

UNIVERZITET U BEOGRADU  
BIOLOŠKI FAKULTET

Jelena V. Ćorović

**MORFOLOŠKE, FIZIOLOŠKE I POPULACIONE  
ODLIKE PERIFERNIH POPULACIJA  
ŠUMSKOG GUŠTERA (*DAREVSKIA  
PRATICOLO*) U SRBIJI**

doktorska disertacija

Beograd, 2020.

UNIVERSITY OF BELGRADE  
FACULTY OF BIOLOGY

Jelena V. Ćorović

**MORPHOLOGICAL, PHYSIOLOGICAL AND  
POPULATION TRAITS OF THE PERIPHERAL  
POPULATIONS OF THE MEADOW LIZARD  
(*DAREVSKIA PRATICOLA*) IN SERBIA**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2020.

**Mentorka:**

---

**Dr Jelka Crnobrnja-Isailović**, redovni profesor  
Univerzitet u Nišu, Prirodno-matematički fakultet,  
Departman za biologiju i ekologiju;  
Institut za biološka istraživanja „Siniša Stanković”  
– Institut od nacionalnog značaja za Republiku Srbiju,  
Univerzitet u Beogradu

**Članovi komisije:**

---

**Dr Dragana Cvetković**, vanredni profesor  
Univerzitet u Beogradu, Biološki fakultet

---

**Dr Miloš Popović**, naučni saradnik  
Univerzitet u Nišu, Prirodno-matematički fakultet,  
Departman za biologiju i ekologiju

**Datum odbrane:** \_\_\_\_\_

## **Zahvalnica**

*Ova doktorska disertacija je urađena u okviru projekta osnovnih istraživanja Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja Republike Srbije „Evolucija u heterogenim sredinama: mehanizmi adaptacija, biomonitoring i konzervacija biodiverziteta” (br. 173025, rukovodilac prof dr Predrag Simonović), u okviru Odeljenja za evolucionu biologiju, Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković” – Instituta od nacionalnog značaja za Republiku Srbiju, Univerziteta u Beogradu.*

*Veliko hvala mentorki dr Jelki Crnobrnji-Isailović, koja me je uvela u naučni svet gmizavaca i vodozemaca. Hvala na podršci, ukazanom poverenju i zalaganju, kako prilikom terenskih istraživanja tako i prilikom izrade doktorske disertacije.*

*Profesorki dr Dragani Cvetković i dr Milošu Popoviću želim da se zahvalim na izdvojenom vremenu za pregled disertacije, kao i na savetima i sugestijama. Takođe, veliku zahvalnost dugujem Milošu za pomoć u rešavanju različitih problema tokom pisanja disertacije, kao i za pomoć tokom terenskog rada.*

*Želim da se zahvalim kolegama sa Odeljenja za evolucionu biologiju – Nataši Barišić-Klisarić i Tanji Vukov, a takođe i kolegama Marku Laziću i Miguel-u Carretero-u, na veoma korisnim savetima tokom izrade disertacije. Hvala Nadi i Bogdanu na pomoći na terenu i svakodnevnoj kolegijalnoj podršci.*

*Veliko hvala mojoj porodici i prijateljima na ljubavi, podršci i razumevanju.*

# Morfološke, fiziološke i populacione odlike perifernih populacija šumskog guštera (*Darevskia praticola*) u Srbiji

## Sažetak

Šumski gušter (*Darevskia praticola*) je mala lacertidna vrsta koja živi na zasenčenim i vlažnim, najčešće šumskim staništima. Zapadna granica njegovog areala, sa perifernim populacijama, nalazi se na teritoriji Srbije. Kako periferne populacije u mnogim aspektima mogu biti značajno različite od centralnih populacija predmet ove disertacije je bio: prepoznavanje sredinskih parametara koji ograničavaju širenje areala vrste, analiza odlika populacija i njihovih staništa, poređenje nivoa sredinskog stresa u centralnim i perifernim populacijama analizom nivoa fluktuirajuće asimetrije (FA) i kondicionog indeksa mase, kao i ispitivanje ekofizioloških osobina vrste.

Modeliranje ekološke niše je ukazalo na dva značajna faktora koji ograničavaju rasprostranjenje šumskog guštera – uska klimatska tolerancija i deforestacija. Analiza centralnih i perifernih populacija je pokazala da se one nisu razlikovale po gustini, da su imale sličnu proporciju adultnih jedinki i sličan odnos polova. Ženke su bile veće od mužjaka, pri čemu veličina tela nije bila korelisana sa nadmorskom visinom i geografskom širinom i nije se razlikovala između dva tipa populacija. Kondicioni indeksi su bili niži kod mužjaka iz centralnih populacija i iz populacija sa većim brojem predatorskih vrsta gmizavaca. Međutim, između centralnih i perifernih populacija nisu uočene razlike u nivou FA. Eksperimentalno je pokazano da šumski gušter ima razvijene mehanizme za očuvanje vode u telu i da je njegov opseg odabranih temperatura niži u odnosu na većinu lacertidnih guštera. Zaključak je da su aktivnost i rasprostranjenje šumskog guštera najverovatnije ograničeni termalnim potrebama vrste, a da je primećena asocijacija sa vlažnim staništima verovatno rezultat odabira staništa koja odgovaraju njegovim preferiranim temperaturama.

**Ključne reči:** areal vrste, *Darevskia praticola*, fluktuirajuća asimetrija, gubitak vode isparavanjem, kondicioni indeks, Maxent, modeliranje ekološke niše, periferne populacije, termoregulacija

**Naučna oblast:** Biologija

**Uža naučna oblast:** Evolucionarna biologija

**UDK broj:**

# **Morphological, physiological and population traits of the peripheral populations of the meadow lizard (*Darevskia praticola*) in Serbia**

## **Abstract**

The meadow lizard (*Darevskia praticola*) is a small lacertid species that usually lives in shaded and moist, forest habitats. The western limit of its distribution range with peripheral populations is located in the territory of Serbia. Since peripheral populations can in many aspects be significantly different from central populations the subject of this dissertation was to: recognize the environmental parameters that limit the expansion of the species range, analyse populations' traits and habitats, compare the levels of environmental stress in central and peripheral populations by analysing the levels of fluctuating asymmetry (FA) and condition indices of mass, as well as to examine the ecophysiological traits of the species.

Ecological niche modelling indicated two significant factors that limit the distribution of the meadow lizard – narrow climate tolerance and deforestation. Analysis of central and peripheral populations showed that they did not differ in density, that they had a similar proportion of adults and a similar sex ratio. Females were larger than males, while the body size was not correlated with altitude and latitude and it did not differ between the two types of populations. Condition indices were lower in males from central populations and from populations with a larger number of predatory reptile species. However, no differences in FA levels were observed between central and peripheral populations. It has been experimentally demonstrated that the meadow lizard had developed mechanisms for conserving water in the body and that its range of selected temperatures was lower than in most lacertid lizards. The conclusion is that the activity and distribution of the meadow lizard are likely limited by the thermal requirements of the species, and that its observed association with humid habitats is likely a result of the selection of habitats that match its preferred temperatures.

**Key words:** condition index, distribution range, *Darevskia praticola*, ecological niche modelling, evaporative water loss, fluctuating asymmetry, Maxent, peripheral populations, thermoregulation

**Scientific field:** Biology

**Scientific subfield:** Evolutionary biology

**UDK number:**

## SADRŽAJ

1. UVOD .....	1
1.1. Areal vrste .....	1
1.1.1. Granice areala .....	1
1.1.2. Periferne populacije .....	1
1.1.2.1. Osobine perifernih populacija .....	1
1.1.2.2. Značaj perifernih populacija .....	2
1.1.3. Modeliranje ekološke niše .....	3
1.1.3.1. Ekološka niša vrste .....	3
1.1.3.2. Primena modeliranja ekološke niše .....	4
1.2. Odlike staništa koje vrsta naseljava .....	5
1.2.1. Klimatski faktori na staništu .....	5
1.2.1.1. Uticaj topografije na mikroklimu .....	5
1.2.1.2. Uticaj vegetacije na mikroklimu .....	6
1.3. Odlike populacija .....	6
1.3.1. Brojnost i gustina populacije .....	7
1.3.2. Uzrasna struktura populacije .....	7
1.3.3. Odnos polova adultnih jedinki u populaciji .....	8
1.4. Fenotipska varijabilnost .....	9
1.4.1. Varijabilnost veličine tela kao odraz lokalnih sredinskih uslova .....	9
1.4.1.1. Kondicioni indeks .....	11
1.4.2. Kanalisnost i (ne)stabilnost razvića fenotipa .....	11
1.4.2.1. Uticaj stresa na stabilnost razvića fenotipa .....	12
1.4.2.2. Fluktuirajuća asimetrija .....	12
1.5. Termalna biologija i gubitak vode iz tela .....	14
1.5.1. Termoregulacija .....	14
1.5.2. Odavanje vode iz tela .....	15
2. CILJEVI .....	16
3. MATERIJAL I METODE .....	17
3.1. Objekat istraživanja – šumski gušter ( <i>Darevskia praticola</i> ) .....	17
3.1.1. Klasifikacija u okviru vrste <i>Darevskia praticola</i> .....	17
3.1.2. Odlike vrste <i>Darevskia praticola</i> .....	17
3.2. Područje istraživanja i lokaliteti .....	19
3.2.1. Centralne populacije .....	20
3.2.1.1. Lokalitet Đerdap, Donji Milanovac .....	20
3.2.1.2. Lokalitet Velesnica .....	21
3.2.1.3. Lokalitet Zaječar .....	21

3.2.1.4. Lokalitet Rakita .....	22
3.2.1.5. Lokalitet Vlasi .....	22
3.2.2. Periferne populacije .....	23
3.2.2.1. Lokalitet Vršački breg.....	23
3.2.2.2. Lokalitet Zuce.....	23
3.2.2.3. Lokalitet Radošiće .....	24
3.2.2.4. Lokalitet Trstenik .....	24
3.2.2.5. Lokalitet Prolom Banja.....	25
3.3. Prikupljanje i obrada podataka.....	25
3.3.1. Modeliranje ekološke niše .....	25
3.3.1.1. Podaci o distribuciji šumskog guštera.....	25
3.3.1.2. Sredinski parametri za modeliranje.....	26
3.3.2. Karakteristike staništa i sredinski parametri.....	26
3.3.3. Odlike populacija i populacioni parametri .....	26
3.3.3.1. Sakupljanje populacionih podataka na terenu.....	27
3.3.3.2. Procena gustine analiziranih populacija .....	27
3.3.3.3. Kvantifikovanje uzrasne strukture analiziranih populacija .....	27
3.3.3.4. Izračunavanje odnosa polova u adultnom delu populacije.....	27
3.3.4. Fenotipska varijabilnost .....	27
3.3.4.1. Kvantifikacija bilateralnih merističkih karakteristika .....	28
3.3.4.2. Veličina tela i kondicioni indeks .....	28
3.3.5. Termalna biologija .....	29
3.3.5.1. Terenska procedura .....	29
3.3.5.2. Analize temperatura.....	29
3.3.5.3. Indeksi termoregulacije .....	30
3.3.6. Gubitak vode iz tela isparavanjem.....	31
3.3.6.1. Eksperiment gubitka vode isparavanjem .....	31
3.3.6.2. Indeksi relativnog gubitka vode isparavanjem.....	31
3.4. Statistička obrada podataka.....	32
3.4.1. Izrada modela ekološke niše.....	32
3.4.2. Analiza karakteristika staništa i sredinskih parametara .....	33
3.4.3. Analiza populacionih parametara.....	33
3.4.4. Fenotipska varijabilnost .....	34
3.4.4.1. Veličina tela.....	34
3.4.4.2. Kondicioni indeks .....	34
3.4.4.3. Stabilnost razvića morfoloških karakteristika .....	35
3.4.5. Termalna biologija .....	36
3.5. Dozvole.....	36



4. REZULTATI .....	37
4.1. Modeliranje ekološke niše .....	37
4.2. Odlike populacija i njihovih staništa.....	41
4.2.1. Karakteristike staništa i sredinski parametri.....	41
4.2.2. Populacioni parametri.....	42
4.2.2.1. Gustina populacija.....	42
4.2.2.2. Proporcija adultnih jedinki u populacijama.....	43
4.2.2.3. Odnos polova adultnih jedinki u populacijama .....	44
4.3. Fenotipska varijabilnost .....	45
4.3.1. Veličina tela.....	45
4.3.2. Kondicioni indeks.....	47
4.3.3. Stabilnost razvića fenotipa i fluktuirajuća asimetrija.....	50
4.4. Termalna biologija .....	53
4.5. Gubitak vode iz tela isparavanjem.....	56
5. DISKUSIJA.....	58
5.1. Modeliranje ekološke niše .....	58
5.2. Odlike populacija i njihovih staništa.....	60
5.2.1. Karakteristike staništa i sredinski parametri.....	60
5.2.2. Populacioni parametri.....	61
5.2.2.1. Gustina populacija.....	61
5.2.2.2. Proporcija adultnih jedinki u populacijama.....	61
5.2.2.3. Odnos polova adultnih jedinki u populacijama .....	62
5.3. Fenotipska varijabilnost .....	62
5.3.1. Veličina tela.....	62
5.3.2. Kondicioni indeks.....	63
5.3.3. Stabilnost razvića fenotipa i fluktuirajuća asimetrija.....	64
5.4. Termalna biologija .....	66
5.5. Gubitak vode iz tela isparavanjem.....	67
6. ZAKLJUČCI.....	69
7. LITERATURA .....	71
8. PRILOZI .....	88

# 1. UVOD

## 1.1. Areal vrste

### 1.1.1. Granice areala

Formiranje areala vrste je važna tema u evolucionoj biologiji i jedno od osnovnih pitanja je kako i koliko vrsta može da širi svoj areal. Teoretski, vrsta će povećavati svoje geografsko rasprostranjenje dokle god njene populacije imaju evolucionu potencijal za stvaranje i održavanje adaptacija koje omogućavaju uspešno preživljavanje i reprodukciju jedinki u novim sredinama (Holt, 2003; Sexton i sar., 2009).

Sve vrste imaju manje ili više ograničeno geografsko rasprostiranje. Najočigledniji razlog ograničene distribucije su geografske (fizičke) barijere poput visokih planinskih masiva ili oštrog prelaza između tipova staništa, kao što su prelasci kopnenih u vodena staništa (Gaston, 2003; Case i sar., 2005). Na oblikovanje granica areala vrste utiču i neki ne tako očigledni faktori, koji se mogu podeliti u dve grupe: prva obuhvata evolucionu potencijal vrste (genetički i fiziološki kapacitet vrste za nastanak različitih fenotipova, kao i vremenska i prostorna dinamika i struktura populacija); druga obuhvata raznovrsnost okruženja – kombinaciju biotičkih (npr. kompeticija, predatorstvo, mutualističke interakcije) i abiotičkih (npr. temperatura, vlažnost, padavine) faktora na staništima koja vrsta naseljava (Case i sar., 2005; Sexton i sar., 2009; Holt i Barfield, 2011). Areal vrste može biti dodatno ograničen istorijskim uslovima (geološkim i klimatskim promenama), slabom disperzivnošću koja onemogućava vrsti da nastani pogodna staništa izvan svog areala, a takođe i intenzivnim antropogenim izmenama staništa (Holt, 2003; Case i sar., 2005; Sexton i sar., 2009). Bitno je napomenuti da abiotički faktori mogu imati veći uticaj na neke organizme zbog njihove specifične biologije. Ovo se naročito odnosi na ektotermne životinje poput gmizavaca, kod kojih temperatura utiče na fiziologiju, ponašanje i ekologiju, a time posredno određuje i njihovo rasprostranjenje (Huey, 1982; Adolph i Porter, 1993; Vitt i Caldwell, 2009).

Granice areala su dinamične i promenljive u vremenu i prostoru. U okviru tih promena može dolaziti do povećanja ili smanjenja areala putem kolonizacije ili izumiranja, a takođe i do procesa specijacije (Gaston, 2003; Sexton i sar., 2009). Iako se smatra da sredinski faktori najviše utiču na dinamiku areala vrste, evolucionu odgovori vrste mogu da izmene pravac i obrazac sredinski uslovljene promene areala, tako da tokom dužeg vremenskog perioda promene u arealu vrste odražavaju i uticaj evolucije u promenljivim sredinama (Holt, 2003; Sexton i sar., 2009). Areali vrsta su najčešće prostorno veći od potencijalne mogućnosti disperzije jedinki (pogotovo tokom kraćih vremenskih intervala), tako da populacije u okviru areala ne čine jednu evolucionu celinu već se areali sastoje od većeg broja lokalnih evolucionih arena čiji zajednički uticaj doprinosi promeni areala u celini (Holt, 2003; Sexton i sar., 2009).

### 1.1.2. Periferne populacije

#### 1.1.2.1. Osobine perifernih populacija

Periferne populacije su one koje se nalaze blizu spoljašnjih granica areala vrste i njihove karakteristike se mogu razlikovati od ostalih populacija u arealu u zavisnosti od toga da li su povezane sa njima ili odvojene-izolovane (Lesica i Allendorf, 1995). Na granicama areala, gde se populacije približavaju svojim ekološkim ograničenjima, one su često manje brojnosti i gustine, fragmentisane su i izolovane u odnosu na populacije koje su bliže centru areala

(Hutchison, 2003; Bridle i Vines, 2007). Iako postoji pretpostavka da se prosečna adaptivna vrednost populacije smanjuje ka ivicama areala, jedinke u perifernim populacijama mogu imati visoku adaptivnu vrednost ako nastanjuju pogodne fragmente staništa (Sexton i sar., 2009).

Usled izolacije i relativno malog broja imigranata, u perifernim populacijama je izražen niži nivo uticaja protoka gena i veliki broj istraživanja pokazuje da su periferne populacije genetički manje varijabilne u odnosu na populacije u centralnom delu areala. Smanjen protok gena i mala veličina populacija čine ih podložnim izraženijem delovanju stohastičkih mehanizama. Efekat osnivača, genetički drift i inbriding rezultiraju smanjenom genetičkom varijabilnošću i povećanom genetičkom i morfološkom diferencijacijom perifernih populacija (Lesica i Allendorf, 1995; Eckert i sar., 2008; Hardie i Hutchings, 2010). Takođe, selekциони pritisci mogu biti izraženiji na granicama areala usled ekstremnijih uslova i većih fluktuacija sredinskih faktora, pa se i tip selekcije može razlikovati između perifernog i centralnog dela areala. Direkciona selekcija može biti izraženija u perifernim, a stabilizaciona selekcija u centralnim populacijama, što povećava genetičku diferencijaciju perifernih populacija usled divergentne selekcije (Cassel-Lundhagen i sar., 2009; Sexton i sar., 2009).

#### *1.1.2.2. Značaj perifernih populacija*

Periferne populacije se obično nalaze u sredinama nepogodnijim za vrstu, manje su i izolovanije od centralnih populacija, zbog čega su, usled izraženijeg delovanja stohastičkih faktora ili katastrofa, ugroženije i pod većim rizikom od izumiranja. Kako dugoročno očuvanje vrsta zavisi i od očuvanja njihove genetičke varijabilnosti širom areala, zaštita perifernih populacija može biti značajna za očuvanje genetičkog diverziteta vrste i njenog evolucionog potencijala (Lesica i Allendorf, 1995; Cassel-Lundhagen i sar., 2009; Hardie i Hutchings, 2010). Takođe, izučavanje dinamike perifernih populacija može rasvetliti procese širenja i pomeranja areala. Usled adaptiranosti na, za druge populacije iste vrste, nepovoljne uslove, periferne populacije mogu da obezbede evolucionu prednost vrste tokom disperzije i kolonizacije novonastalih pogodnih staništa (Hardie i Hutchings, 2010). Periferne populacije mogu biti centri gde dolazi do evolucije niša usled adaptacija na nove sredine, ali postoje i okolnosti pod kojima se u njima ne mogu pojaviti nove adaptacije. Postoje dva potencijalna uzroka neuspešnosti adaptacija: 1) ako je granica areala veoma fragmentisana, genetički drift i niska stopa mutacija mogu ograničiti širenje korisnih alela, čime se smanjuje mogućnost adaptiranja perifernih populacija i širenje areala; 2) ako su periferne populacije povezane sa centralnim populacijama, imigracija i protok gena iz centralnih populacija, gde mogu biti favorizovani drugačiji genotipovi, mogu potisnuti uspostavljanje lokalnih adaptacija, što dovodi do negativnog populacionog rasta i sprečavanja širenja areala (Bridle i Vines, 2007; Sexton i sar., 2009). Na osnovu drugog objašnjenja može se zaključiti da granice areala mogu nastati i u odsustvu barijera za dalje rasprostiranje, usled negativnog delovanja protoka gena iz centralnih populacija na lokalno adaptiranje perifernih populacija. Međutim, kod velikog broja vrsta protok gena ka perifernim populacijama je previše mali da bi postojao takav mehanizam, a imajući u vidu i ograničenu disperziju, protok gena uglavnom neće ometati selekciju koja favorizuje lokalne adaptacije. Ako postoji postepena promena vrednosti sredinskih faktora na određenom prostoru i umerena stopa disperzije (takva da imigracija obezbeđuje veću genetičku varijabilnost za delovanje selekcije u odnosu na onu koja nastaje samo lokalnim mutacijama, a da pri tome ne remeti delovanje selekcije na lokalnom nivou), modeli predviđaju adaptiranje perifernih populacija na novi opseg sredinskih faktora i širenje areala vrste (Gaston, 2003; Holt, 2003; Case i sar., 2005).

Periferne populacije u mnogim aspektima mogu biti značajno različite od centralnih populacija, tako da predstavljaju bitnu komponentu intraspecijskog diverziteta i endemizma, pogotovo ako je divergencija uslovljena prirodnom selekcijom. Stresni uslovi sredine koji utiču na periferne populacije mogu usloviti različite biološke reakcije koje se ne ispoljavaju u umerenijim sredinskim uslovima, što može proizvesti nove fenotipove na koje će delovati selekcija i tako dovesti do promena u životnim istorijama vrste. Periferne populacije takođe mogu biti izolovane od raznih negativnih uticaja koji se mogu proširiti u kontinuiranom delu areala, što može objasniti pojavu da populacije mnogih „neuspešnih” vrsta opstaju na periferiji, a ne u centralnom delu svojih istorijskih areala (Gaston, 2003; Hardie i Hutchings, 2010).

Usled smanjene genetičke varijabilnosti i života u promenljivim sredinama, periferne populacije su podložne značajnim oscilacijama brojnosti. Zbog ovakve populacione dinamike može doći do nastajanja većeg broja „uskih grla” i pojačanog efekta genetičkog drifta što može izazvati izrazitu divergenciju i dovesti do specijacije. Ovo čini periferne populacije značajnim i u kontekstu povećanja biodiverziteta, jer u njima može doći do nastanka novih vrsta (Cassel-Lundhagen i sar., 2009; Hardie i Hutchings, 2010).

Pomeranje areala vrste dešava se na njegovim granicama tako da periferne populacije imaju ključnu ulogu i tokom promena veličine areala uslovljenih klimatskim promenama. Jedinke suočene sa sredinskim stresom koji prevazilazi granice njihove tolerancije mogu ispoljiti dva tipa reakcija: 1) ako ima dovoljno vremena i ako postoje uslovi za disperziju, vrsta se može premestiti ka pogodnijim staništima; 2) vrsta se može prilagoditi novim uslovima sredine promenom ponašanja i fiziologije jedinki ili pojavom novih adaptacija. Neuspeh vrste da se prilagodi ili adaptira dovodi do njenog demografskog propadanja i izumiranja (Sinervo i sar., 2010; Hoffmann i Sgró, 2011). Imajući u vidu nemogućnost većine vrsta da evoluiraju dovoljno brzo kako bi opstale uprkos intenzivnim klimatskim promenama, budućnost mnogih od njih će najviše zavisiti od sposobnosti pomeranja areala (Chen i sar., 2011; Quintero i Wiens, 2013). Na ivici širenja areala (ili kolonizacionoj ivici), periferne populacije mogu biti bitni prelazni koraci (eng. *stepping stones* – serija populacija koje naseljavaju sukcesivna staništa, sa različitim mikroklimom, i imaju ulogu u pomeranju areala vrste) koji služe kao centri disperzije gde se održavaju genetičke adaptacije potrebne za kolonizaciju novonastalih pogodnih staništa (Hannah i sar., 2014). Populacije na pratećoj ivici areala (tj. ivici povlačenja) vrste često poseduju visok nivo lokalnih adaptacija, to jest sadrže jedinstvene genotipove neophodne za opstanak vrste u budućim klimatskim uslovima (Hampe i Petit, 2005).

### **1.1.3. Modeliranje ekološke niše**

#### *1.1.3.1. Ekološka niša vrste*

Model je predstava ekološke niše određene vrste u okviru odabranih dimenzija životne sredine i može se prikazati u geografskom prostoru koji obuhvata areal vrste (Phillips i sar., 2006). Fundamentalna niša vrste sastoji se od skupa valenci svih sredinskih uslova koji joj omogućavaju dugoročni opstanak, dok je realizovana niša podskup u okviru fundamentalne niše, gde je vrsta zapravo prisutna (Hutchinson, 1957). Hutchinson (1957) je opisao fundamentalnu nišu kao „n-dimenzionalni hiperprostor”, u kome svaka tačka odgovara stanju životne sredine koje omogućava dugoročni opstanak vrste. Ose ovog n-dimenzionalnog prostora predstavljaju abiotičke faktore, a opsezi za vrstu povoljnih vrednosti svakog od tih faktora definišu sredinski prostor niše. Realizovano rasprostranjenje vrste može biti manje od potencijalnog kao posledica biotičkih interakcija (kompeticije, nedostatka hrane, itd), usled

ljudskog uticaja (izmena staništa), geografskih barijera, ili istorijskih uzroka, tj. faktora koji su mogli da spreče vrstu u ostvarivanju njenog punog ekološkog potencijala (Phillips i sar., 2006; Futuyma, 2013).

Iako se modeli ekološke niše formiraju u sredinskom prostoru, oni su obično predstavljeni u geografskom prostoru, ocrtavajući geografsko područje u kome se pretpostavlja prisustvo vrste. Geografske oblasti koje zadovoljavaju uslove fundamentalne niše vrste predstavljaju njeno potencijalno rasprostranjenje dobijeno modeliranjem (Franklin, 2010). Pošto realizovana niša može biti manja od fundamentalne, i potencijalno rasprostranjenje vrste može biti manje od onog koji predviđa model (Phillips i sar., 2006).

Prilikom procene potencijalnog rasprostranjenja neke vrste najčešće se prvo utvrđuju i opisuju sredinski uslovi pogodni za nju, a potom se posmatra kako su ti sredinski uslovi raspoređeni u prostoru. Pogodni sredinski uslovi mogu biti opisani pomoću dva pristupa: mehanističkog i korelativnog. Mehanistički modeli procene sredinskih faktora uključuju fiziološka ograničenja vrste za date faktore. Kako je za ovaj pristup potrebno detaljno poznavanje fizioloških odgovora vrste, on nije primenljiv za većinu vrsta usled nedostatka informacija (Pearson i sar., 2007; Sexton i sar., 2009). Kod korelativnih modela centralna pretpostavka je da posmatrano rasprostranjenje vrste daje korisne informacije o sredinskim zahtevima vrste. Kod ovih modela se nastoji da se na osnovu nalaza vrste, u kombinaciji sa skupom georeferenciranih sredinskih promenljivih, izvede zaključak o sredinskim potrebama vrste (Phillips i sar., 2006; Pearson i sar., 2007). Pošto za veliki broj vrsta postoje podaci o nalazima, najveći broj modela rasprostranjenja vrsta je korelativan. Ovaj tip modeliranja u literaturi se može naći pod različitim imenima: model rasprostranjenja vrste, model ekološke niše, model sredinske niše, model pogodnosti staništa (Franklin, 2010). Prilikom korišćenja ovih imena treba imati u vidu da, iako se govori o rasprostranjenju neke vrste, zapravo se modelira rasprostranjenje pogodnih staništa za tu vrstu (Pearson i sar., 2007). Pri modeliranju se nalazi vrste, zajedno sa sredinskim promenljivama, unose u određeni algoritam čiji je zadatak da poveže podatke o nalazima i promenljivama i predvidi pogodnost staništa za određenu vrstu u vidu funkcije datih sredinskih promenljivih (Phillips i sar., 2006).

### 1.1.3.2. Primena modeliranja ekološke niše

Razvojem geografskih informacionih sistema (GIS) i geo-statističkih analiza, različite tehnike modeliranja ekoloških niša značajno su doprinele izučavanju sredinskih ograničenja areala vrste (Franklin, 2010). Korelativni modeli ekološke niše (eng. *ecological niche models*) koriste poznate informacije o rasprostranjenju vrste u vidu georeferenciranih tačaka gde je vrsta zabeležena (podatke o prisustvu ili podatke o prisustvu i odsustvu) u kombinaciji sa različitim GIS slojevima, koji se koriste kao promenljive životne sredine koje su izmerene ili procenjene za određeni geografski region (klima, topografija, tip tla, vegetacija, upotreba zemljišta itd). Oni mogu opisati opseg pogodnih promenljivih životne sredine i predstaviti ih u vidu mape potencijalne pogodnosti staništa u geografskom prostoru (Sillero, 2011). Ovi modeli se mogu koristiti kako bi se: stekao uvid o biogeografiji vrste i obrascima rasprostiranja (Elith i sar., 2006; Pearson i sar., 2007; Kaliontzopoulou i sar., 2008; Ananjeva i sar., 2015), očuvao biodiverzitet planiranjem zaštićenih područja (Santos i sar., 2006; Lyet i sar., 2013; Miró i sar., 2017), predvidelo širenje invazivnih vrsta (Peterson i Nakazawa, 2008; Rödder i Lötters, 2010), predvideli odgovori na klimatske promene (Araújo i sar., 2006; Sinervo i sar., 2010; Meiri i sar., 2013) ili otkrile nove populacije retkih i/ili skrivenih vrsta (Mizsei i sar., 2016). Za modeliranje se koriste različite regresione metode (npr. uopšteni linearni i aditivni modeli, regresiona stabla i sl.), veštačke neuronske mreže (eng. *artificial neural networks*), Maxent (eng. *maximum entropy*), GARP (eng. *genetic algorithm*) i drugi

(Pearson, 2007; Franklin, 2010). Uglavnom su nam dostupni podaci o prisustvu vrsta na određenom lokalitetu (naročito u prirodnjačkim muzejima i herbarima), dok su podaci o njihovom odsustvu retko dostupni ili nedovoljno pouzdani (Phillips i sar., 2006). Ovo je posebno izraženo kod retkih vrsta, onih koje se teško zapažaju na terenu ili koje naseljavaju nedovoljno istražene regione (Pearson i sar., 2007; Verovnik i sar., 2014; Fois i sar., 2015). U ovakvim slučajevima, gde postojeće informacije nisu dovoljne, upotreba kompjuterskih modela koji zahtevaju samo podatke o prisustvu vrste se pokazala korisnom pri analizama areala vrste.

## **1.2. Odlike staništa koje vrsta naseljava**

Stanište se može definisati kao područje koje poseduje uslove i resurse neophodne za preživljavanje određenog organizma (Hall i sar., 1997; Mitchell i Lindström, 2005). Kvalitet staništa može biti različit u pogledu postojanja odgovarajućih sredinskih uslova za opstanak populacije i organizmi pokazuju preferenciju prema određenim staništima u zavisnosti od toga koji su im uslovi potrebni (Hall i sar., 1997; Smith i Smith, 2012). Pod pretpostavkom da postoji veza između veličine populacije i odlika staništa koja ona naseljava, nastojalo se da se odrede fizičke i hemijske promenljive staništa (poput temperature, dostupnosti vode i hranljivih materija) koje potencijalno mogu uticati na populacione parametre (Mitchell i Lindström, 2005). Usled fizičke i hemijske kompleksnosti staništa broj ovih promenljivih može biti veoma veliki, ali se koriste one promenljive za koje se proceni da mogu imati uticaja na istraživani organizam i koje je moguće jednostavno izmeriti (Mitchell i Lindström, 2005). Veoma bitna odlika staništa, koja utiče na sve aspekte života na staništu, je klima oblasti u kojoj se ono nalazi (Geiger i sar., 1995; Smith i Smith, 2012).

### **1.2.1. Klimatski faktori na staništu**

Geografsko variranje klime, primarno temperature i padavina, određuje distribuciju biljnih vrsta na većim područjima, a time i prirodu terestričnih ekosistema (Smith i Smith, 2012). Klima nekog regiona se predstavlja pomoću prosečnih srednjih vrednosti klimatskih parametara merenih tokom dužeg vremenskog perioda, pri čemu lokalna klima na nekom području može odstupati od opšte klimatske slike za širi region (Geiger i sar., 1995). Kako se populacije obično posmatraju u okviru manjih područja, parametri koji opisuju njihova povoljna staništa su obuhvaćeni lokalnim klimatskim obrascima na koje utiču topografija terena (npr. ekspozicija, nagib, nadmorska visina i konfiguracija terena) i promene u vegetacionom pokrivaču (Geiger i sar., 1995; Smith i Smith, 2012). Klimatski faktori koji su se pokazali kao veoma bitni za organizme su sunčevo zračenje, temperatura vazduha i vlažnost vazduha. Ovi faktori deluju simultano i menjaju se tokom vremena (Gates, 1980). Sunčevo zračenje utiče na cirkulaciju vazduha i vode. Količina sunčeve energije koja dospeva do neke tačke na Zemljinoj površini značajno zavisi od geografske širine, usled promene ugla pod kojim dopire sunčevo zračenje (Smith i Smith, 2012). Dužina trajanja i ugao dopiranja sunčevog zračenja utiču na promene u sezonskim i dnevnim temperaturama, a takođe i na količinu svetla, vlažnost i kretanje vazduha neke oblasti (Gates, 1980; Smith i Smith, 2012).

#### *1.2.1.1. Uticaj topografije na mikroklimu*

Nadmorska visina je bitan topografski faktor, jer sa povećanjem nadmorske visine dolazi do kontinuiranog opadanja temperature (do oko 11 km nadmorske visine) stopom od približno 10°C na 1000 m (Smith i Smith, 2012). Međutim, nadmorska visina ima uticaj na većim prostornim razmerama, dok neki drugi topografski faktori imaju izraženiji uticaj na

mikroklimatske uslove. Ekspozicija – strana sveta ka kojoj je okrenuta neka padina, značajno utiče na mikroklimatske uslove. Različita ekspaniranost padina sunčevom zračenju utiče na njihovu temperaturu i vlagu (Smith i Smith, 2012). Na severnoj hemisferi najveća količina direktnog sunčevog zračenja dospeva do južnih padina, zatim slede jugoistočne i jugozapadne padine, pa istočne i zapadne, pa severoistočne i severozapadne, dok najmanja količina sunčevog zračenja dospeva do severno ekspaniranih padina. Na severnoj hemisferi su uglavnom najtoplije jugozapadno ekspanirane padine (Geiger i sar., 1995; Smith i Smith, 2012). Velike razlike u vlažnosti zemljišta se takođe javljaju na različitim padinama, pri čemu su često severno ekspanirane padine najvlažnije (Geiger i sar., 1995). Mikroklimatski uslovi variraju od toplih, suvih i promenljivih na južno ekspaniranim padinama, do svežih, vlažnijih i ujednačenijih na severno ekspaniranim padinama. Visoka temperatura i visok stepen isparavanja izvlače vlagu iz zemljišta i biljaka, stopa isparavanja na južnim padinama je često 50% veća, prosečna temperatura je veća, a vlažnost zemljišta je manja u odnosu na severno ekspanirane padine (Smith i Smith, 2012). U regionima gde ima dovoljno padavina, a nedostaje sunčevog zračenja, južno ekspanirane padine su pogodnije za rast većine vrsta biljaka. Međutim, u područjima gde postoji obilje sunčeve energije, a nedostatak vode, zasenčenije severno ekspanirane padine podržavaju bujniju vegetaciju (Geiger i sar., 1995). Zemljište pod nagibom pored ekspanicije karakteriše i određeni ugao tj. stepen nagiba (u odnosu na horizontalnu površinu). Mikroklima na nagibu se razlikuje i određuje je količina kratkotalasnog i dugotalasnog zračenja koje dopire do nagnute površine u odnosu na horizontalnu. Ova razlika može biti značajna, jer, na primer, površina nagnuta ka jugu 20 stepeni u odnosu na horizontalnu prima dvostruko više sunčevog zračenja tokom januara, i zračenje koje do nje dopire je ekvivalentno tome kao da se ta površina nalazi značajno bliže ekvatoru (Geiger i sar., 1995). Takođe, nagib određuje i samo trajanje osunčanosti neke padine, pa su, na primer, strme severno ekspanirane padine izložene sunčevom zračenju samo tokom ranog jutra i kasno predveče (Geiger i sar., 1995).

#### *1.2.1.2. Uticaj vegetacije na mikroklimu*

Količina sunčevog zračenja koja prolazi do zemljišta zavisi od gustine i strukture biljnog pokrivača, tako da, na primer, smanjenje kratkotalasnog zračenja u šumi u velikoj meri zavisi od tipa drveća i šume, njene starosti i produktivnosti (Geiger i sar., 1995). Menjajući temperaturu i vlažnost zemljišta, kretanje vetra i isparavanje, vegetacija utiče na mikroklimu, posebno blizu površine zemljišta (Geiger i sar., 1995; Smith i Smith, 2012). Vertikalna distribucija sunčevog zračenja koje primi i odaje vegetacija proizvodi manje temperaturne ekstreme na površini zemljišta u odnosu na golo zemljište i fluktuacija temperature se smanjuje na površini zemljišta. Površinske temperature su niže danju, a više noću i isparavanje je veće kada je zemljište pokriveno vegetacijom (Geiger i sar., 1995). Pod zaklonom guste trave i niskog rastinja, pri površini zemljišta je smanjeno strujanje vazduha što utiče na temperaturu i vlažnost, stvarajući povoljnu sredinu za insekte i druge životinje koje žive na površini zemljišta (Smith i Smith, 2012). Nasuprot tome, gust šumski pokrivač tokom leta može smanjiti dnevni opseg temperature vazduha pri površini zemljišta za 7 do 12°C u odnosu na temperaturu vazduha na otvorenom polju (Smith i Smith, 2012). Takođe, relativna vlažnost vazduha je veća tokom dana unutar hladnijeg donjeg sloja šume i u ovom sloju je manja varijacija relativne vlažnosti vazduha (Geiger i sar., 1995).

### **1.3. Odlike populacija**

U biologiji je populacija definisana kao grupa jedinki iste vrste koje istovremeno žive na određenom prostoru (Rockwood, 2006; Smith i Smith, 2012). Kako evolucija podrazumeva

promenu osobina grupe organizama tokom generacija, populacije predstavljaju osnovnu jedinicu posmatranja u evolucionoj biologiji (Futuyma, 2013). Populacije se razlikuju po mnogim karakteristikama, prvenstveno između vrsta, ali se i u okviru vrste one mogu veoma razlikovati. Međutim, sve populacije poseduju određene osobine pomoću kojih se mogu opisati. One imaju: dimenzije – brojnost (veličinu) i gustinu, strukturu – proporciju jedinki različitog statusa (pola, starosti, stadijuma razvića), a takođe se odlikuju i određenom dinamikom – promenom dimenzija i strukture tokom vremena (Ranta i sar., 2006; Smith i Smith, 2012).

### **1.3.1. Brojnost i gustina populacije**

Brojnost je ukupan broj jedinki u populaciji i predstavlja veličinu populacije. Kako je prebrojavanje cele populacije vremenski i materijalno zahtevno, a nekada i nemoguće, u istraživanjima se koriste procene veličine populacije. Prebrojavanjem jedinki na određenoj jedinici površine (m<sup>2</sup>, ha, km<sup>2</sup>) može se odrediti gustina populacije. Veličina populacije se može proceniti tako što se dobijena gustina primeni na celu površinu rasprostranjenja te populacije (Ranta i sar., 2006; Smith i Smith, 2012). Međutim, ovo može biti problematično, jer jedinke često ne naseljavaju podjednako ceo prostor. Jedinke u populaciji mogu biti raspoređene nasumično, uniformno ili u grupama. Na primer, socijalne životinje imaju grupni raspored, dok je uniforman raspored čest kod teritorijalnih životinja (Smith i Smith, 2012). Kod određenih vrsta gmizavaca je primećeno teritorijalno ponašanje, dok kod nekih vrsta dolazi do grupisanja jedinki tokom sezone parenja ili tokom prezimljavanja (Vitt i Caldwell, 2009). Kako prostorni raspored zavisi od pogodnosti staništa i od međusobnih interakcija jedinki, prilikom procena gustine i brojnosti treba uzeti u obzir odlike staništa i biologiju vrste (Smith i Smith, 2012).

Veličina i gustina populacije su važni u opisivanju trenutnog stanja populacije i na osnovu njih se potencijalno mogu predvideti buduće promene. Velike populacije mogu biti stabilnije od malih, jer imaju veći genetički potencijal za adaptiranje na sredinske promene (Sexton i sar., 2009; Hardie i Hutchings, 2010; Smith i Smith, 2012). U populacijama male brojnosti i gustine može postojati problem pronalaženja partnera za razmnožavanje, a takođe dolazi i do narušavanja drugih interakcija, što može dovesti do izumiranja populacije (Rockwood, 2006; Smith i Smith, 2012). Međutim, određeni problemi postoje i u populacijama koje se odlikuju velikom gustinom. Tu dolazi do smanjenja količine dostupnih resursa i povećanja intraspecijske kompeticije, smanjenja fekunditeta i povećanja mortaliteta, a takođe i do intenzivnijeg prenosa zaraznih bolesti i parazita, usled povećane brojnosti i učestalijeg kontakta između jedinki (Rockwood, 2006; Smith i Smith, 2012).

### **1.3.2. Uzrasna struktura populacije**

Kod višegodišnjih organizama, kod kojih dolazi do preklapanja generacija, postoji određena uzrasna struktura populacije, tj. broj ili proporcija jedinki različitih uzrasnih kategorija. Jedinke u populaciji se mogu podeliti u tri osnovne uzrasne kategorije: pre-reproduktivnu, reproduktivnu i post-reproduktivnu, od kojih svaka može imati više podkategorija (Smith i Smith, 2012). Bitno je napomenuti da kod većine vrsta životinja ne postoji post-reproduktivna faza, jer se razmnožavanje odvija do kraja života (Croft i sar., 2015). Tako se uzrasna struktura može predstaviti i pojednostavljeno, pomoću dve grupe: jedne, koja učestvuje u reprodukciji, i druge, koja koristi resurse ali ne učestvuje u reprodukciji (Ranta i sar., 2006).



Najtačnija metoda utvrđivanja uzrasne strukture bi bila posmatranje kohorte, tj. grupe jedinki rođenih u istom vremenskom periodu i praćenje njihovog preživljavanja, do smrti poslednjeg člana kohorte (Rockwood, 2006; Smith i Smith, 2012). Kako je ova metoda u većini slučajeva nepraktična, za procenu starosti jedinki se, u zavisnosti od grupe organizama, mogu koristiti različite metode, poput skeletohronologije na uzorcima kostiju, kao kod riba (Pannella, 1971) ili vodozemaca (Sinsch, 2015) ili, na primer, brojanja prstenova rasta na rožnim pločama oklopa kornjača (Bertolero i sar., 2005). Analizom uzrasne strukture dobija se uvid u trenutno stanje populacije, jer se posmatra raspodela starosnih kategorija u datom trenutku. Ova analiza može pokazati različite obrasce uzrasne strukture. Na primer, kod kratkoživećeg guštera *Basiliscus basiliscus* najveći deo populacije čine mlade jedinke (do prve godine života), nakon čega brojnost značajno opada u starijim kategorijama; kod zmije *Agkistrodon contortrix* udeo različitih kategorija u populaciji je ujednačen do određene starosti, nakon čega opada zastupljenost starih jedinki; kod dugoživeće kornjače *Geochelone gigantea* u populaciji je mali procenat mladunaca i jedinki do 10 godina starosti, usled velikog uticaja predacije gnezda, a takođe je i izuzetno mali procenat veoma starih jedinki, tako da dominiraju kategorije jedinki srednje starosti (Vitt i Caldwell, 2009).

Proporcija uzrasnih kategorija utiče na populacioni rast, jer reprodukcija i mortalitet zavise od starosti jedinki. Kod mladih jedinki je često veći mortalitet nego kod odraslih i one manje doprinose (ili ne doprinose) reprodukciji (Ranta i sar., 2006; Rockwood, 2006). Uzrasna struktura može pružiti uvid u stanje populacije, tj. da li se ona povećava ili smanjuje. Veliki broj jedinki u mlađim uzrasnim kategorijama, u odnosu na starije uzrasne kategorije, uglavnom ukazuje da je populacija u fazi rasta, a veća brojnost jedinki u starijim uzrasnim kategorijama signalizira opadanje veličine populacije (Smith i Smith, 2012).

### 1.3.3. Odnos polova adultnih jedinki u populaciji

Kod životinja sa seksualnim razmnožavanjem, uobičajeno je da odnos polova pri začecu bude približno 1:1 (proporcija mužjaka u odnosu na ženke) (Smith i Smith, 2012). Ovaj odnos se kasnije menja u zavisnosti od grupe organizama, usled različite fiziologije i ponašanja mužjaka i ženki, što utiče na njihovo preživljavanje i mortalitet (Smith i Smith, 2012; Székely i sar., 2014). Odnos polova adultnih jedinki u populacijama može biti veoma varijabilan, i obuhvata različite proporcije odnosa polova – od populacija u kojima preovladavaju mužjaci, do populacija koje čine samo odrasle ženke (Pipoly i sar., 2015). Kod ptica je zabeležena veća zastupljenost mužjaka u populacijama, dok kod nekih vrsta torbara dolazi do pojave populacija sačinjenih samo od ženki, jer mužjaci uginu nakon sezone parenja (Donald, 2007; Pipoly i sar., 2015). Kod žaba, poput obične krastače (*Bufo bufo*), primećen je pomeren odnos polova, pri čemu su mužjaci brojniji u odnosu na ženke, usled većeg mortaliteta i izostanka razmnožavanja tokom nekih godina kod ženki (Loman i Madsen, 2010). U prirodnim populacijama živorodnog guštera (*Zootoca vivipara*) su uglavnom zastupljenije ženke. Međutim, u populacijama u kojima preovladavaju mužjaci zabeležen je negativan uticaj na ženke, gde usled povećane agresije mužjaka nad odraslim ženkama dolazi do opadanja fekunditeta i preživljavanja ženki (Le Galliard i sar., 2005). Izražen negativan uticaj većeg udela mužjaka i sa time povećane agresije nad ženkama zabeležen je i kod šumske kornjače (*Testudo hermanni*) na ostrvu Golem Grad u Makedoniji (Golubović i sar., 2018). Ovo ukazuje na to da značajno pomeren odnos polova može dovesti do propadanja i izumiranja populacije (Le Galliard i sar., 2005; Rankin i Kokko, 2006).

Odnos polova u populaciji je bitan za procenu njenog stanja, jer utiče na ponašanje, izbor partnera, razmnožavanje i adaptivnu vrednost populacije (Székely i sar., 2014; Pipoly i sar., 2015). Kod populacija sa seksualnim razmnožavanjem, populacioni rast izražava se kao

funkcija razmnožavanja ženki, tako da je određivanje njihove zastupljenosti u populaciji bitno za procenu održivosti te populacije (Ranta i sar., 2006; Smith i Smith, 2012; Székely i sar., 2014). Međutim, i procena zastupljenosti mužjaka je bitna, zbog potencijalno značajnog uticaja povećanog udela mužjaka na dinamiku i opstanak populacija (Rankin i Kokko, 2006, 2007). Odnos polova u populaciji može uticati i na intenzitet seksualne selekcije. Na primer, kod šarke (*Vipera berus*), u slučaju male proporcije ženki u populaciji, dolazi do učestalijih borbi za ženke između mužjaka, što rezultuje intenzivnijom selekcijom za povećanje veličine tela kod mužjaka (Vitt i Caldwell, 2009).

#### **1.4. Fenotipska varijabilnost**

Fenotipska ekspresija različitih osobina menja se usled variranja sredinskih i/ili genetičkih i epigenetičkih faktora (Wagner i Altenberg, 1996; Willmore i sar., 2007). Ova sposobnost je evoluciono veoma značajna, jer omogućava nastanak adaptiranih fenotipova putem delovanja prirodne selekcije (Wagner i Altenberg, 1996; Willmore i sar., 2007). Nivo fenotipske varijabilnosti zavisi od uticaja dve grupe suprotstavljenih procesa: jednih, koji povećavaju varijabilnost (npr. sredinski uticaji, genetičke mutacije, i greške koje nastaju tokom razvića) i drugih, koji smanjuju varijabilnost putem regulatornih mehanizama kao što su kanalisnost i stabilnost razvića (Debat i David, 2001; Willmore i sar., 2007).

##### **1.4.1. Varijabilnost veličine tela kao odraz lokalnih sredinskih uslova**

Veličina tela utiče na strukturne i funkcionalne odlike organizama, tako da od nje zavise mnogi aspekti morfologije, fiziologije i ekologije životinja (Meiri, 2008; Smith i Smith, 2012). Kod gmizavaca se kao mera veličine tela najčešće koristi dužina tela, od vrha njuške do kloake (eng. *snout to vent length* – SVL) (Fairbairn i sar., 2007). Kod guštera, posle polnog sazrevanja, rast usporava sa povećanjem veličine tela i gotovo da prestaje pri velikoj starosti i veličini (Roitberg i Smirina, 2006).

Veličina tela je jedna od osobina životne istorije vrste, ali je takođe i faktor koji može uticati na druge osobine. Osobine životnih istorija su značajne u evolucionim istraživanjima, jer pokazuju kako prirodna selekcija utiče na aspekte adaptivne vrednosti (Brandt i Navas, 2011; Pincheira-Donoso i Meiri, 2013). Variranje mnogih osobina životnih istorija je usko povezano sa variranjem veličine tela. Na primer, kod guštera je primećeno da, u okviru vrste, sa povećanjem tela ženki može doći do povećanja veličine legla (Brandt i Navas, 2011), a takođe je zabeležena i visoka pozitivna korelacija dužine tela adultnih ženki i ukupne godišnje mase jaja (Adolph i Porter, 1993; Bauwens i Diaz-Uriarte, 1997).

Kod gmizavaca osobine životnih istorija variraju između vrsta i populacija, i tokom razvića pokazuju fenotipsku plastičnost u odnosu na promenljive sredinske faktore (Adolph i Porter, 1993; Brandt i Navas, 2011). Sredinski faktori koji utiču na veličinu tela mogu biti abiotički (poput geografske širine, nadmorske visine, temperature, aridnosti staništa i količine padavina) i biotički (npr. veličina tela pri rođenju, stopa rasta i druge osobine životnih istorija koje zavise od dostupnosti i raspodele resursa) (Montgomery i sar., 2003; Goodman i sar., 2013).

Klimatski gradijenti utiču na fiziologiju i ekologiju vrsta, tako da oni često uzrokuju pojavu geografskih klina u prostornom variranju veličine tela. Bergmanovo pravilo predviđa da se veličina tela povećava sa povećanjem geografske širine, tj. smanjenjem sredinske temperature. Usled potrebe da se održi toplota podešavanjem odnosa mase i površine tela, sa manjim odnosom površine i zapremine tela kod životinja, manji je i gubitak toplote u

hladnijim sredinama (Angilletta i sar., 2004; Pincheira-Donoso i Meiri, 2013). Klinalna promena veličine tela sa promenom geografske širine proučavana je kod mnogih endotermnih životinja. Primećeno je da se veličina tela kod većine sisara i ptica povećava sa povećanjem geografske širine (prati Bergmanovo pravilo). Međutim, zbog razlika u ponašanju i fiziologiji između endotermnih i ektotermnih životinja, veličina tela može pokazati drugačiji obrazac, a obrazac može i odsustvovati kod ektotermnih životinja (Olalla-Tárraga i sar., 2006; Olalla-Tárraga i Rodríguez, 2007; Cvetković i sar., 2009; Goodman i sar., 2013). Kod guštera i zmija je na intraspecijskom nivou primećeno da prate obrnuto Bergmanovo pravilo, tako da veće životinje žive na manjim geografskim širinama (u toplijim regionima) (Ashton i Feldman, 2003; Montgomery i sar., 2003; Olalla-Tárraga i sar., 2006; Goodman i sar., 2013). Međutim, kod njih su zabeleženi različiti obrasci: neke vrste prate Bergmanovo pravilo, neke prate obrnuto pravilo, a neke ne pokazuju korelaciju veličine tela i geografske širine (Oufiero i sar., 2011). Obrazac smanjenja veličine tela guštera sa povećanjem geografske širine može biti rezultat: kraćeg sezonskog perioda aktivnosti, uticaja odnosa površine i zapremine na usvajanje i gubitak toplote, ili smanjene primarne produkcije staništa i dostupnosti energije (Montgomery i sar., 2003). Kod guštera temperatura utiče na dužinu inkubacije jaja, tako da u toplijim sredinama kraće vreme inkubacije može produžiti sezonu aktivnosti mladunaca, omogućavajući im da dostignu veću veličinu tela pre ulaska u hibernaciju (Adolph i Porter, 1993). Manja veličina tela u hladnijim sredinama može biti rezultat selekcije za sposobnost bržeg zagrevanja, pa manje jединke u termalno dinamičnijim oblastima (npr. oblastima sa većim dnevnim fluktuacijama temperature) mogu preciznije kontrolisati telesnu temperaturu promenom ponašanja i povećati trajanje dnevne aktivnosti. Ovo može biti veoma značajno u oblastima sa izraženijim sezonskim promenama, gde resursi mogu biti oskudniji i gde produžen period aktivnosti može biti povoljniji za jединke u odnosu na period aktivnosti tokom dana kada je noć znatno duža od dana (Oufiero i sar., 2011).

Što se tiče povezanosti veličine tela guštera i nadmorske visine, postoje različita zapažanja. Kod nekih vrsta je primećeno povećanje tela sa povećanjem nadmorske visine, kod nekih se veličina tela smanjuje sa povećanjem nadmorske visine, a kod nekih ne postoji jasna povezanost veličine tela i nadmorske visine (Montgomery i sar., 2003; Roitberg i Smirina, 2006).

Kao alternativno objašnjenje za promenu veličine tela kod gmizavaca predloženo je „pravilo resursa”, koje podrazumeva da dostupnost (obilje) hrane, primarna produkcija i padavine utiču na klinalnost raspodele vrednosti veličine tela (Pincheira-Donoso i Meiri, 2013). Sredinska vlaga i obrazac padavina (kiše) mogu uticati na veličinu tela preko povezanosti sa termoregulacijom, sredinskom primarnom produkcijom i dostupnošću hrane (Adolph i Porter, 1993; Goodman i sar., 2013). Neka istraživanja su pokazala da je stopa rasta u prirodi ograničena količinom dostupne vode, pri čemu dolazi do povećanja veličine tela guštera sa smanjenjem aridnosti staništa (Montgomery i sar., 2003), dok u nekim slučajevima nisu bile zabeležene razlike u veličini tela između vlažnih i sušnih staništa (Lorenzon i sar., 1999). Uočena je i korelacija količine padavina sa veličinom tela ženki – tokom vlažnijih godina je dostupno više plena, tako da je povećana stopa rasta usled obilnije ishrane, pa su tokom tih godina reproduktivne ženke veće (Brandt i Navas, 2011). Takođe, kod nekih gmizavaca su primećene razlike u veličini tela između populacija koje su posledica razlika u dostupnosti hrane u tim populacijama, jer dostupnost i unos hrane ograničavaju stopu rasta i veličinu tela (Wikelski i Thom, 2000). Ova istraživanja podržavaju vezu između stope rasta i veličine tela sa produkcijom staništa, na koju pak utiču klimatski faktori (Brandt i Navas, 2011). U istraživanju Pincheira-Donoso i Meiri (2013) je primećeno da opseg temperatura, primarna produkcija i padavine širom areala posmatranih vrsta nisu konzistentno povezani sa promenama veličine tela u odnosu na ove faktore, ali da su faktori dostupnosti resursa bolji u predviđanju veličine tela (u odnosu na temperaturu).

#### 1.4.1.1. Kondicioni indeks

Fizičko stanje organizma utiče na sve aspekte života jedinke i ono se može koristiti kao indikator sredinskog stresa i kvaliteta staništa (Meylan i sar., 2002; Sztatecsny i Schabetsberger, 2005), uspešnosti preživljavanja (Civantos i Forsman, 2000), ulaganja u razmnožavanje i uspešnosti razmnožavanja (Aubret i sar., 2002; Reading, 2004). Za procenu stanja organizma mogu se koristiti različiti morfološki, biohemijski i fiziološki parametri (Speakman, 2001; Stevenson i Woods, 2006). Kako je fizičko stanje organizma povezano sa energetske zalihama jedinke, neka istraživanja koriste vrlo invazivne metode koje podrazumevaju žrtvovanje jedinki, kako bi se utvrdila količina njihovih masnih naslaga (Weatherhead i Brown, 1996; Waye i Mason, 2008). Kao alternativno (neinvazivno) rešenje koriste se procene na osnovu kondicionih indeksa, pa su kondicioni indeksi kao mera fizičkog stanja organizma našli široku primenu u ekološkim i evolucionim istraživanjima (Speakman, 2001; Stevenson i Woods, 2006; Peig i Green, 2009, 2010).

Kondicioni indeksi se najčešće izračunavaju kao odnos mase tela (eng. *body mass* – M) i neke linearne mere veličine tela, najčešće dužine tela (eng. *length* – L) (Speakman, 2001; Stevenson i Woods, 2006). U istraživanjima su dugo u upotrebi kondicioni indeksi sa jednostavnim odnosom mase i dužine tela, poput:  $M/L$ ,  $M/L^2$  – BMI (eng. *body mass index*) koji se koristi za procenu fizičkog stanja kod ljudi i  $M/L^3$  – Fultonov indeks koji se još uvek koristi u nekim ekološkim istraživanjima (Stevenson i Woods, 2006). U mnogim istraživanjima, zbog određenih prednosti u odnosu na druge kondicione indekse, koriste se rezidualni indeks – koji se izračunava pomoću reziduala iz linearne regresije mase na dužinu tela (pri čemu su masa i dužina najčešće logaritmovani) i skalirani indeks (eng. *scaled mass index* – SMI) (Green, 2001; Peig i Green, 2009, 2010; Băncilă i sar., 2010b).

#### 1.4.2. Kanalisnost i (ne)stabilnost razvića fenotipa

Kanalisnost razvića predstavlja sposobnost fenotipa da ostane konzistentan uprkos sredinskim i genetičkim smetnjama. Može se podeliti na sredinsku i genetičku kanalisnost. Genetička kanalisnost je proces koji smanjuje efekte izazvane mutacijama i rekombinacijama, dok se sredinsko kanalisanje odnosi na neosetljivost ili otpornost fenotipa na sredinske uticaje (Flatt, 2005; Willmore i sar., 2007). Kanalisnost se ispoljava kao fenotipska varijabilnost na među-individualnom nivou. Ona odražava razlike u sposobnosti karakteristika jedinki da prate predeterminisanu razvojnu putanju pod različitim sredinskim i genetičkim okolnostima (Hallgrímsson i sar., 2002; Willmore i sar., 2007).

Stabilnost razvića (eng. *developmental stability* – DS) nekog organizma predstavlja sposobnost genotipa da pod određenim sredinskim i genetičkim okolnostima proizvede „idealni” fenotip (Debat i David, 2001). Stabilnost razvića održava grupa molekularnih mehanizama koji ograničavaju fenotipske efekte malih slučajnih odstupanja u razviću („razvojnog šuma”), tako da, iako do ovih odstupanja dolazi, ona se ne ispoljavaju na morfološkom nivou (Palmer, 1994; Klingenberg, 2003; Willmore i sar., 2007). Za razliku od kanalisnosti razvića koja smanjuje uticaj variranja spoljašnje sredine i ispoljava se na među-individualnom nivou, razvojna stabilnost se kvantifikuje vrednošću unutar-individualnog variranja, jer ispravlja potencijalne efekte razvojnog šuma koji nastaje unutar jedinke (Willmore i sar., 2007). Nasuprot stabilnosti razvića, termin nestabilnost razvića (eng. *developmental instability* – DI) odnosi se na osjetljivost organizma na prisustvo razvojnog šuma i predstavlja nepravilnosti u razviću koje se manifestuju kao suptilne morfološke razlike između homologih, bilateralno simetričnih karakteristika organizma (Klingenberg, 2003; Graham i sar., 2010).

Takođe, bitno je napomenuti da na strukturu fenotipske varijabilnosti utiče i morfološka integracija. Morfološka integracija je međusobna povezanost grupa osobina neke jedinke, do koje dolazi zbog zajedničke funkcije tih osobina ili njihovih zajedničkih razvojnih putanja (Hallgrímsson i sar., 2002; Klingenberg, 2008). Ona može doprineti većoj stabilnosti razvića, jer se veća stabilnost očekuje kod morfoloških osobina koje su integrisane (Hallgrímsson i sar., 2002; Willmore i sar., 2007).

#### *1.4.2.1. Uticaj stresa na stabilnost razvića fenotipa*

Definicija stresa se razlikuje u zavisnosti od oblasti biologije u okviru koje se stres proučava (fiziologija, ekologija, evolucionarna biologija), a takođe i od biološkog nivoa organizacije na kojem se istraživanja vrše (molekuli, organizmi, populacije) (Koehn i Bayne, 1989; Bijlsma i Loeschcke, 2005). U evolucionoj biologiji stres se definiše kao smanjenje adaptivne vrednosti organizma u izmenjenim uslovima životne sredine (Bijlsma i Loeschcke, 2005). Kako je u prirodi uglavnom onemogućeno dostizanje maksimalne adaptivne vrednosti usled neprestanog delovanja stresa slabijeg ili jačeg intenziteta, definicija stresa je modifikovana. Zbog toga se pod stresnim uslovima podrazumevaju oni usled čijeg delovanja dolazi do drastičnog smanjenja preživljavanja i reprodukcije, i time ugrožava opstanak organizma ili populacije (Hoffmann i Parsons, 1991). Bitno je istaći da stres nije samo odlika stresora, već stresni efekti u velikoj meri zavise i od organizma (biološke komponente) na koji deluju, pa su stres i njegov intenzitet najčešće specifični za vrste ili populacije (Hoffmann i Parsons, 1991; Bijlsma i Loeschcke, 2005).

Prema poreklu stres se može podeliti na spoljašnji (sredinski stres) i unutrašnji (genetički stres). Sredinski stres može biti abiotički (promena temperature, klimatskih faktora, hemijskih komponenti) i biotički (uticaj kompeticije, parazita, patogena, ili predatora) (Qualls i Andrews, 1999; Lindgren i Laurila, 2005; Coors i De Meester, 2008; Clinchy i sar., 2013). Stresni faktori mogu delovati pojedinačno ili u međusobnoj interakciji, tako da organizam čija je adaptivna vrednost smanjena pod dejstvom nekog od abiotičkih stresora može biti podložniji uticaju biotičkih stresora ili obrnuto (Bijlsma i Loeschcke, 2005; Coors i De Meester, 2008). Pod genetičkim stresom se podrazumevaju promene koje mogu nastati usled mutacija, hibridizacije, smanjene heterozigotnosti, ukrštanja u srodstvu i slično (Bijlsma i sar., 2000; Pertoldi i sar., 2006).

U sredinama koje nisu stresne za organizme, usled funkcionisanja mehanizama koji su odgovorni za kanalanost i stabilnost razvića, dolazi do akumuliranja genetičkih promena koje se ne ispoljavaju na fenotipskom nivou (Flatt, 2005; Willmore i sar., 2007). Pod stresnim okolnostima, efikasnost ovih mehanizama je najčešće smanjena, što može dovesti do ispoljavanja prethodno akumulirane genetičke varijabilnosti i do povećanja stope mutacija, čime se povećava fenotipska varijabilnost na koju može delovati prirodna selekcija (Gibson i Dworkin, 2004; Flatt, 2005; Schlichting, 2008). Ovo ukazuje na to da stres i njegovi efekti imaju veoma značajnu ulogu u evoluciji, jer utiču na genetičku strukturu populacija, gde novonastala ili novootkrivena fenotipska i genetička varijabilnost mogu omogućiti delovanje prirodne selekcije i dovesti do adaptacija na izmenjene uslove sredine (Badyaev, 2005; Bijlsma i Loeschcke, 2005).

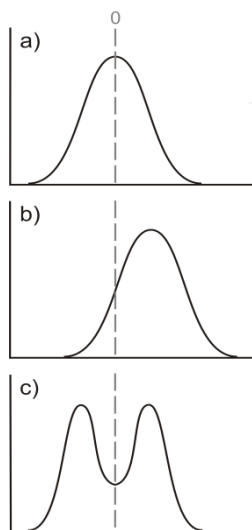
#### *1.4.2.2. Fluktuirajuća asimetrija*

Simetrija je morfološka karakteristika organizama koja je pogodna za istraživanja fenotipske varijabilnosti. Kičmenjaci najčešće imaju bilateralnu simetriju, koja se odlikuje prisustvom parnih delova, sa leve i desne strane središnje ose tela (Graham i sar., 2010).

Pretpostavlja se da se idealno simetrični organizmi razvijaju u konstantnim genetičkim i sredinskim uslovima, tako da svako odstupanje od idealne simetrije morfoloških struktura može da pruži uvid u biološke procese koji su do njega doveli (Klingenberg, 2003; Graham i sar., 2010).

Kako su leva i desna strana bilateralno simetričnog organizma kopije iste strukture koje su pod uticajem istog genoma i čije se razviće odvija u istim spoljašnjim uslovima, pretpostavlja se da su male fenotipske razlike koje se mogu javiti između dve strane posledica razvojnog šuma. Ovakva mala slučajna odstupanja od idealne simetrije bilateralno simetričnih osobina organizma predstavljaju fluktuirajuću asimetriju (eng. *fluctuating asymmetry* – FA), koja se često koristi kao mera nestabilnosti razvića (Klingenberg, 2003; Palmer i Strobeck, 2003; Willmore i sar., 2007; Graham i sar., 2010). Fluktuirajuća asimetrija predstavlja razliku između desne i leve strane bilateralno simetričnih osobina organizma; za nju je karakteristična normalna raspodela vrednosti i srednja vrednost odstupanja od simetrije jednaka nuli (Palmer i Strobeck, 1992; Palmer, 1994).

Fluktuirajuća asimetrija predstavlja samo jednu od teorijski mogućih distribucija razlika desne i leve strane kod bilateralno simetričnih osobina. Druge dve moguće distribucije su direkciona asimetrija i antisimetrija (Palmer, 1994; Palmer i Strobeck, 2003). Direkciona asimetrija (eng. *directional asymmetry* – DA) obično ima normalnu raspodelu, ali se srednja vrednost odstupanja od simetrije razlikuje od nule, tako da je raspodela pomeren na levu ili desnu stranu. Kod antisimetrije (eng. *antisymmetry* – AS) distribucija odstupa od normalnosti i najčešće je bimodalna, a srednja vrednost odstupanja od simetrije se kreće oko nule (Grafik 1). Direkciona asimetrija i antisimetrija imaju i genetičku i negenetičku osnovu, pa se zbog toga ne mogu koristiti za procenu nestabilnosti razvića (Palmer, 1994; Klingenberg, 2003; Palmer i Strobeck, 2003).



**Grafik 1.** Statističke raspodele koje opisuju različite tipove odstupanja od simetrije: a) fluktuirajuća asimetrija, b) direkciona asimetrija, c) antisimetrija. (Jelena Ćorović; modifikovano iz Palmer, 1994).

U konzervacionoj biologiji bitno je identifikovati populacije koje su pod stresom pre nego što dođe do smanjenja adaptivne vrednosti jedinki i do nepovratnog narušavanja demografske strukture populacija. Primena mnogih indikatora koji detektuju poremećaje molekularnih i morfoloških karakteristika je obično dugotrajna i skupa, zbog čega je nastala potreba za jednostavnijim, bržim i jeftinijim metodama. Zbog povezanosti sa stabilnošću razvića (koja se može smatrati komponentom adaptivne vrednosti) analiza fluktuirajuće asimetrije se primenjuje kao osetljiv i brz metod za rano detektovanje oštećenja populacija ili

jedinki nastalih pod delovanjem stresa (Lens i sar., 2002; Graham i sar., 2010; Beasley i sar., 2013).

Stresni faktori životne sredine mogu povećati razvojnu nestabilnost preko povećanja razvojnog šuma ili smanjenjem razvojne stabilnosti. Ova dva procesa imaju suprotne pravce delovanja, i od njihovog uzajamnog delovanja zavisi i nivo fluktuirajuće asimetrije (Palmer, 1994; Klingenberg, 2003). Sa povećanjem intenziteta stresa raste nestabilnost razvića organizma i nivo fluktuirajuće asimetrije. Povećanje nivoa fluktuirajuće asimetrije morfoloških karakteristika u stresnim uslovima su pokazale mnoge naučne studije (Graham i sar., 2010; Beasley i sar., 2013; Lazić i sar., 2013). Međutim, postoje i brojni primeri u kojima nije potvrđen uticaj stresnih faktora životne sredine na stabilnost razvića, odnosno na vrednost indeksa fluktuirajuće asimetrije (Bjorksten i sar., 2000; Crnobrnja-Isailović i sar., 2005; Cárcamo i sar., 2008). Iako postoje ovi različiti rezultati, fluktuirajuća asimetrija se uz dodatnu pažnju pri odabiru karakteristika za testiranje smatra validnim indikatorom razvojne nestabilnosti prouzrokovane stresom (Lens i sar., 2002; Graham i sar., 2010; Beasley i sar., 2013).

## 1.5. Termalna biologija i gubitak vode iz tela

Gmizavci predstavljaju pogodne model sisteme za proučavanje različitih evolucionih fenomena. Kao ektotermni organizmi, oni imaju specifičnu fiziologiju koja je u velikoj meri zavisna od promena u termalnoj komponenti staništa (Huey, 1982; Vitt i Caldwell, 2009; Meiri i sar., 2013). Prema Arnoldu (1987), vrste unutar porodice pravih guštera (Lacertidae) koje naseljavaju Evropu se ne razlikuju mnogo u pogledu ishrane, obrazaca aktivnosti i termoregulatornog ponašanja. Međutim, imajući u vidu značajne razlike u veličini i geografskoj poziciji njihovih areala, neki istraživači smatraju da različite vrste guštera različito koriste termalne i hidričke komponente staništa (Monasterio i sar., 2009; Osojnik i sar., 2013; Ortega i sar., 2016a; Sagonas i sar., 2017).

### 1.5.1. Termoregulacija

Kod gmizavaca, kao bitna adaptacija na variranje sredinskih temperatura razvilo se termoregulatorno ponašanje. Termoregulacija im omogućava da u promenljivim uslovima sredine dođu do hrane, da se razmnožavaju ili da izbegnu predatore. Na taj način termoregulacija indirektno utiče na adaptivnu vrednost, menjajući fiziološki, reproduktivni i ekološki učinak vrste (Huey, 1982; Adolph i Porter, 1993; Angilletta, 2009). Mnoga istraživanja su pokazala da gušteri mogu da regulišu svoju telesnu temperaturu u odnosu na različite sredinske uslove promenom ponašanja, vremena aktivnosti ili odabirom pogodnih mikrostaništa (Bauwens i sar., 1996; Díaz i Cabezas-Díaz, 2004; Ortega i Pérez-Mellado, 2016). Termoregulatorno ponašanje prilagođeno je uslovima na staništu koje vrsta naseljava, ali zavisi i od fiziologije vrste (Huey, 1982; Angilletta, 2009). Na primer, rasprostranjenje roda *Iberolacerta* je nakon poslednje glacijacije ostalo ograničeno na planinske vrhove, usled specifične ekofiziologije zbog koje su ovi gušteri bolje adaptirani na hladne klimatske uslove, za razliku od vrsta roda *Podarcis* kojima odgovaraju više temperature (Crochet i sar., 2004; Monasterio i sar., 2009; Ortega i sar., 2016a; b).

Uticaj sredinskih temperatura može biti drugačiji na granicama areala usled problema sa kojima se susreću periferne populacije (detaljnije u poglavlju 1.1.2.1), poput smanjene mogućnosti za adaptiranje na lokalne uslove sredine i pomeranje areala (Bridle i Vines, 2007; Sexton i sar., 2009). Za klimatske promene se predviđa da će izmeniti obrazac temperature i vlažnosti staništa (ona će postati toplija i suvlja), što će uticati na vrste i njihov odnos sa

staništem (Sinervo i sar., 2010; Huey i sar., 2012; Meiri i sar., 2013). Iako neke vrste imaju potencijal za adaptaciju i pomeranje areala, ove promene mogu biti pogubne za vrste sa ograničenom disperzivnošću ili fiziološkim ograničenjima (Araújo i sar., 2006; Sinervo i sar., 2010; Le Galliard i sar., 2012; Ortega i sar., 2016a). Stoga, poznavanje termoregulatornog ponašanja guštera u perifernim populacijama može biti bitan korak u predviđanju rizika od izumiranja lokalnih populacija (Sinervo i sar., 2010; Foufopoulos i sar., 2011; Lara-Reséndiz i sar., 2015). Proučavanje termoregulacije kod guštera omogućeno je protokolom koji su ustanovili Hertz i sar. (1993). Ovaj protokol se intenzivno koristi u termalnoj ekologiji i primenjen je na velikom broju vrsta guštera, kako bi se: odredio tip termoregulacije (da li je termoregulacija aktivna ili pasivna), procenila tačnost i efikasnost termoregulacije i procenio termalni kvalitet staništa (Díaz, 1997; Monasterio i sar., 2009; Pafilis i sar., 2016; Sagonas i sar., 2017; Ćorović i Crnobrnja-Isailović, 2018).

### 1.5.2. Odavanje vode iz tela

Za opstanak u terestričnoj sredini su veoma bitni mehanizmi koji ograničavaju gubitak vode iz tela, pri čemu intenzitet gubitka vode u velikoj meri zavisi od temperature i vlažnosti staništa (Mautz, 1982; Vitt i Caldwell, 2009; Dupoué i sar., 2015). Mnoge studije su potvrdile da je vlažnost staništa bitan sredinski faktor i da je njena interakcija sa temperaturom od presudnog uticaja na obrasce aktivnosti, kao i na rasprostranjenje terestričnih gmizavaca (Daltry i sar., 1998; Carneiro i sar., 2015, 2017; Kearney i sar., 2018).

Gmizavci mogu gubiti vodu iz tela preko urina i fecesa, ali se za razmatranje i poređenje stepena gubitka vode uglavnom koristi gubitak vode isparavanjem (eng. *evaporative water loss* – EWL), preko površine kože, respiratornih puteva i preko očne membrane (Mautz, 1982; Kearney i sar., 2018). Otpornost na gubitak vode isparavanjem se može utvrditi eksperimentalnim putem, u kontrolisanim uslovima, pri čemu se gubitak vode meri gubitkom u težini. Pretpostavka je da je gubitak u težini, u odsustvu defekacije, posledica gubitka vode isparavanjem i metaboličke razmene gasova (koja je obično zanemarljiva) (Mautz, 1982). Pomoću ovih merenja se može proceniti kapacitet otpornosti jedinki na gubitak vode, i na osnovu toga utvrditi da li postoje razlike između populacija ili vrsta (Carneiro i sar., 2015, 2017; Ferreira i sar., 2016; Sannolo i sar., 2018). Interspecijske razlike u stepenu gubitka vode mogu ukazati na postojanje adaptacija specifičnih za vrstu koje im omogućavaju ili ograničavaju preživljavanje na određenom staništu. Ove informacije mogu biti veoma korisne prilikom procene stepena ugoženosti vrste usled klimatskih promena i prilikom planiranja konzervacionih mera (García-Muñoz i Carretero, 2013; Kearney i sar., 2013, 2018; Urban i sar., 2016).



## 2. CILJEVI

Predmet ove disertacije je utvrđivanje opsega varijabilnosti odabranih morfoloških i fizioloških osobina šumskog guštera na teritoriji Srbije, poređenje nivoa sredinskog stresa u perifernim i centralnim populacijama uporednom analizom nivoa fluktuirajuće asimetrije i vrednosti populacionih parametara, te prepoznavanje sredinskih parametara koji ograničavaju dalje širenje areala šumskog guštera na zapad i sprečavaju povezivanje postojećih populacija na teritoriji Srbije. Dobijeni rezultati doprineće preciznijem određivanju konzervacionih strategija za očuvanje ove vrste.

Osnovni ciljevi ove doktorske disertacije su:

- Razmatranje potencijalnog rasprostranjenja šumskog guštera na teritoriji Republike Srbije na osnovu prikupljenih podataka o prisustvu vrste;
- utvrđivanje i uporedna analiza odlika (gustina, uzrasna struktura i odnos polova u adultnom delu populacije) analiziranih populacija i njihovih staništa (tip staništa, ekspozicija, nagib terena, pokrovnost, sredinske temperature, vlaga);
- utvrđivanje nivoa fluktuirajuće asimetrije odabranih osobina spoljašnje morfologije i kondicionog indeksa mase kao indikatora sredinskog stresa na uzorku adultnih jedinki iz populacija šumskog guštera u Srbiji koje obuhvataju i one na zapadnoj granici areala vrste;
- utvrđivanje opsega vrednosti telesnih i operativnih temperatura u prirodi, kao i preferiranih telesnih temperatura i tolerancije na gubitak vlage u eksperimentalnim uslovima kod adultnih jedinki šumskog guštera iz odabranih populacija na teritoriji Srbije.

### 3. MATERIJAL I METODE

#### 3.1. Objekat istraživanja – šumski gušter (*Darevskia praticola*)

Kavkaski gušteri stena, rod *Darevskia* (Arribas, 1997), su mali gmizavci koji uglavnom borave na kamenitim staništima zapadne Azije. Rod je veoma raznolik i ubraja 25 vrsta (ili 27, zavisno od autora). Takav diverzitet je zaista veliki za ne-tropske gmizavce, pogotovo kada se uzme u obzir da većina vrsta roda *Darevskia* ima veoma ograničen areal – 16 biseksualnih vrsta i sedam partenogenetskih vrsta žive samo na teritoriji Kavkaza (Arnold i sar., 2007; Tarkhnishvili, 2012). Jedino se areal šumskog guštera (*Darevskia praticola*, Eversmann, 1834) prostire do jugoistočne Evrope (Balkanskog poluostrva), gde je jedini predstavnik svog roda.

##### 3.1.1. Klasifikacija u okviru vrste *Darevskia praticola*

Taksonomija unutar *Darevskia praticola* (*sensu lato*) se uglavnom zasnivala na karakteristikama folidoze (broja parova pločica na bradi i za njih spojenih parova pločica), pri čemu su pretežno istraživane populacije sa Kavkaza (Ljubisavljević i sar., 2006; Tuniyev i sar., 2011). Izvršeno je nekoliko revizija, kako bi se pojasnila zamršena taksonomska situacija u okviru vrste (Tuniyev i sar., 2011, 2013, sa referencama). Istraživanja su identifikovala četiri taksona. Nominalna podvrsta (*Darevskia praticola praticola*) nalazi se na severoistočnom Kavkazu i Zakavkazju (Ljubisavljević i sar., 2006; Tuniyev i sar., 2011). *Darevskia praticola pontica* (Lantz i Cyren, 1919) nalazi se na severozapadnom Kavkazu, Rumuniji i na Balkanu (u Srbiji, Bugarskoj, Grčkoj i turskoj Trakiji) (Ljubisavljević i sar., 2006; Tuniyev i sar., 2011). *Darevskia praticola hungarica* (Sobolevsky, 1930) je opisana sa transilvanijskih Alpa u Rumuniji, ali je odbačena kao takson i sinonimizirana sa *D. p. pontica* (Ljubisavljević i sar., 2006; Tuniyev i sar., 2011). Tuniyev i sar. (2011) su opisali podvrstu *D. praticola hyrcanica* (Tuniyev, Doronin, Kidov i Tuniyev, 2011), sa ograničenim arealom koji obuhvata planine na jugoistoku Azerbejdžana i severu Irana. Nedavno je opisana i podvrsta *D. praticola loriensis* (Tuniyev, Doronin, Tuniyev, Aghasyan, Kidov i Aghasyan, 2013) iz Jermenije (Tuniyev i sar., 2013). Balkanske populacije su trenutno sinonimizirane sa *D. p. pontica* sa Kavkaza (Ljubisavljević i sar., 2006; Tuniyev i sar., 2011). Međutim, zbog česte pojave homoplazija u folidozi kod lacertida, i novijih filogenetskih istraživanja koja ukazuju da populacije iz istočnog i zapadnog dela areala odgovaraju udaljenim evolucionim jedinicama, neki autori predlažu da bi balkanske populacije trebalo da se posmatraju zasebno (Freitas i sar., 2016). Ova disertacija rađena je isključivo na balkanskim populacijama, ali je zbog neslaganja u taksonomiji odlučeno da se za ime vrste koristi ili latinsko ime vrste – *Darevskia praticola* (*sensu lato*) ili narodni naziv – šumski gušter.

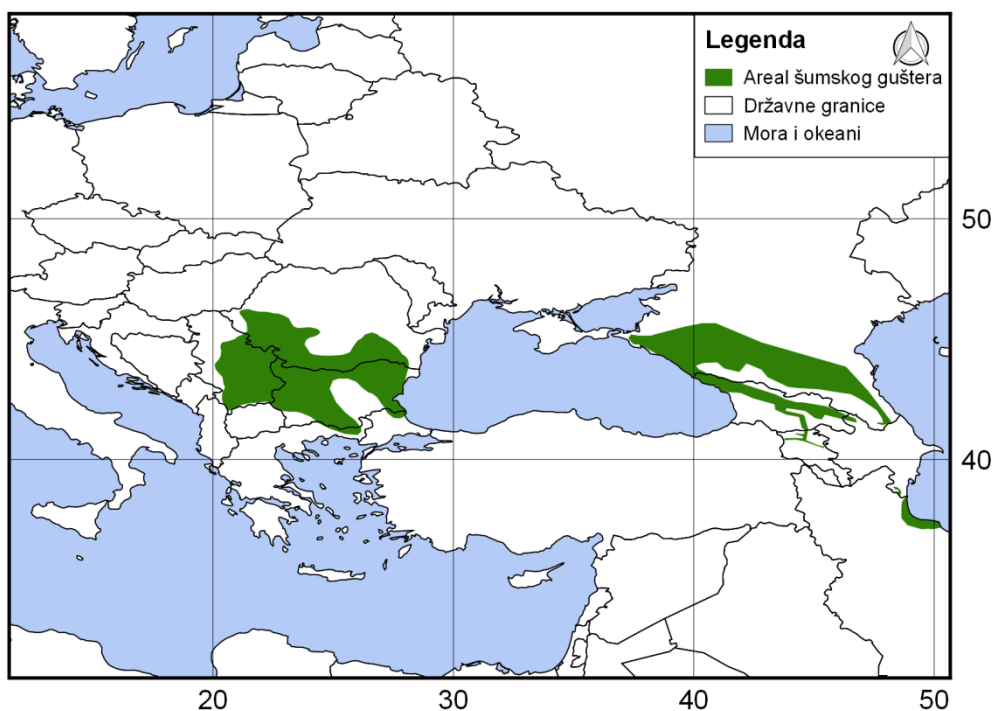
##### 3.1.2. Odlike vrste *Darevskia praticola*

Šumski gušter (*Darevskia praticola*, Eversmann, 1834) pripada grupi malih lacertida (Arnold, 2004). Dužina tela (SVL) adultnih jedinki je oko 6,5 cm, dok je rep oko dva puta duži. Ženke su krupnije od mužjaka. Dorzalna strana tela je svetlo braon boje sa uočljivom tamnom prugom duž kičmenog stuba. Lateralne strane su tamnije. Boja ventralne strane varira od svetlo žute do izrazito žute (u sezoni parenja), dok je grleni region beo (Arnold, 2004) (Slika 1). Parenje se dešava od aprila do maja, polaganje jaja je u junu, dok se mladi legu u julu. Ženke dostižu polnu zrelost pri dužini tela od 49,5 mm. U toku godine se produkuje jedno leglo, sa prosekom od 6 jaja (između 4-8) (Ljubisavljević i sar., 2008).



**Slika 1.** Šumski gušter (*Darevskia praticola*). Foto: J. Ćorović

Areal šumskog guštera je disjunktan i podeljen na istočni (oblast Kavkaza) i zapadni deo (zapadna i jugozapadna Rumunija, veći deo Bugarske, severoistočna Grčka, evropski deo Turske i Srbija) (Agasyan i sar., 2009; Sillero i sar., 2014) (Slika 2). U evropskom delu areala rasprostranjenje šumskog guštera je diskontinuirano, u vidu većeg broja izolovanih populacija (Ćorović i sar., 2018, sa referencama). Zapadni deo areala šumskog guštera završava se na teritoriji Srbije (Urošević i sar., 2015; Ćorović i sar., 2018) tako da se na tom području nalaze kako periferne populacije (zapadna granica evropskog dela areala) tako i one koje se nalaze bliže centru evropskog dela areala vrste.



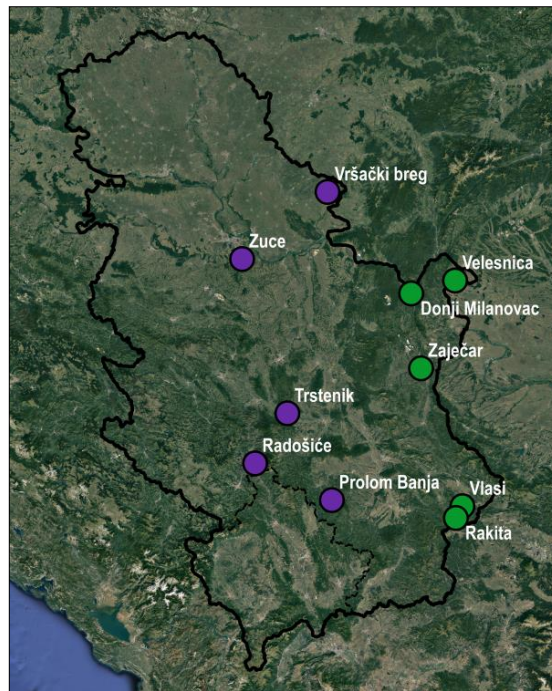
**Slika 2.** Mapa distribucije šumskog guštera (*Darevskia praticola*).  
Preuzeto i modifikovano sa Internet strane: <https://www.iucnredlist.org>

Za razliku od većine predstavnika roda *Darevskia*, koji su saksikolni (borave na kamenju), šumski gušter uglavnom provodi vreme na površini zemljišta, među šumskom steljom. Javlja se na brdovitim staništima, najčešće u širokolisnim šumama, a može se naći i na vlažnim livadama i čistinama u šumi ili na ivicama šume, gde preferira vlažnija mikrostaništa (Arnold, 2004; Agasyan i sar., 2009). Zabeležena je povezanost šumskog guštera sa hrastovim šumama (*Quercus* sp.) i mešovitim šumama hrasta sa bukvom (*Fagus sylvatica*) (Radovanović, 1951; Darevsky, 1997; Arnold, 2004). Šume u kojima se najčešće nalazi su otvorene, sa dobro razvijenim spratom zeljaste vegetacije, pri čemu izgleda da izbegava suve šume (Strijbosch i sar., 1989; Gherghel i sar., 2011; Stojanov i sar., 2011; Gaceu i Josan, 2013). U njima često postoje nadzemne vode (poput potoka), a primećeno je da tokom leta gušteri migriraju bliže ovim potocima ili vlažnim šumskim udolinama (Biserkov i sar., 2007; Gherghel i sar., 2011; Stojanov i sar., 2011; Gaceu i Josan, 2013). Takođe, u slučajevima deforestacije i gubitka staništa, šumski gušter može i dalje biti prisutan na određenom lokalitetu, u vegetacionom pojasu oko potoka ili kanala za navodnjavanje koji im obezbeđuju travnatu vegetaciju i potrebnu vlagu (Covaciu-Marcov i sar., 2009b). Smatra se da je šumski gušter termofilna vrsta (Petrov, 2007; Iftime i sar., 2008; Covaciu-Marcov i sar., 2009a) koja se često nalazi na vlažnijim i zasenčenijim staništima u poređenju sa drugim malim lacertidama (Arnold, 1987; Strijbosch i sar., 1989; Darevsky, 1997; Covaciu-Marcov i sar., 2009b). Međutim, na terenu je zabeleženo da njegova aktivnost može značajno opasti (ili potpuno prestati) tokom veoma toplih dana. Zbog toga, šumski gušter predstavlja interesantan objekat za proučavanje evolucionih ograničenja u pogledu sposobnosti adaptivnog odgovora na variranje temperature i vlage u okruženju.

Brojnost šumskog guštera je u opadanju u većem delu njegovog areala (Agasyan i sar., 2009). On je pod zaštitom nekoliko međunarodnih zakonskih akata: Regulacionog Saveta EC No. 338/97 i Bernske Konvencije (Aneks III). U Srbiji se nalazi na Uredbi o proglašenju i zaštiti strogo zaštićenih i zaštićenih biljnih i životinjskih vrsta i gljiva (Aneks I). Na globalnoj IUCN crvenoj listi vrsta je u kategoriji – Skoro ugrožena (Near threatened, NT) (Agasyan i sar., 2009). Evropska IUCN crvena lista gmizavaca (Cox i Temple, 2009), takođe navodi šumskog guštera kao Skoro ugroženu vrstu (NT), ali bi njen stepen ugroženosti trebalo revidirati, zbog izraženog gubitka staništa i potencijalne izmene taksonomskog statusa (Covaciu-Marcov i sar., 2009b; Gherghel i sar., 2011; Ćorović i sar., 2018). U Crvenoj knjizi gmizavaca Srbije nacionalna kategorija ugroženosti šumskog guštera po IUCN kriterijumima je NT – B1ab (iii, iv), a po DEŽI kriterijumima je Ugrožena (Endangered, EN) (Tomović i sar., 2015).

### **3.2. Područje istraživanja i lokaliteti**

Istraživanje je vršeno na teritoriji Republike Srbije i trajalo je od 2014. do 2019. godine. Deset lokaliteta je bilo raspoređeno tako da obuhvate rasprostriranje vrste širom države. Oni su bili podeljeni u dve grupe – pet centralnih (Donji Milanovac, Velesnica, Zaječar, Vlasi i Rakita) i pet perifernih lokaliteta (Vršački breg, Zuce, Trstenik, Radošiće i Prolom Banja), u zavisnosti od toga gde se populacije nalaze u odnosu na centralni deo rasprostriranja vrste na Balkanu (jugoistok Rumunije i istok Srbije) (Slika 3).



**Slika 3.** Lokaliteti na području Republike Srbije gde su vršena istraživanja šumskog guštera (*Darevskia praticola*). Populacije koje se nalaze bliže centralnom delu areala vrste su obeležene zelenom, dok su periferne populacije naznačene ljubičastom bojom.

### 3.2.1. Centralne populacije

#### 3.2.1.1. Lokalitet Đerdap, Donji Milanovac

Lokalitet se nalazi na teritoriji grada Donji Milanovac (N44,4495278°, E22,1448889°, 244 m nadmorske visine). U pitanju je istočno eksponirana otvorena i svetla hrastova šuma (sa *Quercus cerris* i *Q. frainetto*) sa dobro razvijenom zeljastom vegetacijom u prizemnom spratu (Slika 4). Nagib terena varira od 5° do 15°, ali najveći deo lokaliteta ima nagib između 5° i 10°. Šire područje odlikuju fragmenti hrastovih šuma, izdvojeni livadama i oranicama. Od ostalih vrsta gmizavaca na lokalitetu su zabeleženi: *Ablepharus kitaibelii*, *Anguis fragilis*, *Coronella austriaca*, *Dolichophis caspius*, *Lacerta viridis*, *Natrix natrix*, *Podarcis muralis*, *Testudo hermanni* i *Vipera ammodytes*.



**Slika 4.** Donji Milanovac – šuma i okolno područje. Foto: J. Čorović



### 3.2.1.2. Lokalitet Velesnica

Lokalitet je severoistočno eksponirana, otvorena, svetla hrastova šuma (sa *Quercus cerris* i *Q. frainetto*) sa dobro razvijenom zeljastom vegetacijom u prizemnom spratu (Slika 5). Šuma se nalazi blizu Dunava, kod sela Velesnica (opština Kladovo) (N44,536417°, E22,558889°, 53 m nadmorske visine). Ovo je lokalitet sa najmanjom nadmorskom visinom. Nagib terena je između 5° i 10°. Od ostalih vrsta gmizavaca na lokalitetu su zabeleženi: *Ablepharus kitaibelii*, *Dolichophis caspius*, *Lacerta viridis*, *Podarcis muralis* i *Testudo hermanni*.



**Slika 5.** Velesnica – šuma i pogled sa površine na Dunav. Foto: J. Ćorović

### 3.2.1.3. Lokalitet Zaječar

Lokalitet je severoistočno eksponirana, mešovita, svetla, pretežno hrastova šuma (sa *Quercus cerris* i *Q. frainetto*) (Slika 6). Nalazi se na putu između Zaječara i sela Nikoličevo (N43,943194°, E22,237889°, 269 m nadmorske visine). Teren je ravan, sa nagibom manjim od 5°. Na ovom lokalitetu je brojnost šumskog guštera bila veoma mala. Od ostalih vrsta gmizavaca na lokalitetu su zabeleženi: *Ablepharus kitaibelii*, *Anguis fragilis*, *Coronella austriaca*, *Lacerta viridis*, *Natrix natrix*, *Podarcis muralis* i *Testudo hermanni*.



**Slika 6.** Zaječar – šuma (proleće 2014 i proleće 2017). Foto: J. Ćorović



### 3.2.1.4. Lokalitet Rakita

Lokalitet je jugoistočno eksponirana livada okružena veoma gustim i nepristupačnim, mešovitim šikarama, sa malo hrasta (uglavnom *Quercus cerris*). Lokalitet se nalazi u selu Rakita (opština Babušnica) (N42,918167°, E22,566611°, 785 m nadmorske visine) (Slika 7). Teren je izrazito strm, sa nagibom terena između 20° i 25°. U ovom kraju je nekada bilo razvijeno stočarstvo, tako da su brda bila uglavnom pod pašnjacima, koji su sada sukcesijom prešli u stadijum šikara. Šumski gušter se može naći na livadi i uz samu ivicu livade, ali je brojnost veoma mala. Takođe, ovo je lokalitet sa najvećom nadmorskom visinom (od posećenih lokaliteta). Od ostalih vrsta gmizavaca na lokalitetu su zabeleženi: *Ablepharus kitaibelii*, *Anguis fragilis*, *Lacerta viridis*, *Natrix natrix*, *Podarcis muralis* i *Zamenis longissimus*.



**Slika 7.** Rakita – livada tokom dve sezone (proleće i leto). Foto: J. Ćorović

### 3.2.1.5. Lokalitet Vlasi

Lokalitet čine jugoistočno eksponirane livade okružene uglavnom grabovom šikarom (*Carpinus betulus*) (Slika 8), sa pojedinačnim primercima *Quercus cerris* i *Q. frainetto*. Livade se nalaze u selu Vlasi (opština Pirot) (N42,999383°, E22,628111°, 573 m nadmorske visine). Teren je strm, sa nagibom između 15° i 20°. Od ostalih vrsta gmizavaca su zabeleženi: *Ablepharus kitaibelii*, *Coronella austriaca*, *Lacerta viridis*, *Natrix natrix*, *Podarcis muralis*, *Vipera ammodytes* i *Zamenis longissimus*.



**Slika 8.** Vlasi – livadice na lokalitetu. Foto: J. Ćorović

### 3.2.2. Periferne populacije

#### 3.2.2.1. Lokalitet Vršački breg

Lokalitet je jugoistočno eksponirana, tamna šuma na Vršačkim planinama (N45,129056°, E21,355139°, 360 m nadmorske visine) (Slika 9). Ova šuma se najviše razlikuje po sastavu drveća u odnosu na druge lokalitete. U njoj dominiraju hrast kitnjak (*Quercus petrea*) i lipa (*Tilia platyphyllos*), a nema hrastova *Quercus cerris* i *Q. frainetto* (u čijim šumama se najčešće nalazi šumski gušter). Nagib terena je između 10° i 15°. Od ostalih vrsta gmizavaca na lokalitetu su zabeleženi: *Anguis fragilis*, *Coronella austriaca*, *Lacerta viridis*, *Podarcis muralis* i *Vipera berus* (na širem lokalitetu, nije zabeležena na površini u okviru koje su gušteri sakupljani).



**Slika 9.** Vršački breg – šuma tokom dve sezone (proleće i jesen). Foto: J. Ćorović

#### 3.2.2.2. Lokalitet Zuce

Lokalitet je severoistočno eksponirana, mešovita, svetla, pretežno hrastova šuma (sa *Quercus cerris* i *Q. frainetto*) u kojoj se nalaze dva potoka i malo veštačko jezero (Slika 10). Šuma se nalazi na padinama Avale u selu Zuce, nadomak Beograda (N44,680972°, E20,549667°, 249 m nadmorske visine). Nagib terena nije veliki i uglavnom je između 5° i 10°. Ono što ga karakteriše je najintenzivnija fragmentacija staništa, koja je rezultat blizine Beograda i širenja naselja i obradivih površina u njegovoj okolini. Na njemu su srednje godišnje temperature veće, a godišnja količina padavina manja u odnosu na lokalitete koji se nalaze istočnije, tj. bliže centralnom delu areala vrste na Balkanu (npr. Donji Milanovac i Velesnica) (Ćorović i Crnobrnja-Isailović, 2018). Od ostalih vrsta gmizavaca na lokalitetu (uključujući i jezero) su zabeleženi: *Ablepharus kitaibelii*, *Anguis fragilis*, *Dolichophis caspius*, *Emys orbicularis*, *Lacerta viridis*, *Natrix natrix*, *Natrix tessellata*, *Podarcis muralis* i *Zamenis longissimus*.





**Slika 10.** Zuce – šuma i jezero u šumi. Foto: J. Ćorović

### 3.2.2.3. Lokalitet Radošiće

Lokalitet je južno eksponirana livada u selu Radošiće (opština Raška) (N43,294250°, E20,672583°, 561 m nadmorske visine) (Slika 11). Šumski gušter se na ovom lokalitetu može naći na livadi i na ivicama fragmenata šume oko livada. Ovi fragmeniti su degradirani, veoma gusti i mračni, i od hrastova se u njima može naći uglavnom cer (*Quercus cerris*). Teren je prilično ravan i nagib je uglavnom manji od 5°. Od ostalih vrsta gmizavaca na lokalitetu su zabeleženi: *Ablepharus kitaibelii*, *Lacerta viridis*, *Natrix natrix*, *Podarcis muralis*, *Testudo hermanni* i *Vipera ammodytes*.



**Slika 11.** Radošiće – livade i okolni pejzaž. Foto: J. Ćorović

### 3.2.2.4. Lokalitet Trstenik

Lokalitet je istočno eksponirana otvorena, svetla, hrastova šuma, sačinjena većinski od kitnjaka (*Quercus frainetto*), ali ima i pojedinačnih stabala *Q. cerris* i *Q. petrea*. Šuma se nalazi u selu Grabovac (opština Trstenik) (N43,636806°, E20,976778°, 314 m nadmorske visine) (Slika 12). Nagib terena varira od 5° do 15°, ali najveći deo lokaliteta ima nagib između 5° i 10°. Od ostalih vrsta gmizavaca na lokalitetu su zabeleženi: *Anguis fragilis*, *Lacerta viridis*, *Podarcis muralis*, *Testudo hermanni* i *Vipera ammodytes*.





**Slika 12.** Trstenik – šuma tokom dve sezone (proleće i jesen). Foto: J. Ćorović

### 3.2.2.5. Lokalitet Prolom Banja

Lokalitet je severoistočno eksponirana, otvorena, svetla hrastova šuma (sa *Quercus cerris* i *Q. frainetto*) u okolini Prolom Banje (N43,041333°, E21,396333°, 694 m nadmorske visine) (Slika 13). Šumskog guštera ima i na ivicama šume koja je degradirana i čine je livade i pojedinačna mala stabla gloga (*Crataegus monogyna*) i divlje kruške (*Pyrus pyraeaster*). Nagib terena je između 5° i 10°. Od ostalih vrsta gmizavaca na lokalitetu su zabeleženi: *Ablepharus kitaibelii*, *Anguis fragilis*, *Dolichophis caspius*, *Lacerta viridis*, *Natrix natrix*, *Podarcis muralis*, *Testudo hermanni* i *Vipera ammodytes*.



**Slika 13.** Prolom Banja – šuma i ivica šume. Foto: J. Ćorović

## 3.3. Prikupljanje i obrada podataka

### 3.3.1. Modeliranje ekološke niše

#### 3.3.1.1. Podaci o distribuciji šumskog guštera

Podaci o distribuciji šumskog guštera prikupljeni su za ceo zapadni deo areala vrste, koji uključuje Balkansko poluostrvo sa Rumunijom. Korišćen je veliki broj literaturnih podataka: za Rumuniju (Cogălniceanu i sar., 2013, sa referencama; Gaceu i Josan, 2013; Bogdan i sar., 2014; Freitas i sar., 2016), Bugarsku (Beshkov i Nanev, 2006; Petrov i sar., 2006; Stojanov i

sar., 2011; Lukanov i Tzankov, 2016; Naumov i sar., 2016; Tzankov i Slavchev, 2016), Srbiju (Urošević i sar., 2015, sa referencama; Freitas i sar., 2016), Trakiju (Turska) i Grčku (Eiselt, 1970; Helmer i sar., 1988; Ljubisavljević i sar., 2006; Freitas i sar., 2016). Svi nalazi su georeferencirani u programu QGIS (QGIS Development Team, 2009), provereno je da li postoje greške, a njihova geografska pozicija je dovedena na najprecizniji mogući lokalitet ukoliko je to bilo moguće. Literaturni podaci su dopunjeni terenskim nalazima vrste u periodu od 2010. do 2016. godine.

### 3.3.1.2. Sredinski parametri za modeliranje

Kao set promenljivih za opisivanje ekološke niše šumskog guštera korišćena su tri tipa sredinskih slojeva: klimatski, vegetacioni i topografski. Za predstavljanje klime korišćene su BioClim promenljive u rezoluciji od 1 km (Hijmans i sar., 2005). Za predstavljanje vegetacionog pokrivača (prvenstveno šuma) korišćen je sloj *Vegetation Continuous Fields* (VCF) iz 2015 (Sexton i sar., 2013). Topografija je predstavljena pomoću nadmorske visine, nagiba terena, i ekspozicije koja je data kao „istočnost” i „severnost”. Topografske promenljive su dobijene iz digitalne rasterske baze nadmorskih visina u rezoluciji od 30 m (EEA 2013). Pre analiza su svi slojevi podešeni da odgovaraju istom koordinatnom sistemu tj. EPSG:3035 projekciji.

### 3.3.2. Karakteristike staništa i sredinski parametri

Na svakom lokalitetu je zabeležen tip staništa (šuma, ivica šume ili livada), a za šumska staništa su zabeležene i dominantne vrste drveća. Takođe, beležene su i druge vrste gmizavaca na lokalitetima. Pomoću GPS uređaja određena je ekspozicija terena. U programu QGIS je iz digitalne rasterske baze nadmorskih visina u rezoluciji od 30 m (EEA 2013) dobijen grafički prikaz nagiba terena i na osnovu rasporeda koordinata nalaza (raspoređenih preko tog prikaza) izračunat je prosečan nagib terena na lokalitetima.

Na deset odabranih lokaliteta su pomoću *data logger* uređaja zabeleženi sledeći parametri: variranje temperature na staništu, variranje vlage na staništu i variranje temperature nastanka rose, tj. tačke rose (eng. *dew point temperature*). Tačka rose je ona temperatura pri kojoj dolazi do potpune zasićenosti neke zapremine vazduha vodenom parom (relativna vlažnost vazduha je 100%) (Smith i Smith, 2012). *Data logger* uređaj je postavljan na površinu zemljišta, tako da bude istočno eksponiran i zaklonjen od direktnog sunčevog zračenja. Merenja su rađena na svakom lokalitetu tokom jednog sunčanog i vedrog dana tokom proleća, najčešće u periodu od 09:30 h do 18:00 h, kako bi se pokrio period aktivnosti šumskog guštera.

### 3.3.3. Odlike populacija i populacioni parametri

Za prikupljanje odlika populacija i populacionih parametara prvobitno je planiran obilazak deset opisanih lokaliteta po dva puta tokom iste godine – u proleće i u jesen, ali je naknadno utvrđeno da je proleće jedino povoljno godišnje doba za prikupljanje svih planiranih podataka. Takođe, zbog promenljivog obrasca aktivnosti šumskog guštera, kao i količine vremena potrebne za prikupljanje dodatnih podataka za disertaciju (uzorkovanje i merenje jedinki za potrebe morfometrijske i drugih analiza) a pod logistički nepovoljnim uslovima (nepredvidljive fluktuacije meteoroloških parametara), nije bilo moguće na najadekvatniji način realizovati sve planirane zadatke na svim lokalitetima. Populacioni podaci koji su sakupljeni pod istim uslovima na svim ili na jednom broju lokaliteta su

upoređeni. Tako dobijeni rezultati predstavljeni su kao polazna osnova za buduću sveobuhvatnu populacionu analizu šumskog guštera na području Srbije.

#### *3.3.3.1. Sakupljanje populacionih podataka na terenu*

U prikupljanju podataka učestvovalo je od jednog do tri istraživača, jer nije bilo uvek moguće angažovati isti broj istraživača. Prikupljanje podataka je rađeno tokom toplih i sunčanih dana, jer je tada veća vidljivost i aktivnost guštera (Ljubisavljević i sar., 2008), a takođe je odstranjen uticaj kiše i hladnoće na aktivnost.

#### *3.3.3.2. Procena gustine analiziranih populacija*

Za procenu gustine populacije primenjena je metoda linijskog transekt (eng. *line transect* – LT), po uzoru na Sutherland (2000). Zbog logističkih ograničenja na istom lokalitetu rađen je samo jedan transekt, i to istog dana kada i sakupljanje podataka za procenu uzrasne strukture populacije i odnosa polova. Linijski transekt (LT) rađen je u 13:00 h duž linije od 121 m i beležen je broj uočenih jedinki 1,5 m levo i desno od transektne linije. Kada su dva ili više istraživača učestvovali u transektu, išli su u istom smeru ali je razmak između transektnih linija bio 3 m.

#### *3.3.3.3. Kvantifikovanje uzrasne strukture analiziranih populacija*

Procena uzrasne strukture populacija rađena je istog dana kada i procena gustine analiziranih populacija, ali od 09:00 h do 13:00 h. Za procenu je primenjena metoda vremenski ograničenog sakupljanja (eng. *time constrained search* – TCS), po uzoru na Rosen i Lowe (1996). Istraživači su se kretali zajedno u istom smeru i vizuelno određivali i beležili status jedinki – adulti, subadulti i juvenilne jedinke.

Zbog nemogućnosti utvrđivanja preciznog uzrasta jedinki tokom brojanja i nedovoljno preciznog razlikovanja subadultnih od juvenilnih jedinki u nekim slučajevima, potpuna uzrasna struktura populacije nije mogla biti sagledana, ali je prikazan udeo adultnih jedinki u ukupnom broju jedinki zabeleženih tokom TCS-a.

#### *3.3.3.4. Izračunavanje odnosa polova u adultnom delu populacije*

Procena odnosa polova u adultnom delu populacije je takođe rađena od 09:00 h do 13:00 h, metodom vremenski ograničenog sakupljanja (TCS). Odnos polova u adultnom delu populacije računat je kao udeo mužjaka u ukupnom broju adultnih jedinki te populacije koje su zabeležene tokom TCS-a. Tako računat, odnos polova se kretao između 0 (samo su ženke prikupljene tokom uzorkovanja) i 1 (samo su mužjaci utvrđeni u uzorku), a optimalni odnos polova (podjednak broj mužjaka i ženki u uzorku) bio je 0,5.

### **3.3.4. Fenotipska varijabilnost**

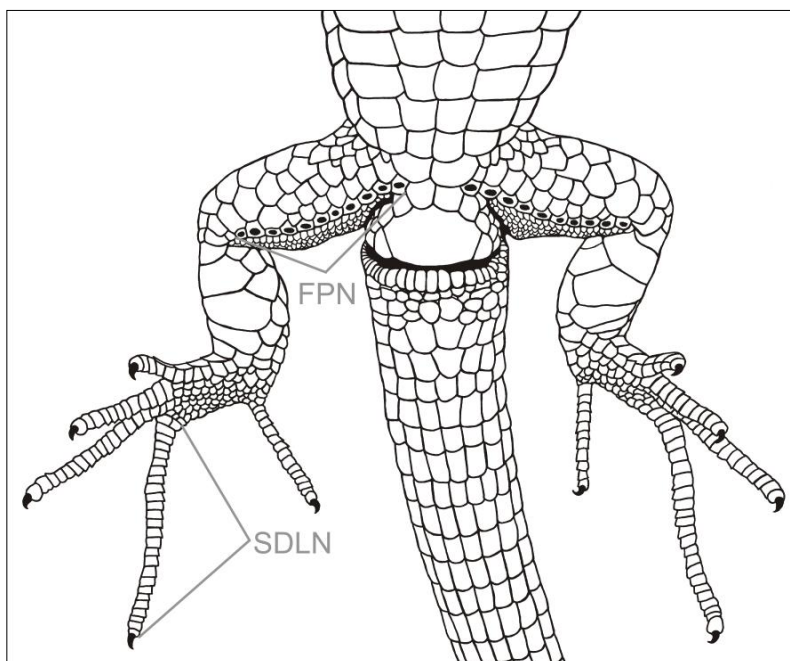
Tokom vremenski ograničenog sakupljanja (TCS) su po principu slučajnosti prikupljane adultne jedinke za morfometrijske analize. Jedinke sa SVL preko 45 mm za mužjake i preko 49 mm za ženke su računane kao odrasle (Ljubisavljević i sar., 2008). Takođe, vizuelnom inspekcijom određivan je njihov pol (prisustvo hemipenisa, zadebljala osnova repa i izražene femoralne pore su odlike adultnih mužjaka, dok adultne ženke imaju „kruškast” oblik tela i slabo izražene femoralne pore).



Sakupljanje podataka za ovaj deo istraživanja je zbog geografske rasprostranjenosti i logističkih ograničenja trajalo od 2014. do 2018. godine. Tokom ovog perioda je na osam lokaliteta (Donji Milanovac, Prolom Banja, Radošiće, Trstenik, Velesnica, Vlasi, Vršački breg i Zuce) izmeren uzorak od po oko 20 adultnih jedinki mužjaka i 20 adultnih ženki šumskog guštera (ukupno 339 jedinki). Na lokalitetima Rakita i Zaječar, zbog veoma malog broja uočenih jedinki na staništu, nije sakupljen statistički zadovoljavajući uzorak, pa su u analizama sa tih lokaliteta korišćeni samo sredinski i pojedini populacioni parametri.

#### 3.3.4.1. Kvantifikacija bilateralnih merističkih karakteristika

Femoralne pore (FPN) i subdigitalne lamele (SDLN) na četvrtom prstu zadnjih ekstremiteta (Slika 14) su fotografisane na levoj i desnoj strani tela pomoću digitalnog fotoaparata (Canon PowerShot G12). Navedene bilateralne morfološke karakteristike (FPN i SDLN) su po dva puta prebrojane sa fotografija, za svaku jedinku, sa razmakom od nekoliko dana između prvog i drugog brojanja i sa nasumičnim redosledom jedinki kako bi se osigurala nezavisnost brojanja (po uzoru na Lazić i sar., 2013).



**Slika 14.** Analizirane morfološke karakteristike (FPN – femoralne pore i SDLN – subdigitalne lamele). Autor: J. Ćorović

#### 3.3.4.2. Veličina tela i kondicioni indeks

Za ove analize korišćene su mere 339 jedinki šumskog guštera, sakupljenih na osam lokaliteta (oko 20 mužjaka i 20 ženki po lokalitetu, osim u selu Zuce, sa po 30 jedinki po polu). Masa tela i SVL su izmerene za svaku jedinku kako bi se izračunale vrednosti kondicionog indeksa (videti poglavlje 3.4.4.2).

### 3.3.5. Termalna biologija

#### 3.3.5.1. Terenska procedura

Uzorkovanje na terenu rađeno je tokom tri uzastopna sunčana dana, 15, 16. i 17. aprila 2015. godine, od 09:00 do 17:00 h, što obuhvata period dnevne aktivnosti šumskog guštera. Eksperimentalna površina je bila na delu hrastove šume (od oko 1 ha) u selu Zuce, na obroncima Avale (N44,681250°, E20,550083°, 230 m nadmorske visine; videti poglavlje 3.2.2.2).

#### 3.3.5.2. Analize temperatura

Za protokol koji se koristi u termalnoj biologiji, koji su ustanovili Hertz i sar. (1993) potrebne su tri grupe temperatura:  $T_b$  – telesne temperature aktivnih životinja na terenu,  $T_e$  – sredinske operativne temperature (temperature modela koje simuliraju odgovor životinja koje ne vrše termoregulaciju) i  $T_{pref}$  – preferirane telesne temperature (temperature guštera u laboratorijskom termalnom gradijentu, koje oni odabiraju u odsustvu drugih ekoloških ograničenja), koje se obično opisuju pomoću opsega temperatura –  $T_{set}$ . Podaci o  $T_b$  i  $T_e$  su istovremeno sakupljeni na terenu, kako bi se obezbedili isti opšti temperaturni uslovi kako za guštere, tako i za modele, radi kasnijeg poređenja.

##### *Telesne temperature*

Aktivni odrasli šumski gušteri su hvatani rukama ili pomoću omčice ( $N = 53$ ). Određen im je pol na osnovu oblika tela, veličine femoralnih pora i prisustva/odsustva hemipenisa, izmerena im je dužina tela (SVL) i težina. Telesne temperature ( $T_b$ ) su merene kloakalno, najviše do 10 sekundi po hvatanju guštera, pomoću digitalnog termometra (Dostmann digital Einstich-Thermometer TFA) sa preciznošću od  $\pm 0.1^\circ\text{C}$ . Praćena je procedura koju su dali Vasconcelos i sar. 2012.

##### *Operativne temperature*

Podaci o operativnim temperaturama dobijeni su pomoću modela – šupljih bakarnih cevčica (dužina = 5 cm, prečnik = 1 cm), zapušeni na oba kraja sintetičkim čepovima, pri čemu sa jedne strane na čepu postoji mali otvor, kako bi mogla da se očita temperatura pomoću sonde termometra. Ovi modeli su korišćeni u istraživanjima, kako bi se procenile operativne temperature dostupne gušterima, jer se pokazalo da imaju termalne karakteristike (stepen zagrevanja i hlađenja) slične gušterima (Díaz, 1997; Monasterio i sar., 2009; Zamora-Camacho i sar., 2013). Nasumično je postavljeno 30 bakarnih modela (pojedinačno numerisanih), duž transekata na eksperimentalnoj površini, tako da im je „ventralna” stana bila u kontaktu sa podlogom. Svakog dana bio je novi raspored modela. Temperature svih modela beležene su na svakih sat vremena. Tokom svakog merenja, beleženo je vreme, temperatura modela, izloženost suncu (sunce, mešovita senka i senka). Kako se izloženost modela menjala tokom dana usled promenljive senke u šumi, ona je beležena na svakih sat vremena, i kasnije su na osnovu izloženosti modeli grupisani za analize.

##### *Preferirane telesne temperature*

Ovi podaci su eksperimentalno izmereni početkom juna 2014. godine. Gušteri su sakupljeni sa iste lokacije u selu Zuce (videti poglavlje 3.2.2.2) na kojoj su rađeni prethodno opisani eksperimenti (telesne i operativne temperature). Prateći proceduru opisanu od strane Carretero i sar. (2005) i Veríssimo i Carretero (2009), kako bi se izbegao uticaj

reproduktivnog statusa i stadijuma razvića na telesne temperature, hvatani su samo odrasli mužjaci ( $N = 19$ ). Po istoj proceduri je ovaj eksperiment ponovljen u maju 2018. i maju 2019. godine kako bi se proverilo da li postoji promena u  $T_{pref}$  i  $T_{set}$  između godina. Nakon eksperimenata, gušteri su vraćeni na lokalitet na kojem su uhvaćeni.

Gušteri su pre eksperimenta bili smešteni u zasebne kutije (ne duže od tri dana) sa stalno dostupnom hranom i vodom. Izmerena im je dužina tela (SVL) i težina pre eksperimenta. Svaki gušter je individualno bio izložen foto-termalnom gradijentu između 20 i 45°C, koji je proizvodila infracrvena lampa od 150 W, fiksirana na jednoj strani terarijuma (150 × 50 × 50 cm) (Veríssimo i Carretero, 2009). Lampe su paljene u 07:00 h, gušteri su stavljani u terarijum u 08:00 h, a prvo merenje je vršeno u 09:00 h, tako da su gušteri imali sat vremena za navikavanje pre početka eksperimenta (Carretero i sar., 2005). Preferirane telesne temperature ( $T_{pref}$ ) merene su na svakih sat vremena u periodu od 09:00 do 17:00 h. Mere su uzimane kloakalno, pomoću digitalnog termometra, najviše do 10 sekundi od hvatanja jedinke, kako bi se smanjio prenos toplote od istraživačeve ruke (Veríssimo i Carretero, 2009).

Termalni gradijent je beležen na sat vremena tokom trajanja eksperimenta, na tri mesta u terarijumu (na obe strane i u sredini), radi praćenja postojanosti eksperimentalnih uslova. Odabrani opseg temperatura ( $T_{set}$ ) je procenjen kao centralnih 50% od svih telesnih temperatura izmerenih u termalnom gradijentu ( $T_{pref}$ ). Vrednosti  $T_{set}$  čine gornja granica  $T_{set}$  i donja granica  $T_{set}$ , koje se izračunavaju kao srednja vrednost pojedinačno dobijenih vrednosti za prvi kvartil (vrednost na 25% uzorka) za donju granicu, i trećeg kvartila (vrednost na 75% uzorka) za gornju granicu, između kojih se nalazi 50% uzorka (Hertz i sar., 1993).

### 3.3.5.3. Indeksi termoregulacije

Termoregulatorna sposobnost guštera procenjena je na osnovu indeksa predloženih od strane Hertz i sar. (1993): tačnost termoregulacije ( $\bar{d}_b$ ), termalni kvalitet staništa ( $\bar{d}_e$ ) i efikasnost termoregulacije ( $E$ ).

Tačnost termoregulacije ( $\bar{d}_b$ ) se izračunava kao srednja vrednost apsolutnih odstupanja  $T_b$  od najbliže vrednosti  $T_{set}$  ( $d_b = (T_b - \text{gornja granica } T_{set})$  za  $T_b$  vrednosti iznad  $T_{set}$ ,  $d_b = (\text{donja granica } T_{set} - T_b)$  za  $T_b$  vrednosti ispod  $T_{set}$  i  $d_b = 0$  za  $T_b$  vrednosti koje su u okviru  $T_{set}$ ). Ovo znači da što je niži  $\bar{d}_b$ , veća je tačnost termoregulacije.

Termalni kvalitet staništa ( $\bar{d}_e$ ) se procenjuje na sličan kao i tačnost termoregulacije, koristeći vrednosti  $T_e$  umesto  $T_b$ . Niža vrednost  $\bar{d}_e$  ukazuje na viši termalni kvalitet staništa.

Efikasnost termoregulacije se izračunava pomoću jednačine:  $E = 1 - (\bar{d}_b/\bar{d}_e)$ . Kada gušteri precizno termoregulišu ( $\bar{d}_b \ll \bar{d}_e$ ) vrednost indeksa  $E$  se približava jedinici, a kada gušteri ne regulišu temperaturu i biraju mikrostaništa nasumično u svom okruženju (ponašaju se kao termokonformeri),  $\bar{d}_b$  će biti sličan  $\bar{d}_e$ , i  $E$  će biti bliže nuli. Pomoću dodatnog indeksa efikasnosti termoragulacije ( $\bar{d}_e - \bar{d}_b$ ) predloženog od strane Blouin-Demers i Weatherhead (2001) izbegava se problem koji nastaje kada različite kombinacije  $\bar{d}_b/\bar{d}_e$  daju istu vrednost  $E$ . Veličina razlike ( $\bar{d}_e - \bar{d}_b$ ) je mera koliko jedinke odstupa od termokonformizma. Kada jedinke aktivno termoregulišu ovaj indeks ima pozitivne vrednosti, vrednost je nula kada su jedinke potpuno termokonformeri, a negativne vrednosti opisuju jedinke koje aktivno izbegavaju termalno pogodna staništa (videti Blouin-Demers i Weatherhead, 2001, 2002).

### 3.3.6. Gubitak vode iz tela isparavanjem

#### 3.3.6.1. Eksperiment gubitka vode isparavanjem

Eksperiment gubitka vode isparavanjem (eng. *evaporative water loss* – EWL) rađen je na odraslim mužjacima šumskog guštera ( $N = 10$ ), uhvaćenim tokom reproduktivne sezone, u maju 2019. godine, na lokalitetu u selu Zuce (videti poglavlje 3.2.2.2). Gušterima je izmerena dužina tela pomičnim merilom preciznosti 0,01 mm i težina tela do preciznosti od  $\pm 0,001$  g. Ovom prilikom je po istom protokolu (opisanom u delu 3.3.5) ponovljen eksperiment sa termalnim gradijentom, kako bi se proverilo da li postoji promena u  $T_{pref}$  i  $T_{set}$  između godina. Jedinke su pre eksperimenata držane u zasebnim kutijama sa stalno dostupnom hranom i vodom. Posle kratkog perioda aklimatizacije (1-2 dana) gušteri su prvo podvrgnuti termalnom eksperimentu, pa onda eksperimentu gubitka vode, u uzastopnim danima (po ugledu na Osojnik i sar., 2013; Carneiro i sar., 2015, 2017). Tokom dana kada je rađen termalni eksperiment jedinke nisu hranjene, a od završetka ovog eksperimenta do sutrašnjeg dana im je bila dostupna samo voda. Ovako su gušteri mogli da nadoknade gubitak vode, a da pritom bude sprečena defekacija, koja bi mogla da utiče na rezultate merenja gubitka vode. Nakon eksperimenata gušteri su imali period oporavka, davana im je hrana i voda, nakon čega su vraćeni na lokalitet sa kojeg su sakupljeni.

Tokom eksperimenta gubitka vode pojedinačni gušteri bili su smešteni u neprozirnim plastičnim kutijama ( $12 \times 7 \times 8$  cm) sa perforiranim poklopcem i dnom, kako bi bila obezbeđena cirkulacija vazduha i vlage. Ispod svake kutije sa gušterom, nalazila se dodatna kutija sa silika gelom (5 g) koji je održavao nižu relativnu vlažnost vazduha u kutiji sa gušterom. Po četiri kutije sa gušterima bile su smeštene u većoj zatvorenoj kutiji ( $40 \times 30 \times 19$  cm) i kojoj se nalazio i apsorber vlage (od kalcijum-hlorida). Apсорber vlage je korišćen kako bi se smanjila relativna vlažnost vazduha i kako bi se ona održavala u granicama potrebnim za eksperiment (20-30%). Vlažnost vazduha i temperatura u kutiji su praćeni tokom celog eksperimenta digitalnim meračem vlage i temperature. Temperatura eksperimentalne sobe je bila podešena na  $24^{\circ}\text{C}$ , jer je ona blizu donje temperaturne granice za aktivnost kod većine lacertidnih guštera (Castilla i sar., 1999), tako da je na toj temperaturi smanjena aktivnost i stres životinja u kutijama, a ipak nije narušen gubitak vode isparavanjem. Eksperiment je rađen od 09:00 do 17:00 h. Mase pojedinačnih kutija sa gušterima (bez donje kutije sa silika gelom) su merene na sat vremena, analitičkom vagom do  $\pm 0,001$  g preciznosti i one su ubrzo potom vraćane nazad u eksperiment (po protokolu koji su dali Carneiro i sar., 2015, 2017). Mase guštera tokom eksperimenta su izračunate tako što su od ovih bruto masa (gušter sa kutijom) oduzete odgovarajuće vrednosti pojedinačno izmerenih masa praznih kutija (koje su bile numerisane i izmerene pre početka eksperimenta, do preciznosti od  $\pm 0,001$  g). Pre analiza sa dobijenim podacima, provereno je da li postoje greške u merenju ili vrednosti koje značajno odstupaju (eng. *outlier*). U merenjima nije bilo nepravilnosti, tako da su sve jedinke i merenja korišćeni u analizi.

#### 3.3.6.2. Indeksi relativnog gubitka vode isparavanjem

Pomoću ovih podataka izračunate su dve mere relativnog gubitka vode: akumulativni i trenutni gubitak vode.

Akumulativni gubitak vode (eng. *accumulative evaporative water loss* –  $EWL_a$ ) pruža uvid u to koliki je ukupni gubitak vode tokom eksperimenta i izračunava se za svaki sat eksperimenta (od 10:00 do 17:00 h) po sledećoj formuli:  $EWL_a = [(W_0 - W_n)/W_0] \cdot 100$ . Poslednjim merenjem dobija se vrednost ukupnog gubitka vode –  $EWL_t$ . Vrednost  $W_0$  je



početna masa, pre početka eksperimenta (u 09:00 h),  $W_n$  je masa u određenom trenutku merenja (na sat vremena, od 10:00 do 17:00). Formula je na kraju pomnožena sa 100, kako bi dobijene vrednosti bile u procentima.

Trenutni gubitak vode (eng. *instantaneous evaporative water loss* –  $EWL_i$ ) pokazuje gubitak vode između dva uzastopna merenja, i pomoću njega može da se prati da li je trend gubitka vode promenljiv ili konstantan tokom trajanja eksperimenta. Trenutni gubitak vode se izračunava po formuli:  $EWL_i = [(W_n - W_{n+1})/W_0]*100$ . Vrednost  $W_0$  je početna masa, pre početka eksperimenta (u 09:00 h),  $W_n$  je masa u određenom trenutku merenja (na sat vremena, od 10:00 do 17:00). Formula je na kraju pomnožena sa 100, kako bi dobijene vrednosti bile u procentima.

### 3.4. Statistička obrada podataka

#### 3.4.1. Izrada modela ekološke niše

Modeliranje ekološke niše rađeno je pomoću Maxent algoritma, koji su razvili Phillips i sar. (2004). On se pokazao kao dobar u slučajevima kada nisu dostupni podaci o odsustvu vrste i ima dobru moć predviđanja u slučajevima kada je dostupan mali broj geografskih nalaza vrste (Elith i sar., 2006; Phillips i Dudík, 2008; Wisz i sar., 2008). Maxent poredi podatke o prisustvu vrste (tačke prisustva) u odnosu na nasumično odabrane prostorne koordinate u okviru istraživanog regiona (pozadinske tačke). Maxent je uspešno primenjen kod drugih vrsta guštera sa fragmentisanim i malobrojnim nalazima (de Pous i sar., 2011; Ahmadzadeh i sar., 2013). Radi dobijanja boljih modela, Maxent 3.4.1 (Phillips i sar., 2017) je korišćen u okviru R 3.3.3 statističkog softera sa *dismo* paketom (R Development Core Team, 2008). Rasterski proračuni su rađeni u programu R, pomoću paketa *raster*, a finalne mape su obrađene u programu QGIS 2.18.3 (QGIS Development Team, 2009).

Nalazi stariji od 20 godina su odstranjeni iz analiza, kako bi se dobila predstava ekološke niše koja je zasnovana na sadašnjoj distribuciji šumskog guštera. Preostali podaci su prečišćeni izbacivanjem dupliranih koordinata. Kako prisustvo vrste nije ujednačeno beleženo širom istraživanog regiona, morala je da se odstrani pristrasnost uzorkovanja iz modela (Phillips i sar., 2009; Boria i sar., 2014; Fourcade i sar., 2014). Za ovo je korišćena metoda pod-uzorkovanja pomoću paketa *spThin* (Aiello-Lammens i sar., 2015). Time su zadržane samo one koordinate koje se nalaze na određenoj udaljenosti jedna od druge. Preostali nalazi su prečišćeni tako da po svakoj rasterskoj ćeliji bude najviše jedan nalaz, dok su ostali nalazi kasnije upotrebljeni kao nezavisni set podataka za testiranje modela (test tačke). Za pozadinske podatke korišćeno je 10000 nasumično odabranih tačaka udaljenih do 50 km od tačaka nalaza vrste.

Kompleksnost modela kontrolisana je pomoću *ENMeval* paketa u programu R (Muscarella i sar., 2014). Ovaj paket pravi seriju modela koristeći različite vrednosti regularizacije i klase osobina, poredi ih pomoću AIC vrednosti i omogućava odabir najpodesnijeg modela (Warren i Seifert, 2011). Posle AIC selekcionne procedure, za podešavanje modela u *Dismo* paketu su korišćene sve tačke, dok su test tačke korišćene za nezavisnu procenu, računanjem  $AUC_{Train}$  i  $AUC_{Test}$  vrednosti (Phillips i Dudík, 2008).

Kako bi podaci bili bolje iskorišćeni napravljena su dva modela ekološke niše. Model niske rezolucije je napravljen korišćenjem promenljivih iz BioClim baze u rezoluciji od 1 km (*spThin* distanca = 10 km). Model visoke rezolucije napravljen je pomoću slojeva u rezoluciji od oko 30 m i tačaka prisustva preciznosti do 30 m (*spThin* distanca = 1 km). S druge strane očekuje se da model visoke rezolucije prikaže detaljnije ekološke podatke o vrsti usled velike

rezolucije vegetacionih i topografskih promenljivih, na uštrb veličine uzorka. Usled tehničkih ograničenja računara nije bilo moguće odraditi ENMeval analizu na modelu visoke rezolucije, tako da su korišćeni parametri dobijeni na osnovu AIC vrednosti modela niže rezolucije. Naposljetku je korišćen D indeks (predloženo od strane Warren i sar., 2008) kako bi se uporedila sličnost modela u različitim rezolucijama. Vrednosti ovog indeksa se kreću od 0 (za potpuno različite ekološke niše) do 1 (za identične ekološke niše).

Kako bi se utvrdilo koje promenljive mogu da objasne distribuciju šumskog guštera korišćeni su Maxent tabela doprinosa promenljivih i rezultati *jackknife* analize. Najbitnije promenljive značajno doprinose modelu, pokazuju visoke vrednosti značajnosti pri permutacijama, imaju veliki doprinos u *jackknife* analizama kada se koriste pojedinačno i značajno smanjuju učinak modela kada se odstrane iz njega. Naposljetku, na osnovu kriva odgovora procenjen je odgovor vrste na one sredinske promenljive koje su se pokazale kao značajne prilikom izrade modela.

### 3.4.2. Analiza karakteristika staništa i sredinskih parametara

Kako bi se utvrdile odlike staništa populacija i njihove potencijalne razlike (između pojedinačnih populacija ili tipova populacija) urađene su analize karakteristika staništa i sredinskih parametara. Za analize su korišćeni sledeći faktori – tip populacije (centralna ili periferna), pojedinačne populacije nazvane po lokalitetima na kojima se nalaze (u daljem tekstu – populacija), tip staništa, ekspozicija, nadmorska visina, nagib terena, broj vrsta gmizavaca na lokalitetu i broj predatorskih vrsta gmizavaca na lokalitetu, a od sredinskih parametara – temperatura na staništu, vlaga na staništu i tačka rose. Podaci o klimatskim parametrima za region analizirani su u programu QGIS (QGIS Development Team, 2009) na osnovu slojeva za temperaturu i padavine, u rezoluciji od 1 km, preuzetih sa sajta Worldclim.

Pošto nisu ispunjeni kriterijumi za parametarske analize, korišćena je neparametarska statistika. Kako bi se odredilo da li postoje razlike u vrednostima promenljivih između dva tipa populacija korišćen je Mann-Whitney U test, dok je za procenu razlika u vrednostima promenljivih između populacija korišćena je Kruskal-VolisoVA ANOVA sa rangovima. Za utvrđivanje potencijalne povezanosti promenljivih urađena je Spirmanova korelacija.

### 3.4.3. Analiza populacionih parametara

Za procenu gustine populacije korišćeni su podaci sa onih lokaliteta gde je više od jednog istraživača simultano učestvovalo u realizaciji linijskog transekta. Za procenu gustine populacije na osnovu pojedinačnog transekta korišćena je modifikovana formula  $n1/2rl$  iz Sutherland (2000);  $n1$  – broj jedinki viđenih u okviru širine transekta,  $l$  – dužina transektne linije (121 m),  $r$  – širina jedne strane transektne linije (1,5 m). Formula je modifikovana tako što je odstranjen deo koji se tiče broja jedinki koje su uočene van definisane širine transektne linije ( $n2$ ), tj. van širine od 1,5 m levo i desno od linije kojom se kretao istraživač. Potom je izračunata srednja vrednost simultano urađenih transekata različitih istraživača na istom lokalitetu i tako dobijena procena gustine populacije je preračunata u broj jedinki po hektaru.

Proporcija adultnih jedinki u ukupnom broju jedinki zabeleženih tokom vremenski ograničenog sakupljanja (TCS) interpretirana je na sledeći način: Udeo adultnih jedinki  $<0,5$  pokazivao je da u uzorku prevladavaju subadultne jedinke, udeo adultnih jedinki jednak 0,5 ukazivao je na podjednak broj adultnih i subadultnih jedinki, dok su vrednosti  $>0,5$  sugerisale da adultne jedinke prevladavaju u uzorku.

Za utvrđivanje populacione strukture analiziranih populacija i njihovih potencijalnih razlika (između pojedinačnih populacija ili tipova populacija) korišćeni su sledeći faktori – tip populacije (centralna ili periferna), populacija, gustina populacije, proporcija adultnih jedinki u populaciji i odnos polova u adultnom delu populacije (tj. procenat mužjaka). Pošto nisu ispunjeni kriterijumi za parametarske analize korišćena je neparametarska statistika. Kao i u prethodnoj analizi, razlike u vrednostima promenljivih između dva tipa populacija ispitane su Man-Vitnijevim U testom, dok je za procenu razlika u vrednostima promenljivih između populacija korišćena Kraskal-Volisova ANOVA. Za utvrđivanje potencijalne povezanosti promenljivih urađena je Spirmanova korelacija.

### 3.4.4. Fenotipska varijabilnost

#### 3.4.4.1. Veličina tela

Veličine tela (SVL) mužjaka i ženki imale su normalnu raspodelu, pa je za testiranje potencijalnih razlika u SVL između polova, tipa populacije i populacija međusobno korišćena faktorska ANOVA. Da bi se ispitala potencijalna korelacija SVL (odvojeno po polovima) sa nadmorskom visinom, geografskom širinom i brojem vrsta gmizavaca koje mogu biti predatori šumskog guštera korišćena je Spirmanova korelacija. Takođe je analizirano da li postoje razlike u veličini tela između populacija (odvojeno po polovima) u zavisnosti od nadmorske visine (pri čemu su populacije grupisane u tri grupe: 1 – manje od 200 m, 2 – 200-500 m i 3 – više od 500 m) i geografske širine (gde su populacije u odnosu na geografski položaj podeljene u tri grupe: 1 – Vršачki breg, 2 – Zuce, Donji Milanovac i Velesnica i 3 – Trstenik, Radošiće, Prolom Banja i Vlasi).

#### 3.4.4.2. Kondicioni indeksi

Kondicioni indeks je izračunat primenom dva različita indeksa, rezidualnog indeksa i skaliranog masenog indeksa – SMI.

Rezidualni indeks je dobijen za svaku jedinku linearnom regresijom log transformisane mase na log transformisan SVL, pri čemu su reziduali regresije korišćeni kao individualni kondicioni indeksi. Zasebne regresije su urađene za svaki od polova.

Skalirani maseni indeks prema formuli  $SMI = M_i(L_0/L_i)^{bSMA}$  standardizuje masu tela za prethodno definisanu dužinu tela, pri čemu je SMI pretpostavljena vrednost mase  $i$ -te jedinke za  $L_0$  veličinu tela. U formuli je  $M_i$  masa  $i$ -te jedinke,  $L_i$  veličina  $i$ -te jedinke,  $L_0$  arbitrarna, prethodno definisana vrednost veličine tela, a  $bSMA$  je eksponent skaliranja koji se izračunava regresijom mase tela na veličinu tela. Kao  $L_0$  je uzeta srednja vrednost za log SVL celog uzorka (1,697 mm).  $bSMA$  eksponent se razlikovao između dva tipa populacija, gde je  $\beta = 0,867$  za centralne i  $\beta = 0,727$  za periferne populacije. Takođe, jačina veze se razlikovala, ( $R^2 \times 100$ ) i iznosila je 75% za centralne i 53% za periferne populacije. Na osnovu preporuka Peig i Green (2010), vrednost  $bSMA$  za centralne populacije je korišćena kako bi se izračunao SMI za sve jedinke.  $bSMA$  eksponent je izračunat u programu Statistica 8.0 (StatSoft, 2007).

Rezidualni i skalirani kondicioni indeksi su imali normalnu raspodelu, pa je za testiranje potencijalnih razlika u kondicionim indeksima korišćena ANOVA sa individualnim vrednostima indeksa. Kao nezavisne promenljive korišćeni su pol, tip populacije (centralna ili periferna), populacije i njihove interakcije kao faktori. U analizu je kao faktor dodato i stanje repa (polomljen/regenerisan ili ceo), jer stanje repa može značajno uticati na masu tela. Da bi se ispitala potencijalna korelacija kondicionih indeksa (odvojeno po polovima) i broja vrsta

gmizavaca koje mogu biti predatori šumskog guštera korišćena je Spirmanova korelacija. Takođe je analizirano da li postoje razlike u kondicionim indeksima između populacija (odvojeno po polovima) u zavisnosti od broja vrsta gmizavaca koje mogu biti predatori šumskog guštera (gde su populacije podeljene u dve grupe: 1 – jedan ili dva predatora, 2 – tri ili četiri predatora).

#### 3.4.4.3. Stabilnost razvića morfoloških karakteristika

Pošto vrednosti broja femoralnih pora (FPN) i broja subdigitalnih lamela (SDLN), a i vrednosti asimetrije, tj. razlike desne i leve strane u okviru njih (R-L) nisu imale normalnu raspodelu, za analize je korišćena neparametarska statistika. Takođe, podaci su testirani za vrednosti koje značajno odstupaju pomoću *scatter plot* grafika i analize za statističko utvrđivanje vrednosti koje odstupaju.

U analizama fluktuirajuće asimetrije (FA) važno je proceniti grešku merenja, zbog toga što greške mogu u velikoj meri doprineti varijansi između desne i leve strane, pa je poređenje nivoa FA i nivoa greške neophodan korak u analizama FA (Palmer i Strobeck, 2003). Takođe, na vrednosti FA može uticati veličina ispitivane morfološke karakteristike, tako da je pre testiranja razlika u nivou FA između populacija neophodno testirati zavisnost FA od veličine osobine (Palmer i Strobeck, 2003). Ova zavisnost je ispitana Spirmanovom korelacijom apsolutnih vrednosti asimetrije osobine  $|R-L|$  sa veličinom osobine  $(R+L)/2$  (Palmer i Strobeck, 2003).

Kako direkciona asimetrija (DA) i antisimetrija (AS) imaju i genetičku i negenetičku osnovu one se ne mogu koristiti za procenu nestabilnosti razvića i pri analizama za utvrđivanje prisustva fluktuirajuće asimetrije treba ispitati da li osobine pokazuju prisustvo DA i AS (Palmer, 1994; Palmer i Strobeck, 2003). Za FPN je prisustvo DA u populacijama (po ugledu na Mirč i sar., 2019) ispitano poređenjem hipotetičke nule (hipoteza da ne postoji direkciona asimetrija) i vrednosti R-L permutacionim t-testom (One-way PERMANOVA), dok je za SDLN, zbog prisustva greške, ista analiza urađena za dva brojanja ( $R_1-L_1$  i  $R_2-L_2$ ) i za srednju vrednost R-L (gde je  $R = (R_1+R_2)/2$ , a  $L = (L_1+L_2)/2$ ). Takođe, za SDLN je prisustvo DA u populacijama provereno i neparametrijskom analizom varijanse (*Sign test*) leve i desne strane.

Za FPN je prisustvo FA u populacijama ispitano poređenjem hipotetičke nule (hipoteza da ne postoji fluktuirajuća asimetrija) i apsolutne vrednosti  $|R-L|$  permutacionim t-testom, dok je za SDLN, zbog prisustva greške, ista analiza urađena za dva brojanja i za srednje vrednosti  $|R-L|$  (Mirč i sar., 2019). Takođe, za SDLN je prisustvo FA u populacijama provereno i REML analizom (eng. *Restricted maximum likelihood estimates*), koja uzima u obzir prisustvo greške, sa jedinkom, stranom i interakcijom jedinka\*strana kao faktorima, gde je strana fiksirani (eng. *fixed*), a jedinka nasumični (eng. *random*) faktor. U ovoj analizi značajna interakcija jedinka\*strana ukazuje na prisustvo FA.

Pošto su rezultati ukazivali na prisustvo FA u svim populacijama za obe karakteristike, izračunat je indeks individualne asimetrije za svaku od karakteristika, i to kao apsolutna vrednost razlika između prosečnih vrednosti karakteristika (između dva ponovljena brojanja) za svaku jedinku –  $FA_1 = |R-L|$  (Palmer i Strobeck, 2003). Za testiranje razlika u fluktuirajućoj asimetriji korišćena je One-way PERMANOVA, sa populacijama i tipovima populacija kao faktorima.

Zbog toga što može doći do prenošenja razvojnih nestabilnosti između povezanih osobina tokom razvića (Leamy i Klingenberg, 2005), ispitana je i korelacija vrednosti

asimetrije FPN i SDLN (R-L) kako bi se proverilo da li pokazuju iste obrasce asimetrije, jer se razvijaju na istom delu tela (na zadnjim ekstremitetima).

Statističke analize rađene su u programima Statistica 12 (StatSoft, 2015) i PAST 3.25 (Hammer i sar., 2001).

### 3.4.5. Termalna biologija

Svi podaci su testirani za normalnost raspodele i pošto nisu ispunjeni kriterijumi za parametarske analize, primenjeni su neparametarski testovi. Man-Vitnijev U test je korišćen za procenu razlika u dužini tela (SVL) i  $T_b$  između mužjaka i ženki. Kako bi se odredilo da li postoje razlike u  $T_e$  vrednostima između modela koji su imali drugačiju izloženost suncu korišćena je Kraskal-Volisova ANOVA. Kraskal-Volisova ANOVA je takođe korišćena kako bi se utvrdilo da li postoje razlike u  $T_b$ ,  $T_e$  i  $T_{pref}$  između različitih vremenskih intervala. Sve statističke analize rađene su u Statistica 8.0 programu (StatSoft, 2007).

### 3.5. Dozvole

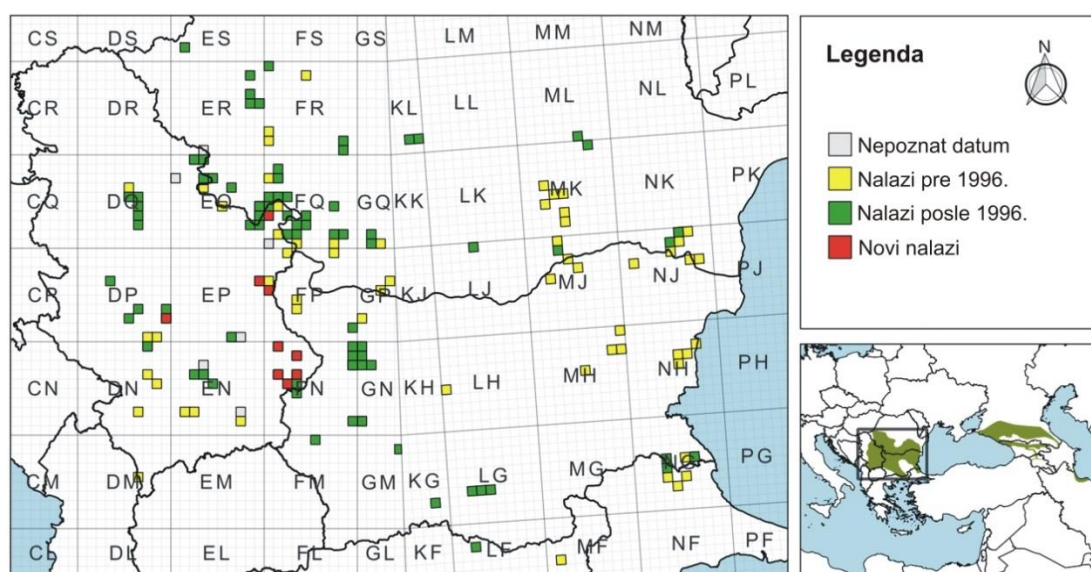
Hvatanje i merenje jedinki šumskog guštera je izvršeno uz dozvole Ministarstva energetike, razvoja i zaštite životne sredine (Ministarstva poljoprivrede i zaštite životne sredine, Ministarstva zaštite životne sredine) – Dozvola za sakupljanje strogo zaštićenih u zaštićenih divljih vrsta biljaka i životinja u naučnoistraživačke svrhe, broj: 353-01-312/2014-08 za 2014. godinu, 353-01-42/2014-08 za 2015. godinu, 353-01-170/2016-17 za 2016. godinu, 353-01-2666/2016-17 za 2017. godinu i 353-01-1359/2017-04 za 2018. godinu i 353-01-2892/2018-04 za 2019. godinu.

Eksperimenti su bili odobreni od strane etičke komisije Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković” dozvolom broj: 05-05/14 za 2014. godinu, 04-05/18 za 2018. godinu i 03-5/19 za 2019. godinu.

## 4. REZULTATI

### 4.1. Modeliranje ekološke niše

Prilikom izrade ove studije, sakupljeno je 786 georeferenciranih nalaza šumskog guštera sa područja Evrope (312 literaturnih i 474 terenska nalaza). Većina nalaza (osim nedovoljno preciznih nalaza u Stojanov i sar., 2011) je prikazana na UTM MGRS 10 × 10 km mapi (Slika 15). Šumski gušter je zabeležen u 152 UTM MGRS 10 × 10 km kvadrata, dok je po prvi put pronađen u devet kvadrata. Dodatno, u dva kvadrata gde Dunav predstavlja prirodnu granicu između Srbije i Rumunije (EQ82 i FQ04), vrsta je bila zabeležena u Rumuniji, a tokom terenskih istraživanja je potvrđeno njeno prisustvo i u Srbiji.



**Slika 15.** Mapa distribucije šumskog guštera (*Darevskia praticola*) u jugoistočnoj Evropi prikazana u obliku MGRS UTM 10 × 10 km mreže. Mala mapa u uglu pokazuje istraživani region i dva odvojena dela areala vrste (modifikovano iz Agasyan i sar. 2009). Slovnici natpisi u kvadratima na mapi se odnose na imena većih MGRS kvadrata (100 × 100 km). Podaci su klasifikovani prema vremenskom okviru nalaženja. Preuzeto iz Ćorović i sar., 2018 (modifikovano).

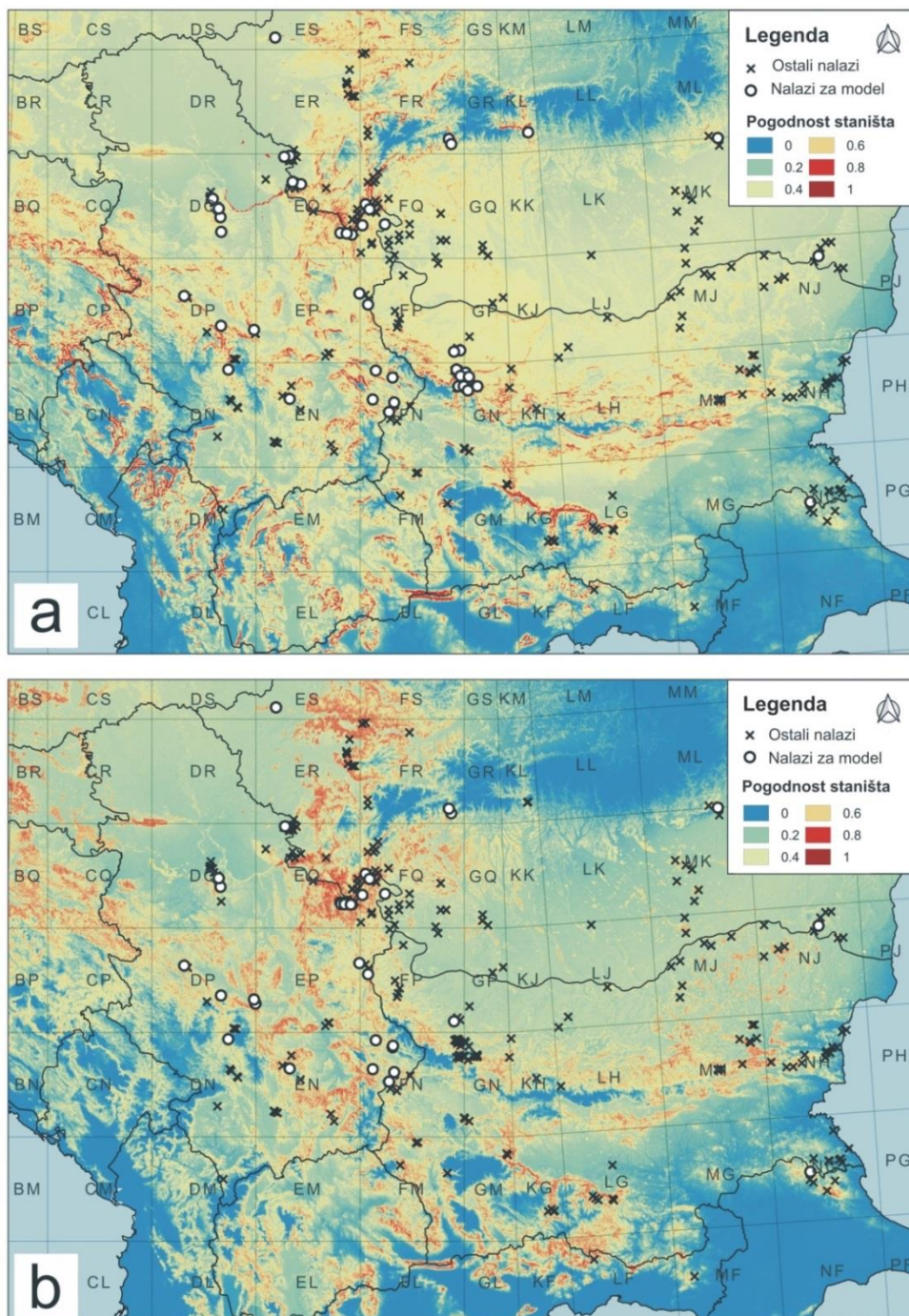
Nakon spThin procedure pod-uzorkovanja preostalo je 45 nalaza za izradu modela niske rezolucije i 36 nalaza za model visoke rezolucije. Dodatno, 47 nalaza je preostalo za testiranje modela niske rezolucije, a 144 za testiranje modela visoke rezolucije. Rezultati dobijeni pomoću paketa ENMeval (Prilog 1) ukazuju da su najbolji linearni i kvadratni modeli sa regularizacionim indeksom od 3.5. Model niske rezolucije je imao  $AUC_{Train}$  vrednost od 0.78 i  $AUC_{Test}$  vrednost 0.87. Model visoke rezolucije se pokazao kao bolji, sa  $AUC_{Train}$  od 0.83 i  $AUC_{Test}$  od 0.86.

Poznata distribucija i modelirana pogodnost staništa šumskog guštera pokazuju da je njegov areal podeljen planinskim vencima, ravninama sa obradivim površinama i zaravnima duž velikih reka (Slike 15 i 16). Najpogodnija staništa za šumskog guštera nalaze se u centralnim i istočnim delovima Srbije, jugozapadne Rumunije, duž planinskog venca Stare planine (Balkan planine) u centralnoj Bugarskoj i na njenom jugu i jugozapadu (Slika 16). Odgovarajuća staništa postoje i na severu Grčke i u malom delu Trakije, gde je prisustvo vrste zabeleženo malim brojem nalaza. Model je pokazao da su pogodna staništa za šumskog



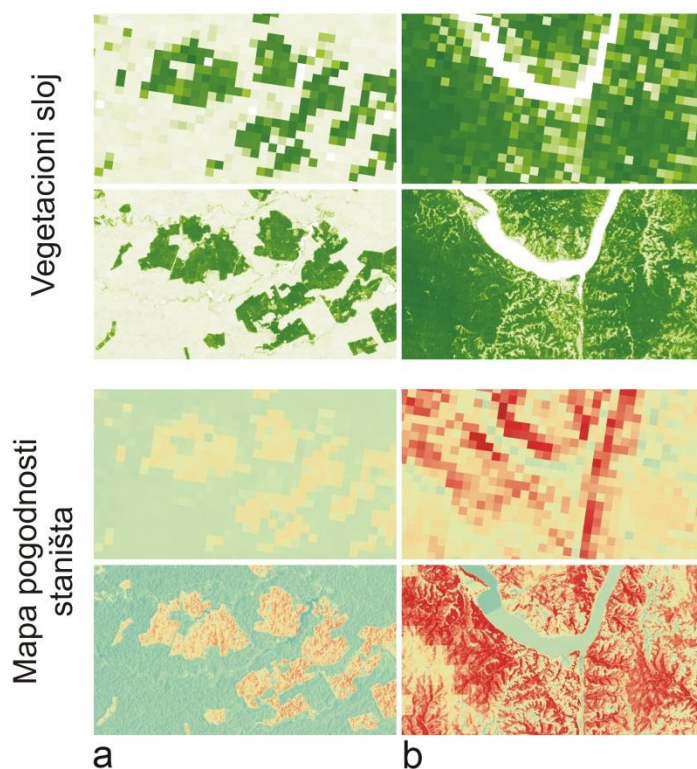
guštera prisutna i u Makedoniji, ali se pogodnost smanjuje ka mediteranskom regionu (Crnoj Gori i Albaniji). Potencijalna staništa se prostiru i dalje na zapad, u Bosni i Hercegovini i Hrvatskoj, a takođe i na severozapad u Mađarskoj.

Mape pogodnosti staništa napravljene na osnovu modela niske rezolucije (Slika 16a) i modela visoke rezolucije (Slika 16b) izgledaju veoma slično. Indeks sličnosti niša dobijenih iz modela različitih rezolucija je takođe bio veoma visok ( $D = 0,96$ ).



**Slika 16.** Mape pogodnosti staništa za šumskog guštera (*Darevskia praticola*) u jugoistočnoj Evropi dobijene iz: a) modela niske rezolucije i b) modela visoke rezolucije. Bele tačke su nalazi korišćeni u izradi modela, dok su sa „x” označeni ostali nalazi (koji nisu korišćeni prilikom modeliranja) radi vizuelnog predstavljanja tačnosti modela. Preuzeto iz Ćorović i sar., 2018 (modifikovano).

Međutim, model visoke rezolucije je bio precizniji, što se može primetiti posmatranjem detalja sa mapa potencijalnih staništa vrste (Slika 17).



**Slika 17.** Detalji vegetacionog sloja (eng. *Vegetation continuous fields* – VCF) koji prikazuje šume i Maxent-ovih mapa pogodnosti staništa za šumskog guštera. Na mapama su prikazana dva lokaliteta: a) deo fragmentisane šume u južnoj Rumuniji, gde živi šumski gušter i b) region oko Dunava, duž granice Srbije i Rumunije, gde su staništa veoma pogodna za vrstu. Ove mape takođe pokazuju razliku između niske (gornje slike) i visoke (donje slike) rezolucije VCF sloja i pogodnosti staništa. Preuzeto iz Ćorović i sar., 2018 (modifikovano).

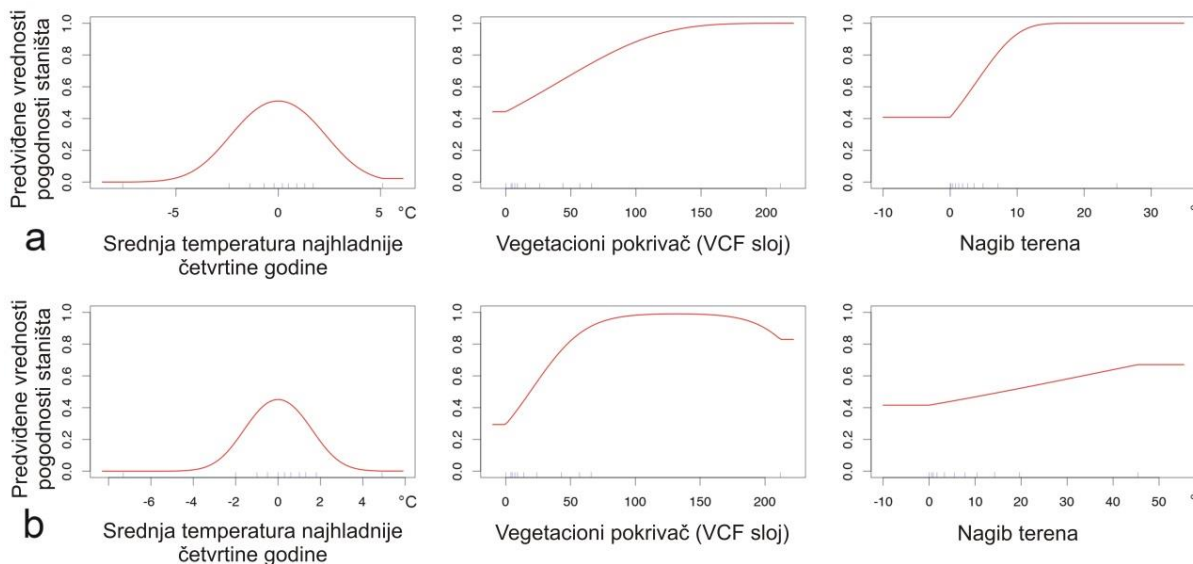
Model niske rezolucije je pokazao da temperatura, vegetacija i nagib terena imaju uočljivo veći doprinos u modelu ekološke niše (Tabela 1, Prilog 2). Značaj temperature, a naročito vegetacije se povećavao u modelu visoke rezolucije, dok se značaj nagiba terena smanjivao. Srednja temperatura najhladnije četvrtine godine se u oba modela pokazala kao najvažnija temperaturna promenljiva. Ni jedna od promenljivih koje se tiču padavina nije imala značajan doprinos u modelima.

Krive doprinosa najznačajnijih promenljivih su bile slične između modela visoke i niske rezolucije (Slika 18). Ekološka niša šumskog guštera se nalazi oko 0°C srednje temperature najhladnije četvrtine godine (kada se posmatra kriva odgovora). Model je pokazao da se pogodnost staništa postepeno i linearno povećava sa povećanjem pokrivenosti terena šumom. Takođe, model nagiba terena pokazao je linearno povećavanje pogodnosti ekološke niše počevši od 0, ali sa naglim prekidom krive odgovora pri određenim vrednostima nagiba (maksimalne vrednosti su bile drugačije između modela niske i visoke rezolucije).



**Tabela 1.** Tabela doprinosa promenljivih modelu ekološke niše šumskog guštera (*Darevskia praticola*). Prikazane su samo promenljive koje doprinose modelu, pri čemu su najznačajnije promenljive podebljane.

Promenljiva	Model visoke rezolucije		Model niske rezolucije	
	Procenat doprinosa	Permutaciona važnost	Procenat doprinosa	Permutaciona važnost
<b>Srednja temperatura najhladnije četvrtine godine</b>	43,2	28,8	33,5	18,8
<b>Vegetacioni pokrivač (VCF sloj)</b>	41,8	53,9	20,2	29,8
<b>Nagib terena</b>	7	0	30,9	29
Nadmorska visina	0	0	8,4	15,4
Srednja temperatura najvlažnije četvrtine godine	0,1	0,2	6,3	1,6
Istočnost	4,6	3,8	0	0
Min temperatura najhladnijeg meseca	2,3	10,3	0	0
Padavine u najsušnijoj četvrtini godine	0,8	2,6	0	0
Srednja temperatura najsušnije četvrtine godine	0	0	0,8	5,5
Izotermalnost	0,1	0,2	0	0



**Slika 18.** Krive odgovora tri sredinske promenljive sa najvećim doprinosom modelu ekološke niše šumskog guštera (*Darevskia praticola*) prikazane odvojeno za: a) model niske rezolucije i b) model visoke rezolucije. Krive pokazuju odnos sredinske promenljive i predviđene vrednosti pogodnosti staništa. Preuzeto iz Ćorović i sar., 2018 (modifikovano).

## 4.2. Odlike populacija i njihovih staništa

### 4.2.1. Karakteristike staništa i sredinski parametri

Staništa na istraživanim lokalitetima su većinski bila šumskog tipa. Najveći broj lokaliteta je bio severoistočno eksponiran. Nadmorske visine su se kretale od 53 m u Velesnici do 785 m u selu Rakita. Nagib terena je na većini lokaliteta bio manji od 10° (Tabela 2), dok je najveći nagib bio na lokalitetu u selu Rakita (22°). Najveći diverzitet gmizavaca je bio u Donjem Milanovcu, sa 10 vrsta, od čega su četiri vrste potencijalni predatori šumskog guštera (Tabela 2). Vrednosti sredinskih parametara (temperature, vlažnosti na staništu i tačke rose) su bile različite na istraženim lokalitetima (Tabela 3).

**Tabela 2.** Karakteristike staništa na kojima žive istraživane populacije šumskog guštera (*Darevskia praticola*). Tip pop. – tip populacije, tip stan. – tip staništa, eksp. – ekspozicija terena, n.v. – nadmorska visina, nagib – prosečan nagib terena u stepenima, *N* vrsta – broj vrsta gmizavaca na lokalitetu, *N* pred. – broj vrsta gmizavaca koje su potencijalni predatori šumskog guštera.

Populacija	Tip pop.	Tip stan.	Eksp.	N.v.	Nagib (°)	<i>N</i> vrsta	<i>N</i> pred.
Velesnica	centralna	šuma	NE	53	8	6	1
Donji Milanovac	centralna	šuma	E	244	8	10	4
Zuce	periferna	šuma	NE	249	8	8	3
Zaječar	centralna	šuma	NE	269	5	8	2
Trstenik	periferna	šuma	E	314	8	6	1
Vršački breg	periferna	šuma	SE	360	12	6	2
Radošiće	periferna	livada	S	561	5	8	3
Vlasi	centralna	livada	SE	573	18	8	4
Prolom Banja	periferna	šuma	NE	694	8	9	3
Rakita	centralna	livada	SE	785	22	7	2

**Tabela 3.** Sredinski parametri na lokalitetima na kojima žive istraživane populacije šumskog guštera (*Darevskia praticola*). Tip pop. – tip populacije, n.v. – nadmorska visina, *T* – srednja vrednost temperature, *Hu* – srednja vrednost relativne vlažnosti na staništu, *DP* – srednja vrednost tačke rose.

Populacija	Tip pop.	N.v.	<i>T</i> (°C)	<i>Hu</i> (%rh)	<i>DP</i> (°C)
Velesnica	centralna	53	18,2	72,7	13,2
Donji Milanovac	centralna	244	20,1	75,5	15,5
Zuce	periferna	249	23,8	58,6	15,2
Zaječar	centralna	269	20,4	69,2	14,5
Trstenik	periferna	314	23,2	38,3	8,0
Vršački breg	periferna	360	20,8	44,7	8,3
Radošiće	periferna	561	26,2	62,1	18,3
Vlasi	centralna	573	19,4	65,3	12,7
Prolom Banja	periferna	694	25,3	59,2	16,8
Rakita	centralna	785	21,6	71,7	16,1

Man-Vitnijev U test je pokazao da između dva tipa populacija (centralne ili periferne) ne postoje statistički značajne razlike ni u jednoj od testiranih odlika staništa – ekspozicija ( $p = 0,53$ ), nadmorska visina ( $p = 0,60$ ), nagib terena ( $p = 0,53$ ), broj vrsta gmizavaca na lokalitetu ( $p = 0,31$ ) i broj predatorskih vrsta gmizavaca na lokalitetu ( $p = 0,21$ ). Takođe, Kraskal-Volisova ANOVA nije pokazala statistički značajne razlike u vrednostima ovih promenljivih između populacija.

Man-Vitnijev U test je pokazao da između dva tipa populacija (centralne ili periferne) postoje statistički značajne razlike u temperaturi ( $p = 0,000$ ) i vlažnosti na staništu ( $p = 0,000$ ), ali ne i u tački rose ( $p = 0,63$ ). Razlike se mogu primetiti i u srednjim vrednostima promenljivih za dva tipa populacija (Tabela 4). Kraskal-Volisov test je pokazao statistički značajne razlike u vrednostima sve tri promenljive (temperature, vlažnosti na staništu i tačke rose) između populacija ( $p = 0,000$ ).

**Tabela 4.** Srednje vrednosti temperature i vlažnosti staništa za dva tipa populacija šumskog guštera, *Darevska praticola* (centralne ili periferne). SD – standardna devijacija, Min-Max – minimalne i maksimalne vrednosti promenljivih.

Tip populacije	T(°C)	SD	Min - Max	Hu (%rh)	SD	Min - Max
Centralne	19,9	2,2	16,0 - 29,5	70,4	6,5	54,5 - 86,0
Periferne	23,9	3,2	16,5 - 36,0	52,6	10,8	30,0 - 73,5

Spirmanova korelacija je pokazala da postoji statistički značajna pozitivna korelacija između ekspozicije terena i nagiba terena ( $R = 0,69$ ,  $p = 0,03$ ) i pozitivna korelacija između broja vrsta gmizavaca i broja vrsta gmizavaca koje su potencijalni predatori šumskog guštera ( $R = 0,84$ ,  $p = 0,002$ ). Takođe, Spirmanova korelacija je pokazala da postoje statistički značajne korelacije između sredinskih parametara – temperature i vlažnosti na staništu ( $R = -0,62$ ,  $p = 0,000$ ), temperature i temperature nastanka rose ( $R = 0,48$ ,  $p = 0,000$ ), vlažnosti na staništu i temperature nastanka rose ( $R = 0,32$ ,  $p = 0,000$ ) i između nadmorske visine i maksimalnih vrednosti temperature ( $R = 0,72$ ,  $p = 0,018$ ).

#### 4.2.2. Populacioni parametri

Man-Vitnijev U test je pokazao da između dva tipa populacija (centralne ili periferne) ne postoje statistički značajne razlike ni u jednom od testiranih populacionih parametara (gustina populacije, proporcija adultnih jedinki u populaciji, odnos polova u adultnom delu populacije). Takođe, Kraskal-Volisova ANOVA nije pokazala statistički značajne razlike u vrednostima ovih parametara između populacija.

##### 4.2.2.1. Gustina populacija

Ukupno su tri centralne i četiri periferne populacije zadovoljile kriterijume za analize gustine populacija, dok su Vlasi, Rakita i Trstenik odstranjeni iz analiza, jer je samo jedan istraživač radio transekte.

Određivanje gustine populacija na osnovu linijskih transekata dalo je sledeće rezultate (Tabela 5): Man-Vitnijev U test je pokazao da se tipovi populacija značajno ne razlikuju po gustini ( $p = 0,29$ ), dok je Kraskal-Volisova ANOVA pokazala da isto važi i za populacije ( $p = 0,42$ ).

**Tabela 5.** Procene gustina populacija šumskog guštera (*Darevska praticola*), izražene kao broj jedinki po hektaru, dobijenih primenom linijskih transekata.

<b>Populacija</b>	<b>Tip populacije</b>	<b>Gustina</b>
Zaječar	centralna	0
Velesnica	centralna	41
Zuce	periferna	55
Radošiće	periferna	55
Donji Milanovac	centralna	96
Prolom Banja	periferna	96
Vršački breg	periferna	101

#### 4.2.2.2. Proporcija adultnih jedinki u populacijama

Proporcija adultnih jedinki razlikovala se između populacija šumskog guštera, od onih u kojima ima više subadultnih jedinki, do onih u kojima ima više adultnih jedinki (Tabela 6).

Man-Vitnijev U test je pokazao da se tipovi populacija značajno ne razlikuju po udelu adultnih jedinki ( $p = 0,21$ ), dok je Kraskal-Volisova ANOVA pokazala da isto važi i za populacije ( $p = 0,44$ ). Centralne i periferne populacije su imale sličnu proporciju adultnih jedinki (Tabela 7). Spirmanova korelacija je pokazala da postoji statistički značajna negativna korelacija između gustine i udela adultnih jedinki u populaciji ( $R = -0,94$ ,  $p = 0,002$ ).

**Tabela 6.** Proporcija adultnih jedinki u ukupnom broju jedinki zabeleženih tokom vremenski ograničenog sakupljanja u populacijama šumskog guštera (*Darevska praticola*).

<b>Populacija</b>	<b>Tip populacije</b>	<b>Proporcija adultnih jedinki</b>
Trstenik	periferna	0,4
Vršački breg	periferna	0,4
Donji Milanovac	centralna	0,5
Prolom Banja	periferna	0,5
Rakita	centralna	0,5
Radošiće	periferna	0,7
Velesnica	centralna	0,7
Zuce	periferna	0,8
Vlasi	centralna	0,9
Zaječar	centralna	1,0

**Tabela 7.** Proporcija adultnih jedinki u dva tipa populacija šumskog guštera, *Darevskia praticola* (centralne ili periferne). SD – standardna devijacija, Min-Max – opseg vrednosti udela adultnih jedinki u okviru tipa populacije.

Tip populacije	Proporcija adultnih jedinki	SD	Min – Max
Centralne	0,7	0,2	0,5 – 1,0
Periferne	0,6	0,2	0,4 – 0,8

#### 4.2.2.3. Odnos polova adultnih jedinki u populacijama

Odnos polova adultnih jedinki u populacijama je određen kao proporcija mužjaka od ukupnog broja jedinki kojima je utvrđen pol tokom vremenski ograničenog sakupljanja (TCS). Ukoliko je odnos polova  $<0,5$  ima više ženki, vrednost  $0,5$  znači da je jednak odnos polova, dok vrednosti  $>0,5$  ukazuju da ima više mužjaka. Odnos polova se razlikovao između populacija šumskog guštera i kretao se uglavnom od jednake zastupljenosti mužjaka i ženki do populacija u kojima je veći procenat mužjaka (Tabela 8).

**Tabela 8.** Odnos polova u populacijama šumskog guštera (*Darevskia praticola*) predstavljen kao proporcija mužjaka od ukupnog broja jedinki tokom vremenski ograničenog sakupljanja.

Populacija	Tip populacije	Odnos polova
Rakita	centralna	–
Vlasi	centralna	0,5
Vršački breg	periferna	0,5
Zuce	periferna	0,5
Donji Milanovac	centralna	0,6
Radošiće	periferna	0,6
Velesnica	centralna	0,6
Prolom Banja	periferna	0,7
Zaječar	centralna	0,7
Trstenik	periferna	0,8

Man-Vitnijev U test je pokazao da se tipovi populacija značajno ne razlikuju po odnosu polova ( $p = 0,53$ ), dok je Kraskal-Volisova ANOVA pokazala da isto važi i za populacije ( $p = 0,44$ ). Prosečan odnos polova je bio sličan za centralne i periferne populacije (Tabela 9).

**Tabela 9.** Odnos polova u dva tipa populacija šumskog guštera, *Darevskia praticola* (centralne ili periferne). SD – standardna devijacija, Min-Max – opseg vrednosti odnosa polova u okviru tipa populacije.

Tip populacije	Odnos polova	SD	Min – Max
Centralne	0,5	0,3	0,0 – 0,7
Periferne	0,6	0,1	0,5 – 0,8

### 4.3. Fenotipska varijabilnost

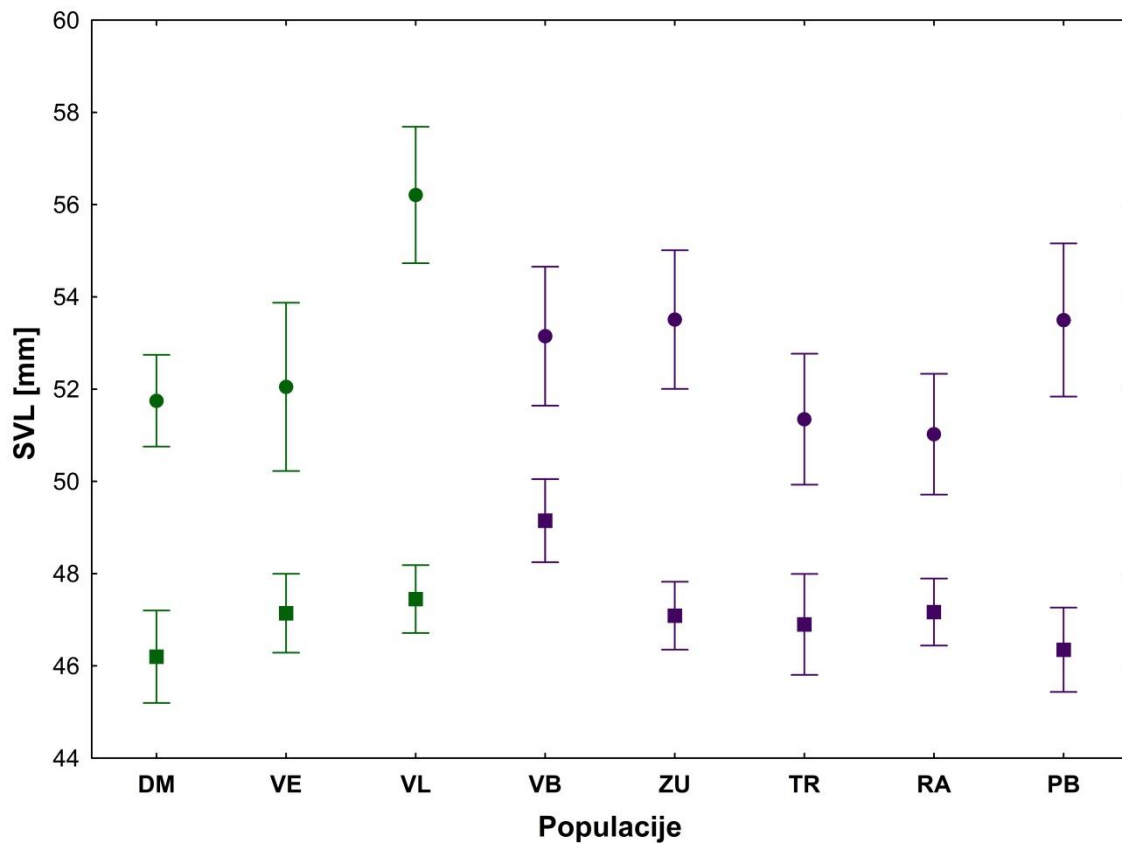
#### 4.3.1. Veličina tela

Analiza vrednosti veličine tela (SVL) je pokazala značajne razlike između polova, pri čemu su ženke bile veće (SVL = 52,83 mm) u odnosu na mužjake (SVL = 47,18 mm) (Tabela 10, Slika 19). Između dva tipa populacija nisu primećene razlike u srednjim vrednostima SVL. Značajne razlike su primećene između populacija i kod interakcije „Populacija \* Pol” (Tabela 10). Najmanje jedinke su bile iz Donjeg Milanovca (SVL = 48,97 mm) (centralna populacija), a najveće iz sela Vlasi (SVL = 51,72 mm) (centralna populacija), pri čemu su najmanji bili mužjaci iz Donjeg Milanovca (SVL = 46,20 mm), a najveće ženke iz sela Vlasi (SVL = 56,21 mm) (Slika 19).

Spirmanova korelacija je pokazala da SVL kod mužjaka i ženki šumskog guštera nije korelisan ni sa nadmorskom visinom ni sa geografskom širinom, dok je kod ženki SVL bio korelisan sa brojem vrsta gmizavaca koje su potencijalni predatori šumskog guštera ( $R = 0,19$ ,  $p = 0,01$ ). Analiza nije utvrdila postojanje statistički značajnih razlika u SVL između populacija grupisanih po nadmorskim visinama. Kod populacija grupisanih po geografskim širinama, statistički značajne razlike u SVL su uočene samo kod mužjaka, između grupa 1 (populacija Vršački breg) i 2 (populacije Zuce, Donji Milanovac i Velesnica)  $p = 0,000$ , i grupa 1 i 3 (populacije Trstenik, Radošiće, Prolom Banja i Vlasi)  $p = 0,000$ .

**Tabela 10.** Rezultati ANOVA analize veličine tela (SVL) kod šumskog guštera (*Darevskia praticola*) u odnosu na pol, tip populacije (centralna ili periferna), populaciju i interakcije kao faktore. df – stepeni slobode, SS – suma kvadrata, F – F vrednosti i p – p vrednosti. Statistički značajne vrednosti su podebljane.

Faktor	df	SS	F	p
<b>Pol</b>	1	2647,515	363,842	<b>0,000</b>
Tip populacije	1	2,029	0,240	0,624
<b>Populacija</b>	7	300,955	5,909	<b>0,000</b>
Tip populacije * Pol	1	22,335	2,648	0,105
<b>Populacija * Pol</b>	7	205,054	4,026	<b>0,000</b>



**Slika 19.** Srednje vrednosti veličine tela (SVL) šumskog guštera (*Darevskia praticola*) za ženke (krugovi) i mužjake (kvadrati) u centralnim (zeleni simboli) i perifernim (ljubičasti simboli) populacijama. Vertikalne linije predstavljaju 95% interval poverenja. Skraćenice na apcisi predstavljaju pojedinačne populacije nazvane po lokalitetima: DM – Donji Milanovac, VE – Velesnica, VL – Vlasi, VB – Vršački breg, ZU – Zuce, TR – Trstenik, RA – Radošiće, PB – Prolom Banja.

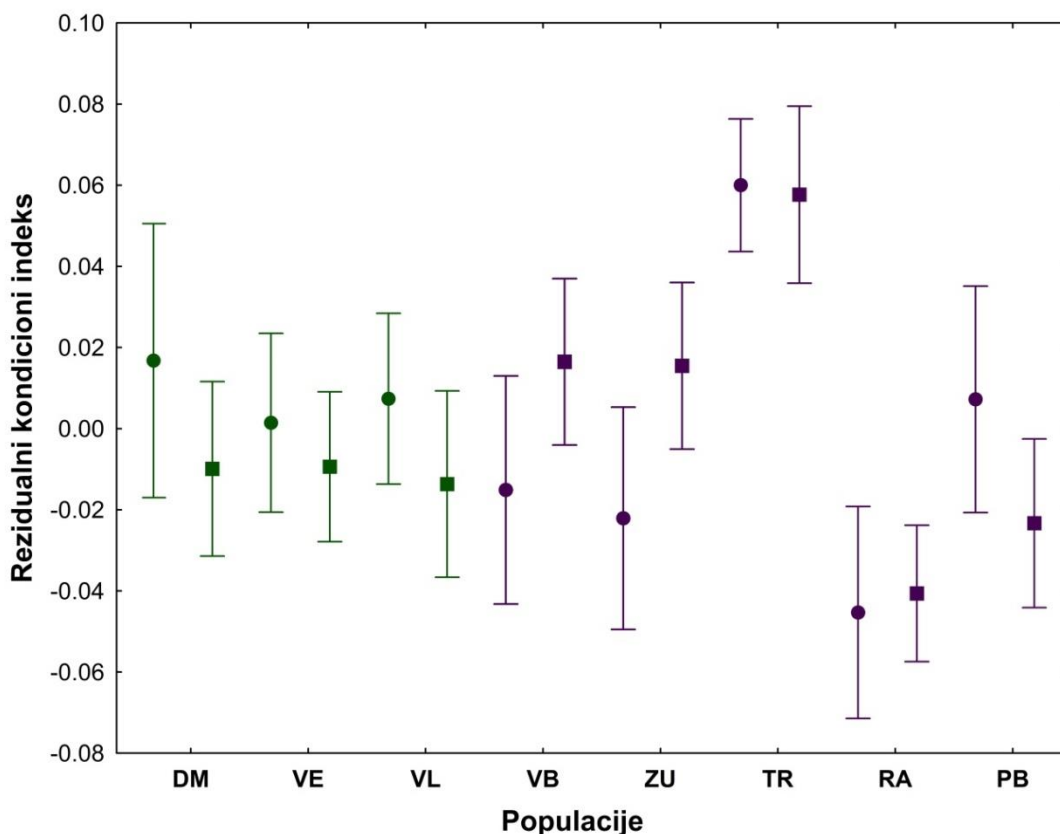


### 4.3.2. Kondicioni indeks

Analiza vrednosti rezidualnog kondicionog indeksa nije pokazala značajne razlike između polova. Između dva tipa populacija nisu primećene razlike u srednjim vrednostima kondicionih indeksa, dok su značajne razlike primećene između populacija (Tabela 11, Slika 20). Stanje repa je pokazalo značajan uticaj na vrednosti kondicionih indeksa, pri čemu su jedinke sa slomljenim ili regenerisanim repom imale niži kondicioni indeks. Interakcija „Populacija \* Pol” bila je značajna i pokazala je da najviši rezidualni kondicioni indeks imaju ženke iz Trstenika (periferna populacija), a najniži ženke iz Radošića (takode periferna populacija) (Slika 20). Ostale interakcije bile su bez značaja (Tabela 11).

**Tabela 11.** Rezultati ANOVA analize rezidualnog kondicionog indeksa šumskog guštera (*Darevskia praticola*) u odnosu na pol, tip populacije (centralna ili periferna), populaciju, stanje repa i interakcije kao faktore. df – stepeni slobode, SS – suma kvadrata, F – F vrednosti i p – p vrednosti. Statistički značajne vrednosti su podebljane.

Faktor	df	SS	F	p
Pol	1	0,000	0,013	0,908
Tip populacije	1	0,000	0,030	0,862
<b>Populacija</b>	7	0,212	11,425	<b>0,000</b>
<b>Stanje repa</b>	1	0,020	5,930	<b>0,015</b>
Tip populacije * Pol	1	0,008	2,483	0,116
Tip populacije * Stanje repa	1	0,000	0,077	0,781
<b>Populacija * Pol</b>	7	0,041	2,190	<b>0,035</b>
Populacija * Stanje repa	7	0,026	1,405	0,202
Pol * Stanje repa	1	0,003	0,811	0,368
Tip populacije * Pol * Stanje repa	1	0,011	3,238	0,073
Populacija * Pol * Stanje repa	7	0,015	0,802	0,586

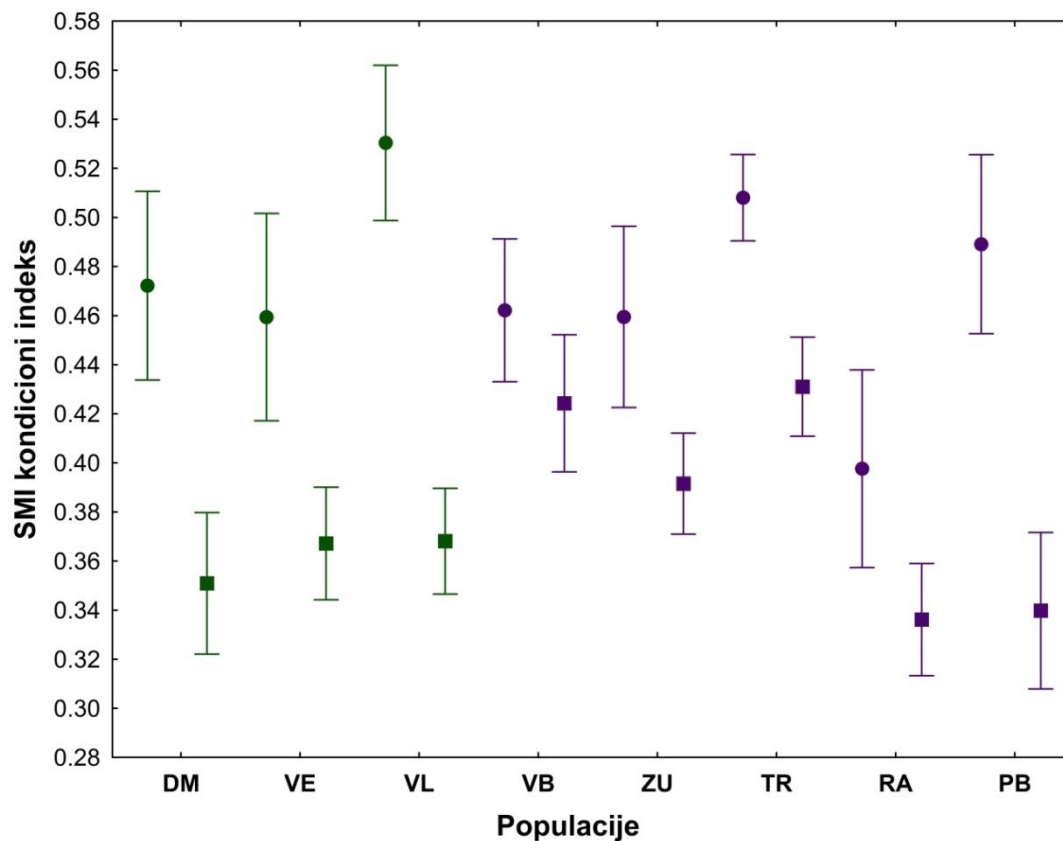


**Slika 20.** Srednje vrednosti rezidualnog kondicionog indeksa šumskog guštera (*Darevskia praticola*) za ženke (krugovi) i mužjake (kvadrati) u centralnim (zeleni simboli) i perifernim (ljubičasti simboli) populacijama. Vertikalne linije predstavljaju 95% interval poverenja. Skraćenice na apcisi predstavljaju pojedinačne populacije nazvane po lokalitetima: DM – Donji Milanovac, VE – Velesnica, VL – Vlasi, VB – Vršački breg, ZU – Zuce, TR – Trstenik, RA – Radošiće, PB – Prolom Banja.

ANOVA analiza vrednosti SMI kondicionog indeksa je pokazala značajne razlike između polova, odnosno da su ženke bile relativno teže u odnosu na mužjake za istu dužinu tela, tj. da su imale veći kondicioni indeks (Tabela 12, Slika 21). Između dva tipa populacija nisu primećene razlike u srednjim vrednostima kondicionih indeksa, dok su značajne razlike uočene između populacija, gde je SMI kondicioni indeks bio najviši za jedinke iz Trstenika, a najniži za jedinke iz Radošića. Stanje repa nije imalo uticaja na srednje vrednosti SMI. Interakcija „Tip populacije \* Pol” je bila značajna i pokazala je da najviši SMI kondicioni indeks imaju ženke iz centralnih populacija, a najniži mužjaci iz centralnih populacija. Takođe, interakcija „Populacija \* Pol” je bila značajna i pokazala je da najviše SMI vrednosti imaju ženke iz sela Vlasi (centralna populacija), praćene ženkama iz Trstenika (periferna populacija), a najniže mužjaci iz Radošića (periferna populacija) (Slika 21). Ostale interakcije su bile bez značaja (Tabela 12).

**Tabela 12.** Rezultati ANOVA analize SMI kondicionog indeksa šumskog guštera (*Darevskia praticola*) sa polom, tipom populacije (centralna ili periferna), populacijama, stanjem repa i njihovim interakcijama kao faktorima; df – stepeni slobode, SS – suma kvadrata, F – F vrednosti i p – p vrednosti. Statistički značajne vrednosti su podebljane.

Faktor	df	SS	F	p
<b>Pol</b>	1	0,609	111,817	<b>0,000</b>
Tip populacije	1	0,000	0,026	0,872
<b>Populacija</b>	7	0,233	7,260	<b>0,000</b>
Stanje repa	1	0,001	0,237	0,627
<b>Tip populacije * Pol</b>	1	0,023	4,300	<b>0,039</b>
Tip populacije * Stanje repa	1	0,002	0,343	0,558
<b>Populacija * Pol</b>	7	0,105	3,270	<b>0,002</b>
Populacija * Stanje repa	7	0,020	0,612	0,746
Pol * Stanje repa	1	0,020	3,749	0,054
Tip populacije * Pol * Stanje repa	1	0,010	1,804	0,180
Populacija * Pol * Stanje repa	7	0,017	0,517	0,821



**Slika 21.** Srednje vrednosti SMI kondicionog indeksa šumskog guštera (*Darevskia praticola*) za ženke (krugovi) i mušjake (kvadrati) u centralnim (zeleni simboli) i perifernim (ljubičasti simboli) populacijama. Vertikalne linije predstavljaju 95% interval poverenja. Skraćenice na apcisi predstavljaju pojedinačne populacije nazvane po lokalitetima: DM – Donji Milanovac, VE – Velesnica, VL – Vlasi, VB – Vršački breg, ZU – Zuce, TR – Trstenik, RA – Radošiće, PB – Prolom Banja.

Spirmanova korelacija je pokazala da su kondicioni indeksi kod mužjaka šumskog guštera negativno korelisani sa brojem predatorskih vrsta gmizavaca (rezidualni indeks:  $R = -0,27$ ,  $p = 0,000$ ; SMI:  $R = -0,30$ ,  $p = 0,000$ ). Kod analize zavisnosti kondicionog indeksa od broja predatorskih vrsta gmizavaca, rezidualni kondicioni indeks se razlikovao između dve grupe populacija (manji broj predatora u odnosu na veći broj predatora) i kod mužjaka ( $p = 0,000$ ) i kod ženki ( $p = 0,019$ ), dok se SMI kondicioni indeks razlikovao samo kod mužjaka ( $p = 0,000$ ).

#### 4.3.3. Stabilnost razvića fenotipa i fluktuirajuća asimetrija

Iz analiza je odstranjena jedna jedinka (DP11Đ) koja je odstupala i u okviru celog uzorka i u okviru svoje populacije, jer je imala veliku razliku u broju femoralnih pora između leve i desne strane. Vizuelnom metodom, posmatranjem grafika distribucije vrednosti asimetrije desne i leve strane (R-L) za obe osobine (FPN i SDLN), utvrđeno je odsustvo platikurticnosti i bimodalnosti, a samim tim i antisimetrije.

Kod broja femoralnih pora (FPN) nije detektovana greška merenja, dok je kod broja subdigitalnih lamela (SDLN) postojala greška prilikom ponovljenog brojanja, tako da su ove dve osobine različito analizirane. Spirmanova korelacija pokazala je da u okviru populacija ne postoji značajna korelacija između FPN i veličine karaktera, a takođe ni između SDLN i veličine karaktera, tako da u daljim analizama nije bilo potrebno raditi korekciju za veličinu.

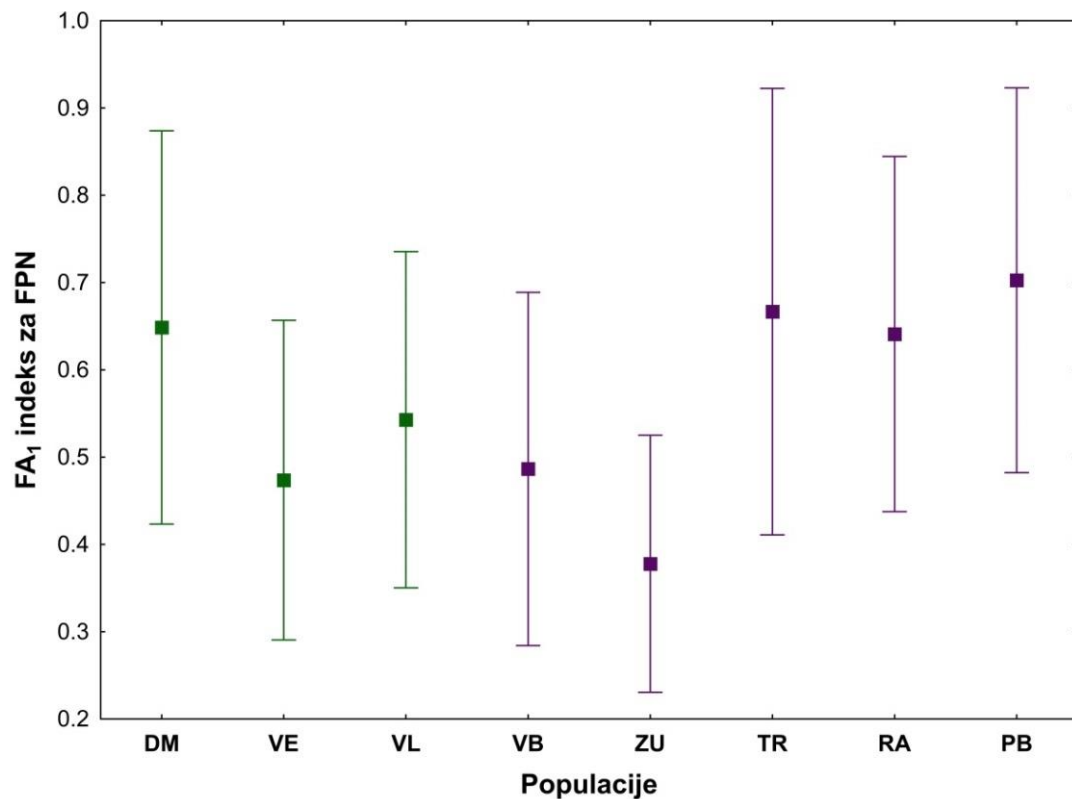
Za FPN je permutacioni t-test pokazao prisustvo direkcione asimetrije (DA) samo u populaciji Vršački breg. Međutim, ovaj uticaj nije bio statistički značajan posle Bonferonijeve korekcije. Za SDLN je permutacioni t-test, posle Bonferonijeve korekcije, pokazao prisustvo direkcione asimetrije samo u populaciji Radošiće, za sve tri mere (oba brojanja i srednju vrednost –  $R_1-L_1$ ,  $p = 0,018$ ;  $R_2-L_2$ ,  $p = 0,007$ ;  $R-L$ ,  $p = 0,011$ ). Isti rezultat je pokazala i druga analiza, po kojoj statistički značajno prisustvo DA postoji samo u populaciji Radošiće (značajne razlike varijansi  $R_1$  i  $L_1$ ,  $p = 0,005$ ;  $R_2$  i  $L_2$ ,  $p = 0,002$ ;  $R$  i  $L$ ,  $p = 0,003$ ). Kako nije zabeleženo prisustvo direkcione asimetrije u ostalim populacijama, nije bilo potrebno raditi korekciju uticaja direkcione asimetrije tokom procene fluktuirajuće asimetrije (FA), sa izuzetkom kasnijeg tumačenja potencijalnih razlika u populaciji Radošiće (usled prisustva DA).

Permutacioni t-test je za FPN pokazao prisustvo fluktuirajuće asimetrije u svim populacijama (sa visokom značajnošću  $p = 0,0001$ ), a takođe i za SDLN, za oba merenja i srednje vrednosti  $|R-L|$  (sa visokom značajnošću  $p = 0,0001$ ). REML analiza je takođe pokazala statistički značajnu interakciju jedinka\*strana u svim populacijama ( $p < 0,001$ ), što ukazuje na postojanje fluktuirajuće asimetrije.

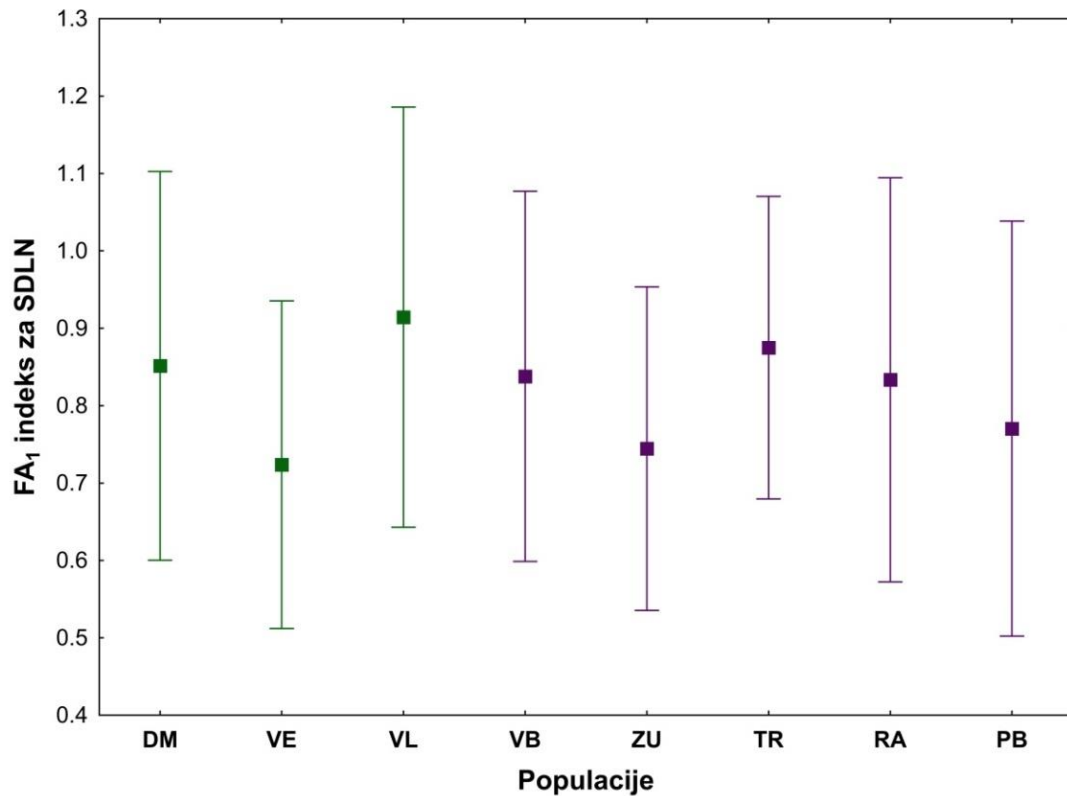
Spirmanova korelacija je pokazala da dve testirane osobine (FPN i SDLN) nisu povezane, tj. da one nemaju isti obrazac asimetrije.

Man-Vitnijev U test je pokazao da ne postoji razlika u nivou FA između mužjaka i ženki (po populacijama) za obe osobine. Za FPN je analiza PERMANOVA pokazala da ne postoje statistički značajne razlike u nivou FA između centralnih i perifernih populacija. Statistički značajna razlika, pre Bonferonijeve korekcije, zabeležena je između populacija Zuce i Donji Milanovac ( $p = 0,024$ ) i Zuce i Prolom Banja ( $p = 0,014$ ). Kada su ove razlike razmotrene po polovima, kod mužjaka je zabeležena razlika između populacija Zuce i Donji Milanovac ( $p = 0,029$ ), gde su srednje vrednosti  $FA_1$  bile niže u populaciji Zuce. Kod ženki je zabeležena razlika između populacija Zuce i Prolom Banja ( $p = 0,013$ ), gde su srednje vrednosti  $FA_1$  bile niže u populaciji Zuce. Srednje vrednosti indeksa fluktuirajuće asimetrije  $FA_1$  za FPN su bile

najniže u populaciji Zuce, dok su bile najviše u populaciji Prolom Banja (Slika 22). Srednje vrednosti indeksa fluktuirajuće asimetrije  $FA_1$  za SDLN su bile najniže u populaciji Velesnica, dok su bile najviše u populaciji Vlasi (Slika 23).



**Slika 22.** Srednje vrednosti indeksa fluktuirajuće asimetrije ( $FA_1$ ) za broj femoralnih pora (FPN) kod šumskog guštera (*Darevskia praticola*) u centralnim (zeleni simboli) i perifernim (ljubičasti simboli) populacijama. Vertikalne linije predstavljaju 95% interval poverenja. Skraćenice na apcisi predstavljaju pojedinačne populacije nazvane po lokalitetima: DM – Donji Milanovac, VE – Velesnica, VL – Vlasi, VB – Vršački breg, ZU – Zuce, TR – Trstenik, RA – Radošiće, PB – Prolom Banja.



**Slika 23.** Srednje vrednosti indeksa fluktuirajuće asimetrije (FA<sub>1</sub>) za broj subdigitalnih lamela (SDLN) kod šumskog guštera (*Darevskia praticola*) u centralnim (zeleni simboli) i perifernim (ljubičasti simboli) populacijama. Vertikalne linije predstavljaju 95% interval poverenja. Skraćenice na apcisi predstavljaju pojedinačne populacije nazvane po lokalitetima: DM – Donji Milanovac, VE – Velesnica, VL – Vlasi, VB – Vršački breg, ZU – Zuce, TR – Trstenik, RA – Radošiće, PB – Prolom Banja.



#### 4.4. Termalna biologija

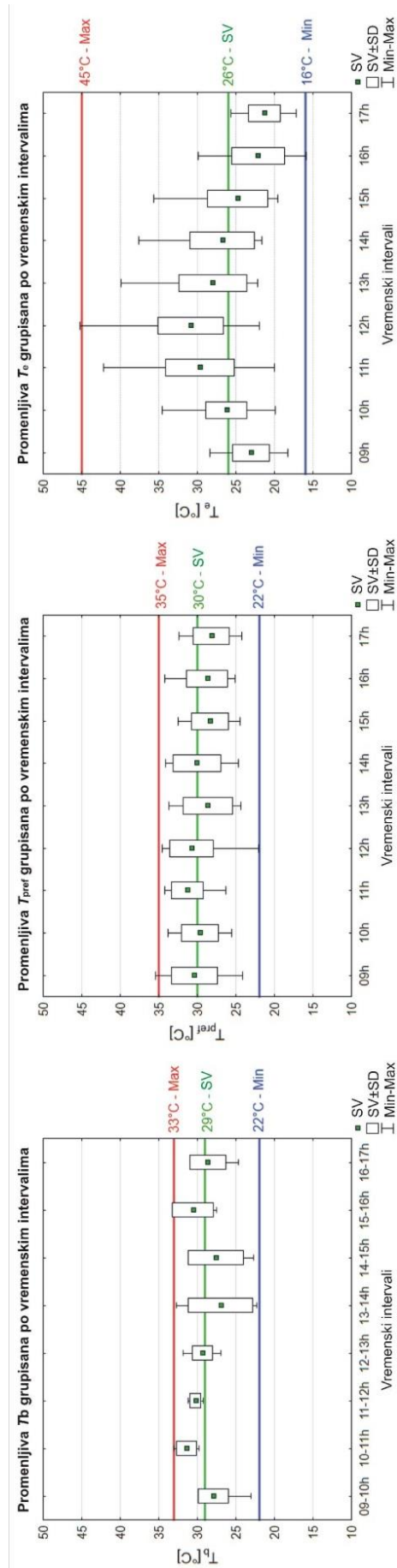
Poređenje SVL vrednosti pokazalo je značajnu razliku između mužjaka i ženki ( $Z = -4,067$ ,  $p = 0,000$ ). Mužjaci ( $SVL = 48,4 \pm 2,2$  mm,  $N = 39$ ) su bili manji od ženki ( $SVL = 53,8 \pm 3,6$  mm,  $N = 13$ ), što je potvrdilo zabeleženi obrazac razlika u veličini između polova, po kom su mužjaci šumskog guštera manji od ženki (Arnold, 2004).

Nije utvrđena značajna razlika između mužjaka i ženki u vrednostima telesnih temperatura ( $T_b$ ) ( $Z = -0,589$ ,  $p = 0,556$ ) i oni su imali slične temperature tela na terenu (srednja vrednost  $T_b$  za mužjake =  $28,8^\circ\text{C}$ ,  $N = 40$ , a za ženke =  $29,3^\circ\text{C}$ ,  $N = 13$ ), tako da je za dalje analize korišćen objedinjeni uzorak  $T_b$ . Vrednosti  $T_b$  su imale opseg od  $22,3^\circ\text{C}$  do  $33,1^\circ\text{C}$  i srednju vrednost od  $29,0 \pm 2,7^\circ\text{C}$ , dok su operativne temperature ( $T_e$ ) imale opseg od  $15,9^\circ\text{C}$  do  $45,2^\circ\text{C}$  i srednju vrednost od  $26,1 \pm 4,8^\circ\text{C}$  (Tabela 13, Slika 24). Preferirane telesne temperature ( $T_{\text{pref}}$ ) šumskog guštera su u kontrolisanim laboratorijskim uslovima imale opseg od  $22,1^\circ\text{C}$  do  $35,4^\circ\text{C}$  i srednju vrednost od  $29,6 \pm 2,8^\circ\text{C}$  (Tabela 13, Slika 24).

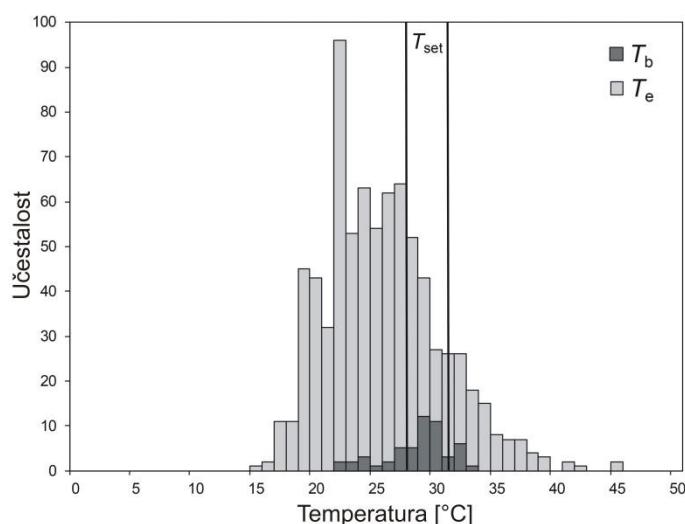
Odabrani opseg temperatura ( $T_{\text{set}}$ ), izračunat kao inter-kvartilnih 50% od svih preferiranih temperatura, je bio između  $27,8^\circ\text{C}$  i  $31,4^\circ\text{C}$ , sa srednjom vrednošću od  $29,6 \pm 2,3^\circ\text{C}$  (Slika 25). Veliki procenat  $T_e$  (67%) je bio ispod  $T_{\text{set}}$  opsega (Slika 25), dok je 57% mera  $T_b$  bilo u okviru  $T_{\text{set}}$  (Slika 25). Telesne temperature guštera ( $T_b$ ) bile su znatno bliže  $T_{\text{set}}$  opsegu, sa srednjim odstupanjem  $T_b$  od  $T_{\text{set}}$  ( $\bar{d}_b = 0,8$ ), nego što su bile  $T_e$ , sa srednjim odstupanjem  $T_e$  od  $T_{\text{set}}$  ( $\bar{d}_e = 3,4$ ) (Tabela 13). Ove vrednosti su korišćene za izračunavanje dva indeksa efikasnosti termoregulacije:  $E = 0,8$  (Hertz i sar., 1993), i  $\bar{d}_e - \bar{d}_b = 2,6$  (Blouin-Demers i Weatherhead, 2001) (Tabela 13).

**Tabela 13.** Termalni parametri korišćeni za procenu termoregulacije šumskog guštera (*Darevskia praticola*). Telesne ( $T_b$ ), preferirane ( $T_{\text{pref}}$ ) i operativne temperature ( $T_e$ ), odstupanje  $T_b$  od  $T_{\text{set}}$  ( $\bar{d}_b$ ) i odstupanje  $T_e$  od  $T_{\text{set}}$  ( $\bar{d}_e$ ), sa dva indeksa efikasnosti termoregulacije ( $\bar{d}_e - \bar{d}_b$  i  $E$ ). Srednja vrednost  $\pm$  standardna devijacija, opseg (u zagradama) i veličina uzorka ( $N$ ).

$T_b$ ( $^\circ\text{C}$ )	$T_{\text{pref}}$ ( $^\circ\text{C}$ )	$T_e$ ( $^\circ\text{C}$ )	$d_b$	$d_e$	$d_e - d_b$	$E$
$29,0 \pm 2,7$ (22,3 - 33,1) $N = 53$	$29,6 \pm 2,8$ (22,1 - 35,4) $N = 19$	$26,1 \pm 4,8$ (15,9 - 45,2) $N = 778$ (30)	$0,8 \pm 1,5$ (0,0 - 13,8) $N = 53$	$3,4 \pm 3,0$ (0,0 - 5,5) $N = 778$	2,6	0,8



**Slika 24.** Variranje srednjih vrednosti  $T_b$ ,  $T_{pref}$  i  $T_e$  grupisanih po vremenskim intervalima, sa minimalnim, srednjim i maksimalnim vrednostima za svaku temperaturnu grupu.



**Slika 25.** Učestalost srednjih vrednosti telesnih temperatura šumskog guštera (*Darevskia praticola*) na terenu ( $T_b$ ) i srednjih vrednosti operativnih temperatura modela ( $T_e$ ). Vertikalne crne linije pokazuju odabrani opseg temperatura ( $T_{set}$ ). Preuzeto iz Ćorović i Crnobrnja-Isailović, 2018 (modifikovano).

Preferirane telesne temperature ( $T_{pref}$ ) šumskog guštera su u ponovljenom termalnom eksperimentu 2018. godine imale opseg od 22,8°C do 35,3°C i srednju vrednost od  $29,5 \pm 3,0^\circ\text{C}$ . Odabrani opseg temperatura ( $T_{set}$ ) je bio između 27,7°C i 31,4°C sa srednjom vrednošću od  $29,5 \pm 2,5^\circ\text{C}$ , dok su preferirane telesne temperature ( $T_{pref}$ ) šumskog guštera u termalnom eksperimentu 2019. godine imale opseg od 21,0°C do 34,1°C i srednju vrednost od  $28,1 \pm 2,6^\circ\text{C}$ . Odabrani opseg temperatura ( $T_{set}$ ) je bio između 26,8°C i 29,4°C dok je srednja vrednost bila  $28,1 \pm 2,1^\circ\text{C}$ .

Kraskal-Volisov test ( $p = 0,000$ ) pokazao je da su  $T_e$  vrednosti bile statistički značajno različite između tipova izloženosti suncu. Kao što je i očekivano, temperature modela su bile najviše kod modela koji su bili na suncu ( $31,1 \pm 5,1^\circ\text{C}$ ), iza kojih su sledili modeli iz mešovite senke ( $26,9 \pm 3,8^\circ\text{C}$ ), dok su najmanju temperaturu imali modeli iz senke ( $22,9 \pm 3,0^\circ\text{C}$ ). Bitno je napomenuti da je od nasumičnog uzorka modela sa promenljivom izloženosti tokom dana (ukupan broj merenja = 778) 137 mera bilo od modela na suncu, 335 iz mešovite senke i 306 iz senke, što pokazuje preovladavanje mešovite senke i senke na ovom šumskom staništu.

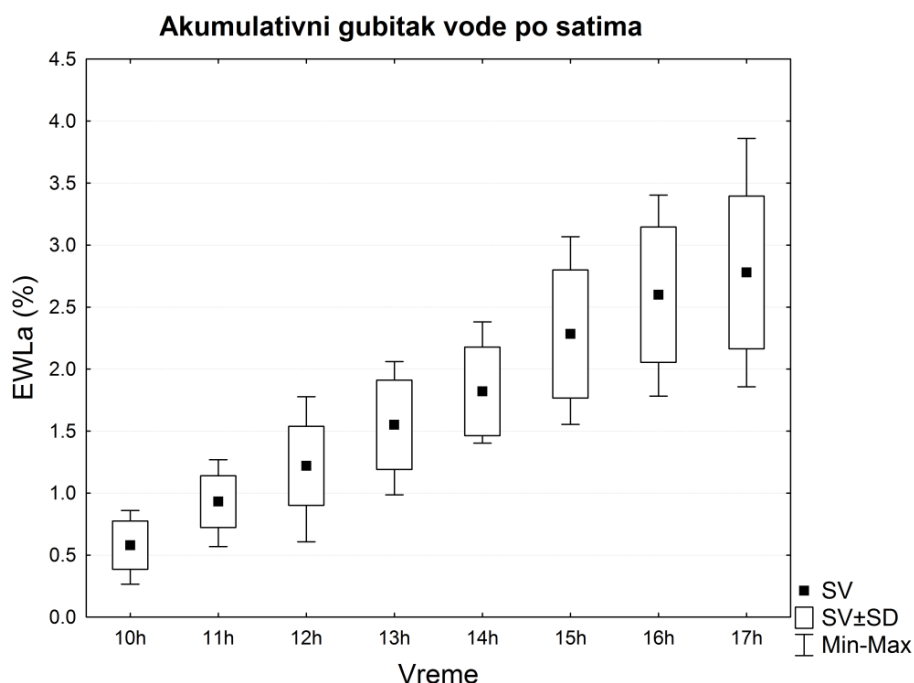
Kraskal-Volisov test je pokazao statističku značajnost za  $T_b$  ( $p = 0,020$ ) i  $T_{pref}$  ( $p = 0,011$ ), i visoku statističku značajnost za  $T_e$  ( $p = 0,000$ ) kada je poređeno vreme merenja. To ukazuje da su ove temperature bile drugačije tokom različitih vremenskih intervala. Test višestrukog poređenja p vrednosti je pokazao da su značajne razlike u temperaturama za  $T_b$  bile između intervala 09-10h i 10-11h, između skoro svih vremenskih intervala za  $T_e$ , dok je za  $T_{pref}$  najveća razlika bila između vrednosti u 11h i 15h. Slika 24 pokazuje vizuelno poređenje variranja  $T_b$ ,  $T_e$  i  $T_{pref}$  po satima i razlike u njihovim minimalnim, srednjim i maksimalnim vrednostima.

#### 4.5. Gubitak vode iz tela isparavanjem

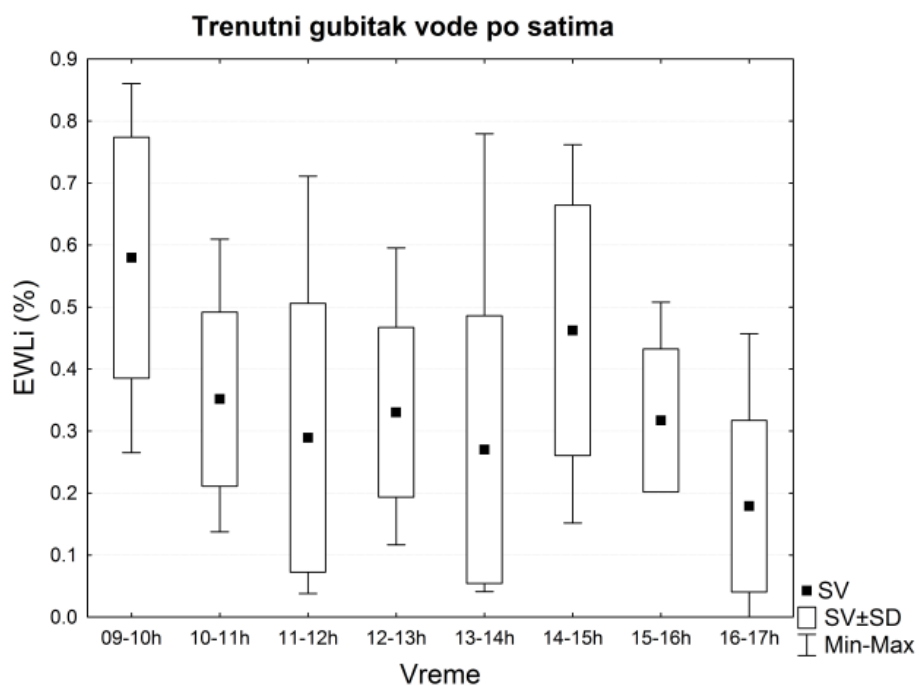
Mušjaci šumskog guštera iz eksperimenta ( $N = 10$ ) imali su srednju vrednost  $SVL = 48,6 \pm 1,7$  mm i početne mase  $W_0 = 2,36 \pm 0,24$  g. Akumulativne vrednosti gubitka vode povećavale su se tokom trajanja eksperimenta, dok je srednja vrednost ukupnog gubitka vode posle osam sati eksperimenta bila  $EWL_t = 2,78\%$  (min = 1,86% i max = 3,86%) (Tabela 14, Slika 26). Tokom eksperimenta je obrazac trenutnog gubitka vode ( $EWL_i$ ) bio varijabilan, sa tendencijom opadanja tokom poslednja tri sata eksperimenta (Tabela 14, Slika 27).

**Tabela 14.** Vrednosti akumulativnog gubitka vode ( $EWL_a$ ) i trenutnog gubitka vode ( $EWL_i$ ) šumskog guštera (*Darevskia praticola*) u procentima težine, tokom trajanja eksperimenta. SD – standardna devijacija; Min-Max – minimalne i maksimalne vrednosti gubitka vode tokom određenog vremenskog intervala.

Vreme	$EWL_a$ (%)	SD	Min – Max	Vreme	$EWL_i$ (%)	SD	Min – Max
1 (10h)	0,58	0,19	0,27 – 0,86	0-1 (09-10h)	0,58	0,19	0,27 – 0,86
2 (11h)	0,93	0,21	0,57 – 1,27	1-2 (10-11h)	0,35	0,14	0,14 – 0,61
3 (12h)	1,22	0,32	0,61 – 1,78	2-3 (11-12h)	0,29	0,22	0,04 – 0,71
4 (13h)	1,55	0,36	0,99 – 2,06	3-4 (12-13h)	0,33	0,14	0,12 – 0,60
5 (14h)	1,82	0,36	1,40 – 2,38	4-5 (13-14h)	0,27	0,22	0,04 – 0,78
6 (15h)	2,28	0,52	1,55 – 3,07	5-6 (14-15h)	0,46	0,20	0,15 – 0,76
7 (16h)	2,60	0,55	1,78 – 3,40	6-7 (15-16h)	0,32	0,12	0,20 – 0,51
8 (17h)	2,78	0,62	1,86 – 3,86	7-8 (16-17h)	0,18	0,14	0,00 – 0,46



**Slika 26.** Srednje vrednosti akumulativnog gubitka vode ( $EWL_a$ ) šumskog guštera (*Darevskia praticola*), tokom trajanja eksperimenta. SD – standardna devijacija; Min-Max – minimalne i maksimalne vrednosti gubitka vode tokom određenog vremenskog intervala.



**Slika 27.** Srednje vrednosti trenutnog gubitka vode ( $EWL_i$ ) šumskog guštera (*Darevskia praticola*), tokom trajanja eksperimenta. SD – standardna devijacija; Min-Max – minimalne i maksimalne vrednosti gubitka vode tokom određenog vremenskog intervala.

## 5. DISKUSIJA

### 5.1. Modeliranje ekološke niše

Prikupljeni nalazi šumskog guštera na Balkanu su pokazali da su podaci o njegovoj distribuciji i dalje veoma oskudni. Ovo je posebno tačno za centralne i istočne delove istraživanog regiona (Slika 15). Terenskim istraživanjima je otkriveno nekoliko novih lokaliteta, uglavnom u istočnoj Srbiji, što je popunilo prazninu u podacima o distribuciji šumskog guštera. Nedostatak novijih nalaza iz centralne Bugarske, južne Rumunije i južne Srbije se može objasniti nedovoljnim terenskim istraživanjima. Međutim, neke od prethodno poznatih populacija su možda i izumrle, usled seče šuma i intenzifikacije poljoprivrede, kao što je slučaj u nekim delovima Rumunije (Covaciu-Marcov i sar., 2009a; Gherghel i sar., 2011).

Većina nalaza šumskog guštera je u okviru modelom predviđenih pogodnih staništa (Slika 16). Model je predvideo nešto širi areal distribucije, izvan pogodnih staništa na kojima je zabeleženo prisustvo vrste (Rumunija, Srbija, Bugarska, Grčka i Turska). Pokazano je prisustvo pogodnih staništa u Makedoniji (iako šumski gušter nikada nije zabeležen u Makedoniji – vidi u Sterijovski i sar., 2014 i Uhrin i sar., 2016), gde je njegovo prisustvo veoma verovatno u istočnom delu, usled blizine regiona u Bugarskoj gde je vrsta prisutna. Velika pogodnost staništa je pokazana i na Fruškoj gori, kao i na lokalitetima dalje ka zapadu i severozapadu (Mađarska, Hrvatska, Bosna i Hercegovina), gde vrsta nije zabeležena uprkos istraženosti tih regiona. Ovo može biti posledica geografske izolacije, sredinskih uslova u prošlosti ili bioloških interakcija koje su ograničile vrstu na trenutno rasprostranjenje (npr. Guisan i sar., 2006; Elith i Leathwick, 2009; Wiens, 2011; Ahmadzadeh i sar., 2013). Treba naglasiti da se nalazi vrste koji nisu korišćeni u uzradi modela (Slika 16) poklapaju sa regionima srednje i visoke pogodnosti staništa. Zajedno sa visokim AUC vrednostima, ovo pokazuje visoku predviđajuću moć modela ekološke niše. Veće vrednosti  $AUC_{Test}$  u odnosu na  $AUC_{Train}$  nisu bile očekivane i verovatno su posledica i dalje prisutnog uticaja pristrasnosti uzorkovanja u bazi podataka za testiranje modela (u modelu visoke rezolucije je bilo četiri puta više tačaka za testiranje nego što je bilo za izradu modela), dok je prostor obuhvaćen ovim tačkama bio sličan (setovi podataka nisu bili potpuno nezavisni).

Oba modela su dala slične mape pogodnosti staništa (Slika 16a i 16b), što je takođe potvrđeno indeksom sličnosti. Vidljive razlike su posledica donekle drugačijeg doprinosa promenljivih u finalnim modelima, i preciznijih slojeva za vegetaciju koji su korišćeni za izradu modela visoke rezolucije (Slika 17). Predviđanje modela visoke rezolucije je bilo tačnije, zbog korišćenja detalja o zastupljenosti šuma u istraživanom regionu. Slojevi visoke rezolucije su omogućili bolje uočavanje fragmentacije šumskih staništa (Slika 17a) i ispravno ograničili opseg pogodnih staništa (Slika 17b). Kako bi se otklonila pristrasnost iz podataka o nalazima, njihov značajni deo je odstranjen, tako da je baza podataka za izradu modela visoke rezolucija bila manja i više ograničena na Srbiju. Međutim, smanjen broj tačaka nalaza nije uticao na kvalitet predviđanja modela. Prethodna modeliranja na gušterima su takođe pokazala da je povećanje rezolucije poželjnije u odnosu na povećanje broja nalaza lošije rezolucije (Kaliontzopoulou i sar., 2008). Generalno, modeli veće rezolucije su se pokazali kao bolji, mada to nije uvek slučaj (videti Guisan i sar., 2007).

Predviđena ekološka niša šumskog guštera je u skladu sa poznatim podacima o njegovoj ekologiji. Po literaturi, ova vrsta uglavnom naseljava šume (Arnold, 2004; Agasyan i sar., 2009) i model je tačno odabrao ove tipove staništa kao najpogodnije (Tabela 1, Prilog 1, Slika 18). To je potvrdilo pretpostavku da su šumska staništa veoma bitna za njegovo rasprostranjenje. Korišćenje detaljnijih podataka o vegetaciji je pokazalo fragmentisanu



distribuciju staništa šumskog guštera u nekim delovima areala, što je veoma primetno u južnoj Rumuniji gde se fragmenti šumskih staništa mogu videti na mapi kao veoma mali delovi veće pogodnosti staništa (Slika 16b i 17a). Staništa šumskog guštera su u većem delu areala ograničena na fragmente usled ljudskih aktivnosti i krčenja nekada kontinuiranih umereno-kontinentalnih listopadnih šuma (Pongratz i sar., 2008; Kaplan i sar., 2009). Uprkos pogodnosti klimatskih parametara na nekom lokalitetu, vrsta može biti odsutna usled uništenja i fragmentacije staništa. Izražena fragmentacija staništa koja je predviđena za južnu Rumuniju se može jednostavno potvrditi na terenu, jer je ovaj deo teritorije većinom pretvoren u poljoprivredno zemljište (Cogălniceanu i sar., 2013). Gherghel i sar. (2011) smatraju da je vrsta do skoro naseljavala ceo jug Rumunije, jer je ovaj region bio pokriven šumama. Pri tome se oko 50% redukcije šuma desilo u prošlom veku (Giurescu, 1975), što je verovatno glavni razlog fragmentisane rasprostranjenosti pogodnih staništa u okviru areala vrste.

Klimatski parametri, pogotovo temperatura, su takođe bili veoma bitni u objašnjavanju ekološke niše šumskog guštera (Tabela 1, Prilog 1, Slika 18). Podaci ukazuju na to da temperatura tokom zimskog perioda može biti presudan faktor u oblikovanju niše vrste i da je niša šumskog guštera veoma uska što se tiče temperature tokom perioda hibernacije, gde je dozvoljeno samo par stepeni odstupanja oko 0°C (Slika 18). Suprotno pretpostavci da su padavine bitan ograničavajući faktor za šumskog guštera, jer vrsti pogoduju vlažna staništa (Arnold, 1987; Strijbosch i sar., 1989; Darevsky, 1997; Covaciu-Marcov i sar., 2009b), čini se da ova promenljiva nema uticaj na ekološku nišu šumskog guštera (Tabela 1, Prilog 1). Međutim, dobijeni rezultati ne negiraju u potpunosti ovu pretpostavku, što se može objasniti preferencijom vrste ka šumskim staništima. Šume ublažavaju efekat okolne klime i stvaraju sopstvene mikroklimatske uslove (manje maksimalne temperature, veće minimalne temperature i veću relativnu vlažnost u odnosu na susedna otvorena staništa), što omogućava šumskim vrstama da budu manje zavisne od lokalnih klimatskih parametara (Renaud i sar., 2011; Gaudio i sar., 2017).

Od svih topografskih promenljivih, nagib terena je bio najbitniji, pokazujući preferenciju vrste ka brdovitim terenima. Ovo takođe može biti posledica seče šuma, gde su tereni koji su pogodniji za poljoprivredu (ravnice) prvo iskrčeni, pri čemu su šume ostale na teže dostupnim brdovitim terenima.

Treba se osvrnuti i na efekte predviđenih klimatskih promena u Evropi, koji mogu uticati na pogodnost staništa za šumskog guštera. Iako je predviđeno da će povećanje temperature imati pozitivan uticaj na guštere u Evropi, kod nekih vrsta će to prouzrokovati pomeranje južne granice areala ka severu. Pored porasta temperature, predviđeno je opadanje količine padavina u južnim i centralnim delovima Evrope (Araújo i sar., 2006; Le Galliard i sar., 2012). Kombinacija ove dve promene može uticati na povlačenje areala šumskog guštera na sličan način koji je predviđen za vrste sa ograničenim arealom i vrste koje žive na vlažnim i hladnim staništima (Foufopoulos i sar., 2011; Le Galliard i sar., 2012; Ortega i sar., 2016a). Šumski gušter uglavnom živi na vlažnim staništima, i kao što je naše istraživanje pokazalo, preferira umerene sredinske temperature (Ćorović i Crnobrnja-Isailović, 2018). Ovo nagoveštava da bi povećanjem temperature i aridifikacijom staništa šumskog guštera mogla postati nepogodna za njegov opstanak. Uzimajući u obzir termalna ograničenja šumskog guštera i njegovu fragmentisanu distribuciju, hipoteza je da će klimatske promene imati negativan uticaj na njegove periferne populacije, jer gušteri usled izolacije neće imati genetički potencijal da se adaptiraju na izmenjeno stanište, a neće imati ni pogodna staništa za naseljavanje u slučaju intenzivno antropogeno izmenjenih staništa, kakvo je na primer na lokalitetu u selu Zuce.

## 5.2. Odlike populacija i njihovih staništa

### 5.2.1. Karakteristike staništa i sredinski parametri

Staništa istraživanih populacija su uglavnom bila šumskog tipa, pri čemu su tri populacije zabeležene na livadama (Tabela 2). Ovo je u skladu sa biologijom vrste i opažanjem da je ona vezana za šume, ali da se može naći i na otvorenim livadskim staništima (Arnold, 2004; Agasyan i sar. 2009). Najveći broj lokaliteta je bio severoistočno eksponiran, a severoistočno eksponirane padine karakterišu niže temperature i veća vlažnost u odnosu na južno, jugoistočno i jugozapadno eksponirane padine (Geiger i sar., 1995; Smith i Smith, 2012). Nešto manji broj lokaliteta je bio jugoistočno eksponiran, ali se ti lokaliteti odlikuju i najvećim nagibom terena, što može umanjiti uticaj većih temperatura i veće suše na južnije eksponiranim padinama, jer nagib terena utiče na količinu sunčevog zračenja koje dopire do zemljišta, pa samim tim i na temperaturu i vlažnost staništa (Geiger i sar., 1995). Nadmorske visine, koje su bile veće od 200 m (osim lokaliteta Velesnica, na 53 m), a takođe i nagib terena (Tabela 2) su u skladu sa zapaženom preferencijom vrste ka brdovitim terenima (Arnold, 2004; Ćorović i sar., 2018).

Najveći diverzitet gmizavaca je bio u Donjem Milanovcu (10 vrsta), od čega su četiri vrste potencijalni predatori šumskog guštera (*C. austriaca*, *D. caspius*, *N. natrix* i *V. ammodytes*). Kvalitativni sastav vrsta gmizavaca na istraživanim lokalitetima je sličan, sa određenim specifičnostima koje se tiču, pre svega, prisustva/odsustva vrsta koje su označene kao potencijalni predatori malih lacertidnih guštera (Arnold, 1972). Tako su *Coronella austriaca* i *Dolichophis caspius* zabeleženi na 4 lokaliteta, *Vipera ammodytes* na 5, a *Natrix natrix* na čak 7 lokaliteta. Od ostalih vrsta potencijalnih predatora su zabeleženi još *Zamenis longissimus* na lokalitetima Rakita, Vlasi i Zuce, i *Vipera berus* koja se na istom staništu sa šumskim gušterom može naći samo na Vršačkom bregu. Analiza je pokazala da u populacijama sa većim brojem vrsta gmizavaca postoji i veći broj vrsta koje su potencijalni predatori šumskog guštera. Međutim, centralne i periferne populacije se nisu razlikovale u broju potencijalnih predatorskih vrsta gmizavaca.

Analize sredinskih parametara na staništima istraživanih populacija šumskog guštera su pokazale da između dva tipa populacija (centralne ili periferne) postoje statistički značajne razlike u temperaturi i vlažnosti na staništu. Takođe, i između populacija postoje značajne razlike u temperaturi, vlažnosti na staništu i tački rose. Ove razlike su pokazale da su staništa perifernih populacija toplija i sušnija u odnosu na staništa na kojima žive centralne populacije (Tabela 4). Što se tiče temperature, ova zapažanja se poklapaju sa opštom slikom klimatskih parametara za region, gde su srednje godišnje temperature više u centralnoj Srbiji i Vojvodini (periferno populacije) u odnosu na istočnu i jugoistočnu Srbiju (centralne populacije). Međutim, srednja godišnja količina padavina u regionu je u suprotnosti sa dobijenim vrednostima vlažnosti na staništu (veća količina padavina je u oblastima gde su periferne populacije, dok je na staništima tih populacija izmerena manja vlaga), što znači da je količina vlage na staništima drugačije regulisana i da nije nužno zavisna od količine padavina. Vlaga na staništu zavisi od vegetacije (Geiger i sar., 1995; Smith i Smith, 2012), pri čemu izraženiji uticaj imaju šume, koje stvaraju sopstvene mikroklimatske uslove (Renaud i sar., 2011; Gaudio i sar., 2017).

Analiza je pokazala da postoje statistički značajne korelacije između nekih sredinskih parametara – negativna korelacija između temperature i vlažnosti na staništu, pozitivna korelacija između temperature i tačke rose i pozitivna korelacija između vlažnosti na staništu i tačke rose. Ovo je u skladu sa poznatim pojavama da se sa povećanjem temperature smanjuje

vlažnost na staništu, da sa povećanjem temperature raste i temperatura nastanka rose (tačka rose), i da je pri većoj vlazi veća i temperatura na kojoj dolazi do potpunog zasićenja vazduha vodenom parom (tačka rose) (Smith i Smith, 2012). Takođe je zabeležena i pozitivna korelacija između nadmorske visine i maksimalnih vrednosti temperature, što u ovom slučaju može biti posledica toga da se tri od četiri populacije na većim nadmorskim visinama nalaze na staništima livadskog tipa (Radošiće, Rakita i Vlasi), usled čega na ovim lokalitetima može doći do većih temperaturnih ekstrema, što je i zapaženo na otvorenim staništima u odnosu na šumska staništa (Renaud i sar., 2011; Gaudio i sar., 2017).

## 5.2.2. Populacioni parametri

### 5.2.2.1. Gustina populacija

Najmanja gustina populacije je zabeležena u Zaječaru, dok je najveća gustina populacije bila na Vršačkom bregu (Tabela 5). Između tipova populacija nisu utvrđene statistički značajne razlike u gustinama. Kako prostorni raspored zavisi od pogodnosti staništa i od međusobnih interakcija jedinki, prilikom procena gustine treba uzeti u obzir odlike staništa i biologiju vrste (Smith i Smith, 2012). Usled logističkih ograničenja (malog broja istraživača i nedovoljno vremena za višestruke transekte) došlo je do potencijalnih problema u primeni metode. Na primer, primenjeni transekti nisu obuhvatili ukupnu heterogenost staništa, što je u onim populacijama gde su transekti zahvatili povoljnija mikrostaništa rezultiralo precenjivanjem gustine. Takođe, obzirom da su transekti rađeni samo jednom na svakom lokalitetu, zbog efekta slučajnosti je moguće da se ne zabeleži nijedna jedinka, što opet ne daje realnu predstavu o gustini populacije. Stoga, u daljim istraživanjima treba izmeniti protokol tako da zadovoljava kriterijume za bolju procenu gustine populacije.

### 5.2.2.2. Proporcija adultnih jedinki u populacijama

Proporcija adultnih jedinki se razlikovala između populacija šumskog guštera, od onih u kojima ima više subadultnih jedinki, do populacija sa pretežno adultnim jedinkama (Tabela 6). Centralne i periferne populacije su imale sličnu proporciju adultnih jedinki i u oba tipa populacija je bio veći udeo adultnih jedinki, sa nešto većim procentom adultnih jedinki u centralnim populacijama (Tabela 7). Veća zastupljenost adultnih jedinki u populacijama može biti rezultat perioda tokom kojeg su analizirane populacije, jer su tokom proleća adulti šumskog guštera aktivniji zbog sezone parenja (Ljubisavljević i sar., 2008), dok se mlade jedinke učestalije viđaju kasnije tokom godine. Obrazac uzrasne strukture populacija gde je veći broj adultnih jedinki zabeležen tokom proleća, uočen je i kod drugih lacertidnih guštera, npr. *Podarcis bocagei* (Galán, 1999), *Podarcis muralis* (Gracceva i sar., 2008), *Lacerta agilis* (Ekner i sar., 2008), *Zootoca vivipara* (Avery, 1975; Ekner i sar., 2008).

Analiza je pokazala da postoji statistički značajna, negativna korelacija između gustine populacije i procenta adultnih jedinki u populaciji. Drugim rečima, sa povećanjem gustine populacije smanjivao se procentualni udeo adultnih jedinki u populacijama. Drugačija situacija je primećena kod *Zootoca vivipara* gde je sa eksperimentalnim povećanjem gustine populacije došlo do porasta zastupljenosti adultnih jedinki, usled većeg mortaliteta juvenilnih jedinki (Massot i sar., 1992). Moguće je da povećana gustina populacije, obzirom da utiče na povećanje intraspecijske kompeticije, smanjenje količine dostupnih resursa i povećanje mortaliteta (Rockwood, 2006; Smith i Smith, 2012), ima izraženiji uticaj na adultni deo populacije tokom proleća, jer je tada povećana interakcija između adultnih jedinki.

### 5.2.2.3. Odnos polova adultnih jedinki u populacijama

Odnos polova se razlikovao između populacija šumskog guštera i kretao se od jednake zastupljenosti mužjaka i ženki do populacija u kojima je veći procenat mužjaka (sa izuzetkom lokaliteta u selu Rakita, gde je uhvaćena samo jedna ženka). U većini populacija procenat mužjaka je bio veći (Tabela 8). Centralne i periferne populacije su imale sličan odnos polova, gde je za centralne populacije dobijen idealan odnos polova (1:1), a za periferne populacije blago pomeren odnos polova (sa većim procentom mužjaka) (Tabela 9). Ovakav odnos polova može biti posledica same strukture populacija, a takođe i veće aktivnosti i vidljivosti mužjaka tokom sezone parenja, jer je procena populacionih parametara rađena u proleće. Kod lacertidnih vrsta guštera je zabeležen varijabilan odnos polova u populacijama, od populacija u kojima ima više ženki – *Lacerta agilis* (Strijbosch i Creemers, 1988), *Podarcis bocagei* (Galán, 1999), *Zootoca vivipara* (Avery, 1975; Strijbosch i Creemers, 1988; Le Galliard i sar., 2005), preko populacija sa jednakim odnosom polova – *Lacerta agilis* (Ekner i sar., 2008), *Podarcis taurica ionica* (Chondropoulos i Lykakis, 1983), *Zootoca vivipara* (Ekner i sar., 2008), do populacija u kojima ima više mužjaka – *Podarcis muralis* (Gracceva i sar., 2008), *Zootoca vivipara* (Avery, 1975).

## 5.3. Fenotipska varijabilnost

### 5.3.1. Veličina tela

Kod guštera je izražena pojava polnog dimorfizma, koja se zapaža kao razlika u veličini tela između mužjaka i ženki. Iako su kod guštera (uključujući i porodicu Lacertidae) uglavnom mužjaci krupniji, u skoro svakoj porodici guštera ima vrsta gde su ženke veći pol (Fairbairn i sar., 2007). Analiza vrednosti veličine tela (SVL) je pokazala značajne razlike između polova, pri čemu su ženke bile veće (SVL = 52,8 mm) u odnosu na mužjake (SVL = 47,2 mm) (Slika 19). To je u skladu sa zabeleženim obrascem razlika u veličini tela između polova šumskog guštera, po kom su ženke krupnije od mužjaka (Arnold, 2004).

Između centralnih i perifernih populacija nisu primećene razlike u srednjim vrednostima SVL (Tabela 10). Ovo ukazuje na to da razlike u geografskoj dužini, temperaturi (više srednje godišnje temperature u centralnoj Srbiji i Vojvodini gde su periferne populacije, u odnosu na istočnu i jugoistočnu Srbiju gde su centralne populacije) i količini padavina (veća količina padavina u oblastima gde su periferne populacije) nisu uslovile značajne razlike u veličini tela jedinki šumskog guštera između dva analizirana tipa populacija. Uticaj ovih faktora na SVL je zabeležen kod nekih grupa gmizavaca (Montgomery i sar., 2003; Goodman i sar., 2013).

Nadmorska visina može različito uticati na SVL gmizavaca, u vidu povećanja ili smanjenja SVL sa nadmorskom visinom, ali ne mora postojati jasna povezanost veličine tela i nadmorske visine (Roitberg i Smirina, 2006). Kod istraživanih populacija šumskog guštera analize su pokazale da ne postoji korelacija između SVL i nadmorske visine, a ni statistički značajne razlike u SVL između populacija grupisanih po nadmorskim visinama. Kod gmizavaca su na intraspecijskom nivou zabeleženi različiti obrasci: kod nekih vrsta je utvrđeno Bergmanovo pravilo, kod drugih obrnuto Bergmanovo pravilo, a kod nekih nije utvrđena korelacija između veličine tela i geografske širine (Oufiero i sar., 2011).

Analiza populacija grupisanih po geografskim širinama je pokazala da se ženke nisu razlikovale u vrednostima SVL, dok su značajne razlike postojale kod mužjaka između populacije severno od Save i Dunava (grupa 1 – Vršacki breg) i populacija južno od Save i

Dunava. Ove južnije populacije su bile podeljene u dve grupe (grupa 2 – Zuce, Donji Milanovac i Velesnica; grupa 3 – Trstenik, Radošiće, Prolom Banja i Vlasi) i nisu se međusobno razlikovale u vrednostima SVL. Mužjaci u severnoj populaciji su bili krupniji (SVL = 49,2 mm) u odnosu na mužjake iz južnih populacija (SVL grupe 2 = 46,9 mm i SVL grupe 3 = 47,0 mm). Analize su pokazale da ne postoji korelacija SVL i geografske širine, a takođe ni razlika između druge dve grupe populacija (južnije od Save i Dunava), tako da ne postoji klinalnost u veličini tela od juga ka severu.

Treba pomenuti da je kod ženki primećena slaba pozitivna korelacija između SVL i broja vrsta gmizavaca koje su potencijalni predatori šumskog guštera. Ova korelacija nije najjasnija, ali postoji potencijalno objašnjenje. Razlike u obojenosti i veličini tela između polova mogu dovesti do toga da je jedan od polova uočljiviji predatorima (Martín i sar., 2009; Samia i sar., 2015), što bi kod šumskog guštera bile ženke, kao krupniji pol. Kod nekih vrsta guštera je primećeno da krupnije jedinke imaju bržu reakciju na približavanje predatora (Samia i sar., 2016) i da brže trče (Huey i Hertz, 1984; Vanhooydonck i sar., 2006), a za brzinu trčanja je zabeležena pozitivna korelacija sa preživljavanjem (Miles, 2004; Husak, 2006). Ova zapažanja bi potencijalno mogla da objasne dobijene rezultate, po kojima je veći pritisak predatora pozitivno uticao na povećanje veličine tela ženki šumskog guštera.

Značajne razlike u veličinama tela su primećene između populacija i kod interakcije „Populacija \* Pol” (Tabela 10). Najmanje jedinke su bile iz Donjeg Milanovca (SVL = 49,0 mm) (centralna populacija) sa najmanjim mužjacima (SVL = 46,2 mm), dok su najkrupniji mužjaci bili sa Vršačkog brega (SVL = 49,1 mm) (periferna populacija). Najveće jedinke su bile u selu Vlasi (SVL = 51,7 mm) (centralna populacija), sa najkрупnijim ženkama (SVL = 56,2 mm), dok su najsitnije ženke bile u Radošiću (SVL = 51,0 mm) (periferna populacija) (Slika 19). Primećene razlike u vrednostima SVL između populacija nisu mogle biti objašnjene ispitivanim geografskim ili klimatskim pravilnostima, što navodi na zaključak da neki lokalni ili biološki faktori (poput dostupnosti hrane) imaju veći uticaj na veličinu tela kod šumskog guštera u Srbiji. Ovo se poklapa sa istraživanjem Pincheira-Donoso i Meiri (2013) gde je primećeno da opseg temperatura, primarna produkcija i padavine širom areala posmatranih vrsta nisu konzistentno povezani sa promenama veličine tela, ali da su faktori dostupnosti resursa bolji u predviđanju veličine tela.

### 5.3.2. Kondicioni indeks

SMI kondicioni indeks je pokazao da postoje razlike između polova, odnosno da su ženke imale veći kondicioni indeks, tj. bile su teže u odnosu na mužjake, za istu dužinu tela. Kako na SMI indeks značajnije utiče masa jedinki (u odnosu na rezidualni kondicioni indeks, koji nije pokazao razlike između polova) ove razlike mogu biti posledica toga što su ženke šumskog guštera krupnije i teže od mužjaka (Arnold, 2004), a i gravidnosti ženki, jer su merenja jedinki pretežno rađena tokom ili nešto posle sezone parenja.

Analize rezidualnog i SMI kondicionog indeksa su pokazale da između centralnih i perifernih populacija šumskog guštera ne postoje značajne razlike u kondicionim indeksima. Međutim, analizom ova dva indeksa su primećene razlike između mužjaka koji pripadaju različitim tipovima populacija, pri čemu su mužjaci imali veći kondicioni indeks u perifernim populacijama. Kako se analizirani parametri staništa (ekspozicija, nadmorska visina, nagib terena, broj vrsta gmizavaca na lokalitetu i broj predatorskih vrsta gmizavaca na lokalitetu), populacioni parametri (gustina populacija, proporcija adultnih jedinki i odnos polova) (Tabele 5, 7 i 9), a takođe i srednje vrednosti SVL (Tabela 10) nisu razlikovali između dva tipa populacija, njima se ne mogu objasniti uočene razlike u kondicionom indeksu između mužjaka

koji pripadaju različitim tipovima populacija. Međutim, klimatski parametri su pokazali razlike između centralnih i perifernih populacija, pri čemu su u perifernim populacijama veće srednje godišnje temperature, a takođe je veća i srednja godišnja količina padavina. Kako sa povećanjem srednje godišnje temperature i količine padavina raste i primarna produkcija staništa (Smith i Smith, 2012), a sa njom i količina plena (artropoda) (Borer i sar., 2012), veća dostupnost hrane može biti razlog većeg kondicionog indeksa u perifernim populacijama. Međutim, nije jasno zbog čega su ove razlike primećene samo kod mužjaka šumskog guštera.

Oba kondiciona indeksa su pokazala da između pojedinačnih populacija postoje razlike i to da najveći kondicioni indeks imaju jedinke iz Trstenika (periferna populacija), a najniži jedinke iz Radošića (periferna populacija). Srednje vrednosti ova dva indeksa nisu davale istu sliku za ostale populacije (Slike 20, 21). Ove razlike su zabeležene i između polova iz različitih populacija. Po rezidualnom indeksu najviši kondicioni indeks i kod mužjaka i kod ženki su imale jedinke iz Trstenika (periferna populacija), a najniži jedinke iz Radošića (periferna populacija) (Slika 20). Analiza SMI indeksa je dala nešto drugačije rezultate – najviši kondicioni indeks kod ženki su imale ženke iz sela Vlasi (centralna populacija), a najniži ženke iz Radošića, dok su najviši kondicioni indeks kod mužjaka su imali mužjaci iz Trstenika, a najniži mužjaci iz Radošića (Slika 21). Niži kondicioni indeksi jedinki iz Radošića mogu biti posledica života na otvorenom staništu (iako ovo nije bilo jedino livadsko stanište, ono je bilo najotvorenije). Život na otvorenom staništu, gde gušteri moraju da pređu veće razdaljine prilikom bežanja od predatora (jer su uočljiviji usled nedostatka zaklona) (Martin i Lopez, 1995), može uticati na smanjenje kondicionog stanja jedinki (Amo i sar., 2007). Takođe, u Radošiću je zabeležen veći broj predatorskih vrsta gmizavaca (tri vrste), što zbog učestalijeg antipredatorskog ponašanja može dovesti do smanjenja kondicionog indeksa jedinki (Martín i López, 1999; Pérez-Tris i sar., 2004). Za razliku od populacije u Radošiću, populacija iz Trstenika živi na šumskom staništu, na kojem je tokom istraživanja zabeležena samo jedna predatorska vrsta gmizavca. Takođe, razlike u kondicionim indeksima između populacija šumskog guštera mogu biti posledica lokalnih razlika u dostupnosti hrane između lokaliteta, jer se dostupnost hrane pokazala kao bitan faktor koji utiče na energetske zalihe guštera i njihov kondicioni indeks (Ballinger, 1977; Van Sluys, 1998).

Kod analize potencijalne zavisnosti kondicionog indeksa od broja predatorskih vrsta gmizavaca, rezidualni kondicioni indeks je bio različit između populacija (kod mužjaka i kod ženki), a SMI kondicioni indeks samo kod mužjaka. Analize su pokazale da su kondicioni indeksi kod mužjaka bili negativno korelisani sa brojem predatorskih vrsta gmizavaca, pa su kondicioni indeksi bili manji u populacijama koje žive na staništima sa većim brojem predatorskih gmizavaca. Kako je antipredatorsko ponašanje energetski i vremenski skupo, jer može ograničavati druge aktivnosti poput termoregulacije ili potrage za hranom (Martín i López, 1999; Martín i sar., 2003; Cooper i Pérez-Mellado, 2004), veći broj predatorskih vrsta, a sa njima i učestalije antipredatorsko ponašanje može usloviti smanjenje kondicionog stanja jedinki (Martín i López, 1999; Pérez-Tris i sar., 2004), što se poklapa sa dobijenim rezultatima.

### 5.3.3. Stabilnost razvića fenotipa i fluktuirajuća asimetrija

Povećanje nivoa fluktuirajuće asimetrije (FA) može biti prouzrokovano delovanjem sredinski ili genetički stresnih faktora, ali odgovori na ove stresne uslove mogu biti različiti (Graham i sar., 2010; Beasley i sar., 2013; Laia i sar., 2015). Na primer, istraživanje Lazić i sar. (2013) na vrsti *Podarcis muralis* je pokazalo povećanje nivoa FA u gradskim populacijama kao posledicu izmene staništa (prvenstveno urbanizacije, a verovatno i zagađenja). Takođe, remećenje staništa intenzivnim terenskim (van-drumskim) saobraćajem kod guštera *Sceloporus occidentalis* je izazvalo povećanje nivoa FA kod populacija u oblastima sa ovakvim



saobraćajem u odnosu na oblasti gde populacije nisu uznemiravane (Tull i Brussard, 2007). Međutim, istraživanje Mirč i sar. (2019) je pokazalo da stepen urbanizacije nema velikog uticaja na nivo FA odabranih osobina morfologije u populacijama *P. muralis* u Vojvodini, ali je ipak primećeno povećanje nivoa FA u broju femoralnih pora kod urbanih u odnosu na prirodne populacije.

S obzirom da šumski gušter ne naseljava urbana staništa, i da na posmatranim lokalitetima nije primećeno izraženo antropogeno delovanje, potencijalni izvor stresa za populacije ove vrste je gubitak genetičke varijabilnosti zbog male veličine i izolacije populacija, kao i fragmentacije staništa (Sarre i Dearn, 1991; Sarre, 1996; Ljubisavljević i sar., 2005; Băncilă i sar., 2010a). Kako se u Srbiji nalazi zapadna granica areala šumskog guštera, ovim istraživanjem su obuhvaćene i centralne i periferne populacije vrste (Ćorović i sar., 2018). Periferne populacije se često odlikuju manjom brojnošću i gustom, više su fragmentisane i izolovane u odnosu na populacije koje su bliže centru areala, jer se na granicama areala populacije približavaju svojim ekološkim ograničenjima (Hutchison, 2003; Bridle i Vines, 2007). Takođe, usled izolacije, male veličine populacija i smanjenog protoka gena može doći do smanjene genetičke varijabilnosti, zbog čega su podložnije uticaju genetičkog drifta i inbridinga (Lesica i Allendorf, 1995; Eckert i sar., 2008; Hardie i Hutchings, 2010). Početna hipoteza je bila da se periferne populacije, usled fragmentisanog rasprostranjenja vrste i toga što su na granici areala (Ćorović i sar. 2018), nalaze u nepovoljnijim i stresnijim sredinskim i genetičkim uslovima, što bi moglo da rezultuje povećanjem razvojne nestabilnosti i nivoa FA.

Dobijeni rezultati nisu u skladu sa postavljenom hipotezom, jer su analize pokazale da ne postoje statistički značajne razlike između centralnih i perifernih populacija u nivou FA. Ovakvi rezultati mogu biti posledica toga što jedinke u perifernim populacijama mogu imati visoku adaptivnu vrednost i samim tim niži nivo razvojne nestabilnosti ako nastanjuju pogodne fragmente staništa (Sexton i sar., 2009). Na ovu mogućnost ukazuju podaci dobijeni modeliranjem ekološke niše šumskog guštera, po kojima se i zapadnije od trenutnog rasprostranjenja šumskog guštera nalaze za njega povoljna staništa, te uslovi u perifernim populacijama (na zapadnoj granici areala) ne dovode do povećanja nivoa FA. Takođe, postoji mogućnost da odabrane karakteristike (FPN i SDLN) i poređenje njihovih FA nivoa u okviru populacija nisu podesni za korišćenje u svrhu indikatora sredinskog stresa kod šumskog guštera. Femoralne pore (FPN) su uključene u reproduktivnu signalizaciju i označavanje teritorije (Martín i López, 2000, 2006; López i sar., 2002), dok su subdigitalne lamele (SDLN) povezane sa kretanjem i korišćenjem staništa (Goodman, 2007; Winchell i sar., 2016). Pošto obe karakteristike, FPN i SDLN imaju važne biološke funkcije, njihovo razviće može biti pod strožom kontrolom zbog toga što se očekuje da selekcija za kanalisnost razvića bude jača, a nivo FA nizak kod karakteristika sa funkcionalnim značajem (Palmer i Strobeck, 1986; Clarke, 1998).

Treba napomenuti da je za osobinu FPN, kod mužjaka, zabeležena razlika u nivou FA između dve populacije, pri čemu je ona bila niža u perifernoj populaciji (Zuce) u odnosu na centralnu populaciju (Donji Milanovac). Kod guštera je primećeno da ženke preferiraju mužjake koji imaju simetrične seksualne odlike (npr. broj femoralnih pora), što može biti povezano sa kvalitetom seksualnih hemijskih signala (Martín i López, 2000, 2006; López i sar., 2002). Moguće je da je u populaciji Zuce izraženija seksualna selekcija za održavanje simetrije seksualnih odlika (tj. negativna selekcija za asimetriju ove osobine) usled toga što je to populacija koja se nalazi u najviše antropogeno izmenjenoj okolini i najviše je izolovana usled širenja naselja i obradivih površina na periferiji Beograda (Ćorović i Crnobrnja-Isailović, 2018). Nasuprot tome, populacija u Donjem Milanovcu se nalazi u centru areala ove vrste u Evropi (Agasyan i sar., 2009; Ćorović i sar., 2018). Tu šumski gušter ima veliku brojnost i

najčešća je vrsta guštera, što može smanjiti selekcionni pritisak na seksualne odlike mužjaka, usled većeg broja mogućnosti za parenje.

#### 5.4. Termalna biologija

U pogledu termoregulacije, gušteri mogu biti heliotermi ili tigmotermi, tj. mogu da prikupljaju toplotu direktnim izlaganjem suncu ili preko kontakta sa podlogom (Garrick, 2008). Međutim, termoregulacija je dinamičan proces i ove dve kategorije treba posmatrati samo kao suprotne strategije na krajevima kontinuuma (Pough i sar., 2004). Tigmotermija je prepoznata kao potencijalno pogodna strategija za male guštere, za dnevne vrste koje žive u šumskim staništima, ali i za noćne vrste kao što su gekoni (Vitt i sar., 1998; Belliure i Carrascal, 2002; Garrick, 2008).

Specifičnost šumskih ekosistema ogleda se u tome što šume ublažavaju efekat okolne klime i imaju drugačiju mikroklimu, odnosno imaju niže maksimalne i više minimalne temperature vazduha, kao i višu relativnu vlažnost vazduha u odnosu na susedna otvorena staništa (Renaud i sar., 2011; Gaudio i sar., 2017). Ovo omogućava šumskim vrstama da budu manje zavisne od lokalnih klimatskih obrazaca. Neke vrste guštera koje žive u šumi su relativno pasivne u odnosu na sredinske temperature i ponašaju se kao termokonformeri (Huey i Webster, 1976; Rummery i sar., 1995; Kohlsdorf i Navas, 2006). Imajući ovo u vidu, kao i činjenicu da šumski gušter ima ograničen pristup direktnom sunčevom zračenju i da je kod njega retko zapaženo sunčanje, moglo bi se pretpostaviti da se šumski gušter ponaša kao termokonformer koji zavisi od temperature podloge. Suprotno ovoj pretpostavci, dobijene vrednosti termoregulatornih indeksa pokazuju da šumski gušter aktivno termoreguliše. Indeksi predloženi od strane Hertz i sar., (1993) kvantifikuju aspekte termalne interakcije između ektoterma i sredine i omogućavaju poređenje između različitih istraživanja.

Zbog nedostatka podataka za rod *Darevskia*, termalna biologija šumskog guštera je upoređena sa drugim evropskim lacertidnim vrstama. Srednja vrednost  $T_b$  šumskog guštera ( $29,0^{\circ}\text{C}$ ) je blizu donje granice srednjih vrednosti telesnih temperatura zabeleženih na terenu za 53 lacertidne vrste ( $27-40^{\circ}\text{C}$  - Castilla i sar., 1999) i slična je srednjim vrednostima telesnih temperatura alpskih vrsta kao što su *Iberolacerta cyreni* ( $29,3^{\circ}\text{C}$ ), *Iberolacerta galani* ( $30,9^{\circ}\text{C}$ ) i *Iberolacerta bonnali* ( $30,9^{\circ}\text{C}$ ) (Monasterio i sar., 2009; Ortega i sar., 2016a;b). Srednja vrednost  $T_{set}$  šumskog guštera u laboratoriji ( $29,6^{\circ}\text{C}$ ) je za  $2^{\circ}\text{C}$  niža od srednjih  $T_{set}$  temperatura zabeleženih kod 15 vrsta guštera iz roda *Podarcis* (čiji je opseg od  $31,7^{\circ}\text{C}$  do  $35,5^{\circ}\text{C}$  - Kapsalas i sar., 2016). Štaviše, njegov opseg  $T_{set}$  temperatura ( $27,8-31,4^{\circ}\text{C}$ ) je u potpunosti ispod opsega zabeleženih kod *P. muralis* ( $31,9-36,5^{\circ}\text{C}$  za populacije iz centralne Španije - Bauwens i sar., 1995;  $31,3-34,0^{\circ}\text{C}$  za populacije sa Peloponeza, Grčka - Sagonas i sar., 2017), koji je jedina mala lacertidna vrsta koja se javlja u sintopiji sa šumskim gušterom na zapadnoj granici areala. Odabrane temperature šumskog guštera se najbolje mogu uporediti sa onima kod *Iberolacerta bonnali*, alpskog guštera adaptiranog na hladnoću, čiji je  $T_{set}$  opseg  $29,2-32,8^{\circ}\text{C}$  (Ortega i sar., 2016b). Interesantno je napomenuti da je opseg odabranih temperatura šumskog guštera širok ( $3,6^{\circ}\text{C}$ ), pored toga što ima niže temperature, što je takođe uporedivo sa *Iberolacerta bonnali*, za razliku od drugih vrsta roda *Iberolacerta* koje imaju uzak opseg odabranih temperatura (Monasterio i sar., 2009; Ortega i sar., 2016a). Ove sličnosti u  $T_b$  i  $T_{set}$  vrednostima između šumskog guštera umerenog područja i alpskog guštera mogu biti rezultat uticaja hladnijeg, zasenčenog staništa šumskog guštera i umerenih temperatura tokom proleća na ovom lokalitetu.

Preferirani temperaturni opseg ( $T_{pref}$ ) je bitan indikator termalnih potreba vrste, zbog toga što se u okviru njega mnogi fiziološki procesi odvijaju blizu optimuma (Bauwens i sar., 1995; Castilla i sar., 1999; Angilletta, 2009). Termalna preferenca vrste može biti ista pod različitim sredinskim uslovima i tokom dužih vremenskih intervala (Van Damme i sar., 1987;

Carretero i sar., 2005; Angilletta, 2009), ali je takođe primećeno da različiti faktori, poput sezonalnosti (naročito kod guštera iz umerenog klimatskog područja), ontogenije i reproduktivnog statusa mogu uticati na promenu ovog opsega temperatura (Castilla i sar., 1999; Díaz i Cabezas-Díaz, 2004; Carretero i sar., 2005; Osojnik i sar., 2013). Uporedna analiza je pokazala da su vrednosti dobijene početkom juna 2014 i u maju 2018, bile gotovo identične –  $T_{pref}$  2014: 22,1°C-35,4°C i  $T_{pref}$  2018: 22,8°C-35,3°C;  $T_{set}$  2014: 27,8°C-31,4°C i  $T_{set}$  2018: 27,7°C-31,4°C, dok su u maju 2019  $T_{pref}$ : 21,0°C-34,1°C i  $T_{set}$ : 26,8°C-29,4°C bile za 1-2°C niže. Ovi rezultati potvrđuju prethodno primećenu pravilnost da je opseg odabranih temperatura poprilično konstantan kada se posmatra isti pol, tokom iste sezone (Carretero i sar., 2005). Međutim, rezultati takođe ukazuju i na potencijalnu plastičnost ovih temperatura u odnosu na temperaturnu sezonalnost na staništu (Díaz i Cabezas-Díaz, 2004). U ovom slučaju je pretpostavljeno da su niže  $T_{pref}$  i  $T_{set}$  posledica hladnijeg i izrazito kišovito vremea tokom maja 2019.

Pokazano je da šumski gušter aktivno termoreguliše, i da održava telesne temperature blizu  $T_{set}$  opsega, sa 57% izmerenih  $T_b$  vrednosti u okviru  $T_{set}$ . Širi opseg  $T_b$  i  $T_{pref}$  (Tabela 13, Slika 24, Slika 25), u poređenju sa drugim lacertidnim gušterima (Kapsalas i sar., 2016; Pafilis i sar., 2016; Sagonas i sar., 2017), pokazuje umerenu preciznost termoregulacije (Hertz i sar., 1993). Indeks  $\bar{d}_b$  je bio nizak (0,8), što ukazuje na visoku tačnost termoregulacije (Hertz i sar., 1993). Oba indeksa efikasnosti termoregulacije, visoka vrednost  $E = 0,8$ , i pozitivna vrednost  $\bar{d}_e - \bar{d}_b = 2,6$ , pokazuju da je šumski gušter efikasan termoregulator (Hertz i sar., 1993; Blouin-Demers i Weatherhead, 2001). U poređenju sa drugim lacertidnim gušterima, čije se  $E$  vrednosti kreću od niskih do visokih, npr. od  $E = 0,52$  kod *Iberolacerta cyreni* (Monasterio i sar., 2009) i  $E = 0,63$  kod *Podarcis melisellensis* (za više *Podarcis* vrsta pogledati kod Pafilis i sar., 2016) do  $E = 0,95$  kod *Iberolacerta bonnali* (Ortega i sar., 2016b) i  $E = 0,96$  kod *Podarcis siculus* (Kapsalas i sar., 2016) efikasnost termoregulacije šumskog guštera je umereno visoka.

Vrednosti  $T_e$  na staništu su u 67% merenja bile ispod  $T_{set}$  za vrstu, ali je stanište bilo dovoljno termalno heterogeno da obezbedi termoregulatorno ponašanje (Slika 24). U poređenju sa  $\bar{d}_e$  vrednostima zabeleženim na drugim staništima lacertida, koje idu od 3,0 do 11,0 (Pafilis i sar., 2016), niska vrednost  $\bar{d}_e = 3,4$  pokazuje visok termalni kvalitet staništa, gde gušteri lako mogu postići temperature u okviru  $T_{set}$ . Termalni kvalitet staništa je bitan, jer utiče na energetska isplativost termoregulacije (Sagonas i sar., 2013a; b; Gómez Alés i sar., 2017).

## 5.5. Gubitak vode iz tela isparavanjem

Vrste koje žive u različitim uslovima suše razlikuju se u otpornosti na gubitak vode, što ukazuje na postojanje specifičnih adaptacija koje im omogućavaju opstanak na određenom staništu. Vrste sa sušnih staništa odlikuju se većom otpornošću na gubitak vode, tako da je kod njih gubitak vode (za isti vremenski interval) manji u odnosu na vrste sa vlažnih staništa (Lillywhite, 2006; Cox i Cox, 2015).

Šumski gušter živi na zasenčenijim i vlažnijim staništima, u odnosu na druge male lacertide (Arnold, 1987; Strijbosch i sar., 1989; Darevsky, 1997; Covaciu-Marcov i sar., 2009b) i, za razliku od većine predstavnika roda *Darevskia*, ne naseljava kamenita staništa već se može naći na površini šumske stelje (Arnold, 2004; Agasyan i sar., 2009). Najčešće živi u hrastovim šumama sa dobro razvijenom zeljastom vegetacijom, pri čemu je primećeno njegovo odsustvo u suvim šumama (Strijbosch i sar., 1989; Gherghel i sar., 2011; Stojanov i sar., 2011; Gaceu i Josan, 2013). Takođe se može naći i u vlažnim travnatim zajednicama blizu potoka ili kanala (Covaciu-Marcov i sar., 2009b). Imajući u vidu ovakve sredinske potrebe

vrste, gde joj pogoduju vlažnija staništa, početna pretpostavka je da je šumski gušter osetljiv na gubitak vode, i da ima visok stepen gubitka vode.

Zbog nedostatka podataka za rod *Darevskia*, dobijeni rezultati su upoređeni sa drugim evropskim lacertidnim vrstama. U obzir su uzeta istraživanja koja su rađena po istoj metodologiji, i vrednosti gubitka vode isparavanjem (EWL) nakon 8 sati merenja (što odgovara trajanju eksperimenta). Gubitak mase od 2,8% kod šumskog guštera je među nižima zabeleženim kod lacertidnih vrsta. Niske vrednosti EWL su zabeležene kod vrsta *Podarcis guadarramae* 1,9% i *P. bocagei* 2,3% (Ferreira i sar., 2016) i *P. muralis* 2,3% i *P. liolepis* 2,4% (Carneiro i sar., 2015), koje naseljavaju sušnija staništa na Pirinejskom poluostrvu. Nešto više vrednosti se navode u Sloveniji za *Podarcis muralis* (3,1%) (Osojnik i sar., 2013), jedinog malog lacertidnog guštera koji se javlja u sintopiji sa šumskim gušterom na zapadnoj granici areala, a koji ima značajno šire rasprostranjenje od šumskog guštera (Sillero i sar., 2014). Visoke vrednosti EWL zabeležene su kod četiri vrste roda *Algyroides* (5-12%) (Carneiro i sar., 2017) koje žive na području Mediterana, na zasenčenim staništima sa više vegetacije. Vrste *A. moreoticus* i *A. marchi*, koje imaju najveći procenat gubitka vode, imaju vrlo ograničenu i lokalizovanu distribuciju. Pretpostavlja se da je ovako visok gubitak vode kod njih posledica istorijskih ograničenja, usled kojih se još uvek nisu adaptirale na sadašnje mediteranske klimatske uslove (Carneiro i sar., 2017).

Uporedna analiza je pokazala da dobijeni rezultati ne odgovaraju početnoj hipotezi o gubitku vode kod šumskog guštera. Sličan, ali ipak nešto veći gubitak vode kod *P. muralis* (iz Slovenije), koji živi u sintopiji sa šumskim gušterom na datom lokalitetu (selo Zuce), naveo je na preispitivanje dobijenih rezultata. *Podarcis muralis* je heliotermna vrsta sa širokim rasprostranjenjem u Evropi, koja živi i u mediteranskom klimatu i ima više preferirane telesne temperature (Arnold, 2004; Sillero i sar., 2014; Ćorović i Crnobrnja-Isailović, 2018), u odnosu na tigmotermnog šumskog guštera sa ograničenim rasprostranjenjem i nižim  $T_{pref}$  (Sillero i sar., 2014; Ćorović i Crnobrnja-Isailović, 2018; Ćorović i sar., 2018), i kao takva bi trebalo da je manje osetljiva i da ima manji gubitak vode u odnosu na šumskog guštera.

Proučavanjem ponašanja, ekofiziologije i distribucije šumskog guštera dobijeni su sledeći podaci – u prirodi je primećeno da u toku veoma toplih dana dolazi do potpunog prekida aktivnosti šumskog guštera; eksperimentalno je pokazano da šumski gušter ima relativno nizak akumulativni EWL i da je njegov opseg odabranih temperatura niži u odnosu na većinu lacertidnih guštera (Ćorović i Crnobrnja-Isailović, 2018); modeli ekološke niše su pokazali da padavine nemaju značajan uticaj na distribuciju pogodnih staništa za šumskog guštera (Ćorović i sar., 2018). Ova zapažanja su navela na zaključak da šumski gušter ima razvijene mehanizme za očuvanje vode u telu, ali da su njegova aktivnost i rasprostranjenje ograničeni termalnim potrebama vrste, pri čemu je primećena asocijacija sa vlažnim staništima verovatno rezultat odabira staništa koja odgovaraju njegovim preferiranim temperaturama.

## 6. ZAKLJUČCI

Na osnovu rezultata dobijenih u ovoj studiji došlo se do sledećih zaključaka:

1. Novi nalazi šumskog guštera su delimično popunili prazninu u poznavanju njegovog rasprostranjenja. Najpogodnija staništa za vrstu se nalaze u centralnoj i istočnoj Srbiji, jugozapadnoj Rumuniji i centralnoj, južnoj i jugozapadnoj Bugarskoj, ali je model ekološke niše ukazao na postojanje potencijalno pogodnih staništa i van granica areala vrste. Temperatura tokom najhladnije četvrtine godine, vegetacioni pokrivač i nagib terena su pokazali najjači uticaj u definisanju ekološke niše šumskog guštera. Suprotno očekivanjima, količina padavina nije imala uticaja. Podaci su ukazali na to da temperatura tokom zimskog perioda može biti presudan faktor u oblikovanju niše vrste i da je niša šumskog guštera veoma uska što se tiče temperature tokom perioda hibernacije. Pogodnost staništa se povećavala sa povećanjem vegetacionog pokrivača i nagiba terena (do određenih vrednosti). Model ekološke niše je pokazao da su šumska staništa veoma bitna za rasprostranjenje šumskog guštera i da su ona veoma fragmentisana u nekim delovima areala.
2. Pregled karakteristika staništa istraživanih populacija šumskog guštera je pokazao da on živi u šumama, ali i na livadama, na uglavnom brdovitim terenima, što se poklapa sa prethodno primećenom preferencijom vrste. Analize sredinskih parametara su pokazale da između dva tipa populacija (centralne ili periferne) postoje razlike u temperaturi i vlažnosti na staništu, tj. da su staništa perifernih populacija toplija i sušnija u odnosu na staništa na kojima žive centralne populacije.
3. Analize populacionih parametara su pokazale da se centralne i periferne populacije nisu razlikovale po gustini. Proporcija adultnih jedinki se razlikovala između pojedinačnih populacija šumskog guštera, ali je bila slična između dva tipa populacija – centralnih i perifernih, i u oba tipa populacija je bio veći udeo adultnih jedinki. Centralne i periferne populacije su imale sličan odnos polova – optimalan (1:1) u centralnim i nešto veći procenat mužjaka u perifernim populacijama.
4. Kod šumskog guštera je uočena pojava polnog dimorfizma u vidu razlike u veličini tela između mužjaka i ženki, pri čemu su ženke bile krupniji pol. Kod istraživanih populacija šumskog guštera nije postojala korelacija između veličine tela (SVL), nadmorske visine i geografske širine. Između centralnih i perifernih populacija nisu primećene razlike u srednjim vrednostima SVL, što ukazuje na to da razlike u geografskoj dužini, temperaturi i količini padavina nisu uslovile značajne razlike u veličini tela jedinki između dva tipa populacija. Takođe, primećene razlike u vrednostima SVL između pojedinačnih populacija nisu mogle biti objašnjene nekom geografskom ili klimatskom pravilnošću, što navodi na zaključak da lokalni faktori imaju veći uticaj na veličinu tela šumskog guštera u Srbiji.
5. Analizom rezidualnog i SMI kondicionog indeksa uočene su razlike između mužjaka koji pripadaju različitim tipovima populacija, pri čemu su mužjaci imali veći kondicioni indeks u perifernim populacijama. Ovo potencijalno može biti posledica veće primarne produkcije staništa i veće dostupnosti hrane u perifernim populacijama. Takođe, kondicioni indeksi mužjaka bili su negativno korelisani sa brojem predatorskih vrsta gmizavaca, pa su kondicioni indeksi bili manji na staništima sa većim brojem predatora. Ovakav uticaj predatora na kondicione indekse može biti posledica

učestalijeg antipredatorskog ponašanja, koje je energetski i vremenski skupo, jer ograničava druge aktivnosti poput ishrane i termoregulacije.

6. Analize su pokazale da ne postoje statistički značajne razlike između centralnih i perifernih populacija u nivou fluktuirajuće asimetrije (FA). Ovo navodi na zaključak da se periferne populacije šumskog guštera (na zapadnoj granici arala) ne nalaze u toliko nepovoljnim uslovima sredine da bi došlo do razlike u nivou FA između tipova populacija. Takođe, postoji mogućnost da odabrane karakteristike (FPN i SDLN) nisu podesni indikatori za utvrđivanje sredinskog stresa kod šumskog guštera, usled toga što karakteristike koje imaju funkcionalnu značajnost mogu da pokazuju nizak nivo FA.
7. Pokazano je da šumski gušter aktivno termoreguliše, i da tačno i efikasno održava telesne temperature blizu  $T_{set}$  opsega. Širi opseg  $T_b$  i  $T_{pref}$  u poređenju sa drugim lacertidnim gušterima pokazuje umerenu preciznost termoregulacije. Zanimljivo je zapažanje da su izmerene  $T_b$  i  $T_{set}$  vrednosti kod šumskog guštera niže u odnosu na vrednosti zabeležene kod većine lacertidnih guštera, i da su bliske vrednostima  $T_b$  i  $T_{set}$  nekih alpskih vrsta guštera.
8. Šumski gušter živi na zasenčenijim i vlažnijim staništima, u odnosu na druge male lacertide, pa je početna pretpostavka bila da je šumski gušter osetljiv na gubitak vode, i da ima visok stepen gubitka vode. Dobijeni rezultati ne odgovaraju ovoj hipotezi, jer je eksperimentalno pokazano da šumski gušter ima relativno nizak akumulativni gubitak vode isparavanjem (EWL). Proučavanjem ponašanja, ekofiziologije i distribucije je zaključeno da šumski gušter ima razvijene mehanizme za očuvanje vode u telu, ali da su njegova aktivnost i rasprostranjenje ograničeni termalnim potrebama vrste, pri čemu je primećena asocijacija sa vlažnim staništima verovatno rezultat odabira staništa koja odgovaraju njegovim preferiranim temperaturama.



## 7. LITERATURA

- Adolph, S.C., Porter, W.P. (1993). Temperature, activity and lizard life histories. *American Naturalist*, 142: 273–295.
- Agasyan, A., Avci, A., Tuniyev, B., Crnobrnja-Isailović, J., Lymberakis, P., Andrén, C., et al. (2009). *Darevskia praticola*. IUCN Red List of Threatened Species. [pristupljeno 26. oktobra 2019]. <http://www.iucnredlist.org/details/157245/0>.
- Ahmadzadeh, F., Carretero, M.A., Rödder, D., Harris, D.J., Freitas, S.N., Perera, A., et al. (2013). Inferring the effects of past climate fluctuations on the distribution pattern of *Iranolacerta* (Reptilia, Lacertidae): Evidence from mitochondrial DNA and species distribution models. *Zoologischer Anzeiger*, 252: 141–148.
- Aiello-Lammens, M.E., Boria, R.A., Radosavljevic, A., Vilela, B., Anderson, R.P. (2015). spThin: An R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*, 38: 541–545.
- Amo, L., López, P., Martín, J. (2007). Habitat deterioration affects body condition of lizards: A behavioral approach with *Iberolacerta cyreni* lizards inhabiting ski resorts. *Biological Conservation*, 135: 77–85.
- Ananjeva, N.B., Golynsky, E.E., Lin, S.-M., Orlov, N.L., Tseng, H.-Y. (2015). Modeling habitat suitability to predict the potential distribution of the Kelung cat snake *Boiga kraepelini* Steineger, 1902. *Russian Journal of Herpetology*, 22: 197–205.
- Angilletta, M.J.Jr. (2009). *Thermal adaptation: A theoretical and empirical synthesis*. Oxford University Press, Oxford.
- Angilletta, M.J.Jr., Steury, T.D., Sears, M.W. (2004). Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: Fitting pieces of a life-history puzzle. *Integrative and Comparative Biology*, 44: 498–509.
- Araújo, M.B., Thuiller, W., Pearson, R.G. (2006). Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, 33: 1712–1728.
- Arnold, E.N. (1987). Resource partition among lacertid lizards in southern Europe. *Journal of Zoology*, 252: 145–169.
- Arnold, E.N. (2004). *Field guide of reptiles and amphibians of Britain and Europe*, Second edition. Collins, London.
- Arnold, E.N., Arribas, O., Carranza, S. (2007). Systematics of the palaeartic and oriental lizard tribe Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae), with descriptions of eight new genera. Magnolia Press, Auckland, New Zealand.
- Arnold, S.J. (1972). Species densities of predators and their prey. *The American Naturalist*, 106: 220–236.
- Ashton, K.G., Feldman, C.R. (2003). Bergmann's rule in nonavian reptiles: Turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution*, 57: 1151–1163.
- Aubret, F., Bonnet, X., Shine, R., Lourdais, O. (2002). Fat is sexy for females but not males: The influence of body reserves on reproduction in snakes (*Vipera aspis*). *Hormones and Behavior*, 42: 135–147.
- Avery, R.A. (1975). Age-structure and longevity of common lizard (*Lacerta vivipara*) populations. *Journal of Zoology*, 176: 555–558.

- Badyaev, A.V. (2005). Role of stress in evolution: From individual adaptability to evolutionary adaptation. In: Variation (Hallgrímsson, B., Hallt, B.K. editors), pp. 277–302. Elsevier Academic Press.
- Ballinger, R.E. (1977). Reproductive strategies: Food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology*, 58: 628–635.
- Băncilă, R., Van Gelder, I., Rotteveel, E., Loman, J., Arntzen, J.W. (2010a). Fluctuating asymmetry is a function of population isolation in island lizards. *Journal of Zoology*, 282: 266–275.
- Băncilă, R.I., Hartel, T., Plăiașu, R., Smets, J., Cogălniceanu, D. (2010b). Comparing three body condition indices in amphibians: A case study of yellow-bellied toad *Bombina variegata*. *Amphibia-Reptilia*, 31: 558–562.
- Bauwens, D., Diaz-Uriarte, R. (1997). Covariation of life-history traits in Lacertid lizards: A comparative study. *The American Naturalist*, 149: 91–111.
- Bauwens, D., Garland, T.J., Castilla, A.M., Van Damme, R. (1995). Evolution of sprint speed in lacertid lizards: Morphological, physiological and behavioral covariation. *Evolution*, 49: 848–863.
- Bauwens, D., Hertz, P.E., Castilla, A.M. (1996). Thermoregulation in a lacertid lizard: The relative contributions of distinct behavioral mechanisms. *Ecology*, 77: 1818–1830.
- Beasley, D.A.E., Bonisoli-Alquati, A., Mousseau, T.A. (2013). The use of fluctuating asymmetry as a measure of environmentally induced developmental instability: A meta-analysis. *Ecological Indicators*, 30: 218–226.
- Belliure, J., Carrascal, L.M. (2002). Influence of heat transmission mode on heating rates and on the selection of patches for heating in a Mediterranean lizard. *Physiological and Biochemical Zoology*, 75: 369–376.
- Bertolero, A., Carretero, M.A., Llorente, G.A. (2005). An assessment of the reliability of growth rings counts for age determination in the Hermann's tortoise *Testudo hermanni*. *Amphibia-Reptilia*, 26: 17–23.
- Beshkov, V., Nanev, K. (2006). Amphibians and reptiles in Bulgaria. Pensoft.
- Bijlsma, R., Loeschcke, V. (2005). Environmental stress, adaptation and evolution: An overview. *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 744–749.
- Bijlsma, R., Bundgaard, J., Boerema, A.C. (2000). Does inbreeding affect the extinction risk of small populations? Predictions from *Drosophila*. *Journal of Evolutionary Biology*, 13: 502–514.
- Biserkov, V., Naumov, B., Tzankov, N., Stojanov, A.J., Petrov, B., Dobrev, D., et al. (2007). A field guide to amphibians and reptiles of Bulgaria. Zeleni Balkani, Sofia.
- Bjorksten, T., David, P., Pomiankowski, A., Fowler, K. (2000). Fluctuating asymmetry of sexual and nonsexual traits in stalk-eyed flies: A poor indicator of developmental stress and genetic quality. *Journal of Evolutionary Biology*, 13: 89–97.
- Blouin-Demers, G., Weatherhead, P.J. (2001). Thermal ecology of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in a thermally challenging environment. *Ecology*, 82: 3025–3043.
- Blouin-Demers, G., Weatherhead, P.J. (2002). Habitat-specific behavioural thermoregulation by black rat snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*). *Oikos*, 97: 59–68.
- Bogdan, H. V., Sas-Kovács, I., Covaciu-Marcov, S.-D. (2014). Herpetofaunistic diversity in Lipova Hills, western Romania: Actual and past causes. *Biharean Biologist*, 8: 48–52.

- Borer, E.T., Seabloom, E.W., Tilman, D. (2012). Plant diversity controls arthropod biomass and temporal stability. *Ecology Letters*, 15: 1457–1464.
- Boria, R.A., Olson, L.E., Goodman, S.M., Anderson, R.P. (2014). Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling*, 275: 73–77.
- Brandt, R., Navas, C.A. (2011). Life-history evolution on Tropicurinae lizards: Influence of lineage, body size and climate. *PLoS ONE*, 6: e20040.
- Bridle, J.R., Vines, T.H. (2007). Limits to evolution at range margins: When and why does adaptation fail? *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 140–147.
- Cárcamo, H.A., Floate, K.D., Lee, B.L., Beres, B.L., Clarke, F.R. (2008). Developmental instability in a stem-mining sawfly: Can fluctuating asymmetry detect plant host stress in a model system? *Oecologia*, 156: 505–513.
- Carneiro, D., García-Muñoz, E., Kaliontzopoulou, A., Llorente, G.A., Carretero, M.A. (2015). Comparing ecophysiological traits in two *Podarcis* wall lizards with overlapping ranges. *Salamandra*, 51: 335–344.
- Carneiro, D., García-Muñoz, E., Žagar, A., Pafilis, P., Carretero, M.A. (2017). Is ecophysiology congruent with the present-day relictual distribution of a lizard group? Evidence from preferred temperatures and water loss rates. *Herpetological Journal*, 27: 47–56.
- Carretero, M.A., Roig, J.M., Llorente, G.A. (2005). Variation in preferred body temperature in an oviparous population of *Lacerta (Zootoca) vivipara*. *Herpetological Journal*, 15: 51–55.
- Case, T.J., Holt, R.D., McPeck, M.A., Keitt, T.H. (2005). The community context of species' borders: Ecological and evolutionary perspectives. *Oikos*, 108: 28–46.
- Cassel-Lundhagen, A., Tammaru, T., Windig, J.J., Ryrholm, N., Nylin, S. (2009). Are peripheral populations special? Congruent patterns in two butterfly species. *Ecography*, 32: 591–600.
- Castilla, A.M., Van Damme, R., Bauwens, D. (1999). Field body temperatures, mechanisms of thermoregulation and evolution of thermal characteristics in lacertid lizards. *Natura Croatica*, 8: 253–274.
- Chen, I.C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., Thomas, C.D. (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333: 1024–1026.
- Chondropoulos, B.P., Lykakis, J.J. (1983). Ecology of the Balkan wall lizard, *Podarcis taurica ionica* (Sauria: Lacertidae) from Greece. *Copeia*, 1983: 991–1001.
- Civantos, E., Forsman, A. (2000). Determinants of survival in juvenile *Psammodromus algirus* lizards. *Oecologia*, 124: 64–72.
- Clarke, G.M. (1998). The genetic basis of developmental stability. V. Inter- and intra-individual character variation. *Heredity*, 80: 562–567.
- Clinchy, M., Sheriff, M.J., Zanette, L.Y. (2013). Predator-induced stress and the ecology of fear. *Functional Ecology*, 27: 56–65.
- Cogălniceanu, D., Rozyłowicz, L., Székely, P., Samoilă, C., Stănescu, F., Tudor, M., et al. (2013). Diversity and distribution of reptiles in Romania. *ZooKeys*, 341: 49–76.
- Cooper, W.E.J., Pérez-Mellado, V. (2004). Tradeoffs between escape behavior and foraging opportunity by the Balearic lizard (*Podarcis lilfordi*). *Herpetologica*, 60: 321–324.

- Coors, A., De Meester, L. (2008). Synergistic, antagonistic and additive effects of multiple stressors: Predation threat, parasitism and pesticide exposure in *Daphnia magna*. *Journal of Applied Ecology*, 45: 1820–1828.
- Covaciu-Marcov, S.-D., Cicort-Lucaciu, A.-Ş., Dobre, F., Ferenţi, S., Birceanu, M., Mihuţ, R., et al. (2009a). The herpetofauna of the Jiului Gorge National Park, Romania. *North-Western Journal of Zoology*, 5: S01-S78.
- Covaciu-Marcov, S.-D., Cicort-Lucaciu, A.-Ş., Gaceu, O., Sas, I., Ferenţi, S., Bogdan, H.V. (2009b). The herpetofauna of the south-western part of Mehedinţi County, Romania. *North-Western Journal of Zoology*, 5: 142–164.
- Cox, C.L., Cox, R.M. (2015). Evolutionary shifts in habitat aridity predict evaporative water loss across squamate reptiles. *Evolution*, 69: 2507–2516.
- Cox, N.A., Temple, H.J. (2009). European red list of reptiles. Office for Official Publications of the European Communities, Luxemburg.
- Crnobrnja-Isailović, J., Aleksić, I., Bejaković, D. (2005). Fluctuating asymmetry in *Podarcis muralis* populations from southern Montenegro: Detection of environmental stress in insular populations. *Amphibia-Reptilia*, 26: 149–158.
- Crochet, P.-A., Chaline, O., Surget-Groba, Y., Debain, C., Cheylan, M. (2004). Speciation in mountains: Phylogeography and phylogeny of the rock lizards genus *Iberolacerta* (Reptilia: Lacertidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30: 860–866.
- Croft, D.P., Brent, L.J.N., Franks, D.W., Cant, M.A. (2015). The evolution of prolonged life after reproduction. *Trends in Ecology and Evolution*, 30: 407–416.
- Ćorović, J., Crnobrnja-Isailović, J. (2018). Aspects of thermal ecology of the meadow lizard (*Darevskia praticola*). *Amphibia-Reptilia*, 39: 229–238.
- Ćorović, J., Popović, M., Cogălniceanu, D., Carretero, M.A., Crnobrnja-Isailović, J. (2018). Distribution of the meadow lizard in Europe and its realized ecological niche model. *Journal of Natural History*, 52: 1909–1925.
- Cvetković, D., Tomašević, N., Ficetola, G.F., Crnobrnja-Isailović, J., Miaud, C. (2009). Bergmann's rule in amphibians: combining demographic and ecological parameters to explain body size variation among populations in the common toad *Bufo bufo*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 47: 171–180.
- Daltry, J.C., Ross, T., Thorpe, R.S., Wüster, W. (1998). Evidence that humidity influences snake activity patterns: A field study of the Malayan pit viper *Calloselasma rhodostoma*. *Ecography*, 21: 25–34.
- Darevsky, I.S. (1997). *Lacerta praticola* Eversmann 1834. In: Gasc, J.P., Cabela, A., Crnobrnja-Isailović, J., Dolmen, D., Grossenbacher, K., Haffner, P., et al., editors. Atlas of amphibians and reptiles in Europe. Paris: Collection Patrimoines Naturels, Societas Europaea Herpetologica, Museum National d'Histoire Naturelle, Service du Patrimoine Naturel; p. 254–255.
- de Pous, P., Mora, E., Metallinou, M., Escoriza, D., Comas, M., Donaire, D., et al. (2011). Elusive but widespread? The potential distribution and genetic variation of *Hyalosaurus koellikeri* (Günther, 1873) in the Maghreb. *Amphibia-Reptilia*, 32: 385–397.
- Debat, V., David, P. (2001). Mapping phenotypes: Canalization, plasticity and developmental stability. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 555–561.

- Díaz, J.A. (1997). Ecological correlates of the thermal quality of an ectotherm's habitat: A comparison between two temperate lizard populations. *Functional Ecology*, 11: 79–89.
- Díaz, J.A., Cabezas-Díaz, S. (2004). Seasonal variation in the contribution of different behavioural mechanisms to lizard thermoregulation. *Functional Ecology*, 18: 867–875.
- Donald, P.F. (2007). Adult sex ratios in wild bird populations. *Ibis*, 149: 671–692.
- Dupoué, A., Stahlschmidt, Z.R., Michaud, B., Lourdais, O. (2015). Physiological state influences evaporative water loss and microclimate preference in the snake *Vipera aspis*. *Physiology & Behavior*, 144: 82–89.
- Eckert, C.G., Samis, K.E., Loughheed, S.C. (2008). Genetic variation across species' geographical ranges: The central-marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology*, 17: 1170–1188.
- Eiselt, V.J. (1970). Ergebnisse zoologischer Sammelreisen in der Türkei: Bemerkenswerte Funde von Reptilien, I. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 74: 343–355.
- Ekner, A., Majláth, I., Majláthová, V., Hromada, M., Bona, M., Antczak, M., et al. (2008). Densities and morphology of two co-existing lizard species (*Lacerta agilis* and *Zootoca vivipara*) in extensively used farmland in Poland. *Folia biologica*, 56: 165–171.
- Elith, J., Leathwick, J.R. (2009). Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 677–697.
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A., et al. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129–151.
- Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., Székely, T. (2007). Sex, size and gender roles: Evolutionary studies of sexual size dimorphism (Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., Székely, T. editors). Oxford University Press.
- Ferreira, C.C., Santos, X., Carretero, M.A. (2016). Does ecophysiology mediate reptile responses to fire regimes? Evidence from Iberian lizards. *PeerJ*, 4: e2107.
- Flatt, T. (2005). The evolutionary genetics of canalization. *The Quarterly Review of Biology*, 80: 287–316.
- Fois, M., Fenu, G., Cuenca Lombraña, A., Cogoni, D., Bacchetta, G. (2015). A practical method to speed up the discovery of unknown populations using Species Distribution Models. *Journal for Nature Conservation*, 24: 42–48.
- Foufopoulos, J., Kilpatrick, A.M., Ives, A.R. (2011). Climate change and elevated extinction rates of reptiles from Mediterranean islands. *The American Naturalist*, 177: 119–129.
- Fourcade, Y., Engler, J.O., Rödder, D., Secondi, J. (2014). Mapping species distributions with MAXENT using a geographically biased sample of presence data: A performance assessment of methods for correcting sampling bias. *PLoS ONE*, 9: 1–13.
- Franklin, J. (2010). Mapping species distributions: spatial inference and prediction, First edition. Cambridge University Press, New York.
- Freitas, S., Vavakou, A., Arakelyan, M., Drovetski, S. V., Crnobrnja-Isailović, J., Kidov, A.A., et al. (2016). Cryptic diversity and unexpected evolutionary patterns in the meadow lizard, *Darevskia praticola* (Eversmann, 1834). *Systematics and Biodiversity*, 14: 184–197.
- Futuyma, D.J. (2013). *Evolution*, Third edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.

- Gaceu, O., Josan, I. (2013). Note on the occurrence of *Darevskia pontica* (Reptilia) north of the Mureş River, in Metaliferi Mountains, western Romania. North-Western Journal of Zoology, 9: 450–452.
- Galán, P. (1999). Demography and population dynamics of the lacertid lizard *Podarcis bocagei* in north-west Spain. Journal of Zoology, 249: 203–218.
- García-Muñoz, E., Carretero, M.A. (2013). Comparative ecophysiology of two sympatric lizards. Laying the groundwork for mechanistic distribution models. Acta Herpetologica, 8: 123–128.
- Garrick, D. (2008). Body surface temperature and length in relation to the thermal biology of lizards. Bioscience Horizons, 1: 136–142.
- Gaston, K.J. (2003). The structure and dynamics of geographic ranges (Harvey, P.H., May, R.M., editors). Oxford University Press, Oxford.
- Gates, D.M. (1980). Biophysical ecology, First edition. (Reichle, D.E., editor). Springer-Verlag New York Inc., New York.
- Gaudio, N., Gendre, X., Saudreau, M., Seigner, V., Balandier, P. (2017). Impact of tree canopy on thermal and radiative microclimates in a mixed temperate forest: A new statistical method to analyse hourly temporal dynamics. Agricultural and Forest Meteorology, 237–238: 71–79.
- Geiger, R., Aron, R.H., Todhunter, P. (1995). The climate near the ground, Fifth edition. Harvard University Press, Cambridge.
- Gherghel, I., Strugariu, A., Sahlean, T., Stefanescu, A. (2011). New Romanian distribution record for *Darevskia praticola pontica* (LANTZ & CYRÉN, 1919) at its north-western range limit. Herpetozoa, 23: 91–93.
- Gibson, G., Dworkin, I. (2004). Uncovering cryptic genetic variation. Nature Reviews Genetics, 5: 681–690.
- Giurescu, C.C. (1975). Istoria pădurii româneşti din cele mai vechi timpuri pînă astăzi [The history of the Romanian forests from ancient times until today]. Bucureşti: Editura Ceres.
- Golubović, A., Arsovski, D., Tomović, L., Bonnet, X. (2018). Is sexual brutality maladaptive under high population density? Biological Journal of the Linnean Society, 124: 394–402.
- Gómez Alés, R., Acosta, J.C., Laspiur, A. (2017). Thermal biology in two syntopic lizards, *Phymaturus extrilidus* and *Liolaemus parvus*, in the Puna region of Argentina. Journal of Thermal Biology, 68: 73–82.
- Goodman, B.A. (2007). Divergent morphologies, performance, and escape behaviour in two tropical rock-using lizards (Reptilia: Scincidae). Biological Journal of the Linnean Society, 91: 85–98.
- Goodman, R.M., Echternacht, A.C., Hall, J.C., Deng, L.D., Welch, J.N. (2013). Influence of geography and climate on patterns of cell size and body size in the lizard *Anolis carolinensis*. Integrative Zoology, 8: 184–196.
- Gracceva, G., Bombi, P., Luiselli, L., Bologna, M.A. (2008). Do demographic aspects of neighbouring lizard populations differ? A case study with the common wall lizard, *Podarcis muralis*. Amphibia-Reptilia, 29: 443–448.
- Graham, J.H., Raz, S., Hel-Or, H., Nevo, E. (2010). Fluctuating asymmetry: Methods, theory, and applications. Symmetry, 2: 466–540.

- Green, A.J. (2001). Mass/length residuals: Measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology*, 82: 1473–1483.
- Guisan, A., Graham, C.H., Elith, J., Huettmann, F., Dudik, M., Ferrier, S., et al. (2007). Sensitivity of predictive species distribution models to change in grain size. *Diversity and Distributions*, 13: 332–340.
- Hall, L.S., Krausman, P.R., Morrison, M.L. (1997). The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 25: 173–182.
- Hallgrímsson, B., Willmore, K., Hall, B.K. (2002). Canalization, developmental stability, and morphological integration in primate limbs. *Yearbook of Physical Anthropology*, 45: 131–158.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. (2001). Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4: 1–9.
- Hampe, A., Petit, R.J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: The rear edge matters. *Ecology Letters*, 8: 461–467.
- Hannah, L., Flint, L., Syphard, A.D., Moritz, M.A., Buckley, L.B., McCullough, I.M. (2014). Fine-grain modeling of species' response to climate change: Holdouts, stepping-stones, and microrefugia. *Trends in Ecology & Evolution*, 29: 390–397.
- Hardie, D.C., Hutchings, J.A. (2010). Evolutionary ecology at the extremes of species' ranges. *Environmental Reviews*, 18: 1–20.
- Helmer, W., Strijbosch, H., Scholte, P. (1988). Two addenda to the Greek herpetofauna and some new distributional data on mainland Greece. *Amphibia-Reptilia*, 9: 421–422.
- Hertz, P.E., Huey, R.B., Stevenson, R.D. (1993). Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist*, 142: 796–818.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965–1978.
- Hoffmann, A.A., Parsons, P.A. (1991). *Evolutionary genetics and environmental stress*. Oxford University Press, Oxford.
- Hoffmann, A.A., Sgró, C.M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470: 479–485.
- Holt, R.D. (2003). On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evolutionary Ecology Research*, 5: 159–178.
- Holt, R.D., Barfield, M. (2011). Theoretical perspectives on the statics and dynamics of species' borders in patchy environments. *The American Naturalist*, 178: S6–S25.
- Huey, R.B. (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In: *Biology of the Reptilia, Physiology C, Physiological Ecology* (Gans, C., Pough, H.F., editors), pp. 25–91. Academic Press, London.
- Huey, R.B., Hertz, P.E. (1984). Effects of body size and slope on acceleration of a lizard (*Stellio stellio*). *Journal of Experimental Biology*, 110: 113–123.
- Huey, R.B., Webster, T.P. (1976). Thermal biology of *Anolis* lizards in a complex fauna: The *Christatellus* group on Puerto Rico. *Ecology*, 57: 985–994.



- Huey, R.B., Kearney, M.R., Krockenberger, A., Holtum, J.A.M., Jess, M., Williams, S.E. (2012). Predicting organismal vulnerability to climate warming: Roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 367: 1665–1679.
- Husak, J.F. (2006). Does speed help you survive? A test with collared lizards of different ages. *Functional Ecology*, 20: 174–179.
- Hutchison, D.W. (2003). Testing the central/peripheral model: Analyses of microsatellite variability in the eastern collared lizard (*Crotaphytus collaris collaris*). *The American Midland Naturalist*, 149: 148–162.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. Cold spring harbor symposium on quantitative biology, 22: 415–427.
- Iftime, A., Petrescu, A.-M., Iftime, O. (2008). Observations on the herpetofauna of the Mehedinți karstic plateau (Mehedinți and Gorj Countries, Romania). *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa,"* 51: 219–230.
- Kaliontzopoulou, A., Brito, J.C., Carretero, M.A., Larbes, S., Harris, D.J. (2008). Modelling the partially unknown distribution of wall lizards (*Podarcis*) in North Africa: Ecological affinities, potential areas of occurrence, and methodological constraints. *Canadian Journal of Zoology*, 86: 992–1001.
- Kaplan, J.O., Krumhardt, K.M., Zimmermann, N. (2009). The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe. *Quaternary Science Reviews*, 28: 3016–3034.
- Kapsalas, G., Gavriilidi, I., Adamopoulou, C., Foufopoulos, J., Pafilis, P. (2016). Effective thermoregulation in a newly established population of *Podarcis siculus* in Greece: A possible advantage for a successful invader. *Acta Herpetologica*, 11: 111–118.
- Kearney, M.R., Simpson, S.J., Raubenheimer, D., Kooijman, S.A.L.M. (2013). Balancing heat, water and nutrients under environmental change: A thermodynamic niche framework. *Functional Ecology*, 27: 950–966.
- Kearney, M.R., Munns, S.L., Moore, D., Malishev, M., Bull, C.M. (2018). Field tests of a general ectotherm niche model show how water can limit lizard activity and distribution. *Ecological Monographs*, 88: 672–693.
- Klingenberg, C.P. (2003). A developmental perspective on developmental instability: Theory, models and mechanisms. In: *Developmental instability: Causes and consequences* (Polak, M., editor), pp. 14–34. Oxford University Press, Oxford.
- Klingenberg, C.P. (2008). Morphological integration and developmental modularity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39: 115–132.
- Koehn, R.K., Bayne, B.L. (1989). Towards a physiological and genetical understanding of the energetics of the stress response. *Biological Journal of the Linnean Society*, 37: 157–171.
- Kohlsdorf, T., Navas, C.A. (2006). Ecological constraints on the evolutionary association between field and preferred temperatures in Tropidurinae lizards. *Evolutionary Ecology*, 20: 549–564.
- Laia, R.C., Pinto, M.P., Menezes, V.A., Rocha, C.F.D. (2015). Asymmetry in reptiles: What do we know so far? *Springer Science Reviews*, 3: 13–26.
- Lara-Reséndiz, R.A., Gadsden, H., Rosen, P.C., Sinervo, B., Méndez-De la Cruz, F.R. (2015). Thermoregulation of two sympatric species of horned lizards in the Chihuahuan Desert and their local extinction risk. *Journal of Thermal Biology*, 48: 1–10.

- Lazić, M.M., Kaliontzopoulou, A., Carretero, M.A., Crnobrnja-Isailović, J. (2013). Lizards from urban areas are more asymmetric: Using fluctuating asymmetry to evaluate environmental disturbance. *PLoS ONE*, 8: e84190.
- Le Galliard, J.-F., Fitze, P.S., Ferrière, R., Clobert, J. (2005). Sex ratio bias, male aggression, and population collapse in lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102: 18231–18236.
- Le Galliard, J.-F., Massot, M., Baron, J.-P., Clobert, J. (2012). Ecological effects of climate change on European reptiles. In: *Wildlife conservation in a changing climate* (Brodie, J.F., Post, E.S., Doak, D.F., editors), pp. 179–203. University of Chicago Press.
- Leamy, L.J., Klingenberg, C.P. (2005). The genetics and evolution of fluctuating asymmetry. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36: 1–21.
- Lens, L., Van Dongen, S., Kark, S., Matthysen, E. (2002). Fluctuating asymmetry as an indicator of fitness: Can we bridge the gap between studies? *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 77: 27–38.
- Lesica, P., Allendorf, F.W. (1995). When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation Biology*, 9: 753–760.
- Lillywhite, H.B. (2006). Water relations of tetrapod integument. *Journal of Experimental Biology*, 209: 202–226.
- Lindgren, B., Laurila, A. (2005). Proximate causes of adaptive growth rates: Growth efficiency variation among latitudinal populations of *Rana temporaria*. *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 820–828.
- Ljubisavljević, K., Tome, S., Džukić, G., Kalezić, M.L. (2005). Morphological differentiation of an isolated population of the Italian wall lizard (*Podarcis sicula*) of the southeastern Adriatic coast. *Biologia*, 60: 189–195.
- Ljubisavljević, K., Orlova, V.F., Džukić, G., Kalezić, M.L. (2006). Geographic patterns in morphological variation of the meadow lizard, *Darevskia praticola* (Lacertidae): taxonomical and biogeographical implications. *Periodicum biologorum*, 108: 47–55.
- Ljubisavljević, K., Džukić, G., Kalezić, M.L. (2008). Female reproductive life history traits of the meadow lizard, *Darevskia praticola* (Eversmann, 1834) (Squamata: Lacertidae) from the westernmost boundary of the species range. *Polish Journal of Ecology*, 56: 289–297.
- Loman, J., Madsen, T. (2010). Sex ratio of breeding common toads (*Bufo bufo*) - influence of survival and skipped breeding. *Amphibia-Reptilia*, 31: 509–524.
- López, P., Muñoz, A., Martín, J. (2002). Symmetry, male dominance and female mate preferences in the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52: 342–347.
- Lorenzon, P., Clobert, J., Oppliger, A., John-Alder, H. (1999). Effect of water constraint on growth rate, activity and body temperature of yearling common lizard (*Lacerta vivipara*). *Oecologia*, 118: 423–430.
- Lukanov, S., Tzankov, N. (2016). Life history, age and normal development of the Balkan-Anatolian crested newt (*Triturus ivanbureschi* Arntzen and Wielstra, 2013) from Sofia district. *North-Western Journal of Zoology*, 12: 22–32.
- Lyet, A., Thuiller, W., Cheylan, M., Besnard, A. (2013). Fine-scale regional distribution modelling of rare and threatened species: bridging GIS Tools and conservation in practice. *Diversity and Distributions*, 19: 651–663.

- Martín, J., López, P. (1995). Influence of habitat structure on the escape tactics of the lizard *Psammotromus algirus*. *Canadian Journal of Zoology*, 73: 129–132.
- Martín, J., López, P. (1999). An experimental test of the costs of antipredatory refuge use in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Oikos*, 84: 499–505.
- Martín, J., López, P. (2000). Chemoreception, symmetry and mate choice in lizards. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267: 1265–1269.
- Martín, J., López, P. (2006). Links between male quality, male chemical signals, and female mate choice in Iberian rock lizards. *Functional Ecology*, 20: 1087–1096.
- Martín, J., López, P., Cooper, W.E. (2003). When to come out from a refuge: Balancing predation risk and foraging opportunities in an alpine lizard. *Ethology*, 109: 77–87.
- Martín, J., Luque-Larena, J.J., López, P. (2009). When to run from an ambush predator: Balancing crypsis benefits with costs of fleeing in lizards. *Animal Behaviour*, 78: 1011–1018.
- Massot, M., Clobert, J., Pilorge, T., Lecomte, J., Barbault, R. (1992). Density dependence in the common lizard: Demographic consequences of a density manipulation. *Ecology*, 73: 1742–1756.
- Mautz, W.J. (1982). Patterns of evaporative water loss. In: *Biology of the Reptilia, Physiology C, Physiological Ecology* (Gans, C., Pough, H.F., editors), pp. 443–481. Academic Press, London.
- Meiri, S. (2008). Evolution and ecology of lizard body sizes. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 724–734.
- Meiri, S., Bauer, A.M., Chirio, L., Colli, G.R., Das, I., Doan, T.M., et al. (2013). Are lizards feeling the heat? A tale of ecology and evolution under two temperatures. *Global Ecology and Biogeography*, 22: 834–845.
- Meylan, S., Belliure, J., Clobert, J., De Fraipont, M. (2002). Stress and body condition as prenatal and postnatal determinants of dispersal in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *Hormones and Behavior*, 42: 319–326.
- Miles, D.B. (2004). The race goes to the swift: Fitness consequences of variation in sprint performance in juvenile lizards. *Evolutionary Ecology Research*, 6: 63–75.
- Mirč, M., Tomašević-Kolarov, N., Stamenković, S., Vukov, T. (2019). Asymmetry in the common wall lizard *Podarcis muralis* under different levels of urbanization: The effect of trait and FA index selection. *Archives of Biological Sciences*, 33–33.
- Miró, A., O'Brien, D., Hall, J., Jehle, R. (2017). Habitat requirements and conservation needs of peripheral populations: The case of the great crested newt (*Triturus cristatus*) in the Scottish Highlands. *Hydrobiologia*, 792: 169–181.
- Mitchell, S.C., Lindström, J. (2005). How useful is the concept of habitat? A critique. *Oikos*, 110: 634–638.
- Mizsei, E., Üveges, B., Vági, B., Szabolcs, M., Lengyel, S., Pfliegler, W.P., et al. (2016). Species distribution modelling leads to the discovery of new populations of one of the least known European snakes, *Vipera ursinii graeca*, in Albania. *Amphibia-Reptilia*, 37: 55–68.
- Monasterio, C., Salvador, A., Iraeta, P., Díaz, J.A. (2009). The effects of thermal biology and refuge availability on the restricted distribution of an alpine lizard. *Journal of Biogeography*, 36: 1673–1684.

- Montgomery, C.E., Mackessy, S.P., Moore, J.C. (2003). Body size variation in the Texas horned lizard, *Phrynosoma cornutum*, from Central Mexico to Colorado. *Journal of Herpetology*, 37: 550–553.
- Muscarella, R., Galante, P.J., Soley-Guardia, M., Boria, R.A., Kass, J.M., Uriarte, M., et al. (2014). ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5: 1198–1205.
- Naumov, B., Tzankov, N., Donchev, K., Petrov, B., Stojanov, A., Popgeorgiev, G., et al. (2016). The herpetofauna (Amphibia and Reptilia) of Vrachanska planina mountains - Species composition, distribution and conservation. In: Faunistic diversity of Vrachanski Balkan Nature Park. *ZooNotes*, Supplement 3 (Bechev, D., Georgiev, D., editors), pp. 231–257. Plovdiv University Press.
- Olalla-Tárraga, M.Á., Rodríguez, M.Á. (2007). Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 606–617.
- Olalla-Tárraga, M.Á., Rodríguez, M.Á., Hawkins, B.A. (2006). Broad-scale patterns of body size in squamate reptiles of Europe and North America. *Journal of Biogeography*, 33: 781–793.
- Ortega, Z., Pérez-Mellado, V. (2016). Seasonal patterns of body temperature and microhabitat selection in a lacertid lizard. *Acta Oecologica*, 77: 201–206.
- Ortega, Z., Mencía, A., Pérez-Mellado, V. (2016a). Are mountain habitats becoming more suitable for generalist than cold-adapted lizards thermoregulation? *PeerJ*, 4: e2085.
- Ortega, Z., Mencía, A., Pérez-Mellado, V. (2016b). The peak of thermoregulation effectiveness: Thermal biology of the Pyrenean rock lizard, *Iberolacerta bonnali* (Squamata, Lacertidae). *Journal of Thermal Biology*, 56: 77–83.
- Osojnik, N., Žagar, A., Carretero, M.A., García-Muñoz, E., Vrezec, A. (2013). Ecophysiological dissimilarities of two sympatric lizards. *Herpetologica*, 69: 445–454.
- Oufiero, C.E., Gartner, G.E.A., Adolph, S.C., Garland, T. (2011). Latitudinal and climatic variation in body size and dorsal scale counts in *Sceloporus lizards*: A phylogenetic perspective. *Evolution*, 65: 3590–3607.
- Pafilis, P., Lymberakis, P., Sagonas, K., Valakos, E. (2016). The particularities of a remote islet shape the thermoregulatory profile of an endemic Mediterranean lizard. *Journal of Thermal Biology*, 61: 55–60.
- Palmer, R.A. (1994). Fluctuating asymmetry analyses: A primer. In: *Developmental stability: Its origins and evolutionary implications* (Markow, T.A., editor), pp. 335–364. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Palmer, R.A., Strobeck, C. (1986). Fluctuating asymmetry: Measurement, analysis, patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 391–421.
- Palmer, R.A., Strobeck, C. (1992). Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: Implication of non-normal distribution and power of statistical tests. *Acta Zoologica Fennica*, 191: 57–72.
- Palmer, R.A., Strobeck, C. (2003). CH 17. Fluctuating asymmetry analysis revisited. In: *Developmental instability: Causes and consequences* (Polak, M., editor), pp. 279–319. Oxford University Press, Oxford.

- Pannella, G. (1971). Fish otoliths: Daily growth layers and periodical patterns. *Science*, 173: 1124–1127.
- Pearson, R.G. (2007). *Species' distribution modeling for conservation educators and practitioners*. Synthesis. American Museum of Natural History.
- Pearson, R.G., Raxworthy, C.J., Nakamura, M., Peterson, A.T. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34: 102–117.
- Peig, J., Green, A.J. (2009). New perspectives for estimating body condition from mass/length data: The scaled mass index as an alternative method. *Oikos*, 118: 1883–1891.
- Peig, J., Green, A.J. (2010). The paradigm of body condition: A critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology*, 24: 1323–1332.
- Pérez-Tris, J., Díaz, J.A., Tellería, J.L. (2004). Loss of body mass under predation risk: Cost of antipredatory behaviour or adaptive fit-for-escape? *Animal Behaviour*, 67: 511–521.
- Pertoldi, C., Kristensen, T.N., Andersen, D.H., Loeschcke, V. (2006). Developmental instability as an estimator of genetic stress. *Heredity*, 96: 122–127.
- Peterson, A.T., Nakazawa, Y. (2008). Environmental data sets matter in ecological niche modelling: An example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 135–144.
- Petrov, B.P. (2007). Amphibians and reptiles of Bulgaria: Fauna, vertical distribution, zoogeography, and conservation. In: *Biogeography and ecology of Bulgaria* (Fet, V., Popov, A., editors), pp. 85–107. Springer, Dordrecht.
- Petrov, B.P., Tzankov, N., Strijbosch, H., Popgeorgiev, G., Beshkov, V. (2006). The herpetofauna (Amphibia and Reptilia) of the Western Rhodopes mountain (Bulgaria and Greece). In: *Biodiversity of Bulgaria. 3. Biodiversity of Western Rhodopes (Bulgaria and Greece)* (Beron, P., editor), pp. 863–912. Pensoft & National museum of natural history Sofia.
- Phillips, S.J., Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31: 161–175.
- Phillips, S.J., Dudik, M., Schapire, R.E. (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. In: *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*, pp. 655–662. ACM Press Banff.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231–259.
- Phillips, S.J., Dudik, M., Elith, J., Graham, C.H., Lehmann, A., Leathwick, J., et al. (2009). Sample selection bias and presence-only distribution models: Implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, 19: 181–197.
- Phillips, S.J., Dudík, M., Schapire, R.E. (2017). Maxent software for modeling species niches and distributions. [Version 3.4.1] [pristupljeno 15. oktobra 2017]. [http://biodiversityinformatics.amnh.org/open\\_source/maxent/](http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/).
- Pincheira-Donoso, D., Meiri, S. (2013). An intercontinental analysis of climate-driven body size clines in reptiles: No support for patterns, no signals of processes. *Evolutionary Biology*, 40: 562–578.
- Pipoly, I., Bókony, V., Kirkpatrick, M., Donald, P.F., Székely, T., Liker, A. (2015). The genetic sex-determination system predicts adult sex ratios in tetrapods. *Nature*, 527: 91–94.

- Pongratz, J., Reick, C., Raddatz, T., Claussen, M. (2008). A reconstruction of global agricultural areas and land cover for the last millennium. *Global Biogeochemical Cycles*, 22: GB31018.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Cadle, J.E., Crump, M.L., Savitzky, A.H., Wells, K.D. (2004). *Herpetology*, Third edition. Pearson Education, Inc., New Jersey.
- QGIS Development Team. (2009). Quantum GIS geographic information system. Open source geospatial foundation project [Version 2.18.3] [pristupljeno 15. oktobra 2017]. <http://qgis.org>.
- Qualls, C.P., Andrews, R.M. (1999). Cold climates and the evolution of viviparity in reptiles: Cold incubation temperatures produce poor-quality offspring in the lizard, *Sceloporus virgatus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 67: 353–376.
- Quintero, I., Wiens, J.J. (2013). Rates of projected climate change dramatically exceed past rates of climatic niche evolution among vertebrate species. *Ecology Letters*, 16: 1095–1103.
- R Development Core Team. (2008). R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing. [Version 3.3.3] [pristupljeno 15. oktobra 2017]. <http://www.R-project.org>.
- Radovanović, M. (1951). *Vodozemci i gmizavci naše zemlje*. Izdavačko Preduzeće Narodne Republike Srbije.
- Rankin, D.J., Kokko, H. (2006). Sex, death and tragedy. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 225–226.
- Rankin, D.J., Kokko, H. (2007). Do males matter? The role of males in population dynamics. *Oikos*, 116: 335–348.
- Ranta, E., Lundberg, P., Kaitala, V. (2006). *Ecology of populations*, First edition (Usher, M., Saunders, D., Peet, R., Dobson, A., editors). Cambridge University Press, Cambridge.
- Reading, C.J. (2004). The influence of body condition and prey availability on female breeding success in the smooth snake (*Coronella austriaca* Laurenti). *Journal of Zoology*, 264: 61–67.
- Renaud, V., Innes, J.L., Dobbertin, M., Rebetez, M. (2011). Comparison between open-site and below-canopy climatic conditions in Switzerland for different types of forests over 10 years (1998-2007). *Theoretical and Applied Climatology*, 105: 119–127.
- Rockwood, L.L. (2006). *An introduction to population ecology*, First edition. Blackwell Publishing Ltd, Oxford.
- Rödger, D., Lötters, S. (2010). Potential distribution of the alien invasive brown tree snake, *Boiga irregularis* (Reptilia: Colubridae). *Pacific Science*, 64: 11–22.
- Roitberg, E.S., Smirina, E.M. (2006). Adult body length and sexual size dimorphism in *Lacerta agilis boemica* (Reptilia, Lacertidae): Between-year and interlocality variation. Mainland and insular lacertid lizards: A mediterranean perspective, 8: 175–187.
- Rosen, P.C., Lowe, C.H. (1996). Lizard monitoring protocol for the ecological monitoring program in Organ Pipe Cactus National Monument, Arizona. In: *Organ Pipe Cactus National Monument Environmental Monitoring Program Monitoring Protocol Manual*, Special Report 11, pp. 1–30. National Biological Service, Tucson, Arizona.
- Rummery, C., Shine, R., Houston, D.L., Thompson, M.B. (1995). Thermal biology of the Australian forest dragon, *Hypsilurus spinipes* (Agamidae). *Copeia*, 1995: 818–827.

- Sagonas, K., Meiri, S., Valakos, E.D., Pafilis, P. (2013a). The effect of body size on the thermoregulation of lizards on hot, dry Mediterranean islands. *Journal of Thermal Biology*, 38: 92–97.
- Sagonas, K., Valakos, E.D., Pafilis, P. (2013b). The impact of insularity on the thermoregulation of a Mediterranean lizard. *Journal of Thermal Biology*, 38: 480–486.
- Sagonas, K., Kapsalas, G., Valakos, E., Pafilis, P. (2017). Living in sympatry: The effect of habitat partitioning on the thermoregulation of three Mediterranean lizards. *Journal of Thermal Biology*, 65: 130–137.
- Samia, D.S.M., Møller, A.P., Blumstein, D.T., Stankowich, T., Cooper Jr, W.E. (2015). Sex differences in lizard escape decisions vary with latitude, but not sexual dimorphism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282: 1–7.
- Samia, D.S.M., Blumstein, D.T., Stankowich, T., Cooper Jr, W.E. (2016). Fifty years of chasing lizards: new insights advance optimal escape theory. *Biological Reviews*, 91: 349–366.
- Sannolo, M., Barroso, F.M., Carretero, M.A. (2018). Physiological differences in preferred temperatures and evaporative water loss rates in two sympatric lacertid species. *Zoology*, 126: 58–64. Elsevier.
- Santos, X., Brito, J.C., Sillero, N., Pleguezuelos, J.M., Llorente, G.A., Fahd, S., et al. (2006). Inferring habitat-suitability areas with ecological modelling techniques and GIS: A contribution to assess the conservation status of *Vipera latastei*. *Biological Conservation*, 130: 416–425.
- Sarre, S. (1996). Habitat fragmentation promotes fluctuating asymmetry but not morphological divergence in two geckos. *Researches on Population Ecology*, 38: 57–64.
- Sarre, S., Dearn, J.M. (1991). Morphological variation and fluctuating asymmetry among insular populations of the sleepy lizard, *Trachydosaurus rugosus* Gray (Squamata: Scincidae). *Australian Journal of Zoology*, 39: 91–104.
- Schlichting, C.D. (2008). Hidden reaction norms, cryptic genetic variation, and evolvability. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1133: 187–203.
- Sexton, J.P., McIntyre, P.J., Angert, A.L., Rice, K.J. (2009). Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 415–436.
- Sexton, J.O., Song, X.P., Feng, M., Noojipady, P., Anand, A., Huang, C., et al. (2013). Global, 30-m resolution continuous fields of tree cover: Landsat-based rescaling of MODIS vegetation continuous fields with lidar-based estimates of error. *International Journal of Digital Earth*, 6: 427–448. Taylor & Francis.
- Sillero, N. (2011). What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods. *Ecological Modelling*, 222: 1343–1346.
- Sillero, N., Campos, J., Bonardi, A., Corti, C., Creemers, R., Crochet, P.-A., et al. (2014). Updated distribution and biogeography of amphibians and reptiles of Europe. *Amphibia-Reptilia*, 35: 1–31. Brill Academic Publishers.
- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Cruz, M.V.S., et al. (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328: 894–899.
- Sinsch, U. (2015). Review: Skeletochronological assessment of demographic life-history traits in amphibians. *Herpetological Journal*, 25: 5–13.



- Smith, T.M., Smith, R.L. (2012). Elements of ecology, Eighth edition. Pearson Education, Inc., Glenview.
- Speakman, J.R. (2001). Body composition analysis of animals: A handbook of non-destructive methods (Speakman, J.R., editor). Cambridge University Press.
- StatSoft, Inc. (2007). STATISTICA. Data analysis software system. [Version 8].
- StatSoft, Inc. (2015). STATISTICA. Data analysis software system. [Version 12].
- Sterijovski, B., Tomović, L., Ajtić, R. (2014). Contribution to the knowledge of the reptile fauna and diversity in FYR of Macedonia. North-Western Journal of Zoology, 10: 83–92.
- Stevenson, R.D., Woods, W.A.J. (2006). Condition indices for conservation: New uses for evolving tools. Integrative and Comparative Biology, 46: 1169–1190.
- Stojanov, A.J., Tzankov, N., Naumov, B., Nöllert, A. (2011). Die Amphibien und Reptilien Bulgariens. Edition Chimaira, Frankfurt.
- Strijbosch, H., Creemers, R.C.M. (1988). Comparative demography of sympatric populations of *Lacerta vivipara* and *Lacerta agilis*. Oecologia, 76: 20–26.
- Strijbosch, H., Helmer, W., Scholte, P.T. (1989). Distribution and ecology of lizards in the Greek province of Evros. Amphibia-Reptilia, 10: 151–174.
- Sutherland, W.J. (2000). The Conservation Handbook: Research, Management and Policy. Blackwell Science Ltd.
- Székely, T., Weissing, F.J., Komdeur, J. (2014). Adult sex ratio variation: Implications for breeding system evolution. Journal of Evolutionary Biology, 27: 1500–1512.
- Sztatecsny, M., Schabetsberger, R. (2005). Into thin air: Vertical migration, body condition, and quality of terrestrial habitats of alpine common toads, *Bufo bufo*. Canadian Journal of Zoology, 83: 788–796.
- Tarkhnishvili, D. (2012). Evolutionary history, habitats, diversification, and speciation in Caucasian rock lizards. In: Advances in Zoology Research (Jenkins, O.P., editor), pp. 79–120. Nova Science Publishers, Hauppauge, NY.
- Tomović, Lj., Kalezić, M., Džukić, G. (2015). Crvena knjiga faune Srbije II – Gmizavci. Biološki fakultet i Zavod za zaštitu prirode Srbije, Beograd.
- Tull, J.C., Brussard, P.F. (2007). Fluctuating asymmetry as an indicator of environmental stress from off-highway vehicles. Journal of Wildlife Management, 71: 1944–1948.
- Tuniyev, S.B., Doronin, I.A., Kidov, A.A., Tuniyev, B.S. (2011). Systematic and geographical variability of meadow lizard, *Darevskia praticola* (Reptilia: Sauria) in the Caucasus. Russian Journal of Herpetology, 18: 295–316.
- Tuniyev, S.B., Doronin, I. V., Tuniyev, B.S., Aghasyan, A.L., Kidov, A.A., Aghasyan, L.A. (2013). New subspecies of meadow lizard, *Darevskia praticola loriensis* ssp. nov. (Reptilia: Sauria) from Armenia. Russian Journal of Herpetology, 20: 223–237.
- Tzankov, N.D., Slavchev, M. (2016). Diversity and relationships of vertebrate fauna of Pastrina hill, a poorly studied hot-spot karstic region in Northwestern Bulgaria. Acta Zoologica Bulgarica, 68: 55–70.
- Uhrin, M., Havaš, P., Minařík, M., Kodejš, K., Bugoš, I., Danko, S., et al. (2016). Distribution updates to amphibian and reptile fauna for the Republic of Macedonia. Herpetology Notes, 9: 201–220.

- Urban, M.C., Bocedi, G., Hendry, A.P., Mihoub, J.-B., Pe'er, G., Singer, A., et al. (2016). Improving the forecast for biodiversity under climate change. *Science*, 353: aad8466.
- Urošević, A., Ljubisavljević, K., Tomović, L., Krizmanić, I., Ajtić, R., Simović, A., et al. (2015). Contribution to the knowledge of distribution and diversity of lacertid lizards in Serbia. *Ecologica Montenegrina*, 2: 197–227.
- Van Damme, R., Bauwens, D., Verheyen, R.F. (1987). Thermoregulatory responses to environmental seasonality by the lizard *Lacerta vivipara*. *Herpetologica*, 43: 405–415.
- Van Sluys, M. (1998). Growth and body condition of the saxicolous lizard *Tropidurus itambere* in southeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 32: 359–365.
- Vanhooydonck, B., Herrel, A., Van Damme, R., Irschick, D.J. (2006). The quick and the fast: The evolution of acceleration capacity in *Anolis* lizards. *Evolution*, 60: 2137–2147.
- Vasconcelos, R., Santos, X., Carretero, M.A. (2012). High temperatures constrain microhabitat selection and activity patterns of the insular Cape Verde wall gecko. *Journal of Arid Environments*, 81: 18–25.
- Veríssimo, C. V., Carretero, M.A. (2009). Preferred temperatures of *Podarcis vaucheri* from Morocco: Intraspecific variation and interspecific comparisons. *Amphibia-Reptilia*, 30: 17–23.
- Verovnik, R., Popović, M., Šašić, M., Cuvelier, S., Maes, D. (2014). Wanted! Dead or alive: the tale of the Brown's grayling (*Pseudochazara amymone*). *Journal of Insect Conservation*, 18: 675–682.
- Vitt, L.J., Caldwell, J.P. (2009). *Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles*, Third edition. Academic Press, Norman, Oklahoma.
- Vitt, L.J., Avila-Pires, T.C.S., Caldwell, J.P., Oliveira, V.R.L. (1998). The impact of Individual tree harvesting on thermal environments of lizards in Amazonian rain forest. *Conservation Biology*, 12: 654–664.
- Wagner, G.P., Altenberg, L. (1996). Perspective: Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution*, 50: 967–976.
- Warren, D.P., Seifert, S.N. (2011). Ecological niche modeling in Maxent: The importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications*, 21: 335–342.
- Warren, D.L., Glor, R.E., Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62: 2868–2883.
- Waye, H.L., Mason, R.T. (2008). A combination of body condition measurements is more informative than conventional condition indices: Temporal variation in body condition and corticosterone in brown tree snakes (*Boiga irregularis*). *General and Comparative Endocrinology*, 155: 607–612.
- Weatherhead, P.J., Brown, G.P. (1996). Measurement versus estimation of condition in snakes. *Canadian Journal of Zoology*, 74: 1617–1621.
- Wiens, J.J. (2011). The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366: 2336–2350.
- Wikelski, M., Thom, C. (2000). Marine iguanas shrink to survive El Niño. *Nature*, 403: 37.
- Willmore, K.E., Young, N.M., Richtsmeier, J.T. (2007). Phenotypic variability: Its components, measurement and underlying developmental processes. *Evolutionary Biology*, 34: 99–120.

- Winchell, K.M., Reynolds, R.G., Prado-Irwin, S.R., Puente-Rolón, A.R., Revell, L.J. (2016). Phenotypic shifts in urban areas in the tropical lizard *Anolis cristatellus*. *Evolution*, 70: 1009–1022.
- Wisz, M.S., Hijmans, R.J., Li, J., Peterson, A.T., Graham, C.H., Guisan, A., et al. (2008). Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14: 763–773.
- Zamora-Camacho, F.J., Reguera, S., Moreno-Rueda, G., Pleguezuelos, J.M. (2013). Patterns of seasonal activity in a Mediterranean lizard along a 2200m altitudinal gradient. *Journal of Thermal Biology*, 38: 64–69.

## 8. PRILOZI

### Prilog 1.

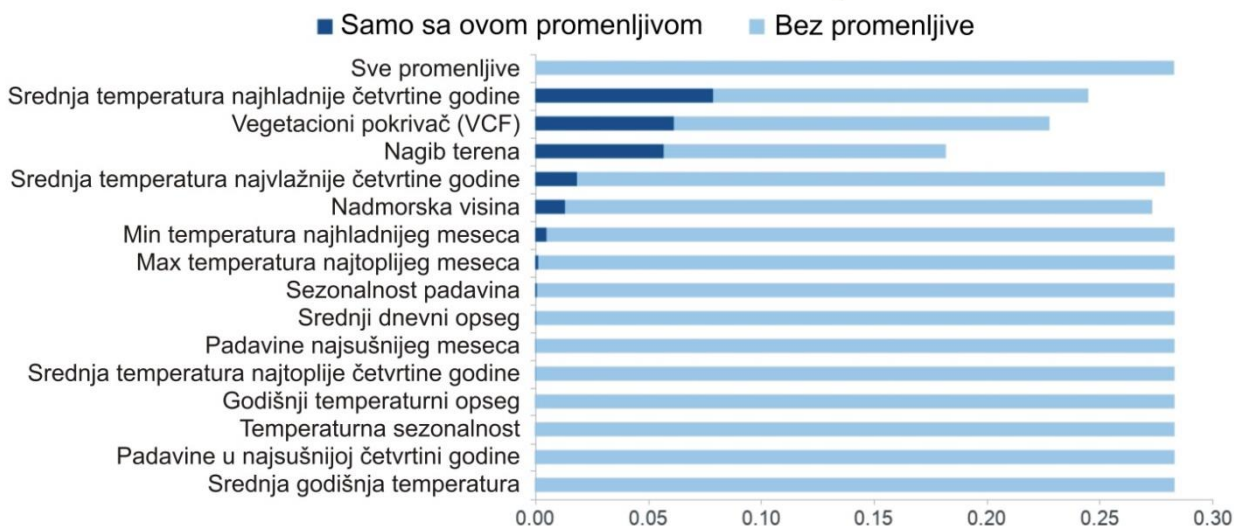
Pregled postupka odabira Maxent modela ekološke niše šumskog guštera (*Darevskia praticola*) pomoću ENMeval analize koja se koristi za pronalaženje optimalnih klasa osobina i vrednosti parametra regularizacije. Modeli su raspoređeni prema AICc vrednostima, pri čemu bolji modeli imaju niže AICc vrednosti. Rezultati su dati samo za model niske rezolucije.

Klase osobina	Parametar regularizacije	AUC vrednost	Srednja vrednost AUC	Varijansa AUC	Srednja vrednost AUC razlike	Varijansa AUC razlike	Sr. vr. 10% stope izostavljanja nalaza tokom izrade modela	Varijansa 10% stope izostavljanja nalaza tokom izrade modela	Sr. vr. minimalne stope izostavljanja nalaza tokom izrade modela	Varijansa minimalne stope izostavljanja nalaza tokom izrade modela	AICc	Delta AICc	AIC težina	Broj parametara
LQ	3.5	0.781	0.739	0.004	0.000	0.005	0.083	0.002	0.065	0.000	1233.9	0.0	0.5	6
LQ	3	0.782	0.740	0.004	0.051	0.005	0.083	0.002	0.065	0.000	1234.9	1.0	0.3	7
LQ	4	0.782	0.733	0.003	0.047	0.004	0.083	0.002	0.046	0.000	1235.9	2.0	0.2	6
LQ	2.5	0.783	0.739	0.004	0.051	0.005	0.111	0.000	0.065	0.000	1239.4	5.5	0.0	9
LQH	4	0.786	0.721	0.001	0.070	0.000	0.185	0.003	0.139	0.002	1240.4	6.5	0.0	12
H	2.5	0.814	0.727	0.001	0.102	0.000	0.287	0.000	0.139	0.002	1243.3	9.5	0.0	15
LQH	3.5	0.795	0.718	0.001	0.083	0.000	0.213	0.008	0.120	0.004	1247.2	13.3	0.0	15
LQH	2.5	0.819	0.726	0.000	0.113	0.000	0.306	0.002	0.157	0.000	1248.6	14.7	0.0	18
LQ	2	0.783	0.745	0.002	0.052	0.005	0.148	0.003	0.046	0.000	1248.8	14.9	0.0	12
LQHP	3.5	0.785	0.704	0.001	0.087	0.000	0.213	0.008	0.167	0.006	1251.4	17.6	0.0	13
LQ	1.5	0.789	0.747	0.001	0.055	0.006	0.231	0.008	0.046	0.000	1252.6	18.8	0.0	14
LQHPT	3.5	0.785	0.704	0.001	0.087	0.000	0.213	0.008	0.167	0.006	1254.4	20.6	0.0	14
LQHP	4	0.773	0.704	0.002	0.078	0.001	0.185	0.003	0.167	0.006	1259.2	25.3	0.0	13
LQHPT	4	0.773	0.704	0.002	0.078	0.001	0.185	0.003	0.167	0.006	1259.2	25.3	0.0	13
L	4	0.754	0.632	0.034	0.000	0.000	0.028	0.002	0.028	0.002	1260.8	27.0	0.0	7
LQHP	2.5	0.820	0.721	0.000	0.118	0.000	0.380	0.000	0.157	0.000	1261.2	27.4	0.0	19
L	2.5	0.756	0.689	0.012	0.064	0.008	0.083	0.002	0.046	0.000	1261.3	27.5	0.0	8
LQH	3	0.808	0.720	0.001	0.095	0.000	0.269	0.000	0.167	0.006	1261.7	27.8	0.0	19
L	3	0.756	0.681	0.016	0.065	0.008	0.083	0.002	0.083	0.002	1262.1	28.2	0.0	8
H	4	0.786	0.696	0.006	0.072	0.000	0.185	0.003	0.111	0.000	1263.0	29.1	0.0	12
L	3.5	0.755	0.680	0.015	0.065	0.008	0.083	0.002	0.083	0.002	1263.1	29.2	0.0	8
H	3.5	0.797	0.714	0.002	0.089	0.000	0.213	0.008	0.139	0.002	1263.9	30.1	0.0	15
LQ	1	0.796	0.743	0.001	0.067	0.005	0.194	0.002	0.046	0.000	1264.0	30.1	0.0	15
LQHP	3	0.800	0.708	0.001	0.106	0.000	0.259	0.011	0.139	0.002	1264.9	31.0	0.0	18
LQHPT	3	0.800	0.708	0.001	0.106	0.000	0.259	0.011	0.139	0.002	1265.0	31.1	0.0	18
L	1.5	0.756	0.718	0.004	0.062	0.007	0.120	0.008	0.065	0.000	1266.2	32.3	0.0	10
L	2	0.756	0.706	0.007	0.060	0.007	0.120	0.008	0.046	0.000	1267.0	33.1	0.0	10
LQHPT	2.5	0.820	0.721	0.000	0.118	0.000	0.380	0.000	0.157	0.000	1267.8	33.9	0.0	20
H	3	0.807	0.720	0.002	0.090	0.000	0.231	0.004	0.157	0.000	1275.0	41.1	0.0	19
LQH	2	0.830	0.735	0.000	0.118	0.000	0.269	0.000	0.157	0.000	1306.1	72.2	0.0	26
LQHP	2	0.843	0.726	0.000	0.128	0.000	0.287	0.021	0.157	0.000	1333.7	99.8	0.0	28
LQ	0.5	0.804	0.734	0.000	0.087	0.002	0.148	0.011	0.120	0.004	1354.5	120.6	0.0	19
LQHPT	2	0.845	0.726	0.000	0.128	0.000	0.287	0.021	0.157	0.000	1390.3	156.4	0.0	31
H	2	0.825	0.736	0.000	0.110	0.000	0.231	0.004	0.120	0.004	1399.8	165.9	0.0	31
L	1	0.763	0.722	0.003	0.061	0.007	0.120	0.008	0.120	0.008	1454.3	220.4	0.0	13
LQH	1.5	0.839	0.740	0.000	0.130	0.000	0.287	0.000	0.204	0.001	1470.4	236.5	0.0	34
LQHP	1.5	0.857	0.725	0.000	0.156	0.000	0.306	0.014	0.167	0.006	1564.8	330.9	0.0	36
LQHPT	1.5	0.863	0.725	0.000	0.156	0.000	0.306	0.014	0.167	0.006	1633.1	399.2	0.0	37
L	0.5	0.773	0.721	0.003	0.065	0.008	0.139	0.014	0.102	0.004	1791.8	557.9	0.0	15
H	1.5	0.839	0.741	0.000	0.122	0.000	0.250	0.002	0.120	0.004	1872.4	638.6	0.0	39
H	0.5	0.882	0.691	0.000	0.235	0.001	0.574	0.034	0.444	0.025	-	-	-	90
LQH	0.5	0.880	0.689	0.000	0.233	0.000	0.519	0.011	0.315	0.001	-	-	-	90
LQHP	0.5	0.893	0.667	0.000	0.275	0.000	0.611	0.006	0.491	0.021	-	-	-	113
LQHPT	0.5	0.953	0.701	0.000	0.280	0.000	0.824	0.021	0.676	0.062	-	-	-	138
H	1	0.850	0.739	0.000	0.147	0.000	0.287	0.000	0.120	0.004	-	-	-	55
LQH	1	0.849	0.735	0.000	0.158	0.000	0.370	0.003	0.231	0.004	-	-	-	48
LQHP	1	0.872	0.722	0.000	0.185	0.000	0.361	0.002	0.287	0.021	-	-	-	58
LQHPT	1	0.883	0.724	0.000	0.188	0.000	0.417	0.002	0.287	0.021	-	-	-	67

## Prilog 2.

Rezultati *jackknife* procene relativne važnosti promenljivih u modelu ekološke niše šumskog guštera (*Darevskia praticola*), prikazani odvojeno za model niske i visoke rezolucije. Vrednosti na X osi predstavljaju regularizovani dobitak pri izradi modela. Na grafiku su prikazane samo one promenljive koje su imale doprinos veći od nule.

### Model niske rezolucije



### Model visoke rezolucije



## BIOGRAFIJA AUTORA

Jelena Ćorović rođena je 06.01.1988. godine u Beogradu, gde je završila osnovnu školu i XIII beogradsku gimnaziju. Biološki fakultet Univerziteta u Beogradu je upisala 2006. godine, gde je diplomirala 2012. godine na smeru Ekologija i zaštita životne sredine. Master rad je odbranjen pod naslovom: „Sezonsko variranje dnevne aktivnosti šumskog guštera (*Darevskia praticola*, Eversmann, 1834) u okolini Beograda”, pod mentorstvom dr Jelke Crnobrnje-Isailović. Doktorske studije na modulu Evolucionarna biologija upisala je 2012. godine na Biološkom fakultetu Univerziteta u Beogradu.

Od marta 2014. do decembra 2019. je bila zaposlena na odeljenju Evolucionarna biologija, Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković” na projektu Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja Republike Srbije „Evolucija u heterogenim sredinama: mehanizmi adaptacija, biomonitoring i konzervacija biodiverziteta” (br. 173025). Angažovanje je nastavljeno na istom odeljenju po završetku projektnog perioda. Januara 2017. godine izabrana je u zvanje istraživač saradnik.

Tokom 2014. i 2015. godine je bila vođa projekta pod nazivom: „Conservation status and threats of westernmost populations of the meadow lizard (*Darevskia praticola*)” koji je finansiran stipendijom Evropskog herpetološkog udruženja (Societas Europaea Herpetologica – SEH). Tokom svog dosadašnjeg rada učestvovala je i na nacionalnim projektima: „Pribavljanje podataka i druge usluge u cilju nastavka uspostavljanja ekološke mreže u Republici Srbiji” JNOP 01/2018, „Pribavljanje podataka i druge usluge u cilju uspostavljanja ekološke mreže Evropske unije Natura 2000 kao dela ekološke mreže Republike Srbije” JNOP 02/2018 i „Pribavljanje podataka i druge usluge u cilju nastavka izrade crvenih lista pojedinačnih grupa organizama flore, faune i gljiva u Republici Srbiji” JNOP 03/2018, kao i na uspostavljanju monitoringa vodozemaca i gmizavaca na području Specijalnog rezervata prirode „Uvac”. Rezultate svog dosadašnjeg istraživačkog rada objavila je u okviru 6 naučnih radova u međunarodnim i nacionalnim časopisima i 8 saopštenja na naučnim skupovima u zemlji i inostranstvu.

Прилог 1.

## Изјава о ауторству

Потписани-а \_\_\_\_\_ Јелена Ђоровић \_\_\_\_\_

број индекса \_\_\_\_\_ Б3016/2012 \_\_\_\_\_

### Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

\_\_\_\_\_ Морфолошке, физиолошке и популационе одлике периферних популација  
шумског гуштера (*Darevskia praticola*) у Србији \_\_\_\_\_

- 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, 13.03.2020.

\_\_\_\_\_



Прилог 2.

## Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора Јелена Ћоровић

Број индекса Б3016/2012

Студијски програм Биологија

Наслов рада Морфолошке, физиолошке и популационе одлике периферних популација шумског гуштера (*Darevskia praticola*) у Србији

Ментор др Јелка Црнобрња-Исаиловић

Потписани/а Јелена Ћоровић

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, 13.03.2020.

---

Прилог 3.

## Изјава о коришћењу

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

Морфолошке, физиолошке и популационе одлике периферних  
популација шумског гуштера (*Darevskia praticola*) у Србији

која је моје ауторско дело.

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

Моју докторску дисертацију похрањену у 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, 13.03.2020.

\_\_\_\_\_

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

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

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

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

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

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