

PROCJENA BIOLOŠKIH UDALJENOSTI POPULACIJA STANOVNIŠTVA NA OTOKU RABU

ASSESSMENT OF THE BIOLOGICAL DISTANCES IN POPULATIONS ON THE ISLAND OF RAB

Vanda Pribačić Ambrožić, Lajos Sirovitza, Joško Sindik

Institut za antropologiju, Zagreb

SAŽETAK

Glavni cilj istraživanja je proučiti populacijsku strukturu stanovništva sjeverno-jadranskog otoka Raba, analizom grupiranja sudionika istraživanja (stanovnika pet rapskih mjesta) u odnosu na njihova kompleksna fenotipska svojstva (fiziološka, biokemijska te morfološka). Drugi cilj je analizirati grupiranje stanovnika istočnojadranih otoka, u odnosu na njihova kompleksna fenotipska svojstva, gdje je populacija Raba promatrana kao homogen uzorak.

Uzorak sudionika uključio je 601 osobu u dobi od 18 do 75 godina. Pritom je analizirano pet subpopulacija: Banjol s 96 sudionika, Barbat sa 157 sudionika, Rab sa 109, Supetarska Draga sa 100 i Lopar sa 139 sudionika, koji dobro reprezentira populaciju otoka Raba.

Rezultati procjene bioloških udaljenosti između subpopulacija otoka Raba, pokazali su kako je najudaljenija, i to za oba spola, subpopulacija Raba, dok se ostale ispitivane subpopulacije u prostorima morfoloških, fizioloških i biokemijskih svojstava više ili manje grupiraju u jedan te isti klaster. Biološke udaljenosti između dalmatinskih otoka, pokazuju da se otok Rab, gledan kao jedinstvena populacija, izdvaja u prostoru ostalih dalmatinskih otoka (uz otoke Hvar i Vis), kao specifična i biološki udaljena od ostalih otočnih populacija Jadrana.

Biološke udaljenosti nisu povezane s geografskim udaljenostima među naseljima na Rabu, što je u skladu s povijesnim podacima o naseljavanju iz različitih područja s kopna u različitim vremenskim razdobljima i njihovog reproduktivnoj izolaciji tijekom vremena njihovog obitavanja na otoku. Činjenica da se Rab (uz preostala dva otoka), izdvaja prema kompleksnim fenotipskim svojstvima, čini ga predstavnikom bioloških izolata.

SUMMARY

The main goal of this research is to study the population structure of the north-Adriatic island of Rab, clustering analysis of the survey participants (inhabitants from five settlements on the Rab) in relation to their complex phenotypic characteristics (physiological, biochemical and morphological). Another objective was to analyze the grouping of populations on eastern Adriatic islands, compared to their complex phenotypic characteristics, where is a population of Rab observed as homogeneous.

The sample of participants included 601 participants aged 18 to 75. The five subpopulations are analyzed: Banjol with 96 participants, 157 participants with Barbat, Rab with 109, Supetarska Draga with 100 and Lopar with 139 participants, which good represented the whole island.

Results of the assessment of biological distances between subpopulations of the island of Rab, showed that the most distant, for both sexes, was a subpopulation of Rab. The other examined subpopulations according to their morphological, physiological and biochemical characteristics are more or less grouped into one cluster. Results of the assessment of "biological distance" among the population of the island of Rab as a single population and population groups with other Dalmatian islands (that are geographically closer or farther away), showed that the population of the island of Rab-specific and biologically from the other island population of the Adriatic.

Biological distances are not associated with the geographic distances between settlements on the island, which is consistent with historical data about settling in different areas of land, in different periods and their reproductive isolation during the time of their residence on the island. The fact that Rab (with the remaining two islands), is distinguished by its complex phenotypic features, makes Rab the representative of the biological isolates.

Ključne riječi: biološki izolati, kompleksna fenotipska svojstva, populacijska struktura

Keywords: biological isolates, complex phenotypic traits, population structure

UVOD

U sklopu proučavanja populacijske strukture stanovništva u suvremenoj antropologiji, u ovom članaku bavimo se određivanjem „bioloških udaljenosti“, tj. analizom grupiranja stanovnika pojedinih mjesta na otoku Rabu, u odnosu na njihova odabrana fenotipska svojstva.

Svaku ljudsku populaciju možemo promatrati kao entitet u određenom prostoru i vremenu (40). Možemo je i statistički okarakterizirati i razlikovati od drugih populacija koristeći se njezinim grupnim svojstvima (frekvencijama gena, demografskim osobitostima i sl.). Izvrgnute različitim presijama faktora okoline, ljudske populacije, djelovanjem evolucijskih snaga prirodne selekcije, genetičkog odstupanja (drifta), toka gena i mutacija, oformile svoja distinkтивna obilježja. Prirodna selekcija, genetski drift, tok gena i mutacija temeljne su snage koje uobličavaju evoluciju svake žive vrste, pa se istražuju razine na kojima djeluju evolucijske snage, načini kojima uobličavaju različite skupine i kojim procesima različiti organizmi ili populacije odgovaraju na djelovanje tih snaga. Načini na koji evolucijski činitelji djeluju na ljudsku populaciju kao i načini manifestacije u evolucijskom pogledu vrlo su složeni jer su ljudi ne samo biološka, nego i socijalna i kulturna bića. Boas (2) je ukazao na mogućnost utjecaja okoline na biološka svojstva čovjeka kroz njegovu sposobnost „odgovora okolini“, čime je utemeljio holistički pristup znanosti kao prirodnoj disciplini. U užem smislu, populacijska struktura definirana je efektivnom veličinom i reproduksijskim sustavom (58). U biološkoj antropologiji pokušava se razumjeti formiranje različitih ljudskih populacija tijekom mikroevolucije, znači u vremenu u kojemu ih možemo definirati i pratiti njihov razvoj. Grupiranje ljudskih populacija nastaje iz različitih razloga: geografskih, ekonomskih, socijalnih, kulturnih, vjerskih, povijesnih i ostalih (u dalnjem tekstu GESK), pa istraživanja populacijske strukture neminovno moraju, uz biološke, uzeti u obzir i GESK podatke. ovakav pristup u antropološkim istraživanjima nazvan je holističkim pristupom (9). Za antropologe je proučavanje populacijske strukture pokušaj da se model populacijske promjene ili mikroevolucija opiše realističnije (48). Populacijska struktura odraz je mikroevolucijskih procesa, a nastaje sveukupnim dinamičnim uobličavanjem populacijskih karakteristika u vremenu (kroz generacije) i prostoru (ekološkoj niši) (27).

U istraživanjima se pokazalo postojanje povezanosti između GESK podataka, što se pokazalo na različitim populacijama, kao npr. Bougainville (13), Yasuda i Morton (1967) odredili su četiri matematička modela populacijske strukture na kojima se temelje različite metode izračunavanja koeficijenta srođivanja (inbreeding). Prvi je genealoški model koji za procjenu koeficijenta srođstva (kinship, tj. vjerojatnost da su dva gena, ne obavezno u jedne osobe, identična jer potiču od jednog zajedničkog pretka) koristi podatke iz rođoslavlja. Drugi je hijerarhijski model (57) u kojem se pretpostavlja da su subpopulacije u odnosu s drugim populacijama jer je među njima došlo do grananja, s pretpostavkom da se

grananje zbilo ranije te među njima nema više miješanja kroz reprodukciju. Treći model kojeg je predložio Wahlund (54) je odijeljeni model (model podjele, partitioned model), u kojem se odstupanje od slučajnog odabira reproduksijskog partnera mjeri procjenom varijance unutar subpopulacija. Četvrti model je prostorni model (spatial model) kojeg je osmislio Malecot (21) u kojem je srođstvo mjereno kao funkcija udaljenosti.

Svaku se (ljudsku) populaciju može promatrati kao entitet u određenom prostoru i vremenu, a primjenom holističkog pristupa, analizom niza različitih bioloških svojstava neke populacije (od morfoloških i fizioloških pa sve do onih na razini DNA), povećava se kompleksnost istraživanja (40). Jedna od prvih studija temeljena na kompleksnim biološkim svojstvima provedena je analizom morfoloških (antropometrijskih) svojstava dviju populacija u Ruandi (Hutu i Tutsi) (12). Studija je pokazala da među dvjema međusobno izoliranim populacijama koje nastanjuju isti biotop postoje fenotipske razlike. U mikroevolucijskim studijama toga vremena proučavana su biološka svojstva mnogih populacija svijeta koje žive podvrgnute različitim ili pak sličnim okolišnim presijama (39, Spielman 1973, 29). Roberts i Bainbridge (39) mikroevoluciju čovjeka proučavaju analizama različitih bioloških (morfoloških i genetskih) varijabli. Cilj im je bio ukazati da na sukladnost varijacija fenotipskih (morfoloških) osobina te varijacija genetskih svojstava, kao i migracijskim i demografskim karakteristikama te populacije. Pretpostavili su da će populacije koje su genetski sličnije, ali žive reproduktivno izolirane u biotopima gdje su podvrgnute različitim okolišnim uvjetima, pokazivati veće razlike u ekobiljnijim, a veće sličnosti u ekostabilnijim svojstvima. U nizu provedenih istraživanja utvrđeno je da kompleksna fenotipska svojstva mogu biti dobar pokazatelj biološke strukture ljudskih populacija, kao npr. studijama u Irskoj (37), Brazilu i Venezueli (29), Mikroneziji (28), te na jadranskim otocima (42, 47).

U navedenim istraživanjima pokazalo se da i zemljopisne barijere ponekad rezultiraju i jasno izraženim biološkim razlikama među pojedinim ljudskim populacijama. Biološke udaljenosti mogu korelirati s geografskim udaljenostima među pojedinim populacijama odnosno sa sociokulturalnim pokazateljima: tako je koeficijent korelacije između genetičkih udaljenosti genetičkih udaljenosti procijenjenih na temelju učestalosti krvnih grupa nekih stanovnika Arnham zemlje u Australiji i geografskih udaljenosti između mjesta života proučavanih skupina iznosio 0,43 (56). Međutim, ove povezanosti nisu uvjek značajne: geografske udaljenosti među pojedinim populacijama s varijacijama u frekvenciji gena te razlike u govornom jeziku između skupina na istočnim visoravnima Nove Gvineje (20). Vjerojatno je da su varijacije u veličini povezanosti uvjetovane utjecajem većeg broja čimbenika na uobličavanje bioloških svojstava svake specifične populacije, pa je svaku populaciju potrebno zasebno proučavati. Takvi čimbenici su: geografski, socijalni, kulturni, ekonomski, vjerski, itd. Studij ljudskih izolata uveli su u teorijskim antropološkim studijama Wahlund (54) i Dahlberg (7), kao jedan od pristupa razvijenih s

ciljem simuliranja ponašanja populacija. Howells (13) je utvrdio da su biološke varijacije u izravnom odnosu sa geografskim, socio-kulturnim i lingvističkim faktorima, tj. da postoji povezanost različitih faktora što u interakciji djeluju na formiranje bioloških svojstava suvremenih populacija. Istovjetna istraživanja su proveli Spuhler (48) proučavajući Indijance Sjeverne Amerike, Cognier (6) neke skupine Karaibaca, a White i Parsons (56) starosjedioce Arnhama zemlje u Australiji.

U Hrvatskoj, antropološke studije izolata provođene su na jadranskim otocima i u priobalju (otok Hvar, Korčula, Vis, Brač, poluotok Pelješac, Krk, Pag, Silba i Olib). U sklopu tih istraživanja proučavana je etnopovijest te unutarotočna i izvanotočna migracija stanovništva (18), odnosno način na koji je nastala i održala se reproduktivna izolacija među populacijama pojedinačnih naselja na otocima te različiti vanjski faktori koji su mogli tijekom evolucije djelovati na formiranje bioloških svojstava današnjeg stanovništva (41). Pri tome su analizirana različita biološka svojstva: monogena – (klasični serogenetski i DNA polimorfizmi (59, 60, 17, 25, 24, 26, 1, 10, 15, 16, 30), ali i kompleksna svojstva: morfološka (31, 35), fiziološka (47, 46), itd.. Analize morfoloških (antropometrijskih) svojstava, kojima je istraživan stupanj i oblik morfoloških varijacija u populacijama pojedinačnih otoka, ukazale su na sličnosti, ali i jasno izražene razlike među ispitivanim subpopulacijama (42, 43). Ustanovljeno je da su, unatoč svojoj ekolabilnosti, fiziološka (kardiorespiratorna) svojstva također dobri pokazatelji utjecaja evolucijskih sila na biološku strukturu populacije (46, 47, 43, 44, 45) te da se fiziološke varijacije često podudaraju s rezultatima istraživanja morfoloških svojstava, ali i lingvističkih istraživanja provedenih u prostoru bazičnog vokabulara (50, 51, 52, 53).

U ovom istraživanju predmet istraživanja su populacije otoka Raba, na kojem najstariji tragovi ljudske prisutnosti na otoku Rabu potječu iz doba paleolitika, na što upućuju nalazi kasnopaleolitskih alata na području Lopara (22). Najveći broj stanovnika Rab je imao potkraj 14. st. Na cijelom otoku bilo je oko 10 000 stanovnika, a u samom gradu oko 5 000 (3). Varijacije broja stanovnika bile su povezane s povijesnim događajima na Rabu. Međutim, za razliku od većine jadranskih otoka, od prvog poznatog popisa iz 1857. godine, kada je općina Rab imala svega 3753 stanovnika taj broj vremenom polako, ali stalno povećavao te je danas Rab jedan od najnaseljenijih naših otoka. Prema popisu stanovništva iz 2011. godine, na otoku Rabu živi 8 065 stanovnika (34), što je manje nego 2001. godine (33), kad je na Rabu živjelo ukupno 9 480 stanovnika. Za otok je karakteristično u prvoj redu unutarotočno seljenje, a zatim migracija iz ostalih dijelova Hrvatske što potvrđuju popisi iz 1991. i 2001. g., u kojima se vidi da polovina stanovnika otoka Raba, koja je mijenjala mjesto stanovanja, vuče porijeklo iz nekoga drugog rapskog naselja (19).

Glavni cilj ovog istraživanja je na reprezentativnom uzorku stanovništva sjeverno-jadranskog otoka Raba proučiti njegovu populacijsku strukturu, analizom grupiranja sudionika istraživanja (stanovnika pet rapskih mesta) u odnosu na njihova kompleksna fenotipska svojstva (fiziološka, biokemijska te morfološka). Na taj

način procijenit će se stupanj diferencijacije među subpopulacijama otoka Raba, koje odgovaraju stanovništvu pojedinih mjesta (Banjola, Barbata, Lopara, Raba i Supetarske Drage). Drugi cilj je analizirati grupiranje stanovnika istočnojadranskih otoka, u odnosu na njihova kompleksna fenotipska svojstva, gdje je populacija Raba promatrana kao homogen uzorak.

MATERIJAL I METODE

Ispitanici

Uzorak sudionika uključio je 601 osobu u dobi od 18 do 75 godina. Pritom je analizirano pet subpopulacija: Banjol s 96 sudionika, Barbat sa 157 sudionika, Rab sa 109, Supetarska Draga sa 100 i Lopar sa 139 sudionika, koji dobro reprezentira populaciju otoka Raba. Razdioba subpopulacija se nije razlikovala po spolu ($\chi^2=9,29$, $df=4$, $p>0,05$). Prosječna dob ne pokazuje statistički značajnu razliku između sudionika i ispitanica kao niti između mesta istraživanja ($F=0,446$, $df=5$, $p>=0,80$).

Prikupljeni opći podaci (o spolu, dobi, mjestu rođenja sudionika i njihovih roditelja) te podaci o antropometrijskim, fiziološkim i biokemijskim svojstvima koja su analizirana u ovom istraživanju odabrani su prema uputama Internacionallnog biološkog programa (55). Primijenjene su tehnike i instrumentarij koji se nalazi u Institutu za antropologiju, Zagreb, a prema uputama «Praktikuma biološke antropologije» i to: «Antropometrija» (4), „Morfološka i funkcionalna antropometrija“ (5) i „Fiziološke metode – I“ (8). Antropometrijske varijable mjerene su pomoću instrumenata proizvođača Sieber – Haegner (Švicarska). Testiranje plućnih volumena i protoka izvršeno je pomoću spirometra „Pneumoscreen“. Izvršena su najmanje tri tehnički prihvatljiva mjerena za svakog sudionika, a kao rezultata uzeta je vrijednost najbolje krivulje. Arterijski krvni tlak (sistolički i dijastolički) mjerjen je auskultacijskom metodom, na lijevoj nadlaktici sudionika u sjedećem položaju, nakon 15 minuta mirovanja. Za mjerjenje je upotrijebљen živin tlakomjer.

Varijable

U analizu su uključena četiri različita skupa svojstava: morfološke karakteristike (tijela i glave), biokemijske i fiziološke varijable. Analizirano je 30 antropometrijskih varijabli tijela: visine – tijela, sjedeća; duljine – noge, natkoljenice, potkoljenice, ruke, nadlaktice, podlaktice; širine – biakromijalna, prsnog koša, zdjelice, ručnog zgloba (lijevo i desno), skočnog zgloba (lijevo i desno); dubina prsnog koša; bikondilarna širina – nadlaktice (lijevo, desno), bedrene kosti (lijevo i desno); opsezi – prsnog koša, trbuha (u razini pupka), kukova, nadlaktice, podlaktice, natkoljenice, potkoljenice (sve u cm); kožni nabori – nad bicepsom, nad tricepsom, potkoljenice (sve u mm); masa tijela (kg); indeks mase tijela (%). Također, analizirano je 14 antropometrijskih varijabli glave: duljine – glave i uha; širine – glave, čela, lica, donje čeljusti, nosa, usta, uh, interorbitalna; visina – lica, nosa; debljina usnica; opseg glave (sve u mm). Među 8 fizioloških (kardiorespiratornih) varijabli analizirane se: forsirani vitalni kapacitet, forsirani ekspiratori

volumen (oba u L); maksimalne brzine izdaha – ukupna, pri 25% FVC-a, pri 50% FVC-a, pri 75% FVC-a (sve u L/s); krvni tlak – sistolički i dijastolički (oba u mmHg). Konačno, analizirao je i 7 biokemijskih varijabli: S-kreatinin te S-urati (oba u $\mu\text{mol/L}$); S-kolesterol, S-trigliceridi, S-HDL kolesterol, S-LDL kolesterol, S-glukoza (sve u mmol/L).

Statistička analiza

Razlike među istraživanim naseljima otoka Raba istraženi su i preko geografskih i bioloških udaljenosti u prostorima varijabli tijela i glave, kao i prostorima što čine fiziološke i biokemijske varijable. Rezultati tih analiza ilustrirani su odgovarajućim dendrogramima. Pozicija Raba u odnosu na istočne i zapadne dijelove ostalih, do sada istraživanih otoka, određena je preko bioloških udaljenosti u sveukupnom prostoru koju čine varijable glave i tijela te fiziološke varijable zajedno. Te usporedbe izvedene su posebno po spolu sudionika. Kao najpogodnija mjera za procjenu bioloških udaljenosti u prostoru kontinuiranih svojstava je analiza Mahalanobis D₂, a taksonomske analize provedene su Wardovom metodom klaster analize. Asocijacija među matricama svih tih mjer udaljenosti provedena je Mantelovim

testom (23). Kako bismo u prostoru ispitivanih kompleksnih svojstava populaciju otoka Raba smjestili među populacije ostalih dalmatinskih otoka, analizirane su njihove međusobne biološke udaljenosti. Pritom su korištene sve prikupljene antropometrijske varijable tijela i glave te fiziološke varijable i izračunate su vrijednosti Mahalanobisovog D₂ (44, 45). Varijable nisu standardizirane za dob, visinu i težinu. Rezultati statističke analize provedeni su korištenjem programskog paketa IBM SPSS Statistics 19.

REZULTATI

Procijenjena je međusobna udaljenost pet populacija otoka Raba (Banjola, Barbata, Lopara, Raba i Supetarske Drage), odvojeno po spolu i posebno za svaki skup ispitivanih svojstava. Analize nad ispitivanim varijablama tijela i glave provedene su na faktorskim skorovima iz prethodnih istraživanja (36), dok su analize fizioloških i biokemijskih varijabli provedene nad originalnim podacima.

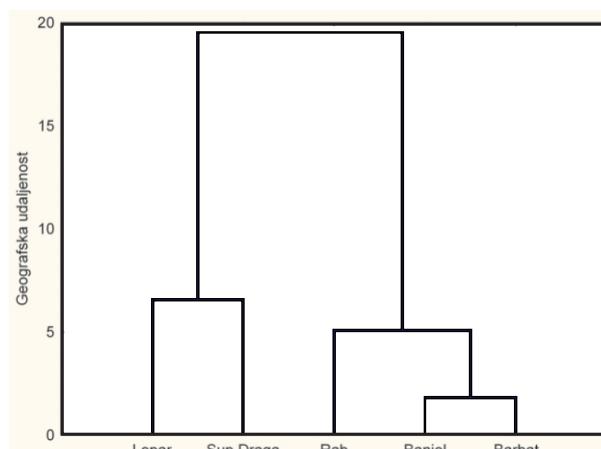
Budući da je već geografska udaljenost među mjestima ima izrazito značenje u određivanju populacijske strukture, prvo smo prikazali geografske udaljenosti pet mjesta istraživanja.

Tablica 1. Geografske udaljenosti (km) naselja otoka Raba

Table 1: Geographical distances (km) of the settlements on the island of Rab

Populacija	Barbat	Banjol	Rab	Sup.Draga	Lopar
Barbat	0	1,81	5,18	9,55	15,13
Banjol	1,81	0	3,37	7,74	13,31
Rab	5,18	3,37	0	7,18	12,76
Sup.Draga	9,55	7,74	7,18	0	6,58
Lopar	15,13	13,31	12,76	6,58	0

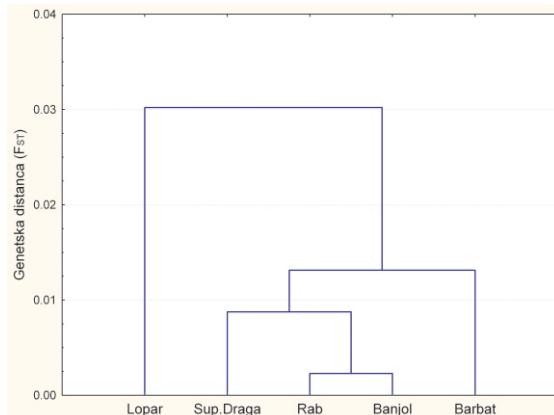
S obzirom na to da razmještaj tih mjesta na otoku nije linearan, Wardovom metodom klaster analize geografskih udaljenosti predviđen je dendrogram (slika 1). Geografski su najbliži Lopar i Supetarska Draga dok drugi klaster čine Rab, Banjol i Barbat, gdje su Banjol i Barbat geografski najbliža mjesta.



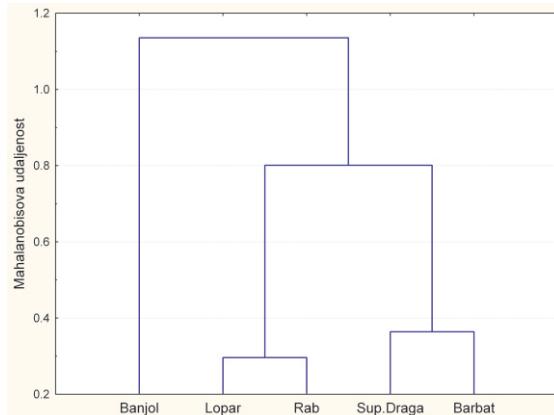
Genetske udaljenosti, utemeljene na analizi 26 mikrosatelitskih biljega, preuzete su iz literature (Biloglav, 2006). Na temelju tih podataka načinjen je dendrogram dobiven klaster analizom genetskih udaljenosti pet subpopulacija Raba, s uočljiva dva klastera: u prvom je sam Lopar, dok drugi čine ostala četiri mjesta, pri čemu su Rab i Banjol mjesta s najmanjom genetskom udaljenošću u ovom klasteru (slika 2).

Slika 1. Dendrogram geografskih udaljenosti naselja otoka Raba dobiven Wardovom metodom

Figure 1: Dendrogram of geographical distances between the settlements of the island of Rab obtained by Ward's method



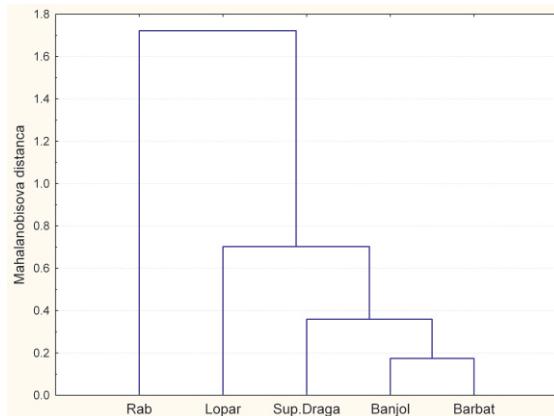
Slika 2. Dendrogram genetskih udaljenosti (F_{ST}) naselja otoka Raba dobiven Wardovom metodom



Slike 3 i 4. Dendrogrami Mahalanobisovih udaljenosti muškaraca (lijevo) te žena (desno) naselja otoka Raba u prostoru morfoloških varijabli tijela dobiven Wardovom metodom

Figures 3 and 4: Dendograms of the Mahalanobis distances for men (left) and women (right) of the settlements of the island of Rab in the space of morphological variables of body obtained by Ward's method

Na slikama 5 i 6 prikazani su rezultati klaster analize Mahalanobisovih udaljenosti za varijable glave muškaraca (slika 5, lijevo) i žena (slika 6, desno). Kod muškaraca, formirala su se dva klastera. Prvi čini sama populacija mjesta Raba, dok drugi čine sva ostala mjesta,



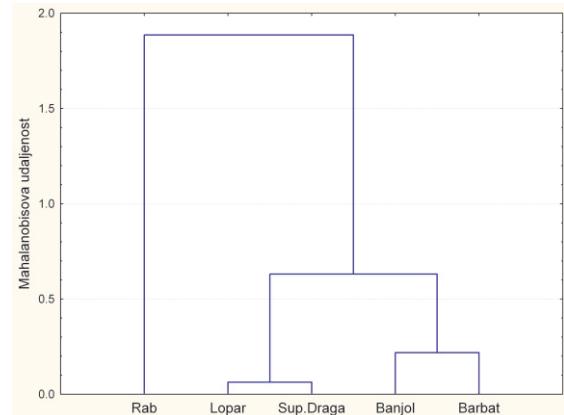
Slika 5 i 6. Dendrogram Mahalanobisovih udaljenosti muškaraca (lijevo) i žena (desno) naselja otoka Raba u prostoru varijabli glave dobiven Wardovom metodom

Figures 5 and 6: Dendograms of the Mahalanobis distances for men (left) and women (right) of the settlements of the island of Rab in the space of morphological variables of head obtained by Ward's method

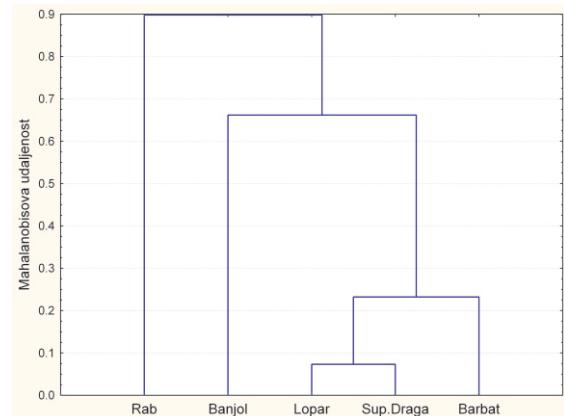
Figure 2: Dendrogram of genetic distances (F_{ST}) between the settlements of the island of Rab obtained by Ward's method

Na Mahalanobisovim udaljenostima skupova varijabli, procjenjivali smo koje populacije formiraju posebne skupine u pojedinim skupovima ispitivanih varijabli, primjenom Wardove metode klaster analize.

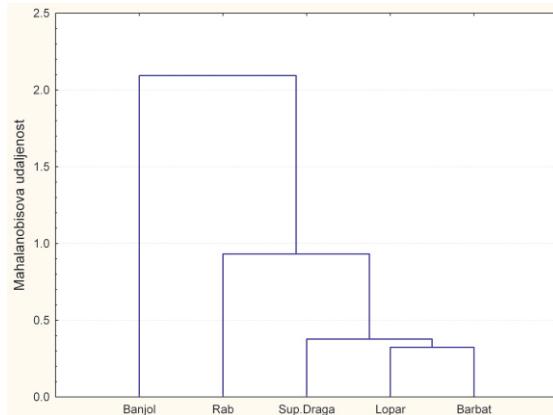
Na slikama 3 i 4 prikazani su rezultati klaster analize Mahalanobisovih udaljenosti za varijable tijela muškaraca (slika 3, lijevo) i žena (slika 4, desno). Kod muškaraca, formirala su se dva klastera: u prvoj se nalazi samo Banjol, dok se u drugome grupiraju Lopar i Rab te Supetarska Draga i Barbat. I kod žena se formiraju dva klastera, s time da se Rab izdvaja od ostala četiri mesta koja čine klaster unutar kojeg se grupiraju Lopar i Supetarska Draga, te Banjol i Barbat.



pri čemu se Lopar u drugom klasteru odvaja sa najvećom Mahalanobisovom vrijednošću. I kod žena, formirala su se dva klastera. U prvoj se, kao i kod muškaraca nalazi Rab, dok se unutar drugog izdvojio Banjol.



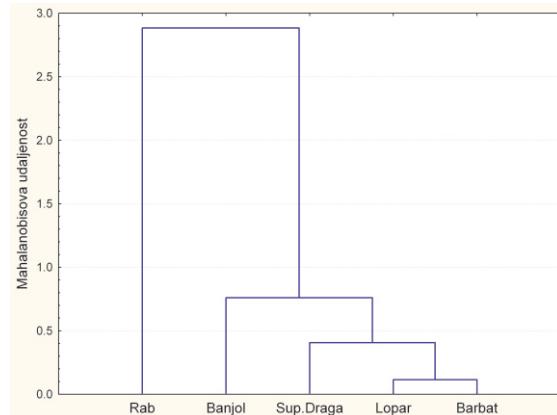
Na slikama 7 i 8 prikazani su rezultati klaster analize Mahalanobisovih udaljenosti za fiziološke varijable muškaraca (slika 7, lijevo) i žena (slika 8, desno). Kod muškaraca, formirala su se dva klastera, gdje se Banjol se uočljivo izdvaja od ostalih populacija koje tvore klaster



Slika 7 i 8. Dendrogram Mahalanobisovih udaljenosti muškaraca (lijevo) i žena (desno) naselja otoka Raba u prostoru fizioloških varijabli dobiven Wardovom metodom
 Figures 7 and 8: Dendograms of the Mahalanobis distances for men (left) and women (right) of the settlements of the island of Rab in the space of physiological variables obtained by Ward's method

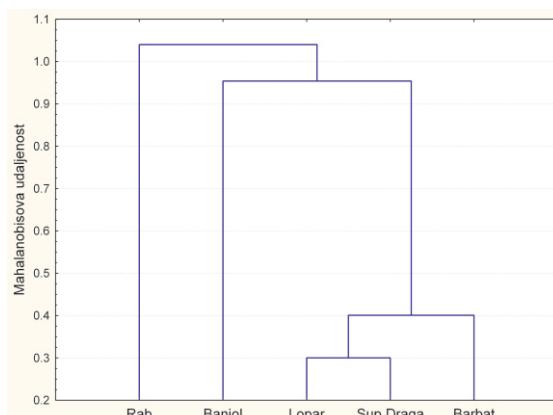
Na slikama 9 i 10 prikazani su rezultati klaster analize Mahalanobisovih udaljenosti za biokemijske varijable muškaraca (slika 9, lijevo) i žena (slika 10, desno). Kod muškaraca, formirala su se tri klastera: u

unutar kojeg se kao mjesto s najvećom udaljenosću izdvojio Rab. Kod žena, Rab se distancira od ostalih mjeseta istraživanja, dok su u drugom klasteru Lopar i Barbat vrlo bliski iako su to geografski udaljena mjesta.

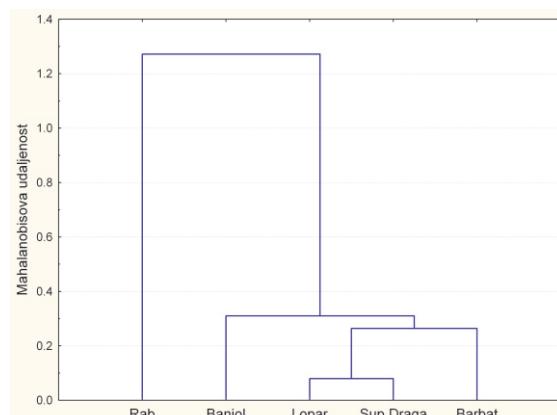


Slika 9 i 10. Dendrogram Mahalanobisovih udaljenosti muškaraca (lijevo) i žena (desno) naselja otoka Raba u prostoru biokemijskih varijabli dobiven Wardovom metodom
 Figures 9 and 10: Dendograms of the Mahalanobis distances for men (left) and women (right) of the settlements of the island of Rab in the space of biochemical variables obtained by Ward's method

prvom se nalazi Rab, u drugom se nalazi Banjol, a u trećem ostala tri mjeseta istraživanja. Kod žena, pripadajući dendrogram je po svojoj strukturi identičan onome dobivenom za muškarce.



Slika 9 i 10. Dendrogram Mahalanobisovih udaljenosti muškaraca (lijevo) i žena (desno) naselja otoka Raba u prostoru biokemijskih varijabli dobiven Wardovom metodom
 Figures 9 and 10: Dendograms of the Mahalanobis distances for men (left) and women (right) of the settlements of the island of Rab in the space of biochemical variables obtained by Ward's method



Nakon proučavanja strukture populacije otoka Raba u prostoru pojedinih skupova kompleksnih svojstava, ispitana je i korelacija među matricama bioloških udaljenosti. Značajnost koeficijenata korelacijske testirana je Mantelovim testom. Analiza je provedena za matrice sljedećih udaljenosti: geografskih, genetskih, Mahalanobisovih udaljenosti za varijable tijela muškaraca / žena, glave muškaraca / žena, fiziološke

muškaraca / žena, i biokemijskih muškaraca / žena. Od svih parova korelacija, jedino geografska i genetska udaljenost su statistički značajno povezane ($r=0,843$; $t=2,230$; $p=0,01$). Također, ni antropometrijske, ni fiziološke, ni biokemijske varijable ne koreliraju statistički značajno s geografskim i genetskim udaljenostima. Kod muškaraca, jedina statistički značajna korelacija je ona između antropometrijskih varijabli tijela

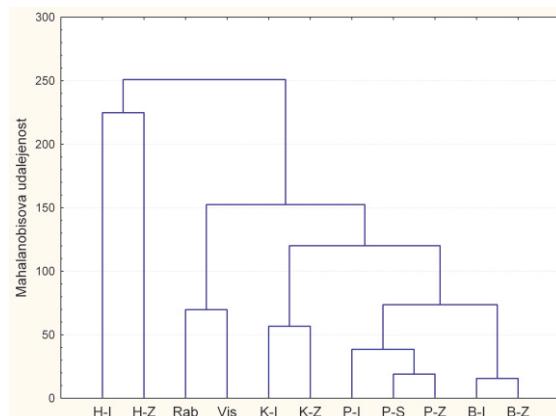
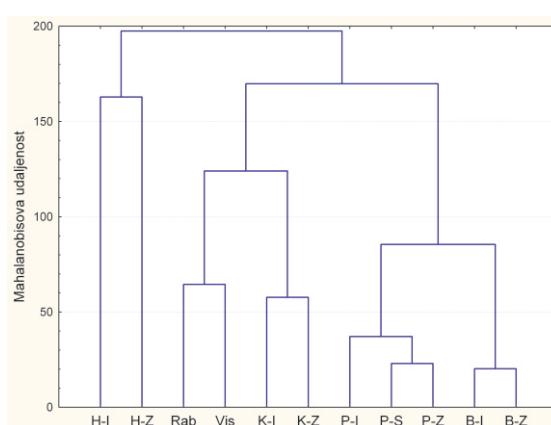
i fizioloških varijabli ($r=0,845$; $t=2,307$; $p<0,01$). U žena, za razliku od muškaraca, antropometrijske varijable tijela statistički značajno koreliraju s fiziološkim ($r=0,889$; $t=1,993$; $p<0,05$) i biokemijskim ($r=0,897$; $t=2,022$; $p<0,05$) varijablama. Antropometrijske varijable glave žena također statistički značajno koreliraju s fiziološkim ($r=0,812$; $t=1,718$; $p<0,05$) i biokemijskim ($r=0,823$; $t=1,753$; $p<0,05$) varijablama, a statistički značajna korelacija je prisutna i između fizioloških i biokemijskih varijabli ($r=0,979$; $t=2,045$; $p<0,01$).

Usporedba Raba i drugih dalmatinskih otoka

Uz populaciju otoka Raba, u analizu su uključene populacije pet ostalih dalmatinskih otoka: Paga, Hvara, Brača, Korčule i Visa. Rab je ovdje, kao i Vis, analiziran kao jedinstvena populacija dok su populacije otoka Hvara, Brača i Korčule analizirane na razini zapadne i istočne, a Paga na razini sjeverne, zapadne i istočne subpopulacijske skupine. Korelacija između dvije matrice Mahalanobisove udaljenosti za muškarace i za žene bila je vrlo visoka ($r=0,961$) i statistički značajna ($p<0,001$).

Klaster analizom bioloških udaljenosti među otočnim populacijama na temelju svih kompleksnih

fenotipskih svojstava zajedno (morpholoških, biokemijskih i fizioloških) dobiveni su dendogrami na slikama 11 i 12. Rezultati su vrlo slični za muškarce (slika 11, lijevo) i žene (slika 12, desno) o čemu govori i korelacija među dvjema matricama bioloških udaljenosti. Ispitivane otočne populacije tvore dva klastera. Prvi klaster čine subpopulacije otoka Hvara (istočnog i zapadnog dijela), dok drugi klaster sačinjavaju populacije svih ostalih otoka. Iz prikazanih dendograma možemo zaključiti kako je najudaljenija, s najvećim Mahalanobisovim vrijednostima, a time i reproduksijski najzavorenija populacija otoka Hvara. Dvije subpopulacije otoka Brača vrlo su bliske i čine jedan klaster, a njemu se pridružuje klaster triju subpopulacija otoka Paga, zatim onih sa Korčule, a tek potom slijede populacije otoka Raba i Visa, pa su populacije Raba i Visa nešto udaljenije od drugih ispitivanih otočnih populacija. Procjena bioloških udaljenosti između stanovništva otoka Raba, kao jedinstvene populacije i populacijskih skupina s drugih otoka pokazala je kako je populacija otoka Raba, uz Hvar i Vis, specifična i biološki udaljena od populacija drugih dalmatinskih otoka.



Legenda: H-I Hvar-istok; H-Z Hvar-zapad; Rab; Vis; K-I Krk-istok; K-Z Krk-zapad; P-I Pag-istok; P-Z Pag-zapad; B-I Brač-istok; B-Z Brač-zapad

Slike 11 i 12. Dendrogram Mahalanobisovih udaljenosti populacija muškaraca (lijevo) i žena (desno) istočnojadranskih otoka na temelju svih kompleksnih fenotipskih svojstava zajedno dobiven Wardovom metodom

Figures 11 and 12: Dendograms of the Mahalanobis distances for men (left) and women (right) of the eastern Adriatic islands in the space of all complex phenotypic features obtained by Ward's method

RASPRAVA

Glavni nalaz istraživanja vezan uz populacijsku strukturu stanovništva sjeverno-jadranskog otoka Raba, dobiven analizom grupiranja sudionika istraživanja (stanovnika pet rapskih mjesta) u odnosu na njihova kompleksna fenotipska svojstva, daje naoko neočekivane rezultate. Naime, skoro za sve skupove varijabli (fiziološke, biokemijske te morfološke), klasteriranjem je, i to za oba spola, došlo do izdvajanja populacije mjesta Rab, u odnosu na Banjol, Barbat, Lopar i Supetarsku Dragu). S obzirom na povijesna zbivanja na otoku Rabu,

kao i različit intezitet naseljavanja tijekom vremena i širom otoka, važno je upozoriti na nekoliko činjenica. Naselja otoka Raba pokazuju relativno veliku gensku raznolikost. Rapski toponiimi pokazuju jak romanski utjecaj, a romanska je populacija bila koncentrirana upravo u gradu Rabu (22, 19). Genetička komponenta romanskih i staroslavenskih starosjedilaca prošla je kroz velike promjene pri epidemiji kuge u 15. st., pri čemu je tri četvrtine rapskog stanovništva umrlo, a dio se iselio na druge otroke. Pri tome je najviše stradao grad Rab u kojem su nestale cijele porodice, a njihove kuće su spaljene. Južni dio grada, Kaldanac najviše je stradao, gotovo

sasvim opustio, te je tako propao najživlji dio grada (32). Povećanu genetičku raznolikost unutar otočne populacije moguće je objasniti s migracijskim procesima. Migracije su bile uzrokovanе s jedne strane ratnim zbivanjima, pri čemu je stanovništvo s kopna doseljavalo na otok, a s druge strane sustavnim doseljavanjem nakon raznih epidemija. S tim je u vezi naseljavanje nakon epidemije kuge u 15. st., nakon koje su mletački duždevi naseljavali novo stanovništvo uz razne povlastice. Naseljavani su po cijelom otoku, osim u gradu Rabu čija je populacija i u kompleksnim antropometrijskim, fiziološkim i biokemijskim svojstvima pokazala izrazitu tendenciju izdvajanja od svih ostalih subpopulacija otoka (32). Drugim riječima, povjesna zbivanja s posljedičnim migracijskim procesima, mogu biti najvažniji uzrok izdvajanja mjesta Raba među ostalim mjestima na otoku Rabu, u odnosu na njihova kompleksna fenotipska svojstva (fiziološka, biokemijska te morfološka).

Također, uočljivo je kod svih skupova ispitivanih varijabli da se uz populaciju Raba na drugom ekstremu izdvaja i populacija mjesta Barbat, što se može protumačiti utjecajem migracija stanovništva s kopna izbjeglog pred Turcima u 16. st. (49). Naseljavanje na prostoru današnjeg Barbata je tada bilo najlogičnije, jer je ono najistočnije i ujedno i najbliže kopnu. Ta migracija ostavila je trag i u govoru. Stanovnici otoka govore čakavskim narječjem hrvatskog jezika. U svakom mjestu prisutne su specifične nijanse čakavskog dijalekta, dok je u Barbatu prisutan znatan utjecaj štokavštine. I prema analizi kvantitativnih svojstava dermatoglifa, Barbat se izdvaja od ostalih populacija po broju statistički značajnih razlika u frekvencijama pojedinih svojstava kod muškaraca i žena (14). Analiza haplotipova mitohondrijske DNA u kojoj je postotak različitih haplotipova na otoku Rabu najniži u Barbatu (a time i indeks genske raznolikosti) (11) također nam daje potvrdu o izdvojenosti subpopulacije Barbata.

Međutim, povjesni tijek naseljavanja otoka Raba te povjesni događaji koji su djelomično uvjetovali formiranje subpopulacijskih skupina na otoku, nisu u dužem povjesnom razdoblju dovodili do njihove potpune biološke i sociokulturne izolacije. Ddjelomična izolacija, zahvaljujući evolucijskim procesima, ponekad može rezultirati jasnim fenotipskim diferenciranjem subpopulacija.

Mantelovim testom (23), kojim je izračunata statistička značajnost podudarnosti između parova matrica udaljenosti, potvrđena je korelacija između geografskih i genetskih svojstava, ali ne i korelacija između geografskih i bioloških udaljenosti u prostoru kompleksnih fenotipskih svojstava. To može biti u prvom redu posljedica različite dinamike naseljavanja stanovništva u pojedina otočna naselja, ali i njihove relativne reproduktivne zatvorenosti (36). U prostoru antropometrijskih, fizioloških i biokemijskih svojstava, žene za razliku od muškaraca pokazuju višu razinu koherentnosti između svih analiziranih svojstava. Dakle, i u ovom je slučaju potvrđeno da je ženski fenotip, s ciljem osiguranja uspješnije reprodukcije, manje podložan utjecaju ekoloških čimbenika: stoga žene bolje prezentiraju genetsku strukturu populacije (37, 38).

Analiza grupiranja stanovnika istočnojadranskih otoka, u odnosu na ista kompleksna feonotipska svojstva, omogućila je suporedbu populacije otoka Raba s populacijama drugih jadranskih otoka. Kod populacije otoka Raba, kao i kod drugih otočkih populacija, bilo je za pretpostaviti postojanje određenog stupnja reproduktivne izolacije otoka u cjelini, uslijed geografske odvojenosti od kopna te od ostalih otoka. Međusobni odnos ispitivanih populacija odredili smo na temelju njihovih međusobnih bioloških udaljenosti na temelju izvornih, nestandardiziranih morfoloških i fizioloških varijabli, analiziranih u ovom istraživanju, dok smo populaciju otoka Raba promatrali kao jedinstvenu. Dobieni rezultati su gotovo istovjetni za oba spola. Iz dendograma (slika 11 i 12) se vidi da sve otočne populacije tvore gotovo samo jedan klaster. Stanovništvo otoka Hvara nešto je udaljenije od drugih otočnih populacija, kao i populacije otoka Raba i Visa. Drugim riječima, može se zaključiti da se radi o biološki udaljenijim populacijama. Ove rezultate možemo potkrijepiti i sa rezultatima genetičkih istraživanja. Na temelju mjera genetske raznolikosti, analizom mitohondrijske DNA kvarnerski otoci, a prije svega Rab i Cres izdvojili su se kao genetički najizolirani populacija istočnog Jadrana. (11).

Zaključno, iz provedenog istraživanja proizlazi da populaciju otoka Raba možemo smatrati jadranskim genetičkim izolatom, što možemo rastumačiti utjecajima različitih evolucijskih sila kao i migracijskim procesima tijekom dužeg razdoblja povijesti.

ZAKLJUČCI

Rezultati procjene bioloških udaljenosti između subpopulacija otoka Raba, pokazali su kako je najudaljenija, i to za oba spola, subpopulacija Raba, dok se ostale ispitivane subpopulacije u prostorima morfoloških, fizioloških i biokemijskih svojstava više ili manje grupiraju u jedan te isti klaster. Biološke udaljenosti nisu povezane s geografskim udaljenostima među naseljima što je u skladu s povjesnim podacima o naseljavanju iz različitih područja s kopna u različitim vremenskim razdobljima i njihovoj reproduktivnoj izolaciji tijekom vremena njihovog obitavanja na otoku. Rezultati procjene „bioloških udaljenosti“ u prostoru antropometrijskih varijabli tijela i glave te fizioloških varijabli, između stanovništva otoka Raba kao jedinstvene populacije i populacijskih skupina s drugih dalmatinskih otoka (koji su mu geografski bliži ili udaljeniji), pokazali su da je populacija otoka Raba specifična i biološki udaljena od ostalih otočnih populacija Jadrana.

Zahvale

Ovaj rad izrađen je u Institutu za antropologiju, Zagreb, u okviru znanstveno-istraživačkih projekata Instituta za antropologiju „Populacijska struktura Hrvatske-antropogenetički pristup“ (MZOŠ RH broj: 196-1962766-2751) i „Kompleksna obilježja i zdravlje stanovništva od djetinjstva do duboke starosti“ (MZOŠ RH broj: 196-1962766-2747).

Literatura

1. Barać L, Peričić M, Martinović Klarić I, Roots S, Janićijević B, Kivisild T, Parik J, Rudan I, Villem R, Rudan P. Y chromosomal heritage of Croatian population and its island isolates. *Euro J Hum Genet.* 2003;11:535-42.
2. Boas F. Changes in bodily form in descendants of immigrants. U: Abstract of the Report on changes in bodily form in descendants of immigrants. U.S. Governm. Print. Office, Washington, DC, 1911.
3. Brusić V. Otok Rab: geografski, historijski i umjetnički pregled sa ilustracijama i geografskom kartom Kvarnera i Gornjeg Primorja. Franjevački kamporski samostan sv. Eufemije, Zagreb, 1926.
4. Buzina R, Grgić Z, Kovačević M, Maver H, Momirović K, Rudan P, Schmutzler LJ, Štampar-Plasaj B. Praktikum biološke antropologije – Antropometrija. RSIZZ, ZLH i HAD, Zagreb, 1975.
5. Buzina R, Grgić Z, Kovačević M, Maver H, Momirović K, Rudan P, Schmutzler LJ, Štampar-Plasaj B. Praktikum biološke antropologije – Morfološka i funkcionalna antropometrija. RSIZZ i ZLH, Zagreb, 1984.
6. Cognier E (1973) Adaptation morphologique d'une population Africaine au biotope tropical: les Sara du Tchad. *Bull. Soc. Anthropol. De Paris.* 1973;10:3-51.
7. Dahlberg G (1929) Inbreeding in man. *Genetics* 1929;14(5):421-54.
8. Dekanić D., Z. Duraković, M. Gomzi, Z. Grgić, M. Harmut, S. Heimer, B. Janićijević, M. Kovačević, V. Kušec, H. Maver, P. Rudan, N. Smolej-Narančić, E. Žuškin: Praktikum biološke antropologije – Fiziološke metode u antropološkim istraživanjima. RSIZZ, ZLH i HAD, Zagreb, 1987.
9. Harrison GA, Boyce AJ. The structure of Human Populations. Clarendon Press, Oxford, 1972.
10. Havaš D, Jeran N, Efremovska LJ, Đorđević D, Rudan P. Population Genetics of 15 AmpflSTR Identifiers Loci in Macedonians and Macedonian Romani (Gypsy). *Forensic Sci Int.* 2007;173:220-24.
11. Havaš Auguštin D. Genetička struktura stanovništva kvarnerskog otočja: analiza mitohondrijske DNA. Doktorska disertacija, Sveučilište u Zagrebu, Zagreb, 2011.
12. Hiernaux J (1963) Heredity and environment: Their influence of human morphology. A comparison of two independent lines of study. *Am. J. Phys. Anthrop.* 1963;21:575-89.
13. Howells WW (1966) Population distances: biological, linguistic, geographical environmental. *Curr. Anthropol.* 1966;7:531-40.
14. Ivičević A. Struktura stanovništva otoka Raba procijenjena analizom dermatoglifa. Magistarski rad, Sveučilište u Zagrebu, Zagreb, 2003.
15. Jeran N, Havaš Auguštin D, Grahovac B, Kapović M, Metspalu E, Villem R, Rudan P. Mitochondrial DNA heritage of Cres Islanders-example of Croatian genetic outliers. *Coll Antropol* 2009;33:1323-8.
16. Jeran N. Genetic diversity and structure of eastern Adriatic islanders revealed by mitochondrial DNA analysis. Doktorska disertacija. Institute for Anthropological Research: Zagreb, 2010.
17. Janićijević B, Roberts DF, Rudan P. Population structure of island of Korčula. *Am. J. Hum. Biol.* 1993;5:529-39.
18. Jovanović V, Macarol B, Roberts DF, Rudan P. Migration on the island of Hvar. U: Migration and Mobility. A. J. Boyce (ur.), Taylor and Francis, London, 1984.
19. Lajić I. Kvarnerski otoci: demografski razvoj i povijesne mijene. Zagreb, Institut za migracije i narodnosti, 2006.
20. Livingstone FB. Blood groups and ancestry: A test case from the New Guinea Highlands. *Curr. Anthropol.* 1963;4:541-2.
21. Malecot G. The Mathematics of Heredity. W.H Freeman, San Francisco, California, 1969.
22. Malez M. Geološki, paleontološki i prehistorijski odnosi otoka Raba. U: Rapski zbornik. Zagreb: JAZU/Skopština općine Rab, 1987, str.141-6.
23. Mantel N. The detection of disease clustering and generalized regression approach. *Cancer Res.* 1967;27:209-20.
24. Martinović Klarić I. Population structure of the rural communities on the island of Krk (Croatia): A comparison of genetic, cultural and geographic data. *Am. J. Hum. Biol.* 2000;12:509-25.
25. Martinović Klarić I, Barać L, Buković D, Furač I, Geber G. STR Polymorphism in the population of the island of Brač, Croatia. *HOMO* 2000;51:141-50.
26. Martinović Klarić I, Barać L, Buković D, Furač I, Geber G, Janićijević B, Kubat M, Peričić M, Vidović Pupić B, Rudan P. Short tandem repeat (STR) variation in eight village populations of the Island of Korčula (Croatia). *Ann Hum Biol.* 2001;28:281-94.
27. Mayr E. Animal Species and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, Mass, 1963.
28. Morton NE, Lalouel JM. Bioassay of kinship in Micronesia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 1971;38:709-20.
29. Neel JV, Rothhamer F, Lingoes JC. The genetic structure of a tribal population the Yanomama Indians. X. Agreement between representations of village distances based on different sets of characteristics. *Am. J. Hum. Genet.* 1974;26:281-303.
30. Novokmet N, Marjanović D, Škarlo V, Projic P, Lauc G, Grahovac B, Ostojić S, Kapović M, Rudan P. Genetic polymorphisms of 15 STR loci in the population of the island of Cres (Croatia). *Ann Hum Biol.* 2011;38(1):12-21.
31. Pavićić D. Populacijska struktura antropogenetičkog izolata (otok Vis) procijenjena analizom kompleksnih svojstava. Doktorska disertacija, Sveučilište u Zagrebu, Zagreb, 2004.
32. Perinić Lewis A. Ethnohistorical Processes and Demographic Structure of Island of Rab. *Coll Antropol* 2008;32(3):945-58.
33. Popis stanovništva 2001. Stanovništvo prema spolu i starosti po naseljima. Impressum Zagreb: Državni zavod za statistiku Republike Hrvatske, 2003.

34. Popis stanovništva 2011. Stanovništvo prema spolu i starosti po naseljima. Impressum Zagreb: Državni zavod za statistiku Republike Hrvatske, 2013.
35. Pribačić Ambrožić V. Antropometrijska svojstva stanovništva otoka Raba, Magistarski rad, Sveučilište u Zagrebu, Zagreb, 2007.
36. Pribačić Ambrožić, V. Populacijska struktura otoka Raba procijenjena analizom kompleksnih fenotipskih svojstava. Doktorska disertacija. Zagreb, Prirodoslovno-matematički fakultet, 2012.
37. Relethford JH, Lees FC, Crawford MH. Population structure and anthropometric variation in rural Westrn Ireland: Migration and biological differentiation. *Ann. Hum. Biol.* 1980;7:411-28.
38. Relethford JH, Lees FC. The use of quantitative traits int he study of human population structure. *Yearbook of Phys. Anthropol.* 1982;25:113-32.
39. Roberts DF, Bainbridge D (1963) Nilotic physique. *Am. J. Phys. Anthropol.* 21:341-370.
40. Roberts DF (1987) Genetic structure and diferentation on human population. *Anthr. Anz.* 1987;45:227-38.
41. Rudan P, Roberts DF, Sujoldžić A, Macarol B, Žuškin E, Kaštelan A. Strategy of anthropological research on the islands of Hvar. *Coll. Anthropol.* 1982;6:39-46.
42. Rudan P, Roberts DF, Janićijević B, Smolej N, Szirovicza L, A. Kaštelan A. Anthropometry and the biological structure of the Hvar population. *Am. J. Phys. Anthropol.* 1986;70:231-40.
43. Rudan P, Šimić D, Smolej Narančić N, Bennett LA, Janićijević B, Jovanović V, Lethbridge MF, Miličić J, Roberts DF, Sujoldžić A, Szirovicza L. Isolation by distance in Middle Dalmatia-Yugoslavia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 1987;74:417426.
44. Rudan P, B. Finka , B. Janićijević B, V. Jovanović V, V. Kušec V, J. Miličić J, M. Mišigoj-Duraković M, D.F. Roberts DF, L.J. Schmutzner LJ, N. Smolej Narančić N, Sujoldžić A, Szirovicza L, Šimić D, Šimunović P, Špoljar-Vržina SM. Antropološka istraživanja istočnog Jadrana, Knjiga druga: Biološka i kulturna mikrodiferencijacija seoskih populacija otoka Hvara. HAD, Zagreb, 1990.
45. Rudan P, Bennett LA, Finka B, Janićijević B, Jovanović V, Kušec V, Lethbridge-Čeiku M, Miličić J, Schmutzner LJ, Smolej Narančić N, Sujoldžić A, Šimić D, Šimunović P, Špoljar-Vržina SM. Antropološka istraživanja istočnog Jadrana, Knjiga treća: Biološka i kulturna mikrodiferencijacija seoskih populacija otoka Brača. HAD, Zagreb, 1990.
46. Smolej N. Biometrijska analiza u proučavanju populacijske strukture otoka Hvara-Prilog antropološkim istraživanjima. Doktorska disertacija, Prirodoslovno-matematički fakultet Sveučilišta u Zagrebu, 1985.
47. Smolej Narančić N, Angel JL, Bennett LA, Roberts DF, Rudan P. Physiological variation and population structure of the island of Korčula, Yugoslavia. *Hum. Biol.* 1987;59:667-85.
48. Spuhler J. Genetic, linguistic and geographical distances in Native North America. In: Weiner J, Huizinga J, editors. *The Assessment of Population Affinities in Man.* Oxford: Clarendon Press, 1972, str. 73-95.
49. Staničić I. Rab. Grafički zavod Hrvatske, Zagreb, 1992.
50. Sujoldžić A, P. Rudan P, A. Chaventre A. The Island of Silba-Geomorphology, Ethnohistory and Demography. *Coll. Antropol.* 1983;7:49-60.
51. Sujoldžić A, Rudan P, Jovanović V, Janićijević B, Chaventre A. The island of Pag Ethnohistory, demography and migration. *Coll. Antropol.* 1986;11:181-99.
52. Sujoldžić A, Jovanović V, Chaventre A, Rudan P. The Island of Olib-Geomorphology, Ethnohistory, Demography and Migration. *Coll. Antropol.* 1984;8:185-99.
53. Sujoldžić A. The population structure of the island of Brač - A demographic and migrational analysis. *Coll. Antropol.* 1988;12:329-51.
54. Wahlund S. Zusammensetzung von Populationen und Korrelationserscheinungen von Standpunkt den Vererbungslehre aus Betrachtet. *Hereditas* 1928;11:65-106.
55. Weiner JS, Lourie JA. *Practical Human Biology (International Biological Programme Handbook No. 9).* Academic Press INC Ltd: London, 1981.
56. White NG, Parsons PA. Genetic and socio-cultural differentiation int he aborigines of Arnhem Land, Australia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 1973;38:5-14.
57. Wright S . Isolation by distance. *Genetics* 1943;28:114-38.
58. Wright S. The genetic structure of populations. Galton Lecture at University College, London, 1950.
59. Zegura SL, Janićijević B, Šimić D, Roberts DF, Bennett LA, Rudan P (1990) Population structure of the Pelješac peninsula. *Hum. Biol.* 1990;62:173-94.
60. Zegura SL, Šimić D, Rudan P (1995) Malceot's isolation by distance model: Empirical behavior and theoretical considerations. *J. Quantit. Antropol.* 1995;5:171-89.