

УНИВЕРЗИТЕТ У БЕОГРАДУ

БИОЛОШКИ ФАКУЛТЕТ

Ана В. Голубовић

**ФУНКЦИОНАЛНО-МОРФОЛОШКЕ И  
ЕТОЛОШКЕ КАРАКТЕРИСТИКЕ  
ШУМСКЕ КОРЊАЧЕ  
(*Testudo hermanni*)**

докторска дисертација

Београд, 2014

UNIVERSITY OF BELGRADE

FACULTY OF BIOLOGY

Ana V. Golubović

**CHARACTERISTICS OF FUNCTIONAL  
MORPHOLOGY AND ETHOLOGY OF  
HERMANN'S TORTOISES  
(*Testudo hermanni*)**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2014

## **Ментори:**

**Др Љиљана Томовић**, ванредни професор, Биолошки факултет Универзитета у Београду.

**Dr Xavier Bonnet**, директор истраживања, Француски национални центар за научна истраживања (Centre National de la Recherche Scientifique, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé).

## **Чланови комисије:**

**Др Ана Ивановић**, ванредни професор, Биолошки факултет Универзитета у Београду.

**Др Софија Павковић-Лучић**, ванредни професор, Биолошки факултет Универзитета у Београду.

**Др Соња Ђорђевић**, научни сарадник, Биолошки факултет Универзитета у Београду.

Датум одбране: 1. 3. 2014.

## Захвалница

Када се осврнем на догађаје који су претходили писању ове докторске дисертације, чини ми се да су ка њој водили многи насумични догађаји и наизглед ситне одлуке. На целом путу учествовало је много људи, многи од њих били су апсолутно кључни у том моменту. Ако бих их поименце наводила и захваљивала се свима на њиховом доприносу и помоћи у креирању више мене а нешто мање ове докторске дисертације, бојим се да би захвалница дужински превазишла остале делове доктората. Зато их нећу овде понаособ наводити, знаће они. Хвала вам!

Једна особа ми је помогла у истраживању и изради доктората више него све друге заједно. Љиљана Томовић је била ту да подели са мном све добробити и недаће које су наилазиле на терену, приликом обраде података, писања радова, рвања са рецензентима, припрема конгресних презентација, итд. Била је ту и кад је остала подршка посустајала. Била је уз мене и кад колегијалност и менторске обавезе нису то захтевале од ње. Хвала ти Љиљо на стрпљењу, разумевању, знању које си поделила са мном, менторству и пријатељству. Надам се да ћемо сарађивати још дуго.

Захваљујем се и свом другом ментору, Xavier Bonnet, који је на свој специфичан и ретко докучив начин помогао у формирању мене као младог научника. Merci beaucoup Xavier.

Захваљујем се члановима комисије, Ани Ивановић, Софији Лучић-Павковић и Соњи Ђорђевић на корисним коментарима приликом израде тезе.

Захваљујем се великом међународном тиму херпетолога, који ми је помогао током теренских истраживања, а највише својим драгим колегама Вуку Иковићу, Ани Вујовић, Слађани Гвозденовић, Богољубу Стеријовском, Ивони Трајческој, Горану Шукалу, Марку Анђелковићу, Александру Симовићу, Растку Ајтићу и још многим. Другари, хвала зе све веселе теренске дане, за све корњаче које сте ишчупали из бујних жбунова купина да би ја имала статистички значајан узорак за тестове, пресмешне партије карата, подељене конзерве паштета, чопоративна прања зуба и за стрикову.

Посебно се захваљујем Драгану Арсовском који је најчешће био уз мене и корњаче током теренског дела израде тезе на локалитетима у Македонији. Пре него ми се он придружио тестове сам, углавном, радила сама. Хвала ти што си ми правио друштво и када су корњаче одбијале сарадњу, за све разговоре и сву тишину, хвала за пријатељство.

Захваљујем се колегиници Вукици Вујић која ми је много помогла у исправљању нејасноћа у тези. Захваљујем се Митку Тасевском на гостопримству, на превозу до Голем Града и на осећају сигурности коју пружа знање да ће неко доћи да помогне кад год затреба на острву на тремеђи Балканских држава. Захваљујем се и Гордану Курбалији и његовој породици на великом разумевању и готово хотелском гостопримству кад год је требало да тестирам корњаче на фарми. Захваљујем се и Ненаду Лазаревићу који ми је помогао да неке од идеја за сумануте апаратуре за тестове реализујем. Хвала ти Нешо, неки старији људи из руралних делова Балкана ће вероватно још дуго у неоснованом страху памтити обрис тих апаратура на хоризонту.

Захваљујем се и својој ужој и широј породици која ме је, свако на свој начин, подржавала током израде тезе. Хвала родитељима што су ми омогућили да паразитирам на кућном буџету током свог дугог школовања. Посебно хвала мојој млађој сестри, Јовани Голубовић, која је имала живаца да слуша договорштине са терена толико да сада уме да препозна моје другаре са терена када их сретне, само на основу тих прича. Она је била ту са мном да прослави све мале победе и претрпи разочарања. Хвала ти Бибо.

# Функционално-морфолошке и етолошке карактеристике шумске корњаче (*Testudo hermanni*)

## Резиме

Специфичан план грађе (чврст коштани оклоп и кратки екстремитети) копненим корњачама поставља знатна ограничења у кретању и превазилажењу препрека у станишту. Стога „компензација понашањем“ игра веома значајну улогу у кретању копнених корњача. Да би се тестирале унутар- и међупопулационе разлике у агилности и понашању шумске корњаче (*Testudo hermanni*), вршена су три експеримента.

У првом експерименту корњаче су постављане на леђа и праћено је понашање током превртања у усправан положај. Током другог експеримента, теста скакања, корњаче су постављане на „негативну висинску препреку“ (хоризонталну површину на извесној висини изнад подлоге) и праћено је понашање током силажења са ње. Трећим експериментом је тестирано понашање корњача када се нађу „заглављене“ у вегетацији. Овом приликом је на предњи део пластрона закачена омча ужета на чијем другом крају се налазио динамометар. Праћено је понашање за време ослобађања од експерименталне апаратуре и мерена је мишићна снага корњача. Параметри понашања добијени овим тестовима су анализирани у односу на: морфолошке одлике (дужинске мере оклопа и ногу, као и облик и величину карапакса), пол, узрасне категорије јединки и одлике станишта.

Показано је да величина и облик тела значајно утичу на превртање корњача. Крупније корњаче се теже преврћу него ситније, при чему висина оклопа има позитиван, а дужина коштаних мостова негативан ефекат на успешност усправљања. Међутим, применом геометријске морфометрије показано је да промене облика оклопа услед повећања величине адултних корњача, међу којима је и висина оклопа, ипак нису позитивно асоциране са

превртањем. Разлике у понашању и агилности између јединки различитог пола су значајне само у смислу превртања, и то на половини тестираних локалитета. Иако је раније претпостављано да су мужјаци знатно агилнији од женки, резултати ових експериментата наводе на претпоставку да утицај пола није толико изражен колико се раније мислило. Утицај старосних категорија на понашање и агилност је анализиран само у тесту скакања. Адултне јединке су биле ефикасније у овом задатку, што указује на велики значај искуства, односно учења у савладавању препрека. У сва три теста утврђене су значајне разлике у понашању корњача у зависности од локалитета. Резултати до сада спроведених етолошких тестова указују на то да су копнене корњаче понашањем адаптиране на услове станишта (топографију терена и вегетацију). Ово може, осим фундаменталног, имати и конзервациони значај, у смислу планирања транслокација и уређења привремених прихватишта за корњаче.

Понашање и функционална морфологија корњача су слабо проучене, а експерименти представљени у овој тези су први који пореде интер-популационе разлике у понашању и агилности корњача у њиховим природним и вештачким стаништима.

**Кључне речи:** копнене корњаче, *Testudo hermanni*, функционална морфологија, етологија, агилност.

**Научна област:** Биологија

**Ужа научна област:** Морфологија, систематика и филогенија животиња

**УДК број:** [591.522::[591.49:598.132.4]]:591.5(043.3)

# **Characteristics of functional morphology and ethology of Hermann's tortoises (*Testudo hermanni*)**

## **Summary**

Unique body plan of terrestrial chelonians (rigid shell and short limbs) imposes significant limitations to movements of these animals. Thus “behavioural compensation” plays an important role in overcoming obstacles in their habitat, on the daily basis.

To test intra- and inter-population differences in agility and behaviour of Hermann's tortoises (*Testudo hermanni*) during overcoming obstacles in their habitat, three experiments were performed. In the first experiment tortoises were positioned on their backs and their behaviour was noted during overturning. For the second experiment, “jumping” test, tortoises were placed on „negative height obstacle“ (i.e. horizontal surface above substrate) and their behaviour was noted during getting off it. The third experiment tested behaviour of tortoises when they are “stuck” in dense vegetation. For this test, a non-stretchable rope was attached on the front, protuberant part of the plastron, while the dynamometer was attached on the other end of the rope. Behaviour was noted during the animals' attempts to liberate from the experimental apparatus, and their muscular strength was measured. Behavioural parameters gathered during these tests were analysed with regard to: morphological traits (length measurements of shell and legs, and carapace shape and size), sex, age categories and habitat features.

Body size and shape had significant effects on righting behaviour. Larger tortoises were less efficient in overturning than the smaller ones. Shell height showed positive, while length of bony bridges showed negative effect on the overturning efficiency. However, geometric morphometrics showed that allometric shape changes in adult tortoises (e.g. increase in relative carapace height) are not positively associated with overturning. Differences between sexes in behaviour and agility were significant only for the righting test, in which males were more successful, in half of the tested localities. Males were previously considered more agile than females, but these experiments propose that effect of sex on agility of tortoises is not as significant. Effect



of age classes is analysed only in the “jumping” test. Adult tortoises were more successful in this task, which implies the importance of experience, i.e. learning. In all three tests locality had significant effect on agility performances. Results imply that tortoises are behaviourally adapted to habitat characteristics, such as topography and vegetation. These findings could have value in conservational biology, e.g. for planning of translocations and arranging of temporary shelters for tortoises.

Behaviour and functional morphology of tortoises are poorly studied. Experiments presented in this thesis are the first which compare behaviour and agility among tortoise populations in their natural and artificial habitats.

**Key words:** tortoises, *Testudo hermanni*, functional morphology, ethology, agility.

**Scientific area:** Biology

**Specific scientific area:** Morphology, Systematics and Phylogeny of Animals

**UDK number:** [591.522::[591.49:598.132.4]]:591.5(043.3)

# Садржај

<b>1. Увод.....</b>	<b>1</b>
1.1. Функционално-морфолошки аспект локомоције .....	1
1.2. Функционално-морфолошке студије кретања корњача .....	3
1.3. Понашање корњача .....	5
1.4. Утицај оклопа на локомоцију корњача .....	6
1.5. Функције оклопа корњача и њихова морфолошка ограничења.....	7
1.6. Проблематика кретања копнених корњача.....	9
<b>2. Циљеви рада.....</b>	<b>11</b>
<b>3. Материјал и методе.....</b>	<b>13</b>
3.1. Анализирана врста.....	13
3.2. Анализирани локалитети .....	14
3.2.1. Трстеник .....	15
3.2.2. Пчиња .....	16
3.2.3. Фарма корњача у Новом Саду.....	17
3.2.4. Коњско .....	18
3.2.5. Голем Град .....	19
3.2.6. Даниловград .....	20
3.2.7. Врањина.....	21
3.3. Мерени морфолошки карактери .....	22
<b>4. Резултати и дискусија .....</b>	<b>23</b>
<b>4.1. Тест скакања .....</b>	<b>23</b>
4.1.1. Теоријска поставка експеримента скакања.....	23
4.1.2. Материјал и методе теста скакања.....	25
4.1.2.1. Анализиране популације.....	25
4.1.2.2. Теренска процедура.....	26
4.1.2.3. Тест понашања .....	26
4.1.2.4. Статистичке анализе.....	27
4.1.3. Резултати и дискусија теста скакања.....	27
4.1.3.1. Ефекат станишта, пола и старости на скакање .....	27

4.1.3.2.	Ефекат станишта, пола и старости на време до првог покрета и време активности пре скока .....	29
4.1.3.3.	Утицај величине тела на скакање .....	31
<b>4.2.</b>	<b>Тест превртања.....</b>	<b>34</b>
4.2.1.	Теоријска поставка теста превртања .....	34
4.2.2.	Материјал и методе теста превртања.....	35
4.2.2.1.	Анализирани локалитети .....	35
4.2.2.2.	Теренска процедура.....	36
4.2.2.3.	Тест понашања.....	36
4.2.2.4.	Статистичке анализе.....	37
4.2.3.	Резултати и дискусија теста превртања.....	37
4.2.3.1.	Међу-популационе разлике у величини тела и полни диморфизам	37
4.2.3.2.	Утицај пола и величине тела на превртање .....	38
4.2.3.3.	Утицај других морфолошких особина на превртање.....	42
4.2.3.4.	Разлике у успешности превртања између популација.....	44
<b>4.3.</b>	<b>Утицај величине тела и облика карапакса на успешност превртања .....</b>	<b>47</b>
4.3.1.	Теоријска поставка теста .....	47
4.3.2.	Материјал и методе анализе утицаја морфологије карапакса на превртање.....	48
4.3.2.1.	Величина узорка .....	48
4.3.2.2.	Тест понашања.....	48
4.3.2.3.	Анализирани морфолошки карактери .....	49
4.3.2.4.	Статистичке анализе.....	50
4.3.3.	Резултати и дискусија анализе утицаја морфологије карапакса на превртање.....	51
4.3.3.1.	Варирање величине и облика карапакса .....	51
4.3.3.2.	Утицај величине оклопа на параметре превртања .....	53
4.3.3.3.	Утицај облика на одлике превртања.....	54
<b>4.4.</b>	<b>Тест ослобађања од вегетације .....</b>	<b>57</b>
4.4.1.	Теоријска поставка експеримента.....	57
4.4.2.	Материјал и методе теста ослобађања од вегетације.....	58
4.4.2.1.	Истраживано подручје .....	58

4.4.2.2.	Експериментална процедура .....	59
4.4.2.3.	Тест понашања .....	60
4.4.2.4.	Статистичке анализе.....	61
4.4.3.	Резултати и дискусија теста ослобађања од вегетације.....	61
4.4.3.1.	Утицај карактеристика станишта на ослобађање .....	62
4.4.3.2.	Утицај параметара понашања на ослобађање.....	63
4.4.3.3.	Разлике међу половима у успешности ослобађања.....	68
<b>5.</b>	<b>Закључци .....</b>	<b>69</b>
<b>6.</b>	<b>Литература .....</b>	<b>74</b>
	<b>Биографија докторанда .....</b>	<b>91</b>
	<b>Изјава о ауторству .....</b>	<b>92</b>
	<b>Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада.....</b>	<b>93</b>
	<b>Изјава о коришћењу.....</b>	<b>94</b>

## 1. Увод

Сматра се да су локомоторне способности животиња значајне у одређивању укупне адаптивне вредности јединки (Arnold 1983, Irschick и Garland 2001). Све је већи број истраживања којима се покушавају квантификовати ефекти локомоторног капацитета на различите компоненте адаптивне вредности, укључујући преживљавање и репродукцију (Jayne и Bennett 1990a, O'Steen и сар. 2002, Miles 2004, Husak и сар. 2006). Неретко се ограничења покретљивости компензују специфичним облицима понашања који не зависе директно од локомоторних перформанси јединке (Bauwens и Thoen 1981, Hertz и сар. 1982). Оваква ограничења су често истраживана код бескичмењака са егзоскелетом, нпр. код тврдокрилаца (Frantsevich и Mokrushov 1980, Frantsevich 1981, 2004) и ракова (Silvey 1973, Young и сар. 2006). Усправљање (враћање у усправан положај након што је животиња била изврнута на леђа) је најчешће тестирано понашање у вези са ограничењима покретљивости, и код копнених инсеката представља засебан моторички програм (Hoffmann 1933, Frantsevich 2004). Копнене корњаче су такође пример животиња специфичних могућности кретања које понашањем компензују локомоторна ограничења. Њихов специфичан план грађе (несавитљив оклоп и кратки екстремитети) намеће низ ограничења у превазилажењу препрека са којима се сусрећу током свакодневних активности у станишту, нпр. висинске препреке, густа вегетација и превртање у усправан положај (нпр. Bonnet и сар. 2001, Willemsen и Hailey 2003, Mann и сар. 2006, Golubović и сар. 2013a, б, в).

### 1.1. *Функционално-морфолошки аспект локомоције*

Локомоција је изузетно значајна за јединке многих животињских врста, будући да утиче на преживљавање са једне стране (нпр. избегавање предатора, одбрана територије, потрага за храном) а са друге стране на репродукцију (нпр. потрага за партнером за парење) (Huey и Stevenson 1979, Arnold 1983, Garland и сар. 1990, Garland и Losos 1994). Иако се очекује да локомоторне способности

утичу на адаптивну вредност јединки, то је ретко директно тестирано (Јауне и Bennett 1990a, Garland и Losos 1994).

Локомоција укључује неколико компоненти (максимална могућа брзина, способност убрзавања, издржљивост и маневарске способности или различити облици кретања (нпр. пењање наспрам трчања по хоризонталној површини)), које могу бити од кључног значаја за преживљавање (Huey и сар. 1990). Мерење ових компоненти и одређивање њихових узајамних ограничења представља први ниво истраживања функционалне морфологије. Еволуционе промене које доводе до оптималног стања једне од компоненти могу имати негативан утицај на развој друге компоненте, ако њихове функције захтевају радикално другачије особине карактера, као што су тип мишића, пропорције скелетних елемената, итд. На пример, велика брзина и убрзање су битне приликом хватања плена и при избегавању предатора (Huey и Stevenson 1979, Јауне и Bennett 1990a, Huey и сар. 1990), али су по својим захтевима супротстављене издржљивости и маневарским способностима (Sorci и сар. 1995, Bennett и сар. 1984). Управо из ових разлога, локомоција представља идеалан систем за истраживање узајамних ограничења (*trade off*) током еволуције (Huey и Hertz 1982, Losos и сар. 1993), али и због тога што су локомоторне компоненте (нпр. максимална брзина кретања и убрзање) релативно лако мерљиве (Јауне и Bennett 1990b, Huey и сар. 1990).

Други ниво истраживања функционалне морфологије односи се на анализе односа између „дизајна“ (морфолошких, физиолошких, биохемијских и других аспеката грађе) и саме перформансе, односно, вршења функције (Van Damme и сар. 1998). Пример оваквог истраживања су просторно-временске одлике кретања (нпр. дужина и фреквенција корака) (Van Damme и сар. 1998). Ове просторно-временске карактеристике резултат су сложених интеракција свих елемената локомоторног апарата (неуролошких, физиолошких, структурних и морфолошких одлика). Истраживања на гуштерима су показала да се на први поглед идентичне јединке могу знатно разликовати у перформансама као и одговорима на кинематичке захтеве (Van Damme и сар. 1998).

Трећи ниво функционално-морфолошких истраживања бави се питањима генетичке основе еволуционих промена. Истраживања спроведена на неколико врста животиња указују на наследност локомоторних одлика, барем у извесној

мери (Jayne и Bennett 1990б, Sorci и сар. 1995), што представља основу нпр. селективног узгоја тркачких коња, паса и голубова.

Приликом проучавања утицаја разлика у перформансама на промену адаптивне вредности често се мерењем самих особина процењује адаптивна вредност (Aerts и сар. 2000), што није потпуно исправно. Наиме, феномен „компензације понашањем“, који чини спону између понашања, грађе и функције, омогућава промене адаптивне вредности путем различитих механизма (Aerts и сар. 2000). На пример, код змија рода *Thamnophis* установљено је да спорије јединке са „добром“ комбинацијом обојености и антипредаторског понашања, имају вишу стопу преживљавања од оних које се брже крећу а имају „погрешну“ комбинацију обојености тела и понашања (Brodie 1989). У овом случају, процена адаптивне вредности само на основу мерења брзине кретања би довела до погрешног закључка, јер брзина кретања у овом случају није кључна за преживљавање. За директно тестирање ефекта перформанси на адаптивну вредност, треба пратити јединку у природним условима, током читавог њеног живота и измерити јој дужину живота и репродуктивни успех (преко фекундитета, стопе преживљавања младунаца итд.). Међутим, овакво истраживање било би тешко (често и немогуће) спровести; стога се прибегава процени „ефикасности“ јединке у еколошком смислу, са очигледним утицајем на адаптивну вредност. У случају функције кретања може се тестирати да ли нпр. најбрже јединке имају више шанси да побегну од предатора или ухвате плен. Према томе, приликом истраживања адаптираности организама, потребно је узети у обзир велики број података: генетичку основу различитих одлика, морфолошке, биомеханичке, еколошке, етолошке и многе друге карактеристике (Aerts и сар. 2000).

## **1.2. Функционално-морфолошке студије кретања корњача**

Функционално-морфолошке студије су до сада знатно чешће рађене на акватичним и семиакватичним корњачама него на терестричним. У ранијим истраживањима анализирани су „обрасци“ покрета екстремитета, као што су амплитуда и учесталост покретања скелетних елемената, као и активације мишића екстремитета зависно од средине у којој се животиње крећу (нпр. Zug 1971, Расе и

сар. 2001). Осим механизма покретања екстремитета, код акватичних таксона анализиран је и утицај брзине кретања воде на облик оклопа (Aresco и Dobie 2000, Rivera 2008). Корњаче које живе у споротекућим водама имају испупченији оклоп од оних које насељавају станишта са брзотекућом водом (Aresco и Dobie 2000, Rivera 2008).

За разлику од акватичних таксона, код којих је брзина кретања битна приликом одбране од предатора или при хватању плена (нпр. Gillis и Blob 2001, Race и сар. 2001, Willey и Blob 2004, Blob и сар. 2008), копнене корњаче су специфичан модел-систем за функционално-морфолошке студије. План грађе корњача поставља веома специфична ограничења код копнених таксона у погледу превазилажења препрека у сувоземној животној средини. Наиме, трупни део њихове кичменице је интегрисан у чврст коштани оклоп; слободни су и покретљиви само вратни и репни регион. Осим савитљивости кичменице, оклоп ограничава и простор за покретање релативно кратких екстремитета (Zuffi и Plaitano 2007).

Најчешће се покретљивост корњача анализира преко усправљања из положаја када су на леђима, што се често сматра и директним показатељем адаптивне вредности јединке (Burger и сар. 1998, Steyermark и Spotila 2001, Bonnet и сар. 2001, Ashmore и Janzen 2003, Corti и Zuffi 2003, Freedberg и сар. 2004, Zuffi и Plaitano 2007, Delmas и сар. 2007). Преврнуте на леђа, корњаче могу да подлегну субоптималним условима животне средине као што су: сувише високе или ниске температуре, директна изложеност сунцу, дехидратација, изгладњивање и већа изложеност предаторима (Penn и Brockmann 1995, Bonnet и сар. 2001, Corti и Zuffi 2003). Због тога је ефикасност усправљања копнених корњача знатно бољи показатељ адаптивне вредности него нпр. брзина кретања, док то не мора бити случај код акватичних корњача и других гмизавачких група, којима је брзина изузетно битна током лова и у избегавању предатора. Иако је кретање копнених корњача корелисано са морфолошким одликама, пре свега оклопа и ногу, „компензација понашањем“ такође игра веома значајну улогу у њиховом кретању.



### **1.3. Понашање корњача**

Понашање корњача је релативно слабо истражена област. Изузимајући неколико објављених експеримената од пре више од пола века (Yerkes 1901, Casteel 1911, Tinklebaugh 1932), већина познатих одлика понашања описана је на основу посматрања, без постављања експеримента. На овај начин је описано сезонско и дневно варирање активности корњача (нпр. Meek 1984, Lagarde и сар. 2002, Mazzotti и сар. 2002, Mazzotti 2004, Loy и Cianfrani 2009) и репродуктивне одлике (нпр. Auffenberg 1965, Niblick и сар. 1994, Belzer 2000, Sacchi и сар. 2003, Willemsen и Hailey 2003). Већина ових података је дескриптивног карактера и заснива се углавном на запажањима у оквиру неких других истраживања, као што су популационе студије (нпр. Mazzotti и сар. 2002, Loy и Cianfrani 2009). Овакав однос према проучавању понашања корњача (мада се то може проширити и на већину врста које не припадају сисарима и птицама), доводи до ограничења у познавању онтогенетских и еволуционих механизма развоја разних типова понашања у животињском свету. Тек у последњих неколико година настављена су експериментална истраживања понашања корњача.

На основу доступне литературе у претходној деценији су по први пут постављена питања когнитивних способности копнених корњача. Између осталог истражено је како корњаче уче и како се оријентишу у простору (Wilkinson и сар. 2007, 2009, Mueller-Paul и сар. 2012), а праћене су и особине социјалних интеракција међу корњачама које су типично несоцијалне врсте (Wilkinson и сар. 2010а, б, 2011). Иако поменута истраживања имају ограничен апликативни значај, она пружају увид у значај и еволуцију неких облика понашања животиња.

Експериментална истраживања утицаја срединских и наследних фактора на агилност тј. пре свега на превртање младунаца корњача (Miller и сар. 1987, Brooks и сар. 1991, Janzen 1993, Finkler 1999, Demuth 2001, Steyermark и Spotila 2001, Du и Ji 2003, Freedberg и сар. 2004) су такође релативно нова. Међутим, оваква истраживања су ретко комбинована и/или поређена са експериментима у природним популацијама (као нпр. Burger 1976) или са експериментима на адултним јединкама (нпр. Bonnet и сар. 2001).

Готово сва претходно поменути експериментална истраживања на корњачама вршена су у строго контролисаним, лабораторијским условима. На тај начин добијене информације о понашању имају ограничену применљивост на јединке у природним популацијама (нпр. Delmas и сар. 2007)

#### **1.4. Утицај оклопа на локомоцију корњача**

Оклоп је основна синапоморфна одлика реда Chelonia. У основном стању се састоји од 50 ендоскелетних и дермалних коштанних елемената, који не постоје код других група кичмењака (Burke 1989), и рожних комплемената. Чине га дорзални део, карапакс и вентрални део, пластрон, који су међусобно спојени бочним коштанним мостовима. Присуство оваквог скелетног система довело је до знатних модификација плана грађе (Gilbert и сар. 2001), развоја специфичне животне историје групе, као и стратегија преживљавања (Jackson 2004, Ultsch 2006). Степен осификације оклопа корњача широко варира – од добро развијених и чврстих оклопа (као код родова *Testudo* и *Geochelone*), преко редукованих коштанних оклопа (нпр. *Chelydra* и *Apalone*), до врло слабо осификованих (нпр. *Trionyx*) (Ernst и сар. 1994). Пошто је трупни део кичменице у саставу карапакса, тело корњача је несавитљиво, осим вратног и репног региона (Ernst и сар. 1994), што доводи до специфичних захтева и ограничења приликом кретања. Иако игра значајну улогу у локомоцији већине кичмењака (нпр. Gatesy 1990), код скоро свих рецентних група корњача реп слабо доприноси кретању (Zug 1971, Race и сар. 2001, Willey и Blob 2004), тако да се корњаче крећу једино покретима екстремитета (Gillis и Blob 2001, Race и сар. 2001, Rivera и сар. 2006).

Као сликовит пример ограничења кретања шумских корњача наводи се да сисари сличне величине дневно прелазе пет до десет пута дужа растојања (Hailey 1989). Ова чињеница указује на релативно ограничене способности кретања (Bennett 1982) и енергетског „буџета“ (Nagy 1987) копнених корњача, али и ектотермних животиња уопште. Нарочито интересантно поређење је направљено између шумске корњаче и оклопника (*Dasypus novemcinctus*). Ове две врсте су у просеку сличне величине (тежине око једног килограма), сличног типа исхране (омнивори), спорог кретања и сличне антипредаторске одбране (поседују оклоп),

међутим оклопник дневно прелази 6,5 пута веће дистанце него шумска корњача (Hailey 1989).

И поред наведених ограничења која им план грађе поставља у смислу локомоције, корњаче су дивергирале у широк спектар акватичних и терестричних таксона, са великим бројем врста које приближно једнак део времена проводе у обе средине (Bennett и сар. 1970, Gibbons 1970, Zug 1971, Davenport и сар. 1984, Gillis и Blob 2001). Услови карактеристични за два поменути типа станишта значајно се разликују, што је довело до развоја специфичних адаптација. На пример, екстремитети животиња на копну морају носити тежину тела насупрот сили гравитације, док у акватичним екосистемима густина воде у великој мери ублажава такве захтеве средине (Denny 1993). Са друге стране, вискозност воде, за разлику од ваздуха, поставља другачије захтеве при кретању животиња, услед већег отпора средине (Gillis и Blob 2001).

### ***1.5. Функције оклопа корњача и њихова морфолошка ограничења***

Оклоп корњача има велики број значајних биолошких улога: штити тело од оштећења, служи као хидродинамични елемент, као резервоар минералних материја (нарочито фосфата и карбоната калцијума и магнезијума) учествује у хемизму крви (Warburton и Jackson 1995), преко њега се размењује топлота са животном средином, итд. Особине ових функција се могу измерити и предвидети моделирањем (Domokos и Várkonyi 2008, Rivera 2008, Stayton 2009).

Акватичне и копнене корњаче показују знатне разлике у облику и, донекле, функцијама оклопа (Claude и сар. 2003, Stayton 2011). С обзиром на то да оклоп акватичних корњача има већи број функција него оклоп терестричних (нпр. повећање хидродинамичности), претпоставља се да је утицај функција на еволуцију оклопа код ове две групе корњача различит (Stayton 2011). Осим већ поменуте разлике у висини оклопа, акватичне врсте имају краће коштане мостове у поређењу са терестричним групама (Soldani 2000, Zuffi и Plaitano 2007). Наиме, истраживања на интра- и интерспецијским модел-системима су показала да је дужина мостова обрнуто пропорционална ефикасности кретања корњача (Soldani

2000, Bonnet и сар. 2001, Zuffi и Plaitano 2007, Golubović и сар. 2013б). Специфичности кретања акватичних група корњача су истраживане са више аспеката (Burger 1976, Davenport и сар. 1984, Miller и сар. 1987, Janzen, 1993, Finkler 1999, Du и Ji 2003, Rivera 2008, Rivera и Stayton 2011), док су оклопом наметнута ограничења покретљивости копнених корњача знатно ређе анализирана (Bonnet и сар. 2001, Mann и сар. 2006, Stancher и сар. 2006, Zuffi и Plaitano 2007, Golubović и сар. 2013а, б, в).

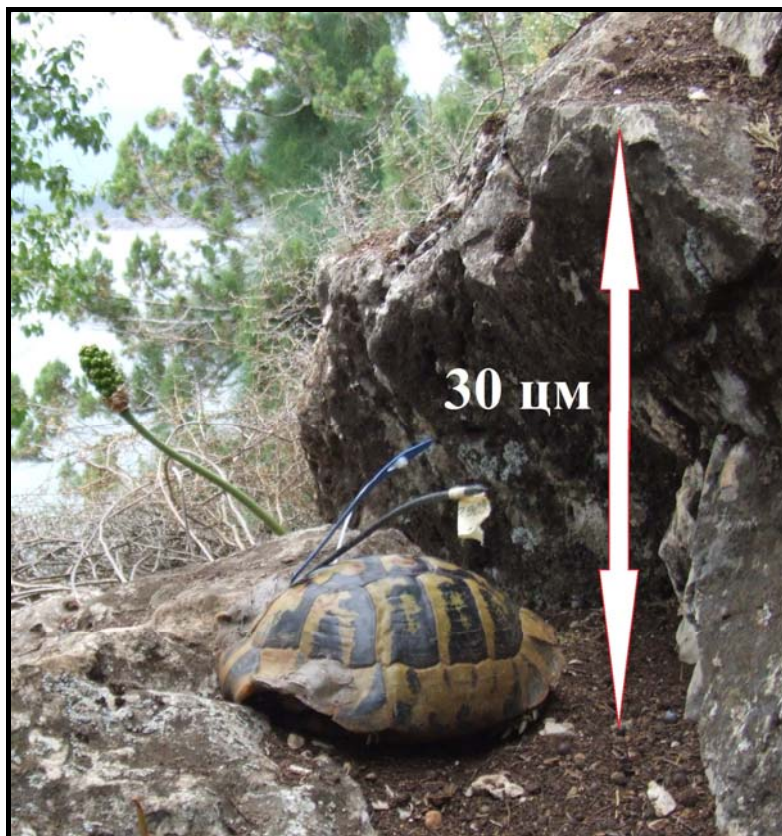
Претпоставља се да на еволуцију карапакса утиче узајамно ограничавање (*trade-off*) између различитих функција оклопа (нпр. Rivera и Stayton 2011). Функције кретања с једне и заштите са друге стране имају донекле супротстављене ефекте на облик оклопа. Наиме, испупчени оклопи, карактеристични за акватичне корњаче које живе у споротекућим водама (Bonnet и сар. 2010), имају умањену хидродинамичку ефикасност, али повећавају чврстину оклопа (Rivera 2008, Rivera и Stayton 2011, Stayton 2011). У таквим условима средине, струја воде производи слаб хидродинамички притисак (Aresco и Dobie 2000, Rivera 2008), што дозвољава корњачама са испупченим оклопом да се ефикасно крећу. Осим тога, повећана чврстоћа услед испупчености оклопа, вероватно повећава ефикасност антипредаторске функције оклопа (Rivera 2008, Rivera и Stayton 2011). Насупрот томе, спљоштен оклоп је карактеристичан за корњаче које живе у стаништима са брзотекућим водама, знатног хидродинамичког притиска и са присуством релативно малог броја предатора. Такав облик оклопа повећава ефикасност функције кретања, истовремено смањујући ефикасност заштитне функције оклопа. Самим тим, може се претпоставити да је снага струје воде примарни селективни притисак који утиче на облик оклопа корњача које живе у текућим водама (Rivera и Stayton 2011). Колико услови животне средине утичу на облик и величину оклопа корњача, може се видети и на примеру врсте *Pseudemys concinna*. Јединке ове врсте које насељавају брже воде достижу мање величине тела од јединки које живе у нешто споријим водама (Aresco и Dobie 2000, Lubcke и Wilson 2007, Rivera и Stayton 2011).

Облик оклопа корњача се разликује и међу половима (Tucker и сар. 1998, Willemsen и Hailey 2003, Brophy 2006). Генерално гледано, женке корњача имају

више, испупченије оклопе, док мужјаци имају спљоштенији оклоп, са пространијим отворима за покретање екстремитета. Претпоставља се да виши оклоп женки корњача омогућава већу запремину расположиву за залихе хранљивих материја и јаја, а и већу отпорност на физички притисак, чиме се повећава ефикасност заштитне функције оклопа у задњем делу тела (Rivera и Stayton 2011). Мање испупчен оклоп мужјака, са већим простором за покретање удова и главе, индиректно повећава брзину кретања (Tucker и сар. 1998).

### **1.6. *Проблематика кретања копнених корњача***

Оклоп је веома ефикасан одбрамбени систем. Међутим, оклоп у копненој средини смањује покретљивост и повећава утрошак енергије током кретања корњача. Самим тим, свакодневне животне активности и кључни процеси (приступ ресурсима, репродукција, дисперзије, миграције...) могу бити отежани уколико јединке не успеју да превазиђу физичка ограничења и препреке у станишту (нпр. Pike 2006, Attum и сар. 2011, Golubović и сар. 2013а, в). За разлику од претежно акватичних корњача, терестричне се свакодневно сусрећу са препрекама у животној средини (нпр. камење, пала стабла, одсеци тла). У току превазилажења оваквих препрека корњаче се могу суочити са физички веома захтевним ситуацијама. На пример, радиотелеметријска истраживања су показала да вертикална препрека висине свега 30 центиметара (око 30% виша од дужине саме животиње) представља непремостиву препреку за кретање шумске корњаче (непубликовани подаци) (слика 1.1.). Корњача са радиотрансмитером је четири дана покушавала да нађе алтернативну стазу и заобиђе степеник са слике. У супротном (силазећем) смеру, корњаче превазилазе и знатно више препреке (до 20 метара). Овај пример указује на ограниченост кретања копнених корњача.



**Слика 1.1.** Позитивна висинска препрека непремостива за шумску корњачу.

Често се корњаче при кретању кроз станиште или приликом интеракција са другим корњачама (нпр. репродуктивне активности и борбе мужјака) преврну на леђа (Bonnet и сар. 2001, Golubović и сар. 2013б). У оваквим случајевима, искуство јединки, као и сам облик оклопа, могу имати великог значаја за успешност превртања назад у усправни положај (Bonnet и сар. 2001, Domokos и Varkonyi 2008, Golubović и сар. 2013б). Кретање кроз густу вегетацију такође може бити проблематично. Наиме, корњаче се често крећу кроз густу вегетацију (Loy и Cianfrani 2009), која се лако може закачити за истакнуте делове оклопа (Willemsen и Hailey 2003). Неуспех корњаче да се избави из овакве ситуације може имати и кобне последице, јер јединка онемогућена да се слободно креће кроз станиште може stradати услед субоптималних термалних услова, предације, глади или дехидратације (Penn и Brockmann 1995, Bonnet и сар. 2001, Corti и Zuffi 2003).

## 2. Циљеви рада

Како би се сагледала ограничења кретања копнених корњача у природном станишту, спроведен је низ експеримената. У експериментима су комбиновани функционално-морфолошки и етолошки приступ да би се испитао утицај морфолошких ограничења и пратећих одлика понашања у различитим ситуацијама.

Циљ ове тезе је утврђивање унутар- и међупопулационих разлика шумских корњача у успешности превазилажења физичких препрека у њиховом животном окружењу, утврђивање одлика понашања укључених у превазилажење ових препрека, као и особина грађе оклопа које утичу на способност кретања у ситуацијама задатим експериментима.

Циљ је да се утврде разлике између и унутар анализираних популација, и то 1) на нивоу адултних јединки, ради утврђивања евентуалних разлика између полова, и 2) између адултних и јувенилних јединки, ради утврђивања могућих онтогенетских промена у понашању и успешности превазилажења постављених препрека.

1. Циљеви теста скакања су утврђивање разлика у понашању и успешности превазилажења негативне висинске препреке између:

- две популације које насељавају станишта са знатно различитим конфигурацијама терена,
- адултних и јувенилних јединки на сваком од станишта,
- адултних мужјака и женки.

2. Циљеви теста превртања су утврђивање разлика у понашању и успешности усправљања у зависности од:

- припадности некој од четири анализиране популације,
- пола,
- дужинских мера оклопа и дужине ногу,
- величине и облика карапакса.

3. Циљеви теста ослобађања од „вегетације“ су утврђивање разлика у понашању и успешности ослобађања између:

- шест анализираних популација,
- јединки са станишта различитих типова вегетације,
- полова.



### 3. Материјал и методе

#### 3.1. *Анализирана врста*

Шумска корњача (*Testudo hermanni*, Gmelin, 1789) је копнена корњача средње величине (одрасле јединке су дуге око 20 цм), која живи у медитеранским деловима Иберијског, Апенинског и Балканског полуострва, као и на неким медитеранским острвима (Gasc и сар. 1997, Türkozan и сар. 2005, Fritz и сар. 2006). Женке су крупније и имају овалан оклоп, за разлику од мужјака који су ситнији и трапезастог облика оклопа са благо конкавним пластроном (Willemsen и Hailey 2003, Djordjević и сар. 2011). Коштани мостови између карапакса и пластрона код мужјака су знатно краћи него код женки. Растојање између врхова аналних плоча пластрона упадљиво је веће код мужјака. Последње две карактеристике мужјацима обезбеђују широк простор за покретање репа и екстремитета. Полови се јасно разликују и по дужини репа. Реп мужјака је дужи и покретљивији, и на врху има велику рожну канцу, док је реп женки кратак, са занемарљиво кратком канцом (Willemsen и Hailey 2003, Djordjević и сар. 2011).

Период активности ове врсте траје од краја марта до почетка новембра, са најизраженијом активношћу у априлу и септембру (Hailey и Loumbourdis 1988). Од јула до октобра, активност корњача је нижа током топлијег дела дана (Hailey 1989). Величина територије шумске корњаче варира зависно од сезоне (Calzolari и Chelazzi 1991), густине популације (Mazzotti и сар. 2002), као и пола. У дневним и сезонским активностима женке користе веће територије од мужјака (Hailey 1989, Mazzotti и сар. 2002). Релативно добро познавање биологије и екологије ове врсте чини је одличним модел-системом за истраживање ограничености у кретању и евентуалних последица ових ограничења.

Током тестова, корњаче су постављане на висинске препреке, превртане на леђа и спутаване конопцем којим је опонашана вегетација закачена за оклоп, при чему је бележена варијабилност њиховог понашања. Иако животиње сличних старосних класа и истог пола често показују међусобне разлике у бројним функционалним одликама које су корелисане са адаптивном вредношћу (нпр.

исхрана, репродуктивно понашање) (Wilson 1998, Gosling 2001), за анализирање варијабилности узорака јединке су груписане на основу станишта, пола и старости. Ниједна животиња није повређена током овог истраживања.

### 3.2. *Анализирани локалитети*

Узорци су прикупљани на укупно седам локалитета широм централног дела Балканског полуострва. Из Србије су тестиране две природне популације, у околини Трстеника и у долини реке Пчиње, као и јединке са фарме корњача у Новом Саду. Са територије Македоније су анализирани две популације, једна са острва Голем Град на Преспанском језеру, и друга из села Коњско, са обале Преспанског језера. Ова два локалитета су део заштићеног подручја у оквиру Националног парка „Галичица“. Тестиране су и корњаче са два локалитета у Црној Гори, и то са полуострва Врањина на Скадарском језеру, и из околине Даниловграда. Географски положај истраживаних популација дат је на слици 2.1. Специфичности истраживаних станишта које су сматране битним за одређене експерименте су приказане у оквиру описа самих експеримената.



Слика 2.1. Географски положај анализираних популација.

### 3.2.1. Трстеник

Најсевернија природна популација чије су јединке тестиране налази се у околини Трстеника (43°37' С, 21°0' И), на брдима дуж леве обале Западне Мораве (слика 2.2.). Локалитети се налазе на надморској висини од 300 до 500 метара и карактеришу их храстове шуме са пропланцима богатим зељастом вегетацијом. Ово је најнасељенији локалитет на ком су рађени тестови. Велики број викендица, обрадивих површина под воћњацима и виноградима смењују се са храстовом шумом. Корњаче су често налажене на запуштеним пољопривредним површинама. Већи део терена је под константним благим нагибом, без наглих одсека или стена.



Слика 2.2. Изглед станишта на локалитету Трстеник.

### 3.2.2. Пчиња

Долина реке Пчиње (42°20' С, 21°50' И) је најјужнији локалитет у Србији на ком су рађени тестови (слика 2.3.). Јединке су хватане на подручју од непосредне околине манастира Прохор Пчињски па до брда Будовија. Овај локалитет се карактерише продором медитеранске климе са југа, чиме је омогућено присуство великог броја биљних и животињских врста специфичних за медитеранска станишта (нпр. шилац – *Platyseps najadum*, четворопруги смук – *Elaphe quatuorlineata*). Ово је једини од локалитета на којима су вршени тестови на ком шумска корњача живи у симпатрији са грчком корњачом (*Testudo graeca*). Вегетација специфична за овај локалитет се састоји од храстове шуме прошаране пропланцима са местимичним трновитим жбуновима (нпр. купине). У скоро свим истраживаним деловима овог локалитета, земљиште је под благим нагибом са ретким стеновитим деловима, са свега неколико стена које наликују на литице, висине до 3 метра.



Слика 2.3. Изглед станишта на локалитету Пчиња.

### 3.2.3. Фарма корњача у Новом Саду

Тестови су рађени и у „вештачкој популацији“ у околини Новог Сада (45°10' С, 19°50' И, 200–300 мнв), у за сада јединој регистрованој фарми корњача у Србији. Тачно порекло тестираних корњача на фарми није познато. Све ове животиње бораве на фарми дуже од 5 година и може се сматрати да су понашањем прилагођене на тренутне услове живота (Meek и Avery 1988). Фарма се налази на благој низбрдици (слика 2.4.). Током већег дела године приземна вегетација није присутна, и корњаче хране власници специјално припремљеном храном. Камење, или било какве друге препреке кретању корњача нису присутне.



Слика 2.4. Фарма корњача у Новом Саду.

### 3.2.4. Коњско

Село Коњско (40°54' С, 20°59' И, 900 мнв) се налази у Републици Македонији, на обали Преспанског језера (слика 2.5.). Корњаче су налажене како на самој обали језера, тако и на брду Блуд. Обала се карактерише благим нагибом шљунковитог тла, са ретким крупнијим камењем. Оскудну вегетацију чине трска, лептирњаче и трновито жбуње (нпр. купина) у неким деловима, док је дрвеће ретко. Брдо Блуд је обрасло храстовом шумом испресецаном пропланцима. На самим падинама брда није уочено крупније камење које би могло да буде препрека кретању корњача. Корњаче се несметано крећу између плажа и шумовитих брда, што је потврђено током популационих студија на овом локалитету.



Слика 2.5. Изглед станишта на локалитету Коњско.

### 3.2.5. Голем Град

Острво Голем Град у Преспанском језеру (40°52' С, 20°59' И, 900 мнв) је величине 18 хектара. Сачињавају га плато и плажа, који се међу собом разликују по топографији и вегетацији (слика 2.6.). Плаже су прекривене шљунком, грубим камењем и великим стенама (0,5 до 3 метра у пречнику). Вегетација на плажама се састоји већином од купине, млечика и смокви. Ширина плажа варира од 2,5 до 5 метара, што зависи од осцилација нивоа воде језера. Плаже и плато су раздвојени вертикалним стеновитим литицама висине до 20 метара. Само три уске стазе спајају плаже са платоом острва, од чега су само две проходне за корњаче. Тло платоа је већим делом прекривено растреситом плитком земљом. Доминантна вегетација је шума фоје (*Juniperus excelsa*) са пропланцима покривеним зељастим биљкама из фамилија трава (Poaceae) и штитоноша (Ariaceae) и ретким, али за



исхрану корњача изузетно значајним стаблима воћки, као што су ценерика (*Prunus cerasifera*) и дрењина (*Cornus mas*). На платоу је терен углавном раван, мада је око 20% његове површине прекривено крупним стенама (0,5 до 1,5 метара у пречнику).

Слика 2.6. Изглед станишта на острву Голем Град.

### 3.2.6. Даниловград

На локалитету Браниловица (42°30' С, 19°05' И, 65 мнв) у близини Даниловграда, живи још једна тестирана популација. Доминантна вегетација се састоји од трновитих жбунова (нпр. *Rubus* spp., *Asparagus* spp., *Clematis* spp.) (Вешић 1978) и полужбунова (нпр. драча *Paliurus spina-christi*). Биљни прекривач постаје сув од краја пролећа, те представља погодан супстрат за пожаре који се на овом локалитету јављају у просеку 10 пута годишње. Тло је каменито, са ретком зељастом вегетацијом која је већим делом године сува (слика 2.7.). Камење на овом локалитету представља знатну препреку за кретање корњача, зато што штрчи изнад нивоа тла (око 20 цм) на малој међусобној удаљености (понекад не већој од око 10 цм).



Слика 2.7. Изглед станишта на локалитету Даниловград.



### 3.2.7. Врањина

Врањина (42°15' С, 19°05' И, 5–90 мнв) је полуострво на Скадарском језеру са црногорске стране (слика 2.8.). Врањина је у прошлости била потпуно одвојена од копна, међутим насипањем превлаке ради изградње пута и пруге, претворена је у полуострво. Због природе саме везе Врањине са копном, не може се одбацити претпоставка да су корњаче на Врањини још увек потпуно изоловане од популација са копна. На овом локалитету терен је под знатним нагибом, са великим стенама које су на неким деловима степенасто распоређене. Оваква конфигурација тла Врањину чини врло специфичним местом за живот корњача. На обронцима Врањине, одакле су корњаче узорковане за тестове, вегетација је врло оскудна, са доминантним трновитим жбуновима (нпр. *Rubus* spp., *Asparagus* spp., *Clematis* spp.) (Вешић 1978), док је на вршним деловима Врањине зељаста вегетација далеко богатија, са доминантним биљкама из фамилије трава (Poaceae). Осушени биљни прекривач од краја пролећа представља погодан супстрат за пожаре који се на овом локалитету јављају у просеку 5 пута годишње.



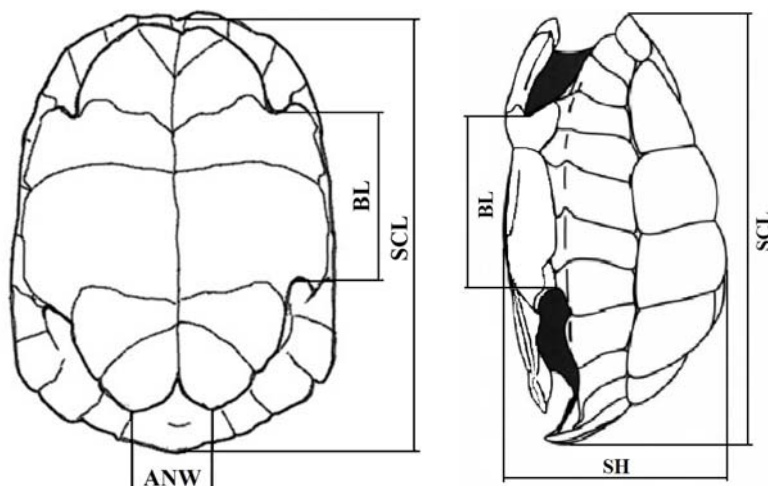
Слика 2.8. Изглед станишта на локалитету Врањина.

### 3.3. Мерени морфолошки карактери

Да би се одредио утицај телесних димензија на покретљивост корњача мерене су: маса тела, пет димензија оклопа (слика 2.9.) и дужине предњих и задњих екстремитета (од лакатног и коленског зглоба до врха стопала). Називи ових мера и скраћенице које су коришћене у даљем тексту дати су у табели 2.1. Осим корелисаности одлика грађе са понашањем, узети су у обзир и варијабилност услед полног диморфизма, старости јединки и разлика у станишту. С обзиром на то да сваки од представљених експеримената укључује специфичне циљеве истраживања, они ће бити представљени засебно.

**Табела 2.1.** Мерени морфолошки карактери и скраћенице њихових назива.

Мере	Енглески назив мере	Скраћеница
маса тела	Body mass	BM
равна дужина карапакса	Straight carapace length	SCL
висина оклопа	Shell height	SH
ширина између врхова аналних плоча	Anal notch width	ANW
дужина левог и десног коштаног моста	Bridge length, left and right	BL_L, BL_R
дужина леве и десне предње ноге	Forelimb length, left and right	FLL_L, FLL_R
дужина леве и десне задње ноге	Hind limb length, left and right	HLL_L, HLL_R



**Слика 2.9.** Шема мерених морфолошких особина оклопа корњаче (SCL – равна дужина карапакса, BL – дужина моста, SH – висина оклопа, ANW – растојање између врхова аналних плоча) (слика десно, из: Bonnet и сар. 2001, модификовано).

## 4. Резултати и дискусија

### 4.1. Тест скакања

Резултати овог експеримента су публиковани у:

Golubović, A., Arsovski, D., Ajtić, R., Tomović, L. & Bonnet, X. (2013a). Moving in the real world: tortoises take the plunge to cross steep steps. *Biological Journal of the Linnean Society* **108**: 719–726.

#### 4.1.1. Теоријска поставка експеримента скакања

Када се корњаче приликом кретања кроз станиште суоче са позитивном препреком (чије превазилажење захтева пењање, нпр. зидом, стаблом или стрмом узбрдицом), оне могу променити смер кретања, прећи преко препреке, или заобићи препреку док не нађу алтернативни пут. Суочене са негативном препреком (чије превазилажење захтева силазак или скок са препреке, нпр. стрмом низбрдицом, одсеком тла и сл.), животиње имају још једну опцију: могу да ризикују пад у покушају да пређу препреку. Ове опције имају знатно различите последице. Враћање уназад и тражење алтернативног пута најчешће нису опасне опције, док пад са велике висине може имати и фатални исход. Последицу овога можемо видети у обазривости коју животиње показују када се нађу нпр. на ивици литица (Sloane и сар. 1978). Установљено је да младунци прекоцијалних врста (нпр. јарићи и пилићи) избегавају да закораче преко ивице литице (Gibson и Walk 1960, Walk и Gibson 1961, Walk 1966, Bradley и Shea 1977), док се код алтрицијалних врста (нпр. човек) перцепција дубине простора развија симултано са стицањем локомоторне аутономије (Walk и Gibson 1961, Emlen 1963, Gibson 1969).

Иако типично насељавају равничарска подручја (Arnold и Ovenden 2002), многе копнене корњаче живе у брдовитим пределима, где се често крећу у мозаичном и неравном окружењу (Calzolari и Chelazzi 1991, Longepierre и сар. 2001,

Lagarde и сар. 2012). Корњаче поседују способност да процене дубину простора, одн. висину литице (Patterson 1971), што пружа основу за истраживање варијабилности образаца понашања које показују у потенцијално опасним ситуацијама.

У овом експерименту је анализирана „одлучност“ корњача да се крећу ка напред када су суочене са 50 цм високом негативном препреком. Поређене су јединке из две географски блиске популације. Једна се налази на релативно равном терену, на супрот друге са станишта испресецаног стенама и окруженог стрмим литицама. Полазна претпоставка је да разлике у конфигурацији терена могу довести до успостављања разлика у понашању међу животињама које на тим стаништима живе. Међутим, смер потенцијалних разлика у понашању није предвидљив: свако од станишта би могло да фаворизује „опрезно“ или „храбро“ понашање, зависно од последица тих понашања. На пример, корњаче које се ретко срећу са ризицима повређивања од пада могу бити неискусније и самим тим мање „зазирати“ од скока; на супрот томе, корњаче које живе на стаништима где је степен ризика повређивања услед пада већи, могу бити искусније и „вољније“ да преузму ризик да не би остале спутане препреком.

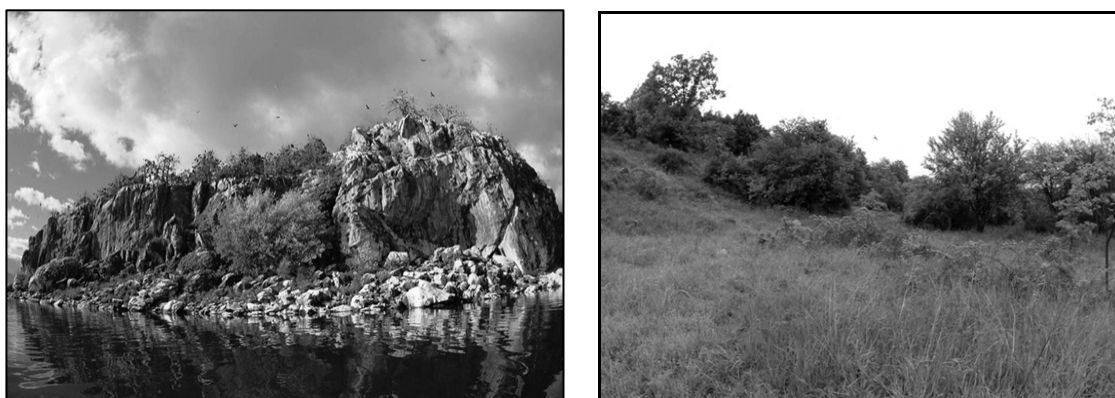
Разлике у карактеристикама понашања у вези са полом корњача добро су проучене (Lagarde и сар. 2002, Mazzotti и сар. 2002, Mazzotti 2004, Loy и Cianfrani 2009). На пример, мужјаци врсте *Testudo horsfieldii* се брже преврну на ноге када се нађу на леђима, у односу на женке исте врсте (Bonnet и сар. 2001). Установљено је да се јединке често међу собом разликују по учесталости ризичног понашања, при чему су неке константно „храбрије“ од других јединки исте врсте (Wilson и сар. 1994). Током овог истраживања проучавали смо да ли станиште, пол или старост јединки имају утицаја на понашање у експерименталној ситуацији.

Овим експериментом је проучавано: 1) да ли одлучност при скакању са висинске препреке варира између популација које живе у стаништима знатно различите топографије и 2) да ли величина тела и пол утичу на ове карактеристике понашања?

#### 4.1.2. Материјал и методе теста скакања

##### 4.1.2.1. Анализиране популације

Овим истраживањем су обухваћене две популације из региона Преспанског језера, које су међусобно удаљене мање од 4,5 км, а потпуно су изоловане једна од друге. Једна популација насељава острво (Голем Град), док друга живи на обали језера (село Коњско) (слика 4.1.). Ове две популације су анализирани у тесту скакања јер се њихова станишта међу собом топографски знатно разликују. Острво Голем Град карактерише плато окружен вертикалним литицама висине 15–20 м и уским плажама. Највећи део плаже је прекривен камењем и великим стенама, око 95% површине. Плато је већим делом раван, док је приближно 30% – 40% прекривено великим стенама, које представљају значајне препреке за кретање корњача. У другом истраживаном подручју, у селу Коњско, типична станишта корњача састоје од плаже и брда са благим нагибом. Плажа је прекривена шљунком и ситним камењем, и постепено се наставља у брдо. На овом локалитету нема литица и свега неколико изолованих стена је раштркано по истраживаној површини; дакле, не постоје физичке препреке које би могле да ометају кретање корњача.



**Слика 4.1.** Анализирани локалитети: острво Голем Град (слика лево) испресецано литицама и стенама, и равно станиште са благим нагибом у селу Коњско (слика десно).

#### **4.1.2.2. Теренска процедура**

Свака јединка је премерена (равна дужина карапакса – SCL и маса тела – BM), привремено маркирана водоотпорним маркером и након теста ослобођена на месту хватања (према: Stubbs и сар. 1984). Јединкама већим од 13 cm је одређен пол, према разликама у облику оклопа и репа; јединке димензија мањих од наведене су третиране као младунци (Hailey 2000).

#### **4.1.2.3. Тест понашања**

У пролеће 2011. године (од 23. априла до 6. маја) тестирано је 149 корњача: 73 са острва Голем Град (12 адултних женки, 27 адултних мужјака и 34 јувенилне јединке) и 76 из села Коњско (23 адултне женке, 23 адултних мужјака и 30 јувенилних јединки). Свака јединка је појединачно постављена на дрвену клупу (висине 47 cm, ширине 28 cm, дужине 83 cm). Висина клупе је требало да имитира висинске препреке које корњаче са Голем Града свакодневно превазилазе. Клупа је постављана у хладовину, да би се избегло прегревање корњача. У подножје клупе је постављен сунђер дебљине 5 cm, који је требало да ублажи пад корњача; сунђер је покривен лишћем, како би личио на природну подлогу. Посматрач је био удаљен 5 m од клупе на којој је вршен тест. Током теста, бележено је време које протекне од постављања животиње на клупу до скока са ње. Ако се корњаче нису покретале током почетних 5 минута, тест је прекидан; ако су се кретале али остајале на клупи, тест је окончаван након 10 минута.

Током теста је праћено: да ли је корњача прешла преко ивице клупе, одн. скочила/пала са ње (да) или није (не); време које је протекло од почетка теста до првог приметног покрета удова или главе (време покрета, ВП); време од првог покрета до скока (време активности, ВА); укупно време протекло од почетка теста до скока са клупе, уколико до њега дође (укупно време, УВ). Време активности указује на период активног трагања за алтернативним изласком из задате ситуације пре него што се животиња определи за скок.

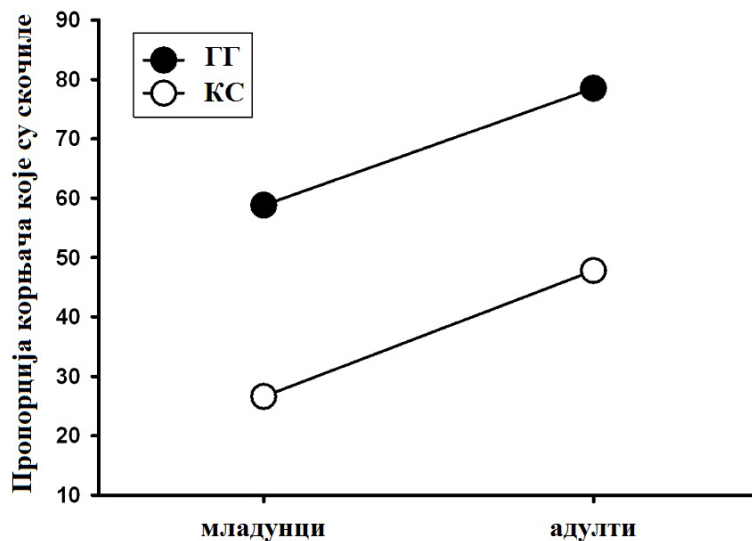
#### 4.1.2.4. Статистичке анализе

Разлике у учесталости скакања корњача, поређене између станишта, полова и узрасних категорија, анализирани су  $\chi^2$  тестом. Разлике у континуираним варијаблима (маса тела и равна дужина карапакса) између животиња са различитих локалитета су тестиране анализом варијансе (ANOVA). Мерени временски распони (ВП, ВА, УВ) нису показивали нормалну расподелу, па су анализирани непараметарском Kruskal-Wallis-овом ANOVA-ом.

#### 4.1.3. Резултати и дискусија теста скакања

##### 4.1.3.1. Ефекат станишта, пола и старости на скакање

Већина корњача са острва Голем Град је скочила (70%), док су корњаче из села Коњско биле „неодлучније“ (39% је скочило, слика 4.2.) ( $\chi^2 = 13,86$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0,001$ ). Слични резултати су добијени када су узрасне класе анализирани засебно (адултне јединке:  $\chi^2 = 9,53$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0,002$ ; јувенилне јединке:  $\chi^2 = 7,07$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0,008$ ). Адулти са оба локалитета скакали су чешће него јувенилне јединке (Голем Град:  $\chi^2 = 3,78$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0,052$ ; Коњско:  $\chi^2 = 3,48$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0,062$ ). Између полова нису нађене разлике у учесталости скакања (разматрани су адулти са оба локалитета;  $\chi^2 = 0,14$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0,708$ ).



**Слика 4.2.** Пропорција корњача које су скочиле са приближно 50 цм високе препреке у поређењу са јединкама које нису. Приказане су јувенилне и адултне јединке из два станишта: станиште са вертикалним литицама на Голем Граду (ГГ, црни кругови) насупротив равном станишту у Коњском (КС, бели кругови). Величине узорака и статистичке значајности разлика дати су у тексту.

Ово истраживање се базира на поређењу две популације шумске корњаче, међусобно удаљене мање од 4,5 км, које су на сличној надморској висини и под готово истим климатским условима. Међутим, ова два станишта се значајно разликују по структури (тј. конфигурацији терена, одликама стеље и вегетације). Та чињеница је интересантна јер пружа могућност да се истражи повезаност типа станишта и понашања корњача. Најзначајнија разлика између ова два станишта је у топографији: нераван и каменити терен на Голем Граду наспрам релативно равног терена у Коњском (слика 4.1.). Нађене су знатне разлике у понашању током превазилажења препрека, како међу популацијама, тако и међу старосним класама. На пример, изненађујући паралелизам онтогенетских промена у анализираном понашању (слика 4.2.) упућује на претпоставку да је праћено понашање прецизно квантификована и вероватно битна одлика животне историје. Уопште посматрано, корњаче са Голем Града су биле склоније скакању када су суочене са висинском препреком, што указује на јасну асоцираност између типа станишта и понашања корњача.



Битна је чињеница да је овај експеримент корњаче ставио у реалан контекст. Скакање/падање са приближно 50 цм високе препреке је изазов који корњаче са Голем Града не могу лако избећи. Радиотелеметријска и вишегодишња популациона истраживања (Ј. Томовић и Х. Bonnet) су показала да корњаче у природи понекад прелазе и више препреке. У природи смо непосредно сведочили случајевима када су корњаче (четири јединке) у покушају да пређу веома стрме падине изгубиле равнотежу и пале са литице, притом ниједна од ових животиња није имала видљиве последице пада. Међутим, имали смо прилике да нађемо и неке тешко повређене и мртве јединке са поломљеним оклопима у подножју 15–20 м високих литица (десет индивидуа). Јасно је да су корњаче са Голем Града изложене великом степену ризика од пада током кретања. У поређењу са природним условима, експериментални дизајн је представљао мањи изазов, далеко мање опасан, и репрезентативан као препрека са каквом се корњаче свакодневно срећу у неравном и каменитом станишту. Скакање са 50 цм високе препреке не може изазвати повреду (мада експеримент није извођен над тврдом подлогом). Корњаче из села Коњско нису изложене знатним висинским препрекама током кретања. Томе у прилог говори и чињеница да ниједна од 400 маркираних јединки са овог локалитета није имала поломљен оклоп.

#### **4.1.3.2. Ефекат станишта, пола и старости на време до првог покрета и време активности пре скока**

Време протекло од почетка теста до првог покрета (ВП) се није разликовало између полова на оба локалитета (табеле 4.1. и 4.2.). Ово време је било слично за обе старосне категорије у Коњском, док се младунци на Голем Граду покретали за краће време него старије јединке.

**Табела 4.1.** Средње вредности  $\pm$  стандардна девијација различитих понашања женки, мужјака и јувенилних јединки са Голем Града (неравно станиште) и Коњског (равно станиште). ВП – време покрета, ВА – време активности, УВ – укупно време.

		<b>ВП</b>	<b>ВА</b>	<b>УВ</b>
<b>Голем Град</b>	<b>женке</b>	132,7 $\pm$ 82,98	111,2 $\pm$ 87,90	243,9 $\pm$ 155,16
	<b>мужјаци</b>	95,7 $\pm$ 51,05	209,2 $\pm$ 121,64	304,9 $\pm$ 136,66
	<b>младунци</b>	31,3 $\pm$ 32,89	265,9 $\pm$ 130,15	297,2 $\pm$ 146,55
<b>Коњско</b>	<b>женке</b>	60,9 $\pm$ 82,55	159,9 $\pm$ 163,43	226,9 $\pm$ 184,66
	<b>мужјаци</b>	55,4 $\pm$ 44,77	131,2 $\pm$ 161,03	186,6 $\pm$ 163,33
	<b>младунци</b>	51,6 $\pm$ 45,51	333,3 $\pm$ 163,52	384,9 $\pm$ 180,84

Разлике између старосних категорија и полова у времену од првог покрета до скока (ВА) су биле више изражене него разлике у времену од почетка теста до првог покрета. На Голем Граду, женке су проводиле знатно мање времена тражећи алтернативну опцију за силазак са препреке пре него што би скочиле, у поређењу са мужјацима. Обрнути тренд је нађен између мужјака и женки у Коњском, иако разлике међу њима нису статистички значајне (табеле 4.1. и 4.2.). На оба локалитета, јувенилне јединке су дуже оклевалe пре него што би скочиле, у односу на адулте (Табеле 4.1. и 4.2.).

**Табела 4.2.** Резултати Kruskal-Wallis ANOVA тестова којима је поређено трајање различитих фаза теста код женки наспрам мужјака, и адулата наспрам јувенилних јединки са Голем Града (неравно станиште) и из Коњског (равно станиште). ВП – време покрета, ВА – време активности, УВ – укупно време. Статистички значајне *p* вредности су подебљане.

		<b>ВП</b>		<b>ВА</b>		<b>УВ</b>	
		<b>Н</b>	<b>р</b>	<b>Н</b>	<b>Р</b>	<b>Н</b>	<b>р</b>
<b>Голем Град</b>	<b>пол</b>	1.30	0.254	5.21	<b>0.023</b>	1.61	0.281
	<b>старост</b>	18.90	<b>0.000</b>	5.77	<b>0.016</b>	0.01	0.923
<b>Коњско</b>	<b>пол</b>	0.13	0.716	0.05	0.833	0.05	0.833
	<b>старост</b>	0.03	0.869	6.44	<b>0.011</b>	4.40	<b>0.036</b>

Време протекло од почетка теста до првог покрета је било слично међу адултним животињама оба пола на оба локалитета (табеле 4.1. и 4.2.). Са друге стране, ово време је било генерално краће код јувенилних него код адултних јединки (статистички значајно на Голем Граду). Претпостављамо да су јувенилне јединке покушавале да се што пре склоне са истакнутог места, одн. да нађу скровиште, јер њихов мек оклоп представља врло ограничену заштиту од предатора (Douglass и Winegraner 1977, Keller и сар. 1998). Такође, одређене су разлике у времену током ког корњаче покушавају да пронађу алтернативни пут пре него што прекораче ивицу препреке. Јувенилне јединке су дуже оклевалe у поређењу са адултима, на оба локалитета. Овај резултат, заједно са процентом јувенилних јединки које су скочиле (слика 4.2.), указује на чињеницу да су јувенилне јединке „плашљивије“ од адулата. Међутим, резултати овог истраживања не пружају довољно убедљивих доказа који би могли да дају адекватно објашњење за примећене разлике у анализираним временским периодима између локалитета и старосних категорија.

#### **4.1.3.3. Утицај величине тела на скакање**

Анализа понашања адултних јединки показала је да величина њиховог тела, на оба локалитета, није имала утицај на скакање. Међутим, када су упоређени младунци, добијен је другачији резултат: у Коњском су „храбрији“ младунци били значајно већих димензија од оних који нису скочили (табела 4.3.). Сличне анализе нису рађене на узорку са Голем Града због малог броја јувенилних јединки тестираних на овом локалитету.

**Табела 4.3.** Утицај величине тела на скакање јединки различитих старосних класа са Голем Града (неравно станиште) и Коњског (равно станиште). Средње вредности ( $X \pm SD$ ) и резултати ANOVA тестова између јединки које су скочиле и оних које нису, на особинама: SCL (равна дужина карапакса) и BM (маса тела); статистички значајне  $p$  вредности су подебљане.

		Голем Град		Коњско	
		Адулти	Јувенилне јединке	Адулти	Јувенилне јединке
<b>SCL</b>	<b>скочиле</b>	168,5 ± 12,73	–	177,2 ± 18,66	<b>113,3 ± 22,08</b>
	<b>нису скочиле</b>	175,0 ± 8,55	–	178,8 ± 22,96	70,0 ± 30,92
	<b>F</b>	1,87	–	0,06	10,40
	<b>p</b>	0,180	–	0,803	0,003
<b>BM</b>	<b>скочиле</b>	958,7 ± 189,96	–	1138,2 ± 343,44	<b>379,5 ± 204,49</b>
	<b>нису скочиле</b>	982,1 ± 133,97	–	1219,5 ± 437,18	145,9 ± 151,78
	<b>F</b>	0,09	–	0,49	11,54
	<b>p</b>	0,761	–	0,490	0,002

Већ раније је показано да искуство донекле модификује понашање корњача и других гмизаваца (Spigel 1964, Berry 1986, Brodie 1993, Lind и Welsh 1994, Irschick и сар. 2000, Steyermark и Spotila 2001, Martín и López 2003, Arthur и сар. 2008, Okuyama и сар. 2009). Може се претпоставити да су младунци корњача иницијално „плашљиви“ и да њихово „самопоуздање“ расте временом (тј. са искуством), те да касније током живота постају способни да адекватно „оцене исплативост“ прелажења преко висинске препреке (King 1970). Претпоставка да корњаче могу да процењују ризик од повреде при кретању у ризичној ситуацији је подржана искуством током тестирања. Примећено је да, када се нађу на клупи, корњаче прилазе њеним ивицама, па испружају врат и померају главу са једне стране на другу, како би оцениле висину и „испитале“ подножје препреке. Овакви покрети уобичајено побољшавају процену удаљености (Ferris 1972, Goodson и сар. 1987). С обзиром на то да су и перцепција дубине простора (Walk и Gibson 1961, Patterson 1971) и улога вида у оријентацији (Emlen 1969, Lebboroni и Chelazzi 2000, López и сар. 2000) установљени код копнених корњача, може се претпоставити да описано визуелно испитивање омогућава корњачама да „процене“ ризик од скока. Када стоје на самој ивици клупе и гледају на доле,

корњаче рашире предње и задње ноге, вероватно ради повећања стабилности. Након кратког периода, оне крећу уназад и траже алтернативни пут за силазак са препреке. Већина јединки је понављала овакво понашање („тражење“) по неколико пута. Ове секвенце указују на оклевање животиња пре скока са препреке.

Искуство и локалне адаптације вероватно утичу на „храброст“, на шта указује и изражено онтогенетско повећање „смелости“ у описаној експерименталној поставци примећено на оба локалитета (слика 4.2.). Промене понашања од јувенилних до адултних фаза могу бити асоциране са способношћу корњача да процене ризике и користи превазилажења препрека и, самим тим, могу бити под јаким селективним притиском.

## 4.2. Тест превртања

Резултати овог експеримента су публиковани у:

Golubović, A., Bonnet, X., Djordjević, S., Djurakic, M. & Tomović, L. (2013b). Variations in righting behaviour across Hermann's tortoise populations. *Journal of Zoology, London* **291**: 69–75.

### 4.2.1. Теоријска поставка теста превртања

Способност превртања, односно враћања у усправан положај након окретања на леђа, је битна карактеристика за различите „оклопљене“ животиње: инсекте (Delcomyn 1987, Faisal и Matheson 2001, Frantsevich 2004), ракове (Silvey 1973, Penn и Brockmann 1995) и корњаче (Steiermark и Spotila 2001, Bonnet и сар. 2001, Delmas и сар. 2007). Животиње са оклопом су рањиве када су окренуте на леђа, јер тада оне не могу лако да избегну предаторе, могу дехидрирати, прегрејати се или смрзнути (Penn и Brockmann 1995, Bonnet и сар. 2001, Corti и Zuffi 2003). Због тога многи аутори сматрају превртање за добар показатељ адаптивне вредности јединке (Burger и сар. 1998, Steiermark и Spotila 2001, Ashmore и Janzen 2003, Corti и Zuffi 2003, Freedberg и сар. 2004, Delmas и сар. 2007, Zuffi и Plaitano 2007).

У природи корњаче се могу преврнути на леђа услед пада током кретања по неравном терену, током интеракција са предаторима, ривалима или током репродуктивних активности (Bonnet и сар. 2001). На равним стаништима, ризик да се корњаче окрену на леђа је нижи у односу на неравна станишта, где јединке морају да прелазе преко стрмих падина и различитих препрека (нпр. камених „степеника“) (Golubović и сар. 2013a). Због тога учесталост превртања корњача на леђа може бити под утицајем топографије. Корњаче које се често преврћу на леђа су вероватно искусније и самим тим увежбаније и ефикасније у усправљању из овог положаја. Осим увежбаности на способност превртања вероватно утиче још неколико других фактора међу којима су и величина и облик тела (Bonnet и сар.

2001, Domokos и Varkonyi 2008). Како су код шумске корњаче документоване разлике између полова у величини и облику тела (нпр. Willemsen и Hailey 2003, Djordjević и сар. 2011), разлике у превртању између полова су такође очекиване.

Превртање је до сада најчешће анализирано код младунаца слатководних корњача (Burger 1976, Miller и сар. 1987, Brooks и сар. 1991, Janzen 1993, Finkler 1999, Demuth 2001, Steyermark и Spotila 2001, Du и Ji 2003, Freedberg и сар. 2004), а знатно ређе код копнених врста или одраслих јединки (Bonnet и сар. 2001, Mann и сар. 2006, Stancher и сар. 2006). Такође, већина ранијих истраживања овог феномена је вршена у заточеништву, тј. под стандардизованим условима, док су истраживања у природним условима ретка (Bonnet et al. 2001). Штавише, колико ми је познато, не постоји ниједно истраживање у коме се пореди способност превртања копнених корњача које живе у различитим условима животне средине.

Експериментом превртања је проучавано: 1) да ли способност усправљања варира између јединки са различитих станишта и 2) да ли морфолошки карактери и пол имају утицаја на усправљање корњача?

#### 4.2.2. Материјал и методе теста превртања

##### 4.2.2.1. Анализирани локалитети

Тестиране су корњаче на четири локалитета у Србији и Македонији, међу којима постоје велике разлике у топографији (табела 4.4.).

**Табела 4.4.** Конфигурација терена и број успешних и неуспешних мужјака и женки по популацији.

Локалитет	Голем Град	Коњско	Пчиња	Трстеник
конфигурација терена	Високе литице, каменити терен	Благи нагиб и ретко камење	Благи нагиб и ретко камење	Благи нагиб, без камења
успешне (Ж / М)	9 / 51	34 / 51	37 / 91	26 / 29
неуспешне (Ж / М)	8 / 21	17 / 6	35 / 37	18 / 11

#### **4.2.2.2. Теренска процедура**

Тестирана је укупно 481 адултна корњача: 184 женке и 297 мужјака (број тестираних животиња по полу и локалитету се налази у табели 4.4.). Уз тестове, мерене су следеће морфолошке одлике: маса тела (BM); равна дужина карапакса (SCL); висина оклопа (SH); удаљеност врхова аналних плоча (ANW); дужина левог и десног коштаног моста (BL\_L, BL\_R); дужина предњих удова (FLL\_L, FLL\_R); дужина задњих удова (HLL\_L, HLL\_R) (за детаље погледати у: Djordjević и сар. 2011). Адултима су сматране женке са равном дужином карапакса (SCL) већом од 15 цм и мужјаци већи од 13 цм (Hailey 2000).

#### **4.2.2.3. Тест понашања**

Корњаче су тестиране у њиховим природним стаништима, тачно на местима на којима су нађене. На почетку теста јединке су окретане на леђа на најближој заравњеној површини. Активности током теста превртања су кодиране на следећи начин: успешност превртања (УП: да ли је животиња успела да се окрене или не Д/Н); време реакције (ВР: време од почетка теста до првог покрета); време латенције (ВЛ: време од првог покрета до првог брзог покретања ногу, главе или репа у циљу превртања; видети Delmas и сар. 2007); време активности (ВА: време протекло од првог брзог покретања ногу, главе или репа до успешног превртања). Максимално трајање теста је било 10 минута; након тог периода су, у случају неуспеха, корњаче ручно враћане у усправан положај. Подаци прикупљени за животиње које нису успеле да се окрену нису уврштени у неке анализе (нпр. поређење времена активности). Без обзира на исход, свака животиња је тестирана само једном. Све јединке су ослобођене одмах након теста и мерења, на истом месту где су биле ухваћене.



#### 4.2.2.4. Статистичке анализе

Разлике у успеху (учесталости) превртања између полова и између локалитета су анализирани  $\chi^2$  тестовима. Двофакторски ANOVA тестови (са полом и локалитетом као факторима) и *Post-hoc* тестови (Tuskey unequal N HSD) су коришћени за испитивање разлика у величини тела међу локалитетима и половима. Трајање појединих фаза теста (BP, ВЛ, ВА) није имало нормалну расподелу те су разлике између полова и међу локалитетима анализирани непараметарским Mann-Witney U и Kruskal-Wallis ANOVA тестовима. Да би се проверио утицај морфолошких особина, без обзира на укупну величину тела, коришћена је двофакторска ANCOVA, са полом и успешношћу превртања као факторима, морфолошким одликама као зависним варијаблама и SCL као коваријаблом.

#### 4.2.3. Резултати и дискусија теста превртања

##### 4.2.3.1. Међу-популационе разлике у величини тела и полни диморфизам

Двофакторска ANOVA (са полом и локалитетом као факторима) је показала постојање значајне разлике у величини тела међу половима и локалитетима (SCL – ефекат пола  $F_{1,478}=155,24$ ,  $p<0,001$ , ефекат локалитета  $F_{3,478}=13,02$ ,  $p<0,001$ , интеракције  $F_{3,478}=9,74$ ,  $p<0,001$ ; BM – ефекат пола  $F_{1,478}=176,51$ ,  $p<0,001$ , ефекат локалитета  $F_{3,478}=19,73$ ,  $p<0,001$ , интеракције  $F_{3,478}=7,89$ ,  $p<0,001$ ).

*Post-hoc* тест (Tuskey unequal N HSD) је детаљније описао горе поменуте разлике (табела 4.5.). На пример, јасан полни диморфизам у величини тела је примећен у три популације, али не и у четвртој (Голем Град). Осим тога, женке са Голем Града су мање у поређењу са женкама из осталих анализираних популација.

**Табела 4.5.** *Post-hoc* тест (Tuckey unequal N HSD) међу половима и међу популацијама. Горњи десни део табеле – маса тела (BM); доњи леви део – равна дужина карапакса (SCL). Ж – женке, М – мужјаци, ГГ – Голем Град, Ко – Коњско, Пч – Пчиња, Тр – Трстеник.

	Ж ГГ	Ж Ко	Ж Пч	Ж Тр	М ГГ	М Ко	М Пч	М Тр
Ж ГГ		0,001	0,000	0,000	0,912	0,995	0,996	0,997
Ж Ко	0,020		0,977	0,694	0,000	0,000	0,000	0,000
Ж Пч	0,003	0,979		0,994	0,000	0,000	0,000	0,000
Ж Тр	0,000	0,551	0,972		0,000	0,000	0,000	0,000
М ГГ	0,958	0,000	0,000	0,000		0,980	0,001	0,989
М Ко	0,969	0,000	0,000	0,000	1,000		0,093	1,000
М Пч	1,000	0,000	0,000	0,000	0,022	0,090		0,302
М Тр	0,649	0,000	0,000	0,000	0,966	0,947	0,011	

Разлике између полова и између популација шумске корњаче су описане у више студија (нпр. Willemssen и Hailey 2003, Djordjević и сар. 2011). Овде представљено истраживање потврђује претходне налазе. Низак степен полног диморфизма у величини тела у једној од анализираних популација (Голем Град) представља неуобичајени налаз. Женке са овог локалитета су ситније када се пореде се женкама са других локалитета, а имају приближно сличну величину оклопа као и мужјаци. Знатне разлике у величинама тела и степену полног диморфизма које су примећене међу популацијама на Балкану, могу бити последица разлика у доступности и квалитету хране и температурним условима средине (Willemssen и Hailey 1999), што није директно проверено у овом истраживању.

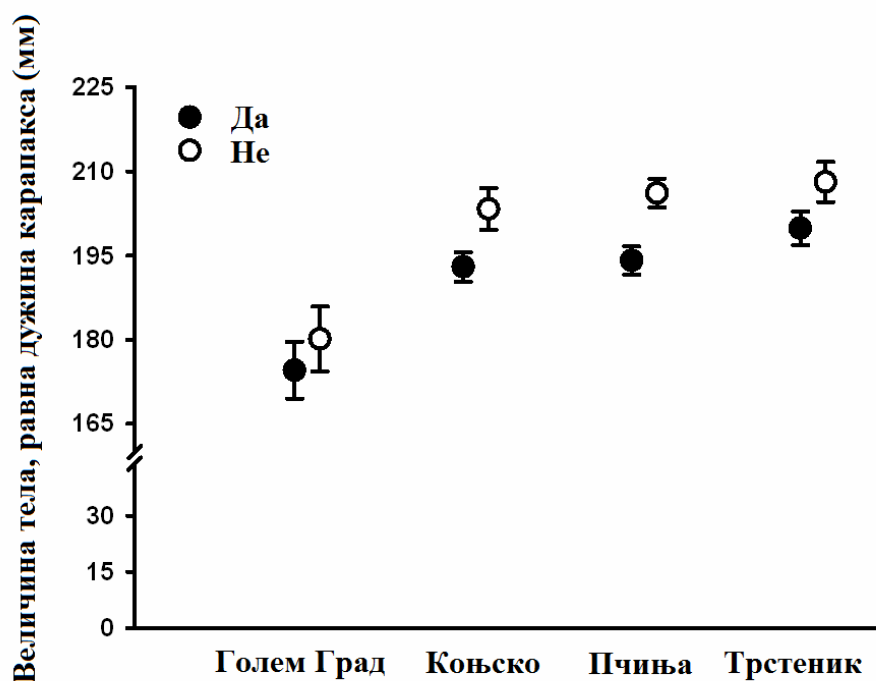
#### 4.2.3.2. Утицај пола и величине тела на превртање

Полови су се значајно разликовали у успешности (учесталости) превртања УП (обједињени узорак). Мужјаци су ефикаснији у превртању (74,7%) у односу на женке (57,6%) ( $\chi^2=15,39$   $df=1$ ,  $p<0,001$ , табела 4.4. и слика 4.4.), док су остале анализирани компоненте процеса превртања биле сличне код оба пола (ВР, ВЛ и ВА – Mann-Witney U тест,  $p>0,05$  у свим случајевима, табела 4.6.).

**Табела 4.6.** Средње вредности  $\pm$  стандардна девијација и величина узорка (N) за време реакције (ВР, у секундама), време латенције (ВЛ, у секундама) и време активности (ВА, у секундама) за женке и мужјаке шумске корњаче које су успеле да се преврну, из све четири анализираних популације.

Локалитет	Пол	ВР	N	ВЛ	N	ВА	N
Голем Град	женке	13,8 $\pm$ 14,44	9	4,1 $\pm$ 5,99	9	299,6 $\pm$ 166,05	9
	мужјаци	23,7 $\pm$ 32,83	51	23,8 $\pm$ 29,38	51	215,0 $\pm$ 154,84	51
Коњско	женке	65,4 $\pm$ 71,93	34	40,2 $\pm$ 49,43	34	114,1 $\pm$ 113,55	34
	мужјаци	53,7 $\pm$ 52,07	51	34,6 $\pm$ 62,70	51	80,9 $\pm$ 98,00	51
Пчиња	женке	27,6 $\pm$ 27,65	37	15,6 $\pm$ 15,34	16	253,2 $\pm$ 144,27	37
	мужјаци	31,8 $\pm$ 28,94	91	27,9 $\pm$ 34,69	67	226,1 $\pm$ 140,65	91
Трстеник	женке	46,9 $\pm$ 36,80	26	39,8 $\pm$ 51,80	26	184,3 $\pm$ 131,85	26
	мужјаци	49,7 $\pm$ 72,04	29	44,5 $\pm$ 53,84	29	185,8 $\pm$ 137,04	29

Пошто су пронађене значајне разлике у величини тела између полова и између популација, рађена је двофакторска ANOVA са равном дужином карапакса (SCL) као зависном варијаблом, а успешношћу превртања (УП) и локалитетом као факторима. Резултати су показали да су женке које су се успешно превртале имале мање вредности равне дужине карапакса (ефекат УП  $F_{1,175}=10,85$ ,  $p=0,001$ ) и да је тај ефекат варирао међу локалитетима (ефекат локалитета:  $F_{3,181}=11,60$ ,  $p<0,001$ , интеракције  $F_{3,182}=0,25$ ,  $p=0,863$ ) (слика 4.3.). Анализе масе тела су показале сличне резултате (ефекат УП:  $F_{1,174}=13,07$ ,  $p<0,001$ ; ефекат локалитета:  $F_{3,181}=15,53$ ,  $p=0,000$ ; интеракције:  $F_{3,182}=0,52$ ,  $p=0,667$ ). Насупрот женкама, код мужјака није примећен утицај величине тела на успешност превртања, како равне дужине карапакса (ефекат УП:  $F_{1,289}=0,36$ ,  $p=0,547$ ; ефекат локалитета:  $F_{3,296}=9,75$ ,  $p<0,001$ ; интеракције  $F_{3,296}=1,61$ ,  $p=0,187$ ), тако ни масе тела (ефекат УП:  $F_{1,289}=1,06$ ,  $p=0,304$ ; ефекат локалитета:  $F_{3,296}=10,90$ ,  $p<0,001$ ; интеракције:  $F_{3,296}=1,85$ ,  $p=0,138$ ).



**Слика 4.3.** Средње вредности равне дужине карапакса (у милиметрима) женки које су успеле да се преврну (да) и оних које нису успеле да се врате у усправан положај (не), за сваки локалитет.

Мужјаци шумске корњаче су ситнији и успешнији у превртању него женке. Иако било која јединка може бити случајно преврнута на леђа (нпр. приликом кретања), адултни мужјаци су далеко чешће изложени ризику да се преврну, у поређењу са другим полним/старосним категоријама (нпр. женкама и младунцима). Само мужјаци могу бити преврнути на леђа током међусобних борби, током удварања и парења (Lagarde и сар. 1999, 2002, Bonnet и сар. 2001, Mann и сар. 2006). Због тога је и очекивана наглашена способност превртања код мужјака, што је документовано и код других врста (Bonnet и сар. 2001). Међутим, у овде описаном експерименту није забележена разлика у другим одликама превртања као што су време реакције (ВР), време латенције (ВЛ) и време активности (ВА). Ови параметри описују „спремност“ јединке да побегне из опасне (или макар непријатне) ситуације. Резултати указују на то да јединке оба пола показују сличну „мотивисаност“ да се преврну, али да су мужјаци агилнији, односно способнији да успешно изведу овај маневар.

У овом тесту, пронађен је значајан негативан утицај величине тела на успешност превртања женки. Другим речима, ситније женке могу бити у предности над крупнијима, уколико се случајно преврну на леђа. Ови резултати могу указивати на узајамно ограничавање (*trade-off*) између величине и покретљивости женки. Велико тело омогућава довољну запремину за велики број крупних јаја, што директно утиче на адаптивну вредност јединке. Наиме, маса легла износи приближно 6% масе тела женке (Longeriette и сар. 2003). Корњаче имају мали масени удео легла у односу на остале гмизавце, што указује на ограничену запремину расположиву за јаја условљену величином оклопа (тј. карапакса) (Hailey и Loumbourdis 1988). Већа маса крупнијих женки корњача можда омогућава и већу стабилност током кретања по неравном терену.

Установљени ефекат величине тела на покретљивост женки такође може указати на разлике у начину кретања кроз станиште и коришћења ресурса. Крупније женке су углавном и старије и вероватно искусније у налажењу и препознавању делова станишта са погодним карактеристикама (места за сунчање, полагање јаја, храњење и сл.) на познатом станишту. Са одрастањем јединке у одређеном станишту, њено познавање карактеристика тог станишта расте, а потреба за истраживањем делова станишта опада. Са друге стране, младе (ситне) јединке вероватно још увек истражују станиште у коме живе, с обзиром на то да се и захтеви према станишту мењају током сазревања јединке. На пример, може се претпоставити да тек полно зреле женке, од једанаесте године старости (Hailey 1990), користе растресито и погодно експонирано земљиште за ископавање гнезда. Ове хипотезе би требало да буду предмет неких будућих истраживања.

Насупрот томе, величина тела мужјака није показала утицај на превртање. Код мужјака рода *Testudo* ризик од превртања на леђа је знатан у природним условима (Lagarde и сар. 1999, Bonnet и сар. 2001, Willemsen и Hailey 2003). Према томе, селекција би могла да фаворизује релативно мању величину тела која би омогућила бољу агилност (Berry и Shine 1980), која је кључна при репродуктивним активностима (нпр. Bonnet и сар. 2001, Willemsen и Hailey 2003). Комбинација ових особина (ситног тела и агилности) може довести до наглашене способности превртања, и онемогућити детектовање могућег ефекта величине.

#### 4.2.3.3. Утицај других морфолошких особина на превртање

У наведеним експериментима, тестиран је и утицај других морфолошких особина: висине оклопа (SH), удаљености врхова аналних плоча (ANW), дужине коштаних мостова (BL\_L, BL\_R), дужине предњих удова (FLL\_L, FLL\_R) и дужине задњих удова (HLL\_L, HLL\_R) на успешност превртања мужјака и женки независно од величине тела. Резултати двофакторског ANCOVA теста са полом и успешношћу превртања као факторима, морфолошким одликама као зависним варијаблама и SCL као коваријаблом, су показали да само висина оклопа ( $F_{1,338}=4,2$ ,  $p=0,040$ ) и дужина десног коштаног моста ( $F_{1,338}=8,5$ ,  $p=0,004$ ) утичу на успешност превртања (табела 4.7.). Међутим, вредности свих анализираних морфолошких особина су се разликовале међу половима ( $p<0,001$  у свим случајевима), указујући на значајан полни диморфизам у облику тела. Женке су имале значајно више средње вредности дужине коштаних мостова и висине оклопа, док су мужјаци имали релативно дуже ноге и шири простор између врхова аналних плоча. Апсолутне и релативне (у односу на SCL) средње вредности ових морфолошких карактера дате су у табели 4.7.

**Табела 4.7.** Апсолутне средње вредности, релативне средње вредности (добијене двофакторским ANCOVA тестом са полом и успешношћу превртања као факторима, морфолошким одликама као зависним варијаблама и SCL као коваријаблом), величина узорка (N), висина оклопа (SH), удаљеност врхова аналних плоча (ANW), дужина коштаних мостова (BL\_L, BL\_R), дужина предњих удова (FLL\_L, FLL\_R), дужина задњих удова (HLL\_L, HLL\_R) (све димензије дате су у милиметрима) женки и мужјака који су се успешно преврнули (Ж да, М да) и који нису успели да се преврну (Ж не, М не).

Група	Средње Вредности	SH	ANW	BL_L	BL_R	FLL_L	FLL_R	HLL_L	HLL_R	N
Ж не	апсолутна	100,2	40,0	88,4	88,1	48,0	47,9	57,1	57,0	71
	релативна	98,0	39,2	86,3	86,1	47,0	46,9	55,8	55,8	
Ж да	апсолутна	96,8	39,3	84,1	83,5	46,0	46,0	54,5	54,5	102
	релативна	99,0	40,2	86,0	85,4	47,0	47,0	55,8	55,7	
М не	апсолутна	86,4	56,6	63,7	64,1	46,7	46,4	53,5	53,7	55
	релативна	85,8	56,0	63,7	64,1	46,6	46,4	53,1	53,2	
М да	апсолутна	86,1	54,8	62,5	62,4	45,1	44,9	52,1	52,1	177
	релативна	87,2	55,5	63,4	63,3	45,7	45,6	52,8	52,9	

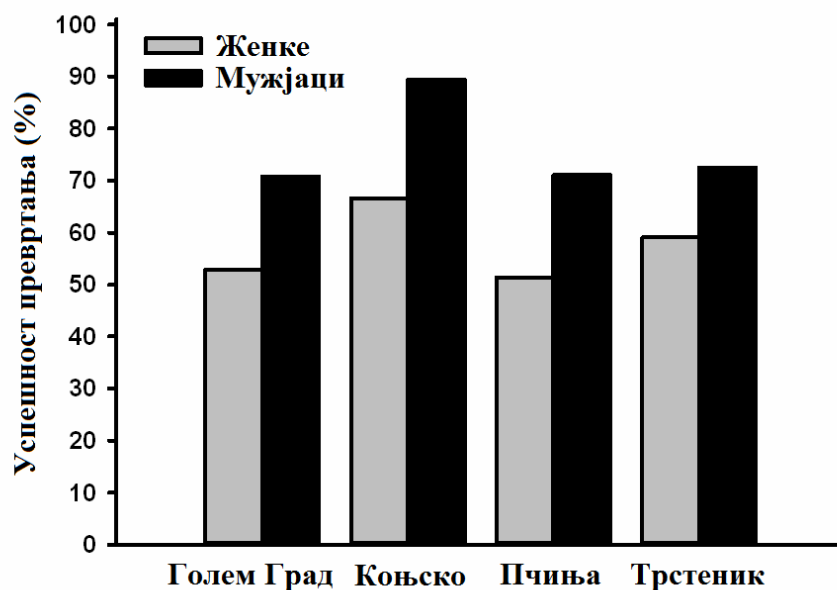
Резултати ових анализа су показали да висина оклопа и дужине коштаних мостова играју значајну улогу у превртању. Корњаче са релативно краћим мостовима (у односу на величину тела), су успешније у превртању. Релативна дужина мостова илуструје међусобно ограничавање (*trade-off*) између покретљивости и заштите, јер краћи мостови остављају више простора за покрете ногу, али и више излажу мека ткива предаторима (Bonnet и сар. 2001, Zuffi и Plaitano 2007). Јединке испупченог карапакса (тј. вишег оклопа) су успешније у превртању, јер овакав оклоп повећава нестабилност јединки преврнутих на леђа, и тиме помаже у њиховом усправљању. Слични резултати су добијени и у другим истраживањима (Bonnet и сар. 2001, Domokos и Varkonyi 2008). Иако нису новина, овде приказани налази јасно показују да примењена теренска процедура и спроведена мерења омогућавају анализирање повезаности између морфолошких карактера и способности превртања. Ипак, један очекивани ефекат је изостао. Bonnet и сарадници (2001) су показали да релативно дуже ноге мужјака врсте

*Testudo horsfieldii* позитивно утичу на успешност превртања. Иако мужјаци шумске корњаче имају дуже ноге него женке (Willemsen и Hailey 2003, Djordjević и сар. 2011) и већу успешност у превртању, у анализираним популацијама са централног дела Балканског полуострва није потврђен ефекат дужине удова на превртање. Може се претпоставити да мишићна снага или флексибилност играју значајнију улогу у превртању код ове врсте; даља истраживања (нпр. на скелетном и мишићном систему) су неопходна за доношење општијих закључака. Осим тога, у поређењу са женкама, широки простори за покретање екстремитета и репа (дефинисан размаком између аналних плоча – ANW и дужинама мостова – BL), а не дужина ногу сама по себи, могли би значајно доприносити успешнијем превртању мужјака (видети и Bonnet и сар. 2001, Mann и сар. 2006).

#### **4.2.3.4. Разлике у успешности превртања између популација**

Када је извршено поређење обједињених узорака (полови нису разматрани засебно) нађене су разлике у општој успешности превртања (УП) међу популацијама ( $\chi^2$  тест = 7,81, df = 3, p = 0,050). Додатне анализе су показале да се успешност превртања на четири анализирана локалитета разликује међу мужјацима ( $\chi^2$  тест = 9,39, df = 3, p=0,025), али не и међу женкама ( $\chi^2$  тест = 3,08, df = 3, p = 0,380) (слика 4.4.). Пошто није пронађен утицај величине тела на успешност превртања код мужјака, даљи утицаји овог фактора нису анализирани.





**Слика 4.4.** Процент јединки које су успеле да се преврну (од укупног броја тестираних) по полу и локалитету.

Тестови контингенције (по половима и на различитим локалитетима) и успешности превртања показали су да се полови нису разликовали у успешности превртања на Голем Граду ( $\chi^2$  тест = 2,00,  $df = 1$ ,  $p = 0,157$ ) и у Трстенику ( $\chi^2$  тест = 1,67,  $df = 1$ ,  $p = 0,197$ ), док су се мужјаци из долине реке Пчиње ( $\chi^2$  тест = 7,77,  $df = 1$ ,  $p = 0,005$ ) и Коњског ( $\chi^2$  тест = 8,35,  $df = 1$ ,  $p = 0,004$ ) чешће успешно превртали него женке.

Када су обједињени полови, средња вредност времена реакције (ВР) се разликовала међу локалитетима (Kruskal-Wallis-ова ANOVA,  $H_{3,454} = 16,81$ ,  $p < 0,001$ ), са вишом средњом вредношћу у Коњском, а нижом на Голем Граду (табела 4.6.). Средње вредности времена активности (ВА) су се такође разликовале међу локалитетима (Kruskal-Wallis-ова ANOVA,  $H_{3,328} = 72,06$ ,  $p < 0,001$ ), са најкраћим временом у Коњском, а најдужим на Голем Граду и у Пчињи (табела 4.6.). Време латенције (ВЛ) се није разликовало међу локалитетима.

Популације (локалитети) се разликују како у успешности превртања, тако и у појединачним елементима овог понашања (времену реакције и времену активности). Очекивано је било да корњаче са неравног станишта буду успешније у превртању од оних са равних станишта. Уместо тога, корњаче из Коњског

(равно станиште) су биле успешније у превртању (УП ~80%) него оне са Голем Града (неравно станиште: УП ~ 70%). Претпоставља се, дакле, да неки други фактори морају бити кључни за успешност превртања. Полови су се разликовали у успешности превртања на два локалитета (мужјаци су били успешнији у Пчињи и Коњском), али не и на друга два локалитета (Голем Град и Трстеник). Међутим, јасна корелација између успешности превртања и типа станишта није нађена у овом сету података. Међупопулационе разлике које су забележене могу бити резултат различитих срединских (нпр. бројност предатора, вегетација) и популационих фактора (нпр. однос полова, густина популације).

### **4.3. Утицај величине тела и облика карапакса на успешност превртања**

Резултати овог експеримента су у припреми за публикавање:

Golubović, A., Tomović, L., Ivanović, A. The problem of being large – righting ability decrease with size in Hermann’s tortoises.

#### **4.3.1. Теоријска поставка теста**

Иако се очекује да облик карапакса има утицаја на стабилност корњача када се нађу преврнуте на леђа, а самим тим и на успешност превртања (Domokos и Varkonyi 2008), то до сада није емпиријски тестирано на живим јединкама. У ранијим студијама, појединачне мере карапакса, конкретно, висина оклопа (Bonnet и сар. 2001, Golubović и сар. 2013б) и дужина коштаних мостова (Bonnet и сар. 2001, Zuffi и Plaitano 2007, Golubović и сар. 2013б) су препознате као значајне за способност превртања.

Ово је прво истраживање које користи методу геометријске морфометрије за истраживање значаја величине и облика карапакса за превртање корњача. За разлику од класичне морфометрије, овај метод дозвољава засебно анализирање величине и облика, при чему нуди низ статистичких тестова за испитивање њиховог међусобног коварирања, као и коварирања са другим варијаблама (Rohlf 1998). У овом делу истраживања испитивано је: 1) како величина карапакса утиче на способност превртања корњача и 2) да ли облик карапакса утиче на ефикасност превртања?

#### **4.3.2. Материјал и методе анализе утицаја морфологије карапакса на превртање**

##### **4.3.2.1. Величина узорка**

Анализирано је 159 шумских корњача (67 женки и 92 мужјака). Овај узорак представља део узорка од укупно 452 тестиране корњаче (216 женки и 236 мужјака) које су током теста превртања окарактерисане као високо активне. У анализе су укључене јединке са пет различитих локалитета: из Македоније: Коњско (9 ♀, 13 ♂) и острво Голем Град (10 ♀, 19 ♂); Црне Горе: Даниловград (18 ♀, 19 ♂) и полуострво Врањина (19 ♀, 25 ♂); и из Србије: долина реке Пчиње (11 ♀, 16 ♂), чиме је покривена потенцијална варијабилност у понашању и екологији. Анализиране су само адултне јединке: женке веће од 15 цм равне дужине карапакса (SCL) и мужјаци већи од 13 цм сматрани су адултима (Hailey 2000). Тест је рађен у сенци, да не би дошло до прегревања јединки.

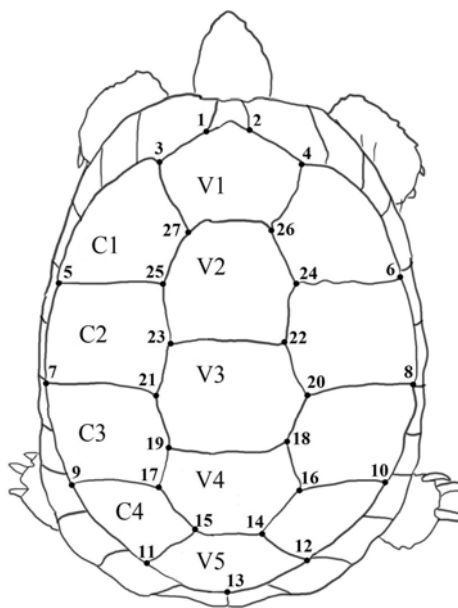
##### **4.3.2.2. Тест понашања**

Корњаче су тестиране директно на терену, тако што су окренуте на леђа на најближој заравњеној површини. После неког времена од почетка теста, већина корњача је почела да се покреће, покушавајући да се окрене у усправан положај. Тест је трајао до момента усправљања корњаче, или до навршених осам минута од почетка теста (за корњаче које нису успеле да се усправе). Током теста је мерено: време реакције (ВР: време од почетка теста до првог покрета); време латенције (ВЛ: време од првог покрета до првог брзог покретања ногу, главе или репа у циљу превртања; видети Delmas и сар. 2007); и укупно време трајање теста (ВУ). Из ових временских сегмената је израчунато време активности (ВА=ВУ-(ВР+ВЛ)), које представља време протекло од првог брзог покретања ногу, главе или репа до краја теста. Ниво активности је процењиван током времена активности, тако што су корњаче које су активно покушавале да се усправе током

више од 70% времена сматране високо активним. Само ове високо активне јединке (њих 159) узете су у обзир за даље анализе.

#### 4.3.2.3.       Анализирани морфолошки карактери

Након теста су мерени морфолошки параметри: равна дужина карапакса (SCL) и висина оклопа (SH). Јединке су потом постављане на хоризонтално постављену таблу и карапакс је фотографисан FujiFilm FinePix S9500 дигиталним фотоапаратом. Фотографисање је вршено слободном руком, са карапаксом постављеним у центар оптичког поља, и скалом постављеном поред јединке. За дигитизацију 27 дводимензионалних специфичних тачака (енг. landmarks) коришћен је TrpDig програм (Rohlf 2005). За описивање облика карапакса одабрано је 13 билатерално симетричних специфичних тачака и једна медијална (слика 4.5). Наведена конфигурација тачака је коришћена у ранијим истраживањима величине и облика карапакса шумских корњача (нпр. Sacchi и сар. 2007).



**Слика 4.5.** Позиције 27 тачака коришћених у анализама. Рожне плоче окарактерисане тачкама обележене су скраћеницама V1–V5 (вертебралне плоче – *vertebrals*, нумерисане од главе ка репу) и C1–C4 (косталне плоче – *costals*, нумерисане од главе ка репу).

#### 4.3.2.4. Статистичке анализе

За процену величине карапакса, а тиме имплицитно и саме јединке, коришћена је величина центроида (*centroid size* – CS). Величина центроида је квадратни корен суме квадрата дистанци специфичних тачака од центроида дате конфигурације (Zelditch и сар. 2012). Величина центроида је рачуната у односу на скалу постављену поред сваке јединке, коришћењем CoordGen6, IMP series (Sheets 2003). Генерализована Прокрустова анализа (Generalized Procrustes Analysis – GPA) је примењена да би се елиминисале све разлике у позицији, величини и оријентацији (Rohlf и Slice 1990, Bookstein 1996, Dryden и Mardia 1998) конфигурација које описују облик карапакса и да би се задржала само информација о облику. У анализама, као варијабле облика коришћене су средње вредности оригиналних и пресликаних конфигурација сваке јединке, односно, тзв. симетрична компонента варијабилности облика (Klingenberg и сар. 2002). Симетричне компоненте варијабле израчунате су у програму MorphoJ (Klingenberg 2011).

#### Анализе варирања величине и облика карапакса

Анализом варијансе (ANOVA) тестиран је ефекат пола на величину центроида (CS) и релативну висину карапакса (SHres). Резидуалне вредности висине оклопа (SHres) су добијене регресијом висине оклопа (SH) на величину центроида (CS). Да би се редуковала димензионалност облика, примењена је анализа главних компоненти (Principal Component Analysis – PCA) на матрицама коваријанси на основу симетричних компоненти. PC скорови првих 12 главних компоненти, који описују 95,4% укупне варијабилности облика, су коришћени као варијабле облика у мултиваријантним анализама коваријанси (MANCOVA). MANCOVA је коришћена за анализирање ефекта пола на варирање облика, при чему је коришћена величина центроида (CS) као коваријабла. Стандардне статистичке анализе (ANOVA, MANCOVA) су рађене у програмском пакету SAS (SAS Institute Inc., Cary, NC, version 9.1.3) коришћењем ANOVA и PROC GLM процедура.

Повезаност величине и облика је анализирана мултиваријантном регресијом варијабли облика (симетричне компоненте) на величину (CS) и релативну висину оклопа (SHres). Статистичка значајност регресије је процењена непараметарском статистиком базираном на 10.000 циклуса рандомизације. Статистичка значајност регресије и визуелизација алометријских промена облика су добијене употребом програмског пакета MorphoJ (Klingenberg 2011).

### **Утицај величине карапакса на одлике превртања**

За анализирање повезаности између величине карапакса, његовог облика и способности превртања, урађена је регресија величине центроида (CS), релативне висине карапакса (SHres) (варијабли величине), и симетричних компоненти облика (варијабли облика), на параметре превртања (време активности и број покушаја превртања). Статистичке значајности регресије су процењене непараметарском статистиком, уз употребу 10.000 пермутација у програмском пакету MorphoJ (Klingenberg 2011).

Успешност превртања је кодирана: УП – да ли је корњача успела да се преврне (1) или не (0). Мултиваријантном регресијом је анализирана повезаност варијабли облика на успешност превртања. Ове анализе су извођене на обједињеном узорку (независно од пола).

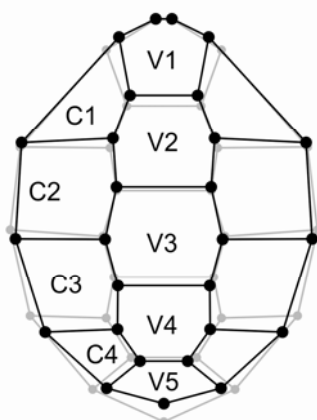
#### ***4.3.3. Резултати и дискусија анализе утицаја морфологије карапакса на превртање***

##### **4.3.3.1. Варирање величине и облика карапакса**

Женке и мужјаци се значајно разликују у укупној величини карапакса (ANOVA, CS као зависна варијабла, пол као фактор,  $df_{1,156}$ ,  $SS = 516,313$ ,  $F = 31,55$ ,  $P < 0,0001$ ) и у релативној висини оклопа (ANOVA, SHres као зависна варијабла, пол као фактор,  $df_{1,156}$ ,  $SS = 290,81$ ,  $F = 4,71$ ,  $p = 0,031$ ), при чему су женке крупније и имају већу релативну висину оклопа него мужјаци. Облик оклопа се статистички значајно разликовао између полова када је величина центроида (CS) узета као

коваријабла – резултати MANCOVA теста, са величином центроида (CS) као коваријаблом: Wilks' Lambda = 0,565,  $F = 9,16$ ,  $df_{1,2} = 12,143$ ,  $p < 0,0001$ ; за пол као фактор: Wilks' Lambda = 0,864,  $F = 1,87$ ,  $df_{1,2} = 12,143$ ,  $p = 0,042$ ; за интеракцију CS  $\times$  пол: Wilks' Lambda = 0,886,  $F = 1,53$ ,  $df_{1,2} = 12,143$ ,  $p = 0,118$ . Када је SHres коришћен као коваријабла добијени су следећи резултати – MANCOVA, за SHres: Wilks' Lambda = 0,876,  $F = 1,68$ ,  $df_{1,2} = 12,143$ ,  $p = 0,076$ ; за пол као фактор : Wilks' Lambda = 0,190,  $F = 50,84$ ,  $df_{1,2} = 12,143$ ,  $p < 0,0001$ ; за интеракције SHres  $\times$  пол (Wilks' Lambda = 0,919,  $F = 1,04$ ,  $df_{1,2} = 12,143$ ,  $p = 0,413$ ). Непостојање статистичке значајности интеракција између пола и величине (CS и SHres) указује на сличне алометријске промене облика централног дела карапакса код оба пола.

Како женке и мужјаци имају сличне алометријске криве, мултиваријантна регресија варијабли облика на величину центроида (CS) је рађена на целокупном узорку (све јединке оба пола). Регресија варијабле облика је показала да је 16,90% промена облика карапакса унутар анализираниог узорка повезано са променом његове величине. Промене облика које су повезане са променом величине су представљене на слици 4.6. Ове промене су асоциране са повећањем и издизањем централног дела карапакса (описано плочама V2 и V3) код крупнијих јединки. Осим тога, задњи делови (V4, V5, C4) и предњи део (V1) карапакса изгледају релативно мањи (краћи и ужи) код крупнијих јединки. Бочни делови карапакса (C1, C2, C3) су се најмање мењали са повећањем оклопа, при чему изгледају као да се донекле шире код већих корњача.



**Слика 4.6.** Алометријске промене облика карапакса. Сива линија – облик јединки са најмањом величином центроида (CS). Црна линија – облик јединки са већом величином центроида (CS).



### 4.3.3.2. Утицај величине оклопа на параметре превртања

Пошто се женке и мужјаци знатно разликују у укупној величини оклопа и релативној висини оклопа, утицај величине и облика карапакса на успешност превртања је анализиран засебно за сваки пол. Нађена је значајна веза између величине карапакса и особина превртања (табела 4.8.). На основу регресије величине центроида (CS) и релативне висине оклопа (SHres) на време активности и број покушаја корњача да се усправе, види се да су крупније јединке (већи CS) имале више покушаја и да им је требало више времена да се преврну него ситнијим јединкама. Ова веза је очигледнија на узорку мужјака него на узорку женки. Није нађена статистичка значајност утицаја релативне висине оклопа (SHres) на анализирани особине превртања (табела 4.8.).

**Табела 4.8.** Регресија величине центроида (CS) и висине оклопа (SH) на време активности и број покушаја усправљања (М – мужјаци; Ж – женке; рег. – коефицијент регресије; вар. – објашњена варијабилност). Статистички значајне *p* вредности након Бонферонијеве корекције су подебљане.

		време активности			број покушаја усправљања		
		рег.	вар.	P	рег.	вар.	p
М	CS	0,012	16,85%	<b>0,0001</b>	0,198	9,37%	<b>0,0025</b>
	SHres	0,004	1,268%	0,2933	-0,028	0,15%	0,7241
Ж	CS	0,010	10,97%	<b>0,0057</b>	0,177	13,03%	<b>0,0024</b>
	SHres	-0,004	2,27%	0,2187	-0,096	3,97%	0,1105

Резултати регресије величине центроида (CS) и висине оклопа (SH) на време активности и број покушаја усправљања јасно указују на постојање узајамног ограничавања (*trade-off*) између величине, пратећих промена облика и способности превртања шумских корњача. Смањење успешности превртања са повећањем величине тела је примећено код оба пола. Код женки је очекивано узајамно ограничавање (*trade-off*) између величине карапакса и успешности превртања, и вероватно је резултат дејства селекционог притиска на фекундитет, када се фаворизују веће телесне димензије (Bonnet и сар. 2001, Willemsen и Hailey

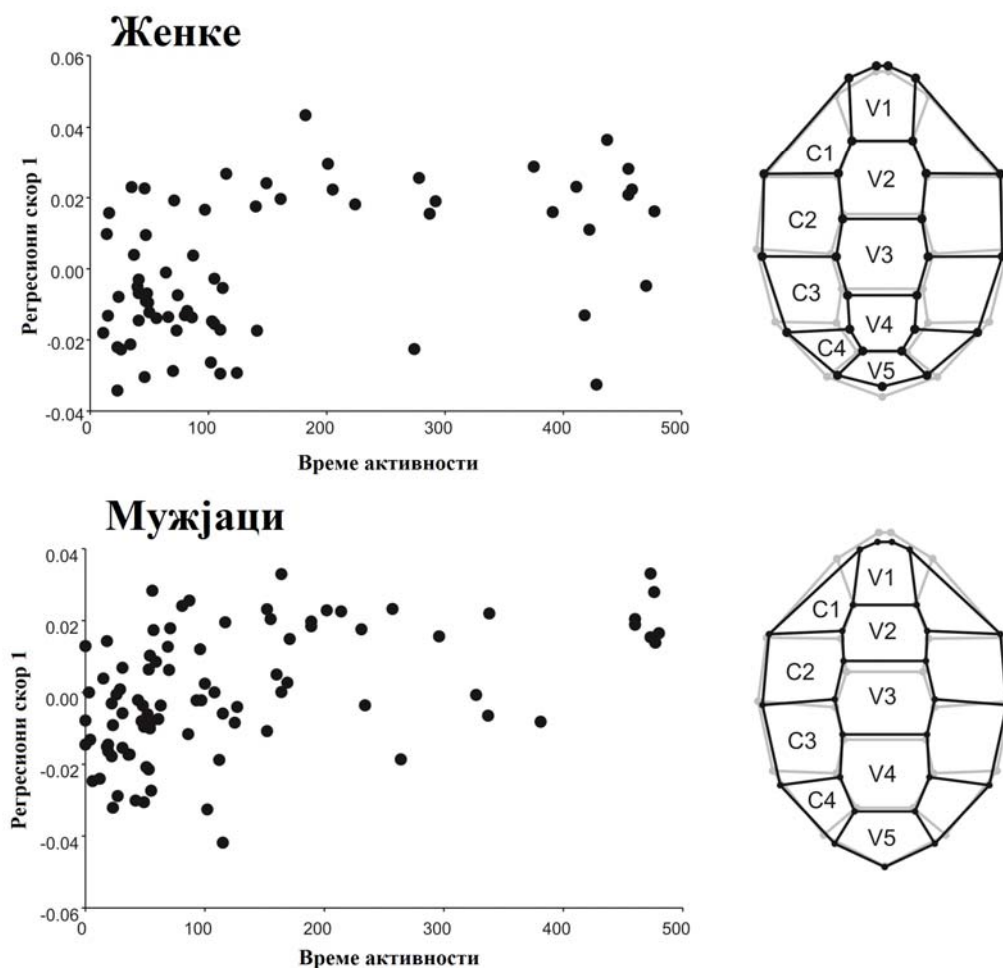
2003, Golubović и сар. 2013б) насупрот агилности. Мужјци су агилнији пол и вероватно се чешће налазе преврнути на леђа (Bonnet и сар. 2001, Golubović и сар. 2013б). Мање телесне димензије мужјака би могле бити фаворизоване за већу покретљивост, што им омогућава да успешније пронађу женке и повећају вероватноћу парења (Berry и Shine 1980, Bonnet и сар. 2001, Willemsen и Hailey 2003). Ово истраживање указује на могућност да су мањи мужјаци фаворизовани и у смислу успешнијег превртања. Са друге стране, мужјаци већих телесних димензија би могли бити фаворизовани под утицајем избора женки (Moskovits 1988, Niblick и сар. 1994) или због успешнијег заустављања женки током парења (Auffenberg 1964). За сада су ови ефекти описани само код других врста корњача, мада „насилно“ удварање и парење шумских корњача (Hailey 1990) би могли фаворизовати повећање телесних димензија мужјака у одговарајућим условима средине (Darwin 1874, Ghiselin 1974), на рачун смањења агилности које величина тела узрокује.

#### **4.3.3.3. Утицај облика на одлике превртања**

Резултати мултиваријантне регресије су показали да код оба пола постоји статистички значајана повезаност између времена потребног да се јединка окрене и облика карапакса (табела 4.9.). Промене облика које су повезане са повећањем времена потребног за превртање имају сличне трендове код оба пола (слика 4.7.). Ове промене облика се поклапају са претходно описаним алометријским променама облика (слика 4.7.). Осим тога, смањење (сужавање и скраћивање) задњих делова оклопа је приметније код женки него код мужјака, док се код мужјака централна плоча (V3) „помера“ ка предњем делу тела.

**Табела 4.9.** Повезаност између облика карапакса и превртања. Мултиваријантна регресија варијабле облика (симетрична компонента) на превртање (време активности и број покушаја усправљања). Статистички значајне  $p$  вредности након Бонферонијеве корекције су подебљане.

симетрична комп.	Време активности		Број покушаја	
	варијабилност	$P$	варијабилност	$p$
мужјаци	4,10%	<b>0,0009</b>	1,48%	0,2108
женке	4,87%	<b>0,0084</b>	3,43%	<b>0,0401</b>



**Слика 4.7.** Промене облика у вези са продужењем времена активности код мужјака и женки. Промене облика су увеличане три пута.

Повећање величине тела адултних шумских корњача праћено је сличним променама облика централног дела карапакса (вертебралних и косталних плоча) код мужјака и женки. Код крупнијих јединки, централни део карапакса се издиже, док се његови предњи и задњи крајеви наизглед смањују, што указује на испупчивање карапакса (слика 4.7.). Конвексан карапакс крупнијих јединки, што се поклапа са алометријским променама облика (слика 4.6.), би могао имати адаптивни значај, омогућујући великим и тешким корњачама да лакше изађу из равнотеже и почну да се нагињу ка боковима када се нађу преврнуте на леђа, чиме се делимично олакшава усправљање. Иако описани експериментални дизајн не дозвољава анализирање брзине губитка равнотеже током превртања, математички модел (Domokos и Varkonyi 2008) иде у прилог овој хипотези. Са друге стране, упркос претходним налазима да је висина оклопа позитивно корелисана са успешношћу превртања (Bonnet и сар. 2001, Golubović и сар. 2013б), ово истраживање није то показало. Резултати овог сета података указују на то да релативна висина оклопа сама по себи није директно корелисана са брзином превртања, те да би мултиваријантни приступ при мерењу величине и облика јединки можда дао јаснију слику „геометрије превртања“ корњача.

#### 4.4. Тест ослобађања од вегетације

Резултати овог експеримента су објављени у:

Golubović, A., Andjelković, M., Arsovski, D., Vujović, A., Iković, V., Djordjević, S. & Tomović, L. Skills or strength – how tortoises cope with dense vegetation? *Acta Ethologica*, DOI 10.1007/s10211-013-0171-3

##### 4.4.1. Теоријска поставка експеримента

Опште је прихваћена чињеница да особености (микро-)станишта (конфигурација и мозаичност терена, вегетација и др.) имају значајан утицај на дистрибуцију, еколошке потребе (у смислу количине и квалитета присутне хране, скровишта, места погодних за терморегулацију, репродукцију и хибернацију) и репродуктивне потребе ектотермних животиња као што су корњаче (нпр. Filippi и сар. 2010, Del Vecchio и сар. 2011). Густа вегетација пружа извесне предности ситним животињама које се споро крећу (Castro и сар. 2004, Lagarde и сар. 2012), али им намеће и одређена ограничења када је кретање у питању. Копнене корњаче обично настањују комплексна, мозаична станишта (Longepierre и сар. 2001, Rozyłowicz и Popescu 2012). Растојања која прелазе, током дана или сезоне, зависе од конфигурације и комплексности станишта, као и од типа активности у току сезоне (Mazzotti и сар. 2002, Rugiero и Luiselli 2006). Осим тога, копнене корњаче користе велике површине разноликих, често и неподесних, терена приликом кретања између одговарајућих делова станишта на којима нпр. постоје одговарајућа вегетација, скровишта и места за сунчање (Cheylan 1981, Mazzotti и сар. 2002, Luiselli и сар. 2009, Del Vecchio и сар. 2011).

Током дневних и сезонских кретања, копнене корњаче наилазе на разноврсне препреке. Када се нађу пред непрелазном препреком, корњаче или покушавају да нађу заобилазни пут, или су привремено спречене да наставе у жељеном правцу (нпр. Golubović и сар. 2013а). Са друге стране, корњаче се током

свакодневног кретања кроз станиште готово неизбежно крећу кроз густу вегетацију (Loy и Cianfrani 2009), која представља још једну могућу тешкоћу.

Примећено је да широки и високо испупчени оклопи, какве имају јединке врста *Testudo hermanni* и *T. graeca*, понекад компликују кретање кроз густо жбуње, остављајући животиње заглављене у вегетацији (Willemsen и Hailey 2003). Слободни део пластрона, који штрчи испред остатка оклопа, може лако да „закачи“ корњачу за гране шибља или је упетља у дугу траву, пузавице и сл., док трновите гране заглављене између оклопа и меких делова тела (врата или предњих ногу) могу чак и да повреду животињу. Ово би могло бити посебно изражено у медитеранским типовима станишта, са преовладавајућом трновитом, еластичном и жилавом вегетацијом (Pausas и сар. 2008).

Корњаче заглављене у вегетацији не могу да избегну субоптималне услове средине као што су прегревање, дехидратација или напад предатора (нпр. Meek 1984, Corti и Zuffi 2003). Такође, у случају елементарне непогоде каква је нпр. пожар, корњаче остају заробљене у шибљу и страдају (Stubbs 1981, Popgeorgiev 2008). Према томе, корњаче морају да науче да се носе са препрекама у суровим условима станишта у којима живе. Са друге стране, за корњаче из станишта са доминантно зељастом вегетацијом се не очекује да се лако ослободе из густе вегетације, у каквој се могу наћи. Оваква разматрања довела су до питања: 1) да ли разлике у вегетационом склопу донекле обликују понашање корњача на различитим стаништима и 2) да ли се поменуто понашање разликује између полова?

#### **4.4.2. Материјал и методе теста ослобађања од вегетације**

##### **4.4.2.1. Истраживано подручје**

У експерименту „ослобађања од вегетације“, током 2012. године, тестиране су животиње из шест популација централног дела Балканског полуострва (из Србије, Црне Горе и Македоније). Пет узорака су чиниле животиње из природних популација, док је шеста група корњача са фарме. Између шест обрађених локалитета постоје изражене разлике у вегетацији, али и у учесталости пожара (табела 4.10.).

**Табела 4.10.** Типична вегетација (према: Em 1965, Vešić 1978), учесталост пожара и проценат корњача које су успеле да се ослободе (%) у експерименту на анализираним локалитетима.

Локалитет	Вегетација	Учесталост пожара	%
<b>Врањина</b>	медитеранска макија са бодљикавим жбуњем	преко 5 пута годишње	57,0
<b>Даниловград</b>	медитеранска макија са бодљикавим жбуњем	преко 10 пута годишње	65,4
<b>Пчиња</b>	субмедитеранска храстова шума са ретким бодљикавим жбуњем	једном годишње, у неким деловима станишта	62,3
<b>Коњско</b>	храстова шума са ливадама, без „жилаве“ вегетације	антропогени – контролисани пожари	25,6
<b>Голем Град</b>	четинарска шума са зељастим врстама током пролећа	готово никад	19,7
<b>фарма</b>	ниска трава присутна само у пролеће	никад	23,7

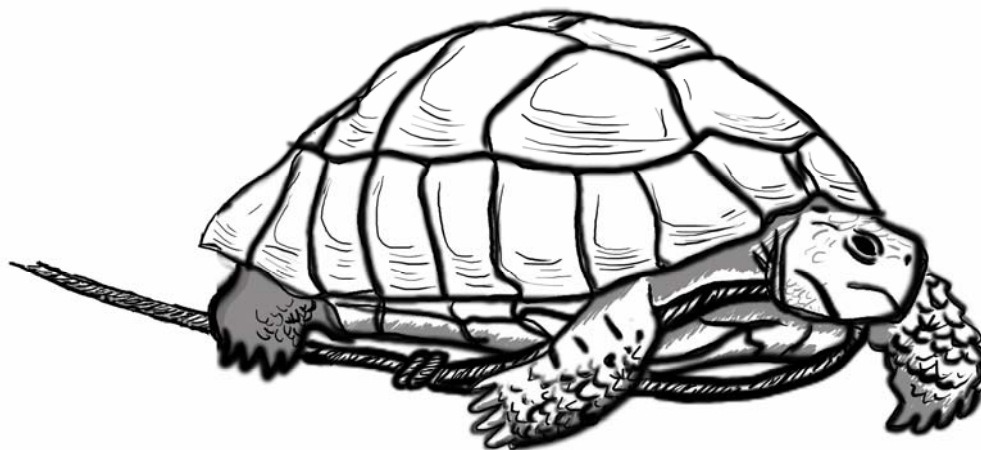
#### 4.4.2.2. Експериментална процедура

У наведеном експерименту су, у природном окружењу, тестиране 452 одрасле јединке, и то 216 женки и 236 мужјака. Две морфолошке мере су бележене за сваку животињу: равна дужина карапакса (SCL) и маса тела (BM) (како је описано у Djordjević и сар. 2011). Женке дуже од 15 цм (SCL) и мужјаци дужи од 13 цм су сматрани адултима (Hailey 2000).

#### 4.4.2.3. Тест понашања

У експерименту је коришћено нерастегљиво уже са омчом на једном крају, које је повезано са дигиталним динамометром (force gauge Lutron FG – 20KG) причвршћеним за тло. Уже је пречника око 0,5 цм, 50 цм дуго, са додатних 15 цм колико је дуга омча, довољно широка да се корњаче са лакоћом ослободе. Ово уже представља имитацију вегетације (савитљиву грану или дугу влат траве) која се може закачити за део оклопа који штрчи. Омча је стављана око истуреног, слободног предњег дела пластрона (испод врата и предњих ногу), а чвор омче је постављан испод тела тестираних животиња (слика 4.8.).

Овако постављено уже је омогућавало да се вучна сила пренесе на аксиларне и пекторалне плоче оклопа, без великог притиска на мека ткива. Ниједна корњача није била повређена током експеримента. Током теста су мерене највише вредности вучне силе (у њутнима) као индикатор мишићне снаге. Свака промена правца кретања корњаче која је покушавала да се ослободи омче (на лево, десно или уназад) је бележена као „број покушаја ослобађања“. Покрети уназад су засебно бележени, јер су се показали као најефикаснији метод ослобађања из дате ситуације. Укупан број промена правца кретања подељен је са бројем покрета уназад и добијени индекс (индекс кретања у „рикверц“ – ИР) коришћен је за одређене статистичке анализе.



Слика 4.8. Илустрација експерименталне поставке.



Тестови су трајали најдуже 3 минута од првог покрета корњаче (у случају да се животиња не ослободи), или до тренутка када се ослободи. Све јединке су измерене и тестиране у природном станишту, а потом ослобођене на месту где су биле ухваћене.

#### **4.4.2.4.           Статистичке анализе**

За поређење броја корњача које су се ослободиле и оних које нису, коришћен је генерализовани линеарни модел (Generalized Linear Model – GLM) са биномним кодирањем (0/1). Разлике у успеху ослобађања између полова и између локалитета су анализирани  $\chi^2$  тестовима.

Утицај особина понашања и морфологије на време потребно за ослобађање, проверен је регресијом са временом ослобађања као зависном варијаблом (за корњаче које нису успеле да се ослободе стављено је максимално време трајања теста – 180 секунди), полом и локалитетом као независним факторима и бројем промена правца кретања, индексом кретања уназад (ИР) и мишићном снагом као предиктор-независним варијаблама.

Анализа варијансе (ANOVA тестови) са полом и локалитетом као факторима коришћена је за анализирање разлика у мишићној снази, броју промена правца кретања, индекса кретања уназад (ИР) и времену ослобађања. Како добијени подаци нису имали нормалну расподелу, логаритмовани су и такви анализирани даље (осим индекса кретања уназад (ИР), пошто ови подаци представљају већ трансформисане вредности).

#### **4.4.3.   *Резултати и дискусија теста ослобађања од вегетације***

Опажања са терена указују на постојање две технике ослобађања корњача када се нађу „заглављене“ у густој вегетацији. Прва подразумева често мењање правца кретања, уз примену минималне вучне силе (тј. мишићне снаге), док се препрека (грана или стабљика) не уклони са пута. Друга стратегија се одликује максималном вучном силом, у циљу кретања препреке и пробијања кроз „баријеру“ (табела 4.11.). Нееластичним ужетом су симулиране стабљике отпорне

на кидање (као што су *Rubus* spp., *Asparagus* spp., *Clematis* spp.), које су карактеристичне за медитеранске типове станишта (Bešić 1978). Према томе, очекивано је да најефикаснија техника ослобађања из експерименталне поставке буде забележена код корњача из Даниловграда и са Врађине, а „најнеефикасније“ понашање при покушају ослобађања код корњача из заточеништва.

#### 4.4.3.1. Утицај карактеристика станишта на ослобађање

Резултати генерализованог линеарног модела (GLM) — Wald Stat.=65,89,  $df=5$ ,  $p<0,001$ , указују да су корњаче из станишта са претежно зељастом вегетацијом (Коњско, Голем Град и фарма) процентуално ређе успевале да се ослободе него корњаче из станишта са карактеристичним трновитим жбуновима (Врађина, Даниловград и Пчиња). Корњаче које су се ослободиле су имале другачије понашање него оне које нису успеле да се ослободе. Обе групе су имале сличан број промена правца кретања ( $F=0,03$ ,  $df=1$ ,  $p=0,855$ ), али јединке које су успеле да се ослободе су имале веће вредности индекса кретања уназад ( $F=282,42$ ,  $df=1$ ,  $p<0,001$ ) и мање вредности мишићне снаге ( $F=26,86$ ,  $df=1$ ,  $p<0,001$ ) од оних јединки које нису успеле да се ослободе (табела 4.12.).

Баш како је и очекивано, више од половине корњача из станишта са жбунастим приземним растињем јесте успело да се ослободи, док је већина корњача из станишта са зељастом вегетацијом остала „заробљена“ експерименталном апаратуром (табела 4.13.). Ефикасна техника ослобађања је била она са мањом употребом вучне силе и већим индексом кретања уназад, насупротив упорном снажном вучењу у једну страну.

Корњаче које живе у заточеништву су показале изненађујућу пластичност у прелажењу из једне у другу описану тактику ослобађања. Међутим, пластичност не мора увек представљати предност, јер се показало да и строго једнолично понашање може бити адаптивно у неким случајевима (Niemela и сар. 2013). Понашање корњача приликом ослобађања из експерименталне ситуације може бити фаворизовано у одређеном смеру (снажног вучења препреке у једном правцу или честог мењања правца вучења) омогућујући повећање адаптивне вредности у станишту зависно од одлика вегетације. На тај начин би природна селекција могла

да делује против неадаптивних видова понашања. Према томе, видови понашања уочени на фарми могли би да укажу на недостатак искуства у суочавању са вегетацијским препрекама у „вештачкој“ средини у којој корњаче живе.

**Табела 4.11.** Средње вредности  $\pm$  стандардна девијација мишићне снаге (МС), равне дужине карапакса (SCL) и величине узорка (N) по полу (М – мужјаци, Ж – женке) за сваки узорак.

	МС – М	SCL – М	N	МС – Ж	SCL – Ж	N
<b>Врањина</b>	7,5 $\pm$ 0,63	134,3 $\pm$ 1,63	39	9,9 $\pm$ 0,79	145,3 $\pm$ 2,26	40
<b>Даниловград</b>	10,3 $\pm$ 0,60	145,4 $\pm$ 1,57	42	17,4 $\pm$ 0,80	171,1 $\pm$ 2,29	39
<b>Пчиња</b>	16,2 $\pm$ 0,63	176,4 $\pm$ 1,68	39	21,97 $\pm$ 0,91	196,2 $\pm$ 2,71	30
<b>Коњско</b>	14,2 $\pm$ 0,66	174,6 $\pm$ 1,61	35	21,1 $\pm$ 0,79	193,1 $\pm$ 2,21	40
<b>Голем Град</b>	15,4 $\pm$ 0,65	176,6 $\pm$ 1,70	36	17,6 $\pm$ 1,00	173,1 $\pm$ 2,86	25
<b>Фарма</b>	19,9 $\pm$ 0,62	190,5 $\pm$ 1,61	40	24,8 $\pm$ 0,79	211,0 $\pm$ 2,26	40

#### 4.4.3.2. Утицај параметара понашања на ослобађање

Резултати регресионе анализе показали су да морфолошке особине и понашање имају значајан утицај на количину времена потребног за ослобађање (статистички значајно међу локалитетима, али не и између полова – табела 4.12.). Пошто би ове разлике могле да ометају адекватно анализирање варијабилности понашања између локалитета или полова, засебно су анализирани корњаче које су се ослободиле и оне које нису.

**Табела 4.12.** Регресионе анализе са временом ослобађања као зависном варијаблом, полом и локалитетом као факторима, и бројем промена правца кретања, индексом кретања уназад и мишићном снагом као независним варијаблама.

Ефекат	df	F	p
мишићна снага	1, 444	12,61	0,000
број промена правца кретања	1, 444	136,48	0,000
индекс кретања у назад	1, 444	225,22	0,000
пол	1, 444	0,11	0,742
локалитет	5, 444	9,25	0,000
пол x локалитет	5, 444	0,49	0,783

**Табела 4.13.** Средње вредности  $\pm$  стандардне девијације укупног броја промена правца кретања (сума), индекса кретања уназад (ИР), времена протеклог до ослобађања (време), величине узорака (N) и резултати  $\chi^2$  тестова између ослобођених и неослобођених корњача из свих узорака.

	Врањина	Даниловград	Пчиња	Коњско	Голем Град	Фарма
<b>ослобођене корњаче</b>						
сума	6,6 $\pm$ 0,66	7,4 $\pm$ 0,60	7,8 $\pm$ 0,67	8,5 $\pm$ 0,98	7,9 $\pm$ 1,27	7,7 $\pm$ 1,01
ИР	0,3 $\pm$ 0,03	0,3 $\pm$ 0,02	0,5 $\pm$ 0,03	0,3 $\pm$ 0,04	0,3 $\pm$ 0,05	0,4 $\pm$ 0,04
време	86,8 $\pm$ 6,99	89,5 $\pm$ 6,44	88,4 $\pm$ 7,15	115,9 $\pm$ 10,49	108,3 $\pm$ 13,54	124,8 $\pm$ 10,76
N	45	53	43	20	12	19
<b>неослобођене корњаче</b>						
сума	8,4 $\pm$ 0,74	10,4 $\pm$ 0,82	9,8 $\pm$ 0,85	4,9 $\pm$ 0,55	6,9 $\pm$ 0,62	7,3 $\pm$ 0,55
ИР	0,1 $\pm$ 0,03	0,1 $\pm$ 0,03	0,2 $\pm$ 0,03	0,1 $\pm$ 0,02	0,1 $\pm$ 0,02	0,1 $\pm$ 0,02
N	34	28	26	58	49	61
<b>Разлике</b>						
$\chi^2$	0,92	4,27	2,38	11,51	11,76	11,84
p	0,339	<b>0,039</b>	0,123	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>

Међу корњачама које су успеле да се ослободе експерименталног ужета, укупан број промена правца је био сличан у свим популацијама (F=0,70, df=5, p=0,625). Међутим, између популација из станишта са различитим доминантним типовима вегетације (зељаства наспрам субмедитеранске) разликовале су се вредности индекса кретања уназад (F=3,36, df=5, p=0,004) и мишићне снаге (F

=35,13, df =5, p <0,001). Време ослобађања је било значајно краће код животиња из станишта са медитеранским и субмедитеранским типовима вегетације (Врањина, Даниловград, Пчиња) него код оних из станишта са зељастом вегетацијом (Голем Град, Коњско, фарма) (F=3,78, df=5, p=0,006; табела 4.13., слика 4.9.). Резултати *Post-hoc* тестова (на узорку животиња које су успеле да се ослободе) поређења популација са два описана типа станишта (субмедитеранског наспрам зељастог) за све анализирани одлике понашања и морфологије приказани су у табелама 4.14. и 4.15..

**Табела 4.14.** *Post-hoc* тестови за анализирање разлика између популација, на узорку корњача које су успеле да се ослободе, логаритмованих вредности мишићне снаге (горњи десни део табеле) и времена ослобађања (доњи леви део табеле). Статистички значајне *p* вредности су подебљане.

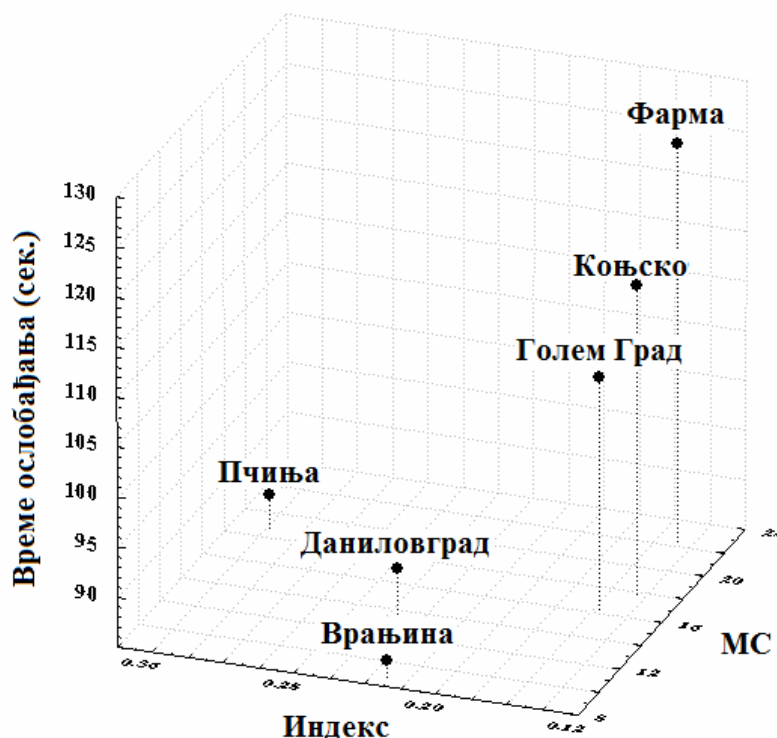
Локалитет	Врањина	Даниловград	Пчиња	Коњско	Голем Град	Фарма
Врањина		<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Даниловград	0,860		<b>0,000</b>	0,095	0,679	<b>0,000</b>
Пчиња	0,882	0,742		<b>0,003</b>	<b>0,001</b>	0,239
Коњско	<b>0,018</b>	<b>0,022</b>	<b>0,014</b>		0,400	<b>0,001</b>
Голем Град	0,138	0,162	0,116	0,668		<b>0,000</b>
Фарма	<b>0,004</b>	<b>0,005</b>	<b>0,003</b>	0,647	0,411	

**Табела 4.15.** *Post-hoc* тестови за анализирање разлика између популација, на узорку корњача које су успеле да се ослободе, у броју промена правца кретања (горњи десни део табеле) и индексу кретања уназад (доњи леви део табеле) (логаритмоване вредности). Статистички значајне *p* вредности су подебљане.

Локалитет	Врањина	Даниловград	Пчиња	Коњско	Голем Град	Фарма
Врањина		0,328	0,330	0,060	0,185	0,073
Даниловград	0,630		0,963	0,239	0,466	0,271
Пчиња	<b>0,002</b>	<b>0,000</b>		0,268	0,494	0,301
Коњско	0,637	0,911	<b>0,003</b>		0,834	0,963
Голем Град	0,979	0,740	<b>0,043</b>	0,711		0,867
Фарма	0,744	0,485	<b>0,035</b>	0,500	0,827	

Међу животињама које нису успеле да се ослободе, нађене су високо значајне разлике између популација у укупном броју промена правца ( $F=8,88$ ,  $df=5$ ,  $p=0,000$ ) и мишићној снази ( $F=44,53$ ,  $df=5$ ,  $p<0,001$ ), али не и у вредностима индекса кретања уназад ( $F=1,87$ ,  $df=5$ ,  $p=0,100$  – табела 4.13.).

Број промена правца кретања и индекса кретања уназад били су слични код животиња које су успеле да се ослободе са свих локалитета, док се време потребно за ослобађање мењало. Корњачама из станишта са зељастом вегетацијом је требало више времена да се ослободе, у односу на оне које живе у стаништима са жбунастом (медитеранском и субмедитеранском) вегетацијом. Најдужи период ослобађања је забележен код корњача са фарме, као што је и очекивано. Узевши у обзир неослобођене животиње, само се укупан број промена правца кретања разликовао међу локалитетима, са најмањим бројем код корњача из Коњског и са острва Голем Град. Мали број промена правца кретања указује да је коришћење методе вучења у једном смеру чешће заступљено код корњача са ових локалитета (слика 4.9.).



Слика 4.9. Средње вредности индекса кретања уназад, времена ослобађања и мишићне снаге (МС) на анализираним локалитетима.

Највише вредности мишићне снаге су достигане док су корњаче вукле уже у једном, стално истом правцу. Након неког времена, већина корњача би прешла са тактике вучења на стратегију честе промене правца кретања, са повременим повлачењем ужета. Имајући у виду индивидуалне и средински узроковане разлике у коришћењу ове две стратегије, претпоставља се да измерена сила вучења код неких јединки представља максималну мишићну снагу, а код других само енергетску „инвестицију“ у повлачење, са коришћењем мање вучне силе од потенцијалне максималне снаге. Ради прецизности, разматраћемо измерену мишићну силу као енергетско улагање јединке у једну од две описане стратегије.

Корњаче из Даниловграда и са полуострва Врањина су користиле најмању мишићну снагу током покушаја ослобађања. Оне су прелазиле из стратегије вучења у стратегију мењања правца брже него корњаче из других анализираних популација. За имобилизоване корњаче, без одговарајућег склоништа од прегревања и дехидратације, понашање примерено ситуацији могло би да буде од великог значаја (Lagarde и сар. 2012), посебно током сушних година, када је повишен ниво физиолошког стреса (Turner и сар. 1984, Peterson 1994, Longshore и сар. 2003). Осим тога, медитеранске корњаче су ситније од оних са других локалитета (табела 4.16.), што указује на могућа ограничења у мишићној снази и на смањену термалну стабилност, услед односа површине и запремине тела (Meek 1984).

**Табела 4.16.** Средње вредности  $\pm$  стандардне девијације равне дужине карапакса (SCL, у мм) и величина узорка (N) по полу за сваки од локалитета.

	SCL мужјаци	N	SCL женке	N
<b>Врањина</b>	134,3 $\pm$ 1,63	39	145,3 $\pm$ 2,26	40
<b>Даниловград</b>	145,4 $\pm$ 1,57	42	171,1 $\pm$ 2,29	39
<b>Пчиња</b>	176,4 $\pm$ 1,68	39	196,2 $\pm$ 2,71	30
<b>Коњско</b>	174,6 $\pm$ 1,61	35	193,1 $\pm$ 2,21	40
<b>Голем Град</b>	176,6 $\pm$ 1,70	36	173,1 $\pm$ 2,86	25
<b>Фарма</b>	190,5 $\pm$ 1,61	40	211,0 $\pm$ 2,26	40

#### 4.4.3.3. Разлике међу половима у успешности ослобађања

Резултати експеримената су показали да се полови нису разликовали у успешности ослобађања ( $\chi^2=1,20$ ,  $p=0,273$ ), иако су женке користиле већу мишићну снагу током покушаја ослобађања ( $F=65,48$ ,  $df=1$ ,  $p=0,000$ ). Ако се узму у обзир само животиње које су успеле да се ослободе, оба пола су показала сличан број промена правца кретања ( $F=0,57$ ,  $df=1,191$ ,  $p=0,450$ ), индекс кретања уназад ( $F=0,73$ ,  $df=1$ ,  $p=0,396$ ) и време потребно за ослобађање од ужета ( $F=1,37$ ,  $df=1$ ,  $p=0,244$ ). Међу животињама које нису успеле да се ослободе, укупан број промена правца кретања је био већи код мужјака ( $F=6,18$ ,  $df=1,259$ ,  $p=0,014$ ), док се вредности индекса кретања уназад нису разликовале међу половима ( $F=0,70$ ,  $df=1$ ,  $p=0,403$ ).

Оба пола су показала сличну ефикасност ослобађања. Мужјаци и женке су успевали да се ослободе у приближно истом временском року, изводећи при томе сличан број промена правца кретања, уз сличне индексе кретања уназад. Са друге стране, неослобођени мужјаци су показали већи број промена правца него неослобођене женке, док су вредности индекса биле сличне. Женке су снажније вукле апаратуру него мужјаци из истих популација, како међу корњачама које су успеле да се ослободе, тако и међу онима које нису.

Снажније вучење може указати на мању покретљивост женки у поређењу са мужјацима (како су предложили Bonnet и сар. 2001). Са друге стране, женке су крупнији пол у популацијама шумске корњаче (Willemsen и Hailey 2003, Djordjević и сар. 2011), па се самим тим и очекује да је снага којом располажу већа. Овакви резултати ипак могу указивати на извесну разлику у стратегијама ослобађања међу половима, при чему су мужјаци склонији откачињању, а женке кидању препреке.



## 5. Закључци

Иако је познато да све животиње (посебно ектотермне групе) имају периоде интензивније и смањене активности током дана и/или године (Heatwole и Taylor 1987), њихово понашање није потпуно предвидиво. Понашање може бити под утицајем абиотичких фактора (нпр. клима) (Huey и Pianka 1977, Vogt 1979) и других особина станишта (нпр. топографија) (Dickson и сар. 2005). Биотички фактори такође утичу на активност (нпр. особине кретања), доступност хране (Shine 1979), репродуктивно стање и искуство јединки (Rose 1981).

Главни резултати свих у овом раду описаних експеримената показују да агилност копнених корњача не варира насумично, што указује да је она вероватно под утицајем селекције. Такође, анализирани аспекти агилности су под утицајем неколико фактора: старости, облика и величине тела, пола, као и типа станишта.

Облик и величина тела и оклопа адултних корњача варирају зависно од пола (Willemsen и Hailey 2003, Djordjević и сар. 2011), станишта и квалитета исхране (нпр. Claude и сар. 2003, 2004; Zuffi и сар. 2007). Код младунаца, величина тела указује на старост јединки и тиме омогућава анализирање онтогенетског ефекта на праћене особине понашања. Младунци корњача се ретко срећу при теренским истраживањима (Diemer 1992, Keller и сар. 1997), самим тим је и узорак те старосне категорије у свим популацијама био мали. Из тог разлога је ова узрасна категорија обухваћена само у тесту скакања. Показало се да старост корњача има значајну улогу у овом облику понашања. Наиме, забележено је онтогенетско повећање „храбрости“ и то прво од ситнијих (млађих) ка крупнијим (старијим) младунцима, а потом и од младунаца до адулата (Golubović и сар. 2013a). Овакав резултат указује на значај учења на основу искуства код копнених корњача.

Покретљивост адултних корњача зависи од величине тела. Крупније корњаче имају смањену агилност, пре свега у смислу превртања када су окренуте на леђа (класичном морфометријом утврђено за женке, а геометријском морфометријом за оба пола). Са повећањем величине тела мења се облик централног дела карапакса, при чему он постаје испупченији, али се способност превртања корњача смањује.

Висина оклопа је позитивно, а дужина коштаних мостова негативно корелисана са превртањем (Bonnet и сар. 2001, Golubović и сар. 2013б).

Крупније и теже тело је вероватно праћено већом стабилношћу при кретању по неравном терену. Наиме, већа површина пластралног дела оклопа и већи размак између ногу, претпоставља се, умањују вероватноћу губљења равнотеже. Са друге стране, утицај облика оклопа на агилност је мање јасан. Оно што је извесно јесте да краћи коштани мостови између карапакса и пластрона позитивно утичу на покретљивост (Bonnet и сар. 2001, Zuffi и Plaitano 2007, Golubović и сар. 2013б). Претпоставља се да краћи коштани мостови остављају више простора између делова оклопа, чиме дозвољавају већу покретљивост екстремитета. Покретљивост екстремитета може бити веома значајна током усправљања, када се корњача преврне на леђа. Наиме, корњача у току усправљања прави брзе, полукружне покрете ногама и тиме покушава да се помери из равнотежног положаја у коме се налази. То чини снажним, одсечним трзајима ногу док се не преврне на бок. Уколико се корањача налази у вегетацији или поред другог потенцијалног ослоња, усправљање је лакше јер може ногом да се „закачи“ за околну вегетацију и тада се том ногом повлачи ка биљци док се коначно не преврне. Чак и када у домету екстремитета корњаче нема вегетације, она се користи сличним покретима, након што ногом дохвати подлогу. Ове две фазе превртања се смењују до коначног усправљања (за детаљан опис шеме покрета при превртању корњача погледати Stancher и сар. 2006). Јасно је да покретљивост ногу, а самим тим и величина простора доступна за маневрисање, играју велику улогу у превртању корњача, као и у њиховој општој агилности. Међутим, смањење дужине коштаних мостова и повећање отворености оклопа носи са собом и узајамно ограничавање (*trade-off*) између изложености предаторима и повећања покретљивости (Bonnet и сар. 2001, Zuffi и Plaitano 2007). Сматра се да управо покретљивост са једне стране, и заштитна улога оклопа са друге доводе до различитих степена „затворености“ оклопа различитих врста корњача (Zuffi и Plaitano 2007). Тако, акватичне врсте имају делимично редуковане оклопе и краће мостове, што повећава агилност при лову и бежању од предатора, док се терестричне врсте одликују дужим мостовима и испупченим, чврстим оклопима.

Иако је очекивано да мужјаци корњача буду агилнији (Bonnet и сар. 2001, Willemsen и Hailey 2003), приказани експерименти не потврђују ову хипотезу у потпуности. Наиме, једино у тесту превртања су се мужјаци показали као способнији, и то само у половини анализираних популација. У друга два теста, скакању и ослобађању, мужјаци и женке су били подједнако успешни.

Станиште се кроз експерименте показало као најчешћи фактор који утиче на агилност шумских корњача. Његов утицај се може видети у различитим аспектима, од топографије терена (за тест скакања), биљног покривача (за тест ослобађања од „вегетације“) па до још увек неразјашњених, али евидентно постојећих утицаја (за тест превртања).

Истраживања приказана у овом докторату представљају први доказ знатних интерпопулационих разлика у одликама понашања које одсликавају способност оклопљених животиња да превазиђу физичке препреке. На основу приложених резултата види се снажна асоцираност између типа станишта и специфичних облика понашања. Ово је још једна потврда да средински фактори у станишту одређују специфичне селективне притиске на понашање јединки из различитих популација (Niemela и сар. 2013).

Могуће је да искуство стечено током живота у одређеним условима средине обликује одлике понашања корњача када се нађу у специфичним ситуацијама, сличним онима симулираним у представљеним експериментима. Ово је посебно битно када се узме у обзир да одлике понашања јединке често корелишу са кључним одликама животне историје и компонентама адаптивне вредности, као што су репродукција (Both и сар. 2005, Duckworth 2006, Sinn и сар. 2006) и преживљавање (Réale и Festa-Bianchet 2003, Dingemanse и Réale 2005).

Приказани резултати могу имати и значај у конзервационој биологији. Премештање јединки из једног дела ареала у други је све чешће коришћени метод за реинтродуковање популација угрожених врста (Dodd и Seigel 1991, Guyot и Clobert 1997, Kingsbury и Attum 2009, Attum и сар. 2010). Планирање оваквих захвата треба да буде засновано на подацима о коришћењу станишта и „обрасцима“ кретања транслоцираних животиња (Attum и сар. 2010, 2011). Наиме, транслоциране животиње се крећу претежно праволинијски у новој средини, па је површина коју активно користе знатно различита од коришћене површине

познатог станишта (Reinert и Rupert 1999, Plummer и Mills 2000, Nowak и сар. 2002, Moehrensclager и Macdonald 2003, Tuberville и сар. 2005, Hester и сар. 2008, Kingsbury и Attum 2009).

Транслоцирани гмизаваци се генерално лоше сналазе у непознатом окружењу (Barrett и сар. 1990, Dodd и Seigel 1991, Reinert и Rupert 1999). Познавање станишта је веома значајан фактор, јер је површина коју копнене корњаче активно користе увек дефинисана индивидуалним потребама и могућностима (нпр. терморегулација путем понашања, тражење партнера или хране итд.) (Chelazzi и Francisci 1979). Животиње се у непознатој средини крећу тако да повећају вероватноћу лоцирања нових ресурса, при чему смањују вероватноћу да поново „посете“ претходно претражене делове станишта (Bell 1991). Тако је запажено да су транслоциране корњаче врсте *Gopherus polyphemus* користиле 80 пута већу површину него „староседелачке“ јединке исте врсте (Tuberville и сар. 2005).

Познавање распореда ресурса и могућност њиховог коришћења, уз адекватно реаговање на препреке у станишту, може кључно утицати на копнене корњаче. На пример, ефикасност терморегулације корњача зависи од познавања станишта (Chelazzi и Calzolari 1986). Доступност сеновитих места унутар станишта копнених корњача је такође веома битна. Штавише, угинућа од прегревања услед претеране инсолације се сматрају главним узроком смрти копнених корњача у неким популацијама (Swingland и Frazier 1979). Поменути примери указују на важност не само познавања станишта, већ и могућности несметаног кретања по станишту. Тако, адекватно „увежбани“ поменути аспекти агилности могу бити од кључног значаја транслоцираним копненим корњачама, нарочито у фази интензивног истраживања новог станишта.

Приказани експерименти сугеришу да би станиште одабрано за транслоциране копнене корњаче требало, ако је могуће, да личи на претходно (оригинално) станиште. Такође, период прилагођавања новом станишту пре пуштања транслоцираних животиња, нпр. у великим ограђеним просторима на отвореном са повременим контролисањем од стране човека, може помоћи корњачама да се прилагоде на нове (захтевније) услове средине. Наиме, примећено је да период навикавања на услове нове животне средине има велики

утицај на активност и стопу преживљавања корњача (Kingsbury и Attum 2009). Штавише, период аклиматизације корњача на нова станишта може трајати и до пет година (Meek и Avery 1988). Према томе, напори конзервационих биолога би требало да буду усмерени ка утврђивању погодности места за ослобађање животиња, пошто је ово један од фактора који знатно утиче на успешност транслокација (Kingsbury и Attum 2009). Истраживања коришћења простора су најнефективнији начин да се омогуће одговарајуће мере управљања популацијама угрожених животињских врста (Attum и сар. 2011). Даља истраживања у овом смеру су неопходна за одређивање адекватних конзервационих напора (Abell 2002, Bower и сар. 2012). Ово се посебно односи на копнене корњаче, једну од најугроженијих група животиња, са више од пола познатих врста (23/42) под неким степеном заштите (Anon 1996).

Осим већ изнетог конзервационог значаја истраживања представљеног у оквиру тезе, приказани експерименти имају шири теоријски значај за разумевање функционално морфолошких и етолошких одлика копнених корњача. Иако су корњаче релативно популарна група за неке друге типове истраживања (нпр. популационе студије, морфологија и филогенија), понашање и посебно етологија корњача су занемарене дисциплине. Овде су представљени први подаци о томе како се копнене корњаче прилагођавају условима станишта, и колико је њихово понашање условљено претходним искуством.

Из ових закључака произилазе нова питања која ће поставити фокус будућих истраживања: колико траје период прилагођавања захтевнијој топографији новог станишта, у ком периоду живота корњаче најбрже мењају степен агилности кроз учење, и још многа питања која се тичу перцепције и учења корњача. За овакав тип истраживања идеално би било комбиновати експерименте у лабораторијски контролисаним условима, и истраживања у природним популацијама на терену. Тек на тај начин добијени, комбиновани резултати би дали свеобухватне одговоре.

## 6. Литература

- Abell R. 2002. Conservation biology for the biodiversity crises: a freshwater follow-up. *Conserv. Biol.* 16: 1435–1437.
- Aerts P, Van Damme R, Vanhooydonck B, Zaaf A, Herrel A. 2000. Lizard locomotion: How morphology meets ecology. *Neth. J. Zool.* 50(2): 261–277.
- Anon. 1996. IUCN red list of threatened animals. World Wide Web edition 1999. International union for conservation of nature and natural resources. Gland, Switzerland.
- Aresco MJ, Dobie JL. 2000. Variation in shell arching and sexual size dimorphism of river cooters, *Pseudemys concinna*, from two river systems in Alabama. *J. Herpetol.* 34: 313–317.
- Arnold SJ. 1983. Morphology, performance and fitness. *Am. Zool.* 23: 347–361.
- Arnold N, Ovenden D. 2002. Field guide of Reptiles and Amphibian of Britain and Europe. Collins, UK.
- Arthur KE, Boyle MC, Limpus CJ. 2008. Ontogenetic changes in diet and habitat use in green sea turtle (*Chelonia mydas*) life history. *Mar. Ecol – Prog. Ser.* 362: 303–311.
- Ashmore GM, Janzen FJ. 2003. Phenotypic variation in smooth soft-shell turtles (*Apalone mutica*) from eggs incubated in constant versus fluctuating temperatures. *Oecologia* 134: 182–188.
- Attum O, Farag WE, Baha El Din SM, Kingsbury B. 2010. Retention rate of hard-released translocated Egyptian tortoises *Testudo kleinmanni*. *Endang. Spec. Res.* 12: 11–15.
- Attum O, Otoum M, Amr Z, Tietjen B. 2011. Movement patterns and habitat use of soft-released translocated spur-thighed tortoises, *Testudo graeca*. *Eur. J. Wildl. Res.* 57: 251–258.
- Auffenberg W. 1964. Notes on the courtship of the land tortoise *Geochelone travancorica* (Boulenger). *J. Bombay nat. Hist. Soc.* 61: 247–253.
- Auffenberg W. 1965. Sex and species discrimination in two sympatric South American tortoises. *Copeia* 1965(3): 335–342.

- Barrett SL, Humphrey JA, Harper SD. 1990. Desert tortoise reintroduction and mitigation assessment study: Final report. Bureau of Reclamation, Arizona Projects Office, Central Arizona Project, Phoenix, USA.
- Bauwens D, Thoen C. 1981. Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*. *J. Anim. Ecol.* 50: 733–43.
- Bell WJ. 1991. Searching Behaviour: The Behavioural Ecology of Finding Resources. Chapman and Hall, London, England.
- Belzer B. 2000. A nine year study of eastern box turtle courtship with implications for reproductive success and conservation in a translocated population. *Turt. Tort. Newslett.* 6: 17–26.
- Bennett DH, Gibbons JW, Franson JC. 1970. Terrestrial activity in aquatic turtles. *Ecology* 51: 738–740.
- Bennett AF. 1982. The energetics of reptilian activity. In: Gans C, Pough FH. (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 13. Physiology D. Academic Press, London and New York.
- Bennett AF, Huey RB, John-Alder H. 1984. Physiological correlates of natural activity and locomotor capacity in two species of lacertid lizards. *J. Comp. Physiol. [B]* 154: 113–118.
- Berry J, Shine R. 1980. Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (Order Testudines). *Oecologia* 44: 185–191.
- Berry KH. 1986. Desert tortoise (*Gopherus agassizii*) relocation: implications of social behavior and movements. *Herpetologica* 42: 113–125.
- Bešić Lj. 1978. Flora i Vegetacija Bjelopavličke ravnice u Crnoj Gori. Sveučilište u Zagrebu, Zagreb.
- Blob RW, Rivera ARV, Westneat MW. 2008. Hindlimb function in turtle locomotion: limb movements and muscular activation across taxa, environment and ontogeny. In: Wyneken J, Godfrey MH, Bels V. (Eds.), *Biology of Turtles: From Structures to Strategies*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Bonnet X, Lagarde F, Henen BT, Corbini J, Nagy KA, Naulleau G, Balhoul K, Chastel O, Legrand A, Cambag R. 2001. Sexual dimorphism in steppe tortoises (*Testudo horsfieldii*): influence of the environment and sexual selection on body shape and mobility. *Biol. J. Linn. Soc.* 72: 357–372.

- Bonnet X, Delmas V, El-Mouden H, Slimani T, Sterijovski B, Kuchling G. 2010. Is sexual body shape dimorphism consistent in aquatic and terrestrial chelonians? *Zoology*. 113(4): 213–220.
- Bookstein FL. 1996. Combining the tools of geometric morphometrics. In: Marcus LF, Corti M, Loy A, Naylor GJP, Slice DE. (Eds.), *Advances in morphometrics*. NATO ASI Series A: life sciences, vol. 284. Plenum, USA.
- Both C, Dingemanse NJ, Drent PJ, Tinbergen JM. 2005. Pairs of extreme avian personalities have highest reproductive success. *J. Anim. Ecol.* 74: 667–674.
- Bower DS, Hutchinson M, Georges A. 2012. Movement and habitat use of Australia's largest snake-necked turtle: implications for water management. *J. Zool.* 287: 76–80.
- Bradley DR, Shea SL. 1977. The effect of environment on visual cliff performance in the Mongolian gerbil. *Percept. Psychophys.* 21: 171–179.
- Brodie ED. 1989. Genetic correlation between morphology and antipredator behavior in natural populations of the garter snake *Thamnophis ordinoides*. *Nature* 342: 542–543.
- Brodie ED. 1993. Consistency of individual differences in anti-predator behaviour and colour pattern in the garter snake, *Thamnophis ordinoides*. *Anim. Behav.* 45: 851–861.
- Brooks RJ, Bobyn ML, Galbraith DA, Layfield JA, Nancekivell EG. 1991. Maternal and environmental influences on growth and survival of embryonic and hatchling snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Can. J. Zool.* 69: 2667–2676.
- Brophy TR. 2006. Allometry and sexual dimorphism in the snail-eating turtle (*Malayemys macrocephala*) from the Chao Phraya river basin of central Thailand. *Chel. Cons. Biol.* 5: 159–165.
- Burger J. 1976. Behavior of Hatchling Diamondback Terrapins (*Malaclemys terrapin*) in the field. *Copeia* 1976(4): 742–748.
- Burger J, Carruth-Hinchey C, Ondroff J, McMahon M, Gibbons JW, Gochfeld M. 1998. Effects of lead on behaviour, growth, and survival of hatchling slider turtles. *J. Toxicol. Env. Heal. A* 55: 495–502.
- Burke AC. 1989. Development of the turtle carapace: Implications for the evolution of a novel bauplan. *J. Morphol.* 199: 363–378.



- Calzolari R, Chelazzi G. 1991. Habitat use in a central Italy population of *Testudo hermanni* Gmelin (Reptilia, Testudinidae). *Ethol. Ecol. Evol.* 3: 153–166.
- Casteel DB. 1911. The discriminative ability of the painted turtle. *J. Anim. Behav.* 1: 1–28.
- Castro J, Zamora R, Hodar JA, Gomez JM, Gomez-Aparicio L. 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restor. Ecol.* 12: 352–358.
- Chelazzi G, Francisci F. 1979. Movement patterns and homing behaviour of *Testudo hermanni* Gmelin (Reptilia, Testudinidae). *Monitore Zool. Ital. (N.S.)* 13: 105–127.
- Chelazzi G, Calzolari R. 1986. Thermal benefits from familiarity with the environment in a reptile. *Oecologia.* 68: 557–558.
- Cheylan M. 1981. Biologie et ecologie de la tortue d’Hermann. – Memoires Travailles EPHE 13: 1–404.
- Claude J, Paradis E, Tong H, Auffray J-C. 2003. Geometric morphometric assessment of the effects of environment and cladogenesis on the evolution of the turtle shell. *Biol. J. Linn. Soc.* 79: 485–501.
- Claude J, Pritchard PCH, Tong HJ, Paradis E, Auffray JC. 2004. Ecological correlates and evolutionary divergence in the skull of turtles: a geometric morphometric assessment. *Syst. Biol.* 53: 933–948.
- Corti C, Zuffi MAL. 2003. Aspects of population ecology of *Testudo hermanni hermanni* from Asinara Island, NW Sardinia (Italy, Western Mediterranean Sea): preliminary data. *Amphibia-Reptilia* 24: 441–447.
- Darwin C. 1874. The descent of man, and selection in relation to sex. Hurst, New York.
- Davenport JS, Munks A, Oxford PJ. 1984. A comparison of the swimming of marine and freshwater turtles. *Proc. R. Soc. B* 220: 447–475.
- Delcomyn F. 1987. Motor activity during searching and walking movements of cockroach legs. *J. Exp. Biol.* 133: 111–120.
- Delmas V, Baudry E, Girondot M, Prevot-Julliard AC. 2007. The righting response as a fitness index in freshwater turtles. *Biol. J. Linn. Soc.* 91: 99–109.

- Del Vecchio S, Burke RL, Rugiero L, Capula M, Luiselli L. 2011. The turtle is in the details: microhabitat choice by *Testudo hermanni* is based on microscale plant distribution. *Anim. Biol.* 61: 249–261.
- Demuth JP. 2001. The effects of constant and fluctuating incubation temperatures on sex determination, growth, and performance in the tortoise *Gopherus polyphemus*. *Can. J. Zool.* 79: 1609–1620.
- Denny MW. 1993. Air and Water. Princeton University Press, NJ.
- Dickson BG, Jenness JS, Beier P. 2005. Influence of vegetation, topography and roads on cougar movement in Southern California. *J. Wildl. Mgmt.* 69: 264–276.
- Diemer J. 1992. Demography of the tortoise *Gopherus polyphemus* in northern Florida. *J. Herpetol.* 26: 281–289.
- Dingemanse NJ, Réale D. 2005. Natural selection and animal personality. *Behaviour* 142: 1159–1184.
- Djordjević S, Djurakić M, Golubović A, Ajtić R, Tomović L, Bonnet X. 2011. Sexual body size and body shape dimorphism of *Testudo hermanni* in central and eastern Serbia. *Amphibia-Reptilia* 32: 445–458.
- Dodd CK, Seigel RA. 1991. Relocation, repatriation, and translocation of amphibians and reptiles - are they conservation strategies that work? *Herpetologica* 47: 336–350.
- Domokos G, Varkonyi PL. 2008. Geometry and self-righting of turtles. *Proc. R. Soc. B* 275: 11–17.
- Douglass J, Winegraner CE. 1977. Predators of eggs and young of the gopher tortoise, *Gopherus polyphemus*, in southern Florida. *J. Herpetol.* 11: 236–238.
- Dryden IL, Mardia KV. 1998. Statistical Shape Analysis. Wiley, New York.
- Du W-G, Ji X. 2003. The effects of incubation thermal environments on size, locomotor performance and early growth of hatchling soft-shelled turtles, *Pelodiscus sinensis*. *J. Therm. Biol.* 28: 279–286.
- Duckworth RA. 2006. Behavioral correlations across breeding contexts provide a mechanism for a cost of aggression. *Behav. Ecol.* 17: 1011–1019.
- Em H. 1965. Šumske zajednice četinarara u NR Makedoniji. *Biološki Glasnik Zagreb* 15: 1–38.

- Emlen JT. 1963. Determinants of cliff edge and escape responses in herring gull chicks in nature. *Behaviour* 22: 1–15.
- Emlen ST. 1969. Homing ability and orientation in the painted turtle *Chrysemys picta marginata*. *Behaviour* 33: 58–76.
- Ernst CH, Barbour RW, Lovich JE. 1994. Turtles of the United States and Canada. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Faisal AA, Matheson T. 2001. Coordinated righting behavior in locusts. *J. Exp. Biol.* 204: 637–648.
- Ferris S. 1972. Motion parallax as a determinant of perceived depth. *J. Exp. Psychol.* 95: 258–263.
- Filippi E, Rugiero L, Capula M, Burke RL, Luiselli L. 2010. Population and thermal ecology of *Testudo hermanni hermanni* in the Tolfa mountains of central Italy. *Chelonian. Conserv. Bi.* 9: 54–60.
- Finkler MS. 1999. Influence of water availability during incubation on hatchling size, body composition, desiccation tolerance, and terrestrial locomotor performance in the snapping turtle *Chelydra serpentina*. *Physiol. Biochem. Zool.* 72: 714–722.
- Frantsevich LI, Mokrushov PA. 1980. Turning and righting in *Geotrupes* (Coleoptera, Scarabaeidae). *J. Comp. Physiol.* 136: 279–289.
- Frantsevich LI. 1981. The jump of the black beetle (Coleoptera, Histeridae). *Zool. Jb. Anat.* 106: 333–348.
- Frantsevich LI. 2004. Righting kinematics in beetles (Insecta: Coleoptera). *Arthropod Struct. Dev.* 33: 221–235.
- Freedberg S, Stumpf AL, Ewert MA, Nelson CE. 2004. Developmental environment has long-lasting effects on behavioural performance in two turtles with environmental sex determination. *Evol. Ecol. Res.* 6: 739–747.
- Fritz U, Auer M, Bertolero A, Cheylan M, Fattizzo T, Hundsdörfer AK, Martín Sampayo M, Pretus JL, Široký P, Wink M. 2006. A rangewide phylogeography of Hermann's tortoise, *Testudo hermanni* (Reptilia: Testudines: Testudinidae): implications for taxonomy. *Zool. Scr.* 35: 531–543.
- Gasc JP, Cabela A, Crnobrnja-Isailovic J, Dolmen D, Grossenbacher K, Haffner P, Lescure J, Martens H, Martínez Rica JP, Maurin H, Oliveira ME, Sofianidou TS,

- Veith M, Zuiderwijk A. 1997. Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. Societas Europaea Herpetologica & Muséum National d'Histoire Naturelle, France.
- Garland TJr, Hankins E, Huey RB. 1990. Locomotor capacity and social dominance in male lizards. *Functional Ecol.* 4: 243–250.
- Garland TJr, Losos JB. 1994. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. In: Wainwright PC, Reilly SM. (Eds), Ecological morphology. Integrative organismal biology. The University of Chicago Press, Chicago.
- Gatesy SM. 1990. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion. *Paleobiology.* 16: 170–186.
- Ghiselin MT. 1974. The economy of nature and the evolution of sex. Berkeley University Press, California.
- Gibbons JW. 1970. Terrestrial activity and the population dynamics of aquatic turtles. *Am. Midl. Nat.* 83: 404–414.
- Gibson EJ, Walk RD. 1960. The "visual cliff". *Sci. Am.* 202: 64–71.
- Gibson EJ. 1969. Principles of perceptual learning and development. Appleton-Century-Croft, New York.
- Gilbert SF, Loredó GA, Brukman A, Burke AC. 2001. Morphogenesis of turtle shell: the development of a novel structure in tetrapod evolution. *Evol. Dev.* 3 (2): 47–58.
- Gillis GB, Blob RW. 2001. How muscles accommodate movement in different physical environments: Aquatic vs. terrestrial locomotion in vertebrates. *Comp. Biochem. Physiol. A* 131: 61–75.
- Golubović A, Arsovski D, Ajtić R, Tomović L, Bonnet X. 2013a. Moving in the real world: tortoises take the plunge to cross steep steps. *Biol. J. Linn. Soc.* 108: 719–726.
- Golubović A, Bonnet X, Djordjević S, Djurakic M, Tomović L. 2013b. Variations in righting behaviour across Hermann's tortoise populations. *J. Zool.* 291: 69–75.
- Golubović A, Andjelković M, Arsovski D, Vujović A, Iković V, Djordjević S, Tomović L. 2013b. Skills or strength – how tortoises cope with dense vegetation? *Acta Ethol.* DOI 10.1007/s10211-013-0171-3.

- Goodson FE, Ritter S, Thrope R. 1987. Motion parallax in depth and movement perception. *B. Psychonomic Soc.* 12: 349–350.
- Gosling SD. 2001 From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychol. Bull.* 127:45–86.
- Guyot G, Clobert J. 1997. Conservation measures for a population of Hermann's tortoise *Testudo hermanni* in southern France bisected by a major highway. *Biol. Conserv.* 79: 251–256.
- Hailey A, Loumbourdis NS. 1988. Egg size and shape, clutch dynamics and reproductive effort in European tortoises. *Can. J. Zool.* 66: 1527–1536.
- Hailey A. 1989. How far do animals move? Routine movements in a tortoise. *Can. J. Zool.* 67: 208–215.
- Hailey A. 1990. Adult survival and recruitment and the explanation of an uneven sex ratio in a tortoise population. *Can. J. Zool.* 68: 574–555.
- Hailey A. 2000. Assessing body mass condition in the tortoise *Testudo hermanni*. *Herpetol. J.* 10: 57–61.
- Heatwole H, Taylor J. 1987. Ecology of reptiles. Surrey Beatty and Sons Pty. Limited, New South Wales.
- Hertz PE, Huey RB, Nevo E. 1982. Fight versus flight: thermal dependence of defensive behaviour in a lizard. *Anim. Behav.* 30: 676–679.
- Hester JM, Price SJ, Dorcas ME. 2008. Effects of relocation on movements and home ranges of eastern box turtles. *J. Wildl. Manage.* 72: 772–777.
- Huey RB, Pianka ER. 1977. Seasonal variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. *Ecology* 58: 1066–1075.
- Huey RB, Stevenson RD. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *Am. Zool.* 19: 357–366.
- Huey RB, Hertz PE. 1982. Effects of body size and slope on sprint speed of a lizard (*Stellio (Agama) stellio*). *J. Exp. Biol.* 97: 401–409.
- Huey RB, Dunham AE, Overall KL, Newman RA. 1990. Variation in locomotor performance in demographically known populations of the lizard *Sceloporus merriami*. *Physiol. Zool.* 63: 845–872.

- Husak JF, Fox SF, Lovern MB, Van Den Busche RA. 2006. Faster lizards sire more offspring: sexual selection on whole-animal performance. *Evolution* 60: 2122–2130.
- Hoffmann RW. 1933. Zur Analyse des Reflexgeschens bei *Blatta orientalis*. *Z. vergl. Physiol.* 18: 740–795.
- Irschick DJ, Macrinl TE, Koruba S, Forman J. 2000. Ontogenetic differences in morphology, habitat use, behaviour, and sprinting capacity in two west Indian *Anolis* lizards. *J. Herpetol.* 34: 444–451.
- Irschick DJ, Garland T. 2001. Integrating function and ecology in studies of adaptation: investigations of locomotor capacity as a model system. *Ann. Rev. Ecol. System.* 32: 367–96.
- Jackson DC. 2004. Surviving extreme lactic acidosis: The role of calcium lactate formation in the anoxic turtle. *Respir. Physiol. Neurobiol.* 144: 173–178.
- Janzen FJ. 1993. The influence of incubation temperature and family on eggs, embryos, and hatchlings of the smooth softshell turtle (*Apalone mutica*). *Physiol. Zool.* 66: 349–373.
- Jayne BC, Bennett AF. 1990a. Selection on locomotor performance capacity in a natural population of garter snakes. *Evolution* 44: 1204–1229.
- Jayne BC, Bennett AF. 1990b. Scaling of speed and endurance in garter snakes: a comparison of cross-sectional and longitudinal allometries. *J. Zool. (London)* 220: 257–277.
- Keller C, Díaz-Paniagua C, Andreu AC. 1997. Post emergent field activity and growth rates of hatchling spur-thighed tortoises, *Testudo graeca*. *Can. J. Zool.* 75: 1089–1098.
- Keller C, Díaz-Paniagua C, Andreu AC 1998. Survival rates and causes of mortality of *Testudo graeca* hatchlings in southwestern Spain. *J. Herpetol.* 32: 238–243.
- King JA. 1970. Ecological psychology: An approach to motivation. *Nebraska Symposium on Motivation* 18: 1–33.
- Kingsbury BK, Attum O. 2009. Conservation strategies: captive rearing, translocation, and repatriation. In: Mullin SJ, Seigel RA. (Eds.), *Snakes: ecology and conservation biology*. Cornell University Press, Ithaca.

- Klingenberg CP, Barluenga M, Meyer A. 2002. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution* 56: 1909–1920.
- Klingenberg CP. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol. Ecol. Resour.* 11: 353–357.
- Lagarde F, Bonnet X, Naulleau G, Corbin J, Bahloul K, Laurent J, Cambag R. 1999. Short annual activity period in *Testudo horsfieldi*: consequences on daily displacement. In: Miaud C, Guyétant G. (Eds.), Current studies in herpetology, Le Bourget du Lac, Societas Europaea Herpetologica, France.
- Lagarde F, Bonnet X, Nagy K, Henen B, Corbin J, Naulleau G. 2002. A short spring before a long jump: the ecological challenge to the steppe tortoise (*Testudo horsfieldi*). *Can. J. Zool.* 80: 493–502.
- Lagarde F, Louzizi T, Slimani T, El Mouden H, Ben Kaddour K, Moulherat S, Bonnet X. 2012. Spiny bushes protect tortoises from lethal overheating in arid areas of Morocco. *Environ. Conserv.* 39: 172–182.
- Lebboroni M, Chelazzi G. 2000. Waterward orientation and homing after experimental displacement in the European Pond Turtle, *Emys orbicularis*. *Ethol. Ecol. Evol.* 12: 83–88.
- Lind AJ, Welsh HHJR. 1994. Ontogenetic changes in foraging behaviour and habitat use by the Oregon garter snake, *Thamnophis atratus hydrophilus*. *Anim. Behav.* 48: 1261–1273.
- Longepierre S, Hailey A, Grenot C. 2001. Home range area in the tortoise *Testudo hermanni* in relation to habitat complexity: implications for conservation of biodiversity. *Biodivers. Conserv.* 10: 1131–1140.
- Longepierre S, Grenot C, Hailey A. 2003. Individual, local and subspecific variation in female Heramnn's tortoise (*Testudo heramnni*) reproductive characters. *Contrib. Zool.* 72 (4): 221–226.
- Longshore KM, Jaeger JR, Sappington JM. 2003. Desert tortoise (*Gopherus agassizii*) survival at two eastern Mojave Desert sites: death by short-term drought? *J. Herpetol.* 37: 169–177.
- López JC, Rodríguez F, Gómez Y, Vargas JP, Broglio C, Salas C. 2000. Place and cue learning in turtles. *Anim. Learn. Behav.* 28: 360–372.

- Losos JB, Walton BM, Bennett AF. 1993. Trade-offs between sprinting and clinging ability in Kenyan chameleons. *Functional Ecol.* 7: 281–286.
- Loy A, Cianfrani C. 2009. The ecology of *Eurotestudo h. hermanni* in a mesic area of southern Italy: First evidence of sperm storage. *Ethol. Ecol. Evol.* 22: 1–16.
- Lubcke GM, Wilson DS. 2007. Variation in shell morphology of the western pond turtle (*Actinemys marmorata* Baird and Girard) from three aquatic habitats in northern California. *J. Herpetol.* 41(1): 107–114.
- Luiselli L, Rugiero L, Celletti S, Papi R, Graceveva G, Stacchiotti M, Mancini F, Berretta G, Berretta L, Bombara G, Fiaschetti R, Lucioli E, Trionfetti MG, Ungaro A. 2009. Autumnal home range in radio-tracked tortoises (*Testudo hermanni*) from a semi-arid Mediterranean environment. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 64: 73–78.
- Mann GKH, O'Riain MJ, Hofmeyr MD. 2006. Shaping up to fight: sexual selection influences body shape and size in the fighting tortoise (*Chersina angulata*). *J. Zool.* 269: 373–379.
- Martín J, López P. 2003. Ontogenetic variation in antipredator behavior of Iberian rock lizards (*Lacerta monticola*): effects of body-size-dependent thermal-exchange rates and costs of refuge use. *Can. J. Zool.* 81(7): 1131–1137.
- Mazzotti S, Pisapia A, Fasola M. 2002. Activity and home range of *Testudo hermanni* in northern Italy. *Amphibia-Reptilia* 23: 305–312.
- Mazzotti S. 2004. Hermann's tortoise (*Testudo hermanni*): Current distribution in Italy and ecological data on a population from the north Adriatic coast (Reptilia, Testudinidae). *Ital. J. Zool.* 71 (1): 97–102.
- Meek R. 1984. Thermoregulatory behaviour in a population of Hermann's tortoise (*Testudo hermanni*) in southern Yugoslavia. *Brit. J. Herpetol.* 6: 387–391.
- Meek R, Avery RA. 1988. Mini-Review: Thermoregulation in chelonians. *Herpetol. J.* 1: 253–259.
- Miles DB. 2004. The race goes to the swift: fitness consequences of variation in sprint performance in juvenile lizards. *Evol. Ecol. Res.* 6: 63–75.
- Miller K, Packard GC, Packard MJ. 1987. Hydric conditions during incubation influence locomotor performance of hatchling snapping turtles. *J. Exp. Biol.* 127: 401–412.



- Moehrenschrager A, Macdonald DW. 2003. Movement and survival parameters of translocated and resident swift foxes *Vulpes velox*. *Anim. Conserv.* 6: 199–206.
- Moskovits DK. 1988. Sexual dimorphism and population estimates of the two Amazonian tortoises (*Geochelone carbonaria* and *G. denticulata*) in northwestern Brazil. *Herpetologica* 44: 209–217.
- Mueller-Paul J, Wilkinson A, Hall G, Huber L. 2012. Radial arm maze behaviour of the red-footed tortoise (*Geochelone carbonaria*). *J. Comp. Psychol.* 126: 305–317.
- Nagy KA. 1987. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecol. Monogr.* 57: 111–128.
- Niblick HA, Rostal DC, Classen T. 1994. Role of male– male interactions and female choice in the mating system of the desert tortoise, *Gopherus agassizii*. *Herpetol. Monogr.* 8: 124–132.
- Niemela PT, Vainikka A, Forsman JT, Loukola OJ, Kortet R. 2013. How does variation in the environment and individual cognition explain the existence of consistent behavioral differences? *Ecology and Evolution.* 3: 457–464.
- Nowak EM, Hare T, McNally J. 2002. Management of ‘nuisance’ vipers: effects of translocation on western diamond-backed rattlesnakes (*Crotalus atrox*). In: Schuett GW, Hoggren M, Douglas ME, Greene HW. (Eds.), *Biology of the vipers*. Eagle Mountain Press, Utah.
- Okuyama J, Abe O, Nishizawa H, Kobayashi M, Yoseda K, Arai N. 2009. Ontogeny of the dispersal migration of green turtle (*Chelonia mydas*) hatchlings. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 379: 34–50.
- O’Steen S, Cullum AJ, Bennett AF. 2002. Rapid evolution of escape ability in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution* 56: 776–784.
- Pace CM, Blob RW, Westneat MW. 2001. Comparative kinematics of the forelimb during swimming in red-eared slider (*Trachemys scripta*) and spiny softshell (*Apalone spinifera*) turtles. *J. Exp. Biol.* 204: 3261–3271.
- Patterson R. 1971. Visual cliff perception in tortoises. *Herpetologica* 27: 339–341.
- Pausas JG, Llovet J, Rodrigo A, Vallejo R. 2008. Are wildfires a disaster in the Mediterranean basin? - A review. *Int. J. Wildland. Fire.* 17: 713–723.
- Penn D, Brockmann HJ. 1995. Age-biased stranding and righting in male horseshoe crabs, *Limulus polyphemus*. *Anim. Behav.* 49: 1531–1539.

- Peterson CC. 1994. Different rates and causes of high mortality in two populations of the threatened desert tortoise, *Gopherus agassizii*. *Biol. Conserv.* 70: 101–108.
- Pike DA. 2006. Movement patterns, habitat use, and growth of hatchling tortoises, *Gopherus polyphemus*. *Copeia* 2006 (1): 68–76.
- Plummer MV, Mills NE. 2000. Spatial ecology and survivorship of resident and translocated hognose snakes (*Heterodon platirhinos*). *J. Herpetol.* 34:565–575.
- Popgeorgiev G. 2008. The effects of a large-scale fire on the demographic structure of a population of Hermann's (*Testudo hermanni boettgeri* Mojsisovics, 1889) and Spur-thighed (*Testudo graeca iberica* Pallas, 1814) tortoises in Eastern Rhodopes Mountains, Bulgaria. *Historia naturalis bulgarica* 19: 115–127.
- Réale D, Festa-Bianchet M. 2003. Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Anim. Behav.* 65: 463–470.
- Reinert HK, Rupert RR. 1999. Impacts of translocation on behavior and survival of timber rattlesnakes, *Crotalus horridus*. *J. Herpetol.* 33: 45–61.
- Rivera G, Rivera ARV, Dougherty EE, Blob RW. 2006. Aquatic turning performance of painted turtles (*Chrysemys picta*) and functional consequences of a rigid body design. *J. Exp. Biol.* 209: 4203–4213.
- Rivera G. 2008. Ecomorphological variation in shell shape of the freshwater turtle *Pseudemys concinna* inhabiting different aquatic flow regimes. *Integr. Comp. Biol.* 48: 769–787.
- Rivera G, Stayton CT. 2011. Finite element modeling of shell shape in the freshwater turtle *Pseudemys concinna* reveals a trade-off between mechanical strength and hydrodynamic efficiency. *J. Morphol.* 272: 1192–1203.
- Rohlf FJ, Slice D. 1990. Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst. Zool.* 39: 40–59.
- Rohlf FJ. 1998. On applications of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny. *Syst. Biol.* 47: 147–158.
- Rohlf FJ. 2005. tpsDig program, version 2.04, ecology and evolution, SUNY at Stony Brook. Available at <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Rose B. 1981. Factors affecting activity in *Sceloporus virgatus*. *Ecology* 62: 706–716.

- Rozyłowicz L, Popescu DV. 2012. Habitat selection and movement ecology of eastern Hermann's tortoises in a rural Romanian landscape. *Eur. J. Wildlife. Res.* 59: 47–55.
- Rugiero L, Luiselli L. 2006. Ecological modelling of habitat use and the annual activity patterns in an urban population of the tortoise, *Testudo hermanni*. *Ital. J. Zool.* 73: 219–225.
- Sacchi R, Galeotti P, Fasola M, Ballasina D. 2003. Vocalizations and courtship intensity correlate with mounting success in marginated tortoises *Testudo marginata*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 55: 95–102.
- Sacchi R, Pupin F, Pellitteri Rosa D, Fasola M. 2007. Bergmann's rule and the Italian Hermann's tortoises (*Testudo hermanni*): latitudinal variations of size and shape. *Amphibia-Reptilia* 28: 43–50.
- Sheets HD. 2003. IMP - Integrated Morphometrics Package. Department of Physics. Canisius College, Buffalo. Available at <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html> (accessed 10 June 2013).
- Shine R. 1979. Activity patterns in Australian elapid snakes (Squamata: Serpentes: Elapidae). *Herpetologica* 35: 1–11.
- Silvey GE. 1973. Motor control of tail spine rotation of the horseshoe crab, *Limulus polyphemus*. *J. Exp. Biol.* 58: 599–626.
- Sinn DL, Apiolaza LA, Moltschaniwskyj NA. 2006. Heritability and fitness-related consequences of squid personality traits. *J. Evol. Biol.* 19: 1437–1447.
- Sloane SA, Shea SL, Procter MM, Dewsbury DA. 1978. Visual cliff performance in 10 species of muroid rodents. *Anim. Learn. Behav.* 6: 244–248.
- Soldani A. 2000. Il dimorfismo sessuale nei Cheloni e ipotesi sul successo riproduttivo. M.S. Thesis, University of Pisa, Italy.
- Sorci G, Swallow JG, Garland TJr, Clobert J. 1995. Quantitative genetics of locomotor speed and endurance in the lizard *Lacerta vivipara*. *Physiol. Zool.* 68: 698–720.
- Spigel IM. 1964. Learning, retention, and disruption of detour behavior in the turtle. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 57: 108–112.
- Stancher G, Clara E, Regolin L, Vallortigara G. 2006. Lateralized righting behavior in the tortoise (*Testudo hermanni*). *Behav. Brain Res.* 173: 315–319.

- Stayton CT. 2009. Application of thin-plate spline transformations to finite element models, or, how to turn a bog turtle into a spotted turtle to analyze both. *Evolution* 63: 1348–1355.
- Stayton CT. 2011. Biomechanics on the half shell: functional performance influences patterns of morphological variation in the emydid turtle carapace. *Zoology*. 114(4): 213–223.
- Steyermark AC, Spotila JR. 2001. Maternal identity and egg incubation temperature effects on snapping turtle (*Chelydra serpentina*) righting response. *Copeia* 2001(4): 1050–1057.
- Stubbs D. 1981. Wildlife of the Alyki heaths, 1. Destruction by fire and plough. *Animals*. 8: 10–11.
- Stubbs D, Hailey A, Pulford E, Tyler W. 1984. Population ecology of European tortoises: Review of field techniques. *Amphibia-Reptilia*. 5: 57–68.
- Swingland IR, Frazier JG. 1979. The conflict between feeding and overheating in Aldabran giant tortoise. In: Amlaner CJ, MacDonald DW. (Eds.), A handbook of Biotelemetry and Radio-tracking. Pergamon Press, Oxford and New York.
- Tinklepaugh OL. 1932. Maze learning of a turtle. *J. Comp. Psych.* 13(2): 201–206.
- Tuberville TD, Clark EE, Buhlmann KA, Gibbons JW. 2005. Translocation as a conservation tool: site fidelity and movement of repatriated gopher tortoises (*Gopherus polyphemus*). *Anim. Conserv.* 8: 349–358.
- Tucker JK, Janzen FJ, Paukstis GL. 1998. Variation in carapace morphology and reproduction in the red-eared slider *Trachemys scripta elegans*. *J. Herp.* 32: 294–298.
- Türkozan O, Kiremit F, Taşkavak E, Olgun K. 2005. Status, distribution, and population structure of land tortoises in European Thrace and northwestern Anatolia. *Russ. J. Herp.* 12: 187–194.
- Turner FB, Medica PA, Lyons CL. 1984. Reproduction and survival of the desert tortoise (*Scaptochelys agassizii*) in Ivanpah Valley, California. *Copeia*. 1984(4): 811–820.
- Ultsch GR. 2006. The ecology of overwintering among turtles: Where turtles overwinter and its consequences. *Biol. Rev.* 81: 339–367.

- Van Damme R, Aerts P, Vanhooydonck B. 1998. Variation in morphology, gait characteristics and speed of locomotion in two populations of lizards. *Biol. J. Linn. Soc.* 63: 409–427.
- Vogt D. 1979. Locomotor activity in the blanding's turtle, *Emydoidea blandingii* (Reptilia, Testudines, Emydidae): the phasing effect of temperature. *J. Herpetol.* 13: 365–366.
- Walk RD, Gibson EJ. 1961. A comparative and analytical study of visual depth perception. *Psychol. Monogr.* 75(15): 1–44.
- Walk RD. 1966. The development of depth perception in animals and human infants. *Monogr. Soc. Res. Chil. Devel.* 31: 82–108.
- Warburton SJ, Jackson DC. 1995. Turtle (*Chrysemys picta bellii*) shell mineral content is altered by exposure to prolonged anoxia. *Physiol. Zool.* 68(5): 783–798.
- Wilkinson A, Chan HM, Hall G. 2007. A study of spatial learning and memory in the tortoise (*Geochelone carbonaria*). *J. Comp. Psychol.* 121: 412–418.
- Wilkinson A, Coward S, Hall G. 2009. Visual and response-based navigation in the tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Anim. Cogn.* 12: 779–787.
- Wilkinson A, Kuenstner K, Mueller J, Huber L. 2010a. Social learning in a non-social reptile. *Biology Lett.* 6: 614–616.
- Wilkinson A, Mandl I, Bugnyar T, Huber L. 2010b. Gaze following in the red-footed tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Anim. Cogn.* 13: 765–769.
- Wilkinson A, Sebanz N, Mandl I, Huber L. 2011. No evidence of contagious yawning in the red-footed tortoise (*Geochelone carbonaria*)? *Curr. Zool.* 57: 477–484.
- Willemsen RE, Hailey A. 1999. Variation of adult body size of the tortoise *Testudo hermanni* in Greece: proximate and ultimate causes. *J. Zool., Lond.* 248: 379–396.
- Willemsen RE, Hailey A. 2003. Sexual dimorphism of body size and shell shape in European tortoises. *J. Zool., Lond.* 260: 353–365.
- Willey JS, Blob RW. 2004. Tail kinematics of juvenile common snapping turtles during aquatic walking. *J. Herpetol.* 38: 360–369.
- Wilson DS, Clark AB, Coleman K, Dearstyne T. 1994. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends Ecol. Evol.* 9: 442–446.

- Wilson DS. 1998. Adaptive individual differences within single populations. *Philos. T. Roy. Soc. B* 353: 199–205.
- Yerkes RM. 1901. The formation of habits in the turtle. *Pop. Sci. Mon.* 58: 519–525.
- Young JS, Peck LS, Matheson T. 2006. The effects of temperature on walking and righting in temperate and Antarctic crustaceans. *Polar Biol.* 29: 978–987.
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets D. 2012. Geometric Morphometrics for Biologists: a Primer. CA: Elsevier, San Diego.
- Zuffi MAL, Celani A, Foschi E, Tripepi S. 2007. Geographical patterns of reproductive plasticity in the European pond turtle, *Emys orbicularis*. *J. Zool., Lond.* 271: 218–224.
- Zuffi MAL, Plaitano A. 2007. Similarities and differences in adult tortoises: a morphological approach and its implication for reproduction and mobility between species. *Acta Herpetol.* 2: 79–86.
- Zug GR. 1971. Buoyancy, locomotion, morphology of the pelvic girdle and hind limb, and systematics of cryptodiran turtles. Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan, Michigan.

## Биографија докторанда

Ана Голубовић је одувек желела да буде биолог. Рођена је у Гњилану 26. 04. 1984. године. Основну школу је завршила 1999. године у Београду. Средњу хемијско-прехрамбену технолошку школу, на смеру хемијски лаборант, завршила је у Београду 2003. године. Наставу из биологије је похађала само током прве године средњошколског образовања, што ју је дисквалификовало за полагање пријемног испита на Биолошком факултету у Београду школске 2003./2004. године. Због оваквог сплета околности, Ана уписује основне студије на смеру општа биологија на Природно-математичком факултету у Крагујевцу. Током основних студија са колегама из Еколошког Истраживачког Друштва „Младен Караман“ одлази на своја прва теренска истраживања. У почетку као вођа херпетолошке секције, а 2009. године и као председник Друштва, Ана стиче прва искуства у теренском раду, планирању истраживања и руковођењу. Дипломски рад под називом „Понашање и тест усправљања (righting test) код шумске корњаче (*Testudo hermanni boettgeri*, Mojsisovics, 1889) на подручју Србије и Македоније“ одбранила је 2009. године. Резултати овог дипломског рада су објављени у врхунском међународном часопису.

Ана се бави понашањем и функционалном морфологијом шумских корњача од 2008. године. Као члан међународног тима херпетолога, учествује у популационо еколошким студијама змија и корњача на 11 различитих локалитета широм Србије, Македоније и Црне Горе. 2010. године уписује докторске студије под руководством Проф. др Љиљане Томовић. Од априла 2012. године Ана је запослена на Биолошком факултету Универзитета у Београду, на Институту за зоологију, на Катедри за морфологију, систематику и филогенију животиња. Први аутор је три и коаутор још три чланка у међународним часописима са SCI листе. Свој досадашњи рад је презентовала на три међународна конгреса, а коаутор је на још три конгресна саопштења. Током 2013. године руководила је међународним пројектом „Distribution and Conservation of Hermann’s Tortoise (*Testudo hermanni boettgeri*) in Serbia“ финансираним од стране Rufford фондације.

Прилог 1.

## Изјава о ауторству

Потписани-а Ана Голубовић

број уписа Б3016/2010

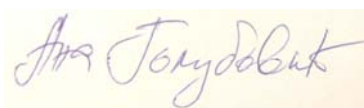
### Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

Функционално-морфолошке и етолошке карактеристике шумске корњаче  
(*Testudo hermanni*)

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

**Потпис докторанда**



У Београду, 01. 03. 2014.



Прилог 2.

**Изјава о истоветности штампане и електронске  
верзије докторског рада**

Име и презиме аутора Ана Голубовић

Број уписа Б3016/2010

Студијски програм Морфологија, систематика и филогенија животиња

Наслов рада Функционално-морфолошке и етолошке карактеристике шумске корњаче (*Testudo hermanni*)

Ментори др. Љиљана Томовић, вандредни професор и др. Xavier Bonnet

—

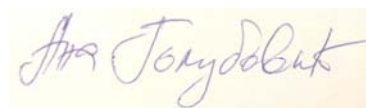
Потписани Ана Голубовић

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

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

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

**Потпис докторанда**



У Београду, 01. 03. 2014.

### Прилог 3.

## Изјава о коришћењу

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

Функционално-морфолошке и етолошке карактеристике шумске корњаче (*Testudo hermanni*)

која је моје ауторско дело.

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

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

1. Ауторство

2. Ауторство - некомерцијално

3. Ауторство – некомерцијално – без прераде

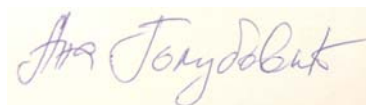
4. Ауторство – некомерцијално – делити под истим условима

5. Ауторство – без прераде

6. Ауторство – делити под истим условима

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

**Потпис докторанда**



У Београду, 01. 03. 2014.