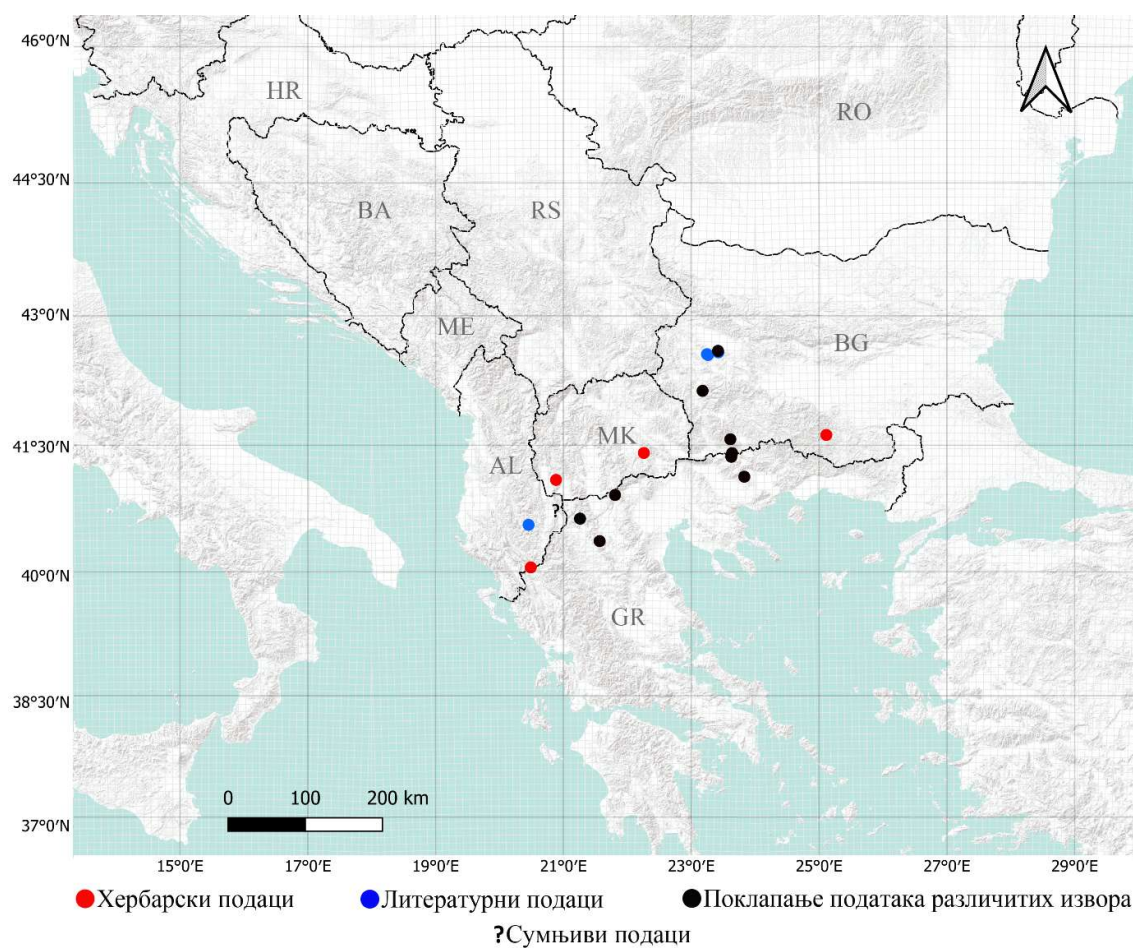


Sempervivum ciliosum

Илустрација 8-3. Приказ хабитуса, детаља цвета и листових розета (доле десно) врсте *S. ciliosum* (илустровала Димитрија Савић Здравковић).

Преглед локалитета на којима је врста констатована:

- **Хербарски подаци:** БУГАРСКА – Алиботуш (SOM35173, SOM35175 - 35176); Панчарево (SOM); Пирин, врх Орелјак (SOM35179); Рила (BEO10291): ГРЧКА – Немеречка (BEOU36614); Орвилос (BEOU46354); Синиатско (BEOU36696); СЕВЕРНА МАКЕДОНИЈА – Демир капија, испод Калуђера (BEO10294, BEO10295).
- **Литературни подаци:** АЛБАНИЈА – Планина Островица (Paparisto et al., 1988; Mayer, 2011; Shuka & Tan, 2013); БУГАРСКА – Алиботуш (Aneva et al., 2015); Витоша планина (Petrova & Vladimirov, 2010); Кокалајне (Velev, 1970); Кресненска клисура, долина Струме (Velev, 1970; Petrova & Vladimirov, 2010); Панчарево (Degen & Urumov, 1915; Velev, 1970; Parnell, 1988); M35176, SOM35183; Пирин (Petrova & Vladimirov, 2010); Рила (Velev, 1970; Petrova & Vladimirov, 2010; Klein & Kadereit, 2015); ГРЧКА – Аскион, Синиатско (Hagemann, 1986), Боутси (Hagemann, 1986).
- **Ревидирани подаци:** БУГАРСКА – *Sempervivum leucanthum* subsp. *cilosum*, Плана планина, изнад реке Вадена, Ђавољи мост (SO33586); ГРЧКА – *Sempervivum kindingeri*, планина Меникион (Karagiannakidou & Kokkini, 1987; Hagemann, 1986); Орвилос (Hagemann, 1986); *Sempervivum leucanthum*, планина Меникион (Petrova & Vladimirov, 2010); *Sempervivum ruthenicum*, Кало Неро (Hagemann, 1986); пут од места Цинохори до северних падина планине Меникион (Tan & Rachomia, 2024); СЕВЕРНА МАКЕДОНИЈА – *Sempervivum leucanthum*, Петрино (SO97762).
- **Сумњиви подаци:** *Mali i Thatë* (Greuter et al., 1986; Vangjeli & al., 1995; J alas et al., 1999, Mayer, 2011; Barina et al., 2013; Vangjeli, 2003).

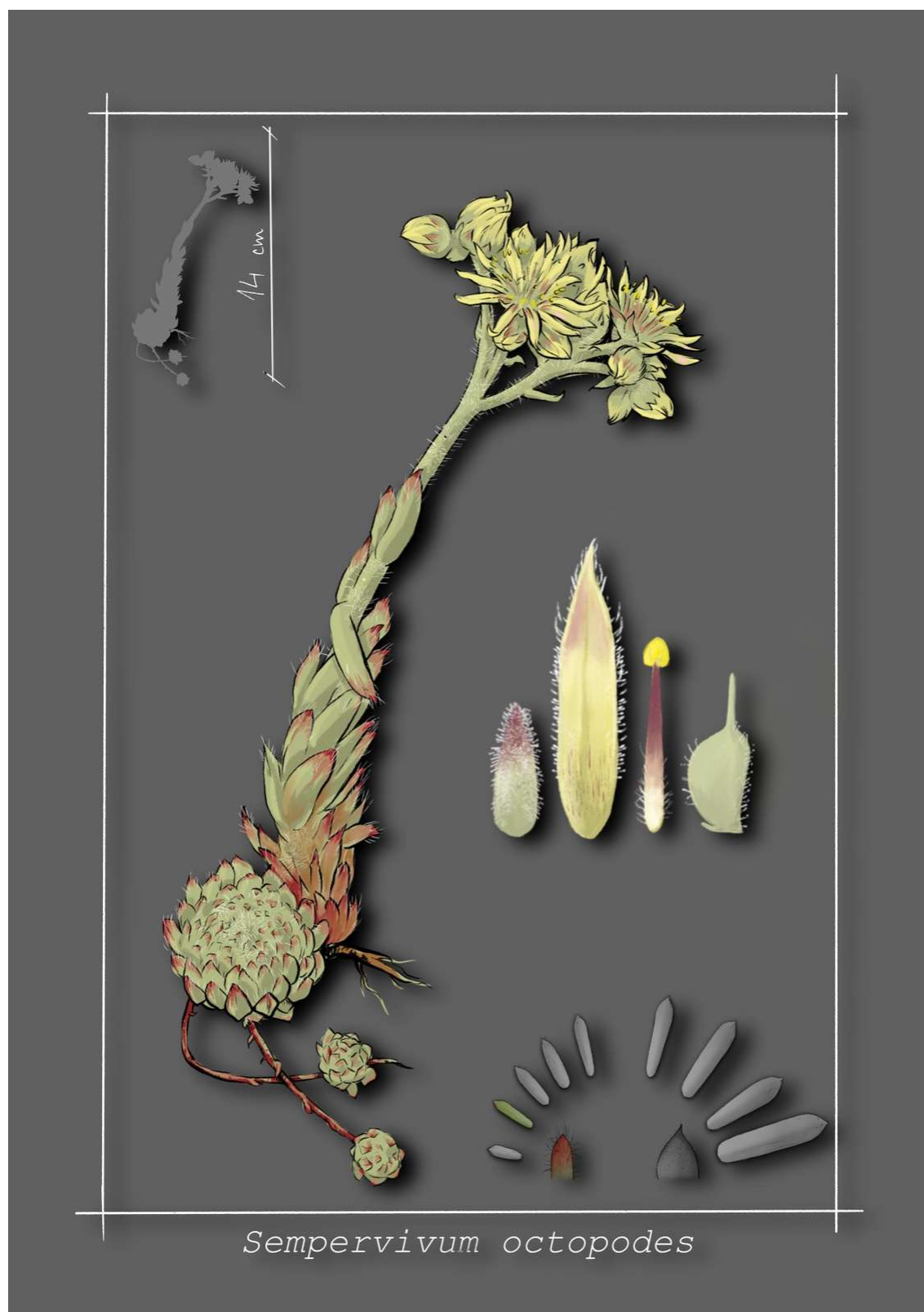


Карта 8-3. Распрострањење врсте *S. ciliosum* на основу хербарских, литературних и теренских података.

4. *Sempervivum octopodes* Turrill

Вишегодишња око 14 cm висока биљка, са (спљоштено)лоптастим (полу)затвореним розетама, пречника 1,1-4,0 cm и дугим, многобројним, танким столонама (**илустрација 8-4**). Листови розете 17,5 × 3,5 mm, збијени, у централном и средњем делу розете мањи, повијени ка центру, у спољашњем делу дужи, повијени или усправни, обланцетасти, елиптични или ланцетасти, светло зелени, на врху кратко ушиљени црвено обојени. Листови розете жлездасто длакави, са трихомима чија се дужина и густина повећавају од базе ка врху листа и дугим трихомима на наличју листова. Маргинални трихоми дуги 0,9 mm, апикални до 0,6 mm. Цветно стабло усправно, прекривено, као и сви остали делови биљке, жлезданим трихомима. Листови стабла елиптични, ушиљени, црепасто преклопљени, у доњем делу светло зелени у горњем тамно црвени. Доњи листови 22 × 5 mm, средњи 20 × 5 mm са око 0,8 mm дугим маргиналним трихомима, горњи 16 × 4 mm. Цваст дуга око 3 cm и широка око 4 cm. Брактеје 7,0 × 1,4 mm, ланцетасте, зелене. Цветни пупољци конусни. Цветови 13-11-мерни, око 23 mm у пречнику, на кратким цветним дршкама. Чашични листићи 4,6 × 1,6 mm, слободни, широко ланцетасти, зелени, ретко на наличју до половине црвени. Крунични листићи 10,5 × 2,3 mm, ланцетасти, повијеног врха, жути са често у бази присутном љубичастом нехомогеном мрљом и понекад са бледо розе врховима, на наличју и дуж целих маргина жлездасто длакави. Прашници у два реда, филаменти двобојни, у бази бледо зелени или бели, у горњем делу или само горњој половини нехомогено (у виду вертикалних линија) или хомогено љубичасти, у доњој трећини обрасли трихомима. Филаменти краћих прашника 5,5 mm а дужих 5,9 mm дуги. Антере жуте. Карпеле 6,2 × 2,0 mm, зелене са дугим, најчешће усправним стилусом, на вентралној страни длакаве. Нектарије око 0,6 mm дуге и 0,3 mm високе, усправне до полегле, издужено трансверзално јајасте, жуте до жутозелене, понекад на врху са урезом. Плодови ортокарпни, са трихомима чешћим на вентралном шаву, 4,1-5,9 mm дуги, 1,3-2,6 mm широки. Семена 0,7 × 0,3 mm, малобројна, пириформна са израженим лонгитудиналним наборима и микропиларном и халазном короном. Поленова зрна субсфероидална, триколпатна, поларног дијаметра 21,6 и екваторијалног 19,7 μ m.

Распрострањење: Баба (Пелистер) у Северној Македонији и Кајмакчалан (Нице) у Грчкој (**карта 8-4**). Настањује стене, крхотине стена, травнате камењаре на силикату у високопланинском и субалпском појасу, изнад 2000 м.н.в.

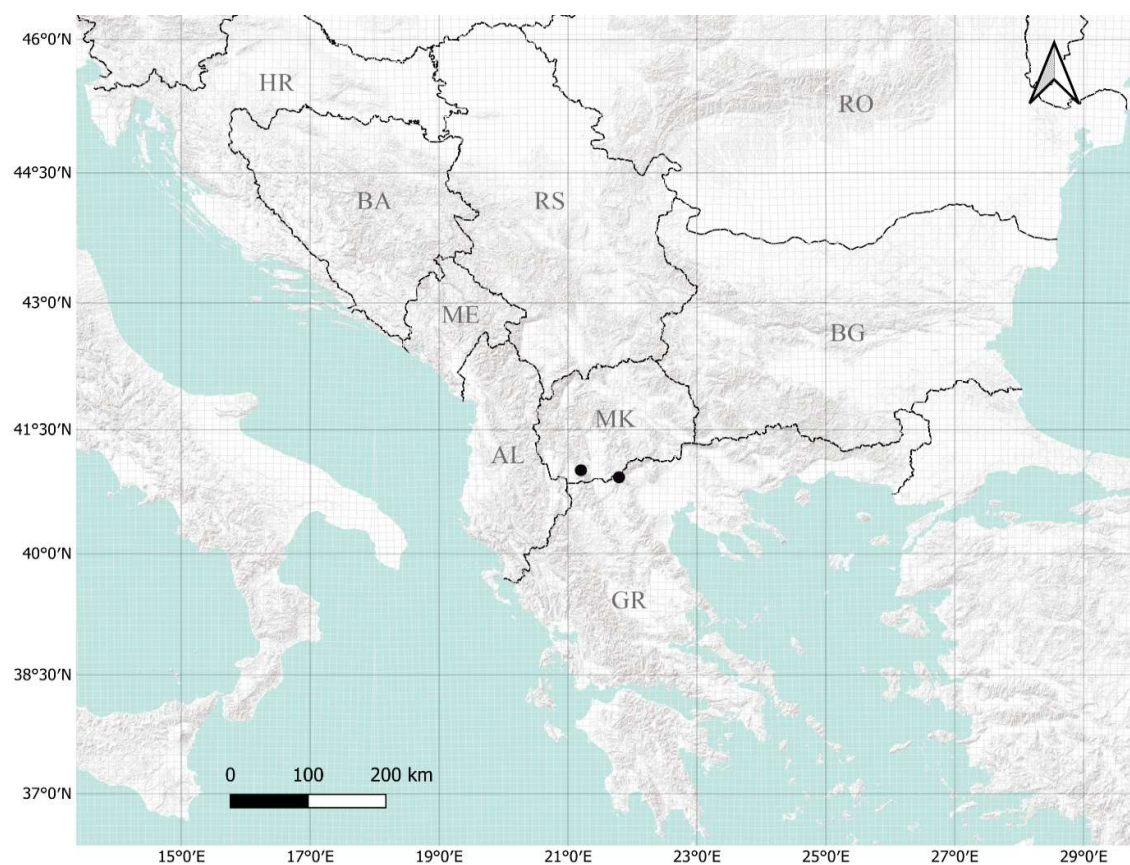


Илустрација 8-4. Приказ хабитуса, детаља цвета и листова розете (доле десно) врсте *S. octopodes* (илустровала Димитрија Савић Здравковић).

Преглед локалитета на којима је врста констатована:

- **Хербарски подаци:** СЕВЕРНА МАКЕДОНИЈА – Баба планина, Пелистер (ВЕО10330, ВЕО10293, МКНН027733 - 027736, МКНН027738 - 027739, MJG010155²); Пелистер, Козји камен (ВЕОУ38340): ГРЧКА – Нице, Кајмакчалан (МКНН027737).
- **Литературни подаци:** СЕВЕРНА МАКЕДОНИЈА – Баба планина, Пелистер (Turrill, 1937; Parnell & Favarger, 1993; Micevski, 1998, Matevski, 2018); ГРЧКА – Нице, Кајмакчалан (Micevski, 1998; Hristovski & Melovski, 2002).
- **Ревидирани подаци:** СЕВЕРНА МАКЕДОНИЈА – *Sempervivum ciliosum* subsp. *octopodes*, Пелистер (Zonneveld, 1999; 't Hart, 2002; 't Hart et al., 2003; Klein & Kadereit, 2015, 2016); *Sempervivum* sp., Пелистер, Широка (HMMNH3397); *Sempervivum zeleborii*, Баба, Пелистер (Todorovski, 1972); ГРЧКА – *Sempervivum ciliosum* subsp. *octopodes*, Нице, Кајмакчалан ('t Hart, 2002); *Sempervivum ruthenicum*, Кајмакчалан (Hagemann, 1986); Кајмакчалан, Ћумба (ВЕОУ36731); *Sempervivum* sp., Кајмакчалан, Ворас (ВЕОУ46471).

² Хербаријум Универзитета Јохан Гутенберг у Мајнцу, Немачка (Johannes Gutenberg-Universität Mainz)

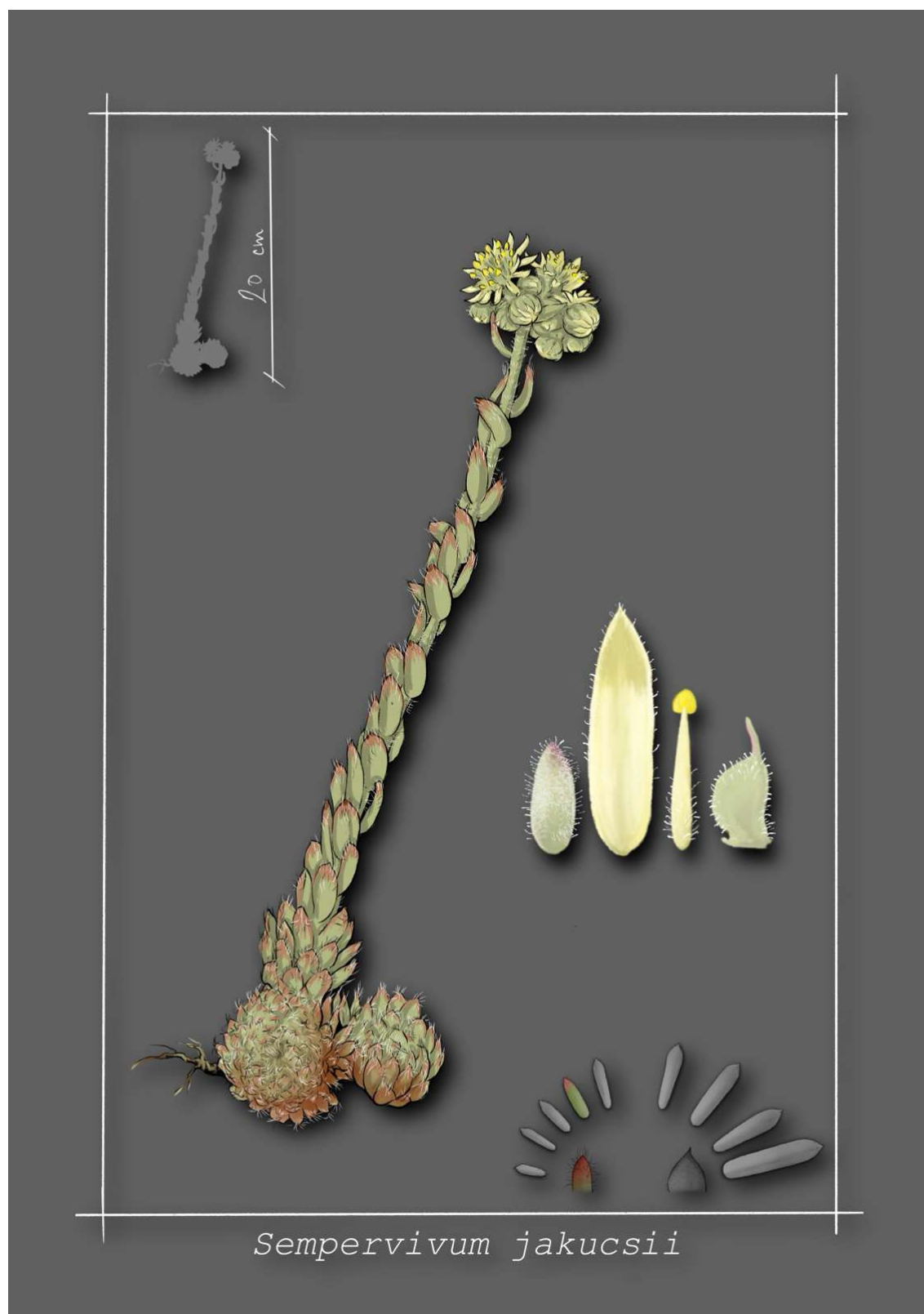


Карта 8-4. Распрострањење врсте *S. ostopodes* на основу хербарских, литературних и теренских података.

5. *Sempervivum jakucsii* Pénzes

Вишегодишња око 20 cm висока биљка, са лоптастим розетама затвореног типа, пречника 2,4-4,1 cm (**илустрација 8-5**). Листови розете 24 × 6,5 mm, густо збијени, у централном делу розете мањи, повијени ка центру, у спољашњем делу дужи, често усправни, елиптични, издужено-објајести, на врху кратко ушиљени, светло зелени у доњем делу, спољашњи листови у горњој половини тамно црвено обојени, унутрашњи листови само на врху црвено обојени. Листови розете изразито густо жлездасто длакави, са трихомима чија се дужина и густина повећавају од базе ка врху листа и дугим трихомима на наличју листова. Маргинални трихоми дуги 2 mm испреплетани са трихомима суседних листова, апикални трихоми до 1,7 mm. Цветно стабло усправно, прекривено, као и сви остали делови биљке, жлезданим трихомима. Листови стабла елиптични, издужено јајести или објајести, доњи положени уз стабло, средњи и горњи повијени, у доњем делу светло зелени у горем делу наличја тамно црвени где се дужина црвеног поља смањује од доњих ка горњим листовима, на лицу понекад црвени само на мрагинама и у апикалном делу. Доњи листови 22 × 7 mm, средњи 19 × 7 mm са око 0,9 mm дугим маргиналним трихомима, горњи 15 × 4 mm. Цваст дуга око 4 cm и широка око 2,5 cm. Брактеје 6,6 × 1,8 mm, ланцетасте, светло зелене. Цветни пупољци углавном конусни (ређе лоптасти). Цветови у просеку 12-11-мерни, око 17,5 mm у пречнику, на кратким цветним дршкама. Чашични листићи 3,9 × 1,4 mm, слободни, обланцетасте до објајести, зелени, на врху оштри и понекад црвено обојени. Крунични листићи 7,7 × 2,0 mm, уско елиптични са зашиљеним врхом, жутозелени, на мрагинама до половине своје дужине скоро бели, на наличју и дуж целих маргина жлездасто длакави. Прашници у два реда, филаменти бледо зелени, у бази широки, у доње две трећине обрасли трихомима, филаменти краћих прашника 4,2 mm а дужих 4,9 mm дуги. Антере жуте. Карпеле 4,0 × 1,8 mm, светло зелене са кратким, усправним, стилусом, на вентралној и дорзалној страни прекривене трихомима. Нектарије око 0,5 mm дуге и 0,3 mm високе, усправне или полегле, трансверзално елиптичне, жутозелене. Плодови ортокарпни, тамно браон, длакави, 3,4-4,7 mm дуги и 1,6-2,2 mm широки. Семена 0,7 × 0,4 mm, пириформна, са добро израженим лонгитудиналним наборима и микропиларном и халазном короном. Поленова зрна субсфероидална, триколпатна, поларног дијаметра 22,3 и екваторијалног 20,2 μm .

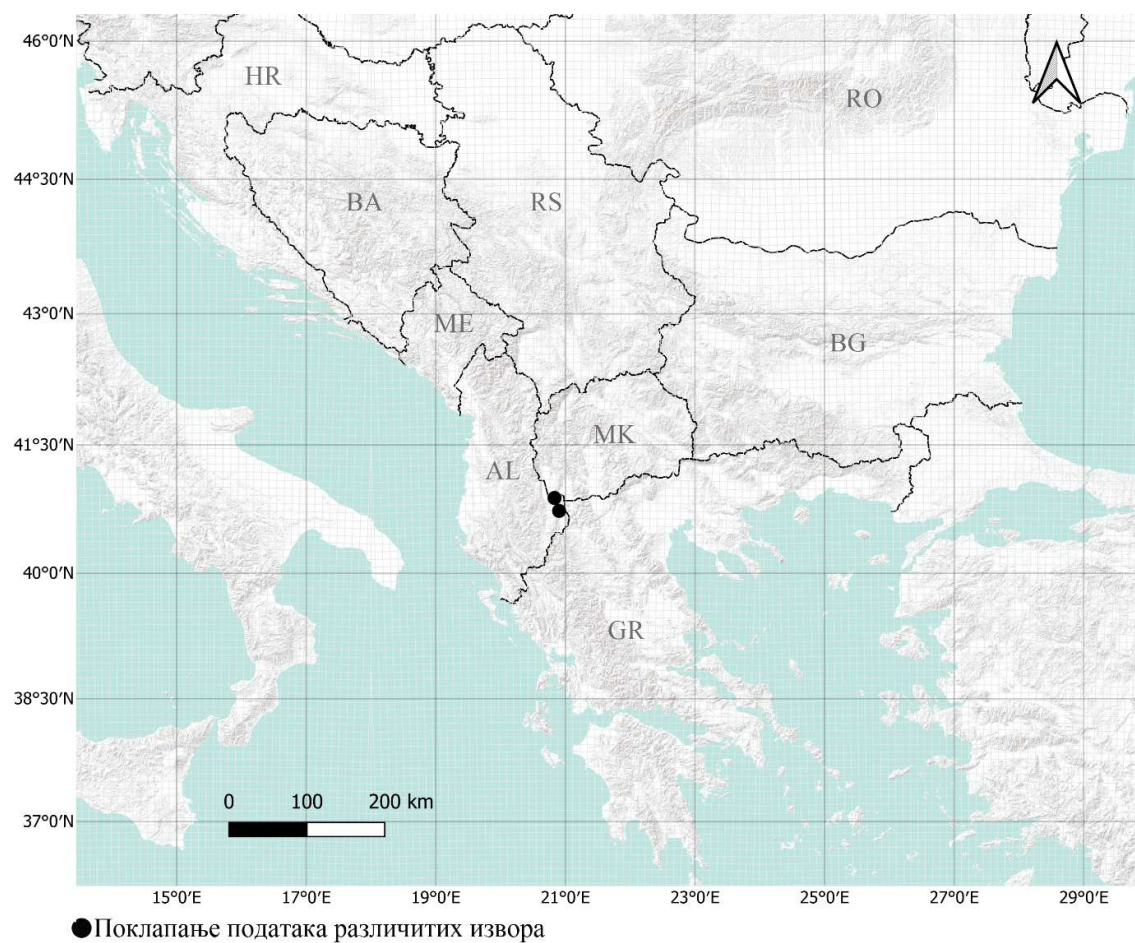
Распрострањење: Ендемит планине Иван и Mali i Thatë (Албанија) (**карта 8-5**). Настањује кречњачке стене и камењаре изнад 1400 м.н.в.



Илустрација 8-5. Приказ хабитуса, детаља цвета и листова розете (доле десно) врсте *S. jakucsii* (илустровала Димитрија Савић Здравковић).

Преглед локалитета на којима је врста констатована:

- **Литературни подаци:** Mali i Thatë (Pénzes, 1965; Greuter et al., 1986; Jalas et al., 1999).
- **Ревидирани подаци:** АЛБАНИЈА – Mali i Thatë (Shuka & Tan, 2013); Звезда превој (Shuka & Tan, 2013); Planina Ivan (Shuka & Tan, 2013): *Sempervivum galicice*, Mali i Thatë, Shengjergj (BEOU38313).

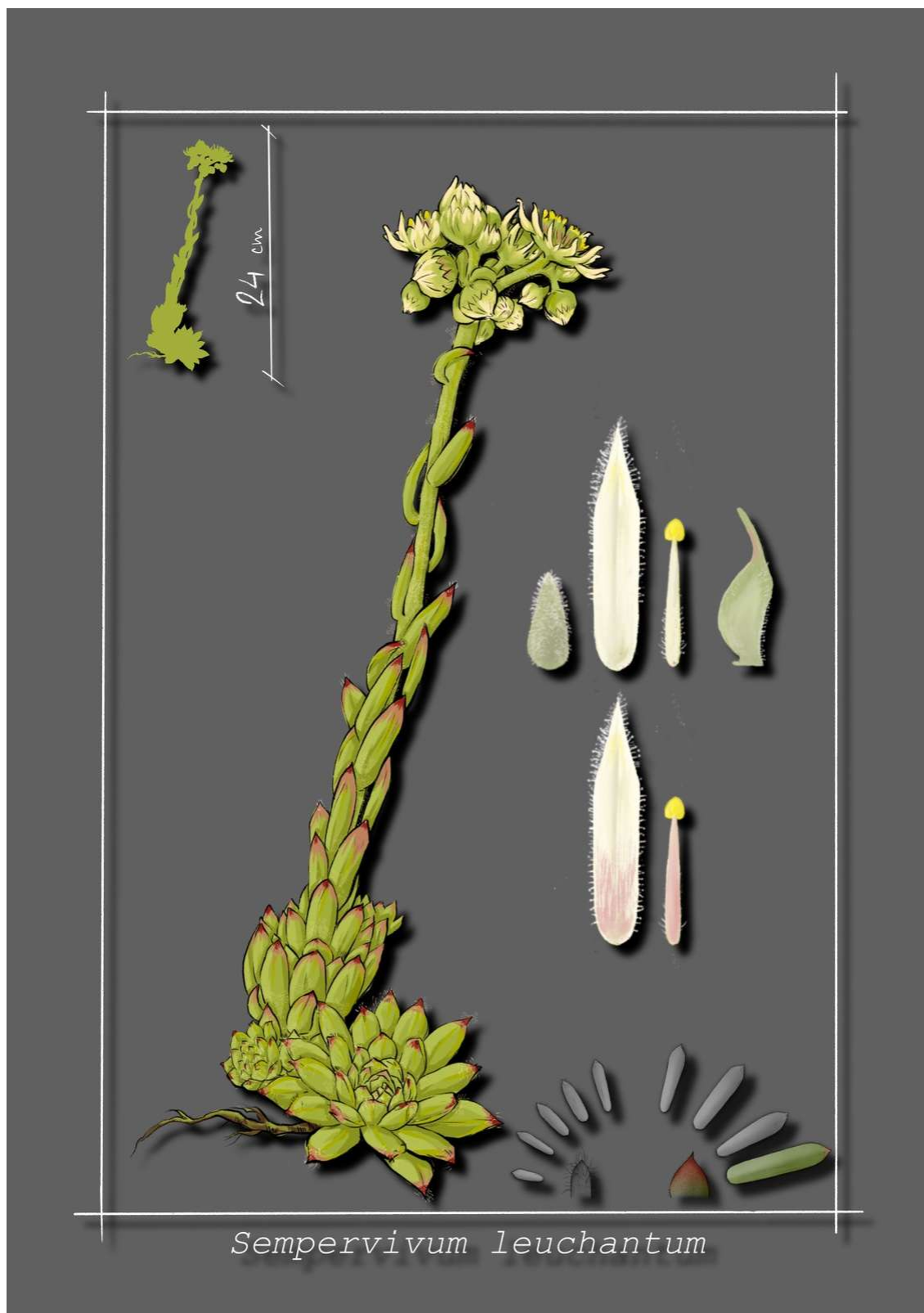


Карта 8-5. Распрострањење врсте *S. jakusii* на основу хербарских, литературних и теренских података.

6. *Sempervivum leucanthum* Pančić

Вишегодишња до 24 cm висока биљка, са розетама отвореног типа, пречника 2,8-9,8 cm (**илустрација 8-6**). Листови розете 43(21-74) mm × 11(6-21) mm, збијени, они у централном делу 2-3 пута мањи од листова у спољашњем делу розете, издужено објајасте до лопатасти, у основи сужени, на врху ушиљени, светло зелени, у апикалном делу лица и наличја кратко тамно црвени, густо кратко жлездасто длакави. Маргинални трихоми дуге 0,5 mm, апикални круте, дуги до 0,4 mm. Цветно стабло усправно, прекривено, као и сви остали делови биљке, жлезданим трихомима. Листови стабла издужено елипсоидни, објајасте, ушиљени, у доњем делу стабла црепасто распоређени, у горњем делу ретки, често повијени ка споља, светло зелени, у апикалном делу кратко тамно црвени. Доњи листови 35 × 9 mm, средњи 32 × 8 mm са до 0,5 mm дугим маргиналним трихомима, горњи 23 × 5 mm. Цваст дуга око 5,5 cm и широка око 6,5 cm. Брактеје 5,9 × 1,3 mm, ланцетасте, светло зелене. Цветни пупољци конусно-лоптасти. Цветови 13-12-мерни, око 22 mm у пречнику, на кратким цветним дршкама. Чашични листићи 3,8 × 1,5 mm, ланцетасте до јајасте, светло зелени, често на врху тамно црвени. Крунични листићи 9,5 × 2,0 mm, широко ланцетасте до објајасте, на врху нагло зашиљени и некад лучно савијени ка цвету, бели, у горњем делу понекад жутозелени, у доњем са или без нехомогене (у виду вертикалних линија), ретко хомогене, бледо црвене мрље, на наличју и у горњој трећини дуж маргина жлездасто длакави. Прашници у два реда, филаменти боје слоноваче, некада цели или само у горњој половини хомогено бледо црвени до розе, у доњој трећини обрасли длакави, филаменти краћих прашника 4,4 mm а дужих 4,9 mm дуги. Антере жуте. Карпеле 5,6 × 1,9 mm, светло зелене, са понекад црвенкастим, усправним или ка дорзалној страни повијеним, стилусом, на вентралној страни прекривене трихомима које са дорзалне стране често одсуствују. Нектарије дуге 0,6 mm и високе 0,3 mm, полегле, широко јајасте или скоро квадратне, понекад са урезом на врху, беле до зелене. Плодови кифокарпни, тамно браон, длакави, 4,3-8,2 mm дуги и 1,1-2,5 mm широки. Семења 0,8 × 0,4 mm, пириформна, са израженим лонгитудиналним наборима, рафом и микропиларном и халазном короном. Поленова зрна субсфероидална, триколпатна, поларног дијаметра 24,1 и екваторијалног 20,3 μm.

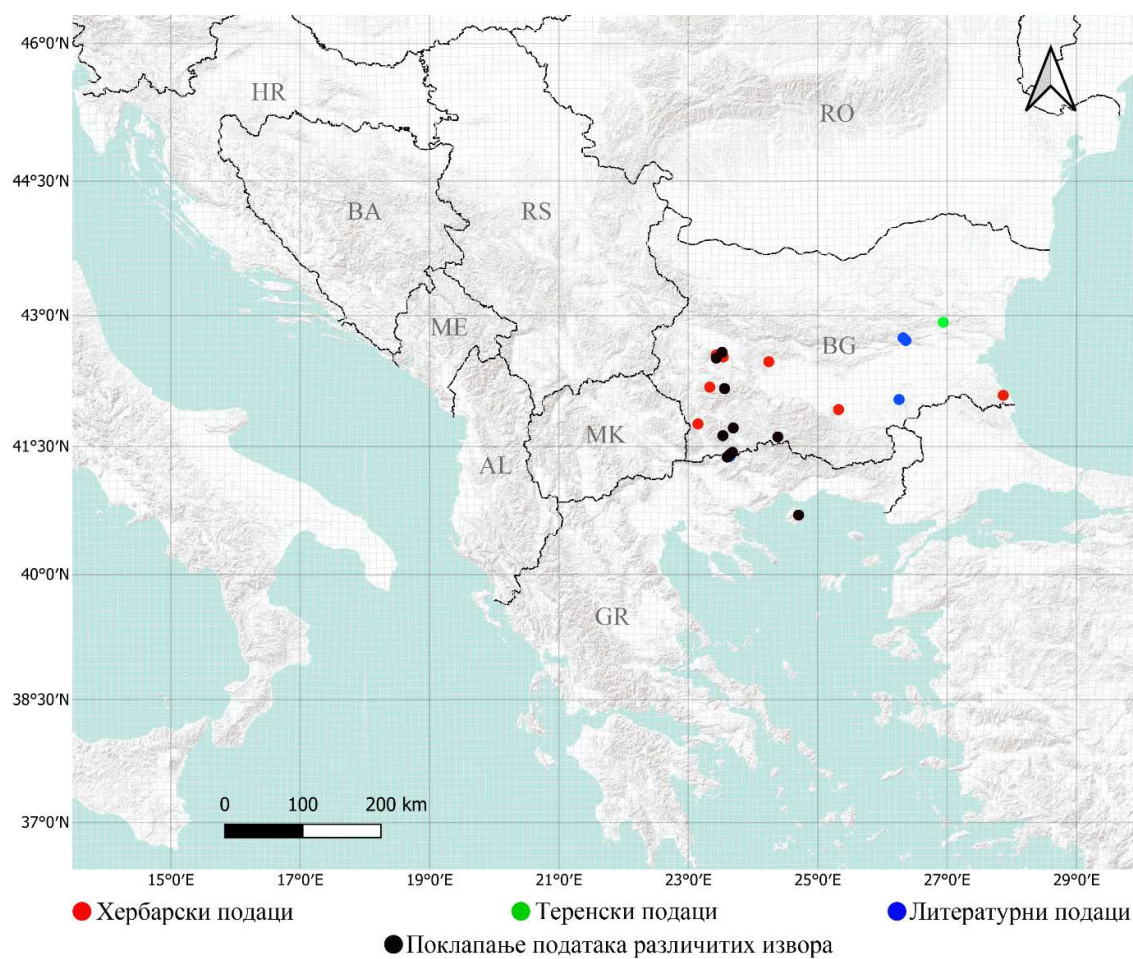
Распрострањење: Од североисточне Грчке (Тасос) до југозападне Бугарске (Рила, Стара планина, Славјанка), ендемит Балканског полуострва (**карта 8-6**). Настањује стене, клисуре, кањоне и каменита станишта од 300 до 2000 м.н.в. на кречњаку, силикату граниту.



Илустрација 8-6. Приказ хабитуса, детаља цвета (са две варијанте круничних листића и прашника који се јављају у анализираним популацијама) и листова розете (доле десно) врсте *S. leucanthum* (илустровала Димитрија Савић Здравковић).

Преглед локалитета на којима је врста констатована:

- **Хербарски подаци:** БУГАРСКА – **Рила** (BEO44901 – Syntypus! *Sempervivum leucanthum* Panč, *In rupestrib. graniticis m. Rilo, bulg. bor. occid. Aug 882, flores vivis albid, siccatione flavescens, hinc nomen inceptum* (V. Byalt (Le), 18.VI.2012); BEO10285 - 10286); **Красненска клисура, дефиле** (SOM35174); **Славјанка, село Парил** (SOM134863); **Лозенска планина, изнад места Урвич** (SOM40309); **Лозенска планина, Пасарелски манастир** (SOM163730); **Долина реке Места, Момина кула, близу Букова** (SOM165170); **Хасково, Горно Брастово** (SOM15614); **Хасково, Минерални бани** (SOM15614); **Средња гора, Луда рна, Панагориште** (SOM167692); **Пирин** (SO103093); **Рила, Суво језеро** (BEO10287); **Рила, Ћустендил, испод села Пастра** (BEOU41095).
- **Литературни подаци:** БУГАРСКА – **Алиботуш** (Aneva et al., 2015); **Долина реке Места, Момина кула, близу Букова** (Vassilev et al., 2009); **Источна Стара планина, Парк природе „Сините камъни“** (Tašev & Aleksandrova, 2009); **Кутелка резерват** (Sopotlieva et al., 2016); **Лозенска планина** (Velev, 1970; Konop, 1987); **Тунџанска равнина, Сакар** (Velev, 1970; Konop, 1987); **Плана планина** (Velev, 1970); **Пирин** (Velev, 1970); **Рила** (Pančić, 1883); **Рила, Пастра** (Hornát, 2014); **Славјанка** (Velev, 1970; Petrova & Vladimirov, 2010; Karakiev & Tzonev, 2011); **Славјанка, Велики Царев врх** (Karakiev & Tzonev, 2011); **Славјанка, Гоцев врх** (Karakiev & Tzonev, 2011); **Сливенска планина** (Aleksandrova et al., 2018); ГРЧКА – **Тасос, Ипсарион** (Petrova & Vladimirov, 2010).
- **Ревидирани подаци:** БУГАРСКА – *Sempervivum ciliosum*, **Странца** (Petrova & Vladimirov, 2010); **Алиботуш** (SOM35183): *Sempervivum leucanthum* subsp. *ciliosum*, **Плана планина** (SO103093); **Река Водена, до манастира Кокалајне** (SO33588 - 33590); **Славјанка, село Парил** (SOM134863): *Sempervivum ruthenicum*, **Странца, село Бродилово** (SO33622); **Тасос, Ипсарион** (SO33624).

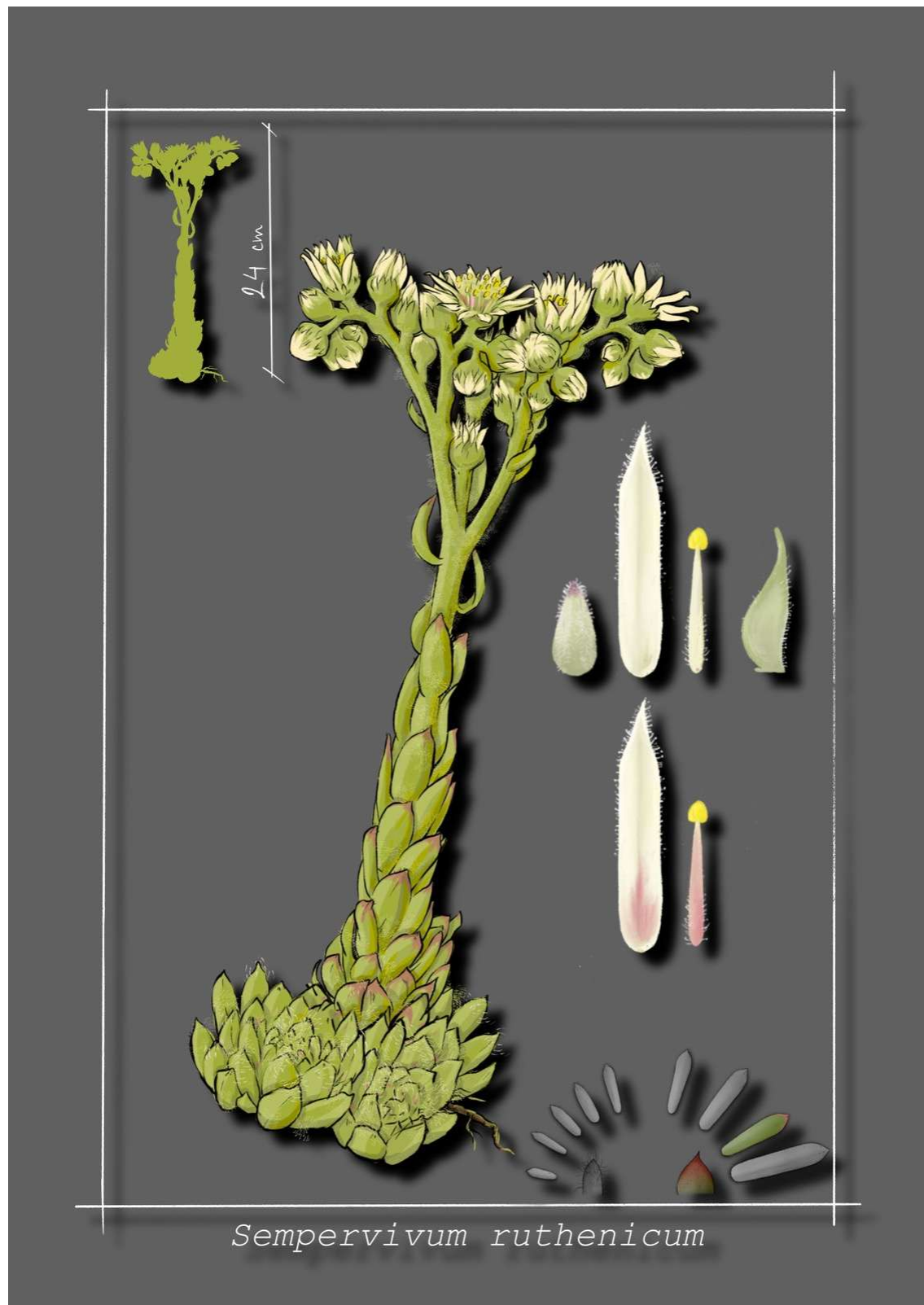


Карта 8-6. Распрострањење врсте *S. leucanthum* на основу хербарских, литературних и теренских података.

7. *Sempervivum ruthenicum* Schnittsp. & C. B. Lehm.

Вишегодишња до 24 cm висока биљка са розетама отвореног типа пречника 3,0-8,5 cm (илустрација 8-7). Листови розете 34 × 10 mm, они у централном делу мањи од спољашњих листова који су често усправни, издужено објајасте, на врху ушиљени, меснати, сиво зелени, понекада у апикалном делу дуж маргина црвено обојени, жлездасто кратко длакави. Маргинални трихоми 0,4 mm, апикални крути до 0,3 mm дуги. Цветно стабло усправно, прекривено, као и сви остали делови биљке, жлезданим трихомима. Листови стабла издужено елипсоидни, јајасте до објајасте, на врху ушиљени, малобројни, лучно повијени ка стаблу, у апикалном делу лица и наличја (често само на маргинама) бледо црвени. Доњи листови 39 × 10 mm, средњи 32 × 9 mm са до 0,4 mm дугим маргиналним трихомима, горњи 25 × 7 mm. Цваст издужена, дуга око 5 cm и широка око 7 cm. Брактеје 6,9 × 1,5 mm, ланцетасте, зелене. Цветни пупољци лоптасти или конусни. Цветови 14-12-мерни, око 22 mm у пречнику, на кратким цветним дршкама. Чашични листићи 3,5 × 4,2 mm, ланцетасте, зелени на врху зашиљени и некада црвени. Крунични листићи 9,7 × 1,6 mm, ланцетасте, на врху зашиљени, бели, у централном и горњем делу понекад жутозелени, у базалном делу са или без хомогене или нехомогене љубичасте мрље, на наличју и у горњој половини дуж маргина жлездасто длакави. Прашници у два реда, филаменти бледо зелени, бели или хомогено или нехомогено љубичасте, у доњој трећини жлездасто длакави, филаменти краћих прашника 4,6 mm а дужих 5,3 mm. Антере жуте. Карпеле 5,4 × 1,7 mm, светло зелене, са кратким, углавном усправним, стилусом, на вентралној страни прекривене трихомима које са дорзалне стране одсуствују или су ретке. Нектарије дуге око 0,6 mm и високе око 0,3 mm, полегле, трансверзално јајасте или скоро квадратне, беле. Плодови кифокарпни, тамно браон, прекривени трихомима, 4,2-6,4 mm дуги и 1,1-2,2 mm широки. Семена 0,7 × 0,4 mm, пириформна са израженим лонгитудиналним наборима и мање или више развијеном микропиларном и халазном короном. Поленова зрна перпролатна, триколпатна, поларног дијаметра 26,0 и екваторијалног 18,8 μ m.

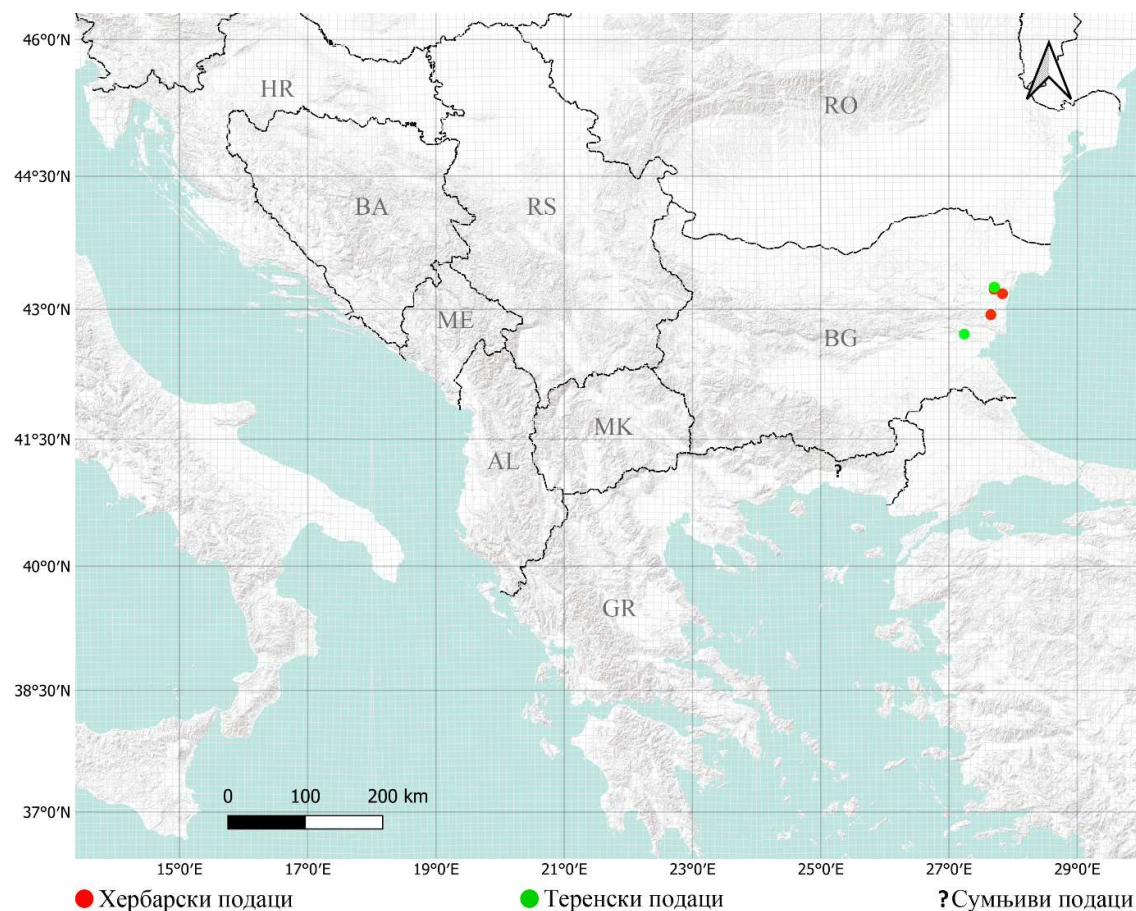
Распрострањење: Југоисточна Бугарска (карта 8-7). Ван Балканског полуострва простире се од Румуније до Украјине и западних делова Русије. Настањује песковиту подлогу до 150 м.н.в.



Илустрација 8-7. Приказ хабитуса, детаља цвета (са две варијанте круничних листића и прашника који се јављају у анализираним популацијама) и листова розете (доле десно) врсте *S. ruthenicum* (аутор: Димитрија Савић Здравковић).

Преглед локалитета на којима је врста констатована:

- **Хербарски подаци:** БУГАРСКА – Варна (SOM35220); Варна, Аксаково (локалитет *Robiti Kamani*) (MJG012849); Варна, село Белослав, поред Варненског језера (SO33619); Варна, село Гебедје (SOM35219, SO33617).
- **Сумњиви подаци:** ГРЧКА – Планина Папикио (*Karlik Dag*) (Hagemann, 1986).

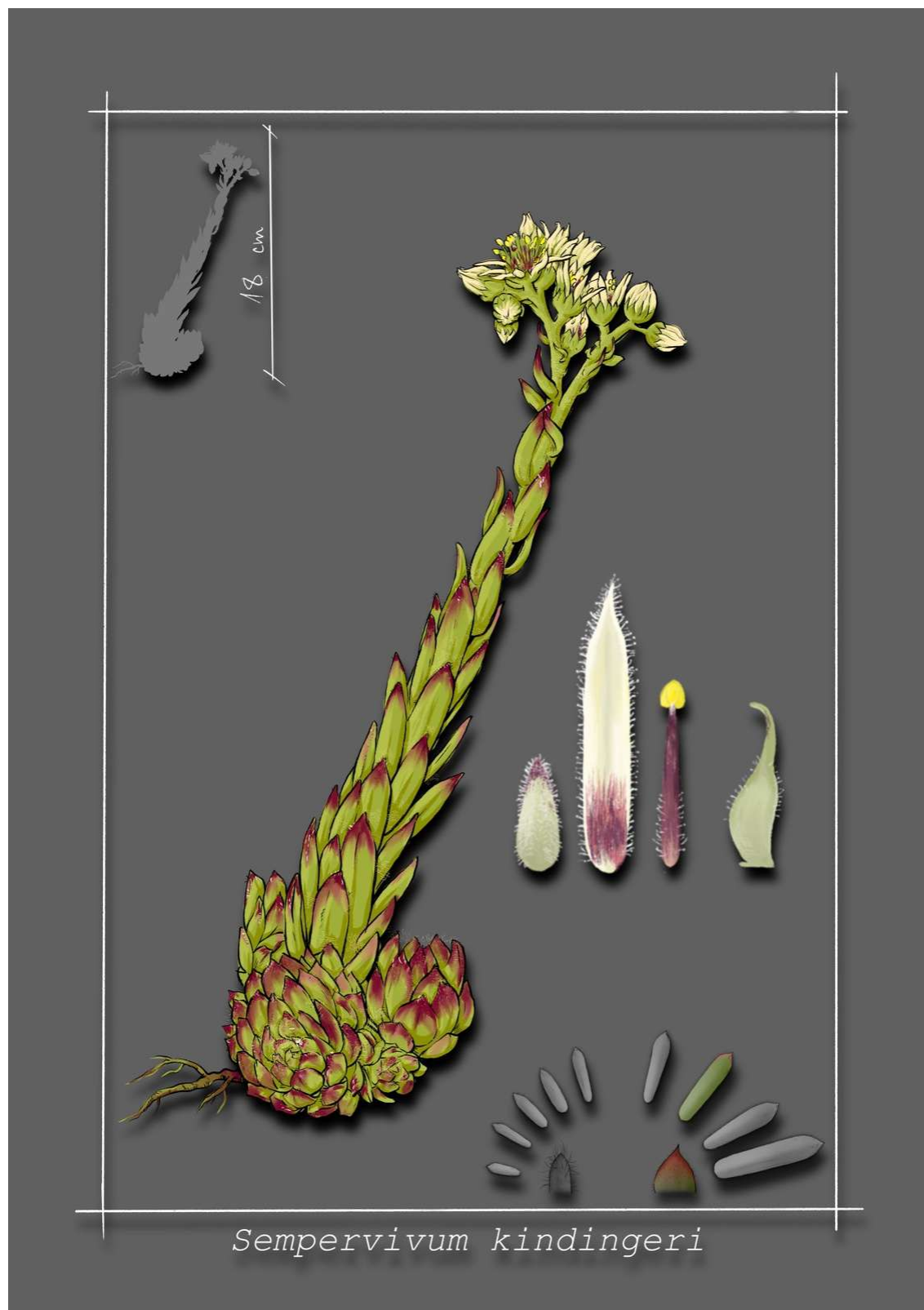


Карта 8-7. Распрострањење врсте *S. ruthenicum* на основу хербарских, литературних и теренских података.

8. *Sempervivum kindingeri* Adamović

Вишегодишња до 18 cm висока биљка, са розетама отвореног типа, пречника 3-7 cm и кратким дебелим столонама (**илустрација 8-8**). Листови розете 30 × 7 mm, црепасто распоређени, код мањих розета густо збијени, спољашњи листови усправни и 2-3 пута већи од унутрашњих, издужено објајасте до лопатасти, светло зелени, у основи сужени и скоро бели а у вршном делу тамно црвени. Листови розете густо жлездасто кратко длакави услед чега често делују сивкасто. Маргинални трихоми дуге 0,4 mm, апикални крути до 0,4 mm дуги. Цветно стабло усправно, прекривено, као и сви остали делови биљке, жлезданим трихомима. Листови стабла елипсоидни до објајасте, издужени, на врху ушиљени, светло зелени, у вршном делу лица и наличја често тамно црвени, прислоњени уз стабло. Доњи листови 30 × 9 mm, средњи 28 × 8 mm са до 0,4 mm дугим маргиналним трихомима, горњи 22 × 6 mm. Цваст цимозна, дуга око 4,8 и широка око 7 cm, број цветова у цвасти варијабилан. Брактеје 7,8 × 1,5 mm, ланцетасте, светло зелене. Цветни пупољци конусни. Цветови 14-12-мерни, око 22 mm у пречнику, на кратким цветним дршкама. Чашични листићи 3,7 × 1,4 mm, (широко)ланцетасте, светло зелени, често на врху тамно црвени. Крунични листићи 9,5 × 1,8 mm, ланцетасте, на врху зашиљени и некад кукасто савијени, углавном бели, у централном делу и на врховима некад бледо зелени, у доњем делу са нехомогеном црвено-љубичастом мрљом, на наличју и дуж целих маргина жлездасто длакави. Прашници у два реда, филаменти хомогено црвени до љубичасте, у доњој трећини обрасли жлездастим трихомима, филаменти краћих прашника 4,7 mm а дужих 5,4 mm дуги. Антере жуте. Карпеле 5,5 × 2,0 mm, светло зелене до бело-зелене, са кратким, понекад црвенкастим, усправним или ка дорзалној страни повијеним стилусом, на вентралној и дорзалној страни прекривене густим трихомима. Нектарије дуге око 0,6 mm и високе око 0,4 mm, полегле, трансверзално јајасте, беле. Плодови кифокарпни, тамно браон, прекривени трихомима, 5,4-6,4 mm дуги и 1,3-2,1 mm широки. Семена 0,7 × 0,4 mm, пириформна, са добро израженим лонгитудиналним наборима и микропиларном и халазном короном. Поленова зрна субсфероидална, триколпатна, поларног дијаметра 23,7 и екваторијалног 20,7 μm.

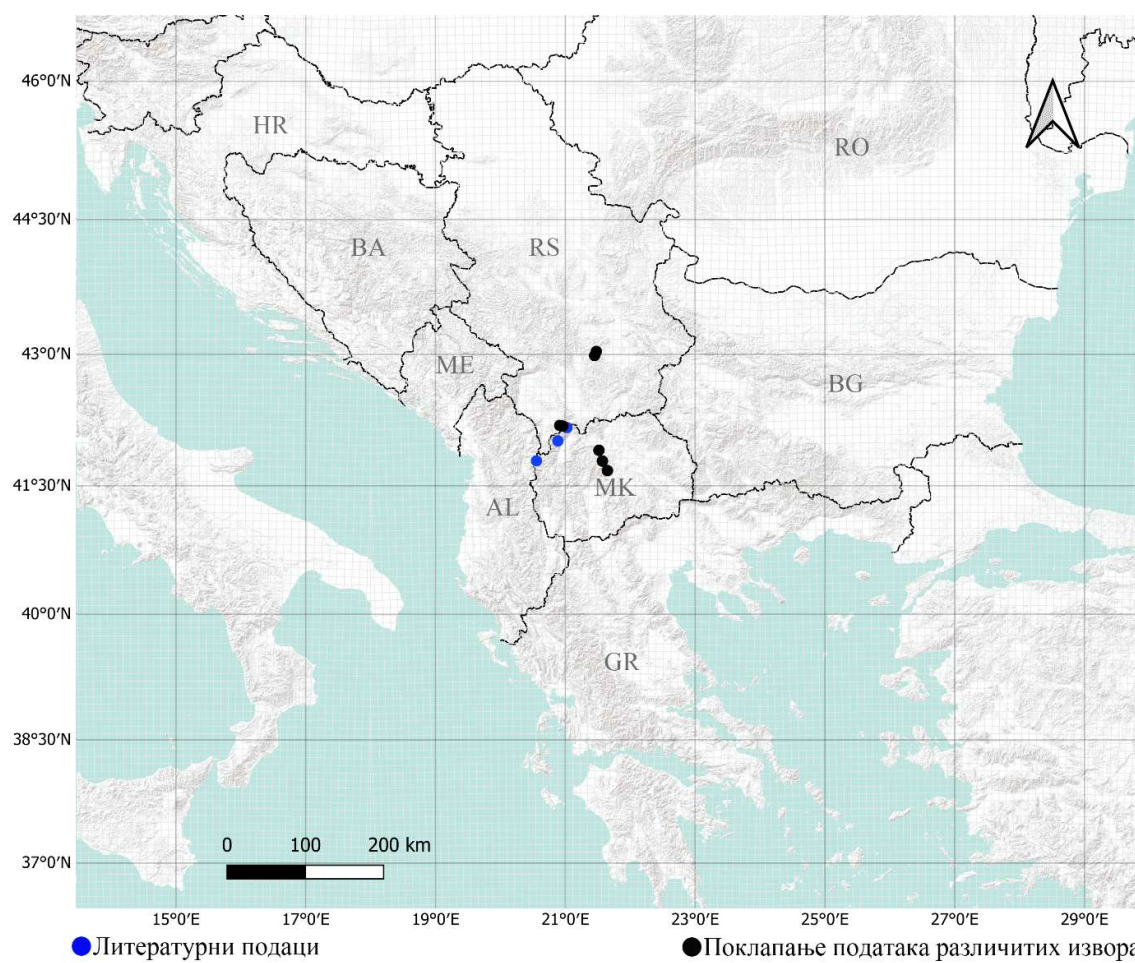
Распрострањење: Јужна Србија (Соколовица, Радан) и северни део Северне Македоније (Шар планина - Ошљак, Попово прасе, Кораб) (**карта 8-8**). Ендемит Балканског полуострва. Може се наћи на стенама и пукотинама стена планинског до субалпског региона (преко 750 м.н.в.) на кречњаку, силикату или андезиту.



Илустрација 8-8. Приказ хабитуса, детаља цвета и листова розете (доле десно) врсте *S. kindingeri* (илустровала Димитрија Савић Здравковић).

Преглед локалитета на којима је врста констатована:

- **Хербарски подаци:** СЕВЕРНА МАКЕДОНИЈА – **Између Велеса и Зеленикова** (BEOU17498 – Syntypus! *Sempervivum kindingeri* Adam, *Flora macedonica. In fissuris rupium reg. calc. infra Veles et Zelenikovo, leg. Kindinger 1891 (V. Byalt (LE), 14.06.2012.)*); **Велес** (BEOU17499 – Syntypus! *Sempervivum kindingeri* Adamov., *In schistosis ad Veles, 12/VI 1903, leg. Kindinger Adamović (V. Byalt (LE), 14.06.2012.)*); **Зелениково** (BEOU17506): СРБИЈА – Шар планина, Ошљак (HMN9891).
- **Литературни подаци:** СЕВЕРНА МАКЕДОНИЈА – **Између Велеса и Зеленикова** (Adamović, 1904); **Влахчани** (Soška, 1938); **Велики Кораб** (Hornát, 2014); **Таорска клисура, између Велеса и Зеленикова** (Micevski, 1998); **Шар планина, Попова шапка** (Hornát, 2014); СРБИЈА – **Шар планина, Ошљак** (Hornát, 2014); **Шар планина, Попово прасе** (Hornát, 2014); **Шар планина, Брезовица** (Hornát, 2014); **Радан, Соколов вис** (Hornát, 2014).
- **Ревидирани подаци:** СРБИЈА – *Sempervivum zeleborii*, Радан, Соколовица (Tomović et al., 2003); Соколовица, Алексино брдо (Tomović et al., 2003, 2005); Соколовица, Раван (Tomović et al., 2003, 2005). Присуство на типском локалитету, између Велеса и Зеленикова, и Влахчанима **није потврђено** ни од стране бројних аутора као ни теренским истраживањима спроведених у оквиру овог доктората.

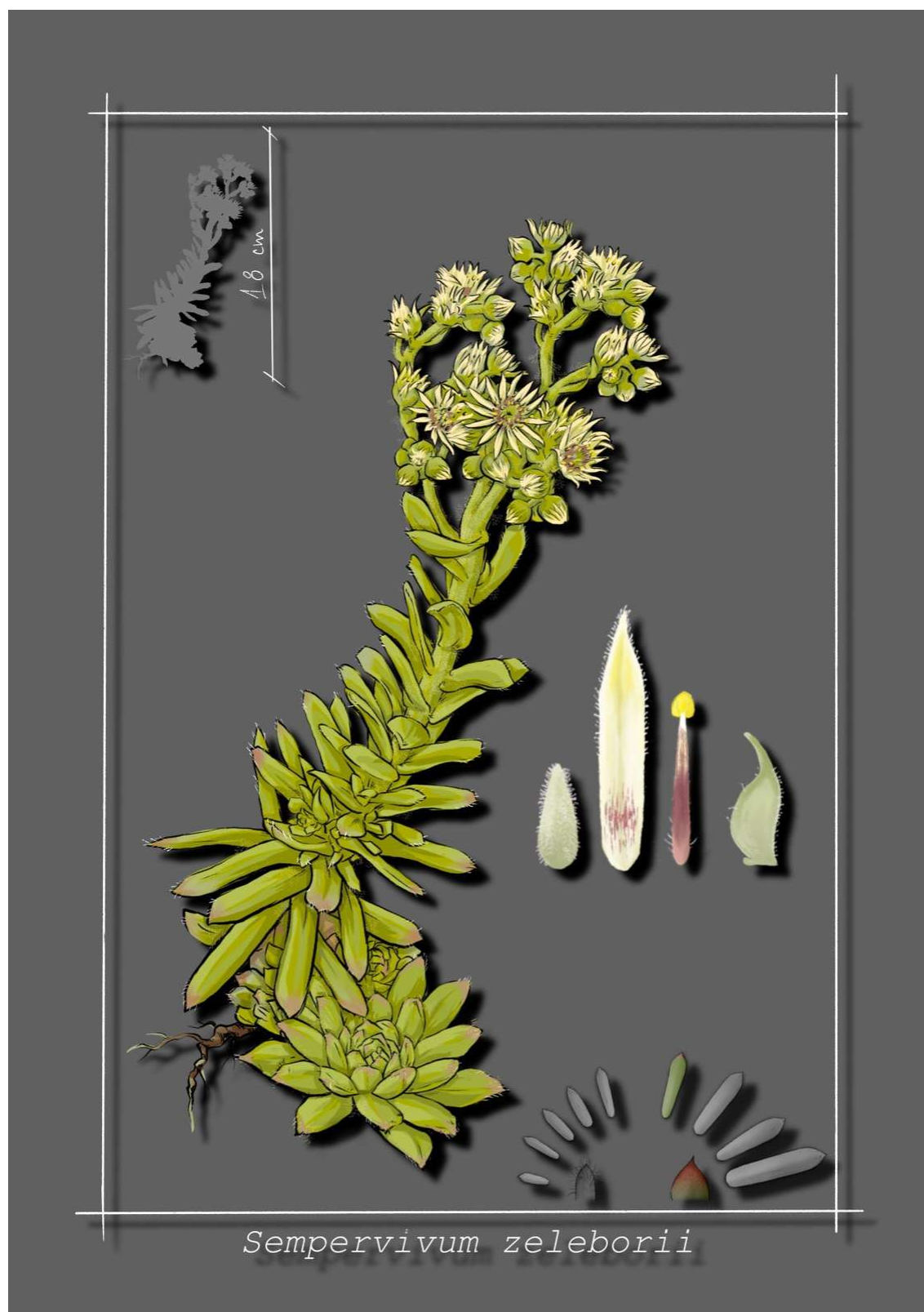


Карта 8-8. Распрострањење врсте *S. kindingeri* на основу хербарских, литературних и теренских података.

9. *Sempervivum teleborii* Schott

Вишегодишња до 18 cm висока биљка, са розетама отвореног типа, пречника 1,5-8 cm (**илустрација 8-9**). Централни листови розете мањи од спољашњих, 32×11 mm, издужено објајасте до елипсоидни, на врху ушиљени, сивозелени, у горњој половини наличја бледо црвени, жлездасто кратко длакави. Маргинални трихоми дуге 0,4, апикални крути до 0,4 mm дуги. Цветно стабло усправно, прекривено, као и остали делови биљке, жлезданим трихомима. Листови стабла издужено елипсоидни до јајасте, ушиљени, понекад лучно савијени од стабла, у горњој половини наличја бледо црвени. Доњи листови $33 \times 9,5$ mm, средњи 30×8 mm са до 0,4 mm дугим маргиналним трихомима, горњи $21,5 \times 5$ mm. Цваст цимозна, дуга око 3 cm и широка око 6 cm. Брактеје $6,3 \times 1,2$ mm, ланцетасте, зелене. Цветни пупољци конусни. Цветови 13-12-мерни, око 23 mm у пречнику, на кратким цветним дршкама. Чашични листићи $3,9 \times 1,4$ mm, ланцетасте, зашиљени, зелени, ретко на врху црвени. Крунични листићи $10,1 \times 1,9$ mm, елипсоидни, зашиљени, бели са нехомогеном базалном љубичастом мрљом, на наличју и у горњој половини дуж маргина жлездасто длакави. Прашници у два реда, филаменти хомогено или нехомогено (у виду вертикалних линија) љубичасте, у доњој трећини обрасли жлездастим трихомима, филаменти краћих прашника 4,9 mm а дужих 5,6 mm. Антере жуте. Карпеле $5,5 \times 2$ mm, светло зелене, са релативно кратким, углавном ка дорзалној страни повијеним, стилусом, на вентралној страни прекривене трихомима које са дорзалне стране одсуствују или су ретке. Нектарије дуге око 0,7 mm и високе око 0,3 mm, полегле, трансверзално јајасте или скоро квадратне, беле. Плодови кифокарпни, тамно браон, прекривени трихомима, 4,3-7,3 mm дуги и 1,3-2,4 mm широки. Семена $0,8 \times 0,4$ mm, пириформна, са израженим лонгитудиналним наборима и микропиларном и халазном короном. Поленова зрна пролатна, триколатна, поларног дијаметра од 24,4 и екваторијалног од 20,9 μ m.

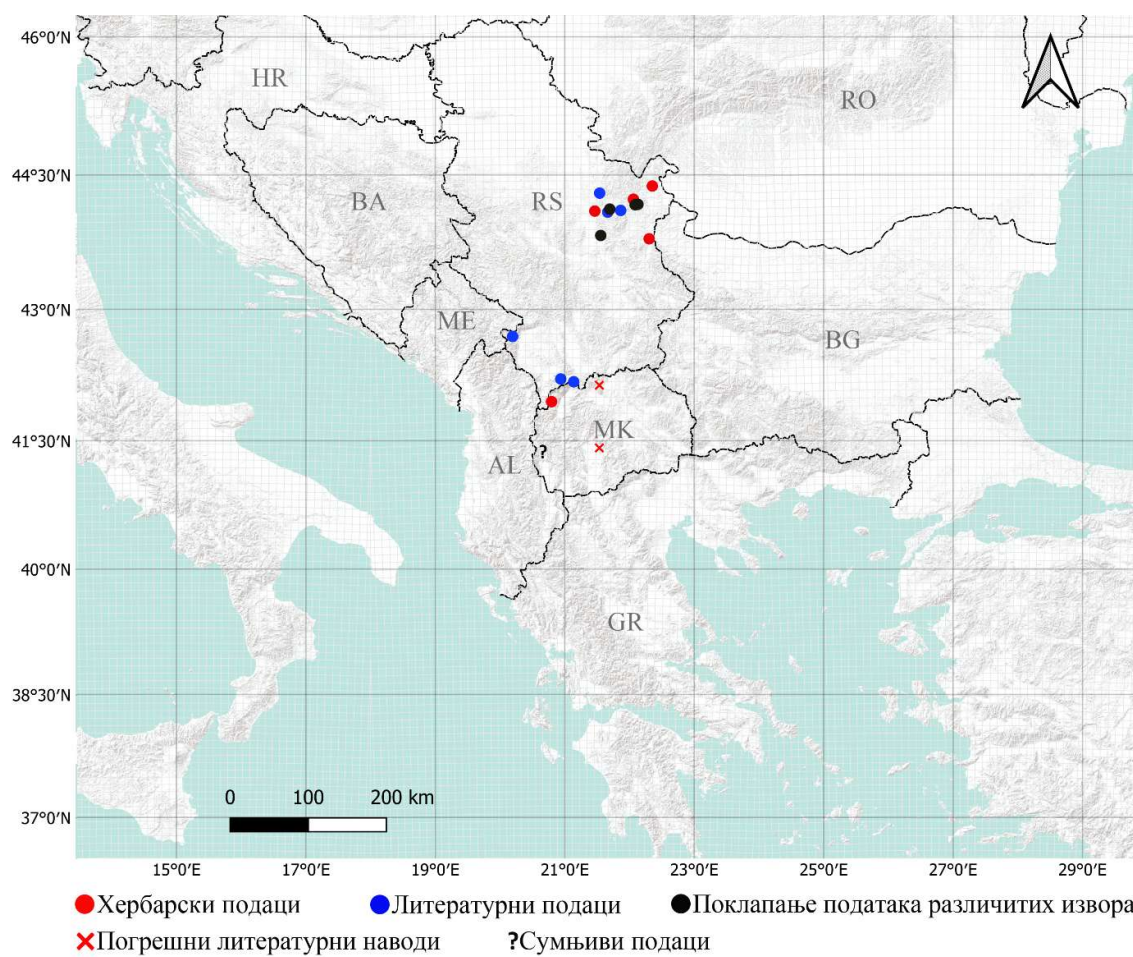
Распрострањење: Од централне (планина Баба) до јужне Србије (планина Радан), Шар планина (**карта 8-9**). Настањује стене, пукотине стена и травнате камењаре преко 500 м.н.в. на кречњаку, силикату и андезиту.



Илустрација 8-9. Приказ хабитуса, детаља цвета и листова розете (доле десно) врсте *S. zeleborii* (илустровала Димитрија Савић Здравковић).

Преглед локалитета на којима је врста констатована:

- **Хербарски подаци:** СРБИЈА – Бељаница (BEOU66726); Бељаница, Велики Поповић (BEOU); Бор, Горњани, Кљанцу Маре (BEOU14622); Бор, Стол (BEOU38840); Неготин, Вратна (BEOU); Зајечар, Вратарница (BEOU3923); Манасија, Јагодина (BEOU); Параћин, Баба (BEOU19527): СЕВЕРНА МАКЕДОНИЈА – Шар планина, Боговињско језеро (HMMNH_Nikolov, Z.).
- **Литературни подаци:** СРБИЈА – Вукан планина (Tomović et al., 2003); Кањон Ресаве (Mijatović et al., 2007); Кучај, Велики лисац (Tomović et al., 2003): СЕВЕРНА МАКЕДОНИЈА – Шар планина, Љуботенска река, Ржан Камен (Teofilovski, 2013).
- **Ревидирани подаци:** СРБИЈА – *Sempervivum ruthenicum*, Бор, Велики Крш (BEO44962, BEO44965), Бор, Стол (BEO44964); Косово и Метохија, село Севце, подножје Ошљака (BEO44963); Косово и Метохија, Пећ, Кукавица (BEO10321).
- **Сумњиви подаци:** СЕВЕРНА МАКЕДОНИЈА – Црни Дрим, село Луково (Rizovski, 1977).
- **Погрешни подаци:** СЕВЕРНА МАКЕДОНИЈА – Прилеп, Трескавец (Todorovski, 1972); Скопска Црна Гора, Соколовец и Црн Камен (Grupče, 1958). На оба поменута локалитета утврђено је присуство само врста рода *Jovibarba*.

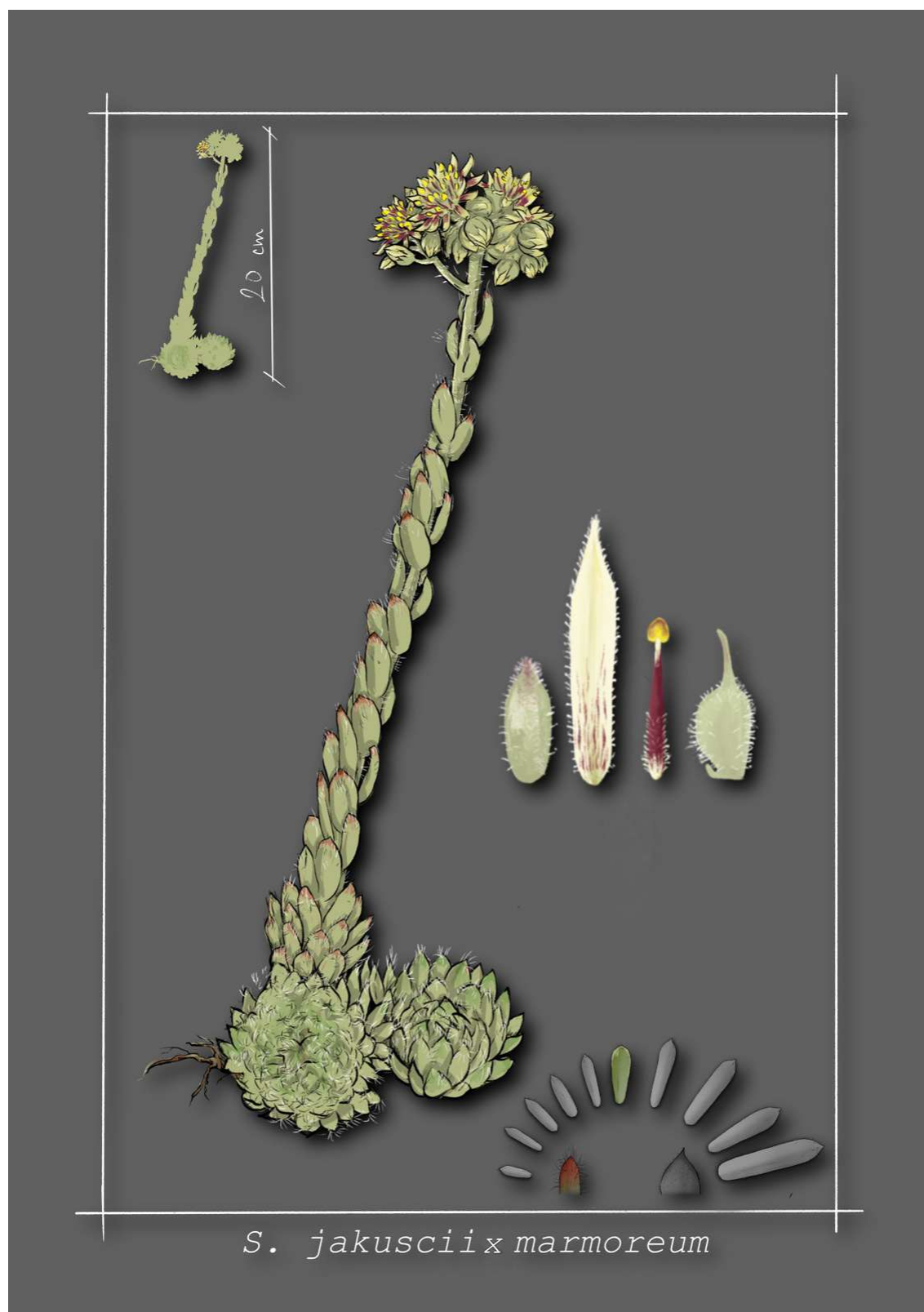


Карта 8-9. Распрострањење врсте *S. zeleborii* на основу хербарских, литературних и теренских података.

10. *Sempervivum jakucsii* x *marmoreum* Zlatković, Lazarević & M. Jovanović prov.

Вишегодишња око 20 cm висока биљка, са лоптастим розетама затвореног типа, пречника 3,3-5,6 cm (**илустрација 8-10**). Листови розете 24 × 6,5 mm густо збијени, у централном делу розете мањи, повијени ка центру, у спољашњем делу дужи, објајести, на врху кратко ушиљени, тамно зелени у вршном делу дуж маргине тамно црвени. Листови розете ретко жлездасто длакави, са кратким трихомима на лицу и наличју које понекад могу бити дуже у горњем делу листа. Маргинални трихоми дуге 0,7 mm, апикални до 0,5 mm. Цветно стабло усправно, прекривено, као и сви остали делови биљке, жлезданим трихомима. Листови стабла елиптични до издужено објајести, на врху ушиљени, доњи положени уз стабло, средњи и горњи повијени, у доњем делу светло зелени у горем делу наличја тамно црвено обојени или цели листови прошарани црвеним тачкама. Доњи листови 28 × 8 mm, средњи 25 × 7 mm са око 0,6 mm дугим маргиналним трихомима, горњи 20 × 5 mm. Цваст дуга око 4 cm и широка око 7 cm. Брактеје 6,5 × 1,3 mm, ланцетасте, светло зелене. Цветни пупољци конусни. Цветови у просеку 14-12-мерни, око 21 mm у пречнику, на кратким цветним дршкама. Чашични листићи 4,2 × 1,3 mm, слободни, широко елиптични до објајести, тамно зелени, на врху оштри и понекад црвено обојени. Крунични листићи 9,8 × 1,9 mm, широко елиптични до јајести са зашиљеним врхом, бледо жути до скоро бели, са љубичастом нехомогеном мрљом (у виду вертикалних линија) у доњој трећини (или до две трећине), на наличју и дуж целих маргина жлездасто длакави. Прашници у два реда, филаменти љубичасти, нехомогено обојени у виду уздужних црта у горњем и доњем делу, у доњој трећини обрасли трихомима, филаменти краћих прашника 4,4 mm а дужих 5,0 mm дуги. Антере жуте, понекад бледо љубичасте. Карпеле 5,6 × 1,8 mm, светло зелене, са кратким, усправним стилусом понекад обојеним црвено, прекривене трихомима дуж целе дорзалне и вентралне стране које иду до 1/3 стилуса. Нектарије око 0,5 mm дуге и 0,3 mm високе, усправне, трансверзално јајасте или скоро квадратне, жутозелене. Плодови кифокарпни, тамно браон, прекривени длакама, 4,7-6,2 mm дуги и 1,6-2,2 mm широки. Семена 0,8 × 0,4 mm, пириформна, са добро израженим лонгитудиналним наборима и микропиларном и халазном короном. Поленова зрна субсфероидална, триколпатна, поларног дијаметра 24,1 и екваторијалног 20,2 μ m.

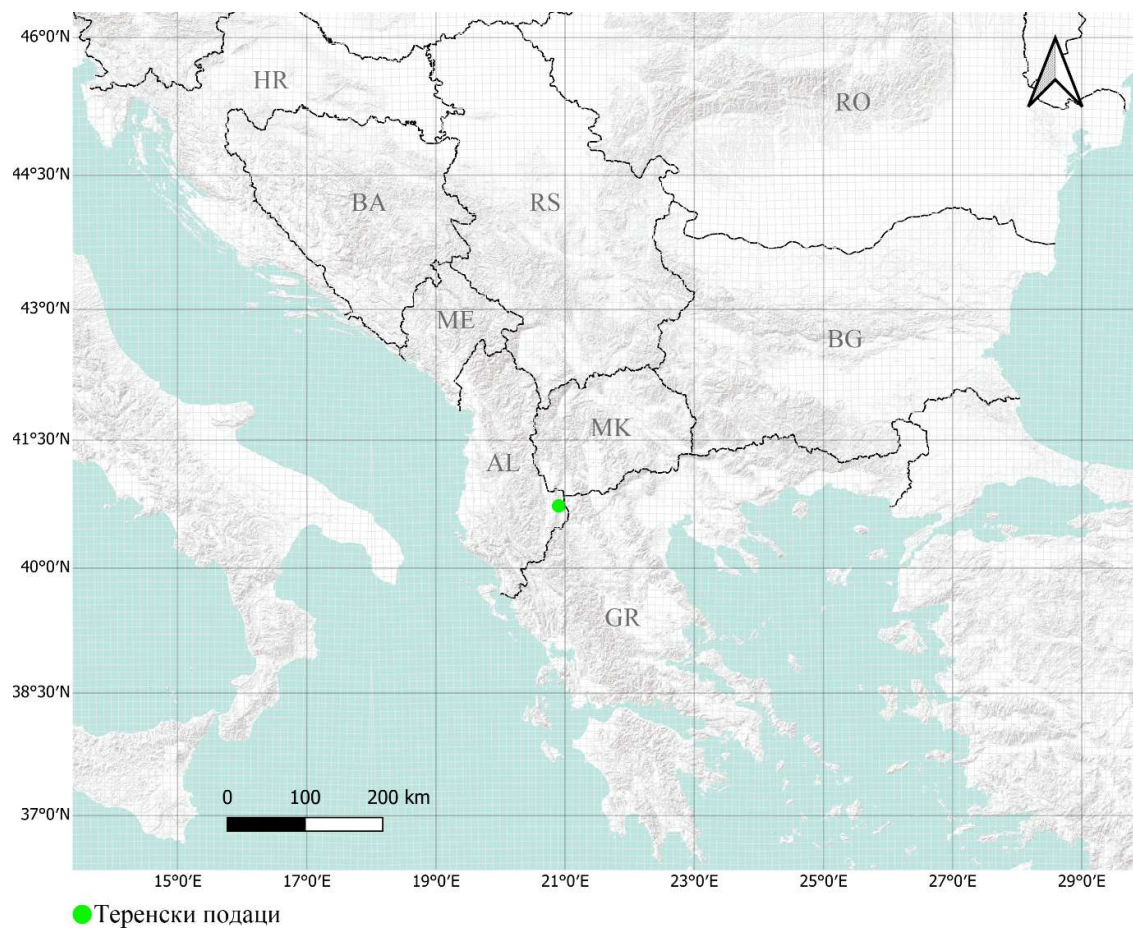
Распрострањење: Ендемит планине Иван (Албанија) (**карта 8-10**). Настањује кречњачке стене.



Илустрација 8-10. Приказ хабитуса, детаља цвета и лисова розете (доле десно) таксона *S. jakusii* x *marmoreum* (илустровала Димитрија Савић Здравковић).

Преглед локалитета на којима је врста констатована:

- У литератури и хербарским збиркама нису констатовани наводи или примерци који се односе на овај таксон.
- Holotypus! – *S. jakucsii x marmoreum*, Familija Crassulaceae, Lokalitet Albanija, Ivan, Stanište krečnjak, Datum 18.7.2018., Leg. Zlatković, B., Predrag, L., Det. Zlatković, B. (HMN18450).

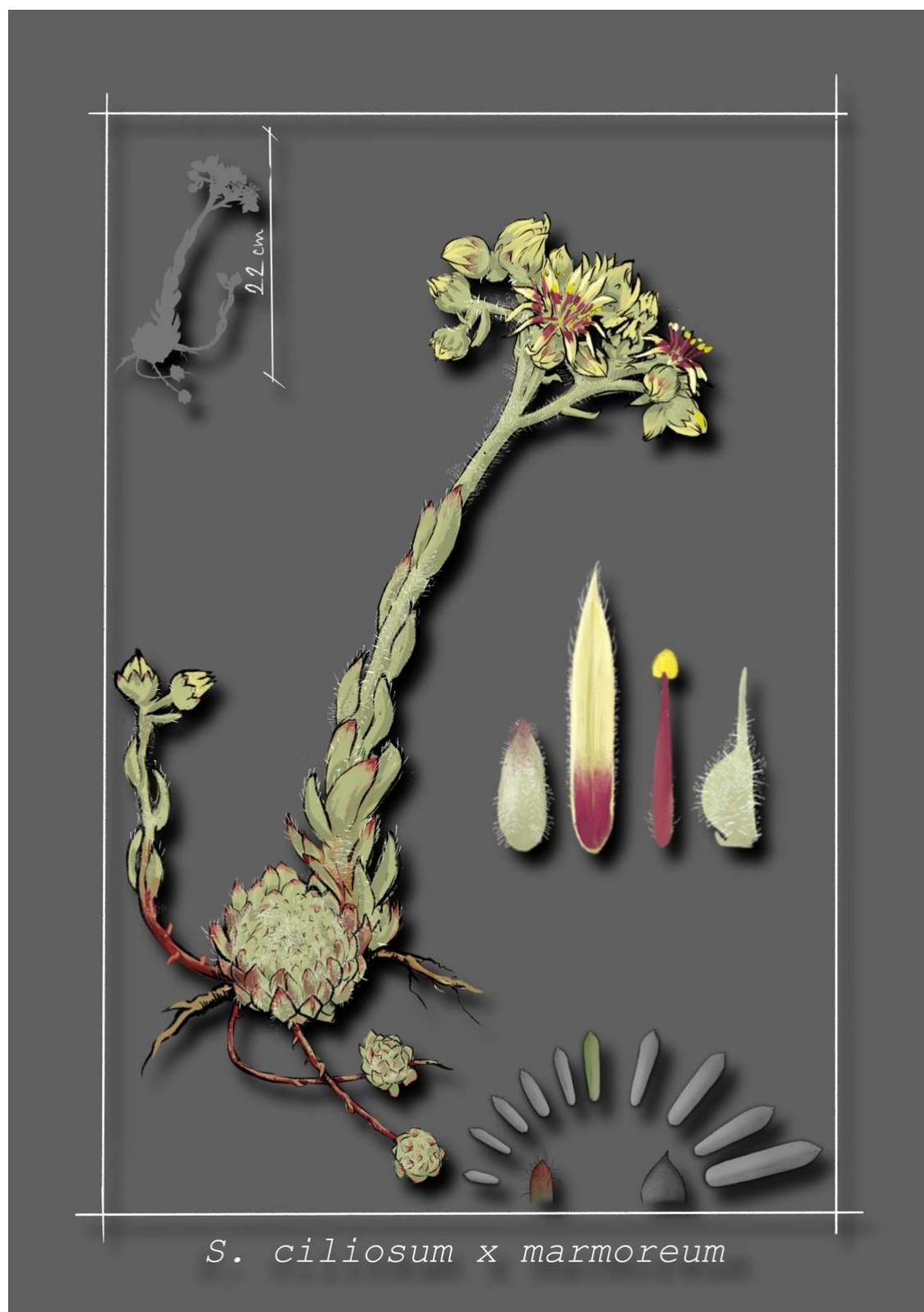


Карта 8-10. Распрострањење *S. jakucsii x marmoreum* на основу теренских података.

11. *Sempervivum ciliosum* x *marmoreum* Zlatković, Lazarević & M. Jovanović prov.

Вишегодишња око 22 cm висока биљка, са лоптастим розетама (полу)затвореног типа, пречника 2,5-4,2 cm (**илустрација 8-11**). Листови розете 27 × 6,3 mm, збијени, у централном делу розете мањи, у спољашњем дужи, повијени ка центру, издужено елиптични до објајасте, на врху кратко ушиљени, тамно зелени, спољашњи у горњој половини тамно црвени. Листови розете изразито густо жлездасто длакави, са трихомима чија се дужина и густина повећавају од базе ка врху листа и дугим трихомима у горњем делу наличја. Маргинални трихоми дуги 1,8 mm, испреплетани са трихомима суседних листова, апикални до 1,3 mm. Цветно стабло усправно, прекривено, као и сви остали делови биљке, жлезданим трихомима. Листови стабла јајасте, елиптични до објајасте, са благо зашиљеним врхом, доњи положени уз стабло, остали повијени, у доњем делу зелени у горњем тамно црвени. Понекад цели листови прекривени светло црвеним тачкама па цео лист поприма бакарну обојеност. Доњи листови 23 × 6 mm, средњи 21 × 6 mm са око 1,1 mm дугим маргиналним трихомима, горњи 17 × 5 mm. Цваст дуга око 5 cm и широка око 6 cm. Брактеје 6,4 × 1,3 mm, ланцетасте, зелене. Цветни пупољци конусни. Цветови 11-мерни, око 19 mm у пречнику, на кратким цветним дршкама. Чашични листићи 4,4 × 1,6 mm, слободни, широко јајасте, зелени, на врху оштри и понекад црвени. Крунични листићи 9,0 × 1,4 mm, ланцетасте, жутозелени, на маргинама често бели, са тамно љубичастом (бордо), углавном хомогеном, мрљом у доњој трећини, понекад црвенкасти на врху, повијени на доле па прашници у потпуности штрче из цвета, на наличју и дуж целих маргина жлездасто длакави. Прашници у два реда, филаменти нехомогено у виду уздужних црта или хомогено љубичасте (бордо), у доњој трећини обрасли трихомима, филаменти краћих прашника 4,9 mm а дужих 5,9 mm дуги. Антере жуте. Карпеле 5,8 × 1,7 mm, зелене, са дугим, усправним или повијеним стилусом, на вентралној и дорзалној страни до две трећине стилуса са густим трихомима. Нектарије око 0,4 mm дуге и високе, усправне, спљоштено јајасте или (издужено)квадратне, понекад са урезом на врху, жутозелене. Плодови кифокарпни, браон, прекривени трихомима, 5,3-6,7 mm дуги и 1,3-1,9 mm широки. Семења 0,8 × 0,4 mm, пириформна са добро израженим лонгитудиналним наборима и слабо израженом микропиларном и халазном короном. Поленова зрна субсфероидална, триколпатна, поларног дијаметра 21,6 и екваторијалног 19,3 μm.

Распрострањење: Ендемит планине Вуринос (Грчка) (**карта 8-11**). Настањује серпентинитске стене и камењаре.

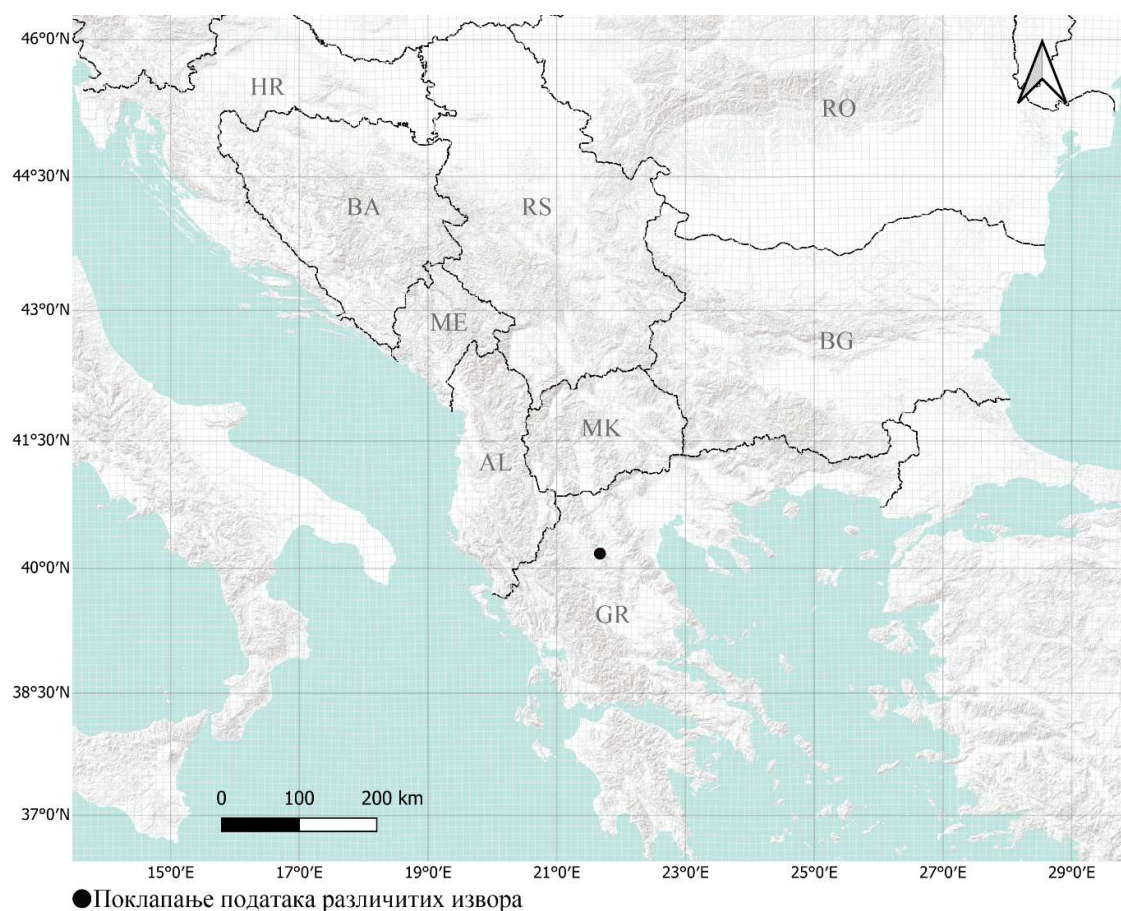


S. ciliatum x *marmoratum*

Илустрација 8-11. Приказ хабитуса, детаља цвета и листова розете (доле десно) таксона *S. ciliatum* x *marmoratum* (илустровала Димитрија Савић Здравковић).

Преглед локалитета на којима је врста констатована:

- Ревидирани подаци: ГРЧКА – *Sepervivum ciliosum*, Вуринос (Parnell & Favarger, 1990; Hagemann, 1986); Вуринос, Дрисиникос-Палиоманастиро (BEOU36678): *Sempervivum ruthenicum*, Вуринос (Hagemann, 1986): *Sepervivum zeleborii*, Вуринос (Akeroyd & Preston, 1981).
- Holotypus! – *Sempervivum ciliosum* x *marmoreum*, Familija Crassulaceae, Lokalitet Grčka, Vurinos, Stanište serpentinit, Datum 18.7.2017., Leg. Zlatković, B., Lazarević, P., Lazarević, M., Det. Zlatković, B. (HMN18646).

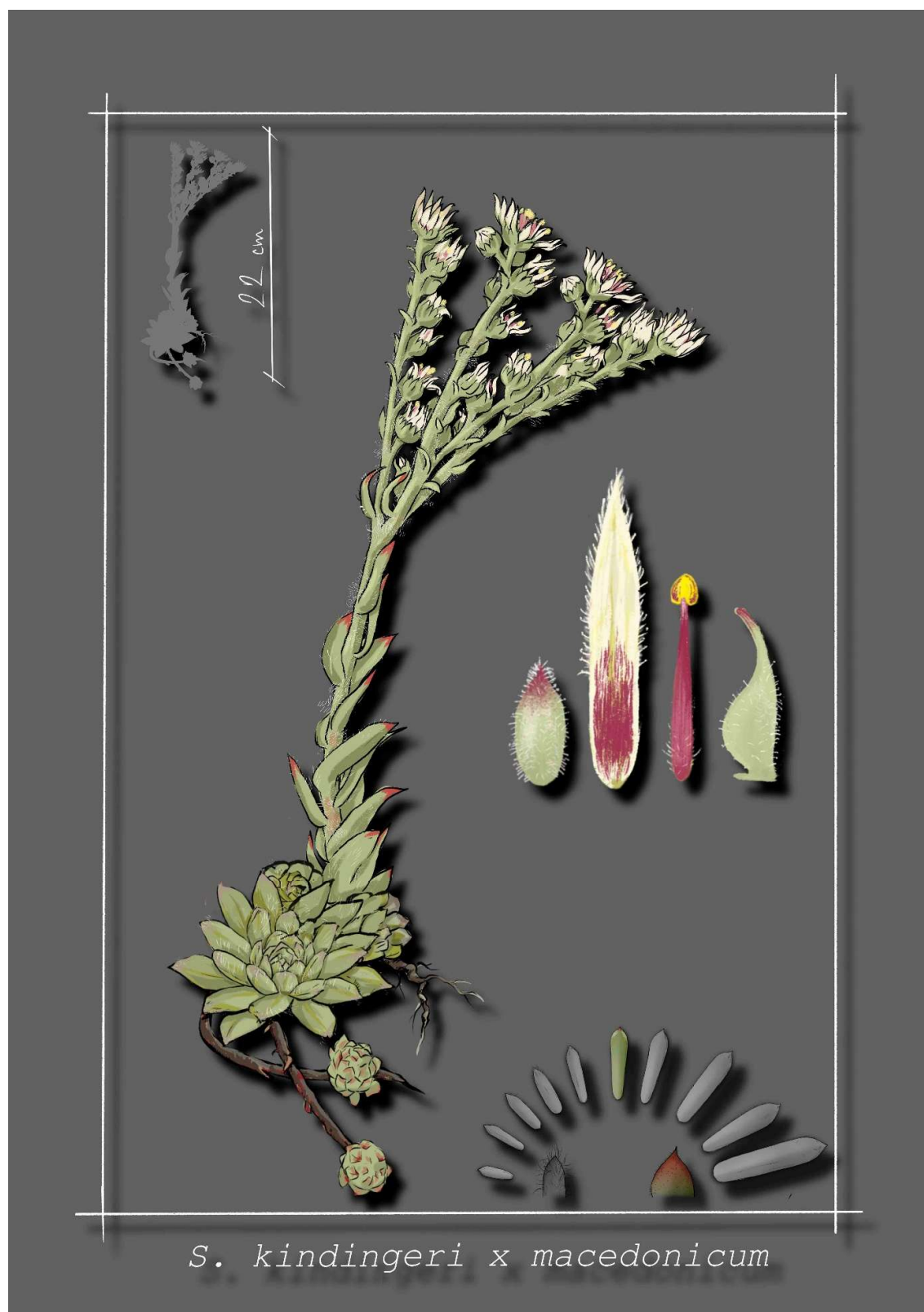


Карта 8-11. Распрострањење *S. ciliosum* x *marmoreum* на основу хербарских, литературних и теренских података.

12. *Sempervivum kindingeri* x *macedonicum* Zlatković, V. Randel. & M. Jovanović prov.

Вишегодишња до 22 cm висока биљка, са розетама отвореног типа, пречника 2,6-7,6 cm (илустрација 8-12). Листови розете 34 × 8 mm, издужено објајасте до лопатасти, у основи сужени, на врху ушиљени, светло зелени, у бази скоро бели, у апикалном делу кратко тамно црвени, густо жлездасто кратко длакави. Маргинални трихоми дуги 0,4 mm, апикални крути до 0,4 mm дуги. Цветно стабло усправно, прекривено, као и сви делови биљке, жлезданим трихомима. Листови стабла издужено елипсоидни, објајасте, на врху ушиљени, у горњем делу стабла ретки, светло зелени, у апикалном делу кратко тамно црвени, прислоњени уз стабло или горњи повијени ка споља. Доњи листови 30 × 7 mm, средњи 25 × 6 mm са до 0,5 mm дугим маргиналним трихомима, горњи 19 × 5 mm. Цваст цимозна, дуга и широка око 6 cm. Брактеје 7,4 × 1,5 mm, ланцетасте, светло зелене. Цветни пупољци конусно-лоптасти. Цветови 14-12-мерни, око 22 mm у пречнику, на кратким цветним дршкама. Чашични листићи 3,7 × 1,2 mm, ланцетасте, светло зелени, често на врху или дуж целих листови тамно црвени. Крунични листићи 10,2 × 1,8 mm, ланцетасте, на врху зашиљени и некад кукасто савијени, бели, до две трећине дужине (ретко цели) црвено-љубичасто нехомогено, у виду уздужних црта, обојени, на наличју и дуж маргина у горњој половини жлездасто длакави. Прашници у два реда, филаменти хомогено црвени до љубичасте, у доњој трећини обрасли жлездастим трихомима, филаменти краћих прашника 4,9 mm а дужих 5,6 mm дуги. Антере жуте до бледо црвене. Карпеле 5,4 × 1,8 mm, светло зелене, са понекад црвенкастим, усправним или ка дорзалној страни повијеним стилусом, на вентралној и дорзалној страни прекривене трихомима. Нектарије дуге око 0,6 mm и високе око 0,3 mm, полегле, трансверзално јајасте или скоро квадратне, понекад са благим урезом на врху, беле до зелене. Плодови кифокарпни, тамно браон, прекривени трихомима, 3,4-6,2 mm дуги и 0,9-2,0 mm широки. Семена 0,7 × 0,3 mm, пириформна са израженим лонгитудиналним наборима, рафом и микропиларном и халазном короном. Поленова зрна субсфероидална, триколпатна, поларног дијаметра 24,7 и екваторијалног 21,5 μ m. Биљке веома варијабилне, нарочито у погледу висине, облика листови и дужини црвене мрље круничних листића.

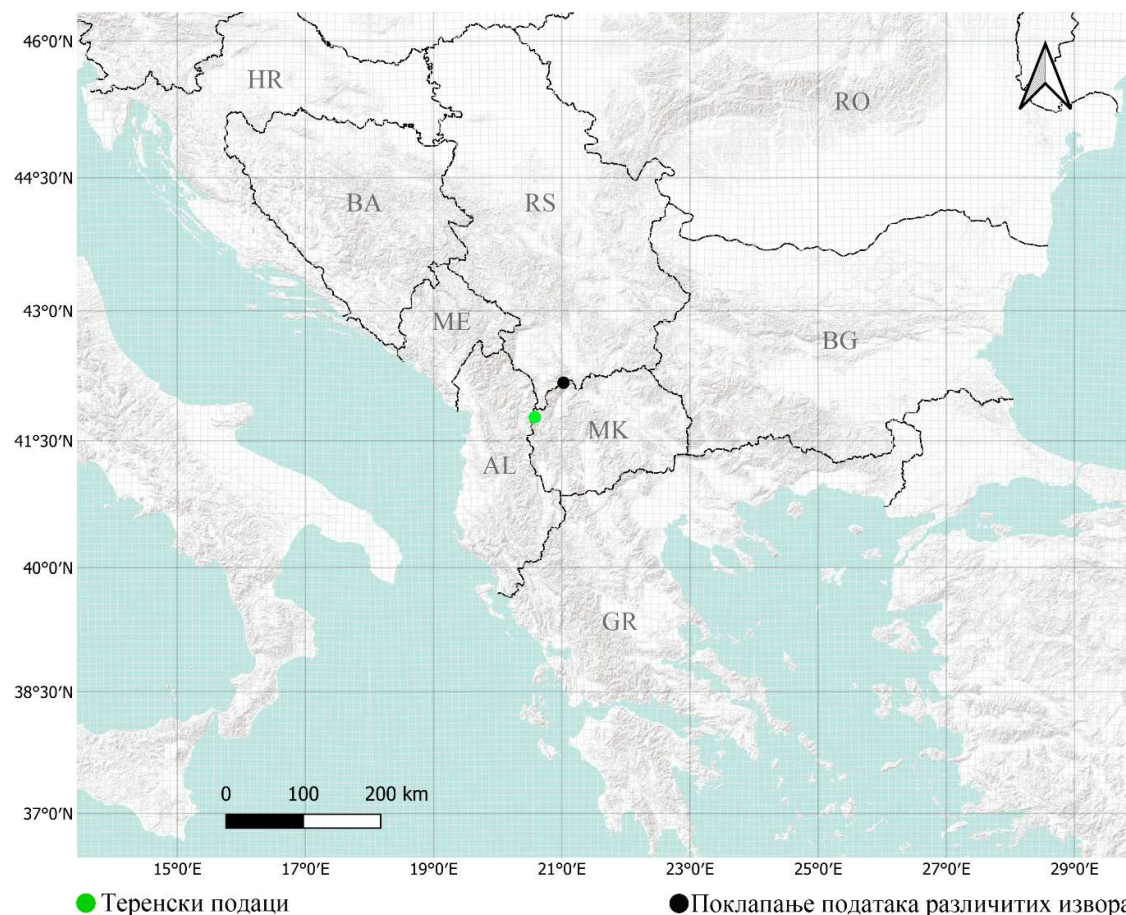
Распрострањење: Србија (Шар планина, Дурлов поток) и Северна Македонија (Кораб) (карта 8-12). Ендемит Балканског полуострва. Јавља се на стенама и пукотинама стена планинског до субалпског региона (преко 1300 м.н.в.) на кречњаку и силикату.



Илустрација 8-12. Приказ хабитуса, детаља цвета и листова розете (доле десно) таксона *S. kindingeri* x *macedonicum* (илустровала Димитрија Савић Здравковић).

Преглед локалитета на којима је врста констатована:

- **Ревидирани подаци:** СРБИЈА – *Sempervivum kindingeri*, Шар планина, Дурлов поток (Hornát, 2014; HMN9892)
- Holotypus! – *Sempervivum kindingeri* x *macedonicum*, *Familija Crassulaceae*, *Lokalitet Šar planina, Durlav potok, Datum 2018, Leg. Lazarević, P., Det. Zlatković, B., Jovanović, M.* (HMN18659).



Карта 8-12. Распространение *S. kindingeri* x *macedonicum* на основе хербарских, литературных и теренских података.

9. ЛИТЕРАТУРА

- Aeschimann, D, Lauber, K, Moser, DM, Theurillat, J, 2004. Flora alpina, Vol 1. Haupt, Bern, p. 2670.
- Abdel-Raouf, HS, 2012. Anatomical traits of some species of *Kalanchoe* (Crassulaceae) and their taxonomic value. *Ann. Agric. Sci.* 57: 73–79.
- Adamović, L, 1904. Beiträge zur Flora von Macedonien und Altserbien. *Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss. [Wien], Math.-Naturwiss. Kl.* 74: 125.
- 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. Wilhelm Engelmann, Leipzig, pp. 567.
- Adams, DC, Rohlf, FJ, Slice, DE, 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the “revolution”. *Ital. J. Zool.* 71: 5–16.
- Ager, DV, 1975. The geological evolution of Europe. *Proc. Geol. Assoc.* 86: 127–154.
- Akeroyd, JR, Preston, CD, 1981. Floristic notes from Greek Macedonia (Materials for the Mountain flora of Greece, II). *Wildenowia* 11: 281–290.
- Alexandrova, A, Tashev, A, Dimitrov, M, Apostolova-Stoyanova, N, 2018. Floristic analysis of Mt. Slivenska (Eastern Stara Planina, Bulgaria). *Phytol. Balcan.* 24: 55–74.
- Álvarez Fernández, I, Fuertes Aguilar, J, Panero, JL, Nieto Feliner, G, 2001. A phylogenetic analysis of *Doronicum* (Asteraceae, Senecioneae) based on morphological, nuclear ribosomal (ITS), and chloroplast (*trnL-F*) evidence. *Mol. Phylogenet. Evol.* 20: 41–64.
- Aneva, I, Zhelev, P, Evsatieva, L, Dimitrov, D, 2013. The ecological and floristic characteristics of populations of *Sideritis scardica* Griseb. in Slavyanka mountain. *Bulg. J. Agric. Sci.* 19: 211–217.
- Arabi, Z, Ghahremaninejad, F, Rabeler, RK, Heubl, G, Zarre, S, 2017. Seed micromorphology and its systematic significance in tribe *Alsineae* (Caryophyllaceae). *Flora* 234: 41–59.
- Arber, A, 1946. Goethe's botany. The meta-morphosis of plants (1790) and Tobler's Ode to Nature (1782) with introduction and translation by Agnes Arber. *Chron. Bot.* 10: 66–124.
- Arnold, ML, 1992. Natural hybridization as an evolutionary process. *Annu. Rev. Eco. Syst.* 23: 237–261.
- Arnold, PA, Loeske, EBK, Nicotra, AB, 2019. How to analyse plant phenotypic plasticity in response to a changing climate. *New Phytol.* 222: 1235–1241.

- Baker, JG, 1874. On hardy *Sempervivums*. *Gard. Chron.* 2: 103-104.
- Bârcă, V, Niculae, M, 2008. Morphometric data about seed coat ornamentation with taxonomic consideration in *Jovibarba heuffelii* (Craussulaceae) populations from southern Carpathians. *Rom. J. Biol. – Plant Biol.* 53: 17-22.
- Barclay, GF, 2015. Anatomy and Morphology of Seed Plants. In: eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester, pp. 1-20.
- Barina, Z, Rakaj, M, Pifkó, M, 2013. Contributions to the flora of Albania, 4. *Willdenowia* 43: 165–184.
- Bardy, KE, Albach, DC, Schneeweiss, GM, Fischer, MA, Schönswetter, P, 2010. Disentangling phylogeography, polyploid evolution and taxonomy of a woodland herb (*Veronica chamaedrys* group, Plantaginaceae s.l.) in southeastern Europe. *Molec. Phylogen. Evol.* 57: 771–786.
- Barthlott, W, 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nord. J. Bot.* 1: 345–354.
- Barthlott, W, 1984. Microstructural features of seed surfaces. In: Heywood, VH, Moore, DM, (Eds.), *Current Concepts in Plant Taxonomy*. Academic Press, London, pp. 95-105.
- Baser, B, Sagiroglu, M, Dogan, G, Duman, H, 2021. Morphology of pollen in *Ferula* genus (Apiaceae). *PhytoKeys* 179: 111-128.
- Bauhin, G, 1623. *Pinax Theatri botanici*, Lib. VII., Sect. V. (pp. 282-283). Basileae Helvet.: Sumptibus & typis Ludovici Regis.
- Beaulieu, JM, Leitch, IJ, Patel, S, Pendharkar, A, Knight, CA, 2008. Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in angiosperms. *New Phytol.* 179: 975-986.
- Beilstein, MA, Al-Shehbaz, IA, Kellogg, EA, 2006. Brassicaceae phylogeny and trichome evolution. *Am. J. Bot.* 93: 607–619.
- Bell, AD, 1991. *Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford University Press, Oxford, p. 432.
- Berger, A, 1930. Crassulaceae. In: Engler, A, Prantl, K, (Eds.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, 2nd ed., Vol. 18A. W. Engelmann, Leipzig, pp. 352-483.
- Berger, BA, Ricigliano, VA, Savriama, Y, Lim, A, Thompson, V, Howarth, DG, 2017. Geometric morphometrics reveals shifts in flower shape symmetry and size following gene knockdown of Cycloidea and anthocyanidin synthase. *BMC Plant Biol.* 17: 205.
- Bergmann, DC, Sack, FD, 2007. Stomatal development. *Annu. Rev. Plant Biol.* 58: 163–181.

- Blackith, RE, Reyment, RA, 1971. Multivariate Morphometrics. Academic Press, New York, pp. 412.
- Boissier, E, 1872: *Sempervivum* (L. Gen. 612). Flora Orientalis: sive, Enumeratio plantarum in Oriente a Graecia et Aegypto ad Indiae fines hucusque observatarum, Vol. 2. Genevae et Basileae, Apud H. Georg, Bibliopolam, Lugduni (Lyon), pp. 795-797.
- Boiteau, P, Allorge-Boiteau, L, 1995. Kalanchoe (Crassulaceae) de Madagascar. Systématique, écophysiologie et phytochimie. Karthala, Paris.
- Bonilla-Barbosa, J, Novelo, A, Orozco, YH, Márquez-Guzmán, J, 2000. Comparative seed morphology of Mexican *Nymphaea* species. *Aquat. Bot.* 68: 189–204.
- Borland, AM, Barrera Zambrano, V, Ceusters, J, Shorrock, K, 2011. The photosynthetic plasticity of crassulacean acid metabolism: an evolutionary innovation for sustainable productivity in a changing world. *New Phytol.* 191: 619-633.
- Bradshaw, AD, 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* 13: 115–155.
- Bureš, P, Šmarda, P, Rotreklová, O, Oberreiter, M, Burešová, M, Konečný, J, Knoll, A, Fajmon, K, Šmarda, J, 2010. Pollen viability and natural hybridization of Central European species of *Cirsium*. *Preslia* 82: 391–422.
- Buss, CC, Lammers, TG, Wise, RR, 2001. Seed coat morphology and its systematic implications in *Cyanea* and other genera of Lobelioideae (Campanulaceae). *Am. J. Bot.* 88: 1301–1308.
- Byalt, VV, 1996. *Sempervivum* L. In: Tzvelev, NN, (Ed.), Flora Vostochnoi E'vropy, tom XA. Mir i Sem'ya-95 Publishers, St. Petersburg, pp. 312-315.
- Caiza Guamba, JC, Corredor, D, Galárraga, C, Herdoiza, JP, Santillán, M, Segovia-Salcedo, MC, 2021. Geometry morphometrics of plant structures as a phenotypic tool to differentiate *Polylepis incana* Kunth. and *Polylepis racemosa* Ruiz & Pav. reforested jointly in Ecuador. *Neotrop. Biodivers.* 7: 121-134.
- Campani, M, Mulch, A, Kempf, O, Schlunegger, F, & Mancktelow, N, 2012. Miocene paleotopography of the central Alps. *Earth Planet. Sci. Lett.* 337: 174–185.
- Campbell, R, Faidiga, A, Trujillo, G, 2018. Clines in traits compared over two decades in a plant hybrid zone. *Ann. Bot.* 122: 315-324.
- Cantino, PD, 1990. The phylogenetic significance of stomata and trichomes in the Labiatae and Verbenaceae. *J. Arnold Arbor.* 71: 323–370.

- Cárdenas, D, De La Parra, F, Espinoza-Campuzano, C, 2019. Morphologic variation of two key biostratigraphical proteaceous-like pollen taxa across the Cretaceous - Paleogene boundary in northern South America. *Grana* 58: 276–291.
- Carrillo-Reyes, P, Sosa, V, Mort, ME, 2009. Molecular phylogeny of the *Acre* clade (Crassulaceae): Dealing with the lack of definitions for *Echeveria* and *Sedum*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 53: 267-276.
- Celep, F, Kahraman, A, Atalay, Z, Doğan, M, 2011. Morphology, anatomy and trichome properties of *Lamium truncatum* Boiss. (Lamiaceae) and their systematic implications. *Aust. J. Crop Sci.* 5: 147-153.
- Chang, H, Zhang, L, Xie, H, Liu, J, Xi, Z, Xu, X, 2021. The Conservation of Chloroplast Genome Structure and Improved Resolution of Intrafamilial Relationships of Crassulaceae. *Front. Plant Sci.* 12: 631884.
- Chernetsky, M, 2012. The role of morpho-anatomical traits of the leaves in the taxonomy of Kalanchoideae Berg. Subfamily (Crassulaceae DC.). *Mod. phytomorphol.* 1: 15–18.
- Christodoulakis, NS, Menti, J, Galatis, B, 2002. Structure and Development of Stomata on the Primary Root of *Ceratonia siliqua* L. *Ann. Bot.* 89: 23–29.
- Ciocîrlan, V, 1988. Flora Ilustrata a României 1. Editura Ceres, Bucureşti, p. 514.
- Clausen, RT, 1975. *Sedum* of North America north of the Mexican Plateau. Ithaca/London, Cornell University Press, p. 742.
- Cleland, TM, 1937. A Practical Description of the Munsell Color System with suggestions for its use, 3rd edition. Munsell Color Co., Baltimore, pp. 21.
- Codignola, A, Fieschi, M, Maffei, M, Fusconi, A, 1990. Leaf anatomy and photosynthetic characteristics of succulent alpine plants growing at high elevations. *Nord. J. Bot.* 10: 49-56.
- Cope, JS, Corney, D, Clark, JY, Remagnino, P, Wilkin, P, 2012. Plant species identification using digital morphometrics: A review. *Expert Syst. Appl.* 39: 7562-7573.
- Craib, WG, 1914. *Sempervivum ciliosum* Craib. Bull. Misc. Inform. Kew 10: 379.
- Crang, R, Lyons-Sobaski, S, Wise, R, 2018. Plant Anatomy: A Concept-Based Approach to the Structure of Seed Plants (Vol. 1). Springer, p. 725.
- Cushman, JC, 2001. Crassulacean acid metabolism. A plastic photosynthetic adaptation to arid environments. *Plant Physiol.* 127: 1439–1448.

- Daniell, H, Lin, CS, Yu, M, Chang, WJ, 2016. Chloroplast genomes: diversity, evolution, and applications in genetic engineering. *Genome Biol.* 17: 134.
- De Candolle, PA, 1828. Sectio Jovibarba DC. Prodrum systematis naturalis regni vegetabilis, sive, Enumeratio contracta ordinum generum specierumque plantarum huc usque cognitarum, juxta methodi naturalis, normas digesta. Sumptibus Sociorum Treuttel et Würtz, Parisii, p. 413.
- Degen, AV, Urumov, IK, 1915 (1914). *Sempervivum borisii*. *Magyar Bot. Lapok* 13: 176-177.
- Dengler, N, 2002. Book review: An integral part of botany 1. *Am. J. Bot.* 89: 369–374.
- Denton, MF, 1982. Revision of *Sedum* section *Gormaniana* (Crassulaceae). *Brittonia* 34: 48–77.
- Dickson, WC, 2000. Integrative Plant Anatomy. Academic Press, New York, U.S.A., pp. 560.
- Didona, R. 1963. Cercetari palinologice referitoare la speciile de Crassulaceae spontane. *Acta Bot. Horti Bucurest.* 1961-1962: 423-433.
- Dillenberger, MS, Kadereit, JW, 2013. The phylogeny of the European high mountain genus *Adenostyles* (Asteraceae-Senecioneae) reveals that edaphic shifts coincide with dispersal events. *Am. J. Bot.* 100: 1171–1183.
- Di Marco, G, D'Agostino, A, Braglia, B, Redi, EL, Iacobelli, S, Gismondi, A, Canini, A, 2023. Pollen variability in *Quercus* L. species and relative systematic implications. *Plant. Physiol. Biochem.* 204: 108079.
- Dimitrijević, D, Šinžar-Sekulić, J, Randelović, V, Lakušić, D, 2011. The nature of the variability of the morphological characteristics of the taxon *Jovibarba heuffelii* (Schott) Löve & D. Löve (Crassulaceae) in Serbia. *Biol. Nyssana* 2: 7-18.
- Deore, CR, 2020. Morphological variation of trichomes in some common species of angiosperm and their systematic enumeration useful for taxonomic significance. *Plant. Arch.* 20: 7784–7786.
- Dodoens, R, 1583. Stirpium Historiae Pemptades Sex sive libri XXX. Ch. Cap. VIII (p. 127). Plantini. Antuerpiae.
- Doposcheg-Uhlár, J, 1913. Die Anisophyllie bei *Sempervivum*. *Flora* 105: 162- 183.
- Duarte, MR, Zaneti, CC, 2002. Morfoanatomia de folhas de bálsamo: *Sedum dendroideum* Moc. et Sessé ex DC, Crassulaceae. *Revista Lecta, Bragança Paulista* 20: 153–160.
- Eggli, U, 't Hart, H, Nyffeler, R, 1995. Toward a consensus classification of the Crassulaceae. In: 't Hart, H, Eggli, U, (Eds.), Evolution and systematics of the Crassulaceae. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 173–192.

- Eiji, S, Salmaki, Y, 2016. Evolution of trichomes and its systematic significance in *Salvia* (Mentheae; Nepetoideae; Lamiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 180: 241–257.
- Ejsmond, MJ, Wrońska-Pilarek, D, Ejsmond, A, Dragosz-Kluska, D, Karpińska-Kołaczek, M, Kołaczek, P, Kozłowski, J, 2011. Does climate affect pollen morphology? Optimal size and shape of pollen grains under various desiccation intensity. *Ecosphere* 2:117.
- Erdtman, G, 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Almqvist & Wiksell, Stockholm, p. 539.
- Fabritzek, AG, Griebeler, EM, Kadereit, JW, 2021. Hybridization, ecogeographical displacement and the emergence of new lineages - A genotyping-by-sequencing and ecological niche and species distribution modelling study of *Sempervivum tectorum* L. (Houseleek). *J. Evol. Biol.* 34: 830-844.
- Favarger, C, 1953. Notes de 'caryologie alpine. II. Bull. Soc. Neuchatel. Sci. Nat. 76: 133-166.
- Favarger, C, Maeder, AM, Zésiger, F, 1968. Hybrides interspecifiques et intergeneriques chez les Jovibarbes. *Jahresber. Schweiz. Ges. Vererbungsf.* 3/4: 18-30.
- Favarger, C, Zésiger, F, 1964. *Sempervivum* L. In: Tutin, TG, Heywood, VH, Burges, NA, Valentine, DH, Walters, SM, Webb, DA, (Eds.), *Flora Europea* 1st ed. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 352-355.
- Fenner, MK, Thompson, K, 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, pp. 250.
- Fishbein, M, Hibsich-Jetter, C, Soltis, DE, Hufford, L, 2001. Phylogeny of Saxifragales (angiosperms, eudicots): analysis of rapid, ancient radiation. *Syst. Biol.* 50: 817-847.
- Forsman, A, 2015. Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species. *Hered.* 115: 276–284.
- Franssen, SA, Skinner, DZ, Al-Khatib, K, Horak, MJ, 2001. Pollen morphological differences in *Amaranthus* species and interspecific hybrids. *Weed Sci.* 9: 732–737.
- Fröderström, H, 1930-1935. The genus *Sedum*. A systematic essay I.- IV. *Acta. Horti. Gotho.* 5 :1-75, 6 :1-111, 7: 1-126, 10: 1-262.
- Fuchs, L, 1543. *The New Herbal (New Kreüterbuch)*, Cap. LXXXVIII (p. 487). Gedruckt zu Prag: Durch Georgen Melantrich von Auentin.
- Furness, CA, 2007. Why does some pollen lack apertures? A review of inaperturate pollen in eudicots. *Bot. J. Linn. Soc.* 155: 29–48.

- Gajić, M, 1972. Rod *Sempervivum* L. In: Josifović, M, (Ed.), Flora SR Srbije, 4. Srpska Akademija Nauka i Umetnosti, Beograd, pp. 213-220.
- Gallardo, MH, 2017. Phylogenetics, Reticulation and Evolution. In: Abdurakhmonov, IY, (Ed.), Phylogenetics. InTech, pp. 47-58.
- Gallo, L, Jarvis, C, 2016. Proposal to conserve the name *Sempervivum tectorum* (Crassulaceae) with a conserved type. *Taxon* 65: 1431–1432.
- Gao, Q, Zhang, D, Duan, Y, Zhang, F, Li, Y, Fu, P, Chen, S, 2012. Intraspecific divergences of *Rhodiola alsia* (Crassulaceae) based on plastid DNA and internal transcribed spacer fragments. *Bot. J. Linn. Soc.* 168: 204–215.
- Gardère, ML, Dubisson, J-Y, Muller, S, Savriama, Y, 2019. Geometric morphometrics of corolla shape in *Campanula* (Campanulaceae) from Cabo Verde archipelago. *Biol. J. Linn. Soc.* 191: 339–352.
- Gifford, E, Foster, A, 1989. Morphology and evolution of vascular plants. WH Freeman, New York, p. 626.
- Giuliani, C, Foggi, B, Mariotti Lippi, M, 2017. Floral morphology, micromorphology and palinology of selected *Sedum* s.l. species (Crassulaceae). *Plant Biosyst.* 152: 333-348.
- Gejdeman, TS, 1986: Opređelitel' vyssih rastenij Moldavskoj SSR, Ed. 3. Kisinev: Shtiintza.
- Glover, BJ, 2000. Differentiation in plant epidermal cells. *J. Exp. Bot.* 51: 497–505.
- Goethe, JWV, 1790. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha: Carl Wilhelm Ettinger, pp. 86.
- Gómez, JM, Torices, R, Lorite, J, Klingenberg, CP, Perfectti, F, 2016. The role of pollinators in the evolution of corolla shape variation, disparity and integration in a highly diversified plant family with a conserved floral bauplan. *Ann. Bot.* 117: 889–904.
- Gonçalves-Esteves, V, Mezzonato-Pires, AC, Marinho, EB, de Souza, RMBS, Esteves, RL, Cartaxo-Pinto, S, Mendonça, CBF, 2022. The Importance of Palynology to Taxonomy. In: Medeiros, MFT, de Sá Haiad, B, (Eds.), Aspects of Brazilian Floristic Diversity. Springer, Cham, p. 119-134.
- Gontcharova, S, Gontcharov, A, 2007. Molecular Phylogenetics of Crassulaceae. *G3* 1: 40-46.
- Gontcharova, S, Gontcharov, A, 2009. Molecular Phylogeny and Systematics of Flowering Plants of the Family Crassulaceae DC. *Mol. Biol.* 45: 794-803.

- Gontcharova, S, Gontcharov, A, Yakubov, V, Kondo, K, 2009. Seed surface morphology in some representatives of the Genus *Rhodiola* sect. *Rhodiola* (Crassulaceae) in the Russian Far East. *Flora* 204: 17–24.
- Gontier, N, 2015. Reticulate evolution everywhere. In: Gontier, N, (Ed.), Reticulate evolution, Cham: Springer, pp. 1-40.
- Gregory, M, 1998. Crassulaceae. In: Cutler, DF, Gregory, M, (Eds.), *Anatomy of the Dicotyledons, Saxifragales (sensu Armen Takhtajan 1983)* 4, 2nd ed. Clarendon Press, Oxford, pp. 201-220.
- Greuter, W, Burdet, HM, Long, G, 1986. Med-checklist. A critical inventory of vascular plants of the circum-mediterranean countries, 3. Dicotyledones (Convolvulaceae-Labiatae). Genève: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève.
- Grupče, Lj, 1958. Vrz rastitelnosta na Skopska Crna Gora. *Filozof. fak. Prirod. matem. odd., Posebni izd.* 9: 1-80.
- Gu, J, Zhang, L, Wu, T, Huang, L, Cheng, R, Xu, Y, Wang, Q, Xu, X, 2022. Influence of net diversification rate and evolutionary time on the differences in species richness among families of order Saxifragales. *Guihaia* 42: 1730-1739.
- Halbritter, H, Ulrich, S, Grímsson, F, Weber, M, Zetter, R, Hesse, M, Buchner, R, Svojtka, M, Frosch-Radivo, A, 2018. Illustrated Pollen Terminology (2nd ed.). Springer Cham, p. 483.
- Haller, VA, 1742. Enumeratio methodica stirpium Helvetiae indigenarum, Tomus I. Gottingae: Ex officina academica Abrami Vandenhoek.
- Hagemann, I, 1986. *Sempervivum* L. In: Strid, A, (Ed.), *Mountain Flora of Greece, Vol. 1*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 337-341.
- Hagemann, W, 1992. The Relationship of Anatomy to Morphology in Plants: A New Theoretical Perspective. *Int. J. Plant Sci.* 153, 38–48.
- Han, S, Ding, H, Bi, D, Zhang, S, Yi, R, Gao, J, Yang, J, Ye, Y, Wu, L, Kan, X, 2022a. Structural Diversities and Phylogenetic Signals in Plastomes of the Early-Divergent Angiosperms: A Case Study in Saxifragales. *Plants* 11: 3544.
- Han, G, Li, Y, Yang, Z, Wang, C, Zhang, Y, Wang, B, 2022b. Molecular Mechanisms of Plant Trichome Development. *Front. Plant Sci.* 13: 910228.

- Han, S, Sebastin, R, Lee, KJ, Wang, X, Shin, M, Kim, S, Lee, JR, Cho, GT, Hyun, DY, 2021. Interspecific variation of seed morphological and micro-morphological traits in the genus *Vicia* (Fabaceae). *Microsc. Res. Tech.* 84: 337–357.
- Hanstein, S, De Beer, D, Felle, HH, 2001. Miniaturized carbon dioxide sensor designed for measurements within plant leaves. *Sens. Actuators.* 81: 107–114.
- Harrington, HD, Durrell, LW, 1957. How to identify Plants. Sage Paperback Series. The Swallow Press INC, Chicago, p. 203.
- Hayek, A, 1924. *Sempervivum* L. Prodrum Flora peninsulae Balcanicae, Band 1. Verlag d. Repertorium, Berlin, p. 621.
- Heidarian, M, Masoumi, SM, Amiri, S, 2021. Palynological study on selected species from Hyacinthaceae with focus on taxonomical implications in Iran. *Palynology* 46: 1–16.
- Henderson, A, 2006. Traditional morphometrics in plant systematics and its role in palm systematics. *Biol. J. Linn. Soc.* 151: 103–111.
- Hesse, M, Halbritter, H, Zetter, R, Weber, M, Buchner, R, Frosch–Radivo, A, Ulrich, S, 2009. Pollen Terminology. An illustrated Handbook. Springer, Vienna, p. 266.
- Hewitt, GM, 2000. The genetic legacy of the ice ages. *Nature* 405: 907–913.
- Hewitt, GM, 2014. Mediterranean peninsulas: the evolution of hotspots. In: Zachos, FE, Habel, JC, (Eds.) Biodiversity hotspots. Springer, Berlin, pp. 123–147.
- Heyduk, K. 2022. Evolution of Crassulacean acid metabolism in response to the environment: past, present, and future. *Plant Physiol.* 190: 19–30.
- Heywood, VH, 1971. Scanning Electron Microscopy. Systematics Association Special, vol. 4. Academic Press, London and New York, pp. 331.
- Hideux, M, 1979. Le pollen donnees nouvelles de la microscopie electronique et de l'informatique structure du sporoderme des Rosidae-saxifragales etude comparative et dynamique. Agence de cooperation culturelle et technique, Paris, p. 122.
- Hodač, L, Karbstein, K, Tomasello, S, Wäldchen, J, Bradican, JP, Hörandl, E, 2023. Geometric Morphometric Versus Genomic Patterns in a Large Polyploid Plant Species Complex. *Biology* 12: 418.
- Hornat, M, 2014. Systematické a ekologické studium netřesku Kindingerova (*Sempervivum kindingeri* Adamović, 1904). Fakulta zemědělská a technologická Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. Master thesis.

- Hovenden, MJ, Vander Schoor, JK 2004. Nature vs nurture in the leaf morphology of Southern beech, *Nothofagus cunninghamii* (Nothofagaceae). *New Phytol.* 161: 585–594.
- Howard, RA, 1974. The stem-node leaf continuum of the Dycotiledoneae. *J. Arnold Arbor.* 55: 125-181.
- Hristovski, S, Melovski, Lj, 2002. Nidzhe-Kaimakchalan. *Macedonian Ecological Society*, pp. 169-181.
- Huber, JA, 1957. Die Gattung *Sedum* L. in ihren Beziehungen zu den übrigen Gattungen der Crassulaceae. *Sukkulantenkunde* 6: 40-42.
- Ilyinskaya, AF, 1990. Anatomical peculiarities of *Sempervivum ruthenicum* Schnittsp. et C. B. Lehm and *Rhodiola rosea* L. (Crassulaceae). *Ukrain. Bot. Zh.* 47: 24-28.
- Ingwersen, WET, 1943. *Sempervivum ciliosum* var. *borisii*. The Genus *Sempervivum*, p.7.
- Innangi, M, Frišić, M, Hazler Pilepić, K, Danise, T, Conti, F, Bartolucci, F, Fioretto, A, Peruzzi, L, 2020. Explaining intricate morphometric variability with environmental predictors: The case of *Globularia cordifolia* species complex. *Plants* 9: 314.
- Jacobsen, H, 1954. *Sempervivum* L. In: Handbuch der sukkulenten Pflanzen. G. Fischer, Jena, pp. 1003-1017.
- Jacobsen, H, 1960. A handbook of succulent plants. Blandford, London.
- Jacobsen, H, Rowley, G, 1958. *Sempervivum ciliosum*. *Natl. Cact. Succ. J.* 13: 77.
- Jalas, J, Suominen, J, Lampinen, R, Kurtto, A, 1999. Atlas Florae Europaeae, Distribution of Vascular Plants in Europe, Vol. 12 - Resedaceae to Platanaceae. The Committee for Mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo, Helsinki, pp. 40-127.
- Jardinaud, MF, Petitprez, M, 2003. Seed Development, Embryogenesis. In: Thomas, B, (Ed.), Encyclopedia of Applied Plant Sciences (1st ed.). Elsevier, pp. 1225-1232.
- Javelle, M, Vernoud, V, Rogowsky, PM, Ingram, GC, 2011. Epidermis: the formation and functions of a fundamental plant tissue. *New Phytol.* 189: 17–39.
- Jian, S, Soltis, PS, Gitzendanner, MA, Moore, MJ, Li, R, Hendry, TA, Qiu, YL, Dhingra, A, Bell, CD, Soltis, DE, 2008. Resolving an ancient, rapid radiation in Saxifragales. *Syst. Biol.* 57: 38–57.
- Jovanović, M, Lakušić, D, Lakušić, B, Zlatković, B, 2018. Taxonomy of yellow flowered *Sempervivum* species in Balkan Peninsula: insight based on evidence on leaf epidermal

- structures. 7th Balkan Botanical Congress, Novi Sad, Serbia, Book of abstracts. *Bot. Serb.* 42: 53.
- Kabir, N, Wahid, S, Rehman, SU, Qanmber, G, 2024. The intricate world of trichome development: From signaling pathways to transcriptional regulation. *Environ. Exp. Bot.* 217: 105549.
- Kadereit, JW, Licht, W, Uhink, CH, 2008. Asian relationships of the flora of the European Alps. *Plant Ecol. Divers.* 1: 171–179.
- Kan, J, Zhang, S, Wu, Z, Bi, D, 2024. Exploring Plastomic Resources in *Sempervivum* (Crassulaceae): Implications for Phylogenetics. *Genes* 15: 441.
- Kaplan, DR, 2022. Kaplan's principles of plant morphology. Specht, CD, (Ed.). CRC Press, New York, p. 1035.
- Karaer, F, Celep, F, 2008. *Sempervivum ekimii* nom. et stat. nov. for *S. minus* var. *glabrum* (Crassulaceae), with an amplified description. *Ann. Bot. Fennici* 45: 229–232.
- Karaer, F, Celep, F, 2010. Taxonomic notes on *Sempervivum armenum* Boiss. & A. Huet (Crassulaceae) from Turkey with amended description. *Bangladesh J. Bot.* 39: 103-105.
- Karaer, F, Celep, F, Kutbay, G, 2010. Morphological, ecological and palynological studies on *Sempervivum sosnowskyi* Ter-Chatsch. (Crassulaceae) with a new distribution record from Turkey. *Aust. J. Crop Sci.* 4:247-251.
- Karaer, F, Celep, F, Eggli, U, 2011. A taxonomic revision of the *Sempervivum davisii* complex (Crassulaceae). *Nord. J. Bot.* 29: 49–53.
- Karagiannakidou, V, Kokkini, S, 1987. The Flora of Mount Menikion in North East Greece. *Phyton* (Austria) 27: 267-283.
- Karakiev, T, Tzonev, R, 2011. Saxifraga ferdinandi-coburgi - Seslerietum actarovii – a new association from the subalpine belt of the Slavianka (Orvilos) Mts. (Bulgaria). *Haquetia* 10/1: 49–71.
- Katagiri, Y, Hasegawa, J, Fujikura, U, Hoshino, R, Matsunaga, S, Tsukaya, H, 2016. The coordination of ploidy and cell size differs between cell layers in leaves. *Dev. J.* 143: 1120–1125.
- Keeley, JE, Philip, WR, 2003. Evolution of CAM and C4 carbon concentrating mechanisms. *Int. J. Plant Sci.* 164: 55-77.

- Kilian, N, Gemeinholzer, B, Lack, HW, 2009. Cichorieae. In: Funk, VA, Susanna, A, Stuessy, T, Bayer, R, (Eds.), *Systematics, evolution and biogeography of the Compositae*. Vienna: IAPT, 99: 343–383.
- Kim, J-H, 1994. Pollen morphology of genus *Sedum* in Korea. *J. Pl. Biol.* 37:245-252
- Kirilenko, NA, 2016. Structural peculiarities of vegetative organs of *Sempervivum tectorum* L. (Crassulaceae) and *Salicornia europaea* L. (Chenopodiaceae) – residents of extreme habitats. *J. Educ. Health. Sport.* 6: 883-892.
- Klein, JT, Kadereit, JW, 2015. Phylogeny, biogeography, and evolution of edaphic association in the european orophytes *Sempervivum* and *Jovibarba* (Crassulaceae). *Int. J. Plant Sci.* 176: 44–71.
- Klein, JT, Kadereit, JW, 2016. Allopatric hybrids as evidence for past range dynamics in *Sempervivum* (Crassulaceae), a western Eurasian high mountain oreophyte. *Alp. Botany* 126: 119–133.
- Klingenberg, CP, 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biol. Rev.* 73: 79–123.
- Klingenberg, CP, Monteiro, LR, 2005. Distances and Directions in Multidimensional Shape Spaces: Implication for Morphometric Application. *Syst. Biol.* 54: 678-688.
- Klingenberg, CP, 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol. Ecol. Resour.* 11: 353–357.
- Knapp, U, 1994. Skulptur der Samenschale und Gliederung der Crassulaceae. *Bot. Jahrb. Syst.* 116: 157-187.
- Kobiv, K, Kish, R, Hleb, R, 2007. *Sempervivum marmoreum* Griseb. (Crassulaceae) in the Ukrainian Carpathians: Distribution, morphology, coenotic condition, population parameters, and conservation. *Ukr. Bot.* 64: 22-29.
- Koch, WDJ, 1801. *Sempervivum globiferum*. Globular Hosenleek. Curt. bot. Mag. Vol. 15 t. 507.
- Koch, WDJ, 1837. Synopsis florae Germanicae et Helveticae, ed. 1. Francofurti ad Moenum F. Wilmans, p. 912.
- Koch, WDJ, 1843. Synopsis florae Germanicae et Helveticae, ed. 2. Francofurti ad Moenum F. Wilmans, p. 262.
- Konop, R, 1987. Netřesky, rody *Sempervivum* a *Jovibarba*, 1st ed. Klub skalničkaru ČZS, Prague, P. 327.

- Köhlein, F, 1977. *Sempervivum ciliosum* subsp. *borisii*. Freiland Sukkulenten 1st ed. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, p. 97.
- Körner, C, Bannister, P, Mark, AF, 1986. Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. *Oecologia* 69: 577–588.
- Kosko, B, 1993. Fuzzy thinking. The new science of fuzzy logic. Hyperion, New York, p. 336.
- Kremp, OW, 1965. Morphologic encyclopedia of palynology: An International Collection of Definitions and Illustrations of Spores and Pollen. University of Arizona Press, Tucson, USA, p. 185.
- Krsnik, E, Methner, K, Campani, M, Botsyun, S, Mutz, SG, Ehlers, TA, Kempf, O, Fiebig, J, Schlunegger, F, Mulch, A, 2021. Miocene high elevation in the Central Alps. *Solid Earth* 12: 2615–2631.
- Larkin, JC, Young, N, Prigge, M, Marks, MD, 1996. The control of trichome spacing and number in *Arabidopsis*. *Development* 122: 997–1005.
- Lehmann, CB, Schnittspahn, GF, 1856. *Sempervivum tomentosum*. *Flora (Regensburg)* 4: 59.
- Letz, DR, 2009. A new species of the *Sempervivum marmoreum* group in Central Europe. *Preslia* 81: 293–308.
- Letz, DR, Marhold, K, 1998. Multivariate morphometric study of the *Sempervivum montanum* group (Crassulaceae) in the West Carpathians. *Python* 38: 323–336.
- Li, C, Lu, J, Li, Y, Zhu, J, Zhang, L, 2017. Comparative morphology of the leaf epidermis in *Lobelia* (Lobelioideae) from China. *Microsc. Res. Tech.* 80: 1–18.
- Li, S, Tosens, T, Harley, PC, Jiang, Y, Kanagendran, A, Grosberg, M, Jaamets, K, Niinemets, Ü, 2018. Glandular trichomes as a barrier against atmospheric oxidative stress: relationships with ozone uptake, leaf damage, and emission of LOX products across a diverse set of species. *Plant Cell Environ.* 41: 1263–1277.
- Li, T, Zhang, H, 2008. Application of microscopy in authentication of traditional Tibetan medicinal plants of five *Rhodiola* (Crassulaceae) Alpine species by comparative anatomy and micromorphology. *Microsc. Res. Tech.* 71: 448–459.
- Lin, M, Qiu, J, Xie, K, Tan, D, 2023. Palynological features and taxonomic significance for 16 species of *Gagea* (Liliaceae) from Xinjiang, China. *PhytoKeys* 225: 53–68.
- Linné, CV, 1753. Species plantarum, Volume 1. London, pp. 464–465.

- Liu, S, Jobert, F, Rahnesan, Z, Doyle, SM, Robert, S, 2021. Solving the puzzle of shape regulation in plant epidermal pavement cells. *Annu. Rev. Plant. Biol.* 72: 525-550.
- Liu, Y, Li, Y, Song, J, Zhang, R, Yan, Y, Wang, Y, Du, FK, 2018. Geometric morphometric analyses of leaf shapes in two sympatric Chinese oaks: *Quercus dentata* Thunberg and *Quercus aliena* Blume (Fagaceae). *Ann. For. Sci.* 75: 90.
- Lippert, W, 1995. Crassulaceae. In: Hegi, G, Conert, HJ, Jäger, E, Kadereit, JW, Schultze-Motel, W, Weber, HE, (Eds.), *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Blackwell Wissenschafts, Berlin, pp. 69–129.
- López-Caamal, A, Tovar-Sánchez, E, 2014. Genetic, morphological, and chemical patterns of plant hybridization. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 87, 16.
- Maire, R, 1977. Flore de l'Afrique du Nord, Vol. 14. Éditions Lechevalier S. A. R. L, Paris, p. 398.
- Machado, SR, Oliveira, DMT, 2024. Plant anatomy: history and future directions, Plant anatomy - history and interfaces. *Rodriguésia*, 75: e01572023.
- Mader, A, Langer, M, Knippers, J, Speck, O, 2020. Learning from plant movements triggered by bulliform cells: the biomimetic cellular actuator. *J. R. Soc. Interface.* 17: 20200358.
- Magallón, S, Sánchez-Reyes, LL, Gómez-Acevedo, SL, 2019. Thirty clues to the exceptional diversification of flowering plants. *Ann. Bot.* 123: 491-503.
- Matevski, V, 2018. Hochgebirgs-(Sub-)endemiten in der Flora der Republik Makedonien (unterbesonderer Berücksichtigung des Galičica-Gebirges). Wissenschaftliche konferenz, Wissenschaft und kunst 2, Ohrid, Auseinandersetzungen, Band 4, Skopje, pp. 249-303.
- Melaragno, JE, Mehrotra, B, Coleman, AW, 1993. Relationship between endopolyploidy and cell size in epidermal tissue of *Arabidopsis*. *The Plant Cell* 5: 1661–1668.
- Mele, G, Gargiulo, L, 2020. Automatic cell identification and counting of leaf epidermis for plant phenotyping. *MethodsX* 7: 100860.
- Manacorda, CA, Asurmendi, S, 2018. *Arabidopsis* phenotyping through geometric morphometrics. *Gigascience* 7: 1–20.
- Manafzadeh, S, Salvo, G, Conti, E, Ebach, M, 2013. A tale of migrations from east to west: the Irano-Turanian floristic region as a source of Mediterranean xerophytes. *J. Biogeogr.* 41: 366–379.

- Manly, BFJ, 1994. Multivariate statistical methods, a primer. 2nd Ed. Chapman and Hall, London, pp. 215.
- Marcus, LF, 1990. Traditional morphometrics. In: Rohlf, FJ, Bookstein, FL, (Eds.), Proceedings of the Michigan morphometrics workshop. Ann Arbor: University of Michigan press, Michigan, pp. 380.
- Marhold, K, 2011. Crassulaceae. In: Euro+Med Plantbase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. <https://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/query.asp> (accessed 27th July 2024).
- Marhold, K, Lihová, J, 2006. Polyploidy, hybridization and reticulate evolution: lessons from the Brassicaceae. *Pl. Syst. Evol.* 259: 143–174.
- Marković, T, Peškanov, J, Rat, M, Xue, Y, Zhang, X, Prijić, Ž, Anačkov, G, 2023. Micromorphology of wild-collected seeds from *Paeonia* L. in Serbia - Use of taxonomic markers in species determination. *Flora* 305: 152328.
- Martens, FC, Koch, WJD, 1831. *Sempervivum wulfeni*. J. C. In: Röhings, JC, (ed.), Deutschlands Flora, Dritter Band (ed. 3). Friedrich Wilmans, Frankfurt am Main, p. 386.
- Meyer, FK, 2011. Beiträge zur Flora Albanien. *Haussknechtia*, suppl. 15: 1–220.
- Mayuzumi, S, Ohba, H, 2004. The phylogenetic position of Eastern Asian Sedoidea (Crassulaceae) inferred from chloroplast and nuclear DNA sequences. *Syst. Bot.* 29: 587-598.
- Meng, S, Wang, Z, Ye, L, 2022. Integrative Taxonomy Supports Two New Species of *Rhodiola* (Crassulaceae) in Xizang, China. *Diversity* 14: 289.
- Messerschmid, TFE, Klein, JT, Kadereit, G, Kadereit, JW, 2020. Linnaeus's folly — phylogeny, evolution and classification of *Sedum* (Crassulaceae) and Crassulaceae subfamily Sempervivoideae. *Taxon* 69: 892-926.
- Metcalf, CR, 1961. The anatomical approach to systematics. General introduction with special reference to recent work on monocotyledons. Recent Advances in Botany, University of Toronto Press, pp. 146–150.
- Metcalf, CR, Chalk, L, 1979. Anatomy of the dicotyledons. Clarendon Press, Oxford, U.K.
- Meusel, H, Jäger, E, Weinert, E, 1965. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora, Band I. Fischer, Jena, pp. 516-517.

- Mey, J, Scherler, D, Wickert, AD, Egholm, DL, Tesauro, M, Schildgen, TF, Strecker, MR, 2016. Glacial isostatic uplift of the European Alps. *Nat. Commun.* 7: 13382.
- Mijatović, M, Karadžić, B, Jarić, S, Popović, Z, Pavlović, P, Mitrović, M, Đurđević, L, 2007. Contribution to the knowledge of the vascular flora of the Reasava Gorge, Eastern Serbia. *Arch. Biol. Sci.* 59: 75-80.
- Micevski, K, 1998. *Sempervivum* L. In: Micevski, K, (Ed.), Flora na Republika Makedonija, Tom 1. Makedonska Akademija na Naukite i Umetnostite, Skopje, pp. 1042–1045.
- Mitchell, P, 1979. *Sempervivum ciliosum*. *Sempervivum Soc. J.* 10:20.
- Morales-Alonso, A, Villaverde, T, Jiménez-Mejías, P, 2023. Geometric Morphometrics sheds light on the systematics affinities of two enigmatic dwarf Neotropical sedges (*Carex*, Cyperaceae). *PhytoKeys* 232: 167–187.
- Moreira, SN, Nascimento, BL, Leal-Costa, VM, Tavares, SE, 2012. Comparative anatomy of leaves of *Kalanchoe pinnata* and *K. crenata* in sun and shade conditions, as a support for their identification. *Rev. Bras. Farmacogn.* 22: 929–236.
- Mort, M, Soltis, P, Francisco-Ortega, J, Santos-Guerra, A, 2001. Phylogenetic relationships and evolution of the Crassulaceae inferred from the *matK* sequence data. *Am. J. Bot.* 88: 76-91.
- Mort, M, Soltis, D, Soltis, P, Francisco-Ortega, J, Santos-Guerra, A, 2002. Phylogenetics and evolution of the Macaronesian clade of Crassulaceae inferred from nuclear and chloroplast sequence data. *Syst. Bot.* 27: 271-288.
- Mort, M, Archibald, J, Randle, C, Levens, N, O'Leary, T, Topalov, C, Wiegand, C, Crawford, D, 2007. Inferring phylogeny at low taxonomic levels: utility of rapidly evolving cpDNA and nuclear ITS. *Amer. J. Bot.* 94: 173–183.
- Mort, M, O'Leary, T, Carrillo-Reyes, P, Nowell, T, Archibald, J, Randle, C, 2010. Phylogeny and evolution of Crassulaceae: Past, present, and future. *Phylogenie und Evolution der Crassulaceae: Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft. Schumannia* 6: 69-86.
- Muirhead, CW, 1966. *Sempervivum globiferum* [*S. transcaucasicum*]. *Notes R. Bot. Gard. Edinburgh* 26: 284–285.
- Muirhead, CW, 1969. Turkish species of *Sempervivum* L. *Notes R. Bot. Gard. Edinburgh* 29: 15-28.

- Muñoz-Centano, LM, Albach, DC, Sánchez-Agudo, JA, Martínez-Ortega, MM, 2006. Systematic Significance of Seed Morphology in *Veronica* (Plantaginaceae): A Phylogenetic Perspective. *Ann. Bot.* 98: 335–350.
- Neeff, P, 2005. Beiträge zur Taxonomie der Gattung *Sempervivum* (Crassulaceae) unter besonderer Berücksichtigung der in Kleinasien vorkommenden Sippen (Contributions to the taxonomy of the genus *Sempervivum* L. (Crassulaceae) with particular regard to the groups occurring in Asia Minor). Ph.D. Thesis, Universität Duisburg-Essen Campus Essen, p. 150.
- Neeff, P, 2005. Neue Taxa der Gattung *Sempervivum* (Crassulaceae) in der Türkei. *Kakteen And. Sukk.* 56: 71–72.
- Negi, J, Hashimoto-Sugimoto, M, Kusumi, K, Iba, K, 2014. New approaches to the biology of stomatal guard cells. *Plant Cell Physiol.* 55: 241–50.
- Neto, LM, van den Berg, C, Campostrini Forzza, R, 2019. Linear and geometric morphometrics as tools to resolve species circumscription in the *Pseudolaelia vellozicola* complex (Orchidaceae, Laeliinae). *Plant Ecol. Evol.* 152: 53–67.
- Niechayev, NA, Pereira, PN, Cushman, JC, 2019. Understanding trait diversity associated with crassulacean acid metabolism (CAM). *Curr. Opin. Plant Biol.* 49: 74–85.
- Niederle, J, 2014. Botanické poznámky, Dvě nová jména pro jugoslávské netřesky. *Skalničkářův rok* 70: 53.
- Nieto Felliner, G, Fuertes Agilar, J, Rosselló, JA, 2001. Reticulation or divergence: the origine of rare serpentine endemic assessed with chloroplast, nuclear and RAPD markers. *Pl. Syst. Evol.* 231: 19–38.
- Nieto Felliner, G, 2014. Patterns and processes in plant phylogeography in the Mediterranean Basin. A review. *Perspect. Pl. Ecol. Evol. Syst.* 16: 265–278.
- Nikolić, D, 2015. Morfološka i ekološka diferencijacija populacija kompleksa *Jovibarba heuffelii* (Schott) A. Löve & D. A. Löve (Crassulaceae). Doktorska disertacija. Univerzitet u Beogradu, Biološki fakultet, p. 217.
- Nickrent, DL, Der, JP, Anderson, FE, 2005. Discovery of the photosynthetic relatives of the "Maltese mushroom" *Cynomorium*. *BMC Evol. Biol.* 5: 38.
- Nicotra, AB, Atkin, OK, Bonser, SP, Davidson, AM, Finnegan, EJ, Mathesius, U, Poot, P, Purugganan, MD, Richards, CL, Valladares, F, van Kleunen, M, 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends Plant Sci.* 15: 684–692.

- Nyffeler, R, 1992. A taxonomic revision of the genus *Monanthes* Haworth (Crassulaceae). *Bradleya* 10: 49-82.
- Ohba, H, 1978. Generic and infrageneric classification of the Old World Sedoideae (Crassulaceae). *Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo*, Sect. 3, 12: 139–198.
- Oksanen, E, 2018. Trichomes form an important first line of defence against adverse environment—new evidence for ozone stress mitigation. *Plant Cell Environ.* 41:1497–1499.
- Olejniczak, P, Czarnoleski, M, Delimat, A, Majcher, BM, Szczepka, K, 2018. Seed size in mountain herbaceous plants changes with elevation in a species-specific manner. *PLoS ONE* 13: e0199224.
- Opiz, FM, 1852. Seznam rostlin květeny české. Řivnáč, Praha, p. 216.
- Osabe, K, Kawanabe, T, Sasaki, T, Ishikawa, R, Okazaki, K, Dennis, ES, Kazama, T, Fujimoto, R, 2012. Multiple mechanisms and challenges for the application of allopolyploidy in plants. *Int. J. Mol. Sci.* 13: 8696-8721.
- Ozenda, P, 1988. Die Vegetation der Alpen im europäischen Gebirgsraum. Fischer, Stuttgart, p. 353.
- Ozenda, P, 2009. On the genesis of the plant population in the Alps: New or critical aspects. *C. R. Biologies* 332: 1092–1103.
- Padilla, DK, Adolph, SC, 1996. Plastic inducible morphologies are not always adaptive: The importance of time delays in a stochastic environment. *Evol. Ecol.* 10: 105–117.
- Palacio-López, K, Beckage, B, Scheiner, S, Molofsky, J, 2015. The ubiquity of phenotypic plasticity in plants: A synthesis. *Ecol. Evol.* 5: 3389–3400.
- Pančić, J, 1886. Nova građa za floru kneževine Bugarske [Nova elementa ad floram principatus Bulgariae]. Glasnik Srpskog učenog društva 66: 103–146. [in Serbian and Latin]
- Pančić, J, 1888. Regius hortus botanicus belgradensis 1887. Enumeratio plantarum vascularium Florae Serbiae. Tipographia status, Belgradi, p. 31.
- Paparisto, K, Demiri, M, Mitrusi, I, Qosja, X, 1988. Flora e Shqiperise, 1. Tiranë: Akademia e Shkencave RPS të Shqipërisë Qendra e Kërkimeve Biologjike.
- Parnell, J, 1988. Revision of the genus *Jovibarba* and consideration of the *Sedum tectorum*/S. *marmoreum* complex and *S. montanum* subsp. *carpaticum*. *Acta Bot. Hung.* 34: 209–224.

- Parnell, J, Favarger, C, 1990. Notes on *Sempervivum* L. and *Jovibarba* Opiz. In: Chater, AO (Ed.), *Flora Europaea: Notulae systematicae ad Floram Europaeam spectantes*. Series 2. No. 3. *Bot. J. Linn. Soc.* 103: 215-220.
- Parnell, J, 1991. Pollen morphology of *Jovibarba* and *Sempervivum*. *Kew Bulletin* 46: 733-738.
- Parnell, J, Favarger, C, 1993. *Sempervivum* L., *Jovibarba* Opiz. In: Tutin, TG, Burges, NA, Chater, AO, Edmondson, JR, Heywood, VH, Moore, DM, Valentine, DH, Walters, SM, Webb, DA, (Eds.), *Flora Europaea* 1, 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 425–428,
- Payne, WW, 1970. Helicocytic and allelocytic stomata: unrecognized patterns in the Dicotyledonae. *Amer. J. Bot.* 57: 140–147.
- Pélabon, C, Hilde, CH, Einum, S, Gamelon, M, 2020. On the use of the coefficient of variation to quantify and compare trait variation. *Evol. Lett.* 4: 180-188.
- Pénzes, A, 1965. Plantae novae ex Albania, Bulgaria et Hungaria. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung., Pars Bot.* 57: 169–177.
- Petrova, A, Vladimirov, V, 2010. Balkan endemics in the Bulgarian flora. *Phytol. Balcan.* 16: 293–311.
- Praeger, RL, 1932. An account of the *Sempervivum* group. Royal Horticultural Society, London, p. 265.
- Prokopyev, AS, Martynenko, AO, Kateva, TN, Pastukhova, YM, 2014. Seed Morphology and Germination Capacity of some Species in the Sedoideae subfamily (Crassulaceae family). *Biomed. Pharmacol. J.* 7: 603-609.
- Prokudin, JN, 1987. *Opredelitel' vysshih rastenij Ukrainy*. Naukova Dumka, Kiev.
- Rankou, H, Culham, A, Jury, SL, Christenhusz, MJM, 2013. The endemic flora of Morocco. *Phytotaxa* 78: 1–69.
- Rashid, N, Zafar, M, Ahmad, M, Khan, MA, Malik, K, Sultana, S, Shah, SN, 2018. Taxonomic significance of leaf epidermis in tribe *Trifolieae* L. (Leguminosae; Papilionoideae) in Pakistan. *Plant Biosyst.* 153: 406-416.
- Rašetnik, I, Španiel, S, 2022. Plants of the Balkan Peninsula in space and time. *Pl. Syst. Evol.* 308: 39.
- Răvăruț, M, 1965. Genul *Sempervivum* L. In: Săvulescu, T, (Ed.), *Flora Reipublicae Popularis Romanicae*, Vol. IV. Academiae Reipublicae Popularis Romanicae, București, pp. 73-85.

- Raven, PH, Evert, RF, Eichhorn, SE, 2005. Biology of Plants (7th edition). WH Freeman, New York, p. 9.
- Reed, JM, Kryštufek, B, Eastwood, WJ, 2004. The physical geography of the Balkans and nomenclature of place names. In: Griffiths, HI, Kryštufek, B, Reed, JM, (Eds.), Balkan Biodiversity. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, pp. 9–22.
- Riglet, L, Gatti, S, Moyroud, E, 2021. Sculpting the surface: Structural patterning of plant epidermis. *iScience* 24: 103346.
- Rieseberg, LH, Ellstrand, NC, Arnold, M, 1993. What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization? *Crit. Rev. Plant. Sci.* 12: 213–241.
- Rizovski, R, 1977. Beitrag zur Kenntnis die Vorbereitung von *Dioscorea balcanica* Koš. *Glas. Republ. Zavoda Zašt. Prirode - Prirodnjačkog muzeja Titograd* 10: 101-104.
- Rodríguez-Sánchez, F, Pérez-Barrales, R, Ojeda, F, Vargas, P, Arroyo, J, 2008. The Strait of Gibraltar as a melting pot for plant biodiversity. *Quat. Sci. Rev.* 27: 2100–2117.
- Rohlf, FJ, 1990. Morphometrics. *Annu. Rev. Ecol.* 21: 299-316.
- Rohlf, FJ, 2005. TpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.05. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, New York.
- Rohlf, FJ, 2013. TpsUtil. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, New York.
- Rohlf, FJ, Marcus, LF, 1993. A revolution in morphometrics. *TREE* 8: 129–132.
- Royen, VA, 1740. Florae leydensis prodromus: exhibens plantas quae in Horto academico Lugduno-Batavo aluntur. Lugduni Batavorum [Leiden], Apud Samuelen Luchtmans academiae typographum, pp. 456-457.
- Rundel, PW, Cowling, RM, 2013. Biodiversity of the Succulent Karoo. In: Levin, SA, (Ed.), Encyclopedia of Biodiversity, 2nd ed., Vol. 1. Waltham, MA: Academic Press, pp. 485-490.
- Rutishauser, R, Sattler, R, 1985. Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. I. General Consideration. *Bot. Jahrb. Syst.* 107: 415-455.
- Ruzin, SE, 1999. Plant microtechnique and microscopy. University Press, New York.
- Sattler, R, 2022. Kaplan's Principles of Plant Morphology: A Critical Review. *Bot. Rev.* 88: 257–270.
- Sattler, R, Jeune, B, 1992. Multivariate analysis confirms the continuum view of plant form. *Ann. Bot.* 69: 249-262.

- Sattler, R, Rutishauser, R, 1997. The Fundamental Relevance of Morphology and Morphogenesis to Plant Research. *Ann. Bot.* 80: 571-582.
- Schlichting, CD, 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 667–693.
- Schmalhausen, II, 1949. Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection. University of Chicago Press, Chicago, pp. 326.
- Schneider, HM, 2022. Characterization, costs, cues and future perspectives of phenotypic plasticity. *Ann. Bot.* 130: 131–148.
- Schneider, CA, Rasband, WS, Eliceiri, KW, 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of 16 image analysis. *Nat. Methods.* 9: 671-675.
- Schnittler, M, Inoue, M, Shchepin, ON, Fuchs, J, Chang, H, Lamkowski, P, Knapp, R, Horn, K, Bennert, HW, Bog, M, 2024. Hybridization and reticulate evolution in *Diphasiastrum* (flat-branched clubmosses, Lycopodiaceae) – New data from the island of Taiwan and Vietnam. *Mol. Phylogenet. Evol.* 196: 108067.
- Schnittspahn, GF, Lehmann, CB, 1855. *Sempervivum ruthenicum*. *Flora* 38: 5.
- Schott, HW, 1857. *Sempervivum zeleborii*. *Oesterr. Bot. Wochenbl.* 7: 245-246.
- Shamrov, II, 2022. Structural differentiation of the ovule and seed and its importance for reproduction in angiosperms. *Wulfenia* 29: 61-93.
- Shimazaki, K, Doi, M, Assmann, SM, Kinoshita, T, 2007. Light regulation of stomatal movement. *Annu. Rev. Plant Biol.* 58: 219–247.
- Shuka, L, Tan, K, 2013. New records for Albania based on taxa from the Prespa National Park. *Biodivers. Data J.* 1: e1014.
- Sheets, HD, 2003. IPM Suite (Integrated Morphometrics Package). Canisius College, Buffalo, NY.
- Silva, MFS, De Andrade, IM, Mayo, SJ, 2012. Geometric morphometrics of leaf blade shape in *Montrichardia linifera* (Araceae) populations from the Rio Parnaíba Delta, north-east Brazil. *Biol. J. Linn. Soc.* 170: 554–572.
- Smith, AC, 1978. *Sempervivum galicicum*. *Sempervivum Soc. J.* 9: 77-79.
- Smith, MC, 1979. Houseleeks. *Q. bull. Alp. Gard. Soc.* 47: 72-81.
- Smith, MC, 1981. *Sempervivum* (Crassulaceae) in Spain and the Pyrenees. *Lagascalia* 10: 1–23.

- Sokoloff, D, Jura-Moravec, J, Zorić, L, Fay, M, 2021. Plant anatomy: at the heart of modern botany. *Bot. J. Linn. Soc.* 195: 249–253.
- Soltis, DE, Mort, ME, Soltis, PS, Hibsch-Jetter, C, Zimmer, EA, Morgan, D, 1999. Phylogenetic relationships of the enigmatic angiosperm family Podostemaceae inferred from *18S rDNA* and *rbcL* sequence data. *Mol. Phylogenet. Evol.* 11: 261-272.
- Soltis, DE, Mort, ME, Latvis, M, Mavrodiev, VE, O'Meara, CB, Soltis, SP, Burleigh, JG, De Casas, RR, 2013. Phylogenetic relationships and character evolution analysis of Saxifragales using a supermatrix approach. *Am. J. Bot.* 100: 916–929.
- Soltis, DE, Soltis, PS, 1997. Phylogenetic relationships in Saxifragaceae sensu lato: A comparison of topologies based on 18S rDNA and *rbcL* sequences. *Am. J. Bot.* 84: 504-522.
- Soltis, PS, Soltis, DE, 2009. The role of hybridization in plant speciation. *Annu. Rev. Plant Biol.* 60: 561–88.
- Soltis, DE, Soltis, PS, Chase, MW, Mort, ME, Albach, AC, Zanis, M, Savolainen, V, Hahn, WH, Hoot, SB, Fay, MF, Axtell, M, Swensen, SM, 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences. *Bot. J. Linn. Soc.* 133: 381 – 461.
- Song, YX, Peng, S, Mutie, FM, Jiang, H, Ren, J, Cong, YY, Hu, GW, 2022. Evolution and Taxonomic Significance of Seed Micromorphology in *Impatiens* (Balsaminaceae). *Front. Plant Sci.* 13: 835943.
- Sopotlieva, D, Pedashenko, H, Alexandrova, A, Ganeva, A, 2016. Flora, vegetation and natural habitat types in Kutelka Reserve (Eastern Stara Planina, Bulgaria). *Phytol. Balcan.* 22: 387–404.
- Soška, T, 1938. Beitrag zur Schluchtenfloren von Südserbien I. *Glasn. Skopsk. Naučn. Društva, Odeljenje Prir. Nauka* 18: 223-238.
- Strelin, MM, Benitez-Vieyra, S, Fornoni, J, Klingenberg, CP, Cocucci, AA, 2016. Exploring the ontogenetic scaling hypothesis during the diversification of pollination syndromes in *Caiophora* (Loasaceae, subfam. Loasoideae). *Ann. Bot.* 117: 937–947.
- Strobel, DW, Sundberg, MD, 1984. Stomatal density in leaves of various xerophytes—a preliminary study. *JMAS* 49: 7–9.
- Stojanov, N, Stefanov, B, 1924. *Sempervivum* L. Flora of Bulgaria. Vol. 1. State Printing House, Sofia, p. 545.

- Stull, GW, Pham, KK, Soltis, PS, Soltis, DE, 2023. Deep reticulation: the long legacy of hybridization in vascular plant evolution. *Plant J.* 114: 743–766.
- Sturm, J, 1835. *S. braunii* Funck ex W. D. J. Koch. Deutschlands flora in abbildungen nach der natur mit Beschreibungen, Abt. I, Phanerog. Heft 67: t. XI. 4. Nürnberg.
- Sultan, SE, 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Bot. Neerl.* 44: 363-383.
- Šinko, M, Uher, J, Čechova, J, 2013. Fylogenetické vzťahy u netřesků (*Sempervivum* L., *Jovibarba* Opiz) a jim blízkých rozchodníků (*Petrosedum* Grulich) ve světle molekulárních dat z AFLP analýzy. *Acta Paediatr.* 103: 109-119.
- Takhtajan, A, 1987. Systema Magnoliifitov. Nauka, Moscow, pp. 439.
- Takhtajan, A, 1997. Diversity and Classification of Flowering Plants. N.Y. Columbia University Press, pp. 620.
- Tashev, A, Aleksandrova, A, 2009. Systematic structure and floristic elements of Sinite Kamani Natural Park (Eastern Stara Planina) (Систематична структура и флорни елементи в природния парк “Сините камъни” (Източна Стара планина) in Bulgarian). *Forestry Ideas* 1: 106-113.
- Teofilovski, A, 2011. Contributions to the flora of the Republic of Macedonia. Skopje.
- Teppner, H, 1966. Zur Kenntnis der Gattung *Waldsteinia*, L. *Phyton* 11: 224-238.
- 't Hart, H, 1978. Biosystematic studies in the Acre group and the series *Rupestria* Berger of the genus *Sedum* L. Ph. D. Thesis, Utrecht, p.153.
- 't Hart, H, 1982. The white-flowered European *Sedum* species. 1. Principles of a phylogenetic classification of the Sedoideae (Crassulaceae) and the position of the white-flowered *Sedum* species. Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie Wetenschappen, Ser. C 85: 663–675.
- 't Hart, H, 1991. Evolution and classification of the European *Sedum* species (Crassulaceae). *Fl. Medit.* 1: 31-61.
- 't Hart, H, 1995a. The evolution of the *Sedum acre* group (Crassulaceae). *Bocconeia* 5: 119-128.
- 't Hart, H, 1995b. Classification of the Crassulaceae. In: 't Hart, H, Eggli, U, (Eds.), Evolution and Systematics of the Crassulaceae. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 159-172.
- 't Hart, H, 1997. Diversity within Mediterranean Crassulaceae. *Legiscalia* 19: 93-100.
- 't Hart, H, 2002. *Sempervivum* L. In: Strid, A, Tan, K, (Eds.), *Flora Hellenica*, Vol. 2. A. R. G. Gantner Verlag K.G., Ruggell, pp. 309-313.

- 't Hart, H, Berendsen, W, 1980. Ornamentation of the Testa in *Sedum* (Crassulaceae). *Pl. Syst. Evol.* 135: 107-117.
- 't Hart, H, Bleij, B, Zonneveld, B, 2003. *Sempervivum*. In: Eggli, U, (Ed.), *Illustrated handbook of succulent plants: Crassulaceae*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 332-349.
- 't Hart, H, Sandbrink, JM, Csikos, I, Van Ooyen, A, Van Brederode, J, 1993. The allopolyploid origin of *Sedum rupestre* subsp. *rupestre* (Crassulaceae). Natural hybrids in *Sedum* (Crassulaceae) 4. *Pl. Syst. Evol.* 184: 195-206.
- The Angiosperm Phylogeny Group, 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot. J. Linn. Soc.* 181: 1–20.
- Thiede, J, 2004. The genus *Dudleya* Britton & Rose (Crassulaceae): its systematics and biology. *Cact. Succ. J. (U.S.)* 76: 4-11.
- Thiede, J, 2017. *Sempervivum gurgendzeae* (Crassulaceae) – an overlooked name from the Great Caucasus of Georgia. *Bradleya* 35: 177–179.
- Thiede, J, Eggli, U, 2007. Crassulaceae. In: Kubitzki, K, (Ed.), *Families and Genera of Vascular Plants, Flowering Plants Eudicots* 9. Hamburg, Springer, pp. 83–118.
- Thorne, RF, 1992. An updated phylogenetic classification of the flowering plants. *Aliso* 13: 365–389.
- Thorne, RF, 2000. The classification and geography of the flowering plants: Dicotyledons of the class Angiospermae (Subclasses Magnoliidae, Ranunculidae, Caryophyllidae, Dilleniidae, Rosidae, Asteridae, and Lamiidae). *Bot. Rev.* 66: 441-647.
- Ting, IP, Gibbs, M (Eds.), 1982. *Crassulacean Acid Metabolism*. Waverly Press, Baltimore, pp. 208-230.
- Todorovski, AG, 1972. Pelister i negoviot rastitelen svet (kratok osvrt). Nacionalen park "Pelister", Bitola, pp. 1-17.
- Toledo, JAM, Rossi, ML, Bressan, EA, Shirasuna, RT, Martinelli, AP, Oliveira, GCX, 2022. Floral characteristics, pollen morphology, and viability of sugarcane hybrids (*Saccharum × officinarum*) and the neotropical wild relative, *S. villosum*. *Flora* 294: 1-9.
- Tomović, G, Niketić, M, Randelović, V, Stevanović, V, 2005. The vascular flora of Mountain Sokolovica in Central Serbia (Serbia and Montenegro). *Fl. Medit.* 15: 9-55.

- Tomović, G, Randelović, V, Niketić, M, Vukojičić, S, Zlatković, B, 2003. New distribution data on some pontic and submediterranean plant species in Serbia. *Arch. Biol. Sci.* 55: 45-54.
- Topalov, K, Mort, ME, Neeff, P, Lakušić, D, Zlatković, B, 2006. Preliminary phylogenetic analyses of *Sempervivum* (Crassulaceae) inferred from DNA sequence data. Botany, Conference Abstracts (Vol. 300). Chico: California State University.
- Turland, J, Wiersema, H, Barrie, R, Greuter, W, Hawksworth, L, Herendeen, S, Knapp, S, Kusber, W-H, Li, D.-Z, Marhold, K, May, W, McNeill, J, Monro, M, Prado, J, Price, J, Smith, F, (Eds.) 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. Regnum Vegetabile 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books.
- Turrill, WB, 1937. A new *Sempervivum* from the Balkan Peninsula. *Gard. Chron.*, ser. 3, 102: 302–303.
- Tzedakis, PC, 2004. The Balkans as prime glacial refugial territory of European temperate trees. In: Griffiths, HI, Kryštufek, B, Reed, JM (Eds.), *Balkan Biodiversity*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, pp. 49–68.
- Ueda, K, Hanyuda, T, Nakano, A, Shiuchi, T, Seo, A, Okubo, H, Hotta, M, 1997. Molecular phylogenetic position of Podostemaceae, a marvelous aquatic flowering plant family. *J. Plant Res.* 110: 87-92.
- Uhl, CH, 1961a. The chromosomes of the Sempervivoideae (Crassulaceae). *Am. J. Bot.* 48: 114–123.
- Uhl, CH, 1961b. Some cytotaxonomic problems in the Crassulaceae. *Evolution* 15: 375–377.
- Uhl, CH, 1963. Chromosomes and phylogeny of the Crassulaceae. *Cact. Succ. J. (US)* 35: 80–84.
- Uhl, CH, 1978. Chromosomes of Mexican *Sedum* II. Section *Pachysedum*. *Rhodora* 80: 491–512.
- Uhl, CH, 1992. Polyploidy, disploidy and chromosomes pairing in *Echeveria* (Crassulaceae) and its hybrids. *Am. J. Bot.* 79: 556-566.
- Ullah, F, Papini, A, Shah, SN, Zaman, W, Sohail, A, Iqbal, M, 2019. Seed micromorphology and its taxonomic evidence in subfamily Alsinoideae (Caryophyllaceae). *Microsc. Res. Tech.* 82: 250-259.

- Valcárcel, V, Guzmán, B, Medina, NG, Vargas, P, Wen, J, 2017. Phylogenetic and paleobotanical evidence for late Miocene diversification of the Tertiary subtropical lineage of ivies (*Hedera* L., Araliaceae). *BMC Evol. Biol.* 17: 146.
- Van Buskirk, J, Steiner, UK, 2009. The fitness costs of developmental canalization and plasticity. *J. Evol. Biol.* 22: 852–860.
- Van Cotthem, WRJ, 1970. A classification of stomatal types. *Bot. J. Linn. Soc.* 63: 235–246.
- Vangjeli, J, 2003. Udhëheqës fushor i florës së Sqipërisë. Tiranë.
- Vangjeli, J, Ruci, B, Mullaj, A, 1995. Libri i Kuq. Tiranë.
- Van Ham, RCHJ, 1994. Phylogenetic implications of chloroplast DNA variation in the Crassulaceae Ph.D. Thesis, Utrecht University.
- Van Ham, RCHJ, 1995. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA variation. In: 't Hart, H, Eggli, U, (Eds.), Evolution and systematics of the Crassulaceae. Backhuys Publishers, Leiden, pp.16-29.
- Van Ham, RCHJ, 't Hart, H, 1998. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA restriction-site variation. *Am. J. Bot.* 8: 123–134.
- Van Jaarsveld, E, Koutnik, D, 1997. New *Cotyledon* and *Tylecodon* species (Crassulaceae) from the Cape Province. *Bradleya* 15: 65-72.
- Vassilev, K, Goranova, V, Pedashenko, H, 2009. Reports 73-82. In: Vladimirov, V, Dane, F, Stevanović, V, Tan, K, (Eds.), New floristic records in the Balkans: 12. *Phytol. Balcan.* 15: 431-452.
- Vaughan, JG, 1968. Seed anatomy and taxonomy. *Proc. Linn. Soc.* 179: 251–255.
- Vázquez-García, JA, Nieves-Hernández, G, Padilla-Lepe, J, Nuño-Rubio, AT, Cházaro-Basáñez, MdJ, 2014. *Echeveria munizii* (Crassulaceae) a new species of epiphyte from tropical Volcán de Colima, Mexico. *Phytotaxa* 191: 165-171.
- Veith, M, Mayer, C, Samraoui, B, Barroso, DD, Bogaerts, S, 2004. From Europe to Africa and vice versa: evidence for multiple intercontinental dispersal in ribbed salamanders (Genus *Pleurodeles*). *Journal of Biogeography* 31, 159–171.
- Velenovský, J, 1891. *Sempervivum wulfenii*. Flora Bulgarica, Supplementum I. Prostat Apud Fr. Řivnáč, Bibliopolam, Pragae, p. 188.
- Velenovský, J, 1898. *Sempervivum* L. Flora Bulgarica. Prostat Apud Fr. Řivnáč, Bibliopolam, Pragae, p. 111.

- Velenovský, J, 1902. Neue Nachträge zur Flora von Bulgarien. In: Sitzungsber. Königl. Böhm. Ges. Wiss., Math.-Naturwiss. Cl. 5, Prag, 27: 5.
- Velev, S, 1970. *Sempervivum* L. In: Jordanov, D, (Ed.), *Flora na Narodna Republika Bulgaria* 4. Bulgarskata Akademija na Naukite, Sofia, pp. 644–647.
- Viscosi, V, Cardini, A, 2011. Leaf Morphology, Taxonomy and Geometric Morphometrics: A Simplified Protocol for Beginners. *PLoS One* 6: e25630.
- Viscosi, V, Fortini, P, Slice, DE, Loy, A, Blasi, C, 2009. Geometric morphometric analyses of leaf variation in four oak species of the subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Plant Biosyst.* 143: 575–587.
- Tan, K, Sister Pachomia, 2024. Reports 174–179. In: Vladimirov, V, Tan, K, Biel, B, Boycheva, P, Cattaneo, C, & al. (Eds.), New floristic records in the Balkans: 55. *Phytol. Balcan.* 30: 377-412.
- Von Jacquin, NJ, 1770. Hortus botanicus Vindobonensis, 1. Vindobonae, Typis Leopoldi Joannis Kaliwoda, aulae imperialis typographi, Vienna, t. 81, p. 35.
- Voss, Eg, Burdet, HM, Chaloner, WG, Demoulin Greuter, WV, Hiepko, P, McNeill, JC, Mickle, RD, Nicholson, DH, Rollins, RC, Silva, PC, 1983. International code of Botanical nomenclature. *Regnum Veg.* 111: I-XV, 1-472.
- Vőfély, RV, Gallagher, J, Pisano, GD, Bartlett, M, Braybrook, SA, 2019. Of puzzles and pavements: a quantitative exploration of leaf epidermal cell shape. *New Phytol.* 221: 540–552.
- Wahlsteen, E, 2020. Morphometrical methods as tools for identifying field maple (*Acer campestre* L.) trees. *Feddes Repert.* 131: 72–81.
- Wang, X, Alvarez, M, Donohue, K, Ge, W, Cao, Y, Liu, K, Du, G, Bu, H, 2021. Elevation filters seed traits and germination strategies in the eastern Tibetan Plateau. *Ecography* 44: 242-254.
- Wang, Y, Huang, Z, Ma, W, Liu, J, Tian, L, Zhou, Y, Shang, F, Guo, P, 2023. Comparative pollen morphology of the genus *Chaenomeles* Lindl. (Rosaceae): Diagnostic features and implications for taxonomy. *Diversity* 15: 960.
- Wanninger, A, 2015. Morphology is dead - long live morphology! Integrating MorphoEvoDevo into molecular EvoDevo and phylogenomics. *Front. Ecol. Evol.* 3, Article 54.

- Wassmer, A, 1955. Vergleichende Untersuchungen an den Blüten der Crassulaceen. Ph. D. Thesis, P. G. Keller, Winterthur.
- Watts, S, Kariyat, R, 2021. Morphological characterization of trichomes shows enormous variation in shape, density and dimensions across the leaves of 14 *Solanum* species. *AoB Plants* 13: plab071.
- Weiner, J, 2004. Allocation, plasticity, and allometry in plants. *Perspect. Pl. Ecol. Evol. Syst.* 6: 207–215.
- Werker, E, 2000. Trichome diversity and development. *Adv. Bot. Res.* 31: 1–35.
- Weryszko-Chmielewska, E, Chernetskyy, M, 2005. Structure of trichomes from the surface of leaves of some species of *Kalanchoë* Adans. *Acta Biol. Cracov, Bot.* 47: 15–22.
- Wikström, N, Savolainen, V, Chase, MW, 2001. Evolution of the angiosperms: Calibrating the family tree. *Proc. Royal Soc. B.* 268: 2211–2220.
- Wodehouse, RP, 1935. Pollen Grains. McGraw-Hill Book Company, New York, p. 575.
- Wrońska-Pilarek, D, Szkudlarz, P, Bocianowski, J, 2018. Systematic importance of morphological features of pollen grains of species from *Erica* (Ericaceae) genus. *PLoS One* 13: e0204557.
- Xiao, F, She, Y, She, J, Wang, Y, Wu, F, Xie, P, Chen, Q, 2022. Intraspecific Pollen Morphology Variation and Its Responses to Environmental Factors of Wild *Cathaya argyrophylla* Chun Et Kuang Endemic to China. *Forests*, 13:651.
- Yesson, C, Toomey, NH, Culham, A, 2009. *Cyclamen*: time, sea and speciation biogeography using a temporally calibrated phylogeny. *J. Biogeogr.* 36: 1234–1252.
- Yu, X, Liang, C, Fang, H, Qi, X, Li, W, Shang, Q, 2018. Variation of trichome morphology and essential oil composition of seven *Mentha* species. *Biochem. Syst. Ecol.* 79: 30–36.
- Yost, JM, Bontrager, M, McCabe, SW, Burton, D, Simpson, MG, Kay, KM, Ritter, M, 2013. Phylogenetic Relationships and Evolution in *Dudleya* (Crassulaceae). *Syst. Bot.* 38: 1096–1104.
- Yuan, F, Lyu, MJ, Leng, BY, Zheng, GY, Feng, ZT, Li, PH, Zhu, XG, Wang, BS, 2015. Comparative transcriptome analysis of developmental stages of the *Limonium bicolor* leaf generates insights into salt gland differentiation. *Plant Cell Environ.* 38: 1637–1657.

- Zahradníková, K, 1985. *Sempervivum* L. In: Bertová, L, (Ed.), Flóra Slovenska [Flora of Slovakia] 4/2. Veda, Bratislava, pp. 193–201.
- Zhao, X, Hou, Q, Du, M, Zhang, H, Jia, L, Zhang, Z, Ma, Z, Sun, K, 2022. Micromorphological leaf epidermal traits as potential taxonomic markers for infrageneric classification of *Oxytropis* (Fabaceae). *PhytoKeys* 201: 51–76.
- Zhao, P, Li, X, Ran, R, Sun, H, Zhao, J, Chen, G, 2022. Precipitation and local environment shape the geographic variation of seed size across natural populations of sand rice (*Agriophyllum squarrosum*). *J. Exp. Bot.* 73: 5682–5697.
- Zlatković, B, Mitić, Z, Jovanović, S, Lakušić, D, Lakušić, B, Rajković, J, Stojanović, G. 2017. Epidermal structures and composition of epicuticular waxes of *Sedum album sensu lato* (Crassulaceae) in Balkan Peninsula. *Plant Biosyst.* 151: 974–984.
- Zonneveld, BJM, 1999. Enige nieuwe combinaties in *Sempervivum*/Some new combinations in *Sempervivum*. *Succulenta* 78: 84–94.
- Zonneveld, BJM, Van Iren, F, 2001. Genome size and pollen viability as a taxonomic criteria: application to the genus *Hosta*. *Pl. Biol.* 3: 176–185.
- Zonneveld, BJM, 2005. *Jovibarba* of *Sempervivum*, dat is de vraag. *Succulenta* 84: 208–216.
- Zorić, L, Merkulov, L, Luković, J, Boža, P, 2010. Comparative seed morphology of *Trifolium* L. species (Fabaceae). *Period. Biol.* 112: 263–272.
- Zuch, DT, Doyle, SM, Majda, M, Smith, RS, Robert, S, Torii, KU, 2022. Cell biology of the leaf epidermis: Fate specification, morphogenesis, and coordination. *The Plant Cell* 34: 209–227.

Web reference

The World Flora Online (WFO) 2023. Version 1.1. Published on the internet. Accessed date: August 2024. www.worldfloraonline.org.

10. ПРИЛОЗИ

ПРИЛОЗИ 1

Прилог 1-1. Број анализираних индивидуа за сваки сет података (регион) популација укључених у ову студију.

Таксон	Акр.	Морфолошке карактеристике			Епидермалне карактеристике			Плодови	Полен	GMM	SEM
		розета	стабло	цваст и цвет	розета	стабло	цваст и цвет				
<i>S. ciliosum</i>	CBR	15	15	15	15	15	15	15	15	15	+
<i>S. ciliosum</i>	CGA	15	6	6	15	6	6	6	6	15	
<i>S. ciliosum</i>	CGK	15	15	15	15	15	15	15	15	15	
<i>S. ciliosum</i>	CGM	15	15	15	15	15	15	15	15	15	
<i>S. ciliosum</i>	CGO	15	15	15	15	15	15	15	15	15	
<i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i>	CMV	15	15	15	15	15	15	15	15	15	+
<i>S. galicicum</i>	GMG	15	15	15	15	15	15	15	15	15	+
<i>S. jakucsii</i>	JAИ	15	4	4	15	4	4	4	4	15	+
<i>S. jakucsii</i> x <i>marmoreum</i>	JMI	15	15	15	15	15	15	15	15	15	
<i>S. klepa</i>	KKP	15	15	15	15	15	15	15	15	15	+
<i>S. klepa</i>	KKK	15	0	0	0	0	0	0	0	15	
<i>S. klepa</i>	KKC	15	0	0	0	0	0	0	0	15	
<i>S. octopodes</i>	OGK	15	15	15	15	15	15	15	15	15	+
<i>S. octopodes</i>	OMK	15	4	4	15	4	4	4	4	15	
<i>S. octopodes</i>	OBP	15	15	15	15	15	15	15	15	15	+
<i>S. octopodes</i>	OBS	15	5	5	15	5	5	5	5	15	
<i>S. kindingeri</i>	KOP	15	15	15	15	15	15	15	15	15	
<i>S. kindingeri</i>	KRS	15	15	15	15	15	15	15	15	15	+
<i>S. kindingeri</i>	KSP	15	15	15	15	15	15	15	15	15	
<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>	KMS	15	15	15	15	15	15	15	15	15	
<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>	KMŠ	15	15	15	15	15	15	15	15	15	+
<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>	KMD	15	15	15	15	15	15	15	15	15	+
<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>	KMK	15	15	15	15	15	15	15	15	15	
<i>S. leucanthum</i>	LBI	15	15	15	15	15	15	15	15	15	+
<i>S. leucanthum</i>	LBR	15	15	15	15	15	15	15	15	15	+
<i>S. leucanthum</i>	LBS	6	4	4	6	4	4	4	4	6	
<i>S. leucanthum</i>	LGT	15	6	6	15	6	6	6	6	15	+
<i>S. ruthenicum</i>	RBA	15	15	15	15	15	15	15	15	15	+
<i>S. ruthenicum</i>	RBV	15	15	15	15	15	15	15	15	15	
<i>S. ruthenicum</i>	RUI	10	4	4	10	4	4	4	4	10	+
<i>S. ruthenicum</i>	RUK	15	12	12	15	12	12	12	12	15	+
<i>S. zezeborii</i>	ZSK	15	4	4	15	4	4	4	4	15	+
<i>S. zezeborii</i>	ZSB	15	15	15	15	15	15	15	15	15	
<i>S. zezeborii</i>	ZSV	15	15	15	15	15	15	15	15	15	
<i>S. zezeborii</i>	ZSP	15	15	15	15	15	15	15	15	15	
<i>S. zezeborii</i>	ZSS	15	15	15	15	15	15	15	15	15	
<i>S. zezeborii</i>	ZBS	15	15	15	15	15	15	15	15	15	+
<i>S. wulfenii</i> subsp. <i>juvanii</i>	WSB	5	2	2	5	2	2	2	2	0	+

Прилог 1-2. Шема стандардизованих облика листова и других морфолошких структура биљака (прилагођено према Clausen, 1975) и скраћенице облика коришћене у мултипној коресподентној анализи (МСА).

Облик	Акр.
Depressed ovate 1:2	DO1:2
Depressed ovate 2:3	DO2:3
Elliptic 2:1	E2:1
Lanceolate 3:1	L3:1
Lanceolate 6:1	L6:1
Narrowly elliptic 3:1	NE3:1
Narrowly elliptic 6:1	NE6:1
Narrowly oblong 6:1	NO6:1
Obovate 2:1	O2:1
Ob lanceolate 6:1	Ob6:1
Oblong 2:1	OI2:1
Oblong 3:2	OI3:2
Ovate 2:1	Ov2:1
Ovate 3:2	Ov3:2
Transversely oblong 1:2	TO1:2
Transversely oblong 2:3	TO2:3
Widely depressed ovate 5:6	WDO5:6

Прилог 1-3. Шема система боја и њихових кодова



ПРИЛОЗИ 2

Прилог 2-1. Резултати t-теста и ANOVA морфолошких карактеристика региона розете, стабла, цвасти и цветова, плодова и семена и поленових зрна на нивоу комплекса.

Карактеристика	Акр.	S. ciliosum комплекс Avg ¹	S. ruthenicum комплекс Avg ¹	t-тест t вредност	ANOVA F ²	t-тест/ ANOVA p ³
Дијаметар розете	ДР ⁴	3,1	4,8	-14,94	223,35	***
Дужина доњег дела листа розете	ДДР	16,4	27,8	-13,17	173,35	***
Дужина горњег дела листа розете	ГДР	4,1	7,9	-24,89	619,32	***
Ширина листа розете	ШЛР	5,3	9,8	-21,27	452,32	***
Дебљина листа розете	ДБЛР	2,0	3,1	-12,34	152,16	***
Висина биљке	ВБ ⁴	18,2	20,9	-4,17	17,38	***
Дијаметар стабла у централном делу	ДС	3,8	5,6	-13,01	169,27	***
Дужина интернодуса у доњем делу стабла	ДиД	7,5	8,1	-1,65	2,72	н.з.
Дужина интернодуса у горњем делу стабла	ДиГ	6,3	7,6	-4,81	23,12	***
Дужина доњег листа стабла	ДДЛ	24,7	33,3	-10,18	103,72	***
Ширина доњег листа стабла	ШДЛ	6,1	8,7	-12,90	166,47	***
Дебљина доњег листа стабла	ДБДЛ	2,3	3,1	-8,56	73,33	***
Дужина средњег листа стабла	ДСЛ	22,4	29,3	-10,39	107,87	***
Ширина средњег листа стабла	ШСЛ	5,8	7,9	-10,80	116,69	***
Дебљина средњег листа стабла	ДБСЛ	2,1	2,7	-7,68	58,94	***
Дужина горњег листа стабла	ДГЛ	17,9	21,9	-7,65	58,49	***
Ширина горњег листа стабла	ШГЛ	4,3	5,5	-7,81	60,94	***
Дебљина горњег листа стабла	ДБГЛ	1,4	1,7	-5,95	35,42	***
Дужина главне цвасти	ДГЦ	44,9	46,6	-0,68	0,46	н.з.
Ширина главне цвасти	ШГЦ	52,8	62,3	-4,46	19,87	***
Број бочних грана цвасти	ББЦ	1,4	1,1	2,83	7,99	***
Дужина бочних грана цвасти	ДБЦ	38,6	30,6	1,92	3,67	н.з.
Број цветова у цвасти	БЦЦ	30,5	41,0	-6,15	37,80	***
Дужина брактеја	ДБ	7,0	6,8	0,68	0,47	н.з.
Ширина брактеја	ШБ	1,5	1,4	1,10	1,21	н.з.
Дебљина брактеја	ДББ	0,6	0,7	-3,44	11,80	***
Угао грањања цвасти у фази цветања	УГЦ	40,0	38,3	1,07	1,14	н.з.
Угао грањања цвасти у фази плода	УГП	27,2	25,8	1,56	2,43	н.з.
Дужина цветне дршке централног цвета	ДЦЦ	1,7	2,0	-2,44	5,94	*
Дужина цветне дршке средњег цвета	ДДС	1,2	1,3	-1,61	2,59	н.з.
Дужина цветне дршке маргиналног цвета	ДДМ	1,4	1,1	3,06	9,39	**
Дијаметар централног цвета	ДЦЦ	24,4	24,2	0,47	0,22	н.з.
Дијаметар средњег цвета	ДНС	22,8	22,5	0,74	0,55	н.з.
Дијаметар маргиналног цвета	ДЦМ	19,9	19,9	-0,17	0,03	н.з.
Број сегмената чашице централног цвета	БСЧЦ	13,0	13,4	-2,91	8,49	**
Број сегмената чашице средњег цвета	БСЧС	13,0	13,4	-2,91	58,46	**
Број сегмената чашице маргиналног цвета	БСЧМ	12,0	12,9	-7,65	45,56	***
Дужина чашичних листића централног цвета	ДЧЦ	4,6	3,8	9,21	70,70	***
Дужина чашичних листића средњег цвета	ДЧС	5,1	5,0	1,58	84,77	н.з.
Дужина чашичних листића маргиналног цвета	ДЧМ	3,8	3,1	10,35	107,08	***
Ширина чашичних листића централног цвета	ШЧЦ	1,7	1,6	3,09	9,58	**
Ширина чашичних листића средњег цвета	ШЧС	1,5	1,4	3,20	10,25	**
Ширина чашичних листића маргиналног цвета	ШЧМ	1,3	1,2	4,18	17,44	***
Број сегмената крунице централног цвета	БСКЦ	13,1	13,4	-2,70	7,30	**
Број сегмената крунице средњег цвета	БСКЦ	12,0	13,0	-6,59	43,49	***

Број сегмената крунице маргиналног цвета	БСКМ	11,3	12,1	-6,70	44,85	***
Дужина круничних листића централног цвета	ДКЛЦ	10,9	10,6	2,36	5,57	*
Дужина круничних листића средњег цвета	ДКЛС	10,3	10,0	2,11	4,43	*
Дужина круничних листића маргиналног цвета	ДКЛМ	9,3	9,0	1,98	3,91	*
Ширина круничних листића централног цвета	ШКЛЦ	2,1	2,0	3,04	9,23	**
Ширина круничних листића средњег цвета	ШКЛС	2,0	1,9	2,96	8,73	**
Ширина круничних листића маргиналног цвета	ШКЛМ	1,8	1,7	3,16	9,99	**
Број прашника централног цвета	БрПЦ	26,1	26,7	-1,84	3,40	н.з.
Број прашника средњег цвета	БрПС	23,8	25,8	-7,79	60,68	***
Број прашника маргиналног цвета	БрПМ	22,4	24,1	-6,95	48,23	***
Дужина филамената краћих прашника централног цвета	ДКФЦ	5,1	5,0	1,58	2,50	н.з.
Дужина филамената краћих прашника средњег цвета	ДКФС	4,9	4,8	1,92	3,69	н.з.
Дужина филамената краћих прашника маргиналног цвета	ДКФМ	4,6	4,4	2,51	6,28	*
Дужина филамената дужих прашника централног цвета	ДДФЦ	5,8	5,7	0,72	0,52	н.з.
Дужина филамената дужих прашника средњег цвета	ДДФС	5,6	5,5	0,76	0,58	н.з.
Дужина филамената дужих прашника маргиналног цвета	ДДФМ	5,2	5,1	1,51	2,29	н.з.
Број карпела централног цвета	БрКЦ	12,8	13,2	-2,99	8,92	**
Број карпела средњег цвета	БрКС	11,9	12,7	-7,11	50,55	***
Број карпела маргиналног цвета	БрКМ	11,2	11,9	-6,24	38,92	***
Дужина карпела централног цвета	ДКЦ	5,9	5,8	1,66	2,75	н.з.
Дужина карпела средњег цвета	ДКС	5,7	5,6	1,78	3,17	н.з.
Дужина карпела маргиналног цвета	ДКМ	5,2	5,0	3,45	11,87	***
Ширина карпела централног цвета	ШКЦ	2,1	2,1	2,25	5,06	*
Ширина карпела средњег цвета	ШКС	2,1	1,9	3,28	10,74	**
Ширина карпела маргиналног цвета	ШКМ	1,9	1,7	4,56	20,83	***
Број нектарија централног цвета	БНЦ	12,9	13,3	-2,53	6,40	*
Број нектарија средњег цвета	БНС	11,9	12,7	-6,56	43,02	***
Број нектарија маргиналног цвета	БНМ	11,2	11,9	-5,68	32,26	***
Дужина нектарија централног цвета	ДНЦ	0,6	0,7	-6,76	45,75	***
Дужина нектарија средњег цвета	ДНС	0,5	0,6	-7,15	51,09	***
Дужина нектарија маргиналног цвета	ДНМ	0,4	0,5	-6,25	39,07	***
Висина нектарија централног цвета	ВНЦ	0,4	0,3	5,20	27,02	***
Висина нектарија средњег цвета	ВНС	0,4	0,3	7,19	51,70	***
Висина нектарија маргиналног цвета	ВНМ	0,4	0,3	7,28	53,04	***
Размак између нектарија централног цвета	РНЦ	0,4	0,4	1,18	1,39	н.з.
Размак између нектарија средњег цвета	РНС	0,4	0,4	0,76	0,57	н.з.
Размак између нектарија маргиналног цвета	РНМ	0,4	0,4	1,93	3,71	н.з.
Дужина плода	ДП	5,3	5,3	-0,05	0,00	н.з.
Ширина плода	ШП	1,8	1,7	5,39	29,09	***
Дужина семена	ДС	0,7	0,8	-1,92	3,69	н.з.
Ширина семена	ШС	0,3	0,4	-5,68	32,26	***
Поларни дијаметар	П	22,2	24,6	-12,15	147,67	***
Екваторијални дијаметар	Е	19,6	20,5	-4,67	21,78	***
Однос поларног и екваторијалног дијаметра	П/Е	1,2	1,2	-5,04	25,45	***

¹ Avg – средња вредност карактеристике на нивоу комплекса; ² F - ANOVA F тест (Фишеров коефицијент); ³ p - нивои статистичке значајности t-теста и ANOVA(* p < 0,05 – значајни, ** p < 0,01 – високо значајни, *** p < 0,001 – изузетно високо значајни, н.з. - нема значајности); 4 вредности изражене у cm.

Прилог 2-2. Резултати t-теста и ANOVA карактеристика епидермалних структура региона розете, стабла, цвасти и цветова на нивоу комплекса.

Карактеристика	Акр.	S. ciliosum комплекс Avg ¹	S. ruthenicum комплекс Avg ¹	t-тест t вредност	ANOVA F ²	t-тест/ ANOVA p ³
Регион розете						
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-РЛ	132,0	122,4	4,17	17,37	***
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-РЛ	64,2	57,0	6,48	42,02	***
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине (1 mm ²)	БЕРЛ	176,6	192,3	-3,14	9,86	**
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-РЛ	29,4	30,6	-3,31	10,98	***
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-РЛ	8,5	8,2	1,50	2,25	н.з.
Број стома на лицу по јединици површине (1 mm ²)	БСРЛ	44,0	44,0	0,00	0,00	н.з.
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-РЛ	163,8	187,3	-6,58	43,29	***
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-РЛ	28,7	27,6	1,04	1,09	н.з.
Дужина епидермалних ћелија налицја	ДЕ-РН	132,8	123,2	3,88	15,07	***
Ширина епидермалних ћелија налицја	ШЕ-РН	58,6	57,5	1,01	1,02	н.з.
Број епидермалних ћелија налицја по јединици површине (1 mm ²)	БЕРН	182,3	185,3	-0,60	0,36	н.з.
Дужина ћелија затварачица налицја	ДЗ-РН	28,7	30,6	-4,97	24,74	***
Ширина ћелија затварачица налицја	ШЗ-РН	8,6	7,9	4,74	22,48	***
Број стома на налицју по јединици површине (1 mm ²)	БСРН	43,1	41,5	1,06	1,12	н.з.
Дужина трихома у горњем делу налицја	ДЖ-РН	202,2	186,6	3,58	12,82	***
Густина трихома горњег дела налицја по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-РН	31,2	29,6	1,55	2,40	н.з.
Дужина маргиналних трихома ⁴	ДЖ-МР	1,7	0,4	25,56	653,46	***
Дужина апикалних трихома ⁴	ДАР	1,0	0,4	19,59	383,84	***
Регион стабла						
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-СЛ	146,6	128,9	7,34	53,84	***
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-СЛ	69,0	58,9	7,98	63,62	***
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине (1 mm ²)	БЕСЛ	132,0	164,4	-6,51	42,41	***
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-СЛ	30,6	32,9	-5,24	27,41	***
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-СЛ	8,9	8,5	1,72	2,95	н.з.
Број стома на лицу по јединици површине (1 mm ²)	БССЛ	32,4	35,8	-2,53	6,42	*
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-СЛ	178,4	184,9	-1,77	3,15	н.з.
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине (1 mm ²)	ГТСЛ	21,4	24,7	-2,51	6,29	*
Дужина епидермалних ћелија налицја	ДЕ-СН	144,6	127,1	8,27	68,39	***
Ширина епидермалних ћелија налицја	ШЕ-СН	63,6	58,7	4,18	17,50	***
Број епидермалних ћелија налицја по јединици површине (1 mm ²)	БЕСН	141,4	169,8	-6,02	36,23	***
Дужина ћелија затварачица налицја	ДЗ-СН	31,4	33,2	-4,06	16,48	***
Ширина ћелија затварачица налицја	ШЗ-СН	8,6	8,2	2,55	6,49	*
Број стома на налицју по јединици површине (1 mm ²)	БССН	33,2	36,6	-2,56	6,57	*
Дужина трихома у горњем делу налицја	ДЖ-СН	204,0	192,5	2,87	8,24	**
Густина трихома горњег дела налицја по јединици површине (1 mm ²)	ГТСН	23,6	24,9	-1,30	1,68	н.з.

Дужина маргиналних трихома ⁴	ДЖ-МС	1,1	0,4	22,46	504,55	***
Дужина апикалних трихома ⁴	ДАС	0,6	0,3	17,05	290,79	***
Регион цвасти и цветова						
Дужина трихома у горњем делу лица брактеје	ДЖ-ЛБ	184,3	159,7	6,46	41,69	***
Дужина трихома у горњем делу наличја брактеје	ДЖ-НБ	229,8	200,1	7,18	51,57	***
Дужина маргиналних трихома брактеја ⁴	ДЖ-МБ	0,6	0,3	15,80	249,69	***
Дужина апикалних трихома брактеја ⁴	ДАБ	0,4	0,2	14,11	199,06	***
Дужина маргиналних трихома централних круничних листића ⁴⁴	ДЖ-МЦК	0,3	0,3	0,68	0,46	н.з.
Дужина маргиналних трихома средњих круничних листића ⁴	ДЖ-МСК	0,3	0,3	0,12	0,01	н.з.
Дужина маргиналних трихома маргиналних круничних листића ⁴	ДЖ-ММК	0,3	0,3	2,37	5,62	*
Дужина трихома апикалног дела централних круничних листића ⁴	ДЖ-АЦК	0,3	0,3	1,24	1,54	н.з.
Дужина трихома апикалног дела средњих круничних листића ⁴	ДЖ-АСК	0,3	0,3	-0,13	0,02	н.з.
Дужина трихома апикалног дела маргиналних круничних листића ⁴	ДЖ-АМК	0,2	0,2	0,07	0,01	н.з.
Дужина трихома централних филамената ⁴	ДЖ-ЦФ	0,3	0,2	6,26	39,19	***
Дужина трихома средњих филамената ⁴	ДЖ-СФ	0,3	0,2	7,57	57,24	***
Дужина трихома маргиналних филамената ⁴	ДЖ-МФ	0,2	0,2	6,30	39,65	***

¹ Avg – средња вредност карактеристике на нивоу комплекса; ² F - ANOVA F тест (Фишеров коефицијент); ³ p - нивои статистичке значајности t-теста и ANOVA (* p < 0,05 – значајни, ** p < 0,01 – високо значајни, *** p < 0,001 – изузетно високо значајни, н.з. - нема значајности); ⁴ вредности изражене у mm.

Прилог 2-3. Вредности дескриптивних статистичких параметара квантитативних карактеристика региона розете таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. ciliosum</i>					<i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i>					<i>S. jakucsii</i>					<i>S. jakucsii</i> x <i>marmoreum</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дијаметар розете*	ДР	3,3	2,1	4,7	5,0	15,2	3,9	2,5	5,2	8,0	20,0	3,3	2,4	4,1	6,0	18,3	4,6	3,3	5,6	6,6	14,3
Дужина доњег дела листа розете	ДДР	19,5	9,1	41,0	6,7	34,6	22,8	7,8	32,2	6,3	27,7	20,0	11,1	26,7	4,1	20,7	20,1	13,7	26,1	3,7	18,6
Дужина горњег дела листа розете	ГДР	4,0	2,4	5,6	0,7	17,9	3,9	2,2	5,7	1,2	31,2	4,3	3,3	6,5	0,8	19,0	7,5	6,3	8,7	0,8	10,7
Ширина листа розете	ШЛР	5,6	3,2	9,2	1,3	23,8	6,3	4,6	7,7	0,9	14,6	6,6	4,8	9,0	1,1	16,3	8,9	7,2	10,1	1,0	11,3
Дебљина листа розете	ДБЛР	2,2	1,5	3,5	0,5	22,0	2,7	1,8	4,0	0,7	27,2	2,8	2,1	3,8	0,5	17,6	3,1	2,4	3,7	0,4	12,1
		<i>S. galicicum</i>					<i>S. klepa</i>					<i>S. octopodes</i>									
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)					
Дијаметар розете*	ДР	4,0	33,5	5,0	4,2	10,6	2,5	1,7	4,0	4,2	16,9	2,7	1,1	4,1	7,7	29,0					
Дужина доњег дела листа розете	ДДР	17,7	9,1	24,3	3,6	20,2	9,6	5,2	16,3	2,7	28,5	14,0	5,7	26,7	6,1	43,9					
Дужина горњег дела листа розете	ГДР	4,3	3,2	5,5	0,6	13,9	3,9	2,3	5,6	0,7	17,7	3,4	2,3	5,5	0,8	22,3					
Ширина листа розете	ШЛР	6,6	4,9	7,8	0,9	14,0	4,5	3,3	7,4	0,8	18,5	3,6	2,6	5,0	0,5	13,4					
Дебљина листа розете	ДБЛР	2,8	1,9	3,6	0,6	21,9	1,3	0,6	2,3	0,3	27,7	1,5	0,9	2,3	0,4	22,8					

* изражено у cm.

Прилог 2-4. Вредности дескриптивних статистичких параметара квантитативних карактеристика региона стабла таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. ciliosum</i>					<i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i>					<i>S. jakucsii</i>					<i>S. jakucsii</i> x <i>marmoreum</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Висина биљке*	ВБ	17,7	7,3	31,0	5,1	28,8	21,6	12,1	37,0	7,9	36,4	19,7	15,2	25,0	4,1	20,6	22,3	15,5	30,4	4,4	19,8
Дијаметар стабла у централном делу	ДС	3,8	1,7	6,7	1,1	30,3	3,6	2,5	4,8	0,7	19,8	3,6	2,0	4,7	1,2	32,6	5,0	2,7	7,3	1,3	26,0
Дужина интернодуса у доњем делу стабла	ДиД	8,1	2,4	15,1	3,4	42,1	6,1	2,0	20,7	4,9	80,4	7,5	3,5	11,9	3,4	46,0	8,0	3,7	13,7	3,1	39,1
Дужина интернодуса у горњем делу стабла	ДиГ	6,0	1,3	14,2	2,6	42,9	6,3	3,8	12,0	2,4	38,8	4,2	2,5	7,8	2,4	56,9	8,1	4,8	12,8	2,2	27,4
Дужина доњег листа стабла	ДДЛ	25,9	13,0	40,8	6,2	24,0	23,2	17,1	30,7	4,0	17,4	21,7	15,6	27,2	4,9	22,5	28,2	19,6	35,8	5,3	18,7
Ширина доњег листа стабла	ШДЛ	6,1	3,1	9,1	1,5	24,1	6,4	4,0	8,2	1,2	19,5	7,3	4,3	9,9	2,3	31,5	8,1	5,7	9,8	1,3	16,1
Дебљина доњег листа стабла	ДбДЛ	2,4	0,8	3,5	0,7	27,8	2,6	1,3	4,1	0,8	30,8	3,0	1,6	3,8	1,0	33,5	2,5	1,8	3,7	0,5	21,6
Дужина средњег листа стабла	ДСЛ	23,0	10,9	36,9	5,4	23,4	20,9	16,3	26,4	3,2	15,3	19,1	13,8	25,1	4,6	24,3	24,7	16,5	32,9	5,2	20,9
Ширина средњег листа стабла	ШСЛ	5,8	3,0	8,1	1,3	22,5	5,9	3,7	7,9	1,2	20,9	6,6	5,2	8,4	1,3	20,1	7,5	4,6	9,2	1,4	18,6
Дебљина средњег листа стабла	ДбСЛ	2,1	0,7	3,1	0,5	25,7	2,4	1,7	2,9	0,3	13,5	2,4	1,6	2,9	0,6	24,6	2,4	1,1	4,1	0,7	29,0
Дужина горњег листа стабла	ДГЛ	18,7	10,6	28,8	3,9	20,8	16,5	13,1	20,6	2,2	13,4	14,8	11,2	17,9	2,8	18,8	20,3	12,1	26,4	4,8	23,7
Ширина горњег листа стабла	ШГЛ	4,5	2,5	6,7	1,1	25,2	4,6	2,9	6,9	1,3	27,2	4,5	3,5	5,5	0,9	18,9	5,2	3,2	6,7	1,3	24,5
Дебљина горњег листа стабла	ДбГЛ	1,5	0,7	2,3	0,4	26,8	1,7	1,1	2,2	0,3	18,2	1,6	1,4	1,7	0,1	8,9	1,3	1,0	1,9	0,4	26,4

		<i>S. galicum</i>					<i>S. klepa</i>					<i>S. octopodes</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Висина биљке*	ВБ	27,0	19,0	36,3	6,3	23,5	15,3	12,8	20,3	2,2	14,5	13,8	8,0	20,5	2,8	20,5
Дијаметар стабла у централном делу	ДС	3,4	2,1	4,7	0,9	26,5	4,2	3,1	6,2	0,9	20,6	3,3	2,4	6,3	0,8	25,1
Дужина интернодуса у доњем делу стабла	ДиД	13,0	7,9	17,4	3,3	25,2	5,4	3,0	8,0	1,3	23,3	5,4	2,3	9,4	1,7	32,1
Дужина интернодуса у горњем делу стабла	ДиГ	9,2	4,8	13,7	3,0	33,0	4,9	2,9	6,7	1,2	24,4	5,8	2,4	9,8	1,8	31,2
Дужина доњег листа стабла	ДДЛ	22,9	11,1	34,1	5,4	23,5	25,4	18,4	30,1	3,8	14,9	22,4	13,2	34,8	5,1	22,8
Ширина доњег листа стабла	ШДЛ	6,4	4,1	9,1	1,4	21,9	6,6	4,4	8,9	1,3	19,3	4,8	3,6	7,0	0,8	16,7
Дебљина доњег листа стабла	ДбДЛ	3,2	1,2	4,1	0,9	27,1	2,2	1,1	3,0	0,5	21,5	1,7	1,0	2,9	0,5	26,8
Дужина средњег листа стабла	ДСЛ	24,5	15,4	31,4	5,0	20,4	22,1	18,2	26,1	2,1	9,3	20,4	10,6	32,4	4,3	21,0
Ширина средњег листа стабла	ШСЛ	6,9	3,8	8,9	1,6	23,5	6,2	4,2	8,4	1,1	18,3	4,6	3,4	6,4	0,8	16,9
Дебљина средњег листа стабла	ДбСЛ	2,8	1,2	3,6	0,8	27,7	2,0	1,3	2,5	0,3	17,2	1,6	0,8	2,7	0,4	25,2
Дужина горњег листа стабла	ДГЛ	18,9	12,7	24,1	3,4	17,7	18,3	14,3	21,5	2,4	13,1	15,9	8,8	26,0	4,0	25,3
Ширина горњег листа стабла	ШГЛ	4,6	3,0	6,2	1,0	21,1	3,7	1,9	4,6	0,8	22,0	3,6	2,2	5,6	0,9	25,4
Дебљина горњег листа стабла	ДбГЛ	1,6	1,1	2,1	0,3	19,6	1,2	0,8	1,5	0,2	18,0	1,2	0,7	2,1	0,4	32,1

* изражено у cm.

Прилог 2-5. Вредности дескриптивних статистичких параметара квантитативних карактеристика региона цвасти и цветова таксона *S. ciliosum* КОМПЛЕКСА.

<i>S. ciliosum</i>		Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Карактеристике цвасти	Акр.					
Дужина главне цвасти	ДГЦ	48,5	15,2	121,5	27,1	55,8
Ширина главне цвасти	ШГЦ	51,1	10,7	137,4	26,2	51,3
Број бочних грана цвасти	ББЦ	2	1,0	3,0	0,8	51,8
Дужина бочних грана цвасти	ДБЦ	42,3	11,1	91,6	26,5	62,7
Број цветова у цвасти	БЦЦ	33	5,0	103,0	17,2	52,6
Дужина брактеја	ДБ	7,5	1,0	14,4	1,9	25,7
Ширина брактеја	ШБ	1,6	0,5	4,4	0,6	38,9
Дебљина брактеја	ДББ	0,7	0,1	1,4	0,2	34,5
Угао грањања цвасти у фази цветања	УГЦ	38,4	14,0	90,0	15,5	40,3
Угао грањања цвасти у фази плода	УГП	25,7	11,0	52,5	8,7	33,8

Карактеристике цвета		ЦЕНТРАЛНИ (Ц)					СРЕДЊИ (С)					МАРГИНАЛНИ (М)				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина цветне дршке	ДД_	2,0	0,4	6,7	1,2	58,4	1,5	0,4	4,1	0,7	46,9	1,5	0,1	4,7	1,0	64,9
Дијаметар цвета	ДЦ_	24,4	12,4	33,6	4,1	16,8	22,6	12,1	32,7	3,9	17,4	20,1	11,4	35,5	3,8	19,0
Број сегмената чашице	БСЧ_	13,0	9,0	17,0	1,9	14,4	12,0	10,0	18,0	1,5	12,3	11,0	9,0	13,0	1,1	10,1
Дужина чашичних листића	ДЧ_	5,2	2,9	8,9	1,1	21,5	4,7	2,6	7,8	0,9	19,5	3,9	2,2	6,7	0,8	20,6
Ширина чашичних листића	ШЧ_	1,7	1,1	4,8	0,6	31,9	1,5	0,9	2,8	0,4	26,8	1,3	0,6	2,2	0,3	25,8
Број сегмената крунице	БСК_	13,0	9,0	18,0	1,8	14,3	12,0	10,0	18,0	1,5	12,8	11,0	9,0	13,0	1,1	10,4
Дужина круничних листића	ДКЛ_	11,4	7,7	16,2	1,8	15,9	10,5	5,6	15,5	1,7	15,8	9,4	5,6	14,6	1,7	17,9
Ширина круничних листића	ШКЛ_	2,0	1,3	2,6	0,3	14,5	1,9	1,2	2,5	0,3	16,3	1,7	0,9	2,4	0,3	18,2
Број прашника	БрП_	26,0	20,0	36,0	3,5	13,7	23,0	20,0	36,0	3,0	13,0	22,0	18,0	26,0	2,5	11,4
Дужина филамената краћих прашника	ДКФ_	5,1	3,4	8,5	1,1	21,5	4,9	3,3	7,8	0,9	19,3	4,6	3,3	8,1	0,9	19,3
Дужина филамената дужих прашника	ДДФ_	5,8	4,3	8,7	1,2	19,9	5,6	3,7	8,4	1,0	17,5	5,2	3,8	8,3	0,9	17,6
Број карпела	БрК_	13,0	9,0	17,0	1,7	13,7	12,0	10,0	18,0	1,5	13,0	11,0	9,0	13,0	1,2	11,2
Дужина карпела	ДК_	6,3	4,6	8,7	1,0	15,1	6,0	4,0	7,6	0,8	13,8	5,5	3,1	7,4	0,9	16,3
Ширина карпела	ШК_	2,1	1,4	3,0	0,3	15,2	2,0	1,4	2,8	0,3	12,8	1,8	1,2	2,7	0,3	15,4
Број нектарија	БрН_	13,0	9,0	17,0	1,7	13,4	12,0	9,0	14,0	1,3	11,5	11,0	8,0	13,0	1,3	11,6
Дужина нектарија	ДН_	0,4	0,2	0,9	0,1	30,0	10,8	8,0	13,0	1,3	11,6	0,5	0,2	0,9	0,1	27,6
Висина нектарија	ВН_	0,5	0,2	0,7	0,1	27,6	0,5	0,2	0,9	0,1	27,6	0,4	0,2	0,9	0,1	30,0
Размак између нектарија	РН_	0,5	0,2	0,9	0,2	36,5	0,4	0,2	0,9	0,1	30,0	0,5	0,2	0,7	0,1	27,6

<i>S. ciliosum x marmoreum</i>																	
Карактеристике цвасти		Акр.	Avg	Min	Max	SD	CV (%)										
Дужина главне цвасти		ДГЦ	53,6	20,3	109,7	34,1	63,6										
Ширина главне цвасти		ШГЦ	58,7	38,2	89,1	16,1	27,5										
Број бочних грана цвасти		ББЦ	2,0	1,0	2,0	0,6	38,5										
Дужина бочних грана цвасти		ДБЦ	44,4	39,4	55,6	7,6	17,1										
Број цветова у цвасти		БЦЦ	38,0	15,0	82,0	18,4	48,7										
Дужина брактеја		ДБ	6,4	4,8	8,2	1,3	19,6										
Ширина брактеја		ШБ	1,3	0,6	2,4	0,6	42,9										
Дебљина брактеја		ДББ	0,6	0,4	0,9	0,1	22,0										
Угао грањања цвасти у фази цветања		УГЦ	31,8	16,3	50,0	11,2	35,2										
Угао грањања цвасти у фази плода		УГП	25,4	14,0	45,0	9,7	38,3										
Карктеристике цвета			ЦЕНТРАЛНИ (Ц)					СРЕДЊИ (С)					МАРГИНАЛНИ (М)				
			Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина цветне дршке		ДД_	1,8	0,6	5,0	1,4	77,1	1,3	0,2	4,7	1,1	83,3	0,9	0,3	2,7	0,7	79,1
Дијаметар цвета		ДЦ_	21,1	16,5	24,9	2,6	12,3	19,6	16,6	24,3	2,1	10,5	21,1	16,5	24,9	2,6	12,3
Број сегмената чашнице		БСЧ_	11,0	9,0	13,0	1,2	10,9	11,0	9,0	14,0	1,1	10,4	10,0	9,0	12,0	0,8	7,8
Дужина чашичних листића		ДЧ_	5,0	3,2	6,6	1,1	21,6	4,5	3,4	5,8	0,7	14,8	3,7	3,0	4,3	0,4	12,0
Ширина чашичних листића		ШЧ_	1,7	1,1	2,6	0,4	21,6	1,5	1,3	2,4	0,3	19,4	1,4	1,0	3,7	0,7	45,7
Број сегмената крунице		БСК_	11,0	9,0	13,0	1,2	10,9	11,0	9,0	14,0	1,1	10,4	11,0	9,0	12,0	0,8	7,8
Дужина круничних листића		ДКЛ_	9,4	7,2	11,2	1,1	12,1	9,3	8,3	10,4	0,6	6,8	8,3	6,9	9,5	0,8	9,4
Ширина круничних листића		ШКЛ_	1,6	1,1	2,2	0,3	19,2	1,5	1,1	1,9	0,3	18,4	1,2	0,9	1,7	0,2	18,9
Број прашника		БрП_	23,0	18,0	26,0	2,4	10,4	21,0	17,0	23,0	1,6	7,4	21,0	18,0	24,0	1,7	7,8
Дужина филамената краћих прашника		ДКФ_	5,2	4,2	6,4	0,7	13,3	5,1	4,5	5,7	0,4	8,8	4,5	3,3	5,4	0,7	15,5
Дужина филамената дужих прашника		ДДФ_	6,1	4,5	7,7	0,9	14,0	6,1	5,0	7,3	0,7	11,7	5,5	3,9	6,5	0,8	13,9
Број карпела		БрК_	11,0	9,0	13,0	1,1	10,2	11,0	9,0	14,0	1,1	10,4	11,0	9,0	12,0	0,8	7,8
Дужина карпела		ДК_	5,9	5,2	6,8	0,6	9,3	6,0	4,7	7,1	0,6	9,8	5,4	4,2	6,3	0,5	10,0
Ширина карпела		ШК_	1,8	1,3	2,4	0,3	15,2	1,7	1,2	2,3	0,3	15,0	1,5	1,2	1,9	0,2	12,0
Број нектарија		БрН_	11,0	10,0	13,0	1,0	9,2	11,0	9,0	14,0	1,1	10,0	11,0	9,0	12,0	0,8	7,8
Дужина нектарија		ДН_	0,5	0,4	0,5	0,1	12,1	0,4	0,3	0,5	0,0	13,0	0,3	0,3	0,4	0,0	13,3
Висина нектарија		ВН_	0,4	0,3	0,5	0,1	13,9	0,3	0,2	0,5	0,1	21,2	0,3	0,2	0,5	0,1	20,5
Размак између нектарија		РН_	0,4	0,2	0,5	0,1	23,0	0,3	0,2	0,5	0,1	23,0	0,3	0,2	0,4	0,1	19,2

<i>S. galicicum</i>																	
Карактеристике цвасти		Акр.	Avg	Min	Max	SD	CV (%)										
Дужина главне цвасти		ДГЦ	67,9	25,2	105,3	24,9	36,7										
Ширина главне цвасти		ШГЦ	73,3	44,3	109,3	22,0	30,0										
Број бочних грана цвасти		ББЦ	1,0	1,0	2,0	0,4	37,3										
Дужина бочних грана цвасти		ДБЦ	42,0	26,7	50,1	9,8	23,4										
Број цветова у цвасти		БЦЦ	25,0	7,0	40,0	10,6	43,2										
Дужина брактеја		ДБ	5,7	4,1	8,2	1,2	20,9										
Ширина брактеја		ШБ	1,2	0,9	1,7	0,2	18,3										
Дебљина брактеја		ДББ	0,5	0,3	0,8	0,1	23,8										
Угао грањања цвасти у фази цветања		УГЦ	45,7	26,0	65,7	12,0	26,3										
Угао грањања цвасти у фази плода		УГП	26,9	13,0	40,0	7,0	25,9										
Карктеристике цвета			ЦЕНТРАЛНИ (_Ц)				СРЕДЊИ (_С)					МАРГИНАЛНИ (_М)					
			Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина цветне дршке		ДД_	1,3	0,0	4,7	1,1	84,3	0,6	0,0	2,0	0,7	122,6	3,0	0,6	6,6	1,7	56,9
Дијаметар цвета		ДЦ_	21,2	17,2	25,5	2,3	10,8	22,0	15,6	24,5	2,2	10,2	17,5	15,0	21,4	1,8	10,4
Број сегмената чашнице		БСЧ_	13,0	11,0	14,0	0,8	6,1	12,0	9,0	14,0	1,2	10,4	11,0	10,0	13,0	1,0	9,0
Дужина чашичних листића		ДЧ_	5,8	4,5	7,5	0,8	13,2	5,0	3,8	7,0	0,7	14,9	4,0	2,8	4,8	0,5	11,9
Ширина чашичних листића		ШЧ_	1,8	1,5	2,1	0,2	10,5	1,8	1,4	2,1	0,2	9,8	1,5	1,1	1,8	0,2	12,5
Број сегмената крунице		БСК_	13,0	11,0	14,0	0,9	6,7	12,0	11,0	14,0	0,9	7,7	11,0	9,0	13,0	1,1	10,0
Дужина круничних листића		ДКЛ_	9,1	7,5	10,2	0,9	9,7	9,0	8,2	10,5	0,6	6,8	8,5	7,7	9,6	0,5	5,8
Ширина круничних листића		ШКЛ_	2,6	1,8	3,0	0,3	12,1	2,4	1,9	3,0	0,3	11,5	2,1	1,8	2,3	0,1	5,5
Број прашника		БрП_	26,0	23,0	28,0	1,6	6,3	24,0	22,0	28,0	1,8	7,7	21,0	18,0	26,0	2,2	10,6
Дужина филамената краћих прашника		ДКФ_	4,6	4,2	5,3	0,3	7,1	4,5	3,7	5,1	0,4	9,4	4,4	3,6	5,3	0,4	10,0
Дужина филамената дужих прашника		ДДФ_	5,0	4,5	5,5	0,4	7,7	4,9	4,2	5,6	0,4	8,3	4,8	4,0	5,5	0,4	8,9
Број карпела		БрК_	13,0	11,0	14,0	0,9	6,8	12,0	11,0	14,0	0,9	7,7	11,0	10,0	13,0	1,0	9,4
Дужина карпела		ДК_	4,9	4,3	5,5	0,4	8,4	4,8	4,0	5,6	0,5	10,0	4,8	3,9	5,6	0,5	9,4
Ширина карпела		ШК_	2,4	1,9	2,9	0,3	12,6	2,3	1,9	2,8	0,3	11,7	2,2	1,5	2,7	0,3	15,4
Број нектарија		БрН_	14,0	10,0	16,0	1,6	11,9	13,0	11,0	14,0	0,9	6,9	11,0	10,0	13,0	1,0	9,1
Дужина нектарија		ДН_	0,6	0,5	0,7	0,0	8,3	0,5	0,4	0,7	0,1	15,5	0,5	0,3	0,6	0,1	14,5
Висина нектарија		ВН_	0,5	0,4	0,7	0,1	14,0	0,5	0,3	0,7	0,1	19,4	0,5	0,4	0,7	0,1	16,3
Размак између нектарија		РН_	0,5	0,4	0,6	0,1	10,3	0,5	0,4	0,6	0,1	11,2	0,5	0,3	0,6	0,1	14,4

<i>S. jakucsii</i>						
Карактеристике цвасти	Акр.	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина главне цвасти	ДГЦ	39,6	20,1	76,1	26,2	66,3
Ширина главне цвасти	ШГЦ	25,9	18,9	38,0	9,0	34,9
Број бочних грана цвасти	ББЦ	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Дужина бочних грана цвасти	ДБЦ	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Број цветова у цвасти	БЦЦ	23,0	10,0	37,0	11,4	49,6
Дужина брактеја	ДБ	6,6	4,9	8,9	1,7	24,8
Ширина брактеја	ШБ	1,8	1,1	2,6	0,7	36,4
Дебљина брактеја	ДББ	0,6	0,3	0,8	0,2	38,7
Угао грањања цвасти у фази цветања	УГЦ	60,2	17,5	87,5	30,5	50,7
Угао грањања цвасти у фази плода	УГП	25,3	22,0	29,3	3,0	11,9

Карактеристике цвета		ЦЕНТРАЛНИ (Ц)					СРЕДЊИ (С)					МАРГИНАЛНИ (М)				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина цветне дршке	ДД_	1,4	0,3	2,5	1,0	67,9	1,1	0,5	2,3	0,8	72,3	0,9	0,0	1,4	0,6	70,9
Дијаметар цвета	ДЦ_	18,9	16,9	19,8	1,3	7,0	17,3	15,2	19,8	1,9	11,1	16,4	14,9	19,4	2,1	12,7
Број сегмената чашице	БСЧ_	12,0	11,0	14,0	1,3	10,3	12,0	11,0	12,0	0,5	4,3	11,0	10,0	12,0	1,0	8,5
Дужина чашичних листића	ДЧ_	4,2	4,1	4,5	0,2	4,9	3,6	2,9	4,4	0,8	22,2	4,1	3,8	4,4	0,2	5,7
Ширина чашичних листића	ШЧ_	1,4	1,0	1,6	0,3	20,0	1,4	1,1	1,6	0,2	14,3	1,4	1,1	1,5	0,2	11,6
Број сегмената крунице	БСК_	12,0	11,0	14,0	1,3	10,3	12,0	11,0	12,0	0,5	4,3	11,0	10,0	12,0	1,0	8,5
Дужина круничних листића	ДКЛ_	8,2	7,7	8,6	0,3	4,3	7,4	6,2	8,5	1,1	15,3	7,6	7,1	8,3	0,6	7,4
Ширина круничних листића	ШКЛ_	2,1	2,0	2,2	0,1	5,7	1,8	1,4	2,1	0,3	15,9	2,1	1,9	2,2	0,1	7,2
Број прашника	БрП_	24,0	22,0	28,0	3,0	12,2	23,0	22,0	24,0	1,0	4,3	23,0	21,0	24,0	1,5	6,6
Дужина филамената краћих прашника	ДКФ_	4,7	4,0	5,4	0,7	14,3	4,0	2,7	4,5	0,8	21,0	4,1	3,6	4,5	0,4	10,1
Дужина филамената дужих прашника	ДДФ_	5,2	4,5	5,9	0,6	12,4	4,6	3,8	5,1	0,6	12,8	4,8	4,5	5,3	0,4	8,1
Број карпела	БрК_	12,0	11,0	13,0	0,8	6,8	12,0	11,0	12,0	0,5	4,3	11,0	10,0	12,0	1,0	8,5
Дужина карпела	ДК_	4,2	4,1	4,3	0,1	2,9	3,9	3,4	4,2	0,4	10,1	4,0	3,7	4,2	0,2	5,5
Ширина карпела	ШК_	2,0	1,8	2,3	0,2	9,7	1,7	1,4	2,2	0,4	21,7	1,8	1,7	1,9	0,1	5,5
Број нектарија	БрН_	12,0	11,0	13,0	0,8	6,8	12,0	11,0	12,0	0,5	4,3	11,0	10,0	12,0	1,0	8,5
Дужина нектарија	ДН_	0,6	0,5	0,8	0,1	16,6	0,5	0,3	0,6	0,1	25,5	0,4	0,4	0,4	0,0	1,0
Висина нектарија	ВН_	0,3	0,3	0,4	0,0	12,0	0,3	0,2	0,4	0,1	21,2	0,3	0,2	0,3	0,0	14,6
Размак између нектарија	РН_	0,4	0,2	0,5	0,2	41,9	0,4	0,3	0,6	0,1	26,8	0,4	0,3	0,4	0,1	17,0

S. jakucsii x marmoreum

Карактеристике цвасти	Акр.	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина главне цвасти	ДГЦ	42,9	24,3	67,9	15,3	35,7
Ширина главне цвасти	ШГЦ	74,2	21,9	104,3	22,0	29,7
Број бочних грана цвасти	ББЦ	1,0	1,0	1,0	0,0	0,0
Дужина бочних грана цвасти	ДБЦ	32,3	32,3	32,3	0,0	0,0
Број цветова у цвасти	БЦЦ	40,0	13,0	68,0	15,5	39,2
Дужина брактеја	ДБ	6,5	4,7	8,3	1,3	20,0
Ширина брактеја	ШБ	1,3	0,9	1,9	0,3	22,9
Дебљина брактеја	ДББ	0,5	0,3	0,8	0,1	29,5
Угао грањања цвасти у фази цветања	УГЦ	35,0	18,5	58,5	11,3	32,3
Угао грањања цвасти у фази плода	УГП	31,4	17,0	42,5	8,3	26,3

Карактеристике цвета		ЦЕНТРАЛНИ (_Ц)					СРЕДЊИ (_С)					МАРГИНАЛНИ (_М)				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина цветне дршке	ДД_	1,3	0,6	2,6	0,6	44,7	0,8	0,3	1,4	0,4	45,8	0,9	0,0	2,0	0,5	55,5
Дијаметар цвета	ДЦ_	23,8	19,5	28,5	2,3	9,5	21,0	16,8	24,3	2,0	9,7	18,6	14,9	20,9	1,7	9,0
Број сегмената чашнице	БСЧ_	14,0	12,0	15,0	0,7	5,4	13,0	12,0	15,0	0,8	6,5	13,0	12,0	14,0	0,7	5,3
Дужина чашичних листића	ДЧ_	4,6	3,3	6,0	0,8	16,9	4,5	3,4	5,6	0,7	16,3	3,5	2,7	3,9	0,4	10,4
Ширина чашичних листића	ШЧ_	1,5	1,1	1,8	0,3	18,9	1,4	1,0	1,9	0,3	19,3	1,0	0,7	1,4	0,2	14,8
Број сегмената крунице	БСК_	14,0	12,0	15,0	0,7	5,4	13,0	12,0	15,0	0,8	6,5	13,0	12,0	14,0	0,7	5,3
Дужина круничних листића	ДКЛ_	10,4	9,1	12,0	0,7	7,2	10,4	9,6	11,5	0,6	5,8	8,5	6,7	9,6	0,7	7,9
Ширина круничних листића	ШКЛ_	2,0	1,7	2,4	0,2	10,9	2,0	1,7	2,4	0,2	10,3	1,6	1,3	1,8	0,2	9,1
Број прашника	БрП_	27,0	24,0	30,0	1,5	5,4	26,0	24,0	30,0	1,7	6,5	26,0	24,0	28,0	1,3	5,1
Дужина филамената краћих прашника	ДКФ_	4,7	3,9	5,5	0,5	10,1	4,5	3,9	5,7	0,5	11,0	3,8	2,6	4,4	0,5	12,7
Дужина филамената дужих прашника	ДДФ_	5,4	4,4	6,1	0,5	9,4	5,2	4,3	5,8	0,5	10,2	4,4	3,2	5,0	0,5	10,6
Број карпела	БрК_	14,0	12,0	15,0	0,7	5,4	13,0	12,0	15,0	0,8	6,5	13,0	12,0	14,0	0,7	5,3
Дужина карпела	ДК_	5,4	4,8	5,9	0,3	5,7	5,4	4,5	6,2	0,4	7,5	4,4	3,7	5,0	0,4	8,4
Ширина карпела	ШК_	1,9	1,6	2,2	0,2	10,2	1,9	1,6	2,3	0,2	9,7	1,5	1,3	1,8	0,1	9,2
Број нектарија	БрН_	14,0	12,0	15,0	0,7	5,4	13,0	12,0	15,0	0,8	6,5	13,0	12,0	14,0	0,7	5,3
Дужина нектарија	ДН_	0,6	0,4	0,7	0,1	16,8	0,5	0,3	0,7	0,1	15,6	0,5	0,4	0,6	0,1	14,7
Висина нектарија	ВН_	0,3	0,2	0,5	0,1	30,2	0,3	0,2	0,5	0,1	23,1	0,3	0,2	0,4	0,0	13,6
Размак између нектарија	РН_	0,3	0,2	0,4	0,1	17,5	0,3	0,2	0,4	0,0	19,0	0,3	0,2	0,4	0,1	23,9

<i>S. klepa</i>						
Карактеристике цвасти	Акр.	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина главне цвасти	ДГЦ	29,7	20,0	51,1	9,3	31,3
Ширина главне цвасти	ШГЦ	49,9	22,4	63,7	12,5	25,1
Број бочних грана цвасти	ББЦ	1,0	1,0	1,0	0,0	0,0
Дужина бочних грана цвасти	ДБЦ	24,0	24,0	24,0	0,0	0,0
Број цветова у цвасти	БЦЦ	31,0	12,0	41,0	7,4	24,2
Дужина брактеја	ДБ	7,3	5,7	9,3	1,1	14,6
Ширина брактеја	ШБ	1,1	0,0	1,7	0,4	36,8
Дебљина брактеја	ДББ	0,5	0,0	0,9	0,2	42,5
Угао грањања цвасти у фази цветања	УГЦ	37,6	18,5	87,5	19,1	50,8
Угао грањања цвасти у фази плода	УГП	25,6	19,0	30,3	3,9	15,1

Карактеристике цвета		ЦЕНТРАЛНИ (Ц)					СРЕДЊИ (С)					МАРГИНАЛНИ (М)				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина цветне дршке	ДД_	2,2	1,4	4,2	0,7	33,5	1,4	0,5	2,8	0,6	45,5	1,0	0,0	2,7	0,7	76,0
Дијаметар цвета	ДЦ_	29,0	23,1	32,1	2,5	8,5	27,3	23,8	31,2	2,1	7,6	24,9	20,1	29,1	2,7	10,8
Број сегмената чашнице	БСЧ_	14,0	12,0	15,0	0,9	6,4	12,0	12,0	13,0	0,5	4,0	12,0	11,0	14,0	0,7	5,5
Дужина чашичних листића	ДЧ_	4,7	3,9	6,5	0,6	13,3	4,4	3,5	5,1	0,4	9,9	3,5	2,8	4,5	0,4	12,5
Ширина чашичних листића	ШЧ_	1,3	0,9	1,9	0,2	16,8	1,2	0,9	1,7	0,2	19,9	1,0	0,8	1,3	0,1	13,4
Број сегмената крунице	БСК_	14,0	12,0	15,0	0,9	6,4	12,0	12,0	13,0	0,5	4,0	12,0	11,0	14,0	0,7	5,5
Дужина круничних листића	ДКЛ_	12,2	10,5	14,1	1,1	8,8	12,0	10,0	13,8	1,1	9,0	10,9	9,3	13,9	1,3	12,0
Ширина круничних листића	ШКЛ_	1,7	1,3	2,2	0,3	14,9	1,7	1,1	2,2	0,3	17,7	1,6	1,2	2,7	0,3	21,0
Број прашника	БрП_	27,0	22,0	30,0	2,1	7,7	24,0	14,0	26,0	3,0	12,5	24,0	12,0	28,0	3,5	14,7
Дужина филамената краћих прашника	ДКФ_	6,0	5,2	6,7	0,5	8,3	5,6	5,1	6,4	0,4	7,9	5,2	4,4	6,6	0,7	12,6
Дужина филамената дужих прашника	ДДФ_	7,0	6,3	7,8	0,5	7,1	6,6	5,9	7,6	0,4	6,9	6,0	4,5	7,6	0,7	12,1
Број карпела	БрК_	14,0	12,0	15,0	0,9	6,4	12,0	12,0	13,0	0,5	4,0	12,0	11,0	14,0	0,7	5,5
Дужина карпела	ДК_	6,6	5,1	7,7	0,8	11,9	6,2	5,5	7,1	0,5	8,6	5,9	4,8	7,0	0,7	12,6
Ширина карпела	ШК_	1,9	1,4	2,4	0,3	13,6	2,0	1,6	2,5	0,3	13,5	1,9	1,5	2,6	0,3	16,0
Број нектарија	БрН_	14,0	12,0	15,0	0,9	6,4	12,0	12,0	13,0	0,5	4,0	12,0	11,0	14,0	0,7	5,5
Дужина нектарија	ДН_	0,6	0,4	0,8	0,1	19,5	0,5	0,4	0,7	0,1	20,5	0,5	0,3	0,6	0,1	19,9
Висина нектарија	ВН_	0,4	0,3	0,5	0,1	15,6	0,4	0,4	0,5	0,1	12,5	0,5	0,4	0,6	0,1	14,6
Размак између нектарија	РН_	0,6	0,3	0,7	0,1	21,5	0,5	0,3	0,7	0,1	20,4	0,5	0,4	0,7	0,1	19,2

<i>S. octopodes</i>																	
Карактеристике цвасти		Акр.	Avg	Min	Max	SD	CV (%)										
Дужина главне цвасти		ДГЦ	33,7	14,8	89,9	15,8	47,0										
Ширина главне цвасти		ШГЦ	41,3	17,0	75,5	13,1	31,6										
Број бочних грана цвасти		ББЦ	1,0	1,0	1,0	0,0	0,0										
Дужина бочних грана цвасти		ДБЦ	26,2	7,0	45,0	14,9	57,1										
Број цветова у цвасти		БЦЦ	23,0	7,0	45,0	10,4	44,3										
Дужина брактеја		ДБ	7,0	3,9	10,6	1,7	24,0										
Ширина брактеја		ШБ	1,4	0,7	5,0	0,7	51,9										
Дебљина брактеја		ДББ	0,5	0,2	0,9	0,2	34,9										
Угао грањања цвасти у фази цветања		УГЦ	44,4	13,0	80,0	16,2	36,5										
Угао грањања цвасти у фази плода		УГП	29,6	12,5	60,0	10,8	36,5										
Карктеристике цвета		ЦЕНТРАЛНИ (Ц)					СРЕДЊИ (С)					МАРГИНАЛНИ (М)					
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	
Дужина цветне дршке		ДД_	1,3	0,1	4,7	1,1	79,2	1,1	0,1	2,9	0,7	60,6	1,2	0,1	5,3	1,0	88,7
Дијаметар цвета		ДЦ_	25,8	19,7	37,3	4,3	16,5	24,1	16,9	34,1	4,4	18,0	20,7	14,3	35,8	4,2	20,1
Број сегмената чашице		БСЧ_	14,0	11,0	18,0	2,0	14,6	12,0	9,0	15,0	1,4	11,7	11,0	9,0	14,0	1,3	11,7
Дужина чашичних листића		ДЧ_	5,3	3,2	8,2	1,3	23,6	4,6	2,7	6,9	1,3	27,5	3,8	2,3	6,5	1,1	28,2
Ширина чашичних листића		ШЧ_	1,8	1,1	2,6	0,4	21,0	1,5	0,6	2,4	0,5	31,6	1,4	0,8	3,2	0,5	36,3
Број сегмената крунице		БСК_	14,0	11,0	18,0	2,0	14,8	13,0	9,0	15,0	1,6	12,4	11,0	9,0	14,0	1,1	9,8
Дужина круничних листића		ДКЛ_	11,3	8,5	15,9	1,7	15,2	10,6	7,8	14,4	1,6	15,2	9,5	5,7	14,9	1,7	17,9
Ширина круничних листића		ШКЛ_	2,4	1,5	3,4	0,4	16,6	2,4	1,5	6,0	0,7	30,9	2,1	1,5	3,1	0,4	20,5
Број прашника		БрП_	27,0	22,0	36,0	4,0	14,8	25,0	18,0	30,0	2,9	11,8	23,0	18,0	28,0	2,5	11,1
Дужина филамената краћих прашника		ДКФ_	5,0	3,3	6,0	0,6	12,3	5,0	3,5	6,8	0,8	16,6	4,7	3,4	5,8	0,6	12,9
Дужина филамената дужих прашника		ДДФ_	5,7	4,0	6,8	0,6	10,8	5,5	4,0	6,9	0,7	13,1	5,3	3,9	6,4	0,6	12,0
Број карпела		БрК_	13,0	8,0	17,0	2,2	17,0	12,0	9,0	15,0	1,3	11,2	11,0	9,0	14,0	1,2	10,4
Дужина карпела		ДК_	5,8	3,8	7,3	0,7	11,7	5,5	4,4	6,6	0,6	10,5	5,1	3,8	6,6	0,6	12,5
Ширина карпела		ШК_	2,4	1,6	3,0	0,3	14,6	2,2	1,1	3,0	0,4	18,0	1,9	1,5	2,6	0,3	16,0
Број нектарија		БрН_	13,0	10,0	19,0	2,3	17,2	12,0	9,0	17,0	1,5	12,7	11,0	9,0	14,0	1,2	11,0
Дужина нектарија		ДН_	0,7	0,5	1,0	0,1	17,1	0,7	0,3	1,1	0,2	25,8	0,5	0,3	1,2	0,2	29,6
Висина нектарија		ВН_	0,4	0,2	0,6	0,1	31,0	0,4	0,2	0,7	0,1	32,7	0,3	0,2	0,6	0,1	28,9
Размак између нектарија		РН_	0,3	0,2	0,6	0,1	24,2	0,3	0,1	0,8	0,1	34,5	0,3	0,1	0,6	0,1	29,0

Прилог 2-6. Вредности дескриптивних статистичких параметара квантитативних карактеристика епидермалних структура региона розете таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. ciliosum</i>					<i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i>					<i>S. jakucsii</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-РЛ	142,8	81,4	231,6	29,8	20,9	148,6	125,6	171,4	14,2	9,6	136,5	107,9	176,3	18,4	13,5
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-РЛ	66,7	37,6	99,4	13,2	19,9	73,6	62,9	89,0	8,3	11,3	67,8	54,8	77,5	6,1	9,1
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине (1 mm ²)	БЕРЛ	167,7	83,9	309,1	57,4	34,2	116,6	70,8	157,7	26,9	23,1	175,5	97,1	247,6	44,2	25,2
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-РЛ	30,1	22,5	41,6	4,2	13,8	29,4	25,1	34,1	2,5	8,7	28,4	24,1	34,4	2,5	8,8
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-РЛ	8,2	5,5	11,8	1,2	15,0	8,0	5,3	11,5	1,8	22,4	7,6	5,3	9,8	1,2	16,1
Број стома на лицу по јединици површине (1 mm ²)	БСРЛ	44,8	13,3	108,1	22,4	50,0	41,7	25,1	68,5	11,1	26,6	31,5	17,3	55,4	12,9	41,1
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-РЛ	169,3	105,6	260,0	38,6	22,8	197,0	155,0	261,3	34,6	17,6	192,8	156,6	217,9	15,6	8,1
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-РЛ	28,0	9,8	60,3	10,2	36,3	24,2	7,0	38,5	9,2	37,9	16,9	13,3	23,6	3,2	18,7
Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-РН	148,3	89,9	223,3	31,1	21,0	144,5	111,7	160,7	13,6	9,4	147,0	123,5	169,9	14,5	9,9
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-РН	62,6	39,9	98,5	12,9	20,6	66,7	52,3	83,0	8,5	12,7	60,2	40,6	74,1	9,4	15,6
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине (1 mm ²)	БЕРН	168,9	91,6	326,6	47,6	28,2	109,8	61,9	161,9	34,3	31,2	184,0	125,2	230,2	33,2	18,0
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-РН	29,7	21,3	39,7	4,0	13,6	28,7	24,4	33,9	3,0	10,4	29,2	24,3	34,9	3,1	10,6
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-РН	8,5	4,9	14,8	1,9	21,8	8,4	6,5	10,2	1,1	13,7	8,0	6,3	10,7	1,2	14,9
Број стома на наличју по јединици површине (1 mm ²)	БСРН	46,8	15,4	95,8	21,4	45,7	37,4	20,4	53,4	10,3	27,5	32,8	13,6	52,4	10,9	33,2
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-РН	187,7	89,4	349,9	53,6	28,6	207,4	173,0	257,4	28,5	13,7	210,8	166,4	238,2	22,4	10,6
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-РН	29,3	15,8	49,1	7,6	26,0	23,3	13,9	33,4	6,3	27,1	22,6	13,0	41,6	8,3	36,6
Дужина маргиналних трихома*	ДЖ-МР	1,9	0,8	3,5	0,7	33,7	1,8	1,0	2,7	0,6	31,5	2,0	1,5	2,7	0,3	16,5
Дужина апикалних трихома*	ДАР	1,0	0,4	2,7	0,5	45,2	1,3	0,6	2,1	0,5	42,8	1,7	1,1	2,1	0,3	19,6
		<i>S. jakucsii</i> x <i>marmoreum</i>					<i>S. galicicum</i>					<i>S. klepa</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-РЛ	111,0	85,2	138,4	15,0	13,5	179,0	143,5	213,9	22,4	12,5	116,9	56,9	170,9	24,0	20,5
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-РЛ	52,1	40,3	68,7	6,5	12,5	82,3	65,9	116,7	14,8	18,0	60,9	37,2	82,4	13,5	22,2
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине (1 mm ²)	БЕРЛ	187,1	130,5	244,5	34,9	18,6	132,0	80,4	183,2	29,5	22,3	198,1	86,7	394,8	72,8	36,8
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-РЛ	28,4	25,0	32,1	2,0	6,9	33,6	28,7	43,9	3,6	10,6	32,7	24,5	42,3	3,5	10,8
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-РЛ	6,8	5,5	9,1	1,0	14,9	10,4	7,4	12,6	1,3	12,5	11,1	7,0	16,5	1,9	17,1
Број стома на лицу по јединици површине (1 mm ²)	БСРЛ	56,1	43,2	79,0	9,0	16,1	34,1	12,1	58,0	15,2	44,7	42,7	12,5	91,7	21,4	50,1
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-РЛ	125,8	91,8	175,7	26,2	20,8	181,3	110,8	247,8	33,8	18,6	146,4	82,3	206,4	27,6	18,9
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-РЛ	28,1	16,5	41,5	7,8	27,9	21,9	17,3	38,8	5,3	24,2	29,9	9,8	54,1	12,2	40,8

Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-РН	115,5	101,1	134,3	9,6	8,3	185,8	143,3	237,4	25,9	13,9	112,7	84,5	164,5	19,7	17,5
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-РН	53,1	41,6	60,1	5,1	9,6	78,6	56,8	93,4	10,1	12,9	50,4	35,4	70,7	9,3	18,4
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине (1 mm ²)	БЕРН	165,4	92,6	208,4	28,5	17,2	126,2	79,6	172,7	21,9	17,4	217,0	111,8	361,0	64,3	29,6
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-РН	26,9	19,6	34,1	3,4	12,5	32,1	27,9	36,3	2,5	7,8	31,0	23,5	44,1	4,1	13,1
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-РН	6,7	5,0	8,2	1,0	14,4	9,3	7,0	11,4	1,3	14,3	11,4	6,9	16,9	2,2	19,2
Број стома на наличју по јединици површине (1 mm ²)	БСРН	51,4	24,8	76,0	12,9	25,0	34,3	19,5	47,9	9,7	28,2	38,2	15,1	71,1	16,5	43,3
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-РН	138,4	83,8	190,6	37,3	26,9	158,3	97,2	189,1	24,6	15,5	256,6	160,7	502,8	75,3	29,3
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-РН	25,5	17,3	35,8	6,4	25,1	23,2	17,7	28,9	3,2	13,6	37,0	10,6	61,0	14,4	38,9
Дужина маргиналних трихома*	ДЖ-МР	0,7	0,4	0,9	0,2	27,0	1,2	0,8	1,5	0,2	19,7	2,8	2,0	3,7	0,5	17,3
Дужина апикалних трихома*	ДАР	0,4	0,2	1,1	0,3	61,3	0,7	0,4	1,0	0,2	21,9	1,6	0,6	3,2	0,5	32,3

		<i>S. octopodes</i>					
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-РЛ	118,2	59,4	172,5	24,1	20,3	
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-РЛ	58,7	34,1	88,3	12,0	20,5	
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине (1 mm ²)	БЕРЛ	195,6	72,6	331,7	48,7	24,9	
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-РЛ	25,5	17,6	33,6	3,0	11,9	
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-РЛ	7,4	3,7	11,7	1,5	20,4	
Број стома на лицу по јединици површине (1 mm ²)	БСРЛ	47,1	13,4	82,7	16,8	35,6	
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-РЛ	159,6	58,2	240,2	46,3	29,0	
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-РЛ	34,5	5,1	85,1	17,2	49,8	
Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-РН	113,2	74,9	165,1	19,6	17,3	
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-РН	53,7	29,0	82,5	11,4	21,2	
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине (1 mm ²)	БЕРН	209,1	117,0	327,6	46,8	22,4	
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-РН	25,3	17,0	38,2	3,6	14,4	
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-РН	7,2	5,0	11,0	1,3	17,8	
Број стома на наличју по јединици површине (1 mm ²)	БСРН	46,2	18,8	88,8	15,1	32,8	
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-РН	203,1	114,9	279,0	38,4	18,9	
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-РН	36,9	14,0	61,5	12,4	33,5	
Дужина маргиналних трихома*	ДЖ-МР	0,9	0,4	1,6	0,2	26,0	
Дужина апикалних трихома*	ДАР	0,6	0,3	1,3	0,2	33,3	

* изражено у mm.

Прилог 2-7. Вредности дескриптивних статистичких параметара квантитативних карактеристика епидермалних структура региона стабла таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. ciliosum</i>					<i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i>					<i>S. jakucsii</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-СЛ	143,8	96,4	206,3	23,2	16,1	153,6	118,9	191,2	21,2	13,8	138,5	115,6	155,3	16,6	12,0
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-СЛ	66,0	36,6	100,9	13,3	20,1	70,6	54,5	96,8	11,4	16,1	56,8	48,9	65,9	9,0	15,8
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине (1 mm ²)	БЕСЛ	137,0	80,6	239,8	37,7	27,5	117,5	82,3	158,1	23,4	19,9	177,7	150,6	199,4	21,1	11,9
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-СЛ	30,3	23,3	40,2	3,9	13,0	27,5	23,2	31,2	2,5	9,1	28,4	26,9	29,3	1,0	3,7
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-СЛ	8,3	5,7	13,6	1,3	16,0	7,7	5,6	9,0	1,0	13,5	7,2	5,7	8,1	1,1	15,0
Број стома на лицу по јединици површине (1 mm ²)	БССЛ	37,8	12,4	77,0	14,5	38,2	21,2	13,2	30,3	5,0	23,4	31,6	27,0	36,2	4,5	14,3
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-СЛ	182,5	100,2	264,6	40,0	21,9	200,9	149,3	257,0	33,4	16,6	170,6	100,6	214,4	48,9	28,7
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-СЛ	22,2	8,9	41,4	7,9	35,6	20,6	8,5	37,4	8,8	42,6	24,8	16,2	30,7	6,9	27,9
Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-СН	145,6	98,2	219,1	23,6	16,2	153,7	130,6	167,7	11,8	7,7	143,8	107,3	175,5	30,2	21,0
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-СН	62,1	31,9	101,3	13,2	21,3	69,7	55,4	91,6	9,6	13,7	64,5	47,6	71,5	11,3	17,6
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине (1 mm ²)	БЕСН	144,3	90,5	275,7	39,3	27,2	131,3	87,8	190,7	27,1	20,6	199,6	164,0	230,7	32,9	16,5
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-СН	31,1	22,6	39,5	3,9	12,6	28,6	24,7	32,9	2,5	8,8	27,7	25,8	30,1	2,0	7,1
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-СН	8,5	5,8	12,6	1,4	16,1	8,1	5,8	11,5	1,6	19,6	8,0	7,0	8,9	0,9	10,9
Број стома на наличју по јединици површине (1 mm ²)	БССН	39,7	10,5	73,8	14,0	35,2	21,4	9,9	41,0	7,1	33,2	29,1	25,1	36,4	5,1	17,6
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-СН	193,9	84,6	280,1	42,0	21,7	220,1	159,0	260,2	28,5	13,0	218,4	178,3	243,7	28,2	12,9
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-СН	24,7	9,1	48,9	10,6	42,7	20,5	4,2	37,3	8,6	42,0	26,2	22,3	32,8	4,9	18,8
Дужина маргиналних трихома*	ДЖ-МС	1,4	0,5	2,5	0,5	38,8	1,1	0,8	1,7	0,3	22,7	0,9	0,6	1,2	0,3	38,3
Дужина апикалних трихома*	ДАС	0,6	0,3	1,5	0,2	39,5	0,7	0,4	1,2	0,2	30,6	1,0	0,7	1,4	0,3	32,7
		<i>S. jakucsii</i> x <i>marmoreum</i>					<i>S. galicicum</i>					<i>S. klepa</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-СЛ	123,1	83,6	192,3	25,0	20,3	177,9	148,5	208,0	16,9	9,5	150,9	116,5	185,4	23,8	15,8
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-СЛ	57,5	43,8	91,2	12,5	21,8	92,7	74,4	109,8	9,9	10,7	69,1	56,2	76,9	6,7	9,6
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине (1 mm ²)	БЕСЛ	158,7	105,2	221,2	36,7	23,2	96,9	69,5	148,1	24,4	25,2	138,7	101,6	171,8	16,3	11,8
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-СЛ	27,9	17,9	35,5	4,5	16,0	39,9	33,3	46,5	3,4	8,6	32,2	25,1	40,1	4,5	14,1
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-СЛ	8,2	6,1	11,5	1,7	20,3	12,8	6,8	17,7	2,8	22,2	8,6	6,6	11,1	1,4	16,5
Број стома на лицу по јединици површине (1 mm ²)	БССЛ	41,9	25,2	57,2	9,3	22,1	21,3	9,8	29,6	5,4	25,3	27,0	18,8	35,8	4,7	17,3
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-СЛ	141,7	107,4	205,0	31,3	22,1	199,4	169,6	258,0	23,3	11,7	165,2	120,9	219,4	27,5	16,6
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-СЛ	32,4	18,8	70,9	12,4	38,4	12,2	5,6	17,7	3,0	25,1	19,2	12,9	27,5	4,3	22,5

Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-СН	122,4	99,8	155,4	19,1	15,6	154,2	118,3	196,7	23,4	15,2	139,5	116,2	191,7	18,5	13,3
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-СН	56,4	44,0	66,5	5,8	10,3	72,9	53,0	88,5	10,5	14,4	60,7	46,2	84,9	10,1	16,6
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине (1 mm ²)	БЕСН	163,1	124,1	228,7	33,4	20,5	114,0	77,5	138,7	21,6	19,0	165,9	108,2	220,7	31,8	19,2
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-СН	28,4	22,0	34,3	4,0	14,1	40,3	31,8	53,4	5,9	14,7	33,8	28,6	42,7	3,8	11,4
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-СН	8,0	6,1	9,4	0,9	10,7	12,1	8,4	16,1	2,5	20,4	9,9	8,2	16,8	2,2	22,2
Број стома на наличју по јединици површине (1 mm ²)	БССН	42,7	31,1	56,9	7,8	18,4	20,6	6,3	27,8	6,0	29,1	31,4	21,1	46,0	7,4	23,4
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-СН	130,6	100,3	214,5	30,3	23,2	226,9	187,9	266,4	19,8	8,7	212,4	142,0	310,9	42,1	19,8
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-СН	30,9	17,9	40,6	6,0	19,4	18,8	5,4	27,0	6,2	33,2	25,8	16,9	40,9	7,6	29,5
Дужина маргиналних трихома*	ДЖ-МС	0,6	0,3	1,0	0,2	37,0	1,0	0,8	1,6	0,2	20,0	1,2	0,9	1,6	0,2	14,8
Дужина апикалних трихома*	ДАС	0,5	0,3	1,0	0,2	35,2	0,9	0,6	1,2	0,2	19,6	0,9	0,4	1,1	0,2	25,1

		<i>S. octopodes</i>					
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-СЛ	145,1	98,2	235,6	25,7	17,7	
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-СЛ	70,1	45,3	101,5	12,9	18,5	
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине (1 mm ²)	БЕСЛ	125,0	67,5	489,8	68,0	54,4	
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-СЛ	29,6	21,6	39,6	3,5	11,8	
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-СЛ	9,4	6,8	52,8	7,2	77,0	
Број стома на лицу по јединици површине (1 mm ²)	БССЛ	30,1	9,9	72,6	12,4	41,3	
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-СЛ	174,6	101,2	247,0	39,9	22,8	
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-СЛ	20,2	12,1	32,3	5,7	28,2	
Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-СН	146,2	113,2	181,5	17,4	11,9	
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-СН	64,2	43,1	83,6	10,7	16,7	
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине (1 mm ²)	БЕСН	127,0	80,3	192,6	30,9	24,3	
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-СН	30,0	21,2	38,0	3,8	12,7	
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-СН	7,4	4,9	10,3	1,3	17,7	
Број стома на наличју по јединици површине (1 mm ²)	БССН	28,8	13,3	50,8	8,7	30,1	
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-СН	229,8	137,6	320,8	41,3	18,0	
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-СН	21,1	7,0	36,2	6,2	29,5	
Дужина маргиналних трихома*	ДЖ-МС	0,8	0,5	1,4	0,2	29,7	
Дужина апикалних трихома*	ДАС	0,5	0,2	1,2	0,2	36,9	

* изражено у mm.

Прилог 2-8. Вредности дескриптивних статистичких параметара квантитативних карактеристика епидермалних структура региона цвасти и цветова таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. ciliosum</i>					<i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i>					<i>S. jakucsii</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина трихома у горњем делу лица брактеје*	ДЖ-ГЛБ	189,3	102,4	255,2	35,8	18,9	197,6	132,0	246,5	39,2	19,9	160,7	83,9	203,1	55,0	34,2
Дужина трихома у горњем делу наличја брактеје*	ДЖ-ГНБ	225,7	154,1	335,6	32,7	14,5	251,2	165,8	353,6	61,0	24,3	225,1	215,7	235,5	8,6	3,8
Дужина маргиналних трихома брактеја	ДЖ-МБ	0,7	0,2	1,5	0,2	37,4	0,5	0,3	0,8	0,2	31,7	0,5	0,3	0,7	0,2	37,0
Дужина апикалних трихома брактеја	ДАБ	0,4	0,2	1,0	0,2	36,3	0,6	0,3	0,9	0,2	26,3	0,4	0,2	0,6	0,1	33,9
Дужина маргиналних трихома централних круничних листића	ДЖ-МЦК	0,3	0,2	0,6	0,1	24,2	0,3	0,2	0,5	0,1	30,1	0,1	0,1	0,2	0,0	29,1
Дужина маргиналних трихома средњих круничних листића	ДЖ-МСК	0,3	0,1	0,8	0,1	37,8	0,3	0,1	0,4	0,1	32,9	0,3	0,2	0,4	0,1	27,1
Дужина маргиналних трихома маргиналних круничних листића	ДЖ-ММК	0,3	0,2	0,6	0,1	26,0	0,3	0,2	0,5	0,1	22,1	0,1	0,1	0,2	0,0	28,8
Дужина трихома апикалног дела централних круничних листића	ДЖ-АЦК	0,3	0,1	0,6	0,1	37,9	0,3	0,1	0,5	0,1	35,7	0,2	0,2	0,2	0,0	5,1
Дужина трихома апикалног дела средњих круничних листића	ДЖ-АСК	0,3	0,2	0,5	0,1	25,6	0,3	0,1	0,5	0,1	33,7	0,2	0,1	0,2	0,1	32,1
Дужина трихома апикалног дела маргиналних круничних листића	ДЖ-АМК	0,2	0,1	0,5	0,1	36,1	0,2	0,1	0,4	0,1	35,9	0,2	0,1	0,3	0,1	32,1
Дужина трихома централних филамената	ДЖ-ЦФ	0,2	0,1	0,4	0,1	28,9	0,3	0,2	0,4	0,1	23,7	0,6	0,5	0,6	0,1	10,0
Дужина трихома средњих филамената	ДЖ-СФ	0,2	0,1	0,5	0,1	32,7	0,2	0,2	0,4	0,1	21,3	0,4	0,4	0,5	0,1	21,1
Дужина трихома маргиналних филамената	ДЖ-МФ	0,2	0,1	0,5	0,1	36,0	0,2	0,2	0,3	0,0	19,2	0,4	0,2	0,5	0,1	30,5
		<i>S. jakucsii</i> x <i>marmoreum</i>					<i>S. galicicum</i>					<i>S. klepa</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина трихома у горњем делу лица брактеје*	ДЖ-ГЛБ	162,7	123,2	232,5	26,1	16,0	170,0	131,8	204,7	21,8	12,8	164,6	102,3	342,8	54,7	33,2
Дужина трихома у горњем делу наличја брактеје*	ДЖ-ГНБ	187,8	136,1	262,2	34,7	18,5	239,5	195,9	311,2	30,4	12,7	223,6	152,8	326,8	41,0	18,3
Дужина маргиналних трихома брактеја	ДЖ-МБ	0,3	0,1	0,4	0,1	24,5	0,6	0,4	0,8	0,1	19,6	0,5	0,3	0,8	0,1	26,4
Дужина апикалних трихома брактеја	ДАБ	0,2	0,2	0,4	0,1	27,0	0,4	0,3	0,6	0,1	18,9	0,5	0,2	0,9	0,2	38,9
Дужина маргиналних трихома централних круничних листића	ДЖ-МЦК	0,2	0,1	0,3	0,1	31,5	0,3	0,2	0,6	0,1	33,1	0,3	0,2	0,7	0,1	42,3
Дужина маргиналних трихома средњих круничних листића	ДЖ-МСК	0,2	0,1	0,3	0,0	26,2	0,3	0,1	0,3	0,1	23,9	0,3	0,2	0,4	0,1	27,6
Дужина маргиналних трихома маргиналних круничних листића	ДЖ-ММК	0,2	0,1	0,3	0,0	23,9	0,3	0,2	0,4	0,1	25,4	0,2	0,1	0,3	0,1	25,3
Дужина трихома апикалног дела централних круничних листића	ДЖ-АЦК	0,2	0,1	0,4	0,1	44,7	0,3	0,2	0,4	0,1	20,2	0,3	0,1	0,4	0,1	25,0
Дужина трихома апикалног дела средњих круничних листића	ДЖ-АСК	0,2	0,1	0,2	0,0	23,2	0,2	0,2	0,4	0,0	21,2	0,3	0,2	0,5	0,1	32,4
Дужина трихома апикалног дела маргиналних круничних листића	ДЖ-АМК	0,2	0,1	0,3	0,1	30,2	0,2	0,2	0,3	0,1	21,4	0,2	0,1	0,4	0,1	34,6
Дужина трихома централних филамената	ДЖ-ЦФ	0,2	0,1	0,3	0,0	24,2	0,3	0,1	0,5	0,1	23,4	0,3	0,2	0,4	0,1	20,9
Дужина трихома средњих филамената	ДЖ-СФ	0,2	0,1	0,3	0,0	20,3	0,3	0,2	0,5	0,1	21,6	0,3	0,2	0,5	0,1	26,6
Дужина трихома маргиналних филамената	ДЖ-МФ	0,2	0,1	0,2	0,0	17,4	0,3	0,2	0,4	0,0	15,2	0,3	0,2	0,5	0,1	30,9

		<i>S. octopodes</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина трихома у горњем делу лица брактеје*	ДЖ-ГЛБ	194,6	126,8	279,5	38,6	19,8
Дужина трихома у горњем делу наличја брактеје*	ДЖ-ГНБ	243,8	162,5	311,2	36,7	15,1
Дужина маргиналних трихома брактеја	ДЖ-МБ	0,6	0,2	1,4	0,3	44,9
Дужина апикалних трихома брактеја	ДАБ	0,4	0,2	1,2	0,2	47,0
Дужина маргиналних трихома централних круничних листића	ДЖ-МЦК	0,4	0,2	0,6	0,1	24,6
Дужина маргиналних трихома средњих круничних листића	ДЖ-МСК	0,4	0,2	0,7	0,1	31,6
Дужина маргиналних трихома маргиналних круничних листића	ДЖ-ММК	0,3	0,2	0,5	0,1	17,3
Дужина трихома апикалног дела централних круничних листића	ДЖ-АЦК	0,3	0,1	0,8	0,2	62,1
Дужина трихома апикалног дела средњих круничних листића	ДЖ-АСК	0,3	0,1	0,9	0,2	67,8
Дужина трихома апикалног дела маргиналних круничних листића	ДЖ-АМК	0,3	0,1	0,7	0,1	51,8
Дужина трихома централних филамената	ДЖ-ЦФ	0,3	0,2	0,4	0,1	27,4
Дужина трихома средњих филамената	ДЖ-СФ	0,3	0,1	0,5	0,1	30,6
Дужина трихома маргиналних филамената	ДЖ-МФ	0,2	0,1	0,4	0,1	26,0

* изражено у μm .Прилог 2-9. Вредности дескриптивних статистичких параметара квантитативних карполошких карактеристика таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. ciliosum</i>					<i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i>					<i>S. jakucsii</i>					<i>S. jakucsii</i> x <i>marmoreum</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина плода	ДП	5,4	4,0	7,5	0,7	12,8	5,9	5,3	6,7	0,4	6,6	4,1	3,4	4,7	0,6	13,8	5,3	4,7	6,2	0,4	8,1
Ширина плода	ШП	1,7	1,1	2,3	0,3	14,8	1,5	1,3	1,9	0,2	11,3	1,8	1,6	2,2	0,3	14,0	1,8	1,6	2,2	0,2	8,8
Дужина семена	ДС	0,8	0,5	1,0	0,1	15,1	0,8	0,7	0,9	0,1	7,0	0,7	0,7	0,8	0,1	8,1	0,8	0,8	0,9	0,0	4,1
Ширина семена	ШС	0,4	0,2	0,5	0,1	20,2	0,4	0,4	0,4	0,0	5,6	0,4	0,3	0,4	0,0	10,1	0,4	0,4	0,4	0,0	5,2
		<i>S. galicicum</i>					<i>S. klepa</i>					<i>S. octopodes</i>									
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)					
Дужина плода	ДП	4,7	4,1	5,3	0,4	8,4	6,6	5,5	8,5	1,0	15,1	5,0	4,1	5,9	0,4	8,3					
Ширина плода	ШП	2,1	1,3	2,4	0,3	13,8	2,1	1,8	2,5	0,2	11,2	1,9	1,3	2,6	0,3	17,2					
Дужина семена	ДС	0,7	0,6	0,7	0,0	5,9	0,7	0,5	0,8	0,1	10,1	0,7	0,6	0,9	0,1	10,6					
Ширина семена	ШС	0,3	0,2	0,3	0,0	8,3	0,3	0,2	0,4	0,1	15,9	0,3	0,2	0,4	0,0	13,5					

Прилог 2-10. Вредности дескриптивних статистичких параметара квантитативних карактеристика поленових зрна таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. ciliosum</i>					<i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i>					<i>S. jakucsii</i>					<i>S. jakucsii</i> x <i>marmoreum</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Поларни дијаметар	П	18,8	10,7	26,9	3,3	17,8	19,3	13,7	23,3	3,3	17,3	20,2	15,6	26,7	2,7	13,3	20,2	16,3	26,2	2,2	11,0
Екваторијални дијаметар	Е	21,5	14,3	32,5	3,1	14,2	21,6	15,1	26,1	3,1	14,2	22,3	17,9	29,0	2,5	11,2	24,1	19,1	29,7	2,2	9,2
Однос поларног и екваторијалног дијаметра	П/Е	1,2	0,8	2,3	0,2	19,9	1,1	0,8	1,5	0,2	16,4	1,1	0,8	1,5	0,2	16,6	1,2	0,9	1,6	0,2	15,6
		<i>S. galicicum</i>					<i>S. klepa</i>					<i>S. octopodes</i>									
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)					
Поларни дијаметар	П	21,9	16,0	28,1	3,0	13,6	20,2	15,9	24,4	1,8	9,0	19,7	13,9	24,9	1,9	9,6					
Екваторијални дијаметар	Е	25,9	21,2	34,1	3,3	12,9	22,1	18,6	27,0	2,0	9,3	21,6	17,8	27,2	1,7	7,9					
Однос поларног и екваторијалног дијаметра	П/Е	1,2	0,8	1,7	0,2	19,6	1,1	0,8	1,6	0,2	15,9	1,1	0,8	1,6	0,1	12,7					

Прилог 2-11. Вредности дескриптивних статистичких параметара квантитативних карактеристика региона розете таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. kindingeri</i>					<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>					<i>S. leucanthum</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дијаметар розете*	ДР	4,5	3,1	7,1	1,0	21,8	4,3	2,6	7,6	1,3	29,1	5,4	2,8	9,8	2,4	43,5
Дужина доњег дела листа розете	ДДР	30,3	16,8	42,6	5,6	18,7	26,2	3,9	55,1	12,6	48,3	36,9	17,8	69,2	16,4	44,6
Дужина горњег дела листа розете	ГДР	7,6	4,8	9,6	1,1	14,3	7,4	4,1	12,1	1,8	24,9	7,6	3,1	15,0	3,6	47,5
Ширина листа розете	ШЛР	8,9	6,2	12,4	1,4	16,2	7,9	4,4	14,7	2,6	33,3	11,2	5,6	20,7	4,7	42,5
Дебљина листа розете	ДБЛР	2,8	1,9	3,7	0,4	15,0	2,4	1,0	3,7	0,8	32,5	3,6	1,3	17,5	2,1	58,4
		<i>S. ruthenicum</i>					<i>S. zeleborii</i>									
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)					
Дијаметар розете*	ДР	5,5	3,0	8,5	1,2	22,0	4,6	1,5	8,0	1,4	30,1					
Дужина доњег дела листа розете	ДДР	26,0	7,5	55,0	10,4	39,8	23,5	10,8	46,6	8,2	35,0					
Дужина горњег дела листа розете	ГДР	8,0	4,7	12,0	1,6	20,1	8,4	5,5	12,8	1,7	20,0					
Ширина листа розете	ШЛР	9,8	5,9	16,1	1,9	19,6	10,7	7,1	16,2	1,9	17,6					
Дебљина листа розете	ДБЛР	3,3	1,7	5,8	0,8	24,0	3,2	2,1	4,4	0,5	15,5					

* изражено у см.

Прилог 2-12. Вредности дескриптивних статистичких параметара квантитативних карактеристика региона стабла таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. kindingeri</i>					<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>					<i>S. leucanthum</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Висина биљке*	ВБ	17,8	8,8	25,5	4,0	22,5	22,1	4,3	39,5	6,9	31,2	24,1	11,1	37,1	7,3	30,4
Дијаметар стабла у централном делу	ДС	5,4	3,0	7,8	1,1	21,0	4,8	2,4	7,2	1,2	23,9	5,0	2,0	9,9	2,1	40,9
Дужина интернодуса у доњем делу стабла	ДиД	8,5	1,7	18,2	4,3	50,5	8,1	2,1	19,2	4,1	50,6	10,1	2,4	18,8	4,3	42,0
Дужина интернодуса у горњем делу стабла	ДиГ	8,0	2,8	14,7	3,1	38,8	8,0	2,6	14,1	2,6	32,6	9,1	4,0	15,5	2,9	31,8
Дужина доњег листа стабла	ДДЛ	30,5	15,3	43,2	5,5	17,9	30,2	12,4	49,2	11,1	36,8	35,0	19,2	74,8	14,3	40,7
Ширина доњег листа стабла	ШДЛ	8,6	5,9	11,7	1,4	15,8	6,7	4,0	11,2	1,6	24,6	8,8	5,4	16,0	2,9	32,8
Дебљина доњег листа стабла	ДбДЛ	3,2	1,8	4,3	0,6	19,1	2,4	1,3	3,7	0,5	22,7	3,0	0,9	9,5	1,5	48,7
Дужина средњег листа стабла	ДСЛ	28,3	14,6	40,5	5,5	19,3	25,3	10,8	41,7	8,4	33,3	31,8	18,5	56,2	10,2	32,1
Ширина средњег листа стабла	ШСЛ	8,2	5,4	11,9	1,7	21,2	6,3	3,6	10,0	1,7	27,0	7,9	3,8	15,4	2,5	31,9
Дебљина средњег листа стабла	ДбСЛ	2,8	1,1	3,9	0,6	21,6	2,2	1,2	3,5	0,5	24,2	2,9	0,8	8,9	1,5	53,8
Дужина горњег листа стабла	ДГЛ	22,4	11,9	29,5	4,3	19,2	19,3	9,0	37,7	6,2	32,1	22,6	12,6	38,4	7,4	32,9
Ширина горњег листа стабла	ШГЛ	5,7	3,2	8,8	1,5	26,0	4,8	2,1	9,1	1,6	33,1	5,4	2,7	9,3	2,2	40,5
Дебљина горњег листа стабла	ДбГЛ	1,9	1,0	2,6	0,4	21,5	1,6	0,7	2,7	0,5	28,6	1,6	0,7	3,0	0,6	37,8
		<i>S. ruthenicum</i>					<i>S. zeleborii</i>									
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)					
Висина биљке*	ВБ	23,5	6,2	46,1	7,7	32,8	18,4	9,6	31,0	5,0	27,0					
Дијаметар стабла у централном делу	ДС	6,5	3,0	10,6	1,7	26,5	6,2	3,4	9,4	1,5	23,4					
Дужина интернодуса у доњем делу стабла	ДиД	6,6	2,6	13,1	2,4	36,4	7,7	2,8	17,9	3,8	49,6					
Дужина интернодуса у горњем делу стабла	ДиГ	7,5	2,7	13,2	2,5	33,8	6,4	2,0	16,5	2,7	41,7					
Дужина доњег листа стабла	ДДЛ	38,9	20,4	63,5	9,0	23,2	33,0	20,2	55,3	7,3	22,2					
Ширина доњег листа стабла	ШДЛ	10,1	4,9	15,7	2,0	19,6	9,5	5,4	14,2	2,1	21,7					
Дебљина доњег листа стабла	ДбДЛ	4,0	1,9	5,7	0,9	22,4	3,1	1,5	4,9	0,8	25,7					
Дужина средњег листа стабла	ДСЛ	32,2	21,5	48,2	6,4	19,8	30,1	18,0	51,6	6,7	22,3					
Ширина средњег листа стабла	ШСЛ	8,9	5,5	14,2	1,9	22,0	8,3	5,2	13,2	2,0	24,0					
Дебљина средњег листа стабла	ДбСЛ	3,3	1,7	5,1	0,8	25,9	2,7	1,3	4,6	0,7	26,0					
Дужина горњег листа стабла	ДГЛ	25,0	11,7	45,7	7,3	29,0	21,5	11,1	36,5	4,5	20,8					
Ширина горњег листа стабла	ШГЛ	6,8	2,8	12,5	2,0	29,6	5,3	2,3	10,1	1,5	29,1					
Дебљина горњег листа стабла	ДбГЛ	2,2	1,2	4,2	0,8	34,1	1,5	0,9	2,4	0,4	24,5					

* изражено у cm.

Прилог 2-13. Вредности дескриптивних статистичких параметара квантитативних карактеристика региона цвасти и цветова таксона *S. ruthenicum* КОМПЛЕКСА.

<i>S. kindingeri</i>		Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Карактеристике цвасти	Акр.					
Дужина главне цвасти	ДГЦ	48,3	16,2	95,0	19,1	39,5
Ширина главне цвасти	ШГЦ	65,9	18,9	165,0	22,5	34,2
Број бочних грана цвасти	ББЦ	1,0	1,0	1,0	0,0	0,0
Дужина бочних грана цвасти	ДБЦ	37,9	14,1	79,5	21,6	57,1
Број цветова у цвасти	БЦЦ	37,0	15,0	71,0	12,4	34,0
Дужина брактеја	ДБ	7,8	3,6	13,0	2,1	27,1
Ширина брактеја	ШБ	1,5	0,5	3,4	0,5	36,2
Дебљина брактеја	ДББ	0,7	0,3	1,2	0,2	28,6
Угао грањања цвасти у фази цветања	УГЦ	36,6	19,0	72,5	12,2	33,2
Угао грањања цвасти у фази плода	УГП	20,6	13,3	34,0	5,9	28,6

Карактеристике цвета		ЦЕНТРАЛНИ (Ц)					СРЕДЊИ (С)					МАРГИНАЛНИ (М)				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина цветне дршке	ДД_	1,7	0,0	7,0	1,1	67,4	1,1	0,0	4,4	0,9	84,8	0,9	0,0	2,4	0,6	65,3
Дијаметар цвета	ДЦ_	24,2	18,3	28,2	2,5	10,2	21,7	18,2	26,9	2,4	10,9	20,1	13,5	24,5	2,8	13,8
Број сегмената чашице	БСЧ_	14,0	11,0	16,0	1,1	7,8	13,0	10,0	15,0	1,2	9,4	12,0	10,0	15,0	1,1	8,7
Дужина чашичних листића	ДЧ_	4,3	3,1	5,7	0,6	14,9	3,8	2,4	5,6	0,7	17,6	3,1	2,2	4,0	0,6	18,2
Ширина чашичних листића	ШЧ_	1,7	1,0	2,3	0,2	14,9	1,4	1,0	2,0	0,3	17,5	1,2	0,9	1,6	0,2	13,7
Број сегмената крунице	БСК_	14,0	10,0	16,0	1,2	8,6	13,0	10,0	28,0	2,6	19,3	12,0	10,0	14,0	1,0	8,3
Дужина круничних листића	ДКЛ_	10,2	8,2	12,4	0,9	8,7	9,5	7,7	12,8	1,1	11,7	8,7	5,6	11,2	1,4	16,1
Ширина круничних листића	ШКЛ_	2,0	1,6	2,4	0,2	10,9	1,8	1,3	2,2	0,2	13,6	1,7	1,1	2,4	0,3	18,0
Број прашника	БрП_	3,3	2,0	3,9	0,4	12,2	3,1	2,2	4,5	0,5	16,6	3,0	1,8	4,2	0,6	20,6
Дужина филамената краћих прашника	ДКФ_	26,0	14,0	32,0	3,0	11,5	26,0	14,0	30,0	2,9	11,2	24,0	20,0	28,0	2,1	8,7
Дужина филамената дужих прашника	ДДФ_	5,0	3,7	6,1	0,5	10,2	4,7	3,6	6,0	0,6	12,6	4,3	2,6	6,0	0,7	15,9
Број карпела	БрК_	5,9	4,3	7,0	0,5	8,9	5,4	4,4	6,7	0,5	10,0	5,0	3,3	6,6	0,6	12,9
Дужина карпела	ДК_	13,0	8,0	15,0	1,5	11,7	12,0	8,0	15,0	1,3	10,7	12,0	10,0	14,0	1,0	8,1
Ширина карпела	ШК_	5,8	4,5	7,2	0,5	9,3	5,5	4,7	6,6	0,5	9,4	5,0	3,9	5,8	0,5	9,4
Број нектарија	БрН_	2,1	1,5	2,7	0,2	11,7	2,0	1,5	2,5	0,3	13,0	1,8	1,3	2,1	0,2	10,0
Дужина нектарија	ДН_	13,0	8,0	15,0	1,5	11,5	12,0	8,0	15,0	1,3	10,2	12,0	10,0	14,0	0,9	8,0
Висина нектарија	ВН_	0,7	0,4	0,9	0,1	18,4	0,6	0,4	0,9	0,1	21,0	0,6	0,4	0,8	0,1	22,8
Размак између нектарија	РН_	0,4	0,2	0,6	0,1	28,8	0,4	0,2	0,6	0,1	30,7	0,4	0,2	0,6	0,1	27,5

S. kindingeri x macedonicum																	
Карактеристике цвасти		Акр.	Avg	Min	Max	SD	CV (%)										
Дужина главне цвасти		ДГЦ	57,6	17,1	217,7	37,1	64,3										
Ширина главне цвасти		ШГЦ	62,0	28,4	135,1	20,3	32,7										
Број бочних грана цвасти		ББЦ	1,0	1,0	2,0	0,3	24,2										
Дужина бочних грана цвасти		ДБЦ	27,6	0,0	52,0	14,0	50,7										
Број цветова у цвасти		БЦЦ	34,0	10,0	73,0	14,1	41,8										
Дужина брактеја		ДБ	7,4	3,5	18,1	3,0	41,1										
Ширина брактеја		ШБ	1,5	0,3	4,1	0,8	56,0										
Дебљина брактеја		ДББ	0,8	0,2	2,1	0,4	47,8										
Угао грањања цвасти у фази цветања		УГЦ	36,6	14,0	82,5	13,2	36,0										
Угао грањања цвасти у фази плода		УГП	25,1	9,0	46,0	9,3	37,1										
Карктеристике цвета			ЦЕНТРАЛНИ (Ц)				СРЕДЊИ (С)					МАРГИНАЛНИ (М)					
			Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина цветне дршке		ДД_	2,0	0,0	7,7	1,3	66,0	1,7	0,2	5,8	1,1	62,4	1,3	0,0	5,5	1,0	72,3
Дијаметар цвета		ДЦ_	24,1	16,1	29,7	3,3	13,6	22,8	16,4	28,9	2,6	11,5	20,3	14,0	25,5	2,4	11,9
Број сегмената чашице		БСЧ_	13,0	12,0	16,0	1,0	7,3	13,0	10,0	16,0	1,0	7,4	12,0	10,0	14,0	1,0	8,1
Дужина чашичних листића		ДЧ_	4,2	2,6	6,6	0,8	19,8	3,8	2,6	5,4	0,6	15,3	3,2	2,3	4,6	0,5	16,7
Ширина чашичних листића		ШЧ_	1,4	0,7	2,4	0,3	21,8	1,2	0,5	2,0	0,3	22,6	1,1	0,6	2,1	0,3	26,1
Број сегмената крунице		БСК_	13,0	12,0	16,0	1,0	7,4	13,0	10,0	16,0	1,0	7,4	12,0	10,0	14,0	1,0	8,1
Дужина круничних листића		ДКЛ_	10,8	7,8	13,9	1,4	13,1	10,3	8,1	12,4	1,0	10,1	9,5	7,1	12,2	0,9	10,0
Ширина круничних листића		ШКЛ_	1,9	1,2	2,7	0,3	16,1	1,8	1,2	2,7	0,3	16,5	1,6	1,2	2,5	0,3	18,3
Број прашника		БрП_	27,0	24,0	32,0	2,0	7,3	26,0	20,0	32,0	2,0	7,6	25,0	20,0	28,0	2,0	8,0
Дужина филамената краћих прашника		ДКФ_	5,0	3,0	7,9	0,9	18,7	5,0	3,8	7,1	0,7	14,6	4,6	2,8	7,9	0,9	19,1
Дужина филамената дужих прашника		ДДФ_	5,9	3,8	8,4	0,9	15,9	5,7	4,4	8,1	0,7	13,2	5,3	3,5	8,3	0,9	16,2
Број карпела		БрК_	13,0	12,0	16,0	1,0	7,6	13,0	10,0	15,0	0,9	7,1	12,0	7,0	14,0	1,3	10,4
Дужина карпела		ДК_	5,6	4,2	7,1	0,7	12,2	5,4	4,3	6,9	0,6	11,5	5,1	3,7	7,1	0,6	11,3
Ширина карпела		ШК_	1,9	1,2	2,7	0,4	19,1	1,8	1,2	3,1	0,3	18,8	1,7	1,0	2,6	0,4	23,3
Број нектарија		БрН_	13,0	12,0	16,0	1,0	7,6	13,0	10,0	15,0	0,9	7,2	12,0	7,0	14,0	1,3	10,4
Дужина нектарија		ДН_	0,6	0,3	0,9	0,1	19,8	0,6	0,4	0,8	0,1	15,0	0,5	0,3	0,7	0,1	19,0
Висина нектарија		ВН_	0,3	0,1	0,6	0,1	33,8	0,3	0,1	0,5	0,1	29,9	0,3	0,1	0,6	0,1	32,1
Размак између нектарија		РН_	0,4	0,2	0,7	0,1	30,3	0,3	0,1	0,6	0,1	28,0	0,3	0,2	0,6	0,1	28,9

<i>S. leucanthum</i>						
Карактеристике цвасти	Акр.	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина главне цвасти	ДГЦ	55,3	24,7	95,4	16,7	30,2
Ширина главне цвасти	ШГЦ	64,2	31,9	120,0	21,9	34,1
Број бочних грана цвасти	ББЦ	1,0	1,0	1,0	0,0	0,0
Дужина бочних грана цвасти	ДБЦ	32,2	26,7	39,7	4,7	14,7
Број цветова у цвасти	БЦЦ	40,0	14,0	88,0	21,2	52,7
Дужина брактеја	ДБ	5,9	2,8	10,1	2,0	32,9
Ширина брактеја	ШБ	1,3	0,6	2,6	0,6	42,2
Дебљина брактеја	ДББ	0,6	0,2	1,1	0,2	40,4
Угао грањања цвасти у фази цветања	УГЦ	31,6	12,7	75,0	13,1	41,5
Угао грањања цвасти у фази плода	УГП	29,5	12,0	48,3	9,5	32,1

Карактеристике цвета		ЦЕНТРАЛНИ (Ц)					СРЕДЊИ (С)					МАРГИНАЛНИ (М)				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина цветне дршке	ДД_	2,9	1,0	7,3	1,5	52,4	1,6	0,7	5,0	0,8	51,1	1,3	0,0	3,0	0,7	54,0
Дијаметар цвета	ДЦ_	24,1	15,6	33,4	3,1	13,0	22,0	16,8	34,0	3,6	16,2	19,3	16,0	27,3	2,4	12,2
Број сегмената чашице	БСЧ_	13,0	10,0	15,0	1,0	7,9	13,0	10,0	16,0	1,1	8,8	12,0	10,0	14,0	1,1	8,9
Дужина чашичних листића	ДЧ_	4,4	2,9	7,4	0,9	19,6	4,0	2,5	6,2	0,8	19,4	3,0	2,0	5,2	0,6	19,4
Ширина чашичних листића	ШЧ_	1,6	1,1	2,5	0,3	20,4	1,5	1,0	2,3	0,4	24,0	1,2	0,7	1,8	0,3	21,8
Број сегмената крунице	БСК_	13,0	10,0	15,0	1,0	7,9	13,0	10,0	16,0	1,1	8,9	12,0	10,0	14,0	1,1	8,9
Дужина круничних листића	ДКЛ_	10,0	8,1	13,7	1,1	11,4	9,8	7,8	12,9	1,1	11,2	8,6	7,1	11,6	0,9	10,4
Ширина круничних листића	ШКЛ_	2,2	1,2	3,0	0,5	22,1	2,1	0,8	2,9	0,5	24,9	1,8	1,3	2,7	0,3	17,4
Број прашника	БрП_	26,0	14,0	31,0	3,5	13,5	26,0	20,0	32,0	2,5	9,5	24,0	20,0	28,0	2,2	9,1
Дужина филамената краћих прашника	ДКФ_	4,6	2,8	6,6	0,9	19,9	4,4	3,1	6,2	0,9	20,2	4,1	2,8	5,3	0,7	16,5
Дужина филамената дужих прашника	ДДФ_	5,1	3,0	7,4	1,0	20,6	5,0	3,5	7,3	1,0	20,8	4,6	3,3	6,1	0,8	17,4
Број карпела	БрК_	13,0	10,0	15,0	1,0	7,8	13,0	10,0	15,0	1,0	8,3	12,0	10,0	14,0	1,1	8,9
Дужина карпела	ДК_	5,8	4,0	7,8	1,0	16,7	5,8	4,2	7,9	1,0	17,9	5,1	3,8	7,1	0,7	14,6
Ширина карпела	ШК_	2,1	1,3	2,8	0,4	19,0	2,0	1,1	2,8	0,4	21,9	1,7	1,2	2,4	0,3	15,5
Број нектарија	БрН_	13,0	10,0	15,0	1,1	8,2	13,0	10,0	15,0	1,0	8,2	12,0	10,0	14,0	1,0	8,7
Дужина нектарија	ДН_	0,6	0,4	1,0	0,1	21,5	0,6	0,3	0,9	0,1	22,3	0,5	0,3	0,8	0,1	22,7
Висина нектарија	ВН_	0,3	0,2	0,6	0,1	28,4	0,3	0,2	0,5	0,1	28,3	0,3	0,2	0,6	0,1	27,4
Размак између нектарија	РН_	0,5	0,3	0,9	0,2	31,6	0,5	0,2	0,8	0,2	33,5	0,4	0,2	1,0	0,2	41,3

<i>S. ruthenicum</i>																
Карактеристике цвасти	Акр.	Avg	Min	Max	SD	CV (%)										
Дужина главне цвасти	ДГЦ	48,1	17,3	110,6	25,2	52,5										
Ширина главне цвасти	ШГЦ	68,0	13,6	130,2	21,9	32,2										
Број бочних грана цвасти	ББЦ	1,0	1,0	1,0	0,0	0,0										
Дужина бочних грана цвасти	ДБЦ	47,6	13,7	70,2	20,9	44,1										
Број цветова у цвасти	БЦЦ	51,0	15,0	108,0	24,6	48,0										
Дужина брактеја	ДБ	6,9	3,0	15,8	2,7	39,3										
Ширина брактеја	ШБ	1,5	0,6	3,6	0,7	50,2										
Дебљина брактеја	ДББ	0,7	0,3	2,1	0,3	41,8										
Угао грањања цвасти у фази цветања	УГЦ	41,5	15,0	90,0	17,9	43,1										
Угао грањања цвасти у фази плода	УГП	27,3	11,0	61,0	10,1	37,0										
Карактеристике цвета		ЦЕНТРАЛНИ (_Ц)					СРЕДЊИ (_С)					МАРГИНАЛНИ (_М)				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина цветне дршке	ДД_	2,5	0,0	5,3	1,4	57,2	1,3	0,0	3,9	1,0	70,8	1,0	0,0	2,4	0,6	64,3
Дијаметар цвета	ДЦ_	23,6	16,7	32,0	3,6	15,2	22,6	13,3	30,5	3,5	15,5	19,6	12,4	30,7	3,6	18,3
Број сегмената чашице	БСЧ_	14,0	11,0	17,0	1,5	11,3	13,0	11,0	16,0	1,1	8,6	12,0	10,0	15,0	1,3	10,6
Дужина чашичних листића	ДЧ_	4,2	2,1	7,4	1,2	28,4	3,6	2,0	5,3	0,9	24,9	2,6	1,4	4,1	0,7	26,7
Ширина чашичних листића	ШЧ_	1,7	0,9	3,4	0,5	31,6	1,4	0,7	2,2	0,4	28,4	1,1	0,5	2,0	0,3	30,2
Број сегмената крунице	БСК_	14,0	11,0	17,0	1,5	11,0	13,0	11,0	16,0	1,2	8,8	12,0	10,0	15,0	1,3	10,6
Дужина круничних листића	ДКЛ_	10,7	7,4	13,9	1,4	13,0	9,8	6,6	13,5	1,7	17,0	8,7	6,0	13,2	1,5	17,3
Ширина круничних листића	ШКЛ_	2,1	1,4	3,2	0,4	20,2	1,9	1,2	2,6	0,4	19,6	1,6	1,0	2,4	0,3	21,1
Број прашника	БрП_	27,0	22,0	34,0	2,8	10,5	26,0	22,0	32,0	2,4	9,3	24,0	20,0	30,0	2,6	10,7
Дужина филамената краћих прашника	ДКФ_	5,0	3,5	6,8	0,7	14,0	4,6	3,4	6,5	0,7	15,3	4,2	2,7	5,6	0,6	13,5
Дужина филамената дужих прашника	ДДФ_	5,8	4,3	7,8	0,7	11,9	5,3	4,1	6,9	0,7	12,7	4,9	3,5	6,3	0,6	11,7
Број карпела	БрК_	13,0	10,0	16,0	1,4	10,9	13,0	11,0	15,0	1,1	8,3	12,0	10,0	15,0	1,3	10,6
Дужина карпела	ДК_	5,9	4,1	7,6	0,6	9,8	5,5	4,0	7,0	0,7	12,3	4,8	4,1	5,7	0,4	8,5
Ширина карпела	ШК_	1,9	1,4	2,6	0,3	15,4	1,8	1,3	2,5	0,3	17,9	1,5	0,9	2,0	0,2	16,0
Број нектарија	БрН_	13,0	10,0	16,0	1,5	11,3	13,0	11,0	15,0	1,2	9,0	12,0	10,0	15,0	1,3	10,4
Дужина нектарија	ДН_	0,7	0,5	1,0	0,1	15,0	0,6	0,4	0,9	0,1	17,3	0,5	0,3	0,7	0,1	17,8
Висина нектарија	ВН_	0,3	0,2	0,5	0,1	21,4	0,3	0,2	0,5	0,1	23,6	0,3	0,2	0,5	0,1	21,2
Размак између нектарија	РН_	0,4	0,2	0,7	0,1	34,7	0,4	0,1	0,7	0,1	37,7	0,3	0,2	0,8	0,1	39,0

S. zeleborii

Карактеристике цвасти	Акр.	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина главне цвасти	ДГЦ	31,9	14,6	86,1	12,5	39,3
Ширина главне цвасти	ШГЦ	56,3	14,4	96,3	16,4	29,1
Број бочних грана цвасти	ББЦ	1,0	1,0	3,0	0,5	46,8
Дужина бочних грана цвасти	ДБЦ	24,0	2,8	67,4	16,6	68,9
Број цветова у цвасти	БЦЦ	44,0	14,0	122,0	16,6	38,0
Дужина брактеја	ДБ	6,3	2,3	13,5	2,2	35,3
Ширина брактеја	ШБ	1,2	0,4	2,9	0,5	38,6
Дебљина брактеја	ДББ	0,6	0,2	1,2	0,2	31,1
Угао грањања цвасти у фази цветања	УГЦ	42,1	17,0	95,0	17,0	40,2
Угао грањања цвасти у фази плода	УГП	26,5	11,5	52,0	8,1	30,6

Карктеристике цвета		ЦЕНТРАЛНИ (_Ц)					СРЕДЊИ (_С)					МАРГИНАЛНИ (_М)				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина цветне дршке	ДД_	1,5	0,0	4,1	0,9	57,6	1,0	0,0	3,0	0,5	51,2	1,0	0,0	4,0	0,6	61,1
Дијаметар цвета	ДЦ_	24,7	17,4	31,6	3,3	13,4	23,1	12,0	30,7	3,6	15,6	20,0	12,0	27,2	2,8	13,9
Број сегмената чашнице	БСЧ_	13,0	11,0	16,0	1,3	9,4	13,0	10,0	16,0	1,2	9,7	12,0	9,0	14,0	1,3	11,0
Дужина чашичних листића	ДЧ_	4,5	3,0	6,6	0,9	19,3	4,0	2,3	5,8	0,8	20,8	3,2	1,9	5,5	0,7	21,8
Ширина чашичних листића	ШЧ_	1,5	1,0	2,3	0,3	19,0	1,5	0,8	2,0	0,3	18,2	1,2	0,7	2,1	0,2	20,4
Број сегмената крунице	БСК_	14,0	11,0	16,0	1,3	9,4	13,0	10,0	16,0	1,2	9,8	12,0	9,0	14,0	1,3	11,0
Дужина круничних листића	ДКЛ_	10,8	7,5	14,7	1,5	13,6	10,4	7,6	14,4	1,4	13,3	9,2	6,8	11,9	1,1	11,8
Ширина круничних листића	ШКЛ_	2,0	1,2	2,7	0,3	16,5	1,9	1,2	3,6	0,4	18,1	1,7	1,1	2,5	0,3	16,9
Број прашника	БрП_	27,0	22,0	32,0	2,7	10,0	25,0	18,0	32,0	2,6	10,1	23,0	18,0	28,0	2,5	10,7
Дужина филамената краћих прашника	ДКФ_	5,1	3,4	7,1	0,7	14,4	5,0	3,4	7,1	0,7	13,7	4,6	3,1	5,6	0,6	12,8
Дужина филамената дужих прашника	ДДФ_	5,8	3,8	8,0	0,8	13,5	5,8	4,0	8,1	0,7	12,3	5,3	3,7	7,0	0,6	11,6
Број карпела	БрК_	13,0	11,0	16,0	1,3	9,4	13,0	8,0	15,0	1,2	9,9	12,0	9,0	14,0	1,3	10,8
Дужина карпела	ДК_	5,9	4,1	7,4	0,7	12,6	5,7	4,0	7,7	0,8	13,5	4,9	3,6	6,6	0,6	12,8
Ширина карпела	ШК_	2,2	1,1	3,0	0,4	16,3	2,1	1,5	3,0	0,3	15,7	1,8	1,3	2,5	0,3	17,0
Број нектарија	БрН_	13,0	11,0	16,0	1,3	9,4	13,0	8,0	15,0	1,2	9,9	12,0	9,0	14,0	1,3	10,8
Дужина нектарија	ДН_	0,7	0,4	1,0	0,1	20,4	0,7	0,3	1,0	0,1	18,6	0,6	0,3	0,8	0,1	19,9
Висина нектарија	ВН_	0,4	0,2	0,5	0,1	23,8	0,3	0,1	0,6	0,1	26,7	0,3	0,1	0,5	0,1	24,4
Размак између нектарија	РН_	0,4	0,2	0,7	0,1	23,9	0,4	0,2	0,7	0,1	23,5	0,4	0,2	0,7	0,1	31,5

Прилог 2-14. Вредности дескриптивних статистичких параметара квантитативних карактеристика епидермалних структура региона розете таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. kindingeri</i>					<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>					<i>S. leucanthum</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-РЛ	127,2	95,5	161,7	14,1	11,1	125,4	73,5	159,7	21,6	17,2	134,4	83,9	216,8	29,9	22,2
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-РЛ	60,7	49,2	74,7	6,8	11,1	56,3	32,6	83,6	11,0	19,6	63,8	34,7	100,5	14,9	23,4
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине (1 mm ²)	БЕРЛ	149,0	82,6	205,2	28,4	19,1	190,0	92,0	270,0	39,7	21,0	173,0	91,4	282,7	60,7	35,0
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-РЛ	30,8	24,9	39,4	3,2	10,4	31,3	19,1	39,5	4,7	15,0	30,3	19,9	36,4	3,9	12,9
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-РЛ	7,9	5,5	10,6	1,1	13,4	8,5	5,2	31,6	3,4	40,3	8,4	4,9	11,8	1,9	22,4
Број стома на лицу по јединици површине (1 mm ²)	БСРЛ	31,0	13,7	57,4	9,0	28,9	40,0	8,2	98,4	15,9	39,8	41,0	13,4	84,1	14,9	36,0
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-РЛ	199,0	142,2	299,7	41,1	20,7	186,2	110,6	259,6	34,1	18,3	173,8	91,1	241,0	32,5	18,7
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-РЛ	28,0	7,5	68,2	16,4	58,9	21,0	6,4	44,5	7,1	34,4	23,0	13,4	42,1	6,2	27,0
Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-РН	135,6	101,2	167,4	15,7	11,6	120,4	50,3	175,6	28,9	24,0	138,2	69,2	214,7	33,1	23,9
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-РН	62,2	50,1	76,1	7,0	11,2	57,0	30,1	75,8	11,2	19,7	61,8	40,1	88,4	13,3	21,5
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине (1 mm ²)	БЕРН	142,0	92,7	194,7	26,5	18,7	179,0	94,2	300,0	48,1	26,9	174,0	98,9	294,2	53,0	30,5
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-РН	31,5	26,1	42,0	4,0	12,7	30,6	6,2	40,6	5,8	18,9	31,2	25,2	43,9	3,5	11,4
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-РН	7,7	5,7	11,2	1,2	15,9	7,6	4,6	10,7	1,4	18,8	8,3	5,4	12,0	1,6	18,7
Број стома на наличју по јединици површине (1 mm ²)	БСРН	29,0	15,4	47,0	7,2	25,1	37,0	11,5	80,5	14,8	40,4	42,0	18,3	75,4	14,4	34,5
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-РН	204,5	136,3	292,6	39,8	19,4	176,5	95,6	267,7	32,8	18,6	180,3	95,9	257,7	33,5	18,6
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-РН	29,0	8,5	64,4	15,6	54,0	21,0	8,0	42,2	6,9	32,0	26,0	13,8	91,7	11,5	44,2
Дужина маргиналних трихома*	ДЖ-МР	0,4	0,2	0,8	0,1	31,5	0,4	0,2	0,7	0,1	22,7	0,5	0,3	1,0	0,1	27,0
Дужина апикалних трихома*	ДАР	0,4	0,2	0,6	0,1	24,6	0,4	0,2	0,8	0,1	30,3	0,4	0,2	0,6	0,1	24,9

		<i>S. ruthenicum</i>					<i>S. zeleborii</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-РЛ	118,5	75,5	170,5	20,7	17,5	113,4	61,7	154,1	20,7	18,3
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-РЛ	55,7	33,6	72,8	8,7	15,5	52,4	26,5	77,4	11,4	21,8
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине (1 mm ²)	БЕРЛ	220,0	98,2	458,0	70,1	31,9	212,0	125,8	380,4	48,6	22,9
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-РЛ	32,1	25,4	39,7	3,6	11,2	29,3	18,6	38,4	3,8	13,0
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-РЛ	7,8	5,9	12,7	1,4	17,8	8,3	4,9	41,6	3,9	47,1
Број стома на лицу по јединици површине (1 mm ²)	БСРЛ	44,0	21,7	85,8	14,6	33,6	55,0	19,5	111,9	19,6	35,7
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-РЛ	191,5	85,7	346,1	59,3	30,9	187,5	100,0	275,8	38,0	20,3
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-РЛ	25,0	6,0	50,7	10,1	40,8	36,0	19,1	68,8	10,9	30,3

Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-РН	117,9	65,9	151,6	17,3	14,6	113,2	62,6	161,6	20,3	17,9
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-РН	56,8	31,1	80,7	10,1	17,8	53,5	20,8	78,1	10,9	20,4
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине (1 mm ²)	БЕРН	208,0	105,9	374,5	57,4	27,6	205,0	77,8	390,3	60,6	29,5
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-РН	31,7	25,3	48,3	3,7	11,7	29,2	20,4	38,2	3,6	12,2
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-РН	7,9	5,2	14,0	1,6	19,8	7,9	4,7	13,5	1,5	19,3
Број стома на наличју по јединици површине (1 mm ²)	БСРН	39,0	16,1	65,9	11,8	30,2	52,0	16,4	144,8	19,5	37,5
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-РН	194,5	101,6	373,4	58,7	30,2	183,6	89,4	270,9	36,9	20,1
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-РН	26,0	7,8	48,4	9,8	37,4	39,0	21,2	65,5	10,2	25,9
Дужина маргиналних трихома*	ДЖ-МР	0,4	0,2	0,8	0,1	27,4	0,4	0,1	0,9	0,2	37,2
Дужина апикалних трихома*	ДАР	0,3	0,1	0,7	0,1	35,9	0,4	0,1	0,8	0,1	38,5

* изражено у mm.

Прилог 2-15. Вредности дескриптивних статистичких параметара квантитативних карактеристика епидермалних структура региона стабла таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. kindingeri</i>					<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>					<i>S. leucanthum</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-СЛ	150,1	102,8	228,7	29,6	19,7	125,0	95,3	149,8	13,3	10,6	137,5	93,4	183,8	21,6	15,7
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-СЛ	66,0	42,1	115,5	13,1	19,9	56,9	35,3	72,4	7,6	13,3	65,2	41,3	89,3	13,9	21,4
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине (1 mm ²)	БЕСЛ	112,0	54,4	215,4	32,4	29,0	176,0	107,6	241,6	29,6	16,8	136,0	76,2	208,9	38,0	28,0
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-СЛ	36,5	29,3	46,5	3,4	9,4	31,8	23,6	39,9	3,5	11,0	35,7	28,3	41,5	3,6	10,0
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-СЛ	8,6	5,2	11,5	1,6	19,1	8,8	5,7	11,6	1,3	15,1	9,2	6,7	12,1	1,4	14,8
Број стома на лицу по јединици површине (1 mm ²)	БССЛ	23,0	10,2	55,7	7,5	33,2	35,0	13,3	72,7	12,2	35,1	33,0	13,2	62,7	11,4	35,0
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-СЛ	188,2	109,2	241,9	27,4	14,6	204,8	144,7	274,2	31,0	15,1	176,7	126,3	224,3	25,5	14,4
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-СЛ	17,0	6,8	33,3	5,0	30,7	21,0	8,6	33,0	5,2	25,2	21,0	5,6	35,1	6,9	32,4
Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-СН	140,8	103,3	191,5	20,6	14,6	126,6	93,6	164,5	14,1	11,2	134,6	103,2	174,2	19,2	14,2
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-СН	65,7	31,4	87,0	11,5	17,6	57,9	38,4	78,9	8,3	14,3	60,4	43,4	95,2	11,9	19,8
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине (1 mm ²)	БЕСН	122,0	64,7	240,1	32,9	27,0	177,0	115,8	276,6	39,3	22,2	146,0	93,1	206,4	30,3	20,7
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-СН	36,1	28,2	43,8	4,0	11,0	32,6	25,1	41,3	3,0	9,2	34,8	22,7	40,7	4,2	12,0
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-СН	8,6	5,3	12,6	1,4	16,3	8,0	4,7	13,5	1,6	19,5	8,9	6,3	11,6	1,2	13,1
Број стома на наличју по јединици површине (1 mm ²)	БССН	25,0	12,8	42,7	6,5	25,9	33,0	11,8	66,9	13,0	39,1	34,0	11,7	57,1	10,3	30,4

Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-СН	194,7	114,2	300,8	41,9	21,5	209,3	141,1	301,6	30,9	14,7	186,0	109,2	240,4	33,8	18,2
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине (1 mm²)	ГТ-СН	17,0	6,1	29,4	5,2	31,2	19,0	8,9	36,7	5,8	30,1	23,0	9,7	50,9	9,5	42,1
Дужина маргиналних трихома*	ДЖ-МС	0,4	0,2	0,7	0,1	20,5	0,5	0,2	0,7	0,1	26,4	0,4	0,3	0,7	0,1	21,5
Дужина апикалних трихома*	ДАС	0,4	0,2	0,8	0,1	29,3	0,3	0,1	0,5	0,1	26,7	0,3	0,2	0,5	0,1	29,1
		<i>S. ruthenicum</i>					<i>S. zeleborii</i>									
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)					
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-СЛ	125,7	80,1	176,1	24,2	19,3	117,3	73,8	159,5	17,7	15,1					
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-СЛ	59,2	39,7	84,5	10,2	17,2	53,2	34,4	83,7	9,4	17,6					
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине (1 mm²)	БЕСЛ	165,0	93,8	387,4	56,3	34,2	200,0	102,7	326,6	51,9	26,0					
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-СЛ	31,7	24,0	45,5	3,7	11,6	31,0	23,3	44,8	4,0	13,0					
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-СЛ	8,4	5,3	12,0	1,4	17,2	7,8	4,7	10,9	1,4	17,7					
Број стома на лицу по јединици површине (1 mm²)	БССЛ	36,0	24,3	58,6	9,4	26,4	46,0	19,1	81,8	15,5	33,7					
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-СЛ	151,9	90,2	233,3	40,1	26,4	191,3	122,8	269,9	34,1	17,8					
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине (1 mm²)	ГТ-СЛ	23,0	7,7	36,6	6,1	26,9	35,0	11,4	229,3	24,0	68,0					
Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-СН	125,8	68,1	216,1	27,1	21,6	116,7	81,8	175,9	17,6	15,1					
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-СН	62,0	38,9	113,8	15,1	24,4	52,7	27,9	71,5	9,9	18,8					
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине (1 mm²)	БЕСН	173,0	92,2	270,7	46,1	26,6	202,0	87,4	424,5	61,8	30,6					
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-СН	32,4	24,7	38,9	3,6	11,1	31,4	21,3	45,4	4,1	13,1					
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-СН	8,3	6,5	11,7	1,4	17,0	7,6	4,4	12,7	1,4	19,0					
Број стома на наличју по јединици површине (1 mm²)	БССН	39,0	21,8	67,9	10,1	26,8	47,0	11,9	108,1	16,3	34,9					
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-СН	175,8	92,5	271,4	47,9	27,3	191,4	110,8	255,5	28,5	14,9					
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине (1 mm²)	ГТ-СН	27,0	14,4	63,2	8,9	32,4	33,0	13,2	56,0	9,0	27,0					
Дужина маргиналних трихома*	ДЖ-МС	0,4	0,2	0,6	0,1	27,9	0,4	0,2	0,8	0,2	34,9					
Дужина апикалних трихома*	ДАС	0,3	0,1	0,6	0,1	30,2	0,4	0,1	0,7	0,1	37,2					
* изражено у mm.																

Прилог 2-16. Вредности дескриптивних статистичких параметара квантитативних карактеристика епидермалних структура региона цвасти и цветова таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. kindingeri</i>					<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>					<i>S. leucanthum</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина трихома у горњем делу лица брактеје*	ДЖ-ГЛБ	170,1	122,0	231,9	22,1	13,0	180,9	107,2	251,0	31,1	17,2	152,0	101,2	254,7	35,4	23,3
Дужина трихома у горњем делу налиџа брактеје*	ДЖ-ГНБ	212,6	139,3	320,2	36,8	17,3	235,2	134,5	360,2	43,2	18,4	192,6	98,5	254,7	26,9	14,0
Дужина маргиналних трихома брактеја	ДЖ-МБ	0,3	0,2	0,6	0,1	22,7	0,4	0,2	0,5	0,1	19,1	0,3	0,1	0,6	0,1	29,0
Дужина апикалних трихома брактеја	ДАБ	0,3	0,1	0,5	0,1	26,6	0,3	0,1	0,5	0,1	31,6	0,2	0,1	0,4	0,1	29,7
Дужина маргиналних трихома централних круничних листића	ДЖ-МЦК	0,3	0,1	0,6	0,1	31,9	0,4	0,2	0,6	0,1	28,7	0,3	0,1	0,4	0,1	29,1
Дужина маргиналних трихома средњих круничних листића	ДЖ-МСК	0,3	0,1	1,0	0,1	47,1	0,4	0,1	0,6	0,1	32,8	0,3	0,2	0,5	0,1	20,5
Дужина маргиналних трихома маргиналних круничних листића	ДЖ-ММК	0,3	0,1	0,5	0,1	34,8	0,3	0,1	0,5	0,1	30,4	0,2	0,1	0,4	0,1	27,5
Дужина трихома апикалног дела централних круничних листића	ДЖ-АЦК	0,3	0,1	1,3	0,2	59,3	0,3	0,2	0,6	0,1	37,5	0,2	0,1	0,3	0,1	22,6
Дужина трихома апикалног дела средњих круничних листића	ДЖ-АСК	0,3	0,1	1,2	0,2	60,0	0,3	0,1	0,6	0,1	30,8	0,2	0,1	0,5	0,1	29,8
Дужина трихома апикалног дела маргиналних круничних листића	ДЖ-АМК	0,2	0,1	0,4	0,1	32,9	0,3	0,1	0,6	0,1	32,1	0,2	0,1	0,3	0,0	20,7
Дужина трихома централних филамената	ДЖ-ЦФ	0,2	0,1	0,4	0,0	20,2	0,2	0,1	0,4	0,1	29,7	0,2	0,1	0,3	0,1	27,7
Дужина трихома средњих филамената	ДЖ-СФ	0,2	0,1	0,4	0,1	27,3	0,2	0,1	0,4	0,1	23,1	0,2	0,1	0,3	0,1	31,8
Дужина трихома маргиналних филамената	ДЖ-МФ	0,2	0,1	0,3	0,0	19,6	0,2	0,1	0,3	0,0	23,0	0,2	0,1	0,3	0,0	23,0
		<i>S. ruthenicum</i>					<i>S. zeleborii</i>									
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)					
Дужина трихома у горњем делу лица брактеје*	ДЖ-ГЛБ	115,2	54,2	179,3	35,0	30,4	167,4	91,5	249,1	34,4	20,6					
Дужина трихома у горњем делу налиџа брактеје*	ДЖ-ГНБ	153,7	81,1	236,5	37,1	24,2	197,2	118,1	258,3	28,0	14,2					
Дужина маргиналних трихома брактеја	ДЖ-МБ	0,3	0,1	0,5	0,1	29,1	0,3	0,1	0,6	0,1	33,9					
Дужина апикалних трихома брактеја	ДАБ	0,2	0,0	0,5	0,1	42,8	0,2	0,1	0,5	0,1	41,6					
Дужина маргиналних трихома централних круничних листића	ДЖ-МЦК	0,3	0,1	0,8	0,1	47,2	0,3	0,1	0,7	0,1	37,2					
Дужина маргиналних трихома средњих круничних листића	ДЖ-МСК	0,3	0,1	0,6	0,1	35,7	0,3	0,1	0,7	0,1	34,4					
Дужина маргиналних трихома маргиналних круничних листића	ДЖ-ММК	0,2	0,0	0,4	0,1	35,9	0,3	0,1	0,6	0,1	35,6					
Дужина трихома апикалног дела централних круничних листића	ДЖ-АЦК	0,2	0,1	0,6	0,1	33,7	0,3	0,1	0,5	0,1	31,6					
Дужина трихома апикалног дела средњих круничних листића	ДЖ-АСК	0,2	0,1	0,5	0,1	28,9	0,3	0,1	0,5	0,1	33,2					
Дужина трихома апикалног дела маргиналних круничних листића	ДЖ-АМК	0,2	0,1	0,4	0,1	31,9	0,3	0,1	0,5	0,1	33,9					
Дужина трихома централних филамената	ДЖ-ЦФ	0,2	0,1	0,4	0,1	28,1	0,2	0,1	0,3	0,0	23,4					
Дужина трихома средњих филамената	ДЖ-СФ	0,2	0,1	0,3	0,0	24,5	0,2	0,1	0,4	0,1	27,7					
Дужина трихома маргиналних филамената	ДЖ-МФ	0,2	0,1	0,3	0,0	23,9	0,2	0,1	0,3	0,0	25,9					

* изражено у μm .

Прилог 2-17. Вредности дескриптивних статистичких параметара квантитативних карполошких карактеристика таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. kindingeri</i>					<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>					<i>S. leucanthum</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Дужина плода	ДП	5,4	4,5	6,4	0,5	9,1	5,1	3,4	6,2	0,6	12,3	5,6	4,3	8,2	0,9	16,3
Ширина плода	ШП	1,7	1,3	2,1	0,2	12,4	1,5	0,9	2,0	0,2	16,5	1,7	1,1	2,5	0,3	18,1
Дужина семена	ДС	0,7	0,6	0,9	0,1	8,4	0,7	0,6	0,9	0,1	11,9	0,8	0,5	1,1	0,2	19,0
Ширина семена	ШС	0,4	0,3	0,4	0,0	9,5	0,3	0,3	0,5	0,0	12,9	0,4	0,2	0,5	0,1	16,3
		<i>S. ruthenicum</i>					<i>S. zezeborii</i>									
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)					
Дужина плода	ДП	5,4	4,2	6,4	0,5	9,8	5,3	4,0	7,3	0,6	12,2					
Ширина плода	ШП	1,6	1,1	2,2	0,3	18,2	1,8	1,3	2,4	0,2	12,3					
Дужина семена	ДС	0,7	0,6	0,9	0,1	14,1	0,8	0,6	0,9	0,1	9,0					
Ширина семена	ШС	0,4	0,3	0,5	0,0	13,5	0,4	0,3	0,5	0,0	10,7					

Прилог 2-18. Вредности дескриптивних статистичких параметара квантитативних карактеристика поленових зрна таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. kindingeri</i>					<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i>					<i>S. leucanthum</i>				
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)
Поларни дијаметар	П	23,7	18,8	28,8	2,0	8,3	24,7	15,8	33,3	3,7	14,9	24,1	16,6	30,2	2,8	11,5
Екваторијални дијаметар	Е	20,7	15,0	27,0	2,2	10,4	21,5	15,3	29,0	3,1	14,2	20,3	13,4	27,9	3,3	16,1
Однос поларног и екваторијалног дијаметра	П/Е	1,2	0,9	1,6	0,2	13,4	1,2	0,8	1,7	0,1	12,4	0,8	0,6	1,6	0,1	17,1
		<i>S. ruthenicum</i>					<i>S. zezeborii</i>									
		Avg	Min	Max	SD	CV (%)	Avg	Min	Max	SD	CV (%)					
Поларни дијаметар	П	26,0	17,9	38,8	4,7	18,1	24,4	16,6	31,7	2,8	11,3					
Екваторијални дијаметар	Е	18,8	11,7	25,8	3,0	15,9	20,9	11,3	27,0	2,3	11,0					
Однос поларног и екваторијалног дијаметра	П/Е	1,5	0,9	3,0	0,5	33,6	1,2	0,8	2,3	0,2	18,3					

ПРИЛОЗИ 3

Прилог 3-1. Резултати *post-hoc* тестова (Tukey's HSD for unequal N *post-hoc* и поређење средњих рангова) на нивоу морфолошких карактеристика региона розете таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. ciliosum</i> ^a Avg ¹	<i>S. ciliosum x marmoreum</i> ^b Avg	<i>S. galicum</i> ^b Avg	<i>S. jakucsii</i> ^r Avg	<i>S. jakucsii x marmoreum</i> ¹ Avg	<i>S. klepa</i> ^h Avg	<i>S. octopodes</i> ^e Avg
Дијаметар розете ²	ДР	3,3 ^{б,в,д,ђ,е}	3,9 ^{а,г,ђ,е}	4,0 ^{а,г,ђ,е}	3,3 ^{б,в,д,ђ,е}	4,6 ^{а,г,ђ,е}	2,5 ^{а,б,в,г,д}	2,7 ^{а,б,в,г,д}
Дужина доњег дела листа розете	ДДР	19,5 ^{ђ,е}	22,8 ^{ђ,е}	17,7 ^ђ	20,0 ^{ђ,е}	20,1 ^{ђ,е}	9,6 ^{а,б,в,г,д,е}	14,0 ^{а,б,г,д,ђ}
Дужина горњег дела листа розете	ГДР	4,0 ^{д,е}	3,9 ^д	4,3 ^{д,е}	4,3 ^{д,е}	7,5 ^{а,б,в,г,ђ,е}	3,9 ^{д,е}	3,4 ^{а,в,г,д,ђ}
Ширина листа розете	ШЛР	5,6 ^{д,ђ,е}	6,3 ^{ђ,е}	6,6 ^{ђ,е}	6,6 ^{ђ,е}	8,9 ^{а,ђ,е}	4,5 ^{а,б,в,г,д,е}	3,6 ^{а,б,в,г,д,ђ}
Дебљина листа розете	ДБЛР	2,2 ^{в,г,д,ђ,е}	2,7 ^{ђ,е}	2,8 ^{а,ђ,е}	2,8 ^{а,ђ,е}	3,1 ^{а,ђ,е}	1,3 ^{а,б,в,г,д,е}	1,5 ^{а,б,в,г,д,ђ}

¹ - Avg: средње вредности, у истом реду, са различитим словима у суперскрипту значајно се разликују; ² - изражено у cm.

Прилог 3-2. Резултати *post-hoc* тестова (Tukey's HSD for unequal N *post-hoc* и поређење средњих рангова) на нивоу морфолошких карактеристика региона стабла таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. ciliosum</i> ^a Avg ¹	<i>S. ciliosum x marmoreum</i> ^b Avg	<i>S. galicum</i> ^b Avg	<i>S. jakucsii</i> ^r Avg	<i>S. jakucsii x marmoreum</i> ¹ Avg	<i>S. klepa</i> ^h Avg	<i>S. octopodes</i> ^e Avg
Висина биљке ²	ВБ	17,7 ^{б,е}	21,6 ^е	27,0 ^{а,ђ,е}	19,7	22,3 ^{ђ,е}	15,3 ^{в,д}	13,8 ^{а,б,д,в}
Дијаметар стабла у централном делу	ДС	3,8 ^д	3,6 ^д	3,4	3,6	5,0 ^{а,б,в,е}	4,2 ^д	3,3 ^д
Дужина интернодуса у доњем делу стабла	ДиД	8,1 ^{в,е}	6,1 ^е	13,0 ^{а,б,ђ,е}	7,5	8,0	5,4 ^в	5,4 ^{а,в}
Дужина интернодуса у горњем делу стабла	ДиГ	6,0 ^в	6,3 ^в	9,2 ^{а,б,г,ђ,е}	4,2 ^в	8,1 ^ђ	4,9 ^{в,д}	5,8 ^в
Дужина доњег листа стабла	ДДЛ	25,9	23,2	22,9	21,7	28,2	25,4	22,4
Ширина доњег листа стабла	ШДЛ	6,1 ^{д,е}	6,4 ^{д,е}	6,4 ^{д,е}	7,3	8,1 ^{а,б,в,ђ,е}	6,6 ^{в,д}	4,8 ^{а,б,в,д,ђ}
Дебљина доњег листа стабла	ДБДЛ	2,4 ^{в,е}	2,6 ^е	3,2 ^{а,ђ,е}	3,0	2,5 ^е	2,2 ^в	1,7 ^{а,б,в,д}
Дужина средњег листа стабла	ДСЛ	23,0	20,9	24,5	19,1	24,7	22,1	20,4
Ширина средњег листа стабла	ШСЛ	5,8 ^{д,е}	5,9 ^д	6,9 ^е	6,6	7,5 ^{а,б,е}	6,2 ^е	4,6 ^{а,в,д,ђ}
Дебљина средњег листа стабла	ДБСЛ	2,1 ^{в,е}	2,4 ^е	2,8 ^{а,ђ,е}	2,4	2,4 ^е	2,0 ^в	1,6 ^{а,б,в,д}
Дужина горњег листа стабла	ДГЛ	18,7 ^е	16,5	18,9	14,8	20,3 ^е	18,3	15,9 ^{а,д}
Ширина горњег листа стабла	ШГЛ	4,5 ^е	4,6	4,6	4,5	5,2 ^{ђ,е}	3,7 ^д	3,6 ^{а,д}
Дебљина горњег листа стабла	ДБГЛ	1,5 ^е	1,7 ^{д,ђ,е}	1,6	1,6	1,3 ^б	1,2 ^б	1,2 ^{а,б}

¹ - Avg: средње вредности, у истом реду, са различитим словима у суперскрипту значајно се разликују; ² - изражено у cm.

Прилог 3-3. Резултати *post-hoc* тестова (Tukey's HSD for unequal N *post-hoc* и поређење средњих рангова) на нивоу морфолошких карактеристика региона цвасти и цветова таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. ciliosum</i> ^a Avg ¹	<i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i> ^b Avg	<i>S. galicicum</i> ^b Avg	<i>S. jakucsii</i> ^c Avg	<i>S. jakucsii</i> x <i>marmoreum</i> ^a Avg	<i>S. klepa</i> ^b Avg	<i>S. octopodes</i> ^c Avg
Дужина главне цвасти	ДГЦ	48,5	53,6	67,9 ^{h,e}	39,6	42,9	29,7 ^B	33,7 ^B
Ширина главне цвасти	ШГЦ	51,1 ^b	58,7 ^a	73,3 ^{g,h,e}	25,9 ^{B,д}	74,2 ^{a,g,h,e}	49,9 ^{B,д}	41,3 ^{B,h}
Број бочних грана цвасти	ББЦ	2,0	2,0	1,0	0,0	1,0	1,0	1,0
Дужина бочних грана цвасти	ДБЦ	42,3	44,4	42,0	0,0	32,3	24,0	26,2
Број цветова у цвасти	БЦЦ	33,0	38,0	25,0	23,0	40,0 ^h	31,0	23,0 ^а
Дужина брактеја	ДБ	7,5	6,4	5,7	6,6	6,5	7,3	7,0
Ширина брактеја	ШБ	1,6 ^h	1,3	1,2	1,8	1,3	1,1 ^a	1,4
Дебљина брактеја	ДББ	0,7 ^c	0,6	0,5	0,6	0,5	0,5	0,5 ^a
Угао грањања цвасти у фази цветања	УГЦ	38,4	31,8	45,7	60,2	35,0	37,6	44,4
Угао грањања цвасти у фази плода	УГП	25,7	25,4	26,9	25,3	31,4	25,6	29,6
Дужина цветне дршке централног цвета	ДЦЦ	2,0 ^c	1,8	1,3 ^h	1,4	1,3	2,2 ^{B,c}	1,3 ^{a,h}
Дужина цветне дршке средњег цвета	ДДС	1,5 ^B	1,3	0,6 ^{a,h}	1,1	0,8	1,4 ^B	1,1
Дужина цветне дршке маргиналног цвета	ДДМ	1,5	0,9 ^B	3,0 ^{б,д,h,e}	0,9	0,9 ^B	1,0 ^B	1,2 ^B
Дијаметар централног цвета	ДЦЦ	24,4 ^h	21,1 ^{h,e}	21,2 ^{h,e}	18,9 ^h	23,8 ^h	29,0 ^{a,б,в,г,д}	25,8 ^{б,h}
Дијаметар средњег цвета	ДЦС	22,6 ^h	19,6 ^h	22,0 ^{h,e}	17,3 ^h	21,0 ^h	27,3 ^{a,б,в,г,д}	24,1 ^б
Дијаметар маргиналног цвета	ДЦМ	20,1 ^{б,h}	21,1 ^{a,h,e}	17,5 ^h	16,4 ^h	18,6 ^h	24,9 ^{a,б,в,г,д,e}	20,7 ^{б,h}
Број сегмената чашице централног цвета	БСЧЦ	13,0 ^б	11,0 ^{a,д,h,e}	13,0	12,0	14,0 ^б	14,0 ^б	14,0 ^б
Дужина чашичних листића централног цвета	ДЧЦ	5,2	5,0	5,8	4,2	4,6	4,7	5,3
Ширина чашичних листића централног цвета	ШЧЦ	1,7	1,7 ^h	1,8	1,4	1,5	1,3 ^б	1,8
Број сегмената крунице централног цвета	БСКЦ	13,0 ^б	11,0 ^{a,д,h,e}	13,0	12,0	14,0 ^б	14,0 ^б	14,0 ^б
Дужина круничних листића централног цвета	ДКЛЦ	11,4 ^{б,в,г}	9,4 ^{a,h,e}	9,1 ^{a,h,e}	8,2 ^{a,h}	10,4 ^h	12,2 ^{б,в,г,д}	11,3 ^{б,в}
Ширина круничних листића централног цвета	ШКЛЦ	2,0 ^{б,в,e}	1,6 ^{a,в,д,e}	2,6 ^{a,б,д,h}	2,1	2,0 ^{б,в,e}	1,7 ^{в,e}	2,4 ^{a,б,д,h}
Број прашника централног цвета	БрПЦ	26,0	23,0 ^{а,h,e}	26,0	24,0	27,0 ^б	27,0 ^б	27,0 ^б
Дужина филамната краћих прашника централног цвета	ДКФЦ	5,1	5,2	4,6 ^h	4,7	4,7 ^h	6,0 ^{б,д,e}	5,0 ^h
Дужина филамната дужих прашника централног цвета	ДДФЦ	5,8 ^h	6,1 ^B	5,0 ^{б,h}	5,2 ^h	5,4 ^h	7,0 ^{a,в,г,д,e}	5,7 ^h
Број карпела централног цвета	БрКЦ	13,0	11,0 ^{а,h,e}	13,0	12,0	14,0 ^б	14,0 ^б	13,0 ^б
Дужина карпела централног цвета	ДКЦ	6,3 ^{в,г,д,e}	5,9 ^{в,г}	4,9 ^{a,б,h,e}	4,2 ^{a,б,h,e}	5,4 ^{a,h}	6,6 ^{в,г,д}	5,8 ^{a,в,г}
Ширина карпела централног цвета	ШКЦ	2,1 ^{б,e}	1,8 ^{a,в,e}	2,4 ^{б,д,h}	2,0	1,9 ^{в,e}	1,9 ^{в,e}	2,4 ^{a,б,д,h}

Број нектарија централног цвета	БрНЦ	13,0	11,0 ^{в,д,ж,е}	14,0 ^б	12,0	14,0 ^б	14,0 ^б	13,0 ^б
Дужина нектарија централног цвета	ДНЦ	0,4 ^е	0,5 ^{д,е}	0,6	0,6	0,6 ^б	0,6 ^е	0,7 ^{а,б,ж}
Висина нектарија централног цвета	ВНЦ	0,5 ^д	0,4 ^в	0,5 ^{б,д,е}	0,3	0,3 ^{а,в}	0,4	0,4 ^в
Размак између нектарија централног цвета	РНЦ	0,5 ^{д,е}	0,4 ^{в,ж}	0,5 ^{б,д,е}	0,4	0,3 ^{а,в,ж}	0,6 ^{б,д,е}	0,3 ^{а,в,ж}
Број сегмената чашице средњег цвета	БСЧС	12,0 ^д	11,0 ^{д,ж,е}	12,0	12,0	13,0 ^{а,б}	12,0 ^б	12,0 ^б
Дужина чашичних листића средњег цвета	ДЧС	4,7	4,5	5,0	3,6	4,5	4,4	4,6
Ширина чашичних листића средњег цвета	ШЧС	1,5	1,5 ^ж	1,8	1,4	1,4	1,2 ^в	1,5
Број сегмената крунице средњег цвета	БСКС	12,0 ^д	11,0 ^{д,ж,е}	12,0	12,0	13,0 ^{а,б}	12,0 ^б	13,0 ^б
Дужина круничних листића средњег цвета	ДКЛС	10,5 ^{в,г}	9,3 ^ж	9,0 ^{а,ж,е}	7,4 ^{а,д,ж,е}	10,4 ^{г,ж}	12,0 ^{б,в,г,д}	10,6 ^{в,г}
Ширина круничних листића средњег цвета	ШКЛС	1,9 ^е	1,5 ^{в,д,е}	2,4 ^{б,ж}	1,8	2,0 ^б	1,7 ^{в,е}	2,4 ^{а,б,ж}
Број прашника средњег цвета	БрПС	23,0 ^д	21,0 ^{д,ж,е}	24,0	23,0	26,0 ^{а,б}	24,0 ^б	25,0 ^б
Дужина филаната краћих прашника средњег цвета	ДКФС	4,9	5,1	4,5 ^ж	4,0 ^ж	4,5 ^ж	5,6 ^{в,г,д}	5,0
Дужина филаната дужих прашника средњег цвета	ДДФС	5,6 ^ж	6,1 ^{в,д}	4,9 ^{б,ж}	4,6 ^ж	5,2 ^{б,ж}	6,6 ^{а,в,г,д,е}	5,5 ^ж
Број карпела средњег цвета	БрКС	12,0 ^д	11,0 ^{ж,е}	12,0	12,0	13,0 ^{а,б}	12,0 ^б	12,0
Дужина карпела средњег цвета	ДКС	6,0 ^{б,в,е}	6,0 ^{в,г}	4,8 ^{а,б,ж}	3,9 ^{а,б,д,ж,е}	5,4 ^{г,ж}	6,2 ^{в,г,д,е}	5,5 ^{а,г,ж}
Ширина карпела средњег цвета	ШКС	2,0	1,7 ^{в,е}	2,3 ^{б,д}	1,7	1,9 ^в	2,0	2,2 ^б
Број нектарија средњег цвета	БрНС	12,0 ^д	11,0 ^{в,д,ж}	13,0 ^б	12,0	13,0 ^{а,б}	12,0 ^б	12,0
Дужина нектарија средњег цвета	ДНС	10,8 ^е	0,4 ^{в,д,ж,е}	0,5 ^б	0,5	0,5 ^б	0,5 ^б	0,7 ^{а,б}
Висина нектарија средњег цвета	ВНС	0,5	0,3 ^в	0,5 ^{б,г,д,е}	0,3 ^в	0,3 ^в	0,4	0,4 ^в
Размак између нектарија средњег цвета	РНС	0,4 ^{б,д,е}	0,3 ^{а,в,ж}	0,5 ^{б,д,е}	0,4	0,3 ^{а,в,ж}	0,5 ^{б,д,е}	0,3 ^{а,в,ж}
Број сегмената чашице маргиналног цвета	БСЧМ	11,0 ^{д,ж}	10,0 ^{д,ж}	11,0 ^{д,ж}	11,0	13,0 ^{а,б,в,е}	12,0 ^{а,б,в}	11,0 ^д
Дужина чашичних листића маргиналног цвета	ДЧМ	3,9	3,7	4,0	4,1	3,5	3,5	3,8
Ширина чашичних листића маргиналног цвета	ШЧМ	1,3	1,4	1,5 ^{д,ж}	1,4	1,0 ^в	1,0 ^в	1,4
Број сегмената крунице маргиналног цвета	БСКМ	11,0 ^{д,ж}	11,0 ^{д,ж}	11,0 ^{д,ж}	11,0	13,0 ^{а,б,в,е}	12,0 ^{а,б,в}	11,0 ^д
Дужина круничних листића маргиналног цвета	ДКЛМ	9,4 ^ж	8,3 ^ж	8,5 ^ж	7,6 ^ж	8,5 ^ж	10,9 ^{а,б,в,г,д,е}	9,5 ^ж
Ширина круничних листића маргиналног цвета	ШКЛМ	1,7 ^{б,в,е}	1,2 ^{а,в,г,д,ж,е}	2,1 ^{а,б,ж,е}	2,1 ^б	1,6 ^{б,в,е}	1,6 ^{б,в,е}	2,1 ^{а,б,д,ж}
Број прашника маргиналног цвета	БрПМ	22,0 ^{д,ж}	21,0 ^д	21,0 ^{ж,е}	23,0	26,0 ^{а,б,в,е}	24,0 ^{а,в}	23,0 ^д
Дужина филаната краћих прашника маргиналног цвета	ДКФМ	4,6 ^д	4,5	4,4 ^ж	4,1	3,8 ^{а,ж,е}	5,2 ^{в,д}	4,7 ^д
Дужина филаната дужих прашника маргиналног цвета	ДДФМ	5,2	5,5 ^д	4,8 ^ж	4,8	4,4 ^{б,ж,е}	6,0 ^{в,д}	5,3 ^д
Број карпела маргиналног цвета	БрКМ	11,0 ^{д,ж}	11,0 ^{д,ж}	11,0 ^{д,ж}	11,0	13,0 ^{а,б,в,е}	12,0 ^{а,б,в,е}	11,0 ^д
Дужина карпела маргиналног цвета	ДКМ	5,5 ^д	5,4 ^д	4,8 ^ж	4,0 ^ж	4,4 ^{а,б,в,ж}	5,9 ^{в,г,д,е}	5,1 ^ж
Ширина карпела маргиналног цвета	ШКМ	1,8 ^в	1,5 ^{в,ж,е}	2,2 ^{а,б,д}	1,8	1,5 ^{в,ж,е}	1,9 ^{а,б}	1,9 ^д

Број нектарија маргиналног цвета	БрНМ	11,0 ^{д,ђ}	11,0 ^{д,ђ}	11,0 ^д	11,0	13,0 ^{а,б,в,е}	12,0 ^{а,б}	11,0 ^д
Дужина нектарија маргиналног цвета	ДНМ	0,5 ^е	0,3 ^{в,д,ђ,е}	0,5 ^б	0,4	0,5 ^б	0,5 ^б	0,5 ^{а,б}
Висина нектарија маргиналног цвета	ВНМ	0,4 ^{в,д,е}	0,3 ^{в,ђ}	0,5 ^{а,б,г,д,е}	0,3 ^{в,ђ}	0,3 ^{а,в,ђ}	0,5 ^{б,г,д,е}	0,3 ^{а,в,ђ}
Размак између нектарија маргиналног цвета	РНМ	0,5 ^{б,е}	0,3 ^{а,в,ђ}	0,5 ^{б,д,е}	0,4	0,3 ^{а,в,ђ}	0,5 ^{б,д,е}	0,3 ^{а,в,ђ}

¹ - Avg: средње вредности, у истом реду, са различитим словима у суперскрипту значајно се разликују.

Прилог 3-4. Резултати *post-hoc* тестова (Tukey's HSD for unequal N *post-hoc* и поређење средњих рангова) на нивоу карактеристика епидермалних структура региона розете таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. ciliosum</i> ^а Avg ¹	<i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i> ^б Avg	<i>S. galicicum</i> ^в Avg	<i>S. jakusii</i> ^г Avg	<i>S. jakusii</i> x <i>marmoreum</i> ^д Avg	<i>S. klepa</i> ^ђ Avg	<i>S. octopodes</i> ^е Avg
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-РЛ	142,8 ^{в,д,ђ,е}	148,6 ^{в,д,ђ,е}	179,0 ^{а,б,г,д,ђ,е}	136,5 ^в	111,0 ^{а,б,в}	116,9 ^{а,б,в}	118,2 ^{а,б,в}
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-РЛ	66,7 ^{в,д,е}	73,6 ^{д,е}	82,3 ^{а,г,д,ђ,е}	67,8 ^{д,е}	52,1 ^{а,б,в,г}	60,9 ^{а,б,в}	58,7 ^{а,б,в}
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине (1 mm ²)	БЕРЛ	168,0	117,0 ^{г,д,ђ,е}	132,0 ^{ђ,е}	176,0 ^б	187,0 ^б	198,0 ^{б,в}	196,0 ^{б,в}
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-РЛ	30,1 ^{ђ,е}	29,4 ^{в,е}	33,6 ^{б,г,д,е}	28,4 ^{в,ђ}	28,4 ^{в,ђ}	32,7 ^{а,г,д,е}	25,5 ^{а,б,в,ђ}
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-РЛ	8,2 ^{в,ђ,е}	8,0 ^{в,е}	10,4 ^{а,б,г,д,е}	7,6 ^{в,е}	6,8 ^{в,е}	11,1 ^{а,б,г,д,е}	7,4 ^{а,в,ђ}
Број стома на лицу по јединици површине (1 mm ²)	БСРЛ	44,8	41,7 ^д	34,1	31,5 ^д	56,1 ^{в,г}	42,7	47,1
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-РЛ	169,3 ^{а,ђ}	197,0 ^{д,ђ}	181,3 ^д	192,8 ^{д,ђ}	125,8 ^{а,б,в,д}	146,4 ^{а,б,г}	159,6
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-РЛ	28,0	24,2	21,9	16,9 ^е	28,1	29,9	34,5 ^г
Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-РН	148,3 ^{в,д,ђ,е}	144,5 ^{д,ђ,е}	185,8 ^{а,д,ђ,е}	147,0 ^{д,ђ,е}	115,5 ^{а,б,в,г}	112,7 ^{а,б,в,г}	113,2 ^{а,б,в,г}
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-РН	62,6 ^{в,ђ,е}	66,7 ^{в,д,ђ,е}	78,6 ^{а,б,г,д,ђ,е}	60,2 ^в	53,1 ^{б,в}	50,4 ^{а,б,в}	53,7 ^{а,б,в}
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине (1 mm ²)	БЕРН	168,9 ^{б,ђ,е}	109,8 ^{а,г,д,ђ,е}	126,2 ^{г,ђ,е}	184,0 ^{б,в}	165,4 ^{б,ђ}	217,0 ^{а,б,в,д}	209,1 ^{а,б,в}
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-РН	29,7 ^е	28,7	32,1 ^{д,е}	29,2	26,9 ^{в,ђ}	31,0 ^{д,е}	25,3 ^{а,в,ђ}
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-РН	8,5 ^{д,ђ,е}	8,4 ^ђ	9,3 ^{д,е}	8,0 ^ђ	6,7 ^{а,в,ђ}	11,4 ^{а,б,г,д,е}	7,2 ^{а,в,ђ}
Број стома на наличју по јединици површине (1 mm ²)	БСРН	46,8	37,4	34,3	32,8 ^ђ	51,4	38,2 ^г	46,2
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-РН	187,7 ^{ђ,е}	207,4 ^{ђ,е}	158,3 ^{ђ,е}	210,8 ^{ђ,е}	138,4 ^{ђ,е}	256,6 ^{а,б,в,г,д}	203,1 ^{а,б,в,г,д}
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-РН	29,3 ^{д,ђ}	23,3 ^{в,д}	23,2 ^{б,г,ђ,е}	22,6 ^{в,д}	25,5 ^{а,б,г,ђ,е}	37,0 ^{а,в,д,е}	36,9 ^{в,д,ђ}
Дужина маргиналних трихома ²	ДЖ-МР	1,9 ^{в,д,ђ,е}	1,8 ^{д,ђ,е}	1,2 ^{а,ђ}	2,0 ^{д,е}	0,7 ^{а,б,г,ђ}	2,8 ^{а,б,в,д,е}	0,9 ^{а,б,г,ђ}
Дужина апиалних трихома ²	ДАР	1,0 ^{г,д,ђ,е}	1,3 ^{д,е}	0,7 ^{д,ђ}	1,7 ^{а,в,д,е}	0,4 ^{а,б,г,ђ}	1,6 ^{а,в,д,е}	0,6 ^{а,б,г,ђ}

¹ - Avg: средње вредности, у истом реду, са различитим словима у суперскрипту значајно се разликују; ² - изражено у mm.

Прилог 3-5. Резултати *post-hoc* тестова (Tukey's HSD for unequal N *post-hoc* и поређење средњих рангова) на нивоу карактеристика епидермалних структура региона стабла таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. ciliosum</i> ^а Avg ¹	<i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i> ^б Avg	<i>S. galicicum</i> ^в Avg	<i>S. jakucsi</i> ^г Avg	<i>S. jakucsi</i> x <i>marmoreum</i> ^д Avg	<i>S. klepa</i> ^ђ Avg	<i>S. octopodes</i> ^е Avg
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-СЛ	143,8 ^в	153,6 ^г	177,9 ^{а,д,ђ,е}	138,5	123,1 ^{б,в,ђ}	150,9 ^{в,д}	145,1 ^в
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-СЛ	66,0 ^в	70,6 ^в	92,7 ^{а,б,г,д,ђ,е}	56,8 ^в	57,5 ^в	69,1 ^в	70,1 ^в
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине (1 mm ²)	БЕСЛ	137,0 ^в	117,5	96,9 ^{а,г,д,ђ}	177,7 ^{в,е}	158,7 ^{в,е}	138,7 ^в	125,0 ^{г,д}
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-СЛ	30,3 ^в	27,5 ^в	39,9 ^{а,б,г,д,е}	28,4 ^в	27,9 ^в	32,2	29,6 ^в
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-СЛ	8,3 ^в	7,7 ^в	12,8 ^{а,б,г,д,ђ,е}	7,2 ^в	8,2 ^в	8,6 ^в	9,4 ^в
Број стома на лицу по јединици површине (1 mm ²)	БССЛ	37,8 ^{б,в}	21,2 ^{а,д}	21,3 ^{а,д}	31,6	41,9 ^{б,в,ђ,е}	27,0 ^д	30,1 ^д
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-СЛ	182,5 ^г	200,9 ^г	199,4 ^д	170,6	141,7 ^{а,б,в}	165,2	174,6
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-СЛ	22,2 ^{в,г}	20,6 ^{в,г}	12,2	24,8	32,4 ^{а,б,в,ђ,е}	19,2 ^д	20,2 ^{в,д}
Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-СН	145,6 ^д	153,7 ^д	154,2 ^д	143,8	122,4 ^{а,б,в,е}	139,5	146,2 ^д
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-СН	62,1	69,7 ^д	72,9 ^д	64,5	56,4 ^{б,в}	60,7	64,2
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине (1 mm ²)	БЕСН	144,3	131,3	114,0 ^{г,д,ђ}	199,6 ^{в,е}	163,1 ^в	165,9 ^{в,е}	127,0 ^{г,ђ}
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-СН	31,1 ^в	28,6 ^{в,ђ}	40,3 ^{а,б,г,д,ђ,е}	27,7 ^в	28,4 ^{в,ђ}	33,8 ^{б,в,д}	30,0 ^в
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-СН	8,5 ^{в,е}	8,1 ^в	12,1 ^{а,б,д,ђ,е}	8,0	8,0 ^в	9,9 ^е	7,4 ^{а,в,ђ}
Број стома на наличју по јединици површине (1 mm ²)	БССН	39,7 ^{б,в,е}	21,4 ^{а,д}	20,6 ^{а,д}	29,1	42,7 ^{б,в,е}	31,4	28,8 ^{а,д}
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-СН	193,9 ^{д,е}	220,1 ^д	226,9 ^д	218,4 ^д	130,6 ^{а,б,в,г,ђ,е}	212,4 ^г	229,8 ^{а,г}
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-СН	24,7	20,5 ^д	18,8 ^д	26,2	30,9 ^{б,в,е}	25,8	21,1 ^д
Дужина маргиналних трихома ²	ДЖ-МС	1,4 ^{д,е}	1,1 ^д	1,0 ^д	0,9	0,6 ^{а,б,в,ђ}	1,2 ^д	0,8 ^а
Дужина апиалних трихома ²	ДАС	0,6 ^{в,ђ}	0,7	0,9 ^{а,г,е}	1,0 ^е	0,5 ^{в,ђ}	0,9 ^{а,д,е}	0,5 ^{в,г,ђ}

¹ - Avg: средње вредности, у истом реду, са различитим словима у суперскрипту значајно се разликују; ² - изражено у mm.

Прилог 3-6. Резултати *post-hoc* тестова (Tukey's HSD for unequal N *post-hoc* и поређење средњих рангова) на нивоу карактеристика епидермалних структура региона цвасти и цветова таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. ciliosum</i> ^а Avg ¹	<i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i> ^б Avg	<i>S. galicicum</i> ^в Avg	<i>S. jakucsii</i> ^г Avg	<i>S. jakucsii</i> x <i>marmoreum</i> ^д Avg	<i>S. klepa</i> ^ђ Avg	<i>S. octopodes</i> ^е Avg
Дужина трихома у горњем делу лица брактеје ²	ДЖ-ГЛБ	189,3	197,6	170,0	160,7	162,7	164,6	194,6
Дужина трихома у горњем делу наличја брактеје ²	ДЖ-ГНБ	225,7	251,2 ^д	239,5 ^д	225,1	187,8 ^{б,в,е}	223,6	243,8
Дужина маргиналних трихома брактеја	ДЖ-МБ	0,7 ^д	0,5 ^д	0,6 ^д	0,5	0,3 ^{а,б,в,ђ,е}	0,5 ^д	0,6 ^д
Дужина апикалних трихома брактеја	ДАБ	0,4 ^д	0,6 ^{в,д}	0,4 ^б	0,4	0,2 ^{а,б,ђ,е}	0,5 ^д	0,4 ^д
Дужина маргиналних трихома централних круничних листића	ДЖ-МЦК	0,3 ^{г,д}	0,3 ^{г,д}	0,3 ^д	0,1 ^{а,б,ђ,е}	0,2 ^{а,б,в,ђ,е}	0,3 ^{г,д}	0,4 ^{г,д}
Дужина маргиналних трихома средњих круничних листића	ДЖ-МСК	0,3 ^{г,д}	0,3 ^{г,д}	0,3 ^е	0,3 ^{а,б,е}	0,2 ^{а,б,е}	0,3 ^е	0,4 ^{в,г,д,ђ}
Дужина маргиналних трихома маргиналних круничних листића	ДЖ-ММК	0,3 ^{д,ђ}	0,3 ^д	0,3 ^{д,ђ}	0,1 ^е	0,2 ^{а,б,в,е}	0,2 ^{а,в,е}	0,3 ^{г,д,ђ}
Дужина трихома апикалног дела централних круничних листића	ДЖ-АПК	0,3 ^д	0,3 ^д	0,3 ^д	0,2	0,2 ^{а,б,в,ђ,е}	0,3 ^д	0,3 ^д
Дужина трихома апикалног дела средњих круничних листића	ДЖ-АСК	0,3	0,3	0,2	0,2	0,2	0,3	0,3
Дужина трихома апикалног дела маргиналних круничних листића	ДЖ-АМК	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2 ^е	0,2	0,3 ^д
Дужина трихома централних филамената	ДЖ-ЦФ	0,2 ^г	0,3	0,3 ^{г,д}	0,6 ^{а,б,в,д,ђ,е}	0,2 ^{б,в,г,ђ}	0,3 ^{г,д}	0,3 ^г
Дужина трихома средњих филамената	ДЖ-СФ	0,2 ^{в,д,ђ}	0,2 ^{г,д}	0,3 ^{а,д}	0,4 ^{а,д}	0,2 ^{в,г,ђ}	0,3 ^{а,д}	0,3
Дужина трихома маргиналних филамената	ДЖ-МФ	0,2 ^{в,г,ђ}	0,2 ^г	0,3 ^{а,д}	0,4 ^{а,б,д,е}	0,2 ^{в,г,ђ,е}	0,3 ^{а,д}	0,2 ^{г,д}

¹ - Avg: средње вредности, у истом реду, са различитим словима у суперскрипту значајно се разликују; ² - изражено у μm .

Прилог 3-7. Резултати *post-hoc* тестова (Tukey's HSD for unequal N *post-hoc* и поређење средњих рангова) на нивоу карполошких карактеристика таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. ciliosum</i> ^а Avg ¹	<i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i> ^б Avg	<i>S. galicicum</i> ^в Avg	<i>S. jakucsii</i> ^г Avg	<i>S. jakucsii</i> x <i>marmoreum</i> ^д Avg	<i>S. klepa</i> ^ђ Avg	<i>S. octopodes</i> ^е Avg
Дужина плода	ДП	5,4 ^{в,г,ђ}	5,9 ^{в,г,ђ,е}	4,7 ^{а,б,ђ}	4,1 ^{а,б,ђ}	5,3 ^ђ	6,6 ^{а,б,в,г,д,е}	5,0 ^{б,ђ}
Ширина плода	ШП	1,7 ^{в,ђ,е}	1,5 ^{в,д,ђ,е}	2,1 ^{а,б}	1,8	1,8 ^{б,ђ}	2,1 ^{а,б,д}	1,9 ^{а,б}
Дужина семена	ДС	0,8 ^е	0,8 ^{в,е}	0,7 ^{б,д}	0,7	0,8 ^{в,ђ,е}	0,7 ^д	0,7 ^{а,б,д}
Ширина семена	ШС	0,4 ^{в,е}	0,4 ^{в,ђ,е}	0,3 ^{а,б,д,ђ,е}	0,4	0,4 ^{в,ђ,е}	0,3 ^{б,в,д}	0,3 ^{а,б,в,д}

¹ - Avg: средње вредности, у истом реду, са различитим словима у суперскрипту значајно се разликују.

Прилог 3-8. Резултати *post-hoc* тестова (Tukey's HSD for unequal N *post-hoc* и поређење средњих рангова) на нивоу квантитативних карактеристика поленових зрна таксона *S. ciliosum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. ciliosum</i> ^a Avg ¹	<i>S. ciliosum</i> x <i>marmoreum</i> ^b Avg	<i>S. galicicum</i> ^a Avg	<i>S. jakucsi</i> ^c Avg	<i>S. jakucsi</i> x <i>marmoreum</i> ^a Avg	<i>S. klepa</i> ^b Avg	<i>S. octopodes</i> ^c Avg
Поларни дијаметар	П	5,4 ^{B,Д}	5,9 ^{B,Д}	4,7 ^{a,б,д,ђ,е}	4,1 ^B	5,3 ^{a,б,ђ,е}	6,6 ^{B,Д}	5,0 ^{B,Д}
Екваторијални дијаметар	Е	1,7 ^B	1,5 ^B	2,1 ^{a,б,е}	1,8	1,8	2,1	1,9 ^B
Однос поларног и екваторијалног дијаметра	П/Е	1,2	1,1	1,2	1,1	1,2	1,1	1,1

¹ - Avg: средње вредности, у истом реду, са различитим словима у суперскрипту значајно се разликују.

Прилог 3-9. Резултати *post-hoc* тестова (Tukey's HSD for unequal N *post-hoc* и поређење средњих рангова) на нивоу морфолошких карактеристика региона розете таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. kindingeri</i> ^a Avg ¹	<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i> ^b Avg	<i>S. leucanthum</i> ^b Avg	<i>S. ruthenicum</i> ^f Avg	<i>S. zeleborii</i> ^h Avg
Дијаметар розете ²	ДР	4,5 ^г	4,3 ^г	5,4	5,5 ^{а,б,д}	4,6 ^г
Дужина доњег дела листа розете	ДДР	30,3 ^{б,д}	26,2 ^{а,в}	36,9 ^{б,г,д}	26,0 ^в	23,5 ^{а,в}
Дужина горњег дела листа розете	ГДР	7,6 ^д	7,4	7,6	8,0	8,4 ^б
Ширина листа розете	ШЛР	8,9 ^д	7,9 ^{в,г,д}	11,2 ^б	9,8 ^б	10,7 ^{а,б}
Дебљина листа розете	ДБЛР	2,8 ^{в,г,д}	2,4 ^{в,г,д}	3,6 ^{а,б}	3,3 ^{а,б}	3,2 ^{а,б}

¹ - Avg: средње вредности, у истом реду, са различитим словима у суперскрипту значајно се разликују; ² - изражено у cm.

Прилог 3-10. Резултати *post-hoc* тестова (Tukey's HSD for unequal N *post-hoc* и поређење средњих рангова) на нивоу морфолошких карактеристика региона стабла таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. kindingeri</i> ^a Avg ¹	<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i> ^b Avg	<i>S. leucanthum</i> ^b Avg	<i>S. ruthenicum</i> ^f Avg	<i>S. zeleborii</i> ^h Avg
Висина биљке ²	ВБ	17,8 ^{б,в,г}	22,1 ^{а,д}	24,1 ^{а,д}	23,5 ^{а,д}	18,4 ^{б,в,г}
Дијаметар стабла у централном делу	ДС	5,4 ^г	4,8 ^{г,д}	5,0 ^{г,д}	6,5 ^{а,б,в}	6,2 ^{б,г}
Дужина интернодуса у доњем делу стабла	ДиД	8,5	8,1	10,1 ^{г,д}	6,6 ^в	7,7 ^в
Дужина интернодуса у горњем делу стабла	ДиГ	8,0 ^д	8,0 ^д	9,1 ^д	7,5	6,4 ^{а,б,в}
Дужина доњег листа стабла	ДДЛ	30,5 ^г	30,2 ^г	35,0	38,9 ^{а,б,д}	33,0 ^г
Ширина доњег листа стабла	ШДЛ	8,6 ^{б,г}	6,7 ^{а,в,г,д}	8,8 ^{б,г}	10,1 ^{а,б,в}	9,5 ^б
Дебљина доњег листа стабла	ДБДЛ	3,2 ^{б,г}	2,4 ^{а,в,г,д}	3,0 ^{б,г}	4,0 ^{а,б,в,д}	3,1 ^{б,г}
Дужина средњег листа стабла	ДСЛ	28,3	25,3 ^{в,г,д}	31,8 ^б	32,2 ^б	30,1 ^б
Ширина средњег листа стабла	ШСЛ	8,2 ^б	6,3 ^{а,в,г,д}	7,9 ^б	8,9 ^б	8,3 ^б
Дебљина средњег листа стабла	ДБСЛ	2,8 ^б	2,2 ^{а,в,г,д}	2,9 ^б	3,3 ^{б,д}	2,7 ^{б,г}
Дужина горњег листа стабла	ДГЛ	22,4	19,3 ^г	22,6	25,0 ^{б,д}	21,5 ^г
Ширина горњег листа стабла	ШГЛ	5,7 ^б	4,8 ^{а,г}	5,4 ^г	6,8 ^{б,в,д}	5,3 ^г
Дебљина горњег листа стабла	ДБГЛ	1,9 ^{б,в,д}	1,6 ^{а,г}	1,6 ^{а,г}	2,2 ^{б,в,д}	1,5 ^{а,г}

¹ - Avg: средње вредности, у истом реду, са различитим словима у суперскрипту значајно се разликују; ² - изражено у cm.

Прилог 3-11. Резултати *post-hoc* тестова (Tukey's HSD for unequal N *post-hoc* и поређење средњих рангова) на нивоу морфолошких карактеристика региона цвасти и цветова таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. kindingeri</i> ^a Avg ¹	<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i> ^b Avg	<i>S. leucanthum</i> ^b Avg	<i>S. ruthenicum</i> ^f Avg	<i>S. zeleborii</i> ^a Avg
Дужина главне цвасти	ДГЦ	48,3 ^д	57,6 ^д	55,3 ^д	48,1 ^д	31,9 ^{а,б,в,г}
Ширина главне цвасти	ШГЦ	65,9	62,0	64,2	68,0 ^д	56,3 ^г
Број бочних грана цвасти	ББЦ	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
Дужина бочних грана цвасти	ДБЦ	37,9	27,6	32,2	47,6	24,0
Број цветова у цвасти	БЦЦ	37,0 ^г	34,0 ^{г,д}	40,0	51,0 ^{а,б}	44,0 ^б
Дужина брактеја	ДБ	7,8 ^{в,д}	7,4	5,9 ^а	6,9	6,3 ^а
Ширина брактеја	ШБ	1,5	1,5	1,3	1,5	1,2
Дебљина брактеја	ДББ	0,7	0,8	0,6	0,7	0,6
Угао грањања цвасти у фази цветања	УГЦ	36,6	36,6	31,6 ^{г,д}	41,5 ^д	42,1 ^г
Угао грањања цвасти у фази плода	УГП	20,6 ^{в,г,д}	25,1	29,5 ^а	27,3 ^а	26,5 ^а
Дужина цветне дршке централног цвета	ДДЦ	1,7 ^{в,г}	2,0 ^в	2,9 ^{а,б,д}	2,5 ^{а,д}	1,5 ^{в,г}
Дужина цветне дршке средњег цвета	ДДС	1,1 ^{б,в}	1,7 ^{а,д}	1,6 ^{а,д}	1,3	1,0 ^{б,в}
Дужина цветне дршке маргиналног цвета	ДДМ	0,9	1,3	1,3	1,0	1,0
Дијаметар централног цвета	ДЦЦ	24,2	24,1	24,1	23,6	24,7
Дијаметар средњег цвета	ДЧС	21,7	22,8	22,0	22,6	23,1
Дијаметар маргиналног цвета	ДЦМ	20,1	20,3	19,3	19,6	20,0
Број сегмената чашице централног цвета	БСЧЦ	14,0	13,0	13,0	14,0	13,0
Дужина чашичних листића централног цвета	ДЧЦ	4,3	4,2	4,4	4,2	4,5
Ширина чашичних листића централног цвета	ШЧЦ	1,7 ^б	1,4 ^{а,в,г,д}	1,6 ^б	1,7 ^б	1,5 ^б
Број сегмената крунице централног цвета	БСКЦ	14,0	13,0	13,0	14,0	14,0
Дужина круничних листића централног цвета	ДКЛЦ	10,2	10,8	10,0	10,7	10,8
Ширина круничних листића централног цвета	ШКЛЦ	2,0	1,9 ^{в,г}	2,2 ^{б,д}	2,1 ^б	2,0 ^г
Број прашника централног цвета	БрПЦ	26,0	27,0	26,0	27,0	27,0
Дужина филамената краћих прашника централног цвета	ДКФЦ	5,0	5,0	4,6	5,0	5,1
Дужина филамената дужих прашника централног цвета	ДДФЦ	5,9 ^в	5,9 ^в	5,1 ^{а,б,г,д}	5,8 ^в	5,8 ^в
Број карпела централног цвета	БрКЦ	13,0	13,0	13,0	13,0	13,0
Дужина карпела централног цвета	ДКЦ	5,8	5,6	5,8	5,9	5,9
Ширина карпела централног цвета	ШКЦ	2,1 ^б	1,9 ^{а,д}	2,1	1,9 ^д	2,2 ^{б,г}
Број нектарија централног цвета	БрНЦ	13,0	13,0	13,0	13,0	13,0
Дужина нектарија централног цвета	ДНЦ	0,7	0,6 ^{г,д}	0,6	0,7 ^б	0,7 ^б
Висина нектарија централног цвета	ВНЦ	0,4 ^{б,в}	0,3 ^{а,г,д}	0,3 ^а	0,3 ^б	0,4 ^б
Размак између нектарија централног цвета	РНЦ	0,4 ^в	0,4 ^{в,д}	0,5 ^{а,б,г}	0,4 ^в	0,4 ^б
Број сегмената чашице средњег цвета	БСЧС	13,0	13,0	13,0	13,0	13,0
Дужина чашичних листића средњег цвета	ДЧС	3,8	3,8	4,0	3,6 ^д	4,0 ^г
Ширина чашичних листића средњег цвета	ШЧС	1,4 ^б	1,2 ^{а,в,г,д}	1,5 ^б	1,4 ^б	1,5 ^б
Број сегмената крунице средњег цвета	БСКС	13,0	13,0	13,0	13,0	13,0
Дужина круничних листића средњег цвета	ДКЛС	9,5 ^{б,д}	10,3 ^а	9,8	9,8	10,4 ^а
Ширина круничних листића средњег цвета	ШКЛС	1,8 ^в	1,8 ^в	2,1 ^{а,б,г}	1,9 ^в	1,9
Број прашника средњег цвета	БрПС	26,0	26,0	26,0	26,0	25,0
Дужина филамената краћих прашника средњег цвета	ДКФС	4,7	5,0 ^{в,г}	4,4 ^{б,д}	4,6 ^{б,д}	5,0 ^{в,г}
Дужина филамената дужих прашника средњег цвета	ДДФС	5,4	5,7 ^в	5,0 ^{б,д}	5,3 ^д	5,8 ^{в,г}
Број карпела средњег цвета	БрКС	12,0 ^{б,г}	13,0 ^а	13,0	13,0 ^а	13,0

Дужина карпела средњег цвета	ДКС	5,5	5,4	5,8	5,5	5,7
Ширина карпела средњег цвета	ШКС	2,0 ^Г	1,8 ^Д	2,0	1,8 ^{а,Д}	2,1 ^{б,Г}
Број нектарија средњег цвета	БрНС	12,0	13,0	13,0	13,0	13,0
Дужина нектарија средњег цвета	ДНС	0,6	0,6 ^Д	0,6 ^Д	0,6	0,7 ^{а,б}
Висина нектарија средњег цвета	ВНС	0,4 ^{б,в,Г,Д}	0,3 ^{а,Д}	0,3 ^а	0,3 ^а	0,3 ^{а,б}
Размак између нектарија средњег цвета	РНС	0,4 ^В	0,3 ^{в,Д}	0,5 ^{а,б,Г}	0,4 ^В	0,4 ^б
Број сегмената чашнице маргиналног цвета	БСЧМ	12,0 ^Д	12,0	12,0	12,0	12,0 ^б
Дужина чашичних листића маргиналног цвета	ДЧМ	3,1 ^Г	3,2 ^Г	3,0 ^Г	2,6 ^{а,б,в,Д}	3,2 ^Г
Ширина чашичних листића маргиналног цвета	ШЧМ	1,2	1,1 ^Д	1,2	1,1	1,2 ^б
Број сегмената крунице маргиналног цвета	БСКМ	12,0 ^Д	12,0	12,0	12,0	12,0 ^б
Дужина круничних листића маргиналног цвета	ДКЛМ	8,7 ^б	9,5 ^{а,в,Г}	8,6 ^б	8,7 ^б	9,2
Ширина круничних листића маргиналног цвета	ШКЛМ	1,7	1,6	1,8	1,6	1,7
Број прашника маргиналног цвета	БрПМ	24,0 ^Д	25,0	24,0	24,0	23,0 ^б
Дужина филамената краћих прашника маргиналног цвета	ДКФМ	4,3	4,6 ^{в,Г}	4,1 ^{б,Д}	4,2 ^б	4,6 ^в
Дужина филамената дужих прашника маргиналног цвета	ДДФМ	5,0	5,3 ^{в,Г}	4,6 ^{б,Д}	4,9 ^б	5,3 ^в
Број карпела маргиналног цвета	БрКМ	12,0	12,0	12,0	12,0	12,0
Дужина карпела маргиналног цвета	ДКМ	5,0	5,1	5,1	4,8	4,9
Ширина карпела маргиналног цвета	ШКМ	1,8 ^Г	1,7 ^Д	1,7 ^Г	1,5 ^{а,в,Д}	1,8 ^{б,Г}
Број нектарија маргиналног цвета	БрНМ	12,0	12,0	12,0	12,0	12,0
Дужина нектарија маргиналног цвета	ДНМ	0,6 ^{б,в,Г}	0,5 ^{а,Д}	0,5 ^{а,Д}	0,5 ^{а,Д}	0,6 ^{б,в,Г}
Висина нектарија маргиналног цвета	ВНМ	0,4 ^{б,в,Г,Д}	0,3 ^{а,Г,Д}	0,3 ^а	0,3 ^{а,б}	0,3 ^{а,б}
Размак између нектарија маргиналног цвета	РНМ	0,4 ^б	0,3 ^{а,в,Д}	0,4 ^б	0,3	0,4 ^б

¹ - Avg: средње вредности, у истом реду, са различитим словима у суперскрипту значајно се разликују.

Прилог 3-12. Резултати *post-hoc* тестова (Tukey's HSD for unequal N *post-hoc* и поређење средњих рангова) на нивоу карактеристика епидермалних структура региона розете таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. kindingeri</i> ^а Avg ¹	<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i> ^б Avg	<i>S. leucanthum</i> ^в Avg	<i>S. ruthenicum</i> ^г Avg	<i>S. zeleborii</i> ^д Avg
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-РЛ	127,2 ^д	125,4 ^д	134,4 ^{г,д}	118,5 ^в	113,4 ^{а,б,в}
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-РЛ	60,7 ^д	56,3 ^в	63,8	55,7 ^в	52,4 ^{а,в}
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине (1 mm ²)	БЕРЛ	148,5 ^{б,г,д}	189,5 ^{а,д}	173,4 ^{г,д}	219,5 ^{а,б,в}	211,9 ^{а,в}
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-РЛ	30,8	31,3 ^д	30,3	32,1 ^д	29,3 ^{б,г}
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-РЛ	7,9	8,5	8,4	7,8	8,3
Број стома на лицу по јединици површине (1 mm ²)	БСРЛ	31,1 ^{б,в,г,д}	40,0 ^{а,д}	41,3 ^{а,д}	43,6 ^{а,д}	54,9 ^{а,б,в,г}
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-РЛ	199,0 ^в	186,2	173,8 ^а	191,5	187,5
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-РЛ	27,9 ^д	20,7 ^д	23,1 ^д	24,8 ^д	36,0 ^{а,б,в,г}
Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-РН	135,6 ^{б,г,д}	120,4 ^{а,в}	138,2 ^{б,г,д}	117,9 ^{а,в}	113,2 ^{а,в}
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-РН	62,2	57,0	61,8	56,8	53,5
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине (1 mm ²)	БЕРН	142,0 ^{б,в,г,д}	178,6 ^{а,г,д}	173,8 ^{а,г,д}	208,3 ^{а,б,в}	205,3 ^{а,б,в}
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-РН	31,5	30,6	31,2	31,7 ^д	29,2 ^г
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-РН	7,7	7,6	8,3	7,9	7,9
Број стома на наличју по јединици површине (1 mm ²)	БСРН	28,8 ^{б,в,г,д}	36,7 ^{а,д}	41,9 ^{а,д}	39,3 ^{а,д}	52,1 ^{а,б,в,г}
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-РН	204,5 ^{б,в}	176,5 ^а	180,3 ^а	194,5	183,6
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-РН	28,8 ^д	21,4 ^д	26,1 ^д	26,2 ^д	39,3 ^{а,б,в,г}
Дужина маргиналних трихома ²	ДЖ-МР	0,4	0,4	0,5 ^{г,д}	0,4 ^в	0,4 ^в
Дужина апикалних трихома ²	ДАР	0,4	0,4	0,4	0,3	0,4

¹ - Avg: средње вредности, у истом реду, са различитим словима у суперскрипту значајно се разликују; ² - изражено у mm.

Прилог 3-13. Резултати *post-hoc* тестова (Tukey's HSD for unequal N *post-hoc* и поређење средњих рангова) на нивоу карактеристика епидермалних структура региона стабла таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. kindingeri</i> ^a Avg ¹	<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i> ^b Avg	<i>S. leucanthum</i> ^b Avg	<i>S. ruthenicum</i> ^г Avg	<i>S. zeleborii</i> ¹ Avg
Дужина епидермалних ћелија лица	ДЕ-СЛ	150,1 ^{б,г,д}	125,0 ^a	137,5 ^д	125,7 ^a	117,3 ^{a,в}
Ширина епидермалних ћелија лица	ШЕ-СЛ	66,0 ^{б,г,д}	56,9 ^{a,в}	65,2 ^{б,д}	59,2 ^a	53,2 ^{a,в}
Број епидермалних ћелија лица по јединици површине (1 mm ²)	БЕСЛ	111,8 ^{б,г,д}	175,8 ^{a,в,д}	135,8 ^{б,г,д}	164,5 ^{a,в,г}	200,0 ^{a,б,в,г}
Дужина ћелија затварачица лица	ДЗ-СЛ	36,5 ^{б,г,д}	31,8 ^{a,в}	35,7 ^{б,г,д}	31,7 ^{a,в}	31,0 ^{a,в}
Ширина ћелија затварачица лица	ШЗ-СЛ	8,6	8,8 ^д	9,2 ^д	8,4	7,8 ^{б,в}
Број стома на лицу по јединици површине (1 mm ²)	БССЛ	22,7 ^{б,в,г,д}	34,7 ^{a,д}	32,5 ^{a,д}	35,8 ^{a,д}	45,9 ^{a,б,в,г}
Дужина трихома у горњем делу лица	ДЖ-СЛ	188,2 ^г	204,8 ^{в,г}	176,7 ^{б,г}	151,9 ^{a,б,в,д}	191,3 ^г
Густина трихома горњег дела лица по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-СЛ	16,5 ^{б,в,г,д}	20,6 ^{a,д}	21,2 ^{a,д}	22,8 ^{a,д}	35,2 ^{a,б,в,г}
Дужина епидермалних ћелија наличја	ДЕ-СН	140,8 ^{б,г,д}	126,6 ^{a,д}	134,6 ^д	125,8 ^a	116,7 ^{a,б,в}
Ширина епидермалних ћелија наличја	ШЕ-СН	65,7 ^{б,д}	57,9 ^a	60,4 ^д	62,0 ^д	52,7 ^{a,в,г}
Број епидермалних ћелија наличја по јединици површине (1 mm ²)	БЕСН	121,9 ^{б,г,д}	177,0 ^{a,в,д}	145,9 ^{б,д}	173,2 ^{a,д}	201,8 ^{a,б,в,г}
Дужина ћелија затварачица наличја	ДЗ-СН	36,1 ^{б,г,д}	32,6 ^a	34,8 ^{г,д}	32,4 ^{a,в}	31,4 ^{a,в}
Ширина ћелија затварачица наличја	ШЗ-СН	8,6 ^д	8,0 ^в	8,9 ^{a,д}	8,3	7,6 ^{a,в}
Број стома на наличју по јединици површине (1 mm ²)	БССН	25,0 ^{б,в,г,д}	33,1 ^{a,д}	33,8 ^{a,д}	37,8 ^{a,д}	46,7 ^{a,б,в,г}
Дужина трихома у горњем делу наличја	ДЖ-СН	194,7	209,3 ^{в,д}	186,0 ^б	175,8 ^б	191,4
Густина трихома горњег дела наличја по јединици површине (1 mm ²)	ГТ-СН	16,8 ^{в,г,д}	19,2 ^{г,д}	22,6 ^{a,г,д}	27,4 ^{a,б,в,д}	33,4 ^{a,б,в,г}
Дужина маргиналних трихома ²	ДЖ-МС	0,4	0,5 ^г	0,4	0,4 ^{б,д}	0,4 ^г
Дужина апикалних трихома ²	ДАС	0,4	0,3	0,3 ^д	0,3	0,4 ^в

¹ - Avg: средње вредности, у истом реду, са различитим словима у суперскрипту значајно се разликују; ² - изражено у mm.

Прилог 3-14. Резултати *post-hoc* тестова (Tukey's HSD for unequal N *post-hoc* и поређење средњих рангова) на нивоу карактеристика епидермалних структура региона цвасти и цветова таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. kindingeri</i> ^a Avg ¹	<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i> ^b Avg	<i>S. leucanthum</i> ^b Avg	<i>S. ruthenicum</i> ^г Avg	<i>S. zelevorii</i> ^a Avg
Дужина трихома у горњем делу лица брактеје ²	ДЖ-ГЛБ	170,1 ^г	180,9 ^{в,г}	152,0 ^{б,г}	115,2 ^{а,б,в,д}	167,4 ^г
Дужина трихома у горњем делу наличја брактеје ²	ДЖ-ГНБ	212,6 ^{б,г}	235,2 ^{а,в,г,д}	192,6 ^{б,г}	153,7 ^{а,б,в,д}	197,2 ^{б,г}
Дужина маргиналних трихома брактеја	ДЖ-МБ	0,3 ^{б,г}	0,4 ^{а,в,г,д}	0,3 ^б	0,3 ^{а,б}	0,3 ^б
Дужина апикалних трихома брактеја	ДАБ	0,3 ^{в,г,д}	0,3 ^{в,г,д}	0,2 ^{а,б}	0,2 ^{а,б}	0,2 ^{а,б}
Дужина маргиналних трихома централних круничних листића	ДЖ-МЦК	0,3 ^б	0,4 ^{а,в,г,д}	0,3 ^б	0,3 ^б	0,3 ^б
Дужина маргиналних трихома средњих круничних листића	ДЖ-МСК	0,3 ^б	0,4 ^{а,г,д}	0,3	0,3 ^б	0,3 ^б
Дужина маргиналних трихома маргиналних круничних листића	ДЖ-ММК	0,3 ^{б,г}	0,3 ^{а,в,г,д}	0,2 ^б	0,2	0,3 ^{б,г}
Дужина трихома апикалног дела централних круничних листића	ДЖ-АЦК	0,3	0,3 ^{в,г,д}	0,2 ^б	0,2 ^б	0,3 ^б
Дужина трихома апикалног дела средњих круничних листића	ДЖ-АСК	0,3 ^{в,г}	0,3 ^{в,г,д}	0,2 ^{а,б}	0,2 ^{а,б,д}	0,3 ^{б,г}
Дужина трихома апикалног дела маргиналних круничних листића	ДЖ-АМК	0,2 ^{б,г}	0,3 ^{а,в,г,д}	0,2 ^б	0,2 ^{а,б,д}	0,3 ^{б,г}
Дужина трихома централних филамената	ДЖ-ЦФ	0,2	0,2 ^г	0,2	0,2 ^б	0,2
Дужина трихома средњих филамената	ДЖ-СФ	0,2	0,2 ^{г,д}	0,2	0,2 ^б	0,2 ^б
Дужина трихома маргиналних филамената	ДЖ-МФ	0,2 ^{а,г}	0,2 ^д	0,2	0,2 ^б	0,2 ^{а,б}

¹ - Avg: средње вредности, у истом реду, са различитим словима у суперскрипту значајно се разликују; ² - изражено у μm .

Прилог 3-15. Резултати *post-hoc* тестова (Tukey's HSD for unequal N *post-hoc* и поређење средњих рангова) на нивоу карполошких карактеристика таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. kindingeri</i> ^a Avg ¹	<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i> ^b Avg	<i>S. leucanthum</i> ^b Avg	<i>S. ruthenicum</i> ^г Avg	<i>S. zelevorii</i> ^a Avg
Дужина плода	ДП	5,4	5,1 ^{в,г}	5,6 ^б	5,4 ^б	5,3
Ширина плода	ШП	1,7 ^б	1,5 ^{а,в,д}	1,7 ^б	1,6 ^д	1,8 ^{б,г}
Дужина семена	ДС	0,7 ^д	0,7 ^{в,д}	0,8 ^{б,г}	0,7 ^{в,д}	0,8 ^{а,б,г}
Ширина семена	ШС	0,4 ^д	0,3 ^д	0,4 ^д	0,4 ^д	0,4 ^{а,б,в}

¹ - Avg: средње вредности, у истом реду, са различитим словима у суперскрипту значајно се разликују.

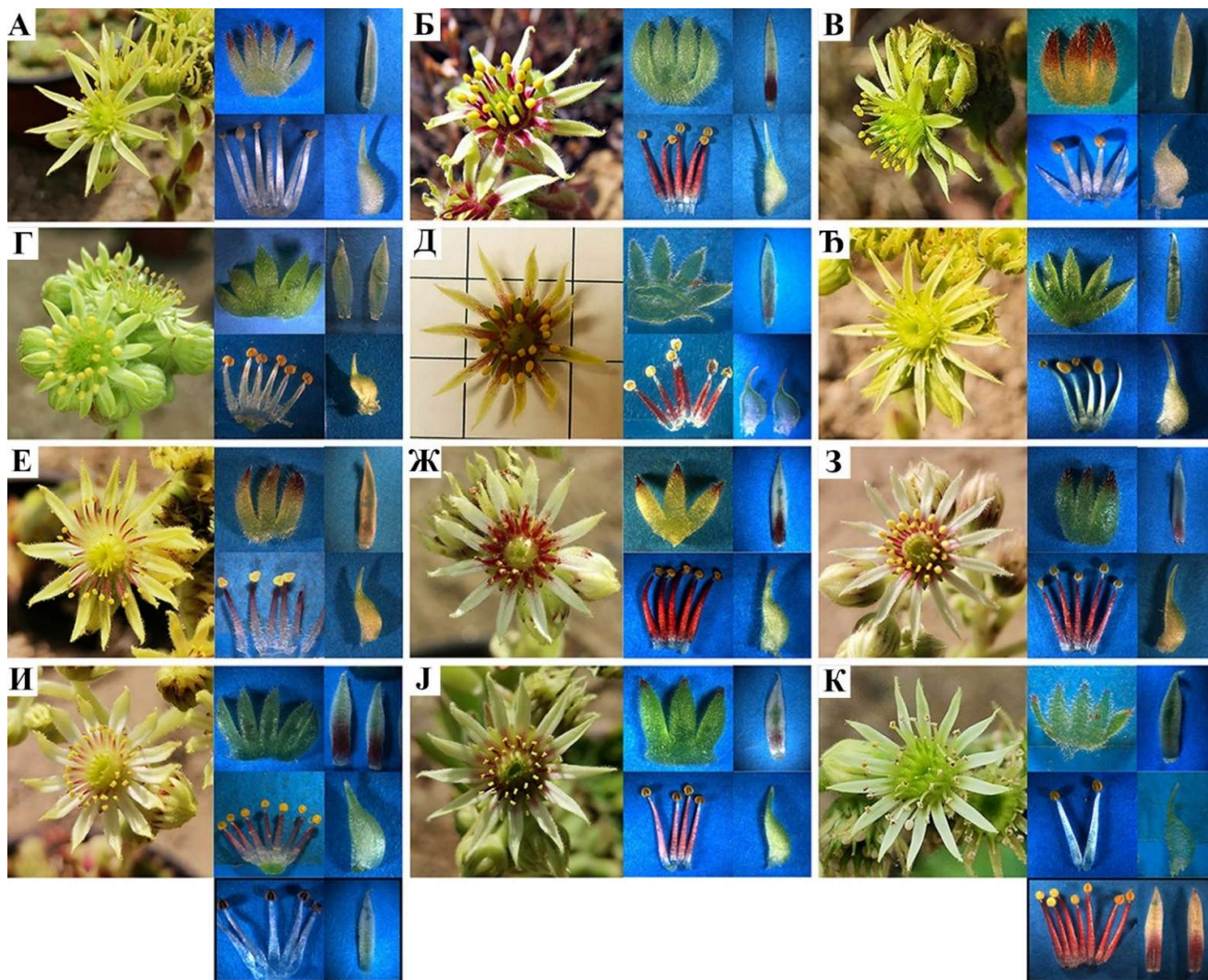
Прилог 3-16. Резултати *post-hoc* тестова (Tukey's HSD for unequal N *post-hoc* и поређење средњих рангова) на нивоу квантитативних карактеристика поленових зрна таксона *S. ruthenicum* комплекса.

Карактеристика	Акр.	<i>S. kindingeri</i> ^а Avg ¹	<i>S. kindingeri</i> x <i>macedonicum</i> ^б Avg	<i>S.</i> <i>leucanthum</i> ^в Avg	<i>S.</i> <i>ruthenicum</i> ^г Avg	<i>S. zeleborii</i> ^д Avg
Поларни дијаметар	П	23,7 ^г	24,7	24,1	26,0 ^а	20,9
Екваторијални дијаметар	Е	20,7 ^г	21,5 ^{в,г}	20,3 ^{б,г}	18,8 ^{а,б,в,д}	24,4 ^г
Однос поларног и екваторијалног дијаметра	П/Е	1,2 ^г	1,2 ^г	0,8	1,5 ^{а,в,д}	0,9 ^г

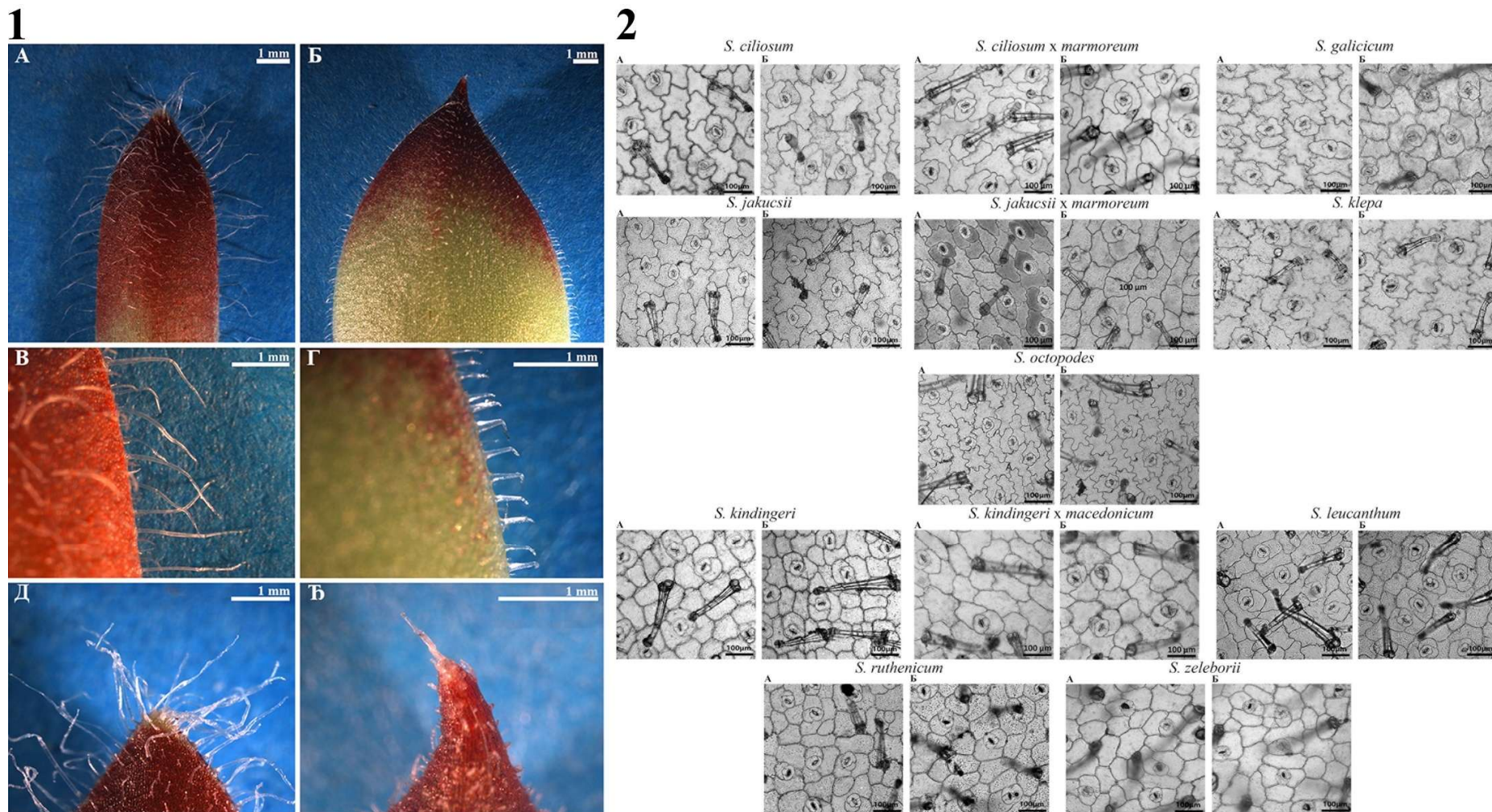
¹ - Avg: средње вредности, у истом реду, са различитим словима у суперскрипту значајно се разликују.

ПРИЛОЗИ 4

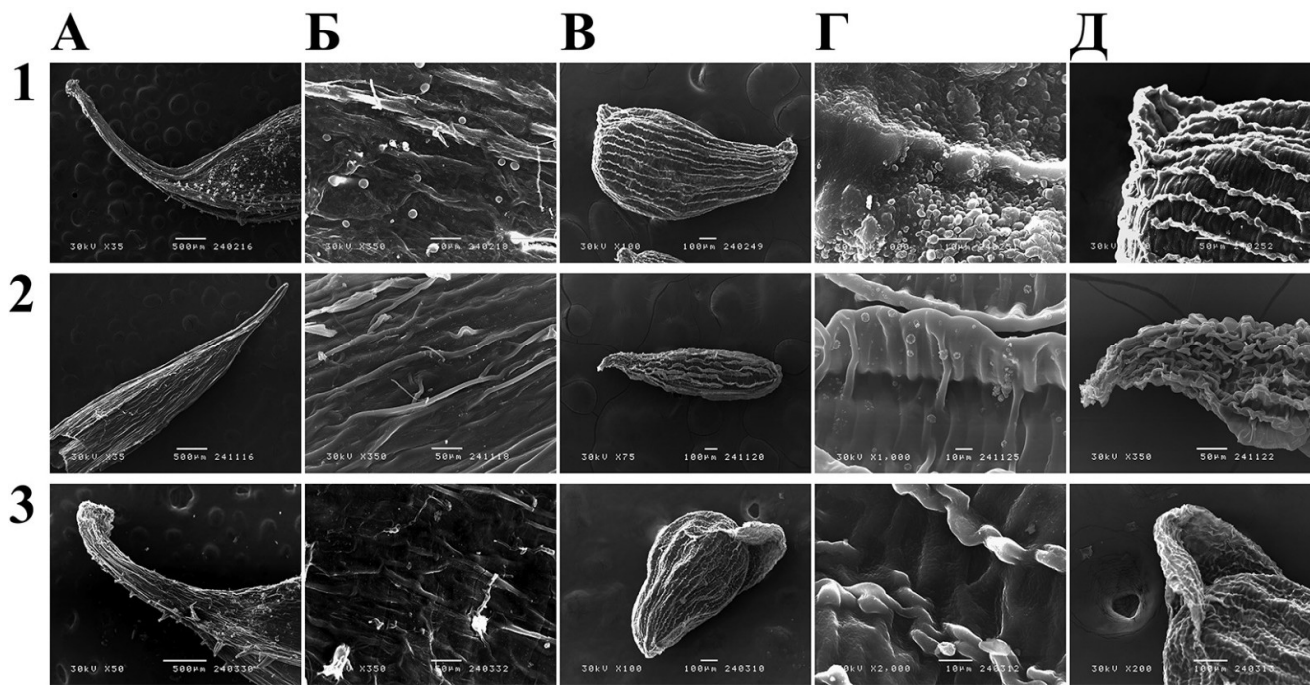
Прилог 4-1. Изглед цветова, чашичних и круничних листића, прашника и карпела представника *S. ciliosum* и *S. ruthenicum* комплекса: **А** - *S. ciliosum*; **Б** - *S. ciliosum* x *marmoreum*; **В** - *S. galicicum*; **Г** - *S. jakucsii*; **Д** - *S. jakucsii* x *marmoreum*; **Ђ** - *S. klepa*; **Е** - *S. octopodes*; **Ж** - *S. kindingeri*; **З** - *S. kindingeri* x *macedonicum*; **И** - *S. leucanthum*; **Ј** - *S. ruthenicum*; **К** - *S. zeleborii* (фото: Јовановић, М. 2018-2024).



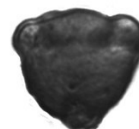
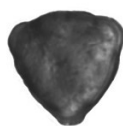
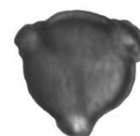
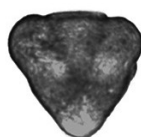
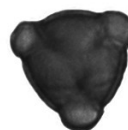
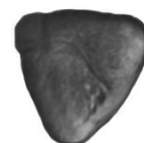
Прилог 4-2. Епидермалне структуре листових розета: **1** – различити типови индументума представника *S. ciliosum* (*S. galicicum*: **А** – тип индументума; **В** – маргинални трихоми; **Д** – апикални трихоми) и *S. ruthenicum* комплекса (*S. kindingeri*: **Б** – тип индументума; **Г** – маргинални трихоми; **Ђ** – апикални трихоми); **2** – изглед епидермалних структура лица (**А**) и наличја (**Б**) анализираних таксона (фото: Јовановић, М. 2018-2024).



Прилог 4-3. SEM микрографије плодова и семена *outgroup* таксона (**1** - *S. wulfenii* subsp. *juvanii*; **2** – *Sedum rupestre*; **3** – *J. heuffelii*): **А** – горњи део и стилус (кљун) плода са трихомима; **Б** – детаљи зида плодова са депозитима воска; **В** – изглед семена; **Г** – изглед лонгитудиналних ребара и анастомоза са гранулама воска; **Д** – набор семењаче у халазном региону (халазна корона) (фото: Миљковић, М., Јовановић, М. 2024).

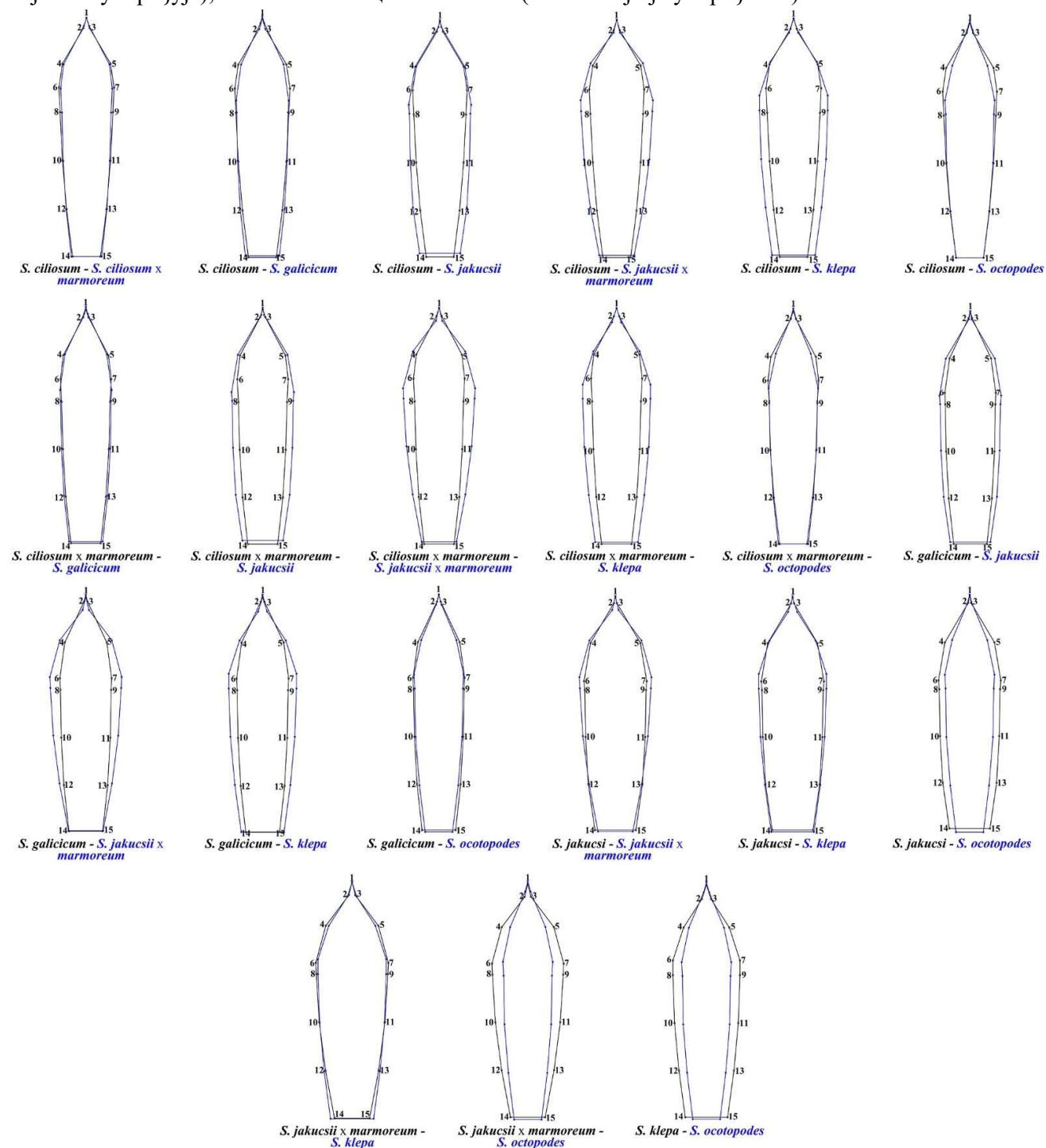


Прилог 4-5. Изглед поленових зрна представника *S. ciliosum* и *S. ruthenicum* комплекса (Фото: Јовановић, М. 2019-2024).

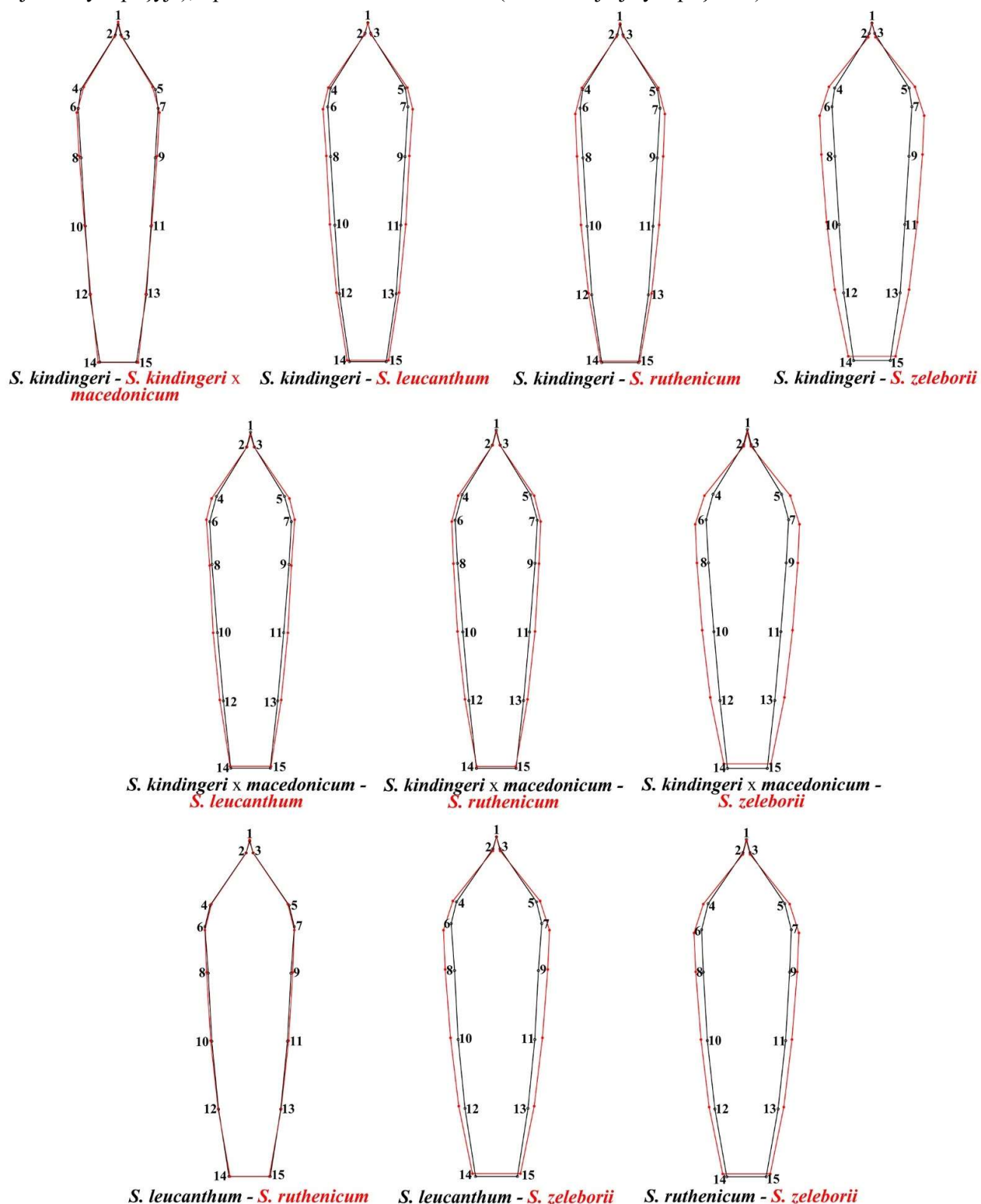
S. ciliosum*S. ciliosum* x *marmoreum**S. galicicum**S. jakucsii**S. jakucsii* x *marmoreum**S. klepa**S. octopodes**S. kindingeri**S. kindingeri* x *macedonicum**S. leucanthum**S. zeleborii**S. ruthenicum*

100 μm

Прилог 4-5. Разлике у средњем облику листова розете између анализираних таксона *S. ciliosum* комплекса на основу резултата дискриминантне анализе (DA): црни облик – почетни облик (таксон са којим се упоређује); плави облик – циљани облик (таксон који је упоређиван).



Прилог 4-6. Разлике у средњем облику листова розете између анализираних таксона *S. ruthenicum* комплекса на основу резултата дискриминантне анализе (DA): црни облик – почетни облик (таксон са којим се упоређује); црвени облик – циљани облик (таксон који је упоређиван).



БИОГРАФИЈА СА БИБЛИОГРАФИЈОМ

Маја Д. Јовановић рођена је 27.3.1992. године у Нишу. Основну школу „Стојан Живковић Столе“, као носилац Вукове дипломе, завршава у селу Трњану (Алексинац). Средњу медицинску школу „Др Миленко Хаџић“ у Нишу, смер медицинска сестра-техничар, са одличним успехом завршава 2011. године. Исте године уписује основне академске студије на Департману за биологију и екологију Природно-математичког факултета Универзитета у Нишу. Након завршетка основних студија, на истом департману 2015. године уписује академске мастер студије Екологија и заштита природе које у предвиђеном року завршава са просечном оценом 10,00. У току мастер студија, два пута (2016. и 2017. године) је проглашена за једног од најбољих студената Природно-математичког факултета. Мастер тезу под називом „Морфолошка варијабилност врсте *Sedum album* L. (Crassulaceae) на Балканском полуострву“ одбранила је оценом 10.

Докторске академске студије на Департману за биологију и екологију Природно-математичког факултета Универзитета у Нишу уписала је 2017. године, у оквиру којих је положила све испите предвиђене студијским програмом са просечном оценом 10,00. Од 2018. године у звању истраживача-приправника била је анагажована на пројекту „Биодиверзитет биљног света Србије и Балканског полуострва – процена, одрживо коришћење и заштита“ (бр. 173030). Од 2021. године запошљена је у звању истраживача-сарадника на истом факултету. У току трајања докторских студија била је ангажована на извођењу практичне наставе из предмета Систематика и филогенија биљака, Теренска истраживања у биологији 1, Ботанички практикум, Физиологија растења и развића биљака, Вегетација света и Биохемијска систематика биљака.

Учествовала је на преко 15 пројеката из области заштите животне средине и биодиверзитета, едукације и популаризације науке. Похађала је 12. Школу масене спектрометрије на Природно-математичком факултету у Нишу 2023. године. Члан је и стручни сарадник из области ботанике Биолошког друштва „Др Сава Петровић“. Члан је Међународне уније за таксономију биљака (IAPT) и Организационог одбора Симпозијума о флори југоисточне Србије и суседних региона.

Аутор је већег броја радова објављених у међународним и националним часописима и саопштења на међународним научним скуповима. Радови под редним бројевима 1, 2, 5, 7, 8, 10, 11 су део ове докторске дисертације.

Радови објављени у истакнутом међународном часопису (M22)

1. **Jovanović M.**, Lazarević M., Lazarević P., Lakušić D., Zlatković B. 2024. Morphological variability of rosette leaves within *Sempervivum ciliosum* and *S. ruthenicum* complexes (Crassulaceae): The geometric morphometrics approach. *Flora*, 320: 152619–152619. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2024.152619>

Радови објављени у међународном часопису (M23)

2. **Jovanović M.**, Lakušić D., Lakušić B., Zlatković B. 2021. Diversification of yellow-flowered *Sempervivum* (Crassulaceae) species from the Balkan Peninsula: evidence from the morphometric study of the epidermal structures of rosette leaves. *Botanica Serbica*, 45(2): 163–176. <https://doi.org/10.2298/BOTSERB2102163J>

Радови објављени у националном часопису међународног значаја (M24)

3. Randelović M., Zlatković B., **Jovanović M.**, Miladinović B., Milutinović, M., Pavlović, D., Branković S., Kitić D. 2022. Morphological and anatomical analysis of the clary sage herbal drug (*Salviae sclareae herba*). *Lekovite Sirovine*, 42: 24-32. <https://doi.org/10.5937/leksir2242024R>

Радови објављени у врхунском часопису националног значаја (M51)

4. Zlatković B., **Jovanović M.**, Stojiljković B., Krstić J., Stojanović M., Stojanović S., Zdravković J., Lakušić D. 2019. Morphological traits of *Sedum album sensu stricto* (Crassulaceae) - variability patterns across the Balkan Peninsula. *Biologia Serbica*, 41(1): 3-12. <https://doi.org/10.5281/zenodo.2586951>

Радови објављени националном часопису (M53)

5. **Jovanović M.**, Lakušić D., Gussev C., Lazarević P., Zlatković B. 2019. Morphological variability of endemic *Sempervivum ciliosum* subsp. *ciliosum* (Crassulaceae) from the Balkan Peninsula. *Biologica Nyssana*, 10(2): 113–123. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3600187>

Монографија националног значаја (M42)

6. Randelović V, Zlatković B, Jušković M, Nikolić D, Mitić Z, Jenačković D, **Jovanović M.**, Raca I, Jovanović M, Stojanović J. 2019. One botanical day on the Stara Planina

Mt. - Plant Identification Handbook. Institute for Nature Conservation of Serbia and Faculty of Sciences and Mathematics, University of Niš.

Радови саопштени на међународним скуповима објављени у изводу (М34)

7. **Jovanović M.**, Lakušić D., Lakušić B., Zlatković B. 2018. Taxonomy of yellow-flowered *Sempervivum* species in Balkan Peninsula: insight based on evidence on leaf epidermal structures. 7th Balkan Botanical Congress, Book of Abstracts, Novi Sad, Serbia. Botanica Serbica (supplement 1), 53.
8. **Jovanović M.**, Lakušić D., Gussev C., Lazarević P., Zlatković B. 2019. *Sempervivum ciliosum sensu lato*: morphological variability and possibility of differentiation. Book of Abstracts of the 13th Symposium on the Flora of Southeastern Serbia and Neighbouring Regions, Stara Planina Mt. (Serbia), 40-41.
9. Stojiljković B., **Jovanović, M.**, Cvetković A., Mitić, Z., Lakušić D., Zlatković B. 2019. Red flowered *Sempervivum* species from the central Balkans: morphological variability and differentiation. Book of Abstracts of the 13th Symposium on the Flora of Southeastern Serbia and Neighbouring Regions, Stara Planina Mt. (Serbia), 40-41.
10. **Jovanović M.**, Lakušić D., Gussev C., Lazarević P., Zlatković B. 2020. Morphological variability of folicle and seed traits in yellow-flowered *Sempervivum* (Crassulaceae) species from the Balkan Peninsula. Book of Abstracts of the IV Symposium of Biologist and Ecologist of Republic of Srpska with international participation, Banja Luka (Republic of Srpska, B&H), 23.
11. **Jovanović M.**, Lakušić D., Gussev C., Lazarević P., Zlatković B. 2022. Morphological study of the rosette leaves of *Sempervivum ciliosum* and *S. ruthenicum* complexes from the Balkan Peninsula. Book of Abstracts of the 14th Symposium on the Flora of Southeastern Serbia and Neighbouring Regions, Kladovo (Serbia), 30.
12. **Jovanović M.**, Savić-Zdravković D., Ilić, M., Nikolić, M. 2022. Preliminary taxonomic study of vascular flora of Natural Monument "Lisine". Book of Abstracts of the 14th

Symposium on the Flora of Southeastern Serbia and Neighbouring Regions, Kladovo (Serbia), 63.

13. Jušković M., **Jovanović M.**, Stojanović J., Zlatković B., Randelović V. 2022. Comparative anatomical study of stem and leaves of endemic *Euphorbia* L. species from Serbia. Book of Abstracts of the 14th Symposium on the Flora of Southeastern Serbia and Neighbouring Regions, Kladovo (Serbia), 65-66.
14. Raca I., **Jovanović M.**, Bogdanović A., Marković M., Nešić M., Zlatković B., Randelović V. 2022. Herbarium Moesiacum Niš (HMN) – State of the Art. Book of Abstracts of the 14th Symposium on the Flora of Southeastern Serbia and Neighbouring Regions, Kladovo (Serbia), 29.
15. **Jovanović M.**, Savić-Zdravković D., Stojanović J., Ilić M., Popović D., Nikolić, M. 2024. Assessing plant species distribution in the Natural Monument „Lalinačka Slatina” for prioritizing fire protection zones. Book of Abstracts of the 40th EADSVE Meeting, Banja Luka (Bosnia and Herzegovina), 60.

Радови саопштени на националним скуповима објављени у изводу (M64)

16. Pavlović M., Marković M., **Jovanović M.**, Tošić S., Nikolić B., Rakonjac Lj., Stankov Jovanović V. 2023. The use of wild fruit, tea plants and wild edible plants in the Pirot district (Southeastern Serbia). Book of Abstracts of the 57th Congress of Anthropological Society of Serbia, Kopaonik-Brzeće (Serbia), 57.
17. Pavlović M., **Jovanović M.**, Tošić S., Marković M. 2023. Ethnobotanical study: The use of herbal cosmetics in skin and hair care among middle-aged population. Book of Abstracts of the 57th Congress of Anthropological Society of Serbia, Kopaonik-Brzeće (Serbia), 55.
18. Ilić M., Stojanović I., Nikolić M., Savić-Zdravković D., **Jovanović M.**, Popović M. 2023. Procena Sezonske veličine populacije vrste *Lycaena helle* na Ponoru - Park prirode Stara Planina. Book of Abstracts of the XIV Symposium of Serbian Entomologists with International Participation, Novi Sad (Serbia), 82-83.

ИЗЈАВА О КОРИШЋЕЊУ

Овлашћујем Универзитетску библиотеку „Никола Тесла“ да у Дигитални репозиторијум Универзитета у Нишу унесе моју докторску дисертацију, под насловом:

ТАКСОНОМИЈА КОМПЛЕКСА *SEMPERVIVUM CILIOSUM* И *S. RUTHENICUM* (CRASSULACEAE) НА БАЛКАНСКОМ ПОЛУОСТРВУ

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

Моју докторску дисертацију, унету у Дигитални репозиторијум Универзитета у Нишу, могу користити 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 прераде (CC BY-NC-ND)
4. Ауторство – некомерцијално – делити под истим условима (CC BY-NC-SA)
5. Ауторство – без прераде (CC BY-ND)
6. Ауторство – делити под истим условима (CC BY-SA)

У Нишу, _____

Потпис аутора дисертације:


Маја Д. Јовановић

ИЗЈАВА О АУТОРСТВУ

Изјављујем да је докторска дисертација, под насловом

ТАКСОНОМИЈА КОМПЛЕКСА *SEMPERVIVUM CILIOSUM* И *S. RUTHENICUM* (CRASSULACEAE) НА БАЛКАНСКОМ ПОЛУОСТРВУ

која је одбрањена на Природно-математичком факултету Универзитета у Нишу:

- резултат сопственог истраживачког рада;
- да ову дисертацију, ни у целини, нити у деловима, нисам пријављивао/ла на другим факултетима, нити универзитетима;
- да нисам повредио/ла ауторска права, нити злоупотребио/ла интелектуалну својину других лица.

Дозвољавам да се објаве моји лични подаци, који су у вези са ауторством и добијањем академског звања доктора наука, као што су име и презиме, година и место рођења и датум одбране рада, и то у каталогу Библиотеке, Дигиталном репозиторијуму Универзитета у Нишу, као и у публикацијама Универзитета у Нишу.

У Нишу, _____

Потпис аутора дисертације:


Маја Д. Јовановић

**ИЗЈАВА О ИСТОВЕТНОСТИ ШТАМПАНОГ И ЕЛЕКТРОНСКОГ ОБЛИКА
ДОКТОРСKE ДИСЕРТАЦИЈЕ**

Наслов дисертације:

**ТАКСОНОМИЈА КОМПЛЕКСА *SEMPERVIVUM CILIOSUM* И *S.*
RUTHENICUM (CRASSULACEAE) НА БАЛКАНСКОМ ПОЛУОСТРВУ**

Изјављујем да је електронски облик моје докторске дисертације, коју сам
предао/ла за уношење у Дигитални репозиторијум Универзитета у Нишу, истоветан
штампаном облику.

У Нишу, _____

Потпис аутора дисертације:



Маја Д. Јовановић