

UNIVERZITET U BEOGRADU

BIOLOŠKI FAKULTET

Marko M. Lazić

**FLUKTUIRAJUĆA ASIMETRIJA KAO
INDIKATOR SREDINSKOG STRESA U
POPULACIJAMA ZIDNOG GUŠTERA
(*PODARCIS MURALIS* LAURENTI 1768)
U URBANIM I RURALNIM SREDINAMA**

Doktorska disertacija

Beograd, 2015

UNIVERSITY OF BELGRADE

FACULTY OF BIOLOGY

Marko M. Lazić

**FLUCTUATING ASYMMETRY AS AN
INDICATOR OF ENVIRONMENTAL
STRESS IN POPULATIONS OF THE
COMMON WALL LIZARD (*PODARCIS
MURALIS LAURENTI* 1768) IN URBAN
AND RURAL ENVIRONMENTS**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2015

Mentor:

Dr Jelka Crnobrnja-Isailović, redovni profesor

Univerzitet u Nišu, Prirodno-matematički fakultet,

Departman za biologiju i ekologiju;

Univerzitet u Beogradu, Institut za biološka

istraživanja „Siniša Stanković“

Mentor:

Dr Dragana Cvetković, vanredni profesor

Univerzitet u Beogradu, Biološki fakultet

Članovi komisije:

Dr Antigoni Kaliontzopoulou

Universidade do Porto, Research Center in
Biodiversity and Genetic Resources, Research Network

in Biodiversity and Evolutionary Biology;

Iowa State University, Department of Ecology,

Evolution, and Organismal Biology

Dr Ana Ivanović, redovni profesor,

Univerzitet u Beogradu, Biološki fakultet

Dr Miguel A. Carretero

Universidade do Porto, Research Center in
Biodiversity and Genetic Resources, Research Network
in Biodiversity and Evolutionary Biology

Datum odbrane: _____

ZAHVALNICA

Zahvaljujem se mentorima i članovima Konisije za pregled i ocenu doktorske disertacije, pre svega profesorki Jelki na nesebičnoj podršci i savetima. Takođe, veliku pomoć su mi pružile kolege iz Portugala Antigoni Kaliontzopoulou, Miguel A. Carretero, Neftali Sillero i Catarina Rato. Αντιγόνη σας ευχαριστώ! Miguel, Nefta gracias! Catarina obrigado! Veliku pomoć na terenu i u laboratoriji pružile su mi kolege Miodrag Ignjatović i Ivan Simonović.

Zahvaljujem se roditeljima, sestri Jovani i supruzi Mariji na podršci.

Autor

Fluktuirajuća asimetrija kao indikator sredinskog stresa u populacijama zidnog guštera
(*Podarcis muralis* Laurenti 1768) u urbanim i ruralnim sredinama

Rezime

Uticaj sredinskog stresa na stabilnost razvića merističkih karakteristika (femoralne pore, subdigitalne lamele, supracilijarne granule) i oblika dorzalne strane glave ispitan je poređenjem nivoa fluktuirajuće asimetrije (FA) navedenih karakteristika između populacija zidnog guštera (*Podarcis muralis*) koje naseljavaju urbana i ruralna staništa. Takođe, ispitano je i da li postoje razlike u nivou varijanse simetrične komponente oblika glave, alometriji simetrične komponente oblika i u nivou odstupanja od grupne alometrije između populacija koje naseljavaju ova dva tipa sredina. Pored toga, analizirano je i da li sredinski stres ima uticaja na performansu, kondicioni indeks i prevalencu i intenzitet krvnih parazita kao i da li jedinke koje su zaražene krvnim parazitima i jedinke sa niskim kondicionim indeksom pokazuju viši nivo asimetrije oblika glave. Osnovna hipoteza je bila da će populacije koje naseljavaju suboptimalne uslove životne sredine pokazivati viši nivo FA merističkih karakteristika, viši nivo FA oblika glave, viši nivo varijanse simetrične komponente oblika. Pored toga hipoteza je bila i da će postojati razlike u alometriji simetrične komponente oblika glave, nivou morfološke integracije između dva modula dorzalne strane glave između dva tipa populacija kao i veće odstupanje od grupne alometrije u urbanim populacijama. Takođe, pretpostavka je bila i da će urbane populacije pokazati veću prevalencu i intenzitet krvnih parazita, niži kondicioni indeks ali i da će inficirane jedinke i jedinke sa nižim kondicionim indeksom imati viši nivo FA oblika glave.

U poređenju sa ruralnim populacijama, urbane su pokazale statistički značajno viši nivo FA za sve analizirane merističke karakteristike što ukazuje na to da je stabilnost razvića ovih karakteristika u ovoj sredini narušena. Takođe, uočeno je postojanje razlika u razvojnoj stabilnosti između analiziranih karakteristika što ukazuje na to da razvojna stabilnost može biti specifična za morfološke karakteristike. Nivo fluktuirajuće asimetrije je bio niži kod karakteristika koje su od većeg funkcionalnog značaja, što ukazuje da je kontrola razvića ovih karakteristika bila veća. Pored toga, uočeno je i da postoji značajna korelacija između FA femoralnih pora i subdigitalnih

lamela što ukazuje na to da su ove karakteristike integrisane. To je, najverovatnije, posledica deljenja razvojnih puteva jer se obe karakteristike nalaze na istom delu tela.

Takođe je pokazano da je razviće glave narušeno u urbanim populacijama na šta ukazuje značajno viši nivo FA oblika glave. Pored toga, pokazano je i da je nivo varijanse simetrične komponente oblika veći u urbanim populacijama što ukazuje na to da je kanalisnost razvića takođe narušena. Uočena je i značajna korelacija između varijanse oblika unutar i između jedinki što pokazuje da su zajednički ili slični molekularni mehanizmi odgovorni za kanalisnost razvića i razvojnu stabilnost. Značajne razlike između nivoa morfološke integracije nisu nađene između urbanih i ruralnih sredina. Dalje, uočena je značajna razlika u veličini glave između ova dva tipa populacija gde su urbane jedinke imale manju veličinu glave. Ovaj rezultat može biti posledica sporijeg rasta glave, ranijeg prestanka rasta glave ili rezultat alokacije energije na neke druge procese. Dalje, nađeno je da između dva tipa populacija postoje značajne razlike u alometriji simetrične komponente oblika glave što ukazuje na to da su i mehanizmi koji regulišu alometriju oblika narušeni. Takođe, odstupanje od grupne alometrije je bilo veće u urbanim sredinama što znači da veličina i njene posledice objašnjavaju manji deo varijanse u urbanim nego u ruralnim sredinama.

Analiza performanse je pokazala da značajne razlike između dva tipa populacija ne postoje. Nivo asimetrije ekstremiteta je imao značajnog uticaja na performansu pa su jedinke sa izraženijom asimetrijom zadnjih ekstremiteta bivale sporije. Značajne razlike u FA ekstremiteta između tipova sredina nisu nađene.

Urbane populacije su takođe okarakterisane i manjim vrednostima kondicionog indeksa. Imajući u vidu značajnu korelaciju između kondicionog indeksa, reproduktivne vrednosti i ostalih komponenti adaptivne vrednosti realno je očekivanje da je adaptivna vrednost u urbanim sredinama smanjena. Pored toga, uočena je i značajna korelacija između nivoa FA oblika glave i kondicionog indeksa, gde su jedinke sa manjim kondicionim indeksom pokazivale viši nivo FA. Ovaj rezultat može biti posledica neuhranjenosti, ali i slučajnost, jer su u urbanim sredinama jedinke pokazivale viši nivo FA oblika glave, ali i niži kondicioni indeks. Između dva tipa populacija nisu uočene razlike u prevalenci krvnih parazita, dok je intenzitet bio

značajno veći u urbanoj sredini, najverovatnije kao posledica slabijeg imunog sistema. Dalje, uočeno je i da jedinke inficirane krvnim parazitima pokazuju viši nivo FA oblika glave u obe analizirane sredine. Uočena korelacija može biti rezultat direktnog uticaja parazita tako da jedinke alociraju značajne količine energije na borbu protiv parazita te nemaju dovoljno energije koju bi uložili u stabilnost razvića.

Ključne reči: *Podarcis muralis*, stres, fluktuirajuća asimetrija, kanalisnost, morfološka integracija, alometrija, geometrijska morfometrija, krvni paraziti, kondicioni indeks, performansa.

Naučna oblast: Biologija

Uža naučna oblast: Evolucionarna biologija

UDK broj:

Fluctuating asymmetry as an indicator of environmental stress in populations of the common wall lizard (*Podarcis muralis* Laurenti 1768) in urban and rural environments

Summary

Effects of environmental disturbance on developmental stability of meristic traits (femoral pores, subdigital lamellae, supraciliar granules) and dorsal head shape were evaluated by comparing fluctuating asymmetry (FA) levels between populations of the common wall lizard (*Podarcis muralis*) inhabiting urban and rural areas. Moreover, possible differences in degree of head shape variation, head shape allometry and in deviation from within-group allometric lines were tested between these two population types. Also, it was analysed whether environmental disturbance affects locomotor performance, condition index, and prevalence and intensity of blood parasites but also if infected animals and animals with low body condition show higher degree of head shape asymmetry.

The main hypothesis were that individuals inhabiting suboptimal environments will show higher FA degree of meristic traits and head shape as well as higher degree of head shape variance. Also, it was hypothesised that, due to stressful conditions, there will be differences in symmetric head shape allometry, differences in the degree of morphological integration between two head modules and differences in the degree of deviation from within-group allometric lines between the two types. Moreover, higher prevalence and intensity of blood parasites and lower body condition were expected in urban populations, as well as higher head shape asymmetry in infected individuals and in individuals with low body condition.

Compared to rural populations, the urban ones showed significantly higher degree of FA for all analysed meristic traits, which suggests that developmental stability of these traits is affected in urban environments. Differences in developmental stability were found between the three traits meaning that developmental stability may be trait specific. Degree of fluctuating asymmetry was lower in functionally significant traits, suggesting that it may be under stricter developmental control. Significant correlation was found between signed FA of femoral pores and subdigital lamellae,

possibly a sign of morphological integration as these traits develop in the same body part and it is likely that they share same developmental pathways.

Apart from meristic traits, head development was also shown to be affected as indicated by higher degree of head shape FA in urban populations. Moreover, it was shown that urban populations show higher degree of head shape variance suggesting that canalisation is also affected. Significant correlation between the variation within- and between individuals was found indicating that these two phenomena, FA and developmental stability, may depend on the same or partially overlapping molecular mechanisms. No significant differences in the degree of morphological integration between the two types were found. Mean head size was shown to differ between the two types, with urban lizards having smaller mean head size. This may be a result of slower head growth in urban animals, earlier cessation of growth, or due to allocation of energy to some other processes. Moreover, significant differences between the two population types in head shape allometry were observed, meaning that mechanisms regulating head shape allometry may also be affected. Higher deviation from the group allometric line was also detected in urban populations meaning that size and its consequences explain less variation in urban than in rural environments.

The analysis of locomotor performance showed that there are no significant differences between urban and rural animals. Hindlimb asymmetry significantly affected running performance with individuals with more asymmetric hindlimbs running slower. Degree of hindlimb FA was similar in both environments.

Urban populations were also characterised by lower body condition. Having in mind significant correlation between condition index, reproductive value and other components of fitness, it is not unlikely that lower body condition has fitness costs. Significant correlation was observed between the degree of head shape FA and condition index, where head shape FA tended to increase with a reducing body condition. This result may be a consequence of malnutrition but also a result of statistical coincidence, as urban lizards showed both high head shape FA and low body condition. There were no differences in blood parasite prevalence between the two types, while intensity was significantly higher in urban lizards, most likely as a result of

reduced immunocompetence. Also, infected animals showed higher head shape FA in both population types. The observed pattern may be due to effect of parasites, since infected animals need to allocate significant amounts of energy to immune system so that they lack energy needed to invest in stable development.

Key words: *Podarcis muralis*, stress, fluctuating asymmetry, canalisation, morphological integration, allometry, geometric morphometrics, blood parasites, condition index.

Scientific field: Biology

Specific scientific field: Evolutionary biology

UDK number:

SADRŽAJ

1. UVOD	1
1.1 Stres	1
1.1.1 Definicija stresa	1
1.1.2. Sredinski stres i fenotipska varijansa	2
1.2. Stabilnost razvića	4
1.2.1. Fluktuirajuća asimetrija	4
1.3. Kanalisnost razvića	7
1.4. Korelacija između kanalisnosti i stabilnosti razvića	8
1.5. Morfološka integracija i modularnost	10
1.6. Alometrija	11
1.7 Performansa i asimetrija ekstremiteta	12
1.8. Kondicioni indeks	14
1.9. Prevalenca i intenzitet krvnih parazita	15
1.10. Korelacija između krvnih parazita, kondicionog indeksa i fluktuirajuće asimetrije	16
2. CILJEVI	19
3. MATERIJAL I METODE	21
3.1. Objekat istraživanja <i>Podarcis muralis</i>	21
3.2. Područje istraživanja i lokaliteti	22
3.2.1. Urbane populacije	22
3.2.2. Ruralne populacije	25
3.3. Prikupljanje i obrada podataka	28
3.3.1. Stabilnost razvića	28
3.3.1.1 Stabilnost razvića morfoloških karakteristika	28
3.3.1.1.1. Kvantifikacija morfoloških karakteristika	28
3.3.1.2 Stabilnost razvića oblika glave, kanalisnost razvića, morfološka integracija, modularnost i alometrijski odnosi	29
3.3.1.2.1 Kvantifikacija oblika glave	30
3.3.2. Analiza performanse i asimetrije ekstremiteta	31
3.3.2.1 Analiza performanse	32
3.3.2.2 Analiza morfoloških karakteristika	32

3.3.2.3 Analiza asimetrije ekstremiteta	33
3.3.3. Kondicioni indeks	34
3.3.4. Prevalenca i intenzitet krvnih parazita	34
3.3.5. Korelacija između krvnih parazita, kondicionog indeksa i fluktuirajuće asimetrije	34
3.4. Statistička obrada podataka.....	35
3.4.1 Stabilnost razvića	35
3.4.1.1. Stabilnost razvića morfoloških karakteristika	35
3.4.1.2 Stabilnost razvića oblika glave	36
3.4.2. Kanalisnost razvića	38
3.4.3. Korelacija između kanalisnosti i stabilnosti razvića	39
3.4.4. Morfološka integracija i modularnost	40
3.4.5. Alometrija	41
3.4.6 Performansa i asimetrija ekstremiteta	42
3.4.7 Kondicioni indeks	44
3.4.8 Prevalenca i intenzitet krvnih parazita	45
3.4.9 Korelacija između krvnih parazita, kondicionog indeksa i fluktuirajuće asimetrije	45
4. REZULTATI	46
4.1 Stabilnost razvića	46
4.1.1. Stabilnost razvića morfoloških karakteristika	46
4.1.2. Stabilnost razvića oblika glave	46
4.2 Kanalisnost razvića	47
4.3 Korelacija između kanalisnosti i stabilnosti razvića	48
4.4 Morfološka integracija i modularnost	48
4.5 Alometrija	48
4.6 Performansa i asimetrija ekstremiteta	49
4.7 Kondicioni indeks	50
4.8 Prevalenca i intenzitet krvnih parazita	50
4.9 Korelacija između krvnih parazita, kondicionog indeksa i fluktuirajuće asimetrije.....	51

5. DISKUSIJA	52
5.1. Stabilnost razvića	52
5.1.1. Stabilnost razvića morfoloških karakteristika	52
5.1.2. Stabilnost razvića oblika glave	56
5.2. Kanalisnost razvića	57
5.3. Korelacija između kanalisnosti i stabilnosti razvića	59
5.4. Morfoška integracija i modularnost	60
5.5. Alometrija	61
5.6. Performansa i asimetrija ekstremiteta	64
5.7. Kondicioni indeks	67
5.8. Prevalenca i intenzitet krvnih parazita	68
5.9. Korelacija između krvnih parazita, kondicionog indeksa i fluktuirajuće asimetrije	71
6. ZAKLJUČCI	74
7. L I T E R A T U R A	77
8. PRILOZI	113
8.1. TABELE.....	113
8.2. SLIKE.....	145

1. UVOD

1.1 Stres

1.1.1 Definicija stresa

Sam termin stres se u njegovom modernom značenju prvi put pominje sredinom 20-tih godina prošlog veka gde se odnosi na faktore koji dovode do narušavanja homeostaze odnosno integriteta organizma (Viner i Russell, 1999). Međutim, i pored duge upotrebe, definicija stresa nije konzistentna u naučnoj literaturi jer ne postoji opšti konsenzus oko toga na šta se termin stres tačno odnosi. Tako se definicije stresa u velikoj meri razlikuju u različitim biološkim oblastima jer sam termin ima drugačije značenje u, na primer, fiziologiji i evolucionoj biologiji (Bijlsma i Loeschcke, 2005). Takođe, definicije se u velikoj meri razlikuju i u odnosu na nivo biološke organizacije na kojem se istraživanja vrše (Bijlsma i Loeschcke, 2005). U evolucionoj biologiji stres je najčešće definisan kao nepovoljne okolnosti koje dovode do drastičnog smanjenja adaptivne vrednosti populacija (Koehn i Bayne, 1989; Sibly i Calow, 1989; Hoffmann i Parsons, 1991; Hoffmann i Hercus, 2000). Prema ovoj prilično širokoj definiciji, organizmi koji naseljavaju prirodna staništa bi konstantno bili pod uticajem stresa jer se maksimalna adaptivna vrednost gotovo nikada ne ostvaruje. Upravo zbog toga, Hoffmann i Parsons (1991) insistiraju na tome da se pod stresnim uslovima podrazumevaju oni usled čijeg delovanja dolazi do drastičnog smanjenja reprodukcije i preživljavanja što izaziva značajne promene u dinamici populacija tako da je opstanak populacija ili vrsta ugrožen.

Kao primer delovanja stresa mogu se navesti niske ili visoke temperature koje deluju tokom razvića organizama ili na adultne organizme. Međutim, niske temperature nisu u istoj meri stresne za ektotermne i endotermne organizme. Upravo zbog toga, stres, osim sredinske komponente, odnosno stresora, sadrži i biološku komponentu. Drugim rečima, stresni efekti u velikoj meri zavise i od organizma na koji ti sredinski efekti deluju pa su stres i njegov intenzitet najčešće specifični za vrste ili populacije (Bijlsma i Loeschcke, 2005).

Na osnovu uzroka, podela stresa se može izvršiti na spoljašnji tj. sredinski stres i na unutrašnji ili genetički stres. Pod spoljašnjim stresom se podrazumeva odstupanje od uobičajenih vrednosti abiotičkih faktora kao što su ekstremne temperature, vlažnost, zračenje, audiogeni stres, razne hemijske supstance itd. Spoljašnjim stresorima pripadaju i biotički faktori poput kompeticije, parazita, patogena, ili predatora koji često mogu dovesti do drastičnog smanjenja adaptivne vrednosti (Relyea, 2005). Dalje, pod unutrašnjim faktorima stresa ili “genetičkim stresom” se podrazumevaju promene na genetičkom nivou izazvane mutacijama, ukrštanjem u srodstvu (eng. „inbreeding“ i dalje u tekstu „inbriding“) i ukrštanjem jedinki iz genetički izdiferenciranih populacija (eng. „outbreeding“ i dalje u tekstu „autbriding“) koje mogu dovesti do smanjenja osetljivosti organizama na delovanje nepovoljnih sredinskih uslova (Bijlsma i sar., 1997, 2000; Pertoldi i sar., 2006).

U velikom broju studija pokazano je da u populacijama koje proživljavaju suboptimalne uslove sredine dolazi do povećanja fenotipske i genetičke varijanse, neophodnih za delovanje prirodne selekcije. Zbog toga, stres i njegovi efekti igraju veoma značajnu ulogu u evoluciji (Badyaev, 2005a, 2005b). Pre svega, usled delovanja stresa može doći do povećanja stope mutacija ali i rekombinacija. Pored toga što može generisati genetičku varijansu, stres može imati takav uticaj na mehanizme koji regulišu razviće da dovodi do ispoljavanja prethodno nagomilane ali ne i eksprimovane genetičke i fenotipske varijanse (Scharloo, 1991), ili nagomilane ali selektivno neutralne varijanse pod “normalnim” uslovima (Badyaev, 2005a, 2005b). Ova novonastala ili novootkrivena fenotipska i genetička varijansa može pospešiti delovanje prirodne selekcije dovodeći do fenotipske ili genetičke adaptacije na novonastale uslove sredine (Bijlsma i Loeschcke, 2005).

1.1.2. Sredinski stres i fenotipska varijansa

Pod sredinskim stresom se u evolucionoj biologiji podrazumevaju sredinske promene koje dovode do narušavanja homeostaze organizma i time do smanjenja adaptivne vrednosti jedinke (Bijlsma i Loeschcke, 2005). Stres izazvan ljudskim aktivnostima (antropogeni stres) može imati značajne negativne posledice po populacije biljaka i životinja (Pimm i sar., 1995; Hughes i sar., 1997). U nekoliko

poslednjih decenija antropogeni pritisak se drastično povećava i negativno utiče na živi svet, na svim nivoima biološke organizacije, što često dovodi do smanjenja brojnosti populacija i čak do istrebljenja čitavih vrsta (Böhm i sar., 2013).

Indikatori koji signaliziraju postojanje sredinskog stresa već u njegovim početnim fazama, pre nego što dođe do smanjenja adaptivne vrednosti jedinki i do nepovratnog narušavanja demografske strukture populacija, od velikog su značaja za konzervacione biologe. Do sada je ustanovljen veliki broj indikatora koji detektuju poremećaje na molekularnom i/ili ćelijskom nivou, na nivou tkiva i/ili morfoloških karakteristika, na individualnom ili populacionom nivou (McCarthy i Shugart, 1990). Ipak, primena mnogih indikatora zahteva znatna finansijska sredstva, mnogo vremena za njihovo uzorkovanje i analizu, kao i nepovratno udaljavanje iz populacije onih jedinki koje uzorkujemo radi analize (tzv „invazivni“ indikator). Zbog toga, neophodni su indikatori koji su efikasni ali istovremeno jednostavni za upotrebu, jeftini i neinvazivni.

Nivo fenotipske varijanse je određen balansom između dve grupe neposrednih uzroka: dok sa jedne strane mutacije, sredinski uslovi pod kojima se jedinke razvijaju, kao i greške koje nastaju u toku razvića dovode do povećanja, prirodna selekcija i regulatorni mehanizmi razvića dovode do smanjenja fenotipske varijanse (Debat i David, 2001). U slučajevima kada se populacije susreću sa novim, najčešće nepovoljnim, sredinskim okolnostima, generalno dolazi do povećanja fenotipske varijanse (Hoffmann i Parsons, 1997; Hoffmann i Hercus, 2000). Ovo povećanje može biti rezultat novootkrivene genetičke varijabilnosti, ili rezultat slabije efikasnosti mehanizama koji kontrolišu preciznost razvojnog procesa, naročito kod morfoloških karakteristika (Badyaev i sar., 2005).

Pod stresnim okolnostima, efikasnost molekularnih mehanizama koji kontrolišu razviće može biti narušena, što može dovesti do ispoljavanja prikrivene (eng. „cryptic“) genetičke varijabilnosti i do povećanja nivoa fenotipske varijanse. Sredinski, ali i genetički faktori, putem uticaja na stabilnost razvića izazivaju ispoljavanje suboptimalnih fenotipova (Parsons, 1990; Blas i sar., 2007) i tako utiču i na karakteristike životne istorije u populaciji (Møller i Swaddle, 1997).

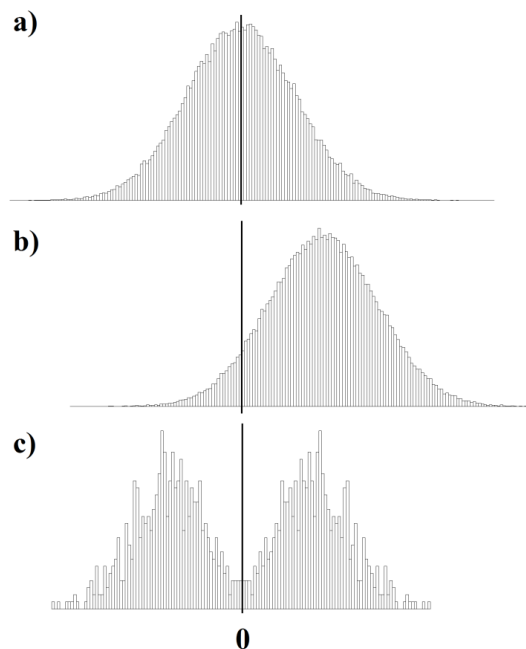
1.2. Stabilnost razvića

Pod konceptom stabilnosti razvića (engl. „developmental stability” – dalje u tekstu „DS”) podrazumeva se sposobnost organizma da obezbedi razviće „idealnog” fenotipa (u ovom slučaju, pretpostavka je da je „idealni” fenotip savršeno simetričan), pod datim sredinskim i genetičkim okolnostima (Debat i David, 2002). Dakle, DS je karakteristika organizma koja ograničava nivo fenotipske varijanse. Sa druge strane, nestabilnost razvića (engl. „developmental instability” – dalje u tekstu „DI”) predstavlja nepravilnosti u razviću koje kao posledicu imaju razlike u razviću između homologih, bilateralno simetričnih karakteristika (Willmore i Hallgrímsson 2005; Breuker i sar. 2006; Van Dongen, 2006). Pošto na stabilnost razvića može uticati veliki broj sredinskih stresora, često je nivo DI predlagan kao pouzdan indikator njihovog prisustva (Beasley i sar., 2013).

1.2.1. Fluktuirajuća asimetrija

Fluktuirajuća asimetrija (engl. „fluctuating asymmetry” – dalje u tekstu „FA”; Van Valen, 1962) je načešće korišćena mera DS (Palmer i Strobeck, 1986; Klingenberg i McIntyre, 1998; Debat i David, 2001; Willmore i sar., 2007). Uglavnom je definisana kao mala, nasumična odstupanja od savršene bilateralne simetrije (Palmer i Strobeck, 1986), pa je odražava varijansa unutar jedinke, za razliku od kanalisnosti koju odražava varijansa između jedinki. Pretpostavka je da DI nastaje kao posledica razvojnog šuma pa se stoga očekuje normalna raspodela razlika između desne i leve strane tela (Palmer i Strobeck, 1992). U ovom slučaju pretpostavlja se da je optimalan fenotip savršeno simetričan, pa se svako nasumično odstupanje od savršene bilateralne simetrije smatra znakom DI (Palmer i Strobeck, 1986). Pošto se obe strane tela, i desna i leva, razvijaju pod gotovo istovetnim sredinskim okolnostima, i pošto se obe strane razvijaju pod kontrolom istog genoma, razlike između strana tela nastaju kao posledica smetnji koje se dešavaju unutar organizma (Palmer i Strobeck, 1986; Clarke, 1998a). Kao i kod kanalisnosti, veći nivo odstupanja od savršene simetrije ukazuje na nižu DS (Palmer i Strobeck, 1992). Važno je napomenuti da FA nije jedini oblik odstupanja od savršene bilateralne simetrije. Direkciona asimetrija (engl. „directional asymmetry” – dalje u tekstu „DA”) analiziranih karakteristika ispoljava normalnu raspodelu kao i FA,

ali srednja vrednost odstupanja od simetrije se razlikuje od nule, to jest, raspodela je pomeren na levu ili desnu stranu (Grafik 1). Antisimetrija (engl. „Antisymmetry” – dalje u tekstu „AS”) ima bimodalnu raspodelu, i srednju vrednost odstupanja od simetrije jednaku nuli. Za razliku od AS, DA je relativno čest fenomen u prirodi (Palmer, 1996). Kod čoveka, na primer, pojedini unutrašnji organi se gotovo uvek nalaze na istoj strani tela. Iako, prema nekim autorima, nivo DA takođe može poslužiti kao mera stabilnosti razvića (Graham i sar., 1993; Møller i Swaddle, 1997), to nije preovladavajuće mišljenje (Palmer i Strobeck, 2003). Razlog za to je taj što je DA morfoloških karakteristika često rezultat združenog uticaja genetičkih ali i sredinskih uslova, pa ne može biti pouzdan pokazatelj DS (Palmer i Strobeck, 1992). Takođe, prema nekim autorima DA određenih morfoloških karakteristika može biti rezultat prirodne selekcije (Seligmann 1998). Zbog svega toga, Palmer i Strobeck (2003) preporučuju da se one morfološke karakteristike koje pokazuju DA isključe iz analize FA. Čak i ukoliko se statističkim procedurama DA odstrani, što je veoma teško precizno uraditi, deo varijabilnosti u FA i dalje može imati značajnu genetičku komponentu.



Grafik 1. Statističke raspodele koje opisuju različite tipove odstupanja od simetrije. a) Fluktuirajuća asimetrija, b) Direkciona asimetrija, c) Antisimetrija.

Povećanje nivoa FA morfoloških karakteristika u stresnim uslovima uočeno je kod velikog broja biljaka (Møller i Shykoff, 1999) i životinja (Lazić i sar., 2013 i reference u radu). Različiti tipovi zagađivača i teških metala (Zakharov i Yablokov, 1990; Kozlov i sar., 1996; Hardersen i Wratten, 1998; Groenendijk i sar., 1998), ekstremne temperature (Siegel i sar., 1977; Brakefield 1997; Mpho i sar., 2001; Kristensen i sar., 2003; Polak i Tomkins, 2012), audiogeni stres (Doyle i sar., 1977) i drugi stresni faktori mogu narušiti DS morfoloških karakteristika.

Zbog povezanosti sa DS, FA se primenjuje kao senzitivni indikator nivoa stresa u prirodnim populacijama (Parsons, 1992; Beasley i sar., 2013). Kod velikog broja vrsta, zagađenje (Kozlov i sar., 1996; Eeva i sar., 2000; Hardersen, 2000), ekstremne temperature (Savage i Hogarth, 1999; Mpho i sar., 2002), audiogeni stres (Doyle i sar., 1977), paraziti (Møller, 1992; Polak, 1993; Bonn i sar., 1996), neuhranjenost (Swaddle i Witter, 1994; Nasil i Reimchen, 2001), visoka gustina populacija (Møller i sar., 1995) mogu dovesti do poremećaja razvića i povećati nivo FA. Inbriding (Clarke i sar., 1986; Gomendio i sar., 2000), autbriding (Kurbalija i sar., 2010), kao i hibridizacija (Wilsey i sar., 1998) takođe mogu dovesti do odstupanja od savršene simetrije. Međutim, postoje i brojni primeri u kojima povezanost između sredinskog stresa ili genetičkih faktora i FA nije pronađena (Clarke, 1995a; 1998a).

Dalje, brojne studije su pokazale da se asimetrične jedinice često odlikuju nižom adaptivnom vrednošću od simetričnih, što ukazuje na to da FA može imati dugoročne posledice (Møller, 1997; Møller, i Swaddle, 1997; Lens i sar., 2002a; Knierim i sar., 2007). Međutim, to često nije slučaj, pošto u velikom broju istraživanja, pozitivna veza između adaptivne vrednosti i FA nije nađena (Clarke, 1995b; Markow, 1995).

Zbog kontradiktornih rezultata mnogi su dovodili u pitanje validnost FA kao indikatora sredinskog stresa (Leung i sar., 2001; Rasmuson, 2002). Povezanost FA i komponenti adaptivne vrednosti može biti slaba ili nepostojeća u nekim slučajevima, ali, može biti i rezultat greške merenja i male veličine uzorka; ili nivo FA može biti potcenjen ukoliko se analiza vrši samo na jednoj morfološkoj karakteristici (Palmer, 1994; Lens i sar., 2002a; Crnobrnja-Isailović i sar., 2005). Takođe, jačina povezanosti FA i adaptivne vrednosti može zavistiti od nivoa stresa. Prema paradigmi ranog

upozorenja (Clarke, 1995a), do smanjenja adaptivne vrednosti može doći samo pod visokim nivoom stresa, tako da povećan nivo FA u populaciji može biti signal narušavanja populacije, pre nego što dođe do smanjenja njene prosečne adaptivne vrednosti (Lens i sar., 2002b). Takođe, odnos između FA i adaptivne vrednosti može biti specifičan za određene morfološke karakteristike, tako da one karakteristike koje direktno utiču na adaptivnu vrednost pokazuju višu DS, čak i pri visokim nivoima stresa (Dongen, 2006). Dodatno, jedinke koje pokazuju znake DI mogu uginuti zbog visokog nivoa stresa pre nego što postanu reproduktivno aktivne što može zamaskirati postojanje veze između FA i adaptivne vrednosti koja se uočava kod odraslih jedinki (Polak i sar., 2002). Na kraju, uprkos protivrečnim rezultatima u studijama odnosa FA-adaptivna vrednost i FA-stres, skorašnja meta analiza (Beasley i sar., 2013), kao i nekoliko preglednih radova na ove teme (Clarke, 1995a; Møller, 1997), sugerišu da FA može biti validan indikator stresom izazvane DI.

1.3. Kanalianost razvića

Kanalianost razvića predstavlja važnu karakteristiku genotipa koja u velikoj meri određuje nivo uočene fenotipske varijanse (Willmore i sar., 2007). Koncept kanalianosti uvode Waddington (1942; 1952) i Schmalhausen (1949): to je sposobnost organizma da prati predeterminisanu razvojnu putanju, uprkos sredinskim i genetičkim smetnjama (Zakharov, 1992). Prema nekim autorima (Wagner i sar. 1997), kanalianost se može razdvojiti na genetičku kanalianost i sredinsku kanalianost. Genetička kanalianost se odnosi na sposobnost organizma da održi predeterminisanu razvojnu putanju uprkos mutacijama, dok sredinska kanalianost podrazumeva robustnost razvojnog procesa u odnosu na sredinske smetnje kao što su visoke temperature na primer, ili toksične materije (Willmore i sar., 2007). Ovako definisana, sredinska kanalianost se može razumeti kao suprotnost fenotipskoj plastičnosti (Debat i David, 2001). Dakle, kanalianost održava fenotip na nivou blizu optimalnog pa je posledica kanalianosti smanjena fenotipska varijansa u populaciji (Willmore i sar., 2007). Pošto je nivo fenotipske varijanse od ključne važnosti za evolucione procese, svaki fenomen koji dovodi do smanjenja varijanse može dovesti i do smanjenja kapaciteta morfološke karakteristike da evoluirá (Gibson i Wagner, 2000). Zbog toga se kanalianost može smatrati i fenomenom koji ograničava adaptivnu evoluciju. Sa druge strane,

kanalisanost, pošto smanjuje efekat novih mutacija na fenotipsku varijansu, može dovesti do akumulacije genetičke varijabilnosti u populaciji, što može dovesti do povećanja kapaciteta za evoluciju. Pod optimalnim uslovima, to jest u uslovima kada je funkcionisanje mehanizama koji su odgovorni za kanalisanost optimalno, genetička varijansa ne biva eksprimirana, to jest, selekcija je „ne vidi“ (Gibson i Wagner, 2000), što dovodi do akumulacije genetičke varijanse. Pod stresnim okolnostima, efikasnost molekularnih i genetičkih mehanizama koji su odgovorni za kanalisanost najčešće biva smanjena, što može dovesti do ispoljavanja prethodno akumulirane genetičke varijabilnosti i do povećanja fenotipske varijanse na koju može delovati prirodna selekcija (Waddington 1957; Gibson i van Helden 1997; Rutherford 2000; Gibson i Dworkin, 2004; Willmore i sar., 2007; Schlichting 2008). Pošto se kod različitih jedinki određena morfološka karakteristika razvija pod različitim sredinskim i genetičkim okolnostima, razlike u nivou među-individualne varijabilnosti predstavljaju razlike u sposobnosti jedinki da prate predeterminisanu razvojnu putanju pod uslovima sredinskog i/ili genetičkog stresa. Zbog toga, kanalisanost se najčešće meri kao nivo među-individualne fenotipske varijanse (Hallgrimsson i sar., 2002; Willmore i sar., 2007). Kao što je već napomenuto, u stresnim situacijama efikasnost mehanizama koji kontrolišu razviće može opasti, što dovodi do povećanja fenotipske varijanse u populaciji. Zbog toga, povišen nivo fenotipske varijanse može biti pouzdan indikator stresa u prirodnim populacijama.

Primeri za tako nešto ima mnogo. Ekstremne temperature tokom inkubacije su tako dovele do povećanja fenotipske varijanse čitavog niza morfoloških karakteristika kod *Drosophila melanogaster* i *Drosophila buzzatii* (Imasheva i sar., 1997; Bublly i sar., 2000). Takođe, pokazano je da nutritivni stres može dovesti do povećanja fenotipske varijanse kod *Drosophila melanogaster* (Imasheva i sar., 1999a; Imasheva i sar., 1999b) i kod zeba, *Taeniopygia guttata* (Careau i sar., 2014). Sa druge strane, genetički faktori kao što su inbriding i mutacije, takođe mogu biti odgovorni za povećanje fenotipske varijanse kod različitih organizama (Réaale i Roff 2003; Willmore i sar., 2006).

1.4. Korelacija između kanalisanosti i stabilnosti razvića

Pošto oba fenomena, i kanalisanost i DS ograničavaju efekte raznih smetnji na razviće i time ograničavaju nivo fenotipske varijanse, mnogi autori su postavili pitanje da li su mehanizmi odgovorni za oba fenomena na molekularnom i genetičkom nivou identični ili bar delom zajednički (Klingenberg i Nijhout, 1999; Klingenberg, 2003a). Prema teorijskim modelima (Klingenberg i Nijhout, 1999; Meiklejohn i Hartl, 2002; Siegal i Bergman, 2002; Klingenberg, 2003a), oba fenomena bi trebalo da dele zajedničke mehanizme. U najvećem broju studija, do odgovora na ovo pitanje dolazilo se ispitivanjem korelacije varijanse između jedinki sa onom unutar jedinki (FA) (Breuker i sar., 2006). Međutim, istraživanja su dala kontradiktorne rezultate, što ukazuje na to da je odnos između ova dva fenomena veoma komplikovan, i da može biti drugačiji u različitim populacijama ili zavisiti od ispitivane morfološke karakteristike (Breno i sar., 2011).

Tako je, na primer, značajna korelacija između varijabilnosti unutar i između jedinki utvrđena kod kostiju ekstremiteta miševa (Hallgrimsson i sar., 2002) i mandibula miševa (Klingenberg i sar., 2003). Sličan rezultat je dobijen i u istraživanjima na lobanjama rebus makaki majmuna, *Macaca mulatta* (Willmore i sar., 2005). Istraživanja na insektima, u kojima su kao model sistem korišćena krila, takođe ukazuju na to da su ova dva fenomena povezana. Tako je značajna korelacija utvrđena kod krila vinske mušice, *Drosophila melanogaster* (Santos i sar., 2005; Breuker i sar., 2006), ce-ce mušice, *Glossina palpalis gambiensis* (Klingenberg i McIntyre, 1998) i kod bumbara, *Bombus empatiens* (Klingenberg i sar., 2001). Sa druge strane, negativni rezultati nisu retki. Veza između kanalisanosti i DS nije nađena kod lobanje miša, *Mus musculus* (Debat i sar. 2000), niti kod ekstremiteta skakavaca (Reale i Roff, 2003). Studije koje su proučavale ulogu šaperona Hsp90 su takođe dale kontradiktorne rezultate. Inaktivacija Hsp90 je u nekim slučajevima dovođila do povećanja nivoa fenotipske varijanse ali ne i do povećanja nivoa FA, što ukazuje da ova dva fenomena nisu povezana (Rutherford i Lindquist, 1998; Rutherford, 2000). Sa druge strane, neki eksperimenti vršeni na *D. melanogaster* su pokazali da mutacije na Hsp90 genu dovode do povećanja fenotipske varijanse i FA, ali ne i farmakološka inaktivacija (Debat i sar., 2006). Na osnovu svega može se zaključiti da je ovo pitanje veoma kompleksno; visoka

korelacija između komponenti varijanse koje opisuju varijabilnosti između jedinki i FA samo ukazuje na mogućnost postojanja zajedničkih mehanizama oba fenomena (Klingenberg i McIntyre, 1998).

1.5. Morfološka integracija i modularnost

Još jedna karakteristika organizma koja u velikoj meri određuje način na koji je fenotipska varijansa strukturirana je morfološka integracija (Hallgrímsson i sar., 2002). Pod morfološkom integracijom se podrazumeva međusobna povezanost dve ili više morfoloških karakteristika (Klingenberg, 2008). Povezanost može biti posledica zajedničke funkcije morfoloških osobina ili posledica deljenja razvojnih putanja (Olson i Miller, 1999; Klingenberg, 2008). Koncept koji je veoma blizak morfološkoj integraciji je modularnost (Klingenberg, 2008; Klingenberg 2014). Pod modulom se podrazumeva grupa karakteristika koja je interno u većoj meri integrisana u odnosu na ostale module (Klingenberg, 2008). Morfološka integracija takođe može doprineti većoj DS jer se veća stabilnost očekuje kod morfoloških karakteristika koje su snažno integrisane (Badyaev i Foresman 2004; Willmore i sar., 2007). Kao i kod kanalisnosti i DS, istraživanja uticaja stresa na nivo morfološke integracije su pokazala kontradiktorne rezultate. U velikom broju istraživanja, izlaganje sredinskom stresu je bilo povezano sa povećanjem nivoa integracije (Sciulli i sar., 1979; Schandorff, 1997; Klingenberg i sar., 2001; Badyaev i Foresman, 2004; Gonzalez i sar., 2011a; 2011b). Sa druge strane, neke studije su dale potpuno suprotne rezultate, pa je izlaganje stresu dovelo do smanjenja nivoa integracije (Parsons, 1990; Hoffmann i Parsons, 1997; Polak, 2003; Badyaev, 2004).

Pored toga što može služiti kao pouzdan indikator stresa, prema Klingenberg-u (2003b), FA može imati primenu i u studijama morfološke integracije i modularnosti. Prema ovom autoru, statistički značajna korelacija između obrazaca varijabilnosti FA indeksa koji zadržava informaciju o dominantnoj strani dve (ili više) morfoloških karakteristika, ukazuje na to da te strukture variraju koordinisano, što može biti rezultat njihove integrisanosti. Pre svega, ova korelacija može biti posledica zajedničkog razvojnog puta dve analizirane karakteristike. Zbog toga, smetnje koje nastaju kao posledica delovanja stresa se mogu preneti na obe karakteristike (Klingenberg, 2003a).

Sa druge strane, kovariranje može biti posledica sličnog odgovora na stres obe morfološke karakteristike, iako je njihovo razviće nezavisno. Na osnovu toga, može se očekivati da će one karakteristike koje se razvijaju na istim delovima tela (npr. femoralne pore i subdigitalne lamele) pokazati statistički značajnu korelaciju između FA vrednosti. Takođe, prema nekim autorima, morfološke karakteristike koje su integrisane trebalo bi da imaju niže nivoe FA (Badyaev i sar., 2005).

1.6. Alometrija

Alometrija (varijabilnost u obliku povezana sa varijabilnošću u veličini; Gould, 1966) takođe može proizvesti ali i ograničiti morfološku varijabilnost. Generalno, mogu se razlikovati tri nivoa alometrije: statična, ontogenetska i evolucionarna alometrija (Klingenberg i Zimmermann, 1992; Cock, 1996; Klingenberg, 1996). Statična alometrija predstavlja rezultat variranja oblika između jedinki iste populacije i iste starosne kategorije (Klingenberg, 1996). Ontogenetska alometrija ili alometrija rasta, predstavlja variranje oblika koje je povezano sa variranjem u veličini, ili kovariranjem između morfoloških karakteristika, tokom rasta jedinki (Klingenberg, 1996). Evolucionarna alometrija ili filogenetska alometrija, predstavlja kovariranje između oblika morfološke karakteristike i evolucionih promena u veličini u okviru određene filogenetske linije. Kako jedinke rastu i postaju veće, njihov oblik se menja po specifičnim alometrijskim pravilima. Zbog toga, alometrijski rast je često viđen kao faktor ograničenja i kao snažan faktor integracije (Klingenberg, 2010).

Sredinski faktori, kao što su temperatura ili ishrana, mogu direktno uticati na rast, dovodeći do promena u alometrijskim putanjama, kako statičkim tako i ontogenetskim. Drugi faktori, indirektno, takođe mogu dovesti do promena u alometrijskim putanjama. Na primer, mogu uticati na razvojne mehanizme koji su odgovorni za koordinaciju između oblika i veličine regulacijom sekrecije faktora rasta ili hormona (Shingleton i sar., 2007). Takva direktna ili indirektna ometanja alometrijskog rasta se mogu manifestovati i kao veća odstupanja od odnosa oblik-veličina, što može poslužiti i kao dodatna mera DI.

Sve gore pomenute karakteristike organizama, kao i morfološki obrasci kojima su oni predstavljeni (kanalisanost, DS, morfološka integracija, modularnost i

alometrija) su uključene u određivanje nivoa fenotipske varijanse koja biva proizvedena/izazvana u toku razvića. Pošto sredinski stres koji jedinke proživljavaju tokom života može uticati na razviće, povećanje nivoa fenotipske varijanse između jedinki i/ili između populacija, kao i povećanje nivoa FA se može očekivati u stresnim uslovima. Međutim, tačni mehanizmi kojima sredinske smetnje doprinose povećanju fenotipske varijanse nisu najbolje razjašnjeni i u velikoj meri su nepoznati, čak i za dobro ustanovljene model sisteme. Zbog toga, nepoznato je i da li stres koji deluje na razvojne mehanizme proizvodi identične ili slične efekte na različitim nivoima fenotipske varijanse (ali videti Badyaev i Foresman, 2000). Postoji mnogo studija u kojima povezanost između više različitih indikatora uznemirenja nije nađena (Hoffmann i Woods, 2001), što ukazuje na to da varijansa morfoloških osobina možda nije najpouzdaniji indikator sredinskog stresa. Dalje, pošto postoji veliki broj faktora koji mogu proizvesti fenotipsku varijansu (na primer genetička varijansa, fenotipska plastičnost), teško je ustanoviti direktnu vezu između povećanja fenotipske varijanse i uzročnih faktora. Zbog svega toga, neophodno je integrisati studije fenotipske varijanse na više različitih hijerarhijskih nivoa, istovremenim ispitivanjem efekata stresnih uslova na nekoliko prethodno opisanih indikatora razvića, što bi pružilo snažnije dokaze o značajnom doprinosu sredinskih smetnji povećanju fenotipske varijanse (Willmore i sar., 2007). Glava guštera, na primer, predstavlja izvanredan model-sistem kojim se može testirati da li i kako sredinski stres može doprineti fenotipskoj varijansi delovanjem na razvojne putanje. Glava je razvojno kompleksan sistem, funkcionalno integrisan i uključen u veliki broj veoma značajnih ekoloških i socijalnih aktivnosti, kao što su hranjenje (Herrel i sar., 1999; Herrel i sar., 2001a), parenje (Gvoždík i Van Damme, 2003), zaposedanje i odbrana teritorije (Husak i sar., 2006a), korišćenje staništa (Kaliontzopoulou i sar., 2010a). Zbog toga, oblik glave je često veoma varijabilan između populacija i vrsta (Kaliontzopoulou i sar., 2010b, 2012) i potencijalna je meta prirodne selekcije.

1.7 Performansa i asimetrija ekstremiteta

Performansa čini jednu od glavnih komponenti adaptivne vrednosti (Miles, 2004; Husak i sar., 2006). Jedinke koje su brže ili mogu duže da trče su često uspešnije u izbegavanju predatora ali i uspešnije u hvatanju plena i odbrani teritorije (Bauwens i

sar., 1995; Lailvaux i Irschick, 2006). Pošto je merenje adaptivne vrednosti veoma komplikovano, proučavanje performanse koja predstavlja rezultat velikog broja fizioloških procesa i važnu komponentu adaptivne vrednosti, kao i poređenje performanse između različitih populacija bi moglo da nam da predstavu o tome da li su barem neke komponente adaptivne vrednosti narušene u stresnim sredinama.

Kao što je ranije napomenuto, gradske i ruralne sredine se razlikuju u velikom broju parametara. Na primer, prisustvo teških metala i ostalih toksičnih materija je često veće u gradu (Conti i sar., 2004; Shochat i sar., 2006). Ovi faktori mogu delovati na fiziološke procese i direktno uticati na performansu (Bauwens i sar., 1995). Istraživanja pokazuju da olovo (DuRant i sar., 2007) i pesticidi (DuRant, 2006; Holem i sar., 2008) mogu imati negativan uticaj na performansu adultnih jedinki (ali za negativne rezultate videti Holem i sar., 2006).

Sa druge strane, uslovi koji deluju tokom inkubacije se mogu odraziti kako na morfologiju jedinki (Van Damme i sar., 1992; Brana i Ji, 2000; Andrews i sar., 2000; Brana i Ji, 2007), tako i na fiziologiju (Ji i sar., 2002), što može prouzrokovati razlike u performansu juvenilnih jedinki. Iako je pokazano da nepovoljni uslovi tokom inkubacije mogu negativno uticati na performansu, veliko je pitanje da li su ovi efekti dugoročni. Istraživanja na *Bassiana duperreyi* (Elphick i Shine, 1998) pokazuju da se negativni efekti inkubacije održavaju i u kasnijim periodima života, dok istraživanja na *Lacerta vivipara* (sada *Zootoca vivipara*) pokazuju da ovi negativni efekti nisu dugoročni, i da se performansa jedinki koje su se razvijale u nepovoljnim uslovima može poboljšati, ako se kasnije nalaze u sredini koja nije stresna (Le Galliard i sar., 2004). Pored toga, nepovoljni uslovi inkubacije mogu uticati i na stabilnost razvića morfoloških karakteristika (Brana i Ji, 2000) koje mogu uticati na performansu (Martín i López, 2001; López i Martín, 2002). Asimetrija u dužini ekstremiteta može učiniti celo telo nestabilnim, smanjujući brzinu trčanja.

Takođe, razlike u strukturi staništa između urbanih i ruralnih sredina su često velike. Ove razlike mogu dovesti do izumiranja populacija, ukoliko su vrste ekološki specijalisti, ili, primorati vrste generaliste na život u modifikovanim uslovima. U dugom slučaju, promene u staništu se mogu odraziti i na promene u morfologiji i u

performansi (Garland i Losos, 1994). U urbanim sredinama jedinke češće naseljavaju otvorena staništa gde ih predatori mogu lakše uočiti pa su jedinke izloženije predatorima. Kao odgovor na ovaj pritisak, može doći do modifikacije ponašanja tako da jedinke vrše anti predatorske radnje kada je predator na većim rastojanjima od njih. Sa druge strane, može doći i do promena u morfologiji, usled delovanja prirodne selekcije, ili zbog izražene plastičnosti morfoloških osobina vezanih za kretanje (Losos i sar., 2000), pa takve promene mogu omogućiti postizanje većih brzina kod, na primer, jedinki u urbanim populacijama (Prosser i sar., 2006).

1.8. Kondicioni indeks

Kao što je već napomenuto, urbanizacija konstanto raste u poslednjih nekoliko decenija i predviđanja govore da će se taj rast ubrzati u budućnosti jer sve više ljudi živi u gradovima (Crane i Kinzig, 2005). Iako su gotovo sve životinje izložene delovanju bar neke vrste stresa tokom života, životinje koje nastanjuju urbane sredine su često izložene delovanju dodatnih faktora stresa u poređenju sa jedinkama koje naseljavaju prirodna staništa (Oke, 1973; Conti i sar., 2004; Longcore i Rich, 2004; Blumstein, 2006; Shochat i sar., 2006; Barber i sar., 2010;). U takvim sredinskim okolnostima i pod takvim pritiscima, fizičko stanje jedinki može biti značajno narušeno.

Kao mera fizičkog stanja kondicioni indeksi se koriste nešto duže od 150 godina. Iako postoji čitav niz različitih indeksa, najveći broj njih predstavlja odnos mase tela i neke linearne mere veličine tela (Stevenson i Woods, 2006). Kondicioni indeks mase tela (eng. "Body mass index" – dalje u tekstu BMI) je prvi kondicioni indeks koji je korišćen kao mera stanja organizma ljudi i predstavlja odnos mase tela i kvadrata veličine tela (Jelliffe i Jelliffe, 1979). Iako je veliki broj studija ukazao na određene mane BMI, on se i dalje često koristi kao mera fizičkog stanja ljudi, ali je slabo korišćen u studijama na životinjama (Stevenson i Woods, 2006). Kod životinja, kao mera kondicionog indeksa se češće koriste Fultonov indeks (masa tela / (veličina tela)³) i indeks relativne mase (W_r) (Brown i Murphy, 1991), naročito u studijama na ribama. Kod gmizavaca, najčešće korišćeni su rezidualni indeks (reziduali iz linearne regresije logaritmovane vrednosti mase na logaritmovanu vrednost dužine glave i trupa – eng. "Snouth-went length" i dalje u tekstu SVL) i skalirani indeks mase (eng.

“Scaled mass index” i dalje u tekstu SMI). Kondicioni indeksi su u širokoj upotrebi zato što su pre svega jednostavni za računanje i kod velikog broja organizama su najčešće povezani sa nekom merom adaptivne vrednosti.

Kondicioni indeks je blisko povezan sa zdravljem i adaptivnom vrednošću jedinke, i predstavlja fizički ili nutritivni status jedinke (Peig i Green, 2009). To znači da bi jedinke sa većim kondicionim indeksom trebalo da imaju veće energetske zalihe i obrnuto. Kondicioni indeks je pozitivno korelisan sa mnogim aspektima imunog sistema (Møller i sar., 1998), sposobnošću jedinke da se brani i bori sa različitim vidovima sredinskih pritisaka (Jakob i sar., 1996). Takođe, reproduktivni uspeh mužjaka i ženki kao i preživljavanje su često blisko povezani sa kondicionim indeksom na početku reproduktivne sezone (Sorci i sar., 1996; Sorci i Clobert, 1999), sugerišući da on može biti pouzdan indikator kvaliteta jedinke.

1.9. Prevalenca i intenzitet krvnih parazita

Time što utiče na kondicioni indeks i na opšte zdravlje jedinke, sredinski stres može dovesti do promena u odnosu domaćin-parazit (Lafferty, 1997; Lafferty i Kuris, 1999; Daszak i sar., 2001; Lafferty i Holt, 2003), kao i do promena u uzajamnom ograničavanju (engl. “trade-off”) između parazitiranosti i drugih ekoloških pritisaka koji deluju na domaćine (Clobert i sar., 2000). Na osnovu simulacionih modela, došlo se do zaključka da je interakcija između sredinskog stresa i parazitizma veoma kompleksna (Lafferty i Holt, 2003). Kao rezultat toga, postoji nekoliko hipoteza, sa suprotnim predviđanjima o tome šta očekivati od prevalencije i intenziteta parazita kada su jedinke domaćina izložene sredinskom stresu. Pre svega, kada jedinke proživljavaju nepovoljne sredinske uslove, funkcionisanje imunog sistema može biti u velikoj meri narušeno. Kao posledica toga, otpornost jedinke na bolesti opada što može dovesti do povećanja prevalencije ali i intenziteta parazita (Lafferty i Holt, 2003). Sa druge strane, sredinski stres može imati negativniji uticaj na parazite ili njihove vektore. U tom slučaju može se očekivati smanjenje prevalencije i/ili intenziteta parazita (Lafferty, 1997; Lafferty i Kuris, 1999). Do istog obrazca može doći ukoliko sredinski stres i paraziti deluju sinergistički, tako da inficirane jedinke imaju manju stopu preživljavanja (Marcogliese i Pietrock, 2011).

Haemogregarine su jedni od najčešćih parazita gmizavaca (Telford, 2008). To su hemoprotozoe koje pripadaju filumu Apicomplexa, imaju indirektan životni ciklus a gušteri se zaraze kada su u kontaktu sa vektorima krvnih parazita kao što su krpelji i grinje (Telford, 2008).

Kod guštera iz porodice Lacertidae, uočene su značajne negativne posledice infekcija krvnim parazitima kao što su anemija, smanjena brzina regeneracije repa (Oppliger i Clobert, 1997), smanjena brzina trčanja (Oppliger i sar., 1996; Garrido i Pérez-Mellado, 2013a), kao i smanjeno preživljavanje zaraženih jedinki koje su u reprodukciji (Sorci i sar., 1996). Na osnovu toga, može se zaključiti da infekcija krvnim parazitima može imati značajne posledice po adaptivnu vrednost.

1.10. Korelacija između krvnih parazita, kondicionog indeksa i fluktuirajuće asimetrije

Pored toga što u najvećem broju slučajeva paraziti dovode do smanjenja adaptivne vrednosti domaćina, pokazano je da paraziti mogu direktno ili indirektno biti povezani i sa DS morfoloških karakteristika domaćina, pa time i sa nivoom FA (Møller, 1996; Polak, 1997a, 1997b; Møller, 1999; Møller 2006). Na to ukazuje veliki broj istraživanja, kako na biljkama (Møller i Shykoff, 1999; Salonen i Lammi, 2001) tako i na životinjama (Thomas i sar., 1998a; Brown i Brown, 2002; Bize i sar., 2004).

Sa jedne strane, povećanje nivoa FA može biti direktno prouzrokovano parazitima (Polak, 1997b). Energija koja je dostupna organizmima nije neograničena pa je zbog toga jedinke moraju optimalno raspodeliti na veliki broj procesa značajne za preživljavanje i reprodukciju. U slučajevima kada su jedinke inficirane parazitima, dodatne količine energije se najčešće usmeravaju na održavanje i podizanje nivoa aktivnosti imunog sistema, što ograničava količinu energije koja se može uložiti u ostale bitne zadatke, kao što su rast (Uller i sar., 2006), reprodukcija (Uller i sar., 2006; French i sar., 2007), pa i u DS (Polak, 1997b; Brown i Brown, 2002; Whitaker i Fair, 2002; Bize i sar., 2004; Amat i sar., 2007). U ovom slučaju efekat parazita se može opisati kao direktan, jer imuni sistem „odvlači“ deo energije koji bi organizam mogao da iskoristi za rast i pravilno razviće.

Sa druge strane, korelacija između prevalencije i/ili intenziteta parazita i DS ne mora biti posledica same infekcije (Møller, 2006). Kada jedinke naseljavaju sredine u kojima su sredinski uslovi nepovoljni, efikasnost imunog sistema može biti smanjena što jedinke čini podložnijim parazitskim infekcijama, a to dalje dovodi do povećane prevalencije i/ili intenziteta parazita (Reimchen i Nosil, 2001). Pod suboptimalnim uslovima, razviće takođe može biti i manje stabilno, pa povećan nivo FA morfoloških karakteristika i povećana prevalenca i/ili intenzitet parazita mogu biti posledica nepovoljnih uslova, i kada ne postoji bilo kakva direktna veza između parazita i DS.

U eksperimentima na američkoj lasti, *Petrochelidon pyrrhonota*, pokazano je da ektoparaziti direktno mogu prouzrokovati povećanje nivoa FA u dužini krila, pera i tarzusa (Brown i Brown, 2002). Dalje, eksperimenti u kojima su korišćeni nepatogeni antigeni kako bi se imunološki sistem podigao na viši nivo, pokazuju da povećana aktivnost imunološkog sistema može imati negativne posledice po DS (Whitaker i Fair, 2002). Slični rezultati dobijeni su u eksperimentima na insektima. Povećan nivo FA uočen je kod pojedinih vrsta insekata iz reda vilinih konjica (Odonata) - *Coenagrion puella* (Bonn i sar., 1996), osa *Polistes dominulus* (Beani i sar., 2011), komaraca *Aedes aegypti* (Agnew i Koella, 1997), kao i kod jedinki *Drosophila nigrospiracula* inficiranih različitim vrstama parazita (Polak, 1993; Polak 1997a, 1997b).

Naravno, brojni su slučajevi u kojima veza između parazita i FA nije uočena (Ward i sar., 1998; Thomas i sar., 1998b; Martinez-Martinez i Bernal, 2002). Prema nekim autorima, slaba ili nepostojeća asocijacija između parazita i FA može biti posledica male veličine uzorka ili analize FA samo jedne morfološke karakteristike, što je česta greška u studijama FA (Møller, 2006). Sa druge strane, sasvim sigurno je da u određenim istraživanjima veza jednostavno ne postoji. Takođe, moguće je da paraziti u nekim slučajevima nemaju uticaja na preciznost razvića ili da se taj uticaj odražava samo na razviće određenih morfoloških karakteristika (Møller, 2006).

Pored parazita, na nivo FA može u velikoj meri uticati količina ali i i kvalitet hrane koju organizmi unose (Swaddle i Witter, 1994; Imasheva i sar., 1999a, 1999b; Ohlsson i Smith, 2001; videti i Hosken i sar., 2000). Nedostatak hrane može dovesti do povećanog nivoa FA jer jedinke preusmeravaju energiju na karakteristike životne

istorije koje su snažnije korelisane sa adaptivnom vrednošću, pa se energija koja bi možda bila uložena u stabilno razviće ulaže u duge procese.

2. CILJEVI

Osnovni predmet ove disertacije je ispitivanje uticaja sredinskog stresa na razvojnu stabilnost odabranih bilateralnih morfoloških karakteristika (broj femoralnih pora, subdigitalnih lamela i supracilijarnih granula) kao i na razvojnu stabilnost oblika dorzalne strane glave. Takođe, analiziran je i odnos između asimetrije u dužini ekstremiteta i performanse, kao i variranje kondicionog indeksa i kvalitativno i kvantitativno prisustvo hemoparazita u istim uzorcima. Zidni gušter kao kičmenjački model organizam ima veliki potencijal za proučavanje efekata antropogenog stresa jer su populacije rasprostranjene u najrazličitijim prirodnim i antropogeno izmenjenim staništima u najvećem delu Evrope, jedinke su lako uočljive, a metodologija uzorkovanja je jednostavna, ekonomična i neinvazivna. Za poređenje ovih parametara odabrane su populacije iz grada Niša koje su izložene većem broju ili intenzivnijim faktorima sredinskog stresa ("urbane" populacije) i populacije iz okoline grada Niša ("ruralne" populacije) gde su isti faktori znatno manje izraženi ili zanemarljivi.

Naučni ciljevi ove disertacije su:

- a) Testiranje postojanja i nivoa FA u populacijama zidnog guštera na odabranim bilateralnim karakteristikama spoljašnje morfologije i, ako postoji, utvrđivanje da li populacije iz urbanih sredina ispoljavaju veći nivo FA;
- b) testiranje postojanja i nivoa FA oblika glave metodama geometrijske morfometrije i, ako postoji, utvrđivanje da li populacije iz urbanih sredina ispoljavaju veći nivo FA;
- c) utvrđivanje postojanja razlika između populacija u alometriji oblika glave (ukupan oblik i zasebno simetrična i asimetrična komponenta oblika) kao i da li urbane populacije pokazuju veće odstupanje od alometrijske linije;
- d) ispitivanje uticaja asimetrije ekstremiteta na brzinu kretanja (predstavlja važnu komponentu adaptivne vrednosti) i eventualnih razlika u nivou FA dužine ekstremiteta između urbanih i ruralnih populacija;
- e) utvrđivanje da li među populacijama postoje razlike u kondicionom indeksu koji ima veliki uticaj na adaptivnu vrednost, pre svega da li populacije iz

urbanih sredina pokazuju niži kondicioni indeks u odnosu na populacije iz ruralnih sredina;

f) utvrđivanje prisustva hemoparazita i procena razlika u prevalenci i intenzitetu prisustva između navedena dva tipa populacija.

3. MATERIJAL I METODE

3.1. Objekat istraživanja *Podarcis muralis*

Zidni gušter, *Podarcis muralis* (Slika 1), je mali gušter, spljoštenog tela, dužine do 20 cm, od kojih oko 2/3 otpada na rep. Najšire je rasprostranjena vrsta roda *Podarcis* u Evropi (Schulte, 2008; Böhme i sar., 2009). Na severu, areal se prostire do severa Španije i Francuske, juga Holandije, Belgije, Nemačke i Češke (Böhme i sar., 2009; Slika A1). Na jugu prostire se do centralne Španije, juga Italije pa sve do severne Turske, na istoku do centralne Rumunije i istoka Bugarske, a na zapadu do centralne Španije (Böhme i sar., 2009; Slika A1).

Najčešće naseljava kamenita i sunčana, vlažna ili poluvlažna staništa (Böhme i sar., 2009). Često naseljava i šumovite oblasti, kao i ljudska naselja uključujući gradove, sela, i železničke pruge. Zimski period mirovanja najčešće počinje krajem novembra i okončava se krajem februara ili početkom marta (Crnobrnja-Isailović, 1997). Krajem marta počinje reproduktivna sezona (Aleksić i Ljubisavljević, 2001) i završava se početkom juna kada ženke najčešće polažu od 3 do 10 jaja. Ženke jaja polažu u malim rupama na zemlji ili ispod kamenja. U zavisnosti od temperature, period inkubacije traje od dva do tri meseca. Iz jaja se početkom avgusta izležu mladi, veličine tela oko 25mm, i teški oko 0.3 gr (Crnobrnja-Isailović, 1997). Jedinke polno sazrevaju sa oko dve godine, i u prirodnim uslovima dostižu starost od 5-7 godina (Crnobrnja-Isailović i sar., in press). Hrane se uglavnom insektima kao što su mušice, komarci, leptiri, skakavci ali i biljke, kao što su razne bobice, cvetovi (Nita i sar., 2012). U populacijama sa velikom gustinom, česti su i slučajevi kanibalizma (Žagar i Carretero, 2012; Simović i Marković, 2013).

Od evropskih vrsta, zidni gušter (*Podarcis muralis*) je potencijalno odličan model za proučavanje uticaja sredinskog stresa jer je vrsta široko prisutna u najrazličitijim staništima (Schulte, 2008). Gušteri su inače prepoznati kao veoma osetljivi na prisustvo teških metala i ostalih zagađivača (Márquez-Ferrando i sar., 2008; Marsili i sar., 2009), kao i na temperaturni stres (Braña i Ji, 2000).



Slika 1. *Podarcis muralis* (preuzeto sa www.wikipedia.org)

3.2. Područje istraživanja i lokaliteti

Niš je najveći grad u jugoistočnoj i južnoj Srbiji i treći po veličini grad u Republici Srbiji, sa oko 260.000 stanovnika u gradskim i prigradskim opštinama (Popis stanovništva, domaćinstava i stanova u Republici Srbiji, 2011). Šira oblast Niša ima umereno kontinentalnu klimu sa prosečnom godišnjom temperaturom od 11.2°C (Dučić i Radovanović, 2005). Za potrebe izrade ove doktorske disertacije sakupljeno je 10 uzoraka adultnih jedinki zidnog guštera oba pola i to iz pet urbanih i pet iz ruralnih populacija. Posle izvršenih merenja i fotografisanja, sakupljene jedinke su vraćene u matične populacije.

3.2.1. Urbane populacije

Urbane populacije su uzorkovane na različitim lokalitetima unutar grada Niša, međusobno razdvojenim od dva do pet kilometara (Tabela 1; Slika A1), na nadmorskoj visini od oko 200 metara. Na ovim lokalitetima jedinke su naseljavale antropogeno izmenjena staništa i, po literaturi, bile direktno izložene zagađenju (Stamenković i Cvijan, 2003).

3.2.1.1. A - Grad Niš: Kasarna “Bubanjski heroji”

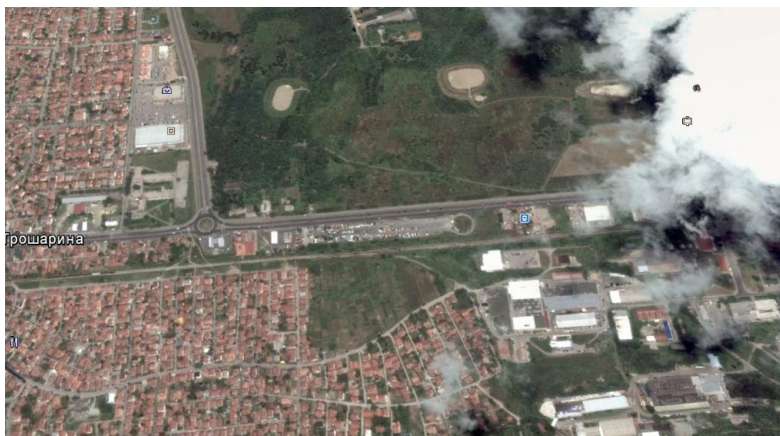
Kasarna “Bubanjski heroji” (Slika 2) se nalazi u zapadnom delu urbane celine Niša, na području gradske opštine Palilula koja broji 54596 stanovnika (*Становништво, упоредни преглед броја становника 1948, 1953, 1961, 1971, 1981, 1991, 2002, подаци по насељима, Републички завод за статистику, Београд, мај 2004, ISBN 86-84433-14-9*).



Slika 2. Kasarna „Bubanjski heroji“

3.2.1.2. E - Grad Niš: “Elektronska industrija – Niš”

Postrojenje elektronske industrije EI-Niš (Slika 3) se nalazi u istočnom delu urbane celine Niša, takođe na području gradske opštine Palilula.



Slika 3. Elektronska industrija-Niš

3.2.1.3. M - Grad Niš: Klinički centar

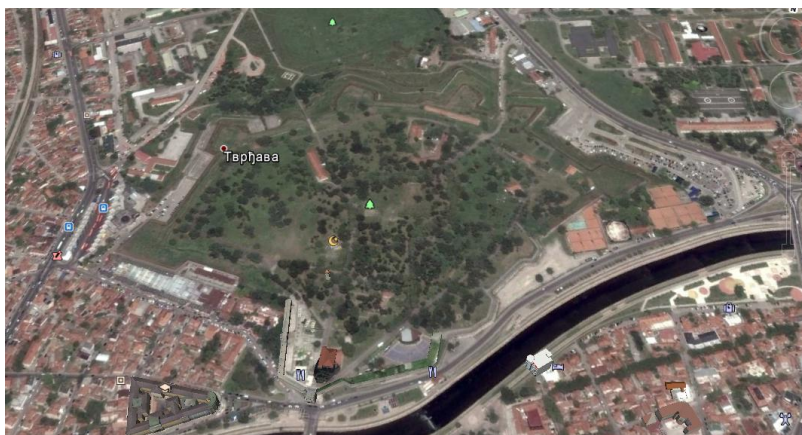
Ustanova (Slika 4) se nalazi u centralnom delu urbane celine Niša, na teritoriji opštine Palilula.



Slika 4. Klinički centar „Niš“

3.2.1.4. Ni - Grad Niš: Niška tvrđava

Niška tvrđava (Slika 5) nalazi se u centralnom delu urbane celine Niša, na teritoriji gradske opštine Crveni krst koja broji 8882 stanovnika.



Slika 5. Niška tvrđava

3.2.1.5. P - Grad Niš: Palilulska rampa

Palilulska rampa (Slika 6) nalazi se u centralnom-istočnom delu urbane celine Niša, na teritoriji gradske opštine Palilula.



Slika 6. Palilulska rampa

3.2.2. Ruralne populacije

Pet ruralnih populacija (Tabela A1) je uzorkovano u blizini grada Niša, na nadmorskoj visini od 212 do 487 metara, sa maksimalnom udaljenošću od 30 kilometara od centra grada, kako bi se smanjili potencijalni uticaji geografske i genetičke varijabilnosti. Šira oblast Niša ima umereno kontinentalnu klimu sa prosečnom godišnjom temperaturom od 11.2°C (Dučić i Radovanović, 2005). Kao i u slučaju populacija uzorkovanih u gradu, ruralne populacije su uglavnom naseljavale staništa kao što su kameni zidovi, zidovi kuća itd. Nasuprot urbanim populacijama, na ovim lokalitetima su ljudske aktivnosti koje stvaraju zagađenje manje izražene (pročitati opis lokaliteta).

3.2.2.1. B - Selo Paljina

Selo Paljina (Slika 7) se nalazi na oko 10 kilometara severno od grada Niša, sa manje od 300 stanovnika.



Slika 7. Selo Paljina

3.2.2.2. DD - Selo Donji Dušnik

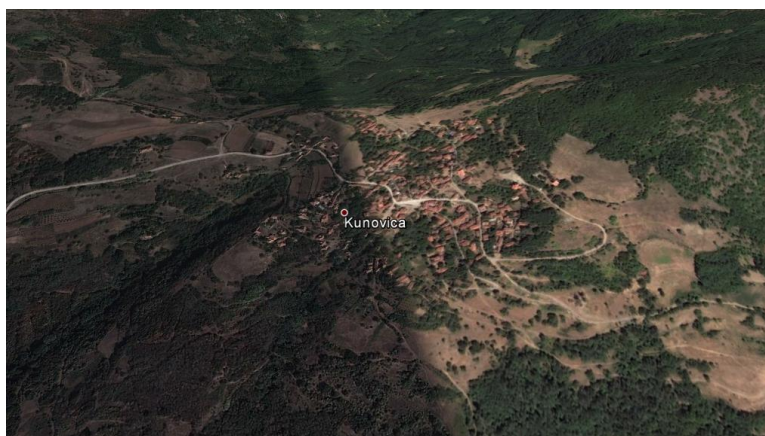
Selo Donji Dušnik (Slika 8) nalazi se na oko 30 km jugoistočno od grada Niša sa oko 500 stanovnika.



Slika 8. Selo Donji Dušnik

3.2.2.3. K - Selo Kunovica

Kunovica se nalazi 10 km istočno od grada Niša u neposrednoj blizi je parka prirode „Sićevačka klisura“. Prema podacima iz 2011, selo ima oko 100 stanovnika.



Slika 9. Selo Kunovica

3.2.2.4 S - Selo Sićevo

Sićevo se nalazi na oko 10 km istočno od Niša, sa oko 1000 stanovnika.



Slika 10. Selo Sićevo

3.2.2.5 X - Selo Bancarevo

Bancarevo se nalazi na oko 12 km istočno od Niša i takođe je u neposrednoj blizini parka prirode „Sićevačka klisura“. Prema popisu iz 2012, selo ima tek nešto više od 100 stanovnika.



Slika 11. Selo Bancarevo

3.3. Prikupljanje i obrada podataka

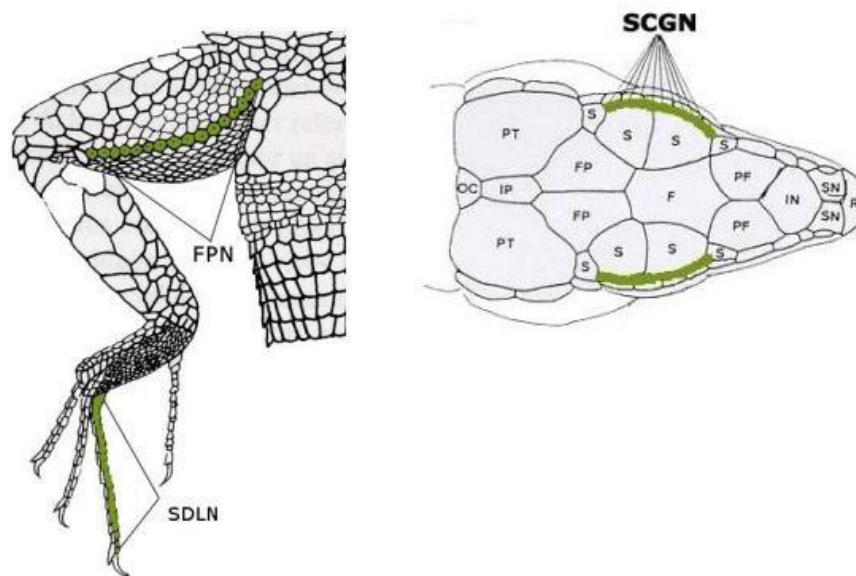
3.3.1. Stabilnost razvića

3.3.1.1. Stabilnost razvića morfoloških karakteristika

Za ovu studiju prikupljeno je standardnim metodama (García-Muñoz i Sillero, 2010) 394 odraslih jedinki zidnog guštera, *Podarcis muralis*. Uzorkovanje je izvršeno od sredine aprila do početka jula 2012 godine, uz dozvolu Ministarstva životne sredine i prostornog planiranja Republike Srbije br. 353-01-505/2012-03.

3.3.1.1.1. Kvantifikacija morfoloških karakteristika

Svim jedinkama je odmah nakon izlovljavanja određen pol i izmerena masa i dužina tela (SVL, eng. „snout-vent length”- dalje u tekstu SVL). SVL je meren digitalnim pomičnim merilom preciznosti 0,001mm, a masa digitalnom vagom preciznosti 0,1 gram. Jedinke sa dobro razvijenim sekundarnim polnim karakteristikama i sa dužinom tela većom od 50mm smatrane su adultima (Aleksić i Ljubisavljević, 2001). Prema Schulte (2008), mužjaci su identifikovani na osnovu prisustva hemipenisa i po dobro razvijenim femoralnim porama na unutrašnjoj strani butina. Bilateralne funkcionalne morfološke karakteristike - femoralne pore (FPN) i subdigitalne lamele (SDLN) na četvrtom prstu zadnjih ekstremiteta, i supracilijarne granule (SCGN) u glavenom regionu, za koje nije uočena evidentna funkcija (Slika 12) - fotografisane su na levoj i desnoj strani tela pomoću digitalnog foto aparata visoke rezolucije (Fuji Finepix S1600, rezolucija 12.2 MP). Ove morfološke karakteristike su odabrane zato što se jednostavno i brzo kvantifikuju i pokazuju značajnu varijabilnost u populacijama vrsta roda *Podarcis* (Kaliontzopoulou i sar., 2012). Za svaku jedinku, dva puta je zabeležen broj pločica gore pomenutih morfoloških karakteristika sa fotografija, sa razmakom od nekoliko dana između prvog i drugog brojanja i sa nasumičnim redosledom jedinki kako bi se osigurala nezavisnost brojanja.



Slika 12. Analizirane morfološke karakteristike (FPN – femoralne pore; SDLN – subdigitalne lamele; SCGN – subcilijarne granule; preuzeto i modifikovano iz Lima i sar. 2008).

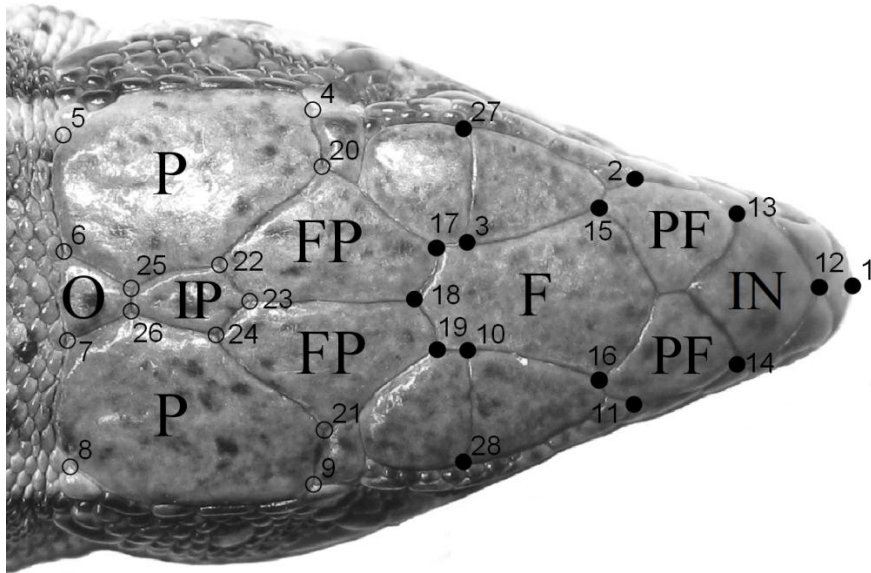
3.3.1.2 Stabilnost razvića oblika glave, kanalisanost razvića, morfološka integracija, modularnost i alometrijski odnosi

Za ove analize je odabran uzorak od 359 odraslih jedinki zidnog guštera, *Podarcis muralis*. Uzorak uključuje jedinke iz pet urbanih i pet ruralnih populacija na kojima je prethodno ispitivan uticaj sredinskog stresa na asimetriju morfoloških karakteristika (Lazić i sar., 2013). Glava guštera, predstavlja izvanredan model-sistem kojim se može testirati da li i kako sredinski stres može doprineti fenotipskoj varijansi delovanjem na razvojne putanje. Glava je razvojno kompleksan sistem, funkcionalno integrisan i uključen u veliki broj veoma značajnih ekoloških i socijalnih aktivnosti, kao što su hranjenje (Herrel i sar., 1999; Herrel i sar., 2001a), parenje (Gvoždík i Van Damme, 2003), zaposedanje i odbrana teritorije (Husak i sar., 2006a), korišćenje staništa (Kaliontzopoulou i sar., 2010a). Zbog toga, oblik glave je često veoma varijabilan između populacija i vrsta (Kaliontzopoulou i sar., 2010b, 2012) i potencijalna je meta prirodne selekcije.

3.3.1.2.1 Kvantifikacija oblika glave

Kako bi se kvantifikovala varijabilnost veličine i oblika glave, primenjene su metode geometrijske morfometrije zasnovane na specifičnim tačkama (eng. „landmarks“) (Bookstein, 1997). Ove tehnike su veoma korišćene u poslednjih nekoliko godina kako bi se kvantifikovala varijabilnost oblika glave kod lacertidnih guštera (videti Kaliontzopoulou, 2011 za pregled). Pri tome se koriste dodirne tačke između velikih rožnatih pločica koje prekrivaju dorzalnu stranu glave kako bi se definisale precizne i homologe pozicije specifičnih tačaka. Pošto se ove pločice razvijaju zajedno sa kranijalnim kostima koje se nalaze ispod pločica (Bellairs i Kamal, 1981; Costantini i sar., 2009), korišćenje specifičnih tačaka na mestu spajanja ovih pločica predstavlja dobar način da se direktno proceni morfološka varijabilnost ove funkcionalno značajne strukture tela. U ovu svrhu fotografisane su u visokoj rezoluciji dorzalne strane glave svih jedinki (fotoaparati Fuji Finepix S1600). Nakon toga, zabeleženo je 28 specifičnih tačaka (Slika 13.) primenom softverskog paketa tpsDig2 (Rohlf, 2005). Za svaku jedinku, mapiranje tačaka (eng. „digitize“) je izvršeno dva puta, kako bi se dobila procena greške. Iz analize su odstranjeni uzorci kod kojih nije bilo moguće precizno utvrditi prostorni položaj specifičnih tačaka usled bilo kakvog oštećenja pločica. Podaci su deponovani u Dryad digitalnom repozitorijumu: doi:10.5061/dryad.9jq7j (Lazić i sar., 2014).

Kako bi se dobile promenljive oblika iz XY koordinata specifičnih tačaka, prvo su reflektovane konfiguracije svih tačaka kako bi se dobila njihova slika u ogledalu (Klingenberg i sar., 2002). Nakon toga, izvršena je Generalizovana Prokrustova Analiza (GPA) kojom je izvršena superimpozicija svih konfiguracija. Na ovaj način su eliminisani efekti pozicije, orijentacije i veličine (Rohlf i Slice, 1990). Za strukture koje imaju objektnu simetriju ovom procedurom se vrši superimpozicija originalnih konfiguracija specifičnih tačaka i njihovih odraza u ogledalu, što omogućava kasnije razdvajanje simetrične i asimetrične komponente variranja (Mardia i sar., 2000; Klingenberg i sar., 2002).



Slika 13. Specifične tačke korišćene kako bi se kvantifikovao oblik dorzalne strane glave. U testovima morfološke integracije specifične tačke obeležene popunjenim simbolima odgovaraju modulu A, a specifične tačke sa otvorenim simbolima odgovaraju modulu B. O- okcipitalna ploča, P-parijetalne ploče, IP-interparijetalne ploče, FP-frontoparijetalne ploče, F-frontalna ploča, PF-prefrontalne ploče, IN-internazalna ploča.

3.3.2. Analiza performanse i asimetrije ekstremiteta

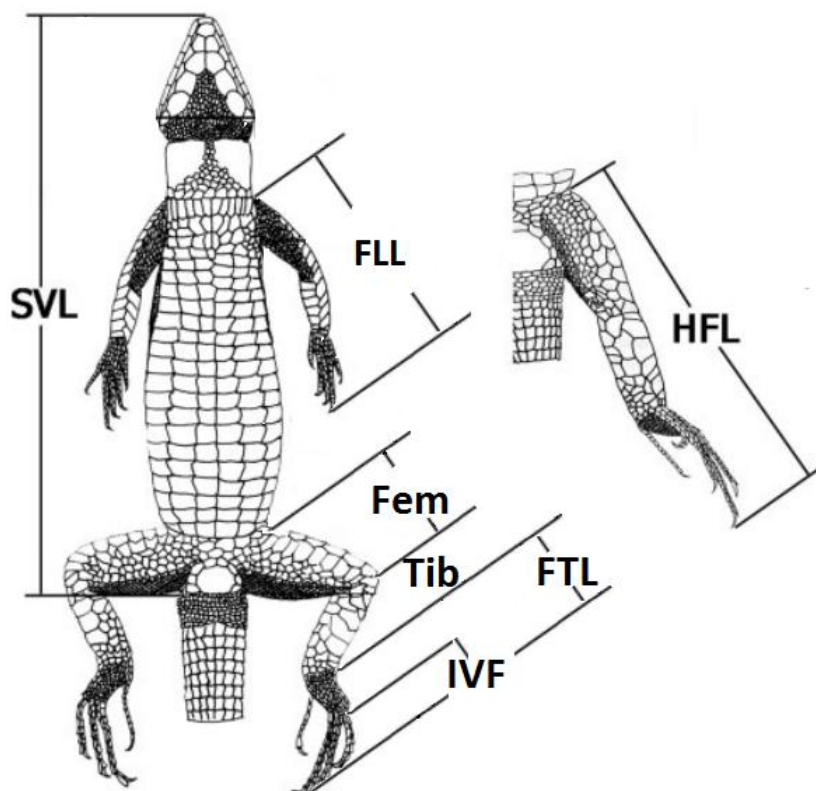
Ova analiza je urađena isključivo na mužjacima, pošto gravidnost može u velikoj meri uticati na performansu trčanja kod ženki (Van Damme i sar., 1989a; Schwarzkopf i Shine, 1992). Ukupno je sakupljeno 66 adultnih mužjaka *P. muralis* iz 5 populacija prethodno opisanih u Materijalu i Metodama (tri urbane i dve ruralne), od 01.06. do 01.07. 2014, uz dozvolu Ministarstva energetike, razvoja i zaštite životne sredine Republike Srbije br. 353-01-312/2014-08. Kao adulti smatrane su jedinke veće od 50 mm (Aleksić i Ljubisavljević, 2001). Nakon hvatanja, jedinke su prenesene u laboratoriju Prirodno-matematičkog fakulteta u Nišu, uz saglasnost Etičke komisije za rad sa eksperimentalnim životinjama Prirodno-matematičkog fakulteta Univerziteta u Nišu, rešenje br. 1-03/14. Tamo su držane u individualnim terarijumima, sa infracrvenim sijalicama koju su služile kao izvor toplote, omogućavajući jedinkama da slobodno termoregulišu. Posle završetka eksperimenta jedinke su vraćene u matične populacije.

3.3.2.1 Analiza performanse

Eksperimenti performanse vršeni su jedan dan nakon hvatanja jedinki. Prethodni eksperimenti na lacertidnim gušterima su pokazali da temperatura tela u velikoj meri može uticati na brzinu jedinki (Van Damme i sar., 1989b). Iz tog razloga, jedinkama je omogućeno da termoregulišu najmanje dva sata pre eksperimenata, kako bi postigli optimalnu temperaturu tela neophodnu za postizanje maksimalne brzine. Eksperimenti su vršeni na 1.5 metara dugačkoj i 15cm širokoj traci koja je kao podlogu imala plutu. Svaki pojedinačan eksperiment je zabeležen video kamerom montiranom normalno u odnosu na traku za trčanje. Video zapisi su zabeleženi u HD rezoluciji i sa 25fps. Eksperimenti su ponovljeni tri puta za svaku jedinku, sa pauzom ne manjom od tri sata između ponovljenih testova (Losos i sar., 2000). Maksimalna brzina je merena sa video zapisa za svakih 10cm korišćenjem softvera MaxTRAQ 2D (Innovision Systems Inc., 2009) i MaxMATE (Innovision Systems Inc., 2007). Najveća vrednost brzine iz tri ponovljena merenja je kasnije korišćena za statističke analize.

3.3.2.2 Analiza morfoloških karakteristika

Za svaku jedinku, digitalnim pomičnim merilom su izmerene sledeće morfološke karakteristike koje potencijalno mogu imati efekta na kretanje (Kaliontzopoulou i sar., 2010a): dužina prednjih ekstremiteta (FLL), dužina zadnjih ekstremiteta (HLL), dužina butne kosti (Fem), dužina golenjače (Tib), dužina četvrtog prsta na zadnjim ekstremitetima (IVF), dužina stopala na zadnjim ekstremitetima (FTL) (Slika 14).



Slika 14. Linearne mere korišćene u studiji. (Preuzeto i modifikovano iz Kaliontzopoulou i saradnici, 2007).

Eksperimenti na lacertidnim gušterima su pokazali da asimetrija u dužini ekstremiteta može uticati na performansu (Martín i López, 2001; López i Martín, 2002). Iz tog razloga, dužina prednjih i zadnjih ekstremiteta izmerena je i na levoj i na desnoj strani tela, a merenja su ponovljena tri puta za svaku jedinku, kako bi se procenila greška pri merenju (Palmer, 1996).

3.3.2.3 Analiza asimetrije ekstremiteta

Kako bi procenili nivo FA u dužini prednjih (FLL) i zadnjih ekstremiteta (HLL), dužina ovih morfoloških karakteristika je merena na levoj i na desnoj strani tela, digitalnim pomičnim merilom, tri puta za svaku jedinku. Nakon toga je za svaku jedinku, i za obe karakteristike, izračunat indeks asimetrije (eng. „asymmetry index“ – dalje u tekstu „AI“) kao razlika između vrednosti osobine na desnoj i levoj strani tela ($AI=R-L$). Za obe karakteristike, vrednosti AI nisu značajnije odstupale od normalne raspodele (Kolmogorov-Smirnov test, $p>0.05$ u svim slučajevima).

3.3.3. Kondicioni indeks

Za ovu analizu odabrano je 370 jedinki *P. muralis* iz pet urbanih i pet ruralnih populacija, kod kojih je prethodno analiziran nivo FA morfoloških karakteristika i FA oblika glave. Masa tela i SVL su izmerene za svaku jedinku kako bi se izračunale vrednosti kondicionog indeksa.

3.3.4. Prevalenca i intenzitet krvnih parazita

U ovoj studiji korišćene su iste jedinke kao i u studiji kondicionog indeksa. Kako bi analizirali prevalencu i intenzitet krvnih parazita, tanki krvni razmazi su napravljeni od krvi koja je dobijena odsecanjem malog dela repa svake jedinke (Sevinc i sar., 2000). Krvni razmazi su osušeni na vazduhu i preneti u laboratoriju, gde su fiksirani pet minuta u MayGrünwald rastvoru. Nakon toga, krvni razmazi su bojeni rastvorom Giemsa-e i destilovane vode u odnosu 1:9, u trajanju od 30 minuta. Dalje, razmazi su isprani destilovanom vodom i osušeni na vazduhu. Razmazi su pretraživani za prisustvo krvnih parazita na Leica DFC-320R2 svetlosnom mikroskopu, bez znanja lokaliteta. Prevalenca krvnih parazita je izračunata kao procenat zaraženih jedinki u uzorku. Intenzitet je procenjen kao broj inficiranih crvenih krvnih zrnaca na 2000 izbrojanih.

3.3.5. Korelacija između krvnih parazita, kondicionog indeksa i fluktuirajuće asimetrije

Za ovu analizu objedinjeni su podaci o asimetriji oblika glave (Lazić i sar., 2014) i podaci o prevalenci i intenzitetu krvnih parazita i kondicionom indeksu (Lazić i sar., u postupku recenzije). Pošto za pojedine jedinke koje su korišćene u prethodne dve analize nisu postojali podaci o prisustvu parazita, ili, nije analizirana asimetrija oblika glave zbog lošijeg kvaliteta fotografija, analiza je urađena na poduzorku od 322 jedinke za koje su postojale vrednosti oba parametra.

Veza između FA, SMI i parazita je ispitana primenom linearnog modela na individualne vrednosti asimetrije oblika glave, sa prevalencom, intenzitetom krvnih

parazita, kondicionim indeksom i tipom populacije kao faktorima. Ovim modelom ispitano je da li postoji razlika u nivou FA između inficiranih i ne inficiranih jedinki, da li jedinke sa višim SMI pokazuju veće nivoe FA, kao i da li postoje razlike u tom odnosu između dva tipa populacija – urbanih i ruralnih.

3.4. Statistička obrada podataka

3.4.1 Stabilnost razvića

3.4.1.1. Stabilnost razvića morfoloških karakteristika

Indeks asimetrije (AI) je izračunat za svaku jedinku i za sve ispitivane karakteristike kao vrednost karakteristike na desnoj strani, minus vrednost karakteristike na levoj strani tela ($AI=R-L$). Vrednosti AI nisu značajno odstupale od normalne raspodele za svaku od populacija i za sve karakteristike (Kolmogorov-Smirnov test, $p>0.05$ u svim slučajevima, Slike A2-A4).

Na nivo FA često može uticati veličina tela ili veličina ispitivane morfološke karakteristike, što u velikoj meri može zakomplikovati analizu FA (Palmer i Strobeck, 2003). Ukoliko se FA menja sa veličinom, poređenje FA bez korekcije za veličinu nije naročito informativno i može dati lažne rezultate. Zbog toga, pre testiranja razlika u nivou FA između populacija, neophodno je testirati zavisnost FA od veličine, i, ukoliko ona postoji, odstraniti uticaj veličine. Zavisnost AI od veličine tela je ispitana linearnom regresijom apsolutnih vrednosti AI na SVL, dok je zavisnost od veličine morfološke karakteristike ispitana linearnom regresijom AI na $(R+L)/2$.

U analizama FA od velike je važnosti proceniti grešku merenja. Razlike između desne i leve strane bilateralno simetričnih karakteristika su često veoma suptilne, što je tačno i za grešku merenja (Palmer i Strobeck, 2003). Takođe, raspodela grešaka je najčešće normalna, kao i raspodela FA, tako da je teško napraviti razliku između FA i greške (Palmer i Strobeck, 1986; Palmer, 1994). Zbog toga greške mogu u velikoj meri doprineti varijansi između desne i leve strane (Palmer i Strobeck, 2003), što čini poređenje nivoa FA i nivoa greške neophodnim korakom u svakoj analizi FA.

Kako bi se testiralo prisustvo DA i/ili FA, uzimajući u obzir grešku pri merenju, primenjena je dvofaktorska analiza varijanse (Leamy, 1984; Palmer i Strobeck, 2003) na logaritamski transformisane vrednosti karakteristika, za svaku od tri karakteristike zasebno, sa stranom kao fiksnim faktorom, jedinkom kao nasumičnim faktorom i interakcijom strana \times jedinka kao dodatnim faktorom. Kod ovakvog ANOVA dizajna, značajan efekat faktora strana bi ukazao na prisustvo DA, a značajna interakcija između faktora strana i jedinka bi ukazivala na prisustvo FA, uzimajući u obzir grešku merenja. ANOVA analize su sprovedene zasebno za svaku populaciju.

Pošto su rezultati ukazivali na prisustvo FA u svim populacijama i za sve karakteristike (videti Rezultate), izračunat je indeks individualne asimetrije za svaku od karakteristika kao apsolutna vrednost R-L razlika između logaritamski transformisanih prosečnih vrednosti karakteristika u dva ponovljena brojanja za svaku jedinku ($|\ln(R \text{ prosečna vrednost}) - \ln(L \text{ prosečna vrednost})|$) (Palmer i Strobeck, 2003). Nakon toga ispitan je efekat različitih faktora na nivo FA koristeći ANOVA dizajn sa polom, tipom populacije (urbane *vs.* ruralne), populacijama ugnježenim u populacioni tip, i morfološkom karakteristikom kao faktorima, dok je gore opisan individualni FA indeks predstavljao zavisnu promenljivu. Model uključuje i sve interakcije.

Dalje, ispitivane su korelacije između karakteristika u apsolutnim vrednostima FA [$\text{abs}(\text{desno-levo})$] kako bi se testiralo da li je asimetrija karakteristika organizma kao celine. Ukoliko bi se ispostavilo da jeste, onda bi FA jedne jedine karakteristike mogla da se koristi kao indikator “kvaliteta“ jedinke. Takođe, ispitana je i korelacija između FA vrednosti kako bi se testiralo da li one karakteristike koje se razvijaju na istom delu tela (npr. FPN i SDLN su locirane na zadnjim ekstremitetima) pokazuju iste obrasce asimetrije. Do toga može doći ukoliko se smetnje prenose između povezanih osobina tokom razvića (Leamy i Klingenberg, 2005).

3.4.1.2 Stabilnost razvića oblika glave

Kako bi se testiralo prisustvo DA i/ili FA, uzimajući u obzir greške merenja, izvršena je Prokrustova ANOVA prema Klingenberg i sar. (2002). Prokrustova ANOVA predstavlja proširenje klasičnog dvo-faktorskog ANOVA modela koji se koristi u analizi asimetrije (Klingenberg i McIntyre, 1998; Klingenberg i sar., 2002).

Klasični model obuhvata jedinke i stranu kao glavne efekte, kao i njihovu interakciju (Palmer i Strobeck, 1986; Palmer, 1994). U modifikovanom i proširenom modelu, odstupanja od srednje konfiguracije specifičnih tačaka su razdeljena na variranje izazvano uticajem faktora jedinka, refleksija (u slučaju objektivne simetrije, na primer Klingenberg i sar., 2002), interakcije jedinka \times refleksija kao i uticajem na varijansu koja je posledica greške prilikom određivanja prostornog položaja specifičnih tačaka. Efekat jedinke predstavlja varijansu između jedinki koja je korigovana za efekte asimetrije. Efekat refleksija predstavlja varijansu koja se javlja kao posledica razlika između desne i leve strane tela. Na taj način dobija se procena DA. Na kraju, interakcija jedinka \times refleksija predstavlja meru FA, to jest, varijabilnost desno-levo razlika između jedinki (Klingenberg i sar., 2002). Ova procedura je prvo urađena za svaku od analiziranih populacija zasebno, kako bi se potvrdilo postojanje asimetrije u svakoj od njih, uzimajući u obzir grešku. Nakon toga, analiza je ponovljena na kompletnom setu podataka kako bi se opisali globalni obrasci individualnog variranja i variranja oblika asimetrije, i izračunale simetrična i asimetrična komponenta oblika u celom uzorku. Nakon Prokrustove ANOVA-e, oblik svake jedinke je predstavljen kao srednja vrednost dve ponovljene konfiguracije tačaka što je korišćeno u narednim analizama. Refleksija specifičnih tačaka, Prokrustova superimpozicija i Prokrustova ANOVA koje su korišćene kako bi se izvršila procena obrazaca asimetrije, kao i za ekstrakciju simetrične i asimetrične komponente oblika, (npr. efekat jedinka u slučaju simetrične komponente oblika, i interakcije jedinka \times strana u slučaju FA) su izvršene primenom funkcije *bilat.symmetry* paketa *geomorph* za R (Adams i Otárola-Castillo, 2013).

Kako bi se dobila procena nivoa asimetrije za svaku jedinku, modifikovana je multivarijantna generalizacija apsolutnog FA indeksa koji su predložili Klingenberg i McIntyre (1998) za uparene strukture, kako bi se analiza prilagodila podacima o obliku struktura sa simetrijom kao objektom. Koristeći samo uparene specifične tačke polovine konfiguracija, prvo je izračunata razlika u koordinatama specifičnih tačaka između originalnih i reflektovanih konfiguracija za svaku jedinku. Ona odgovara razlikama između desne i leve strane glave. Kako bi se dobio individualni indeks asimetrije, kao referenca korišćena je razlika između originalnih i reflektovanih (originalne - reflektovane) koordinata specifičnih tačaka, a razlika između reflektovanih i originalnih (reflektovane - originalne) je korišćena kada je razlika između originalnih i

reflektovanih bila negativna (videti Klingenberg i McIntyre, 1998 za matematičku proceduru). Matrica apsolutnih razlika u koordinatama specifičnih tačaka je kasnije korišćena kako bi se izračunali apsolutni FA indeksi za svaku jedinku kao kvadratni koren iz sume kvadrata razlika svih koordinata specifičnih tačaka. Ovom procedurom se dobija indeks koji predstavlja unsigned Prokrustovu distancu između desne i leve strane glave svake jedinke, projektovan u tangentni prostor.

Kako bi se testiralo da li veličina tela ima uticaja na uočen nivo asimetrije oblika, korišćena je regresiona analiza apsolutnih FA indeksa na veličinu centroida (CS), zasnovana na 10000 permutacija. Pošto veličina nije imala uticaja na nivo FA (videti Rezultate), testirano je da li urbane populacije pokazuju viši nivo apsolutnog FA indeksa pomoću permutacione ANOVA-e sa 10000 permutacija na individualne apsolutne vrednosti FA indeksa sa polom, populacijom, tipom populacije i svim interakcijama kao faktorima. Iako seksualni dimorfizam nije od velikog interesa za ovu studiju, pol je uvek dodavan kao faktor pošto polni dimorfizam može značajno da doprinese varijabilnosti oblika glave kod roda *Podarcis* (Kaliontzopoulou i sar., 2008).

3.4.2. Kanalisanost razvića

Jedan od glavnih ciljeva ove studije bilo je i ispitivanje kako se sredinski stres koji deluje tokom razvića jedinki u urbanoj sredini može reflektovati na varijansu simetrične komponente oblika glave guštera. Kako bi dali odgovor na to pitanje, ispitano da li urbane populacije pokazuju viši nivo varijanse oblika glave u poređenju sa ruralnim populacijama. Varijansa oblika glave je izračunata prema formuli;

$$V = \frac{\sum_{j=1}^{j=n} d_j^2}{(n - 1)}$$

gde je V varijansa oblika populacije, d_j Prokrustova distanca j-te jedinke od srednje vrednosti oblika, a n veličina uzorka (Zelditch i sar., 2004). Nakon toga upoređena je varijansa između tipova populacija procedurom ponovnog uzorkovanja (eng. „resampling procedure“) sa 10000 permutacija. Dalje, testirano je da li su simetrična i asimetrična komponenta varijanse drugačije strukturirane u ova dva tipa populacija. Kako bi se to testiralo, ispitane su korelacije između VCV matrica kao i ugao između

glavnih komponenti (eng. „Principal Component“ – dalje u tekstu PC), kao što je ranije opisano, samo što je u ovom slučaju asocijacija između matrica ispitivana između dva tipa populacija. Ove analize su urađene zasebno za simetričnu i asimetričnu komponentu oblika, uzimajući u obzir samo simetrične specifične tačke jedne polovine konfiguracija, kao što je ranije opisano.

3.4.3. Korelacija između kanalisnosti i stabilnosti razvića

Nakon opisivanja globalnih obrazaca variranja simetrične i asimetrične komponente oblika, testirano je da li ovakve obrasce generišu zajednički razvojni putevi, ili, alternativno, variranje simetrične i asimetrične komponente kontrolišu različiti mehanizmi. U ovu svrhu, upoređene su kovarijacione matrice (eng. „variance-covariance matrices” – dalje u tekstu VCV) koje odgovaraju individualnom i FA efektu u Prokrustovoj ANOVA-i. Pošto simetrična i asimetrična komponenta oblika struktura koje imaju objektnu simetriju zauzimaju komplementarne delove prostora multivarijantnog variranja oblika, direktno poređenje odgovarajućih VCV matrica nije informativno (Klingenberg i sar., 2002). Iz tog razloga, poređenje VCV matrica je zasnovano na jednoj polovini konfiguracija (na samo jednoj strani tela) i uključujući samo uparene specifične tačke (Klingenberg i sar., 2002). Kao mera sličnosti između VCV matrica simetrične i asimetrične komponente korišćena je korelacija između matrica, a značajnost je procenjena Mantelovim testom asocijacije između matrica sa 10000 permutacija (Mantel, 1967; Manly, 1991). Zbog same prirode podataka o obliku dobijenih iz specifičnih tačaka, ovaj Mantelov test je prilagođen tako da permutuje specifične tačke, ne pojedinačne promenljive, i sadržao je dijagonalne elemente VCV matrica pri izračunavanju korelacija (Klingenberg i McIntyre, 1998).

Pošto je korelacija između VCV matrica simetrične i asimetrične komponente oblika bila statistički značajna (videti rezultate), obrasci kovarijacije su dalje ispitivani upoređivanjem PC (Klingenberg i McIntyre, 1998; Klingenberg i sar., 2001). U ovu svrhu, izračunati su PC vektori za svaku od komponenti oblika (iz redukovanih VCV matrica koje uključuju samo simetrične specifične tačke i polovinu konfiguracija), i izračunat je ugao između njih (formula u Klingenberg i sar., 2001; strana 13). Statistička značajnost ugla je procenjena njegovim poređenjem sa nultom raspodelom

uglova koja je generisana „bootstrap“ procedurom (sa zamenom) pod nultom hipotezom da se glavne komponente ne razlikuju. Postupak je zasnovan na 10000 permutacija.

3.4.4. Morfološka integracija i modularnost

Kako bi stekli dodatne uvide u mehanizme koji su odgovorni za variranje oblika glave guštera, kao i zbog toga što su i simetrična i asimetrična komponenta variranja lokalizovane u posteriornom regionu kranijuma (videti Rezultate, sprovedena je analiza modularnosti oblika glave kako bi se testiralo da li različite oblasti konfiguracije specifičnih tačaka odgovaraju različitim razvojnim modulima (Klingenberg, 2009). U ovu svrhu, koordinate specifičnih tačaka su podeljene u dva modula na osnovu obrazaca variranja oblika uočenih u prethodnim analizama (videti Rezultate, Slika 13) i na osnovu vremena osifikacije tokom razvića glave. Prvi modul (Slika 13, modul A) odgovara anteriornom regionu glave koji osifikuje relativno rano tokom razvića glave (Bellairs i Kamal, 1981). Drugi modul (Slika 13, modul B) odgovara posteriornom regionu glave, i uključuje frontoparijetalnu, parijetalnu, intraparijetalnu i okcipitalne pločice, koje poslednje osifikuju kod lacertidnih guštera (Barahona i Barbadillo, 1998). Kako bi testirali hipotezu da ova dva podskupa specifičnih tačaka odgovaraju različitim modulima, korišćen je RV koeficijent (Escoufier, 1973; Klingenberg, 2009). RV koeficijent izražava nivo kovarijacije između modula umanjen za nivo kovarijacije u konfiguraciji specifičnih tačaka u okviru modula (Klingenberg, 2009). Kako bi se testirala hipoteza o modularnosti i kvantifikovao stepen integracije između modula, RV koeficijent je upoređen sa empirijskom raspodelom RV vrednosti dobijenih iterativnim parcionisanjem konfiguracije specifičnih tačaka u nasumične module sa istim brojem specifičnih tačaka kao i pretpostavljeni moduli A i B. Ova procedura je izvršena korišćenjem funkcije *compare.modular.partitions* paketa za *R geomorph* (Adams i Otarola-Castillo, 2013) i zasnovan je na 10000 permutacija.

Pošto efekat alometrije može imati uticaj na integraciju između modula (Klingenberg, 2009), ova analiza je ponovljena nakon eliminisanja efekata alometrije multivarijatnom regresijom koordinata oblika na veličinu centroida (eng. „Centroid size“ i dalje u tekstu CS).

Dalje, testirana je hipoteza da niži nivo integracije između modula može biti odgovoran za viši nivo asimetrije oblika glave, uočen u urbanim populacijama (videti Rezultate). Pošto morfološka integracija u velikoj meri zavisi od razvojnih puteva, svaka smetnja koja deluje prilikom razvića može i dovodi do povećanog nivoa asimetrije, a može se manifestovati i kao niži nivo integracije modularnih struktura (Klingenberg, 2003b). Ispitivano je da li urbane populacije pokazuju niži nivo integracije između dorzalnih regiona glave tako što je izračunata razlika u RV koeficijentima između urbanih i ruralnih populacija ($RV_U - RV_R$). Nakon toga, ispitano je da li je RV koeficijent značajno viši u urbanim populacijama tako što je ovaj indeks upoređivan sa nasumičnom raspodelom razlika u RV koeficijentu između populacija, dobijenom putem 10000 permutacija, pri čemu su jedinice nasumično raspoređivane u jedan od dva tipa populacija da bi se dobila nulta raspodela RV koeficijenata sa kojom je konkretna RV vrednost upoređivana.

3.4.5. Alometrija

Poslednja serija analiza je izvršena kako bi se procenio potencijalni efekat urbanizacije na alometrijske putanje oblik-veličina. Prvo, testirano je da li postoje razlike u veličini glave permutacionim ANOVA modelom sa 10000 permutacija na CS sa polom, populacijom i tipom populacije, kao i sa interakcijama kao faktorima. Na ovaj način je dobijena opšta slika o dužini alometrijskih putanja, što omogućava dalje ispitivanje da li urbane populacije pokazuju usporen ili raniji prestanak razvića glave. Nakon toga, urađena je ANCOVA na Prokrustove rezidualne simetrične komponente oblika sa CS kao kovarijablom, i polom i tipom populacija kao faktorima. Na ovaj način je testirano da li postoje razlike u putanjama oblika između dva tipa populacija. Kako bi alometrijski odnos između oblika glave i CS bio vizuelno predstavljen u različitim tipovima populacija i polovima, izračunata je prva glavna komponenta predviđenih vrednosti iz multivarijantne regresije oblika na CS i plotovana na CS kako bi se predstavili alometrijski trendovi (Adams i Nistri, 2010). Dalje, ispitano je da li urbane populacije pokazuju viši nivo odstupanja od odnosa oblik-veličina, u odnosu na ruralne. Odstupanja od ovog odnosa se mogu smatrati merom DS pošto se odnos između oblika i veličine može smatrati rezultatom razvojne kanalisnosti (Klingenberg, 2010). Kako bi se odstupanja kvantifikovala, korišćeni su reziduali iz linearnog modela

oblika glave na CS. Pošto je alometrijska putanja različita kod polova i tipova populacija (videti Rezultate), kao referenca za ovu analizu je korišćena alometrijska linija grupe. Kao takav, ovaj indeks odstupanja od alometrije nije pod uticajem razlika u veličini, obliku, niti njihovog odnosa između tipova populacija. Nakon toga, testirano je da li postoje razlike u odstupanju od alometrije oblika grupe, primenom permutacione ANOVA-e sa 10000 permutacija na individualni indeks odstupanja sa polom, tipom populacije i interakcijom kao faktorima.

Sve statističke analize su urađene u softverskom paketu R Studio (Rstudio, 2013) koristeći pakete *geomorph* (Adams i Otarola-Castillo, 2013) i *vegan* (Oksanen i sar., 2013).

3.4.6 Performansa i asimetrija ekstremiteta

Pošto na performansu može uticati veličina tela (Van Damme i sar., 1992), razdvojeni su efekti veličine i oblika merenih morfoloških karakteristika (Kaliontzopoulou i sar., 2010a; Kaliontzopoulou i sar., 2010b; Kaliontzopoulou i sar., 2013). Kako bi se efekti veličine i oblika razdvojili, projektovane su vrednosti logaritamski transformisanih linearnih mera morfoloških karakteristika na izometrijski vektor, čime je dobijena multivarijantna procena veličine tela (isoSIZE) (Kaliontzopoulou i sar., 2010b, Kaliontzopoulou i sar., 2013). Nakon toga, izvršena je linearna regresija svih izmerenih morfoloških karakteristika na izometrijski vektor, a reziduali iz ovih regresija su korišćeni kao promenljive korigovane u odnosu na veličinu tela (prjFLL, prjHLL, prjFem, prjTib, prjIVF, prjFTL), a koje opisuju oblik morfoloških karakteristika.

Postojanje FA i/ili DA, uzimajući u obzir grešku merenja, testirano je dvofaktorskim ANOVA modelom (Leamy, 1984; Palmer i Strobeck, 2003). Ovaj model je sadržao logaritamski transformisane vrednosti razlika između desne i leve strane u dužini FLL i HLL kao zavisne promenljive i stranu kao fiksni faktor, jedinku kao nasumični faktor i interakciju strana \times jedinka kao dodatni faktor. Kao što je već napomenuto ranije, u ovom modelu, efekat strane ukazuje na prisustvo DA, a interakcija strana \times jedinka na postojanje FA koje je značajno u odnosu na grešku.

Analiza je urađena zasebno za FLL i HLL. Imajući u vidu relativno mali uzorak, ove analize su urađene na nivou celog uzorka, a ne za svaku populaciju zasebno.

Uticaj veličine tela i veličine morfološke osobine na nivo FA procenjen je linearnom regresijom apsolutnih vrednosti AI na SVL i $(R+L)/2$. Pošto je uočena značajna korelacija između HLL vrednosti AI i HLL $(R+L)/2$ (videti Rezultate), izvršena je korekcija linearnom regresijom AI na $(R+L)/2$, gde su reziduali iz ovog modela korišćeni u daljim analizama.

Modeli su pokazali statistički značajno prisustvo FA za obe karakteristike, ali i DA kod FLL (videti Rezultate). Prateći preporuke koje su dali Palmer i Strobeck (2003) po kojima je najbolje odstraniti iz analiza karakteristike koje pokazuju DA, FA FLL nije dalje analizirana. Indeks FA je za HLL izračunat kao apsolutna vrednost logaritamski transformisanih, prosečnih vrednosti R-L razlika u tri ponovljena merenja za svaku jedinku ($|\ln(R \text{ prosečna vrednost}) - \ln(L \text{ prosečna vrednost})|$) (Palmer i Strobeck, 2003). Razlike u nivou FA između dva tipa populacija i populacija ugnježdenih u tip, testirane su ANOVA modelom na prethodno dobijene individualne FA vrednosti.

Kako bi ispitali postojanje razlika u performansi korišćena je permutaciona ANOVA na maksimalne vrednosti brzine trčanja sa tipom populacije i populacijama ugnježđenim u tip kao faktorima. Pošto su uočene razlike između populacija (videti Rezultate), testirano je da li su ove razlike u performansi rezultat razlika u veličini ili u obliku morfoloških karakteristika. Uticaj veličine je testiran permutacionim ANOVA modelom sa isoSIZE (multivarijantna mera veličine tela), tipom i populacijama ugnježđenim u tip kao faktorima. Uticaj oblika je testiran permutacionim ANOVA modelom sa isoBIOM (multivarijantna matrica sa morfološkim promenljivama korigovanim za veličinu tela), tipom i populacijama ugnježđenim u tip kao faktorima. Takođe, ispitano je sličnim ANOVA modelom da li kondicioni indeks ima uticaja na brzinu trčanja jedinki. Pored toga, ispitano je i da li neka od gore navedenih morfoloških karakteristika ali i asimetrija u dužini ekstremiteta imaju uticaja na brzinu trčanja. Za to je korišćena permutaciona ANOVA na individualne vrednosti maksimalne brzine sa morfološkim karakteristikama korigovanim u odnosu na veličinu,

kondicionim indeksom, i asimetrijom oba ekstremiteta kao faktorima. Takođe, pošto je u prethodnim studijama pokazano da nepovoljni uslovi koji deluju u gradu imaju značajan uticaj na stabilnost morfoloških osobina kao i na stabilnost razvića oblika glave, ispitano je i da li postoje razlike u nivou FA zadnjih ekstremiteta između urbanih i ruralnih populacija. Sve statističke analize su urađene u programskom jeziku Rstudio (2012), koristeći paket *vegan* (Oksanen i sar., 2013).

3.4.7 Kondicioni indeks

Kondicioni indeks je izračunat primenom dva različita indeksa, rezidualnog indeksa i skaliranog masenog indeksa - SMI. Rezidualni indeks je procenjen kao reziduali iz linearne regresije logaritamski transformisane mase na logaritamski transformisan SVL, za svaku jedinku. SMI su predložili Peig i Green (2009, 2010) kao najpouzdaniju i nepristrasnu meru kondicionog stanja jedinke. Skalirani maseni indeks (SMI) standardizuje masu tela za prethodno definisanu dužinu tela prema formuli $SMI = Mi(L0/Li)^{b_{SMA}}$, gde je Mi masa i -te jedinke; Li veličina i -te jedinke; $L0$ arbitrarna, prethodno definisana vrednost veličine tela; b_{SMA} je eksponent skaliranja koji se izračunava kao standardizovana osa regresije (eng. „standardised mass regression axis” – dalje u tekstu SMA) mase tela na veličinu tela; i gde je SMI pretpostavljena vrednost mase za i -tu jedinku za L_0 veličinu tela. U ovom slučaju, kao L_0 uzeta je srednja vrednost za log SVL čitavog uzorka (1.741mm). b_{SMA} eksponent se razlikovao između dva tipa populacija, gde je $\beta=4.179$ za urbane i $\beta=3.610$ za ruralne populacije. Takođe, jačina veze se razlikovala, ($r^2 \times 100$) i iznosila je 60.70% za urbani i 67.10% za ruralni tip. Na osnovu preporuka Peig i Green (2010), vrednost b_{SMA} dobijena za ruralni tip je korišćena kako bi se izračunao SMI za sve jedinke. b_{SMA} eksponent je izračunat pomoću *lmodel2* paketa za R (Legendre, 2011).

Rezidualni indeks je dobijen za svaku jedinku linearnom regresijom log transformisane mase na log transformisan SVL, gde su se reziduali iz ovog modela koristili kao individualni kondicioni indeks. Zasebne regresije su urađene za svaki od polova.

Za testiranje potencijalnih razlika u kondicionim indeksima, korišćen je ANOVA model sa individualnim vrednostima indeksa, gde su kao eksplanatorne

promenljive korišćeni tip populacije, populacije ugnježdene u tip, pol i sve interakcije kao faktori. Pošto stanje repa može značajno uticati na masu tela, stanje repa (polomljen/regenerisan *vs.*ceo) je dodato kao faktor u ANOVA model.

3.4.8 Prevalenca i intenzitet krvnih parazita

Prevalenca krvnih parazita je analizirana primenom generalizovanih linearnih modela (eng. „Generalized Linear Model“ –dalje u tekstu GLM) gde je precizirana binomna raspodela i logit funkcija veze, sa tipom populacije, populacijama ugnježdenim u tip, polom i svim interakcijama kao faktorima. Intenzitet je analiziran GLM-om sa preciziranom kvazi-Poason-ovom raspodelom i log funkcijom veze sa tipom populacije, populacijama ugnježđenim u tip, polom i svim interakcijama kao faktorima. U oba GLM modela dodati su SVL i kondicioni indeks kao dodatni linarni prediktori.

3.4.9 Korelacija između krvnih parazita, kondicionog indeksa i fluktuirajuće asimetrije

Za ovu analizu objedinjeni su podaci o asimetriji oblika glave (Lazić i sar., 2014) i podaci o prevalenci i intenzitetu krvnih parazita i kondicionom indeksu (Lazić i sar., predato na recenziju). Veza između FA i parazita je ispitana primenom linarnih modela. Linearni model na individualne vrednosti asimetrije oblika glave sa prevalencom, intenzitetom krvnih parazita, kondicionim indeksom i tipom populacije kao faktorima je primenjen kako bi se ispitalo da li postoji razlika u nivou FA između inficiranih i ne inficiranih jedinki, da li jedinke sa višim SMI pokazuju veće nivoe FA, i da li postoje razlike u tom odnosu između dva tipa populacija.

4. REZULTATI

4.1 Stabilnost razvića

4.1.1. Stabilnost razvića morfoloških karakteristika

Prosečne vrednosti morfoloških karakteristika za svaku karakteristiku i populaciju su date u Tabeli A2. Linearna regresija $|R-L|$ na $(R+L)/2$ i SVL je pokazala da ne postoji zavisnost veličine FA od veličine morfološke karakteristike niti od veličine tela za sve analizirane karakteristike (Tabela A3). Dvofaktorska ANOVA, primenjena da ispita efekte strane tela i jedinke uzimajući u obzir grešku pri merenju, pokazala je odsustvo DA u svim populacijama i za sve karakteristike. Greška pri merenju je bila značajno niža nego varijansa između strana tela (Tabela A4). Vrednosti AI nisu značajno odstupale od normalne raspodele (Kolmogorov-Smirnov test, $p>0.05$ u svim slučajevima), ukazujući na odsustvo AS.

Prosečne vrednosti FA1 indeksa fluktuirajuće asimetrije sa standardnom devijacijom, kao i prosečne vrednosti greške merenja za sve analizirane populacije i sve morfološke karakteristike su date u Tabeli A5. Trofaktorska ANOVA na logaritamski transformisanim prosečnim vrednostima FA indeksa iz dva ponovljena brojanja je pokazala značajne razlike između populacija i tipova populacija (Tabela A6, Slike A5-A7), gde su urbane populacije u proseku pokazale viši nivo FA u poređenju sa ruralnim populacijama. Razlike između morfoloških karakteristika su takođe uočene, SCGN su pokazale znatno viši nivo FA nego FPN i SDLN (Slika A8). Razlike između polova u nivou FA nisu uočene. Interakcije između efekata su takođe bile bez statističke značajnosti (Tabela A6).

Statistički značajne ali niskog nivoa korelacije su uočene između svih karakteristika u apsolutnim vrednostima FA, kao i korelacije između FPN i SDLN u vrednostima FA indeksa (Tabela A7, Slike A9-A12).

4.1.2. Stabilnost razvića oblika glave

Prokrustova ANOVA kojom je analiziran ceo uzorak (Tabela A8), kao i zasebne ANOVA-e za svaku od populacija (Tabela A9), pokazale su statistički

značajno variranje između jedinki kao i variranje usled DA i FA. Varijansa simetrične komponente oblika, kvantifikovana kao suma Prokrustovih distanci komponente koje odgovara matrici suma kvadrata i ukrštenih proizvoda efekta jedinki je činila 73.38% ukupne varijabilnosti oblika, dok je varijansa asimetrične komponente činila 26.62%. Variranje oblika između jedinki, grafički prikazano analizom glavnih komponenti matrice suma kvadrata i ukrštenih proizvoda koji odgovaraju efektu jedinki, pokazalo je da je najveći deo varijabilnosti sadržan u distalnom delu parijetalnog regiona glave za sve tri glavne komponente (Slike A13-A14). Prva PC simetrične komponente oblika opisuje premeštanje specifičnih tačaka duž anteroposteriorne ose, i povezana je sa izduživanjem parijetalnih i interparijetalnih pločica i skraćanjem frontalnih delova (ploče F, PF, IN, videti Sliku 13) glave. Druga PC variranja simetrične komponente je povezana sa skraćanjem glave duž ose desno-levo, dok treća PC opisuje promene u regionu koji čine okcipitalne ploče. Variranje usled FA je najvećim delom skoncentrisano u distalnom regionu glave, dok je variranje na ostalim specifičnim tačkama raspoređeno ravnomernije, za sve tri PC.

Veličina nije imala značajnog uticaja na nivo FA ($R^2 = 0.0055$, $p = 0.1586$, Tabela A10). Utvrđene su značajne razlike između dva tipa populacija u apsolutnom nivou asimetriji oblika, gde su jedinke iz urbanih populacija pokazale značajno viši nivo asimetrije oblika dorzalne strane glave (Tabela A11, Slika A15). Nisu uočene značajne razlike u stepenu apsolutne asimetrije između polova, niti između populacija unutar populacionih tipova (Tabela A11, Slika A15). Pošto je jedna od urbanih populacija (populacija A) pokazala više puta veći nivo FA u poređenju sa ostalim populacijama, ANOVA je ponovljena bez ove populacije, što na kraju nije imalo efekta na uočene obrasce (Tabela A12).

4.2 Kanalisnost razvića

Urbane populacije su pokazale značajno veću varijansu ukupnog oblika u poređenju sa ruralnim populacijama ($V_U / V_R = 1.149$, $p = 0.0067$). Obrasci variranja simetrične komponente oblika između urbanih i ruralnih populacija bili su slični, na šta ukazuje visoka i statistički značajna korelacija između odgovarajućih VCV matrica ($r = 0.951$, $p = 0.0001$). Gotovo identičan rezultat je dobijen i za asimetričnu komponentu

oblika ($r = 0.916$, $p = 0.0001$). Šta više, orijentacija prvih PC simetrične (ugao = 28° , $p = 0.347$) i asimetrične (ugao = 21° , $p = 0.084$) komponente oblika se nije razlikovala značajno između urbanih i ruralnih populacija.

4.3 Korelacija između kanalisnosti i stabilnosti razvića

Mantelov test asocijacije između VCV matrica simetrične i asimetrične komponente za čitav uzorak je ukazao na zajedničke obrasce variranja ($r = 0.56$, $p = 0.0031$; Slika A16). Sličan rezultat je dobijen i analizom ugla između prvih PC simetričnog i asimetričnog oblika, gde nije uočena značajna razlika u njihovom smeru (ugao= 69° , $p = 0.5861$).

4.4 Morfološka integracija i modularnost

Analiza modularnosti je pokazala da anteriorni i posteriori region glave odgovaraju nezavisnim, integrisanim modulima ($RV = 0.52$, $p = 0.0304$). Malo smanjenje u stepenu integracije je uočeno nakon uklanjanja efekata alometrije ali je asocijacija između modula i dalje bila statistički značajna ($RV = 0.44$, $p = 0.0223$).

Povećanje asimetrije oblika koje je uočeno u urbanim populacijama se ne može pripisati smanjenju integracije između anteriornog i posteriornog dela glave, pošto je poređenje RV koeficijenata dalo negativne rezultate, sa uključenim ($RV_U - RV_R = -0.010$, $p = 0.381$) i isključenim alometrijskim efektima ($RV_U - RV_R = -0.059$, $p = 0.132$).

4.5 Alometrija

ANOVA na CS je otkrila značajan efekat pola, populacije, tipa populacija i interakcije pol \times populacija na veličinu glave (Tabela A13). Mušjaci su imali krupnije glave u odnosu na ženke u skoro svim analiziranim populacijama dok su jedinke iz ruralnih populacija imale krupniju glavu u odnosu na jedinke iz urbanih oblasti (Slika A17). Rezultat je ostao isti i kada je SVL dodat kao linearni prediktor, ukazujući da razlike u veličini glave nisu posledica razlika u veličini tela (Tabela A14).

Multivarijantna regresija oblika glave na CS je otkrila značajan efekat pola i tipa populacije, kao i značajnu interakciju tip \times CS, ukazujući na različite alometrijske

putanje u ova dva tipa populacije (Tabela A15, Slika A18-A19). Štaviše, urbane populacije su pokazale i značajno veće odstupanje od alometrijskih linija svoje grupe (Tabela A16, Slika A20).

4.6 Performansa i asimetrija ekstremiteta

ANOVA model sa logaritamski transformisanim vrednostima maksimalne brzine kao zavisnom promenljivom pokazao je da se brzina ne razlikuje značajno između dva tipa populacija, ali da postoje značajne razlike između populacija ugnježenih unutar populacionog tipa, gde su jedinke iz populacije P imale značajno veću brzinu u odnosu na ostale populacije iz urbane sredine (Tabela A17, Slika A21).

Pokazano je da veličina tela značajno utiče na brzinu, gde su krupnije jedinke bivale sporije (Tabela A18, Slika A22). Ipak, razlike između populacija su i dalje bile statistički značajne. ANOVA model koji je ispitivao uticaj oblika (isoBIOM; Tabela A19), pokazao je da oblik morfoloških karakteristika nema uticaja na performansu.

Linearna regresija apsolutnih (R-L) vrednosti na $(R+L)/2$ i SVL je pokazala da postoji povezanost između veličine morfološke karakteristike i nivoa asimetrije u dužini zadnjih ekstremiteta ali ne i kod prednjih ekstremiteta (Tabele A20-A21; Slika A23). Dvofaktorska ANOVA koja je ispitivala uticaj faktora strana, jedinka i interakcije strana \times jedinka je pokazala odsustvo DA i postojanje FA u dužini zadnjih ekstremiteta (Tabela A22), dok je za dužinu prednjih ekstremiteta pokazano statistički značajno prisustvo FA ali i DA (Tabela A23). Vrednosti AI nisu značajno odstupale od normalne raspodele (Kolmogorov-Smirnov test, $p > 0.05$), potvrđujući odsustvo AS. Vrednosti AI zadnjih ekstremiteta su linearnom regresijom ispravljene za uticaj alometrije, tako da su reziduali iz ovog modela korišćeni u daljim analizama. Primenom ANOVA modela na ovako računata FA vrednosti nisu utvrđene razlike u nivou FA zadnjih ekstremiteta između tipova populacija, niti između populacija ugnježenih unutar tipa (Tabela A24; Slika A24).

ANOVA model koji je ispitivao uticaj oblika svih analiziranih morfoloških karakteristika, asimetrije u dužini ekstremiteta, i kondicionog indeksa na brzinu trčanja je pokazao značajan uticaj FA zadnjih ekstremiteta, kondicionog indeksa i dužine

četvrtog prsta na brzinu trčanja. Jedinke sa izraženijom asimetrijom zadnjih ekstremiteta su bile sporije, kao i jedinke sa većim kondicionim indeksom i dužim IV prstom (Tabela A25, Slike A25-A27).

4.7 Kondicioni indeks

ANOVA model primenjen na vrednosti SMI je pokazao značajne razlike između polova, odnosno da su mušjaci bili relativno teži u odnosu na ženke za ekvivalentnu dužinu tela (Tabela A26, Slika A28). Značajne razlike su uočene između tipova populacija i populacija ugnježenih u tip (Slika A28), gde su jedinke iz urbanih sredina pokazale značajno smanjenje SMI u odnosu na ruralne jedinke. Takođe, interakcija pol \times tip je bila značajna i pokazala da je smanjenje SMI izraženije kod ženki. Stanje repa nije imalo uticaja na SMI. Interakcija pol \times pop \times tip je takođe bila statistički značajna, pa su ženke iz nekih ruralnih populacija pokazivale značajno veći SMI u odnosu na mušjake iz nekih urbanih populacija. Sve ostale interakcije su bile bez značaja.

ANOVA model primenjen na vrednosti rezidualnog indeksa je pokazao da razlike između polova u proseku ne postoje (Tabela A27, Slika A29). Značajne razlike su i ovim indeksom uočene između dva tipa populacija, gde je kod urbanih jedinki uočeno značajno smanjenje. Populacije ugnježdene u tip su se značajno razlikovale u srednjim vrednostima kondicionog indeksa (Tabela A27, Slika A29). Za razliku od SMI, rezidualni indeks je pokazao da jedinke sa slomljenim ili regrenerisanim repom imaju i manji kondicioni indeks. Interakcije pol \times pop \times tip i pol \times tip \times rep su takođe bile značajne.

4.8 Prevalenca i intenzitet krvnih parazita

Jedini pronađeni krvni paraziti bile su Haemogregarinae (Slika A30). Nažalost, identifikacija do nivoa vrste je veoma teška i neprecizna samo na osnovu morfologije gametocita koji se nalaze unutar crvenih krvnih ćelija pa je nepoznato o kojoj vrsti se tačno radi. Prevalenca krvnih parazita se značajno razlikovala između populacija i bila je u opsegu od 2.5% do 100% inficiranih jedinki u urbanim populacijama i u opsegu od 50.0% do 75.6% u ruralnim populacijama (Tabela A28, Slika A31). Prevalenca se nije

značajno razlikovala između dva tipa populacija ($\chi^2=1.119$, $df=1$, $P=0.290$), dok su značajne razlike zabeležene između populacija ugnježenih u tip populacije ($\chi^2=27.389$, $df=8$, $P<0.001$). Seksualni dimorfizam u prevalenci krvnih parazita nije uočen ($\chi^2=0.499$, $df=1$, $P=0.479$). Uticaj veličine tela na prevalencu parazita je bio značajan pa je pokazano da su krupnije jedinke češće inficirane krvnim parazitima ($\chi^2=12.324$, $df=1$, $P<0.001$; Slika A32). Kondicioni indeks nije imao uticaja na prevalencu ($\chi^2=0.002$, $df=1$, $P=0.965$). Takođe, interakcije tip \times pol ($\chi^2=0.0621$, $df=1$, $P=0.803$) i populacija \times tip \times pol ($\chi^2=5.977$, $df=8$, $P=0.649$) nisu bile statistički značajne.

Intenzitet krvnih parazita se značajno razlikovao između jedinki i bio je u opsegu od jedne do 133 inficiranih na 2000 analiziranih eritrocita (Tabela A28). Srednja vrednost intenziteta krvnih parazita je bila značajno veća u urbanim populacijama ($\chi^2=16.192$, $df=1$, $P=5.722*10^{-5}$; Slika A33), uprkos značajnoj razlici između populacija ugnježenih unutar istog tipa ($\chi^2=52.141$, $df=8$, $P=1.581*10^{-8}$). Razlike između polova nisu uočene ($\chi^2=1.740$, $df=1$, $P=0.187$). Interakcija između pola i tipa populacija ($\chi^2=1.586$, $df=1$, $P=0.207$) kao i između populacija ugnježenih u tip i polova ($\chi^2=11.615$, $df=8$, $P=0.169$) nisu bile statistički značajne. Veličina tela ($\chi^2=1.604$, $df=1$, $P=0.205$) i kondicioni indeks ($\chi^2=2.952$, $df=1$, $P=0.0857$) nisu imali uticaja na intenzitet infekcije.

4.9 Korelacija između krvnih parazita, kondicionog indeksa i fluktuirajuće asimetrije

Rezultati pokazuju da postoji statistički značajna asocijacija između krvnih parazita i nivoa FA oblika glave (Tabela A29, Slika A34). Naime, jedinke kod kojih je utvrđeno prisustvo krvnih parazita pokazale su i veći nivo FA oblika glave. Takođe, uočen je i značajan efekat SMI, gde su jedinke sa većim kondicionim indeksom imale simetričniji oblik glave (Tabela A29, Slika A35). Intenzitet infekcije nije imao uticaja na nivo FA (Tabela A29).

5. DISKUSIJA

5.1. Stabilnost razvića

5.1.1. Stabilnost razvića morfoloških karakteristika

Rezultati dobijeni u okviru ove studije pružaju važne uvide za studije asimetrija, kako iz biološke, tako i iz metodološke perspektive. Povećani nivoi FA su uočeni u urbanim populacijama zidnog guštera u poređenju sa ruralnim, potvrđujući našu hipotezu da FA na populacionom nivou može biti korišćena kao indikator sredinskog stresa. Takođe, rezultati ukazuju i na neophodnost simultanog ispitivanja FA nekoliko karakteristika i to na populacionom umesto na individualnom nivou, kako bi se došlo do preciznih procena razvojne stabilnosti. Ovaj rezultat ima značajne implikacije na način korišćenja FA morfoloških karakteristika u konzervacione svrhe - kao pouzdanog indikatora sredinskih smetnji.

Povećanje nivoa FA može biti prouzrokovano sredinskim i genetičkim faktorima (Polak, 2003). Teški metali i ostale toksične hemikalije se mogu akumulirati u telu odraslih ženki koje naseljavaju zagađena područja (Oyekunle i sar., 2012) i mogu se preneti u jaja (Marco i sar., 2004a). Kod vrsta koje imaju propustljivu ljusku jajeta, polutanti mogu biti apsorbovani i iz zemljišta u kojem se jaja razvijaju ali i putem razmene gasova i vode sa sredinom (Marco i sar., 2004b). Osetljivost na sredinske stresore, poput polutanata, je najveća u najranijim fazama razvića i laboratorijski eksperimenti su pokazali da postoji značajan efekat zagađivača na embrione koji može dovesti do poremećaja u razviću (Kleinow i sar., 1999). Pošto je pokazano da mnogi od gore navedenih polutanata dovode do povećanja nivoa FA kod različitih vrsta, smatra se da nivo FA može biti pouzdan indikator razvojnih smetnji. Nažalost, efekat polutanata na stabilnost razvića kod guštera ispitivan je u samo nekoliko studija. Visok nivo FA nađen je kod populacija *Sceloporus occidentalis* koje su naseljavale oblasti u kojima je upotreba motornih vozila visoka (Tull i Brussard, 2007). Sa druge strane, nađeno je da mešavina različitih pesticida nema uticaja na stabilnost razvića femoralnih pora u populacijama *Podarcis bocagei* koje naseljavaju oblasti u kojima je poljoprivreda intenzivna (Amaral i sar., 2012a, 2012b).

Visoke koncentracije teških metala, naročito olova i kadmijuma, nađene su u vazduhu (Nikić i sar., 2009), zemljištu (Škrbić i sar., 2002) i vodi (Jovanović i sar., 2011) u gradu Nišu. Zagađenje vazduha i zemljišta benzenom, policikličnim aromatičnim ugljovodonicima i perzistentnim organskim zagađivačima je takođe zabeleženo (Škrbić i Miljević, 2002). Dodatni izvor zagađenja predstavlja i upotreba motornih vozila kao i nizak kvalitet goriva što dovodi do značajne emisije zagađivača u vazduh (CO, HCOH, NO_x i dim; Djordjević, 2008). Dalje, značajnim koncentracijama SO₂ i NO_x doprinosi i sistem daljinskog grejanja sa 13 grejnih stanica koje koriste sirovu naftu, lož ulje, ugalj i prirodni gas kao goriva (Đorđević i sar., 2011).

Pod ovakvim sredinskim uslovima, stabilnost razvića embriona, bilo unutar majke ili unutar izleženog jajeta, može biti kompromitovana pošto veći deo energije može biti usmeren na fiziološke procese koji se bore protiv zagađenja umesto na održavanje preciznog razvoja (Møller i Swaddle, 1997). Stoga povećano prisustvo polutanata može biti objašnjenje za uočen povećan nivo FA svih analiziranih morfoloških karakteristika u populacijama zidnog guštera koje nastanjuju urbane lokalitete, pri čemu je uzeta u obzir greška pri merenju kao i varijabilnost između populacija.

Međutim, osim zagađenja i drugi antropogeni faktori mogu doprineti povećanju nivoa FA u urbanim populacijama. Kod ektotermnih organizama, temperatura i dostupnost vode mogu biti značajni faktori u razviću. Eksperimenti pokazuju da kako temperatura inkubacije raste iznad optimalnih nivoa, tako uspeh izleganja opada (Van Damme i sar., 1992) dok nivo FA morfoloških karakteristika raste (Ji i sar., 2002). Takođe, pokazano je i da smanjena apsorpcija vode tokom inkubacije dovodi do smanjenja preživljavanja jaja i smanjenja adaptivne vrednosti (Marco i sar., 2004c). Nažalost, podaci o uticaju na stabilnost razvića ne postoje. Pošto su temperature generalno značajno više (Oke, 1973) a vlažnost vazduha niža (Unkašević i sar., 2001) u gradovima u poređenju sa ruralnim oblastima, temperatura i dostupnost vode se ne mogu odbaciti kao faktori koji doprinose visokim nivoima FA. Niš ima umereno kontinentalnu klimu sa maksimalnim temperaturama vazduha koje u junu, julu, avgustu i septembru prelaze 35 °C (Unkašević i Tošić, 2009; Ivanović i sar., 2011).

Pored zagađenja i visokih sredinskih temperatura, gubitak genetičke varijabilnosti usled inbridinga (Soule i Yang, 1973; Carter i sar., 2009; videti i Gilligan i sar., 2000) i fragmentacije staništa (Sarre, 1996) takođe može biti povezan sa povećanjem nestabilnosti razvića. Da li je to slučaj sa urbanim populacijama *Podarcis muralis* analiziranim u ovoj studiji teško je utvrditi bez podataka o genetičkoj varijabilnosti. Ipak, jedinke zidnog guštera su rasprostranjene u skoro celom gradu i nisu ograničene na male fragmente. Populacije, kako iz Niša, tako i iz okoline su manje ili više povezane, uglavnom putem ljudski konstruisanih struktura poput pruge (čest slučaj sa *Podarcis muralis* - Gherghel i sar., 2009), što bi trebalo da omogući protok gena. Dalje, iako je smanjenje genetičke varijabilnosti tradicionalno povezivano sa antropogenim pritiscima (Armbruster i Reed, 2005; Fox i Reed, 2011), snaga i smer ovog odnosa u velikoj meri zavise od magnitude i tipa stresa (DiBattista, 2008). Dok fragmentacija staništa i visok nivo stresa najčešće dovode do smanjenja genetičke varijabilnosti, niski nivoi stresa nemaju efekta, a zagađenje može čak dovesti i do povećanja genetičke varijabilnosti (DiBattista, 2008). Dodatno, Crnobrnja-Isailović i sar. (2005) nisu našli značajnu povezanost između nivoa heterozigotnosti i nivoa FA u ostrvskim populacijama *P. muralis*. Uzimajući sve ovo u obzir, uočene razlike u nivou FA između ruralnih i urbanih populacija *P. muralis* su najverovatnije posledica fizičko-hemijskih smetnji pre nego rezultat inbridinga usled fragmentacije staništa.

Iako ovo deluje kao najverovatnije objašnjenje uočenih obrazaca, treba razmotriti i alternative. Naime, pošto su urbane sredine prostorno manje kompleksne nego prirodni predeli, trudne ženke, nezavisno od zagađenja, mogu biti primorane da polažu jaja na mestima koja mogu imati suboptimalne termalne karakteristike. Takođe, predatorski pritisak može biti manjeg intenziteta (ili jednostavno drugačiji) u gradovima, omogućavajući asimetričnim jedinkama da prežive do adultnog stadijuma i da se reprodukuju (Martín i López, 2001; Martín i López, 2006). Druga hipoteza implicitno pretpostavlja adaptaciju, to jest, da asimetrične jedinke mogu biti negativno selekcionisane, usled lošeg stanja, same asimetrije ili putem odbacivanja od strane seksualnih partnera. Obe alternativne hipoteze, čak i ukoliko su malo verovatne, zahtevale bi dodatno poređenje između juvenilnih i adultnih jedinki svih populacija.

Iako su opšti obrasci FA bili saglasni u svim ispitanim morfološkim karakteristikama, pružajući snažne dokaze za postojanje razvojne nestabilnosti u urbanim populacijama, stepen FA se značajno razlikovao između ispitanih karakteristika. Naime, SCGN su pokazale više vrednosti FA u poređenju sa FPN i SDLN u svim populacijama. Konzistentne razlike u FA između različitih karakteristika i u različitim populacijama mogu biti pokazatelj njihovih razlika u stabilnosti razvića (Leamy i Klingenberg, 2005). To jest, stabilnost razvića može biti specifična za morfološku karakteristiku. Takođe, nivo FA može biti povezan sa funkcionalnom značajnošću karakteristike, tako da one koje imaju visoku funkcionalnu značajnost pokazuju nizak nivo FA (Palmer i Strobeck, 1986; Clarke, 1998b). To je moguće objašnjenje za obrasce koji su ovde uočeni. Femoralne pore (FPN) su uključene u reproduktivnu signalizaciju i akviziciju teritorije (Alberts i sar., 1992; Carretero i Llorente, 1993), ali i u prepoznavanje u okviru i između vrsta (Gómez i sar., 1993; Cooper, 2004). Takođe, subdigitalne lamele (SDLN) su povezane sa sposobnošću jedinke za penjanje i sa korišćenjem staništa (eng. „Habitat use“) (Glossip i Losos, 1997; Arnold, 2004). Za razliku od ovih karakteristika, supracilijarne grenule (SCGN) nemaju funkcionalnu značajnost, ili ona još uvek nije ustanovljena. Pošto obe karakteristike, FPN i SDLN imaju važne biološke funkcije, njihovo razviće može biti pod strožom kontrolom zato što se očekuje da selekcija za kanalisnost razvića bude jača kod karakteristika sa funkcionalnim značajem (Leamy i Klingenberg, 2005).

Dalje, morfološka integrisanost pojedinih karakteristika takođe može objasniti uočene razlike u FA između različitih karakteristika. Korelaciona analiza podržava ovaj stav. Statistički značajne ali slabe korelacije su uočene između svih karakteristika u apsolutnim vrednostima FA, dok je samo između FPN i SDLN uočena korelacija u vrednostima FA indeksa koji zadržava informaciju o strani. Značajna korelacija između FPN i SDLN između FA vrednosti sugerise da postoje interakcije između ovih karakteristika tokom razvića. Ovakav rezultat ne predstavlja iznenađenje jer se obe karakteristike razvijaju na istom delu tela, na zadnjim ekstremitetima i smetnje koje se javljaju tokom razvića mogu se prenositi između njih (Leamy i Klingenberg, 2005). U skladu sa ovom hipotezom, asocijacija između nivoa FA je uočena i kod anteriornog i posteriornog dela krila kod *Drosophila* mušica ukazujući na snažnu povezanost ovih regiona u toku razvića (Klingenberg i Zaklan, 2000).

Dalje, korelacije između asimetrije karakteristika su korišćene kako bi se utvrdilo da li je razvojna stabilnost fenomen koji obuhvata ceo organizam. Ukoliko individualni parametar asimetrije (IAP) postoji (Clarke, 1998b; Polak i sar., 2003), onda treba očekivati da jedinke koje su asimetrične za jednu osobinu takođe budu asimetrične i za druge, tj. očekivana je pozitivna korelacija u apsolutnim FA vrednostima između karakteristika. U tom slučaju, razvojna stabilnost se može videti kao karakteristika organizma kao celine pa FA može biti pouzdan pokazatelj kvaliteta jedinke. To je retko dokumentovano jer su korelacije u FA između karakteristika najčešće niske i bez statističke značajnosti (Clarke, 1998b). U ovom istraživanju, korelacije su bile statistički značajne, ali su koeficijenti bili veoma slabi i objašnjavaju samo 1.9%, 3.4% i 6.8% varijanse za FPN, SDLN i SCGN, korespondentno. Ovakav rezultat ukazuje da, iako postoji tendencija da su pojedine jedinke sistematski asimetričnije, pozadinski šum kao i obimna individualna varijabilnost nas sprečavaju da koristimo nivo asimetrije pojedinačnih karakteristika i pojedinačnih jedinki kao pouzdan indikator sredinskog stresa. Nasuprot tome, kako bi se pouzdano procenila stabilnost razvića neophodno je koristiti više morfoloških karakteristika i kvantifikovati FA na populacionom nivou.

Zajedno, rezultati ove studije daju dokaze da FA morfoloških karakteristika odgovara na antropogeni stres u populacijama *P. muralis*. Kao takva, FA morfoloških karakteristika može poslužiti kao senzitivni indikator u okviru analizirane vrste. Ovaj zaključak je dodatno ojačan time što je nivo FA dosledno bio veći u urbanim populacijama u odnosu na ruralne, uprkos velikoj varijabilnosti između populacija, za sve analizirane karakteristike. Takođe, ova analiza ukazuje na neophodnost ispitivanja više morfoloških karakteristika i to na populacionom nivou pri korišćenju obrazaca asimetrije kao indikatora sredinskog stresa.

5.1.2. Stabilnost razvića oblika glave

Jedinke iz urbanih sredina su pokazale znatno viši nivo FA oblika glave u odnosu na jedinke iz ruralnih sredina. Povećan nivo FA oblika glave usled efekata urbanizacije se u velikoj meri slaže sa rezultatima dobijenim u analizi nekoliko merističkih karakteristika (Lazić i sar., 2013). VCV matrice koje odgovaraju

varijabilnosti unutar jedinki (eng. „within-individual variation“) su bile značajno korelisane, dok se orijentacija odgovarajućih prvih PC nije značajno razlikovala između dva tipa populacija. Na osnovu ovoga može se zaključiti da su isti mehanizmi odgovorni za regulaciju DS u ova dva tipa. Međutim, uprkos opštoj sličnosti, efikasnost mehanizama koji su odgovorni za DS i kanalisanost razvića izgleda nije jednaka u obe sredine. Nekoliko faktora može biti odgovorno za uočene obrasce. Kao što je već ranije pomenuto, temperatura je najčešće viša, dok je vlažnost vazduha niža u urbanim sredinama. Kod organizama kod kojih jaja imaju mekane opne, kao što su gušteri roda *Podarcis*, toksične hemikalije i teški metali mogu lako biti apsorbirani iz spoljašnje sredine i preneseni u jaja (Marco i sar., 2004a; 2004b). Postoji veliki broj istraživanja koja su pokazala da ovi faktori mogu uticati na preciznost razvića. Takođe, visoke temperature inkubacije koje premašuju neki optimalni nivo mogu dovesti do visokog nivoa FA kod guštera (Ji i sar., 2002). Dalje, inbriding i fragmentacija staništa takođe imaju uticaja na FA kod guštera (Soule i sar., 1973; Sarre 1996). Osim toga, sugerisano je i da izolovanost populacija može dovesti do visokog nivoa FA kod vrsta roda *Podarcis* (Băncilă i sar. 2010).

Kao što je već napomenuto, jedinke *Podarcis muralis* su prisutne u velikom delu grada, populacije su manje ili više povezane, što bi trebalo da osigura protok gena. Takođe, u studiji ostrvskih populacija zidnog guštera nije nađena veza između FA i heterozigotnosti (Crnobrnja-Isailovic i sar., 2005). Kod dugih vrsta guštera, pokazano je da je povećana stabilnost razvića pozitivno korelisana sa stabilnošću sekundarne strukture pojedinih delova mitohondrijalnog genoma (Seligmann i Krishnan, 2006). Naravno, samo studija koja bi koristila molekularne metode da proceni nivo genetičke varijabilnosti unutar populacija i koja bi kvantifikovala međusobnu povezanost populacija bi mogla da da definitivni odgovor o uticaju genetičkih faktora na uočene fenotipske obrasce.

5.2 Kanalisanost razvića

Znaci povećane fenotipske varijanse uočeni su u urbanim populacijama izloženim većem sredinskom stresu, što ukazuje na smanjenu kontrolu razvića (eng. „developmental buffering“). Ispitivanje nivoa variranja oblika između i unutar jedinki

otkrilo je da, upoređenju sa ruralnim populacijama, urbane pokazuju značajno višu varijansu ukupnog oblika (simetrična i asimetrična komponenta zajedno), kao i povećan nivo FA. Slični rezultati su dobijeni u istraživanjima uticaja stresa na fenotipsku varijansu na organizmima koji pripadaju različitim taksonomskim kategorijama (Valentine i Soulé, 1973; Imasheva i sar., 1998, 1999a, b; Gonzalez i sar., 2011a, 2011b). Populacije koje su izložene novim sredinskim okolnostima ili se razvijaju u stresnim sredinama često pokazuju povećan nivo fenotipske varijanse u poređenju sa populacijama koje naseljavaju “prirodna” staništa. U slučajevima kada sredinski uslovi značajno odstupaju od optimalnih, mehanizmi koji kontrolišu razviće mogu zakazati, što često dovodi do povećanog nivoa fenotipske varijanse (Willmore i sar., 2007). Tradicionalno, ovo povećanje fenotipske varijanse se povezuje sa ispoljavanjem kriptičke genetičke varijanse pošto kanalisnost može dovesti do akumuliranja genetičke varijanse pod optimalnim uslovima razvića. Takođe, suboptimalni sredinski uslovi mogu dovesti do povećane učestalosti mutacija i povećanog nivoa rekombinacija, što potencijalno može povećati fenotipsku varijansu (Hoffmann i Parsons, 1997). Prema ovim gledištima, pojačano ispoljavanje kriptične genetičke varijanse ili mutacija može imati uticaja na gene koji regulišu razviće date fenotipske karakteristike, ili, aktivirati ispoljavanje specifičnih, stresom indukovanih gena (Debat i David, 2002). VCV matrice koje odgovaraju varijansi između jedinki kao i orijentacije prvih PC bile su statistički značajno korelisane između dva tipa populacija. Na osnovu toga se može zaključiti da je fenotipska varijansa između jedinki pod kontrolom istih mehanizama u urbanim i ruralnim populacijama. Takođe, ovaj rezultat govori u prilog tome da su geni koji regulišu razviće glave na neki način ometeni i da je to dovelo do povećane varijanse oblika glave, pre nego specifični, stresom indukovani geni. Prema Bergman i Siegal (2003), većina, ako ne i svi geni, pokazuju visok nivo fenotipske varijabilnosti u slučajevima kada su funkcionalno kompromitovani. Prema ovom stavu, kanalisnost teško može biti rezultat jednog jedinog gena. Sa druge strane, pored kriptične genetičke varijanse i mutacija, povećan nivo varijanse oblika glave u urbanim populacijama zidnog guštera može biti posledica karakteristika samog razvojnog procesa. Na aktivnost hormona i faktora rasta mogu negativno uticati nepovoljni uslovi sredine koji deluju na organizam tokom razvića (Husak i sar., 2006b). Neuhranjenost je, na primer, u velikoj meri uticala na rast lobanje

pacova tako da je kod neuhranjenih jedinki utvrđena viša varijansa oblika baze lobanje, svoda i lica u poređenju sa grupom jedinki koje nisu bile pod ovakvim stresom (Gonzalez i sar., 2011a). Takođe, usporeno unutar- materično razviće je prouzrokovalo povećanje varijanse oblika lobanje pacova (Gonzalez i sar., 2011b). Da li je uočeno povećanje varijanse ukupnog oblika uočeno u urbanim populacijama zidnog guštera posledica ispoljavanja kriptične genetičke varijanse, povećane učestalosti novonastalih mutacija, ili rezultat endokrinih faktora teško je proceniti na osnovu raspoloživih podataka. Da bi se došlo do odgovora na ovo pitanje, neophodno je integrisati istraživanja fenotipske varijanse sa molekularnim metodama koje bi omogućile procenu nivoa genetičke varijanse analiziranih populacija kao i da bi se utvrdilo da li postoji direktan uticaj urbanizacije na genetičku varijansu. Sa druge strane, eksperimenti u kojima bi bio procenjivan uticaj inkubacionih uslova, kao i faktora rasta i hormona na varijansu oblika glave, kao i da li su biohemijski putevi na neki način promenjeni u urbanim sredinama dali bi definitivni i precizan odgovor na pitanje koji mehanizmi dovode do povećanja varijanse oblika.

5.3. Korelacija između kanalisnosti i stabilnosti razvića

Analiza oblika glave jedinki iz ruralnih i urbanih populacija zidnog guštera otkriva značajnu fenotipsku varijansu koja se može pripisati različitim komponentama razvića i omogućiti jedan integrisani pogled na mehanizme koji doprinose stabilnosti razvića (eng. „developmental buffering“). Analiza pokazuje da je oblik glave guštera jedna veoma integrisana struktura, gde varijansa unutar jedinki, između jedinki i populacija pokazuje slične smerove u prostoru oblika (eng. „Shape space“). Poređenje VCV matrica kao i analiza glavnih komponenti ukazuju na veoma slične obrasce variranja oblika glave unutar i između jedinki, kao i između različitih tipova populacija (videti Rezultate). Ovaj rezultat se može protumačiti kao podrška hipotezi da su kanalisnost i razvojna stabilnost dva fenomena koja su usko povezana. Slični rezultati su dobijeni u studijama na organizmima koji pripadaju veoma različitim taksonomskim kategorijama (Clarke, 1993; Klingenberg i McIntyre, 1998; Klingenberg i sar., 2001; Hallgrímsson i sar., 2002; Willmore i sar., 2005; Breuker i sar., 2006; Willmore i sar., 2006). Ovakvi rezultati ukazuju na to da razvojna stabilnost i kanalisnost mogu zavistiti od istih molekularnih i genetičkih procesa, kao što su teoretski modeli i

predvideli (Klingenberg i Nijhout, 1999). Na žalost, u ovom slučaju je gotovo nemoguće proceniti da li je to zajednička karakteristika svih Squamata jer nema studija koje upoređuju ova dva izvora varijabilnosti u ovoj grupi. Međutim, studije na drugim organizmima ukazuju na to da, iako razvojna stabilnost i kanalisnost “štite“ organizam od smetnji koje imaju različito poreklo, mehanizmi koji štite razvojni proces od jedne vrste smetnji mogu to raditi i od drugih (Klingenberg, 2003a). Postoji veliki broj mehanizama koji deluju na različitim nivoima biološke organizacije, od molekularnog do nivoa organizma koji potencijalno mogu stabilizovati razviće unutar i između jedinki (Klingenberg, 2003a). Na primer visoka stabilnost se može postići jednostavnim povećanjem broja kopija gena ili regulatornih proteina. Takođe, razvojna stabilnost može biti posledica robustnosti molekularnih mehanizama razvića (Klingenberg, 2003a). Iako rezultati ovde predstavljeni sugerišu da su razvojna stabilnost i kanalisnost na neki način poremećeni, na osnovu trenutnih podataka nije moguće ustanoviti da li je to zato što ova dva fenomena dele identične molekularne mehanizme ili zbog njihovog paralelnog odgovora na sredinske uslove.

5.4. Morfoška integracija i modularnost

Vizualizacija oblika dorzalne strane glave je otkrila da je posteriorni region glave region koji pokazuje najveću varijansu. Razlike u obliku kako unutar, tako i između jedinki uključuju deformacije regiona glave koji sadrži parijetalne, okcipitalne, interparijetalne i frontoparijetalne ploče (Slika A14). Ovaj rezultat je u skladu sa prethodnim studijama u kojima je ispitivan oblik dorzalne strane glave, koje su pokazale da je variranje oblika povezano sa alometrijom (Bruner i Constantini, 2007; Kaliontzopoulou i sar., 2008; Piras i sar., 2011; Urošević i sar., 2013), polnim dimorfizmom (Bruner i sar., 2005; Kaliontzopoulou i sar., 2007; Ljubisavljević i sar., 2010, 2011), diferencijacijom unutar iste vrste (Kaliontzopoulou i sar., 2010; Raia i sar., 2010) i različitih vrsta (Bruner i Constantini, 2007; Urošević i sar., 2012, 2013) često lokalizovano u distalnom regionu glave. Analiza modularnosti je pokazala da posteriorni region glave (otvoreni simboli, Slika 13) čini jednu nezavisnu celinu koju, iako visoko integrisanu sa anteriornim regionom, karakteriše povećana unutrašnja kohezija kao i specifični obrasci variranja.

Ovaj rezultat nije neočekivan jer analizirani region glave poslednji osifikuje kod lacertidnih guštera i nastavlja sa rastom sve do kasnih razvojnih stupnjeva (Bellairs i Kamal, 1981; Barahona i Barbadillo, 1998). Zbog toga, vreme u kome se određeni razvojni procesi odvijaju najverovatnije ima veliki uticaj na visoku varijansu oblika u posteriornom regionu glave kod ove porodice guštera. Hipotetički, što duže traje proces formiranja tkiva, duža je i aktivnost i restrukturiranje u ovom regionu, u poređenju sa ostalim regionima glave. To može rezultirati povećanom plastičnošću i dovesti do povećane diferencijacije između različitih bioloških grupa (na primer polova, populacija, vrsta), ili između populacija koje naseljavaju staništa sa različitim sredinskim faktorima. Ono što je zanimljivo jeste da je povećan nivo variranja u posteriornom regionu dorzalne strane kranijuma uobičajen obrazac i u ostalim porodicama guštera (na primer, Teiidae: Monteiro i Abe, 1997; Phyllodactylidae: Zuffi i sar., 2011; Dactyloideaes: Sanger i sar., 2013). Štaviše, isti obrazac modularnosti oblika glave izgleda da ograničava varijansu oblika glave kod *Anolis* guštera (Sanger i sar., 2012). Imajući u vidu često ponavljanje ovakvih obrazaca kod taksonomski veoma udaljenih grupa squamata (Pyron i sar., 2013), ali i kod ostalih gmizavaca (Crocodylia: Monteiro i sar., 1997; Piras i sar., 2010), postoji velika verovatnoća da su zajednički, veoma konzervativni razvojni mehanizmi uključeni u određivanje fenotipske varijanse u ovoj grupi.

5.5 Alometrija

Hipoteze o tome da stres iz urbanih sredina može biti odgovoran za poremećaje mehanizama koji kontrolišu preciznost razvića dobile su dalju potvrdu rezultatima o alometrijskim putanjama oblik-veličina. Srednja vrednost veličine glave adultnih jedinki bila je značajno manja u urbanim populacijama (Slika A17). Usporen ili ograničen rast glave nije posledica veličine tela, pošto je isti odnos uočen i kada je CS kontrolisana za SVL (Tabela A10). Kod životinja, veličina tela kao i relativne veličine različitih struktura tela su u najvećoj meri određene mehanizmima koji kontrolišu stepen i trajanje rasta (Shingleton, 2011). Iz te perspektive, smanjena veličina glava adultnih jedinki može biti rezultat usporenog rasta u gradu kao posledica neuhranjenosti usled manje dostupnosti resursa. Sa druge strane, smanjenje veličine glave može biti posledica manje veličine glave na rođenju, ili ranijeg prestanka rasta.

Takođe, uočene razlike mogu biti posledica uzajamnih ograničenja između razvića glave i nekih karakteristika životne istorije, tako da se kod jedinki iz urbanih sredina manje resursa usmerava u rast glavenog regiona. Bez obzira na to koji mehanizmi su zaista odgovorni za uočene razlike, smanjena veličina glave može imati značajne posledice po individualnu adaptivnu vrednost. Kod guštera, glava je uključena u veliki broj značajnih ekoloških (ishrana, korišćenje staništa) i socijalnih (kopulacija, antagonističko ponašanje mužjaka) zadataka, gde veličina glave u najvećoj meri određuje jačinu ugriza (Herrel i sar., 2001a). Zbog toga, može se pretpostaviti da, kao posledicu smanjene veličine glave, jedinke iz urbanih populacija karakteriše i smanjeni kapacitet za ujed. To može poremetiti sposobnost mužjaka da pronađu ženku, dovesti do promena u mehanizmima seksualne selekcije i/ili ograničiti opseg potencijalnog plena, što može na kraju dovesti i do pojačane kompeticije za resurse (Herrel i sar., 2001b; Verwajen i sar., 2002; Huyghe i sar., 2005; Husak i sar., 2006a).

Potencijalni znaci ometenog razvića su takođe uočeni poređenjem putanja alometrije oblik-veličina između populacionih tipova, gde je otkrivena divergencija alometrijskih putanja (Tabela 15, Slike A18-A19). Pošto je u ovom slučaju ispitivana samo statična alometrija, trenutno nije moguće odrediti da li uočene razlike između tipova nastaju u najranijim fazama ontogenije ili u adultnom periodu. Bez obzira na to, ovaj rezultat ukazuje da je moguće da različiti mehanizmi regulišu odnos između oblika i veličine u različitim uslovima sredine. Druga mogućnost jeste da su mehanizmi koji regulišu alometriju oblika glave identični u oba tipa populacija ali da mehanizmi nisu podjednako efikasni u oba tipa. Svakako, drugo objašnjenje zvuči ubedljivije, imajući u vidu veliko slaganje obrazaca oblika na više različitih nivoa. Dalja potvrda hipoteze o narušenom razvojnog procesu kod jedinki iz urbanih populacija dolazi iz ispitivanja nivoa odstupanja od alometrijskih putanja grupe, gde je pokazano da urbane populacije pokazuju veće odstupanje od alometrijskog odnosa (Tabela A16; Slika A20). Ova odstupanja predstavljaju varijansu u obliku koja je nezavisna od veličine, što znači da veličina kao i njene posledice objašnjavaju manji stepen variranja oblika kod urbanih jedinki. Pošto se veličina i oblik generalno menjaju zajedno, alometrija je često viđena kao veoma snažan faktor integracije i faktor koji u velikoj meri može ograničiti evoluciju (Klingenberg, 2010). Međutim, poslednjih godina je otkriveno da bliske vrste mogu pokazivati različite alometrijske putanje (Adams i Nistri, 2010; Urošević i sar.,

2013), što daje dokaze da alometrija sama po sebi može evoluirati. Dalje, eksperimenti na *Drosophila* sp. pokazuju da na alometrijske odnose mogu značajno uticati sredinski faktori, kao što su ishrana i temperatura (Shingleton i sar., 2009). Takođe, pokazano je da nedostatak hormona rasta u velikoj meri može uticati na alometriju oblika lobanje kod pacova (Gonzalez i sar., 2013). Ova otkrića sugerišu da razlike u alometriji mogu biti posledica sredinskih faktora koji utiču na kompleksne razvojne putanje, direktno ili indirektno.

Sa druge strane, smanjena veličina glave koja je uočena u urbanim populacijama može biti rezultat snažnog delovanja direkcione selekcije, što može značajno smanjiti robustnost razvojnog procesa (Clarke, 1997). Na primer, razlike u karakteristikama staništa ili predatorskom pritisku mogu modifikovati selektivne pritiske što može dovesti do uočenih obrazaca veličine glave (vidi u: Kaliontzopoulou i sar., 2010). Ukoliko se modifikacija selektivnih pritisaka desila relativno nedavno, mehanizmi koji su uključeni u stabilizaciju razvojnog procesa i DS možda nisu imali dovoljno vremena da se prilagode takvoj evolucionoj promeni. Ta hipoteza bi mogla da objasni visok nivo FA u urbanim populacijama, kao i modifikacije alometrijskih putanja (Leamy i Atchley, 1984). Na žalost, najveći broj studija koje ispituju efekat specifičnih faktora na promene u alometriji proističe iz eksperimenata na organizmima koji su afirmisani kao model sistemi, poput insekata i malih sisara, a ne na gušterima. Ispitivanje uloge specifičnih faktora kao što su otrovne materije, ishrana, vlažnost ili temperatura, na alometriju oblika glave bi zahtevalo eksperimentalan pristup.

Kada se posmatraju zajedno, rezultati dobijeni u ovoj analizi korišćenjem više različitih indeksa kako bi se procenila fenotipska varijansa su u velikoj meri dosledni na više različitih hijerarhijskih nivoa i pružaju dokaze o ometenom razviću u urbanim populacijama zidnog guštera. Studije koje ispituju uticaj stresa na fenotipsku varijansu su uglavnom ograničene na jedan od ovih pokazatelja, što u velikoj meri može smanjiti njihov potencijal da uoče poremećaje u razviću ili da dokažu da su uočeni obrasci fenotipske varijanse zaista posledica mešanja sa razvojnim mehanizmima. Rezultati ovde predstavljeni pokazuju da integracija više indeksa može povećati šansu za detekciju poremećaja u razviću, i, najvažnije, proširiti naše znanje i razumevanje kako razvojni procesi koji su uključeni u regulaciju fenotipske varijanse reaguju na sredinski

stres. Dokazi koji su prikupljeni u ovoj studiji ukazuju da faktori urbanizacije imaju zaista snažan efekat na razviće oblika glave kod zidnog guštera, morfološke karakteristike koje je u velikoj meri korelisana sa različitim komponentama adaptivne vrednosti. To ukazuje da jedinke zidnog guštera koje naseljavaju urbana staništa mogu imati i sniženu adaptivnu vrednost. Buduće studije bi trebalo da kombinuju unformacije o genetičkoj varijabilnosti i efektima na fenotipske obrasce, kao i eksperimentalnu manipulaciju, kako bi se razumelo na koji način sredinski faktori povezani sa urbanizacijom utiču na razvojne puteve.

5.6. Performansa i asimetrija ekstremiteta

Suprotno očekivanjima, značajne razlike u performansi su nađene između populacija zidnog guštera ugnježdenih u tip, ali ne i između dva tipa populacija. Na osnovu toga se može zaključiti da nepovoljne sredinske prilike koje, kako je pokazano, imaju značajan uticaj na razviće (Lazić i sar., 2013; Lazić i sar., 2015), nemaju velikog uticaja (barem ne negativnog) na ovu komponentu adaptivne vrednosti: naime, jedna od urbanih populacija pokazala je najveće vrednosti performanse. Ovakvi rezultati i nisu toliko začuđujući jer je u nekim eksperimentima nađeno da pojedini teški metali i druge toksične materije ne dovode uvek do smanjenja performanse i da u nekim slučajevima, čak, dovode do njenog povećanja (Holem i sar., 2006).

Uticaj veličine tela na performansu je bio značajan, i pokazano je da jedinke sa manjom veličinom tela imaju veću performansu. Takođe, značajan je bio i efekat kondicionog indeksa pa je pokazano da jedinke sa manjim kondicionim indeksom pokazuju niže vrednosti performanse. Iako su oba efekta bila značajna, razlike u performansi između populacija su ostajale statistički značajne, što ukazuje na to da uočene razlike između populacija nisu posledica razlika u veličini tela, niti razlika u kondicionom indeksu. Dalje, pokazano je da “oblik” morfoloških osobina nema uticaja na performansu.

Prethodna istraživanja su najčešće dolazila do suprotnih rezultata. Naime, u najvećem broju studija brzina je bila pozitivno korelisana sa veličinom tela, pa su krupnije jedinke često bivale brže u odnosu na juvenilne i subadultne jedinke (Garland i Losos, 1994; Martín i López, 1995; Carrier, 1996; Irschick, 2000). Ovo je sugerisalo da

postoji veza između performanse i preživljavanja, tako da subadultne jedinke sa nižom performansom teže preživljavaju do adultnog doba. Razlozi zbog kojih su u ovoj studiji dobijeni oprečni rezultati su nejasni i trebalo bi ih u budućnosti detaljnije istražiti.

Što se tiče kondicionog indeksa, rezultati pokazuju značajan negativan uticaj na brzinu trčanja. Prethodna istraživanja su najčešće dolazila do drugačijih rezultata. Iako većina istraživanja pokazuje da je kod gravidnih ženki brzina trčanja smanjena (Shine 2003), to je retko pokazano kod jedinki sa većom masom ili kondicionim indeksom (Pe´rez-Tris i sar., 2004; Vervust i sar., 2008). Na osnovu ovde dobijenih rezultata, može se zaključiti da postoji uzajamno ograničavanje između brzine kretanja i energetske rezerve koje jedinke nakupljaju kako bi preživele zimski period mirovanja. Sličan rezultat je dobijen u istraživanju na lacertidnom gušteru *Psammodromus algirus* (Zamora-Camacho i sar., 2014). Negativna veza između performanse i kondicionog indeksa može dovesti u pitanje validnost korišćenja kondicionog indeksa kao pouzdanog pokazatelja stanja jedinke, jer se uopšteno smatra da jedinke sa većim kondicionim indeksom imaju i veću adaptivnu vrednost. Što se tiče reproduktivnog uspeha, kod ženki je to najčešće slučaj jer ženke sa većim kondicionim indeksom proizvode krupnije potomstvo čija je verovatnoća preživljavanja najčešće veća. Međutim, rezultati ove studije pokazuju da veći kondicioni indeks može imati i negativne posledice po neke komponente adaptivne vrednosti, barem kod mužjaka.

Dalje, pokazano je da asimetrija u dužini ekstremiteta utiče na performansu i to negativno. Dakle, kod jedinki sa izraženijom asimetrijom zadnjih ekstremiteta brzina trčanja je bila značajno niža, kao što je i pretpostavljeno. Slični rezultati su ranije dobijani u istraživanjima na životinjama (Garland i Freeman, 2005), uključujući i lacertidne guštere (Martín, i López, 2001). Prema Martín i López (2001), razlike u dužini ekstremiteta između desne i leve strane tela najverovatnije imaju značajan uticaj na efikasnost mišića i time dovode do smanjenja brzine trčanja. Sa druge strane, asimetrija u dužini ekstremiteta može učiniti telo nestabilnim, tako da postoji razlika u dužini iskoraka ekstremiteta sa leve i desne strane, što može dovesti do smanjenja performanse (Martín, i López, 2001). Takođe, moguće je da su asimetrija ekstremiteta i brzina trčanja indirektno povezane. Istraživanja pokazuju da nepovoljni uslovi tokom inkubacije mogu uticati na preciznost razvika morfoloških karakteristika ali i negativno

uticati na performansu, pa ovde nađena značajna povezanost može biti rezultat delovanja nepovoljnih uslova, bez da postoji direktna veza između brzine i FA.

Dalje, rezultati linearne regresije pokazuju da FA ekstremiteta opada sa rastom veličine morfološke karakteristike. Postoji više mogućih objašnjenja za ovaj rezultat. Sa jedne strane, moguće je da jedinke tokom rasta mogu “ispraviti” nivo asimetrije o čemu govori hipoteza o kompenzatornom rastu. Prema ovoj hipotezi, nivo FA može opasti tokom rasta usled kompenzatornog rasta morfološke osobine na dve strane tela (Graham i sar., 1993; Swaddle i Witter, 1994), što može ukazivati na postojanje povratne sprege između leve i desne strane tela (Swaddle i Witter, 1997). Dakle, jedinke sa izraženom asimetrijom na rođenju, mogu nivo asimetrije smanjiti kasnije u toku života tako što će više energije ulagati u razviće karakteristike na onoj strani tela na kojoj je karakteristika slabije razvijena. Svakako, to je moguće objašnjenje za ovde uočene obrasce. Sa druge strane, moguće je da jedinke koje imaju izraženu asimetriju ekstremiteta i kao što je pokazano i smanjenu performansu mogu preživljavati ređe, tako da je udeo jedinki sa izraženom asimetrijom veći u mlađim starosnim kategorijama. Kako bi se ova pitanja razjasnila neophodno je izvršiti ovakve analize ontogenetski.

Takođe, pokazano je da ne postoje razlike u nivou FA zadnjih ekstremiteta između urbanih i ruralnih sredina. Pošto se često pokazalo da stabilnost razvića može biti specifična za različite morfološke karakteristike (Lazić i sar., 2013), moguće je da nepovoljni sredinski uslovi nemaju prevelikog uticaja na stabilnost ove morfološke karakteristike, tj da je razviće zadnjih ekstremiteta otpornije na stres nego što je to slučaj kod prethodno analiziranih karakteristika. Takođe, pokazano je i da one morfološke karakteristike koje su blisko povezane sa adaptivnom vrednošću karakteriše stabilnije razviće, što može biti rezultat delovanja prirodne selekcije koja favorizuje jedinke sa stabilnim razvićem. Pošto su ekstremiteti i performansa značajne karakteristike za funkcionisanje čitavog organizma, moguće je da je njihovo razviće veoma stabilno.

Sa druge strane, moguće je da jedinke sa izraženom asimetrijom imaju kraći životni vek pa je teško uočiti razlike između adultnih jedinki. Ovo objašnjenje je takođe

verovatno, naročito imajući u vidu da jedinke sa izraženom asimetrijom pokazuju i niže brzine trčanja. Dakle, jedinke slabije performanse mogu biti podložnije predatorima i imati nižu adaptivnu vrednost, tj. prirodna selekcija može delovati tako da jedinke sa stabilnijim razvićem karakteristika bitnih za preživljavanje i reprodukciju bivaju uspešnije u preživljavanju. Naravno, ova pitanja su od velike važnosti i trebalo bi ih podrobnije ispitati. Ipak, uzorak je bio relativno mali - tek nešto više od 60 jedinki sa oko desetak jedinki po populaciji - što značajno smanjuje mogućnost detektovanja razlika u FA između populacija.

Na osnovu ovde dobijenih rezultata, može se zaključiti da uočene razlike u brzini između populacija nisu posledica veličine i oblika morfoloških osobina, relativne mase tela kao ni asimetrije u dužini ekstremiteta, ukazujući na to da su razlike u performansama između pojedinih populacija najverovatnije uslovljene razlikama u fiziologiji ili ponašanju. Takođe, utvrđeno je da veličina određenih morfoloških karakteristika, kondicioni indeks, ali i asimetrija u dužini ekstremiteta mogu imati značajan uticaj na performansu.

5.7. Kondicioni indeks

Srednje vrednosti kondicionih indeksa računatih na dva različita načina su bile snižene kod jedinki iz urbanih sredina u poređenju sa jedinkama iz ruralnih, kao što je i predviđeno. Ipak, kada je kao mera korišćen SMI, ove razlike su bile izraženije kod ženki nego kod mužjaka, što nije uočeno kada je korišćen rezidualni indeks. Zanimljivo je da je sličan obrazac uočen i kod dve filogenetski udaljene vrste guštera: Ženke, ali ne i mužjaci, su pokazale sniženje kondicionog indeksa u populacijama *Psammodromus algirus* (Amo i sar., 2007a) i *Anolis carolinensis* (Battles i sar., 2013) koje naseljavaju staništa modifikovana od strane ljudi.

Postoji nekoliko mogućih objašnjenja za uočene obrasce. Pre svega, dostupnost hrane može biti smanjena u urbanim populacijama. Sudeći po studijama urađenim na zglavkarima, urbanizacija je identifikovana kao moćan faktor koji smanjuje diverzitet ali i brojnost kod velikog broja vrsta (McIntyre, 2000; Buczkowski i Richmond, 2012; Penone i sar., 2013). Ukoliko je brojnost insekata zaista smanjena, veće smanjenje kondicionog indeksa kod ženki se može očekivati jer su mužjaci aktivniji i uopšteno

prelaze veća rastojanja pa bi trebalo i da su uspješniji u lovu. Sa druge strane, prethodna istraživanja su pokazala da jedinke iz urbanih sredina imaju manju veličinu glave (Lazić i sar., 2015), što ih može onemogućiti u hvatanju i savladavanju krupnijeg plena. Ovo smanjenje veličine glave može u većoj meri ograničiti ženke jer je poznato da ženke imaju manje glave u odnosu na mužjake (Kaliontzopoulou i sar., 2008). Takođe, smanjenje kondicionog indeksa može biti rezultat veće potrošnje energije. Jedinke koje naseljavaju urbana staništa su češće u kontaktu sa ljudima i mačkama koje doživljavaju kao predatore, što može dovesti do promena u antipredatorskom ponašanju (Amo i sar., 2006; Belasen i sar., 2014). Razlike između polova u antipredatorskom ponašanju postoje. Ženke su opreznije, i beže od predatora kada su oni udaljeniji (Amo i sar., 2007a). Na osnovu toga, moguće je da ženke koje naseljavaju urbane sredine vrše antipredatorske radnje češće u odnosu na mužjake, ali i ženke iz ruralnih sredina. Istraživanja pokazuju da često antipredatorsko ponašanje dovodi do smanjenja mase kod guštera (Amo i sar., 2007b). Takođe, ženke mogu provoditi više vremena u skrovištima a manje vremena tražeći hranu, što može dovesti do smanjenja kondicionog indeksa (Martín i López, 1999). Bez obzira na pravi uzrok, smanjenje kondicionog indeksa kod ženki može imati značajne posledice po individualnu adaptivnu vrednost i dovesti do smanjenja brojnosti populacija jer je kondicioni indeks blisko povezan sa reproduktivnim učinkom ženki (Sorci i sar., 1996; Sorci i Clobert, 1999). Takođe, pokazano je da je veličina potomstva povezana sa preživljavanjem (Uller i Olsson, 2010), i može zavisiti od kondicionog indeksa majke (Olsson i Shine, 1997), što ukazuje na moguće dugoročne posledice smanjenja kondicionog indeksa.

Razlike u kondicionom indeksu su takođe uočene između polova, kada je kao mera kondicionog indeksa korišćen SMI. Ipak, ove razlike najverovatnije predstavljaju razlike u robustnosti pre nego razlike u energetske rezervama, pošto mužjaci imaju i teži skelet i mišiće (Carretero, usmena komunikacija).

5.8 Prevalenca i intenzitet krvnih parazita

Što se tiče analize krvnih parazita, dokumentovana je velika varijabilnost u prevalenci u ovde analiziranim populacijama. U urbanim populacijama, vrednost prevalencije je iznosila od 2.5% pa sve do 100% (Tabela A28, Slika A31), dok je u

ruralnim bila znatno stabilnija, od 50% do 75%. Zbog toga, razlike između dva tipa nisu detektovane, već samo značajna razlika između populacija ugnježenih u tip. Na osnovu ovog rezultata, može se zaključiti da sredinske smetnje koje dovode do smanjenja stabilnosti razvića više morfoloških karakteristika (Lazić i sar., 2013) i stabilnosti razvića oblika glave (Lazić i sar., 2015) nemaju uticaja na prevalencu krvnih parazita. Ovaj rezultat se slaže sa rezultatima do kojih je došao Sures (2004), vršeći analizu radova na tu temu, gde je zaključeno da na prevalencu može uticati veliki broj stohastičkih faktora, i da prevalenca parazita teško može biti pouzdan indikator.

Niska prevalenca krvnih parazita u nekim od urbanih populacija može biti rezultat mnogo faktora. Za parazite koji se vektorski prenose kao što su haemogregarinae, izloženost vektorima u velikoj meri određuje prevalencu. Populacije koje su manje izložene vektorima, često imaju manje parazita, i obrnuto. Nisko prisustvo ili odsustvo vektora može biti posledica nedostatka odgovarajućih staništa ili sredinskih uslova za njihovo razviće. Takođe, niska prevalenca može biti rezultat snažne otpornosti kod urbanih jedinki. Uopšteno, struktura vegetacije i staništa je bila slična između urbanih populacija analiziranih u ovom radu. Analizirane populacije su takođe bile blizu jedna drugoj, sa razmakom od oko 2-3 kilometra i više ili manje povezane. To bi trebalo da osigura izloženost jedinki iz urbanih populacija parazitima, ali i da osigura protok gena, onemogućavajući ustanovljenje otpornih genotipova u nekim populacijama. Takođe, u godini pre uzorkovanja, primećeno je veće prisustvo ektoparazita u urbanim nego u ruralnim sredinama (Lazić et al., 2012), sugerišući da manja izloženost parazitima nije odgovorna za uočene obrasce.

Sa druge strane, kod jedinki koje su zaražene krvnim parazitima, smanjena je koncentracija hemoglobina i kapacitet za transport kiseonika (Oppliger i sar., 1996; Veiga i sar., 1998). Na brzinu trčanja takođe mogu uticati krvni paraziti (Oppliger i sar., 1996; Garrido i Pérez-Mellado, 2013a). Kada negativni efekti infekcije deluju zajedno sa sredinskim stresom, njihov zajednički efekat može drastično smanjiti preživljavanje (Marcogliese i Pietrock, 2011). Kao rezultat, inficirane jedinke mogu uginuti, što može rezultovati smanjenom prevalencom u populaciji.

Intenzitet krvnih parazita je bio povećan u urbanim populacijama u odnosu na ruralne, potvrđujući našu hipotezu (Slika A33). Ovaj rezultat je u skladu sa prethodnim istraživanjima na lacertidnim gušterima, gde je pokazano da povećani sredinski stres dovodi do smanjenja kompetencije imunog sistema i povećanja intenziteta krvnih parazita (Oppliger i sar., 1998). Ipak, pojedine studije nisu pokazale postojanje takvih odnosa kod *Podarcis vaucheri* i *Scelarcis perspicillata* (Damas-Moreira, 2013).

Postoji veliki broj sredinskih smetnji koje mogu biti odgovorne za povećan nivo intenziteta krvnih parazita. Teški metali, pesticidi, i ostali polutanti mogu negativno uticati na imunološki odgovor kod gmizavaca (Crain i Guillette, 1998), što može da kompromituje sposobnost jedinki da se bore protiv infekcija. To je naravno i moguće objašnjenje za ovde dobijene obrasce jer je povećana koncentracija benzena, policikličnih aromatičnih ugljovodonika, teških metala i perzistentnih organskih polutanata uočena u gradu Nišu (Škrbić i sar., 2002; Nikić i sar., 2009; Jovanović i sar., 2011). Opet, drugi faktori stresa mogu dovesti do povećanja nivoa kortizola kod urbanih jedinki i time dovesti do smanjenja aktivnosti imunog sistema. Međutim, studije koje ispituju uticaj različitih stresogenih faktora na imunologiju gmizavaca su retke i trebalo bi ih potvrditi u istraživanjima na vrsti *Podarcis muralis*.

Takođe, pokazano je da jedinke iz urbanih sredina imaju niži kondicioni indeks pa je moguće da nemaju dovoljno energije da održavaju energetski zahtevan imuni sistem. Ipak, pokazano je da je uticaj kondicionog indeksa na prevalencu i na intenzitet krvnih parazita bez statističke značajnosti, ukazujući na to da nedostatak energije možda nije odgovoran za povećanje intenziteta krvnih parazita. Temperaturni stres takođe može dovesti do supresije imunog sistema jedinki (Raffel i sar., 2006). Smanjen imunološki odgovor je nađen kod guštera držanih na visokim temperaturama (Zimmerman i sar., 2010). Takođe, stepen umnožavanja krvnih parazita u velikoj meri zavisi od temperature sredine u kojoj se jedinka nalazi, i najviši je između 29°C i 35°C (Oppliger i sar., 1996). Međutim, iako postoji tendencija da su temperature više u gradovima u odnosu na ruralne sredine, temperature koje su bitne jesu one koje jedinke odabiraju a ne one koje su dostupne.

Prevalenca krvnih parazita je bila viša kod većih jedinki (Slika A32) što izgleda da je čest obrazac kod guštera (Oppliger i sar., 1999; Amo i sar., 2004; Garrido i Pérez-Mellado, 2013b; ali, videti i Amo i sar., 2005; Damas-Moreira i sar., 2014). Postoji nekoliko hipoteza koje mogu objasniti ovaj obrazac. Pre svega, veće a samim tim najverovatnije i starije jedinke imaju veću šansu da nekada u toku života budu u kontaktu sa parazitima. Sa druge strane, kao što su Amo i sar. (2005) predložili, krupnije jedinke često zauzimaju optimalna mesta na kojima se na greju ili skrivaju od predatora, gde vektori koji prenose parazite mogu preći sa jedinke na jedinku.

Razlike između polova u prevalenci i intenzitetu krvnih parazita nisu nađene što ukazuje na to da nema razlika u izloženosti ili podložnosti krvnim parazitima, tj njihovim vektorima između polova. Ovi rezultati se slažu sa ranijim studijama na *P. muralis* (Amo i sar., 2005) i ostalim lacertidnim gušterima (Majláthová i sar., 2010; Ekner-Grzyb i sar., 2013).

Na kraju, rezultati ove studije pokazuju da antropogeno uznemiravanje ima značajne posledice za nutritivni status jedinki *P. muralis*. Takođe, dokazi dobijeni u ovoj studiji ukazuju na to da stres može dovesti i do značajnog povećanja intenziteta krvnih parazita, najverovatnije kao posledica smanjenog imunog odgovora kod urbanih jedinki. Buduće studije bi trebalo da ispituju efekte individualnih faktora stresa koji su povezani sa urbanizacijom na imunologiju, prevalencu i intenzitet krvnih parazita koristeći eksperimentalni pristup.

5.9. Korelacija između krvnih parazita, kondicionog indeksa i fluktuirajuće asimetrije

Rezultati dobijeni u ovoj analizi pokazuju da postoji korelacija između krvnih parazita i nivoa FA oblika glave u analiziranim populacijama zidnog guštera, gde su jedinke inficirane krvnim parazitima imale i asimetričniji oblik glave. Takođe, pokazano je i da postoji veza između FA oblika glave i kondicionog indeksa, tako da su jedinke sa manjim kondicionim indeksom pokazivale viši nivo FA.

Na osnovu dobijenih rezultata, postoje dve hipoteze koje ih mogu objasniti. Pošto je prisustvo parazita najčešće stresno po organizam, ovaj tip stresa se može

direktno preneti i na stabilnost razvića (Bonn i sar., 1996). Takođe, korelacija između SMI i FA može biti direktna, tako da neuhranjene jedinke nemaju dovoljno energije koju bi uložili u precizno razviće. Posledice uticaja krvnih parazita po zdravlje lacertidnih guštera su brojne. Tako je kod inficiranih jedinki smanjena brzina regeneracije repa (Oppliger i Clobert, 1997), smanjena brzina trčanja (Oppliger i sar., 1996; Garrido i Pérez-Mellado, 2013a), smanjeno preživljavanje zaraženih jedinki koje su u reprodukciji (Sorci i sar., 1996).

Zbog toga, moguće je da je efekat parazita na stabilnost razvića direktan, kao i efekat SMI. Naravno, u ovom slučaju teško je to tvrditi sa velikom sigurnošću jer je nepoznato u kom trenutku su jedinke zaražene parazitima i koliko dugo su zaražene jedinke bile izložene ovom tipu stresa.

Sa druge strane, uočene korelacije mogu biti rezultat identičnog odgovora na stres. Kada se jedinke razvijaju u nepovoljnim sredinskim uslovima, efikasnost imunog sistema je često smanjena pa jedinke mogu biti podložnije infekcijama. Takođe, pokazano je i da je stabilnost razvića smanjena u nepovoljnim uslovima. Imajući to u vidu, ovde uočena korelacija može biti rezultat nepovoljnih uslova sredine tako da su povećan nivo FA, smanjene vrednosti SMI, kao i povećano prisustvo parazita rezultat delovanja nepovoljnih sredinskih uslova.

Kako bi se pouzdano procenilo da li postoji direktna veza između parazita i FA, neophodni su eksperimenti u kojima bi se manipulisalo parazitima i uporedile grupe jedinki koje su izložene parazitima sa grupama ne inficiranih jedinki.

Rezultati takođe pokazuju da postoji veza između kondicionog indeksa i nivoa FA (Slika A35). I u ovom slučaju, teško je proceniti da li je povećanje nivoa FA direktna posledica nutritivnog stresa ili oba parametra variraju na sličan način u stresnim okolnostima. Rezultati na drugim organizmima pokazuju da ishrana materijama slabe kalorijske vrednosti kao i smanjen unos količine hrane, može dovesti do povećanja nivoa FA, time pokazujući njegov direktni efekat (Swaddle i Witter, 1994; Imasheva i sar., 1999a, 1999b; Ohlsson i Smith, 2001). Sa druge strane, dobijeni rezultati mogu biti posledica sličnog odgovora oba parametra na stres. Postoje brojna istraživanja koja pokazuju da jedinke izložene uticaju različitih tipova stresa gube na

masi (Harris i sar. 1998; Veen i Sivars, 2000; Stefanski, 2001). Kako bi se ovo pitanje razjasnilo, neophodni su eksperimenti u kojima bi se dostupnost hrane kontrolisala, i kasnije poređenje grupa jedinki koje su rasle pod nutritivnim stresom bi otkrilo da li postoji direktna veza između ovog tipa stresa i stabilnosti razvića.

6. ZAKLJUČCI

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

- a) Prisustvo FA i odsustvo DA i AS je uočeno u svim ovde analiziranim populacijama i za sve tri analizirane morfološke karakteristike. Urbane populacije su pokazale značajno veći nivo FA za sve tri analizirane morfološke karakteristike, sugerišući da je njihova stabilnost razvića narušena u urbanoj sredini. Razlike između polova nisu uočene. Uočena je značajna razlika u nivou FA između različitih morfoloških karakteristika što ukazuje da je stabilnost razvića specifična za svaku karakteristiku. Takođe, pokazano je da one karakteristike koje više doprinose adaptivnoj vrednosti jer imaju veliki funkcionalni značaj imaju i stabilnije razviće, što može biti posledica delovanja prirodne selekcije. Značajne korelacije su uočene između FA vrednosti koje zadržavaju informaciju o strani između femoralnih pora i subdigitalnih lamela, ukazujući na to da su ove dve karakteristike morfološki integrisane, najverovatnije usled deljenja razvojnih puteva jer se obe razvijaju na istom delu tela.
- b) Koristeći metode geometrijske morfometrije, pokazano je da je razviće glave takođe narušeno u urbanim populacijama koje su pokazale značajno veći nivo FA oblika u odnosu na ruralne. Takođe, pokazano je i da je nivo fenotipske varijanse veći u urbanim populacijama, što ukazuje da je i kanalisanost oblika glave narušena. Značajna korelacija je uočena između fenotipske varijanse unutar i između jedinki što ukazuje na to da kanalisanost i razvojna stabilnost mogu zavisiti od istih ili bar delom sličnih molekularnih mehanizama. Nivo morfološke integracije se nije razlikovao između ova dva tipa populacija. Na osnovu toga se može zaključiti da stresni faktori koji deluju u urbanim populacijama nemaju uticaja na morfološku integrisanost. Jedinke iz urbanih sredina su imale i značajno manju srednju vrednost veličine glave. Ove razlike nisu bile posledica razlika u veličini tela, jer je isti obrazac uočen i nakon što je efekat SVL uzet u obzir. Na osnovu toga može se zaključiti da jedinke iz urbanih sredina nemaju dovoljno energije koju bi uložile u rast ove važne karakteristike, ili da u urbanoj sredini rast glave prestaje u ranijim razvojnim

- periodima. Takođe, moguće je i da jedinke iz gradske sredine ulažu manje resursa u razviće glave. Bez obzira na razloge, ovo smanjenje veličine najverovatnije utiče na adaptivnu vrednost, jer glaveni region ima višestruki značaj u realizaciji važnih ekoloških zadataka.
- c) Dalje, pokazano je da između dva definisana tipa okruženja postoje značajne razlike u alometriji oblika glave. Na osnovu toga može se zaključiti i da su mehanizmi koji regulišu alometriju oblika glave narušeni u urbanim sredinama. Dodatna potvrda za to je dobijena analizom odstupanja od grupne alometrije. U ovoj analizi je pokazano da je odstupanje veće u urbanim populacijama. To znači da veličina i njene posledice objašnjavaju manji deo varijanse oblika u urbanim sredinama nego u ruralnim, dakle, urbane jedinke manje slede „zakon“ alometrije.
 - d) Značajne razlike u performansu nisu uočene između dva tipa populacija. Nađene su razlike samo između populacija koje pripadaju urbanom tipu, sugerišući da urbanizacija i stresni faktori koji su njena posledica nemaju uticaja na performansu. Takođe, nađeno je da jedinke sa izraženom asimetrijom u dužini zadnjih ekstremiteta pokazuju i niže vrednosti performanse. Zbog toga, moguće je i da jedinke sa izraženom asimetrijom ređe preživljavaju do adultnog perioda zbog čega razlike u nivou FA nisu pronađene između dva tipa populacija.
 - e) Kondicioni indeks je bio smanjen u urbanim sredinama ukazujući na to da urbane jedinke imaju manje rezervnih materija u odnosu na ruralne. Pošto su reproduktivna vrednost ali i druge komponente adaptivne vrednosti blisko povezane sa kondicionim indeksom, može se očekivati niža adaptivna vrednost u urbanim populacijama. Takođe, uočena je značajna korelacija između vrednosti kondicionog indeksa i nivoa FA oblika glave. Naime, jedinke sa nižim kondicionim indeksom su pokazivale i viši nivo FA oblika glave.
 - f) Prevalenca krvnih parazita se nije značajno razlikovala između dva tipa populacija, dok je intenzitet bio značajno veći u urbanim sredinama, najverovatnije kao posledica smanjene kompetencije imunog sistema usled delovanja stresogenih faktora. Imajući u vidu značajne negativne posledice ovih infekcija, moguće je da je smanjena prevalenca u nekim urbanim populacijama posledica bržeg uginjavanja inficiranih jedinki. Ipak, ovo pitanje treba i

eksperimentalno potvrditi. Takođe, uočena je značajna korelacija između inficiranosti krvnim parazitima i nivoa FA oblika glave. Naime, jedinke inficirane parazitima pokazivale su i viši nivo FA oblika glave. Ovaj odnos je bio izraženiji u urbanim sredinama. Ova povezanost može biti posledica direktnog uticaja parazita, jer inficirane jedinke troše velike količine energije na održavanje imunog sistema pa je moguće da nedostaje energije koja bi se utrošila na održavanje stabilnog razvića. Opet, moguće je da je značajna korelacija između ovih parametara posledica sličnog odgovora na stres oba faktora.

7. L I T E R A T U R A

Adams, D. C., Nistri, A. (2010) Ontogenetic convergence and evolution of foot morphology in European cave salamanders (Family: Plethodontidae). *BMC Evolutionary Biology*, 10: 1-10.

Adams, D. C., Otarola-Castillo, E. (2013) geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution*, 4: 393-399.

Agnew, P., Koella, J. C. (1997) Virulence, parasite mode of transmission, and host fluctuating asymmetry. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 264: 9-15.

Alberts, A. C. , Pratt N. C., Phillips, J. A. (1992) Seasonal productivity of lizard femoral glands: relationship to social dominance and androgen levels. *Physiology and Behavior*, 51: 729–733

Aleksić, I., Ljubisavljević, K. (2001) Reproductive cycle in the Common wall lizard (*Podarcis muralis*) from Belgrade. *Archives of Biological Science*, 53: 73-80.

Amaral, M. J., Bicho, R. C., Carretero, M. A., Sanchez-Hernandez, J. C., Faustino, A. M., Soares, A. M., Mann, R.M. (2012a) The use of a lacertid lizard as a model for reptile ecotoxicology studies: Part 2–Biomarkers of exposure and toxicity among pesticide exposed lizards. *Chemosphere*, 87: 765-774.

Amaral, M. J., Carretero, M. A., Bicho, R. C., Soares, A. M. V. M., Mann, R. M. (2012b) The use of a lacertid lizard as a model for reptile ecotoxicology studies: Part 1– Field demographics and morphology. *Chemosphere*, 87: 757–764. doi: 10.1016/j.chemosphere.2011.12.075.

Amat, J. A., Aguilera, E., Visser, G. H. (2007) Energetic and developmental costs of mounting an immune response in greenfinches (*Carduelis chloris*). *Ecological Research*, 22: 282-287.

Amo, L., López, P., Martín, J. (2004) Prevalence and intensity of Haemogregarinid blood parasites in a population of the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Parasitology Research*, 94: 290–293.

Amo, L., López, P., Martín, J. (2005) Prevalence and intensity of haemogregarine blood parasites and their mite vectors in the common wall lizard, *Podarcis muralis*. *Parasitology Research*, 96: 378–381.

Amo, L., López, P., Martín, J. (2006) Nature-based tourism as a form of predation risk affects body condition and health state of *Podarcis muralis* lizards. *Biological Conservation*, 131: 402-409.

Amo, L., Lopez, P., Martín, J. (2007a) Habitat deterioration affects antipredatory behavior, body condition, and parasite load of female *Psammodromus algirus* lizards. *Canadian Journal of Zoology*, 85: 743-751.

Amo, L., López, P., Martín, J. (2007b) Refuge use: a conflict between avoiding predation and losing mass in lizards. *Physiology and Behaviour*, 90: 334-343.

Andrews, R. M., Mathies, T., Warner, D. A. (2000) Effect of incubation temperature on morphology, growth, and survival of juvenile *Sceloporus undulatus*. *Herpetological Monographs*, 14: 420-431.

Armbruster, P., Reed, D. H. (2005) Inbreeding depression in benign and stressful environments. *Heredity*, 95: 235-242.

Arnold, E. N. (2004) Overview of morphological evolution and radiation in the Lacertidae. In: Pérez-Mellado V., Rieira V., Perera A. (Eds). *The Biology of Lacertid lizards. Evolutionary and Ecological Perspectives*. Menorca: Institut Menorquí d'Estudis, Recerca. pp. 11–36.

Badyaev, A. V. (2004) Integration and modularity in the evolution of sexual ornaments: an overlooked perspective. In: Pigliucci, M., Preston K. (Eds). *Phenotypic integration: the evolutionary biology of complex phenotypes*. Oxford University Press. pp. 50–79.

Badyaev, A. V. (2005a) Role of stress in evolution: from individual adaptability to evolutionary adaptation. In: Hallgrímsson, B., Hall B.K. (Eds). *Variation: A central concept in biology*. New York: Elsevier Academic Press. pp. 277–302.

Badyaev, A. V. (2005b) Stress-induced variation in evolution: from behavioural plasticity to genetic assimilation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272: 877-886.

Badyaev, A. V., Foresman, K. R. 2000. Extreme environmental change and evolution: stress-induced morphological variation is strongly concordant with patterns of evolutionary divergence in shrew mandibles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267: 371-377.

Badyaev, A. V., Foresman, K. R. (2004) Evolution of Morphological Integration. I. Functional Units Channel Stress-Induced Variation in Shrew Mandibles. *The American Naturalist*, 163: 868-879.

Badyaev, A. V., Foresman, K. R., Young, R. L. (2005) Evolution of Morphological Integration: Developmental Accommodation of Stress-Induced Variation. *The American Naturalist*, 166: 382-395.

Băncilă, R., Van Gelder, I., Rotteveel, E., Loman, J., Arntzen, J. W., (2010) Fluctuating asymmetry is a function of population isolation in island lizards. *Journal of Zoology*, 282: 266-275.

Barahona, F., Barbadillo, L. J. (1998) Inter- and intraspecific variation in the post-natal skull of some lacertid lizards. *Journal of Zoology*, 245: 393-405.

Barber, J. R., Crooks, K. R., Fristrup, K. M. (2010) The costs of chronic noise exposure for terrestrial organisms. *Trends in Ecology and Evolution*, 25: 180-189.

Battles, A. C., Whittle, T. K., Stehle, C. M., Johnson, M. A. (2013) Effects of human land use on prey availability and body condition in the green anole lizard, *Anolis carolinensis*. *Herpetological Conservation and Biology*, 8: 16-26.

Bauwens, D., Garland, T., Castilla, A.M., Van Damme, R., 1995. Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological and behavioral covariation. *Evolution*, 49: 848–863.

Beani, L., Dallai, R., Mercati, D., Cappa, F., Giusti, F., Manfredini, F. (2011) When a parasite breaks all the rules of a colony: morphology and fate of wasps infected by a strepsipteran endoparasite. *Animal Behaviour*, 82: 1305-1312.

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. doi: 10.1016/j.ecolind.2013.02.024.

Bellairs, Ad'A., Kamal, A. M. (1981) The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles. In: Gans, C., Parsons, T.S. (Eds) *Biology of the Reptilia*, Vol. 11: Morphology F. London: Academic Press. pp. 1-263.

Bergman, A., Siegal, M. L. (2003) Evolutionary capacitance as a general feature of complex gene networks. *Nature*, 424: 549-552.

Bijlsma, R., Loeschcke, V. (2005) Environmental stress, adaptation and evolution: an overview. *Journal of Evolutionary Biology*. 18: 744-749.

Bize, P., Roulin, A., Richner, H., (2004) Parasitism, developmental plasticity and bilateral asymmetry of wing feathers in Alpine swift (*Apus melba*) nestlings. *Oikos*, 106: 317–323.

Blas, J., Bortolotti, G. R., Tella, J. L., Baos, R., Marchant, T. A. (2007) Stress response during development predicts fitness in a wild, long lived vertebrate. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 104: 8880–8884. doi: 10.1073/pnas.0700232104

Blumstein, D. T. (2006) Developing an evolutionary ecology of fear: how life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds. *Animal Behavior*, 71: 389–399

Böhm, M., Collen, B., Baillie, J. E., Bowles, P., Chanson, J., et al. (2013) The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation*, 157: 372–385.

Böhme, W., Pérez-Mellado, V., Cheylan, M., Nettmann, H. K., Krecsák, L., Sterijovski, B., Schmidt, B., Lymberakis, P., Podloucky, R., Sindaco, R., Avci, A. (2009) *Podarcis muralis*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 13 September 2014.

Bonn, A., Gasse, M., Rolff, J., Martens, A. (1996) Increased fluctuating asymmetry in the damselfly *Coenagrion puella* is correlated with ectoparasitic water mites: implications for fluctuating asymmetry theory. *Oecologia*, 108: 596–598. doi: 10.1007/bf00329031.

Bookstein, F. L. (1997) *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press.

Brakefield, P. M. (1997). Phenotypic plasticity and fluctuating asymmetry as responses to environmental stress in the butterfly *Bicyclus anynana*. In: Bijlsma, R., Loeschcke, V. (Eds). *Environmental stress, adaptation and evolution*. Birkhäuser Basel. pp. 65-78.

Braña, F., Ji, X. (2000) Influence of incubation temperature on morphology, locomotor performance, and early growth of hatchling wall lizards (*Podarcis muralis*). *Journal of Experimental Zoology*, 286: 422–433.

Brana, F., Ji, X. (2007) The selective basis for increased egg retention: early incubation temperature determines hatchling phenotype in wall lizards (*Podarcis muralis*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 92: 441-447.

Breno, M., Leirs, H., Van Dongen, S. (2011) No relationship between canalization and developmental stability of the skull in a natural population of *Mastomys natalensis* (Rodentia: Muridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 104: 207-216.

Breuker, C. J., Patterson, J. S., Klingenberg, C. P. (2006) A single basis for developmental buffering of *Drosophila* wing shape. *PLoS one*, 1: e7.

Brown, C. R., Brown, M. B. (2002) Ectoparasites cause increased bilateral asymmetry of naturally selected traits in a colonial bird. *Journal of Evolutionary Biology*, 15: 1067–1075.

Brown, M. L., Murphy, B. R. (1991) Relationship of relative weight (W_r) to proximate composition of juvenile striped bass and hybrid striped bass. *Transactions of the American Fisheries Society*, 120: 509–18.

Bruner, E., Constantini, D. (2007) Head morphological variation in *Podarcis muralis* and *Podarcis sicula*: a landmark-based approach. *Amphibia-Reptilia*, 28: 566–573.

Bruner, E., Constantini, D., Fanfani, A., Dell’Omo, G. (2005) Morphological variation and sexual dimorphism of the cephalic scales in *Lacerta bilineata*. *Acta Zoologica*, 86: 245–254.

Bubliy, O. A., Loeschcke, V., Imasheva, A. G. (2000) Effect of stressful and nonstressful growth temperatures on variation of sternopleural bristle number in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 54: 1444-1449.

Buczowski, G., Richmond, D. S. (2012) The effect of urbanization on ant abundance and diversity: a temporal examination of factors affecting biodiversity. *PloS one*, 7:e41729

Careau, V., Buttemer, W. A., Buchanan, K. L. (2014) Early-Developmental Stress, Repeatability, and Canalization in a Suite of Physiological and Behavioral Traits in Female Zebra Finches. *Integrative and Comparative Biology*, 54: 539-54.

Carretero, M. A., Llorente, G. A. (1993) Morfometría en una comunidad de lacértidos mediterráneos, y su relación con la ecología. *Historia Animalium*, 2: 77-99.

Carrier, D. (1996) Ontogenetic limits on locomotor performance. *Physiological Zoology*, 69: 467–488.

Carter, A. J. R., Weier, T. M., Houle, D. (2009) The effect of inbreeding on fluctuating asymmetry of wing veins in two laboratory strains of *Drosophila melanogaster*. *Heredity*, 102: 563-572.

Clarke, G. M. (1993) The genetic basis of developmental stability. I. Relationships between stability, heterozygosity and genomic coadaptation. *Genetica*, 89: 15-23.

Clarke, G. M. (1995a) Relationships between developmental stability and fitness: Application for conservation biology. *Conservation Biology*, 9: 18–24. doi: 10.1046/j.1523-1739.1995.09010018.x

Clarke, G. M. (1995b) Relationships between fluctuating asymmetry and fitness: how good is the evidence? *Pacific Conservation Biology*, 2: 146-149.

Clarke, G. M. (1997) The genetic and molecular basis of developmental stability: the *Lucilia* story. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 89-91.

Clarke, G. M. (1998a) Developmental stability and fitness: the evidence is not quite so clear. *The American Naturalist*, 152: 762–766. doi: 10.1086/286207

Clarke, G. M. (1998b) The genetic basis of developmental stability, V. Inter- and intra-individual character variation. *Heredity*, 80: 562– 567.

Clarke, G. M., Brand, G. W., Whitten, M. J. (1986) Fluctuating asymmetry: a technique for measuring developmental stress caused by inbreeding. *Australian Journal of Biological Science*, 39: 145–154.

Clobert, J., Oppliger, A., Sorci, G., Ernande, B., Swallow, J. G., Garland, T. J. R. (2000) Trade-offs in phenotypic traits: endurance at birth, growth, survival, predation and susceptibility to parasitism in a lizard, *Lacerta vivipara*. *Functional Ecology*, 14: 675-684.

Conti, M. E., Tudino, M., Stripeikis, J., Cecchetti, G. (2004) Heavy metal accumulation in the lichen *Evernia prunastri* transplanted at urban, rural and industrial sites in central Italy. *Journal of Atmospheric Chemistry*, 49: 83-94.

Cooper, W. E. J. R. (2004) Adaptive chemosensory behavior by lacertids lizards. In: Pérez-Mellado, V., Rieira, V., Perera, A., (Eds). The Biology of Lacertid lizards. Evolutionary and Ecological Perspectives. Menorca: Institut Menorquí d' Estudis, Recerca. pp. 83-118.

Costantini, D., Lapresa Alonso, M., Moazen, M., Bruner, E. (2009) The relationship between cephalic scales and bones in lizards: a preliminary microtomographic survey on three lacertid species. *The Anatomical Record*, 293: 183-194.

Crain, D. A., Guillette, L. J. Jr. (1998) Reptiles as models of contaminant-induced endocrine disruption. *Animal Reproduction Science*, 53: 77-86.

Crane, P., Kinzig, A. (2005) Nature in the metropolis. *Science*. 308: 1225-1225

Crnobrnja-Isailović, J. (1997) Biogeografske, genetičke i morfološke karakteristike guštera (Lacertilia) oblasti Skadarskog jezera. Doktorska disertacija. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu.

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. doi: 10.1163/1568538054253500

Crnobrnja-Isailović, J., Milojković, D., Macura, B. Vodozemci i gmizavci Đerdapa. In press.

Damas-Moreira, I. (2013) Fitness effects of *Hepatozoon* blood parasites in selected lizard species. MSc thesis. University of Porto.

Damas-Moreira, I., Harris, D. J., Rosado, D., Tavares, I., Maia, J. P., Salvi, D., Perera, A. (2014) Consequences of haemogregarine infection on the escape distance in the lacertid lizard, *Podarcis vaucheri*. *Acta Herpetologica*, 9: 119-123.

Daszak, P., Cunningham, A. A., Hyatt, A. D. (2001) Anthropogenic environmental change and the emergence of infectious diseases in wildlife. *Acta Tropica*, 78: 103-116.

Debat, V., David, P. (2001) Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 555-561.

Debat, V., David, J. R. (2002) Analysing phenotypic variation: when old-fashioned means up-to-date. *Journal of Biosciences*, 27: 191-193.

Debat, V., Alibert, P., David, P., Paradis, E., Auffray, J. C. (2000). Independence between developmental stability and canalization in the skull of the house mouse. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267: 423-430.

Debat, V., Milton, C. C., Rutherford, S., Klingenberg, C. P., & Hoffmann, A. A. (2006). Hsp90 and the quantitative variation of wing shape in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 60: 2529-2538.

DiBattista, J. D. (2008) Patterns of genetic variation in anthropogenically impacted populations. *Conservation Genetics*, 9: 141-156.

Djordjević, A. (2008) Qualitative and Quantitative Air Quality Evaluation in the city of Niš. Belgrade: Endowment Adrejević.

Dongen, S. V. (2006) Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: past, present and future. *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 1727–1743. doi: 10.1111/j.1420-9101.2006.01175.x

Doyle, W. J., Kelley, C., Siegel, M. I. (1977) The effects of audiogenic stress on the growth of long bones in the laboratory rat (*Rattus norvegicus*). *Growth*, 41: 183–189.

Dučić, V., Radovanović, M. (2005) The climate of Serbia. Belgrade: Zavod za udžbenike i nastavna sredstva.

DuRant, S. E. 2006. Sublethal effects of an acetylcholinesterase-inhibiting pesticide on fitness-related traits in the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*). Master's Thesis. Virginia Polytechnic Institute and State University.

DuRant, S. E., Hopkins, W. A., Talent, L. G. (2007) Impaired terrestrial and arboreal locomotor performance in the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*) after exposure to an AChE-inhibiting pesticide. *Environmental Pollution*, 149: 18-24.

Dorđević, A. V., Živković, N. V., Mihajlović, E. R., Radosavljević, J. M., Raos, M. T., et al. (2011) The effect of pollutant emission from district heating systems on the correlation between air quality and health risk. *Thermal Science*, 15: 293-31079.

Eeva, T., Tanhuanpää, S., Råbergh, C., Airaksinen, S., Nikinmaa, M., et al. (2000) Biomarkers and fluctuating asymmetry as indicators of pollution-induced stress in two hole-nesting passerines. *Functional Ecology*, 14: 235–243. doi: 10.1046/j.1365-2435.2000.00406.x.

Ekner-Grzyb, A., Sajkowska, Z., Dudek, K., Gawalek, M., Skórka, P., Tryjanowski, P. (2013) Locomotor performance of sand lizards (*Lacerta agilis*): effects of predatory pressure and parasite load. *Acta Ethologica*, 16: 173-179.

Elphick, M. J., Shine, R. (1998) Longterm effects of incubation temperatures on the morphology and locomotor performance of hatchling lizards (*Bassiana duperreyi*, Scincidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 63: 429-447.

Escoufier, Y. (1973) Le traitement des variables vectorielles. *Biometrics*, 29: 751-760.

Fox, C. W., Reed, D. H. (2011) Inbreeding depression increases with environmental stress: An experimental study and meta-analysis. *Evolution*, 65: 246-258.

French, S. S., Johnston, G. I. H., Moore, M. C. (2007) Immune activity suppresses reproduction in food-limited female tree lizards *Urosaurus ornatus*. *Functional Ecology*, 21: 1115-1122.

García-Muñoz, E., Sillero, N. (2010) Two new types of noose for capturing herps. *Acta Herpetologica*, 5: 259-264.

Garland, T. Jr., Losos, J. B. (1994) Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. In: Wainwright, P.C., Reilly, S.M. (Eds). *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press. pp. 240–302.

Garland, T., Freeman, P. W. (2005) Selective breeding for high endurance running increases hindlimb symmetry. *Evolution*, 59: 1851-1854.

Garrido, M., Pérez-Mellado, V. (2013a) Sprint speed is related to blood parasites, but not to ectoparasites, in an insular population of lacertid lizards. *Canadian Journal of Zoology*, 92: 67-72.

Garrido, M., Pérez-Mellado, V. (2013b) Prevalence and intensity of blood parasites in insular lizards. *Zoologischer Anzeiger*, 252: 588-592.

Gherghel, I., Strugariu, A., Sahlean, T. C., Zamfirescu, O. (2009) Anthropogenic impact or anthropogenic accommodation? Distribution range expansion of the common wall lizard (*Podarcis muralis*) by means of artificial habitats in the north-eastern limits of its distribution range. *Acta Herpetologica*, 4: 183-189.

Gibson, G., Wagner, G. (2000) Canalization in evolutionary genetics: a stabilizing theory? *Bioessays*, 22: 372-380.

Gibson, G., Dworkin, I. (2004) Uncovering cryptic genetic variation. *Nature Reviews Genetics*, 5: 681–690.

Gibson, G., van Helden, S. (1997) Is function of the *Drosophila* homeotic gene *Ultrabithorax* canalized? *Genetics*, 147: 1155-1168.

Glossip, D., Losos, J. B. (1997) Ecological correlates of number of subdigital lamellae in anoles. *Herpetologica*, 53: 192-199.

Gomendio, M., Cassinello, J., Roldan, E. R. S. (2000) A comparative study of ejaculate traits in three endangered ungulates with different levels of inbreeding: fluctuating asymmetry as an indicator of reproductive and genetic stress. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267: 875–882. doi: 10.1098/rspb.2000.1084.

Gómez, A., Font, E., Desfilis, E. (1993) Chemoreception in the Lacertidae: exploration and conspecific discrimination in the Spanish wall lizard, *Podarcis hispanica*. In: Valakos, E.D., Böhme, W., Pérez-Mellado, V., Maragou, P. (Eds). *Lacertids of the Mediterranean Region*. Athens: Hellenic Zoological Society. pp. 213-230.

Gonzalez, P. N., Oyhenart, E. E., Hallgrímsson, B. (2011a) Effects of environmental perturbations during postnatal development on the phenotypic integration of the skull. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 316: 547-561.

Gonzalez, P. N., Hallgrímsson, B., Oyhenart, E. E. (2011b) Developmental plasticity in covariance structure of the skull: effects of prenatal stress. *Journal of Anatomy*, 218: 243-57.

Gonzalez, P. N., Kristensen, E., Morck, D. W., Boyd, S., Hallgrímsson, B. (2013) Effects of growth hormone on the ontogenetic allometry of craniofacial bones. *Evolution and Development*, 15: 133-145.

Gould, S. J. (1966) Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews*, 41: 587-640.

Graham, J. H., Freeman, D. C., Emlen, J. M. (1993) Antisymmetry, directional asymmetry, and dynamic morphogenesis. *Genetica*, 89: 121–137.

Groenendijk, D., Zeinstra, L. W., Postma, J. F. (1998) Fluctuating asymmetry and mentum gaps in populations of the midge *Chironomus riparius* (Diptera: Chironomidae) from a metal-contaminated river. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 17: 1999-2005.

Gvoždík, L., Van Damme, R. (2003) Evolutionary maintenance of sexual dimorphism in head size in the lizard *Zootoca vivipara*: a test of two hypotheses. *Journal of Zoology*, 259: 7-13.

Hallgrímsson, B., Willmore, K., Hall, B. K. (2002) Canalization, developmental stability, and morphological integration in primate limbs. *American Journal of Physical Anthropology*, 119: 131-158.

Hardersen, S. (2000) The role of behavioural ecology of damselflies in the use of fluctuating asymmetry as a bioindicator of water pollution. *Ecological Entomology*, 25: 45–53. doi: 10.1046/j.1365-2311.2000.00204.x

Hardersen, S., Wratten, S. D. (1998) The effects of carbaryl exposure of the penultimate larval instars of *Xathocnemis zealandica* on emergence and fluctuating asymmetry. *Ecotoxicology*, 7: 297-304.

Harris, R. B., Zhou, J., Youngblood, B. D., Rybkin, I. I., Smagin, G. N., Ryan, D. H. (1998) Effect of repeated stress on body weight and body composition of rats fed low-and high-fat diets. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 275: R1928-R1938.

Herrel, A., Aerts, P., Fret, J., De Vree, F. (1999) Morphology of the feeding system in agamid lizards: ecological correlates. *Anatomical Record*, 254: 496-507.

Herrel, A., de Grauw, E., Lemos-Espinal, J. A. (2001a) Head shape and bite performance in xenosaurid lizards. *Journal of Experimental Zoology*, 290: 101-107.

Herrel, A., Van Damme, R., Vanhooydonck, B., De Vree, F. (2001b) The implications of bite performance for diet in two species of lacertid lizards. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 662-670.

Hoffmann, A. A., Parsons, P. A. (1997) Extreme environmental change and evolution. Cambridge University Press.

Hoffmann, A. A., Hercus, M. J. (2000) Environmental stress as an evolutionary force. *Bioscience*, 50: 217-226.

Hoffmann, A. A., Woods, R. (2001) Trait variability and stress: canalization, developmental stability and the need for a broad approach. *Ecology Letters*, 4: 97-101.

Holem, R. R., Hopkins, W. A., Talent, L. G. (2006) Effect of acute exposure to malathion and lead on sprint performance of the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*). *Archives of environmental contamination and toxicology*, 51: 111-116.

Holem, R. R., Hopkins, W. A., Talent, L. G. (2008) Effects of repeated exposure to malathion on growth, food consumption, and locomotor performance of the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*). *Environmental pollution*, 152: 92-98.

Hosken, D. J., Blanckenhorn, W. U., Ward, P. I. (2000) Developmental stability in yellow dung flies (*Scathophaga stercoraria*): fluctuating asymmetry, heterozygosity and environmental stress. *Journal of Evolutionary Biology*, 13: 919-926.

Hughes, J. B., Daily, G. C., Ehrlich, P. R. (1997) Population diversity: its extent and extinction. *Science*, 278: 689–6923. doi: 10.1126/science.278.5338.689.

Husak, J. F., Lappin, A. K., Fox, S. F., Lemos-Espinal, J. A. (2006a) Bite-force performance predicts dominance in male venerable collared lizards (*Crotaphytus antiquus*). *Copeia*, 2006: 301-306.

Husak, J. F., Fox, S. F., Lovern, N. B., Van Den Bussche, R. A. (2006b) Faster lizards sire more offspring: sexual selection on whole-animal performance. *Evolution*, 60: 2122-2130.

Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Scheers, H., Molina-Borja, M., Van Damme, R. (2005) Morphology, performance and fighting capacity in male lizards, *Gallotia galloti*. *Functional Ecology*, 19: 800-807.

Imasheva, A. G., Loeschcke, V., Zhivotovsky, L. A., Lazebny, O. E. (1997). Effects of extreme temperatures on phenotypic variation and developmental stability in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila buzzatii*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 61: 117-126.

Imasheva, A. G., Loeschke, V., Zhivotovsky, L. A., Lazebny, O. E. (1998) Stress temperatures and quantitative variation in *Drosophila melanogaster*. *Heredity*, 81: 246-253.

Imasheva, A. G., Bosenko, D. V., Bubli, O. A. (1999a) Variation in morphological traits of *Drosophila melanogaster* (fruit fly) under nutritional stress. *Heredity*, 82: 187-192.

Imasheva, A. G., Bosenko, D. V., Bubli, O. A., Lazebny, O. E. (1999b) Effect of three types of ecological stress on the variability of morphological traits in *Drosophila melanogaster*. *Genetika*, 35: 1379-1385.

Innovision Systems Inc. (2007) Maxmate: motion analysis toolbox for excel, v. 3.6. Columbiaville, Michigan: Innovision Systems Inc.

Innovision Systems Inc. (2009) Maxtraq 2D: video based tracking software, v. 2.13. Columbiaville, Michigan: Innovision Systems Inc.

Irschick, D. J. (2000) Effects of behavior and ontogeny on the locomotor performance of a West Indian lizard *Anolis lineatopus*. *Functional Ecology*, 14: 438–444.

Ivanović, R., Martić-Bursać, N., Ivanović, M., Nikolić, M. (2011) Thermal characteristics of air of the basin of Nis for the purpose of quicker economic development. *Glasnik Srpskog geografskog drustva*, 91: 83-98.

Jakob, E. M., Marshall, S. D., Uetz, G. W. (1996) Estimating fitness a comparison of body condition indices. *Oikos*, 77: 61-67.

Jelliffe, D. B., Jelliffe, E. F. (1979) Underappreciated pioneers. Quetelet: man and index. *The American Journal of Clinical Nutrition*, 32: 2519–21.

Ji, X., Qiu, Q. B., Diong, C. H. (2002) Influence of incubation temperature on hatching success, energy expenditure for embryonic development, and size and morphology of hatchlings in the oriental garden lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae). *Journal of Experimental Zoology*, 292: 649–659. doi: 10.1002/jez.10101

Jovanović, B., Mihaljev, Ž., Maletin, S., Palić, D. (2011) Assessment of heavy metal load in chub liver (Cyprinidae–*Leuciscus cephalus*) from the Nišava River (Serbia). *Biologica Nyssana*, 2: 1-7.

Kaliontzopoulou, A. 2011. Geometric morphometrics in herpetology: modern tools for enhancing the study of morphological variation. *Basic and Applied Herpetology*, 25: 5-32.

Kaliontzopoulou, A., Bandeira, V., Carretero, M. A. (2013). Sexual dimorphism in locomotor performance and its relation to morphology in wall lizards (*Podarcis bocagei*). *Journal of Zoology*, 289: 294-302.

Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A., Llorente, G. A. (2007) Multivariate and geometric morphometrics in the analysis of sexual dimorphism variation in *Podarcis* lizards. *Journal of Morphology*, 268: 152-165.

Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A., Llorente, G. A. (2008) Head shape allometry and proximate causes of head sexual dimorphism in *Podarcis* lizards: joining linear and geometric morphometrics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93: 111-124.

Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A., Llorente, G. A. (2010b) Sexual dimorphism in traits related to locomotion: ontogenetic patterns of variation in *Podarcis* wall lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99: 530–543.

Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A., Llorente, G. A. (2010a) Intraspecific ecomorphological variation: linear and geometric morphometrics reveal habitat-related patterns within *Podarcis bocagei* wall lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, 23: 1234–1244.

Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A., Llorente, G. A. (2012) Morphology of the *Podarcis* wall lizards (Squamata: Lacertidae) from the Iberian Peninsula and North Africa: patterns of variation in a putative cryptic species complex. *Zoological Journal of the Linnean Society – London*, 164: 173–193.

Kleinow, K., Baker, J., Nichols, J., Gobas, F., Parkerton, T., et al. (1999) Exposure, uptake, and disposition of chemicals in reproductive and developmental stages of selected oviparous vertebrates. In: Di Giulio, R.T., Tillitt, T., (Eds). Reproductive and developmental effects of contaminants in oviparous vertebrates. Pensacola: SETAC Press. pp. 9-112.

Klingenberg, C. P. (1996) Multivariate allometry. In Marcus, L.F. (Ed). Advances in morphometrics. Springer US. pp. 23-49.

Klingenberg, C. P. (2003a) A developmental perspective on developmental instability: theory, models and mechanisms. In: Polak, M. (Ed). Developmental instability: causes and consequences. Oxford University Press. pp. 14-34.

Klingenberg, C. P. (2003b) Developmental instability as a research tool: using patterns of fluctuating asymmetry to infer the developmental origins of morphological integration. In: Polak, M. (Ed). Developmental instability: causes and consequences. Oxford University Press. pp. 427-442.

Klingenberg, C. P. (2008) Morphological integration and developmental modularity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39: 115-132.

Klingenberg, C. P. (2009) Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a-priori hypotheses. *Evolution and Development*, 11: 405-421.

Klingenberg, C. P. (2010) Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. *Nature Reviews Genetics*, 11: 623-635.

Klingenberg, C. P. (2014) Studying morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369: 20130249.

Klingenberg, C. P., Zimmermann, M. (1992) Static, ontogenetic, and evolutionary allometry: a multivariate comparison in nine species of water striders. *The American Naturalist*, 140: 601-620.

Klingenberg, C. P., McIntyre, G. S. (1998) Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods. *Evolution*, 52: 1363-1375.

Klingenberg, C. P., Nijhout, H. F. (1999) Genetics of fluctuating asymmetry: a developmental model of developmental instability. *Evolution*, 53: 358-375.

Klingenberg, C. P., Zaklan, S. D. (2000) Morphological integration between developmental compartments in the *Drosophila* wing. *Evolution*, 54: 1273-1285.

Klingenberg, C. P., Barluenga, M., Meyer, A. (2002) Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution*, 56: 1909-1920.

Klingenberg, C. P., Mebus, K., Auffray, J. C. (2003) Developmental integration in a complex morphological structure: how distinct are the modules in the mouse mandible? *Evolution and Development*, 5: 522–531.

Klingenberg, C. P., Badyaev, A. V., Sowry, S. M., Beckwith, N. J. (2001) Inferring developmental modularity from morphological integration: analysis of individual variation and asymmetry in bumblebee wings. *The American Naturalist*, 157: 11-23.

Knierim, U., Van Dongen, S., Forkman, B., Tuytens, F. A. M., Špinka, M., Campo, J. L., Weissengruber, G. E. (2007) Fluctuating asymmetry as an animal welfare indicator—A review of methodology and validity. *Physiology and Behavior*, 92: 398–421. doi: 10.1016/j.physbeh.2007.02.014.

Kozlov, M. V., Wilsey, B. J., Koricheva, J., Haukioja, E. (1996) Fluctuating asymmetry of birch leaves increases under pollution impact. *Journal of Applied Ecology*, 33: 1489–1495. doi: 10.2307/2404787.

Kristensen, T. N., Pertoldi, C., Andersen, D. H., Loeschcke, V. (2003) The use of fluctuating asymmetry and phenotypic variability as indicators of developmental instability: a test of a new method employing clonal organisms and high temperature stress. *Evolutionary Ecology Research*, 5: 53-68.

Kurbalija, Z., Stamenković-Radak, M., Pertoldi, C., Andjelković, M. (2010) Outbreeding causes developmental instability in *Drosophila subobscura*. *Evolutionary Ecology*, 24: 839–864. doi: 10.1007/s10682-009-9342-0.

Lafferty, K. D. (1997) Environmental parasitology: What can parasites tell us about human impacts on the environment? *Parasitology Today*, 13: 251–255.

Lafferty, K. D., Holt, R. D. (2003) How should environmental stress affect the population dynamics of disease? *Ecology Letters*, 6: 654-664.

Lafferty, K. D., Kuris, A. M. (1999) How environmental stress affects the impacts of parasites. *Limnology and Oceanography*, 44: 925-931.

Lailvaux, S.P., Irschick, D.J. (2006) A functional perspective on sexual selection: insights and future prospects. *Animal Behavior*, 72: 263–273.

Lazić, M. M., Carretero, M. A., Mihailov-Krstev, T., Lazarevic-Macanović, M., Krstić, N., Crnobrnja-Isailović, J. (2012) Incidence patterns of ectodermic lesions in wild populations of Common Wall Lizard (*Podarcis muralis*). *Amphibia-Reptilia*, 33: 327-336.

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.

Lazić, M. M., M. A. Carretero, J. Crnobrnja-Isailović and A. Kaliontzopoulou. (2014) Data from: Effects of environmental disturbance on phenotypic variation: an integrated assessment of canalization, developmental stability, modularity and allometry in lizard head shape. *Dryad Digital Repository*. <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.9jq7j>

Lazić, M. M., Carretero, M. A., Crnobrnja-Isailović, J., Kaliontzopoulou, A. (2015) Effects of environmental disturbance on phenotypic variation: an integrated assessment of canalization, developmental stability, modularity and allometry in lizard head shape. *The American Naturalist*, 185: 44-58.

Le Galliard, J. F., Clobert, J., Ferrière, R. (2004) Physical performance and Darwinian fitness in lizards. *Nature*, 432: 502-505.

Leamy, L. (1984) Morphometric studies in inbred and hybrid house mice. V. Directional and fluctuating asymmetry. *The American Naturalist*, 123: 579-593.

Leamy, L., Atchley, W. (1984) Directional selection and developmental stability: evidence from fluctuating asymmetry of morphometric characters in rats. *Growth*, 49: 8-18.

Leamy, L. J., Klingenberg, C. P. (2005) The genetics and evolution of fluctuating asymmetry. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 1-21.

Legendre, P. (2011) lmodel2: Model II Regression. R package version 1.7-0. URL. <http://CRAN.R-project.org/package=lmodel2>.

Lens, L., Van Dongen, S., Kark, S., Matthysen, E. (2002a) Fluctuating asymmetry as an indicator of fitness: can we bridge the gap between studies? *Biological Reviews*, 77: 27-38. doi: 10.1017/s1464793101005796.

Lens, L., Van Dongen, S., Matthysen, E. (2002b) Fluctuating asymmetry as an early warning system in the critically endangered taita thrush. *Conservation Biology*, 16: 479-487. doi: 10.1046/j.1523-1739.2002.00516.x

Leung, B., Knopper, L., Mineau, P. (2001) A critical assessment of the utility of fluctuating asymmetry as a bioindicator of anthropogenic stress. In: Polak, M. (Ed). *Developmental Instability: Causes and Consequences*. Oxford: Oxford University Press. pp. 415-426.

Lima, A., Kaliontzopoulou A., Carretero, M. A. (2008) Assessing asymmetry patterns in *Podarcis bocagei* and *P. carbonelli*. 6th Symposium on the Lacertids of the Mediterranean Basin, 23-27 June, 2008, Mythimna Lesvos, Greece. p 32.

Longcore, T., Rich, C. (2004) Ecological light pollution. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2: 191-198.

López, P., Martín, J. (2002) Locomotor capacity and dominance in male lizards *Lacerta monticola*: a trade-off between survival and reproductive success? *Biological Journal of the Linnean Society*, 77: 201–209. doi: 10.1046/j.1095-8312.2002.00103.x.

Losos, J. B., Creer, D. A., Glossip, D., Goellner, R., Hampton, A., Roberts, G., Haskell, N., Taylor, P., Ettlign, J. (2000) Evolutionary implications of phenotypic plasticity in the hindlimb of the lizard *Anolis sagrei*. *Evolution*, 54: 301–305. doi: 10.1111/j.0014-3820.2000.tb00032.x

Ljubisavljević, K., Urošević, A., Aleksić, I., Ivanović, A. (2010) Sexual dimorphism of skull shape in a lacertid lizard species (*Podarcis spp.*, *Dalmatolacerta sp.*, *Dinarolacerta sp.*) revealed by geometric morphometrics. *Zoology*, 113: 168-174.

Ljubisavljević, K., Polović, L., Urošević, A., Ivanović, A.. (2011) Patterns of morphological variation in the skull and cephalic scales of the lacertid lizard *Algyroides nigropunctatus*. *Herpetological Journal*, 21: 65-72.

Majláthová, V., Majláth, I., Haklová, B., Hromada, M., Ekner, A., Antczak, M., Tryjanowski, P. (2010) Blood parasites in two co-existing species of lizards (*Zootoca vivipara* and *Lacerta agilis*). *Parastology Research*, 107: 1121-1127.

Manly, B. F. J. (1991) *Randomization and Monte Carlo Methods in Biology*. Chapman and Hall. London.

Mantel, N. (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27: 209-220.

Marco, A., Hidalgo-Vila, J., Díaz-Paniagua, C. (2004a) Toxic effects of ammonium nitrate fertilizer on flexible-shelled lizard eggs. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 73: 125-131.

Marco, A., López-Vicente, M., Pérez-Mellado, V. (2004b) Arsenic uptake by reptile flexible-shelled eggs from contaminated nest substrates and toxic effect on embryos. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 72: 983-990.

Marco, A., Díaz-Paniagua, C., Hidalgo-Vila, J. (2004c) Influence of egg aggregation and soil moisture on incubation of flexible-shelled lacertid lizard eggs. *Canadian Journal of Zoology*, 82: 60-65.

Marcogliese, D. J., Pietroock, M. (2011) Combined effects of parasites and contaminants on animal health: parasites do matter. *Trends in Parasitology*, 27: 123-130.

Mardia, K. V, Bookstein, F. L., Moreton, I. J. (2000) Statistical assessment of bilateral symmetry of shapes. *Biometrika*, 87: 285-300.

Markow, T. A. (1995) Evolutionary ecology and developmental instability. *Annual Review of Entomology*, 40: 105–120. doi: 10.1146/annurev.en.40.010195.000541.

Márquez-Ferrando, R., Santos, X., Pleguezuelos, J. M., Ontiveros, D. (2008) Bioaccumulation of heavy metals in the lizard *Psammodromus algirus* after a tailing-dam collapse in Aznalcollar (SW Spain). *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 56: 276-285.

Marsili, L., Casini, S., Mori, G., Ancora, S., Bianchi, N., D'Agostino, A., Ferraro, M., Fossi, M. C. (2009) The Italian wall lizard (*Podarcis sicula*) as a bioindicator of oil field activity. *Science of the Total Environment*, 407: 3597-3604.

Martín, J., López, P. (1995) Escape behaviour of juvenile *Psammodromus algirus* lizards: constraint of or compensation for limitations in body size? *Behaviour*, 132: 181-192.

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. (2001) Hindlimb asymmetry reduces escape performance in the lizard *Psammodromus algirus*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 74: 619-624.

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. doi: 10.1111/j.1365-2435.2006.01183.x

Martinez-Martinez, L., Bernal, J. S. (2002) *Ephestia kuehniella* Zeller as a factitious host for *Telnomus remus* Nixon: host acceptance and suitability. *Journal of Entomological Science*, 37: 10–26.

McCarthy, J. F., Shugart, L. R. (1990) Biomarkers of environmental contamination. Florida: Lewis Publishers.

McIntyre, N. E. (2000) Ecology of urban arthropods: a review and a call to action. *Annals of the Entomological Society of America*, 93: 825-835.

Meiklejohn, C. D., Hartl, D. L. (2002) A single mode of canalization. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 468–473.

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.

Møller, A. P. (1992) Parasites differentially increase the degree of fluctuating asymmetry in secondary sexual characters. *Journal of Evolutionary Biology*, 5: 691–699. doi: 10.1046/j.1420-9101.1992.5040691.x

Møller, A. P. (1997) Developmental stability and fitness: a review. *The American Naturalist*, 149: 916–932. doi: 10.1086/286030

Møller, A. P. (1996) Parasitism and developmental instability of hosts: a review. *Oikos*, 77: 189–196. doi: 10.2307/3546057

Møller, A. P. (2006) A review of developmental instability, parasitism and disease: infection, genetics and evolution. *Infection, Genetics and Evolution*, 6: 133–140.

Møller, A. P., Swaddle, J. P. (1997) *Asymmetry, Developmental Stability, and Evolution*. Oxford: Oxford University Press.

Møller, A. P., Shykoff, J. A. (1999) Morphological developmental stability in plants: patterns and causes. *International Journal of Plant Sciences*, 160: S135-S146.

Møller, A. P., Sanotra, G. S., Vestergaard, K. S. (1995) Developmental stability in relation to population density and breed of chickens *Gallus gallus*. *Poultry Science*, 74: 1761–1771. doi: 10.3382/ps.0741761

Møller, A. P., Christe, Ph., Erritzøe, J., Mavarez, J. (1998) Condition, disease and immune defence. *Oikos*, 83: 301- 306

Monteiro, L. R., Abe, A. S. (1997) Allometry and morphological integration in the skull of *Tupinambis merianae* (Lacertilia: Teiidae). *Amphibia-Reptilia*, 18: 397-405.

Monteiro, L. R., Cavalcanti, M. J., Sommer, H. J. S. I. (1997) Comparative ontogenic shape changes in the skull of *Caiman* species (Crocodylia, Alligatoridae). *Journal of Morphology*, 231: 53-62.

Mpho, M., Holloway, G. J., Callaghan, A. (2001) A comparison of the effects of organophosphate insecticide exposure and temperature stress on fluctuating asymmetry and life history traits in *Culex quinquefasciatus*. *Chemosphere*, 45: 713-720.

Mpho, M., Callaghan, A., Holloway, G. J. (2002) Temperature and genotypic effects on life history and fluctuating asymmetry in a field strain of *Culex pipiens*. *Heredity*, 88: 307–312. doi: 10.1038/sj.hdy.6800045

Nikić, D., Stanković, A., Nikolić, M., Bogdanović, D., Petrović, B. (2009) Estimated daily intake of cadmium by children living in the city of Niš, Serbia. *The Turkish Journal of Pediatrics*, 51: 257–63.

Nita, M., Pascó, J., Turmo, F. (2012) Common wall lizard (*Podarcis muralis*) Laurenti, 1768. <http://www.wesapiens.org>. Downloaded on 16 September 2014.

Nosil, P., Reimchen, T. E. (2001) Tarsal asymmetry, nutritional condition, and survival in water boatmen (*Callicorixa vulnerata*). *Evolution*, 55: 712–720. doi: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00807.x

Ohlsson, T., Smith, H. G. (2001) Early nutrition causes persistent effects on pheasant morphology. *Physiological and Biochemical Zoology*, 74: 212-218.

Oke, T. R. (1973) City size and the urban heat island. *Atmospheric Environment*, 7: 769–779.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Wagner, H. (2013) *vegan*: Community Ecology Package. R package version 2.0-9. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Olsson, M., Shine, R. (1997) The limits to reproductive output: offspring size versus number in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *The American Naturalist*, 149: 179-188.

Olson, E. C., Miller, R. L. (1999) *Morphological integration*. University of Chicago Press.

Oppliger, A., Clobert, J. (1997) Reduced tail regeneration in the common lizard, *Lacerta vivipara*, parasitized by blood parasites. *Functional Ecology*, 11: 652-655.

Oppliger, A., Celerier, M. L., Clobert, J. (1996) Physiological and behaviour changes in common lizards parasitized by haemogregarines. *Parasitology*, 113: 433-438.

Oppliger, A., Vernet, R., Baez, M. (1999) Parasite local maladaptation in the Canarian lizard *Gallotia galloti* (Reptilia: Lacertidae) parasitized by haemogregarian blood parasite. *Journal of Evolutionary Biology*, 12: 951–955.

Oppliger, A., Clobert, J., Lecomte, J., Lorenzon, P., Boudjemadi, K., John-Alder, H. B., (1998) Environmental stress increases the prevalence and intensity of blood parasite infection in the common lizard *Lacerta vivipara*. *Ecology Letters*, 1: 129-138.

Oyekunle, J. A. O., Adekunle, A. S., Ogunfowokan, A. O., Akanni, M. S., Coker, O. S. (2012) *Agama* lizard: A potential biomarker of environmental heavy metal

pollution assessment. *African Journal of Environmental Science and Technology*, 6: 458-463.

Palmer, A. R. (1994). Fluctuating asymmetry analyses: A Primer. In: Markow, T. A. (Ed). *Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications*. Kluwer, Dordrecht, Netherlands. pp. 335-364.

Palmer, A. R. (1996) Waltzing with asymmetry. *BioScience*, 518-532.

Palmer, A. R., Strobeck, C. (1986) Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annual review of Ecology and Systematics*, 17: 391–421. doi: 10.1146/annurev.es.17.110186.002135

Palmer, A. R., Strobeck, C. (1992) Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: Implications of non-normal distributions and power of statistical tests. *Acta Zoologica Fennica*, 191: 57–72.

Palmer, A. R., Strobeck, C. (2003) Fluctuating asymmetry analyses revisited. In: Polak, M. (Ed). *Developmental Instability (DI): Causes and Consequences*. Oxford: Oxford University Press. pp. 279-319.

Parsons, P. A. (1990) Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biological Reviews*, 65: 131–145. doi: 10.1111/j.1469-185x.1990.tb01186.x

Parsons, P. A. (1992) Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress. *Heredity*, 68: 361–364. doi: 10.1038/hdy.1992.51

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.

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.

Penone, C., Kerbiriou, C., Julien, J. F., Julliard, R., Machon, N., Viol, I. (2013) Urbanisation effect on Orthoptera: which scale matters? *Insect Conservation and Diversity*, 6: 319-327.

Pertoldi, C., Kristenssen, T. N., Andersen, D. H., Loeschcke, V. (2006) Developmental instability as an estimator of genetic stress. *Heredity*, 96: 122–127. doi: 10.1038/sj.hdy.6800777

Pimm, S. L., Russell, G. J., Gittleman, J. L., Brooks, T. M. (1995) The future of biodiversity. *Science*, 269: 347–350. doi: 10.1126/science.269.5222.347.

Piras, P., Colangelo, P., Adams, D. C., Buscalioni, A., Cubo, J., Kotsakis, T., Meloro, C., Raia, P. (2010) The Gavialis-Tomistoma debate: the contribution of skull ontogenetic allometry and growth trajectories to the study of crocodylian relationships. *Evolution & Development*, 12: 568-579.

Piras, P., Salvi, D., Ferrara, G., Maiorino, L., Delfino, M., Pedde, L., Kotsakis, T. (2011) The role of post-natal ontogeny in the evolution of phenotypic diversity in *Podarcis* lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, 24: 2705-2720.

Polak, M. (1993) Parasites increase fluctuating asymmetry of male *Drosophila nigrospiracula*: Implications for sexual selection. *Genetica*, 89: 255–265. doi: 10.1007/bf02424519

Polak, M., (1997a) Ectoparasitism in mothers causes higher FA in their sons: implications for sexual selection. *The American Naturalist*, 149: 955–974.

Polak, M., (1997b) Parasites, fluctuating asymmetry, and sexual selection. In: Beckage, N. (Ed.). *Parasites and Pathogens: Effects on Host Hormones and Behavior*. Chapman and Hall, New York. pp. 246–276.

Polak, M. (2003) *Developmental instability: causes and consequences*. Oxford: Oxford University Press.

Polak, M., Tomkins, J. L. (2012) Developmental instability as phenodeviance in a secondary sexual trait increases sharply with thermal stress. *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 277-287.

Polak, M., Opoka, R., Cartwright, I. L. (2002) Response of fluctuating asymmetry to arsenic toxicity: support for the developmental selection hypothesis. *Environmental Pollution*, 118: 19–28. doi: 10.1016/s0269-7491(01)00281-0

Popis stanovništva, domaćinstava i stanova u Republici Srbiji 2011 – Starost i pol — Republički zavod za statistiku, Beograd, 2012. godina.

Prosser, C., Hudson, S., Thompson, M. B. (2006) Effects of urbanization on behavior, performance, and morphology of the garden skink, *Lampropholis guichenoti*. *Journal of Herpetology*, 40: 151-159.

Raffel, T. R., Rohr, J. R., Kiesecker, J. M., Hudson, P. J. (2006) Negative effects of changing temperature on amphibian immunity under field conditions. *Functional Ecology*, 20: 819–828.

Rasmuson, M. (2002) Fluctuating asymmetry—indicator of what?. *Hereditas*, 136: 177-183.

Réaale, D., Roff, D. A. (2003) Inbreeding, developmental stability, and canalization in the sand cricket *Gryllus firmus*. *Evolution*, 57: 597-605.

Reimchen, T. E. Nosil, P. (2001) Lateral plate asymmetry, diet and parasitism in threespine stickleback. *Journal of Evolutionary Biology*, 14: 632– 645.

Rohlf, F. J. (2005) tpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.04. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.

Rohlf, F. J., Slice, D. E. (1990) Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39: 40-59.

RStudio (2012) RStudio: Integrated development environment for R (Version 0.96.122) [Computer software]. Boston, MA. Retrieved May 15, 2012. Available from <http://www.rstudio.org/>

Rutherford, S. L. (2000) From genotype to phenotype: buffering mechanisms and the storage of genetic information. *Bioessays*, 22: 1095–1105.

Rutherford, S. L., Lindquist, S. (1998) Hsp90 as a capacitor for morphological evolution. *Nature*, 396: 336–342.

Salonen, V., Lammi, A., (2001) Effects of root hemiparasitic infection on host performance: reduced flower size and increased flower asymmetry. *Ecoscience*, 8: 185–190.

Sanger, T. J., Mahler, D. L., Abzhanov, A., Losos, J. B. (2012) Roles for modularity and constraint in the evolution of cranial diversity among *Anolis* lizards. *Evolution*. 66: 1525-1542.

Sanger, T. J., Sherratt, E., McGlothlin, J. W., Brodie, E. D., Losos, J. B., Abzhanov, A. (2013) Convergent evolution of sexual dimorphism in skull shape using distinct developmental strategies. *Evolution*, 67: 2180-2193.

Santos, M., Iriarte, P. F., Céspedes, W. (2005) Genetics and geometry of canalization and developmental stability in *Drosophila subobscura*. *BMC Evolutionary Biology*, 5: 7.

Sarre, S. (1996) Habitat fragmentation promotes fluctuating asymmetry but not morphological divergence in two geckos. *Researches on Population Ecology*, 38: 57-64.

Savage, A., Hogarth, P. J. (1999) An analysis of temperature-induced fluctuating asymmetry in *Asellus aquaticus* (Linn.). *Hydrobiologia*, 411: 139–143.

Schandorff, S. (1997) Developmental stability and skull lesions in the harbour seal (*Phoca vitulina*) in the 19th and 20th centuries. *Annales Zoologici Fennici*, 34: 151–166.

Scharloo, W. (1991) Canalization: genetic and developmental aspects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22: 65-93.

Schlichting, C. D. (2008) Hidden reaction norms, cryptic genetic variation, and evolvability. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1133: 187–203.

Schmalhausen, I. I. (1949) *Factors of evolution*. University of Chicago Press, Chicago.

Schulte U (2008) *Die Mauereidechse: erfolgreich im Schlepptau des Menschen*. Bielefeld: Laurenti-Verlag.

Schwarzkopf, L., Shine, R. (1992) Costs of reproduction in lizards: escape tactics and susceptibility to predation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31: 17–25.

Sciulli, P. W., Doyle, W. J., Kelley, C., Siegel, P., Siegel, M. I. (1979) The interaction of stressors in the induction of increased levels of fluctuating asymmetry in the laboratory rat. *American Journal of Physical Anthropology*, 50: 279–284. doi: 10.1002/ajpa.1330500218

Seligmann, H. (1998) Evidence that minor directional asymmetry is functional in lizard hindlimbs. *Journal of Zoology*, 245: 205-208.

Seligmann, H., Krishnan, N. M. (2006) Mitochondrial replication origin stability and propensity of adjacent tRNA genes to form putative replication origins increase developmental stability in lizards. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 306: 433-449.

Sevinc, M., Ugurtas, I. H., Yildirimhan, H. S. (2000) Erythrocyte measurements in *Lacerta rudis* (Reptilia, Lacertidae). *Turkish Journal of Zoology*, 24: 207–209.

Shine, R. (2003) Locomotor speed of gravid lizards: Placing ‘costs of reproduction’ within an ecological context. *Functional Ecology*, 17: 526–533.

Shingleton, A. W. (2011) Evolution and the regulation of growth and body size. In: Flatt, T., Heyland, A. H. (Eds). *Mechanisms of Life History Evolution*. Oxford University Press, Oxford. pp. 43-55.

Shingleton, A. W., Estep, C. M., Driscoll, M. V., Dworkin, I. (2009) Many ways to be small: different environmental regulators of size generate distinct scaling relationships in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276: 2625-2633.

Shingleton, A. W., Frankino, W. A., Flatt, T., Nijhout, H. F., Emlen, D. (2007) Size and shape: the developmental regulation of static allometry in insects. *BioEssays*, 29: 536-548.

Shochat, E., Warren, P. C., Faeth, S. H., McIntyre, N. E. (2006) From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 186–191.

Siegal, M. L., Bergman, A. (2002) Waddington's canalization revisited: developmental stability and evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99: 10528-10532.

Siegel, M. I., Doyle, W. J., Kelley, C. (1977) Heat stress, fluctuating asymmetry and prenatal selection in the laboratory rat. *American journal of Physical Anthropology*, 46: 121-126.

Simović, A., Marković, A. (2013) A case of cannibalism in the common wall lizard, *Podarcis muralis*, in Serbia. *Hyla*, 1: 40– 41.

Sorci, G., Clobert, J. (1999) Natural selection on hatchling body size and mass in two different environments in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *Evolutionary Ecology Research*, 1: 303-316.

Sorci, G., Clobert, J., Michalakis, Y. (1996) Cost of reproduction and cost of parasitism in the common lizard, *Lacerta vivipara*. *Oikos*, 76: 121-130

Soule, M. E., Yang, S. Y. (1973) Genetic variation in side-blotched lizards on islands in the Gulf of California. *Evolution*, 27: 593–600. doi: 10.2307/2407193.

Soule, M. E., Yang, S. Y., Weiler, M. G., Gorman, G. C. (1973) Island lizards: the genetic-phenetic variation correlation. *Nature*, 242: 191-193.

Stamenković, S., Cvijan, M. V. (2003) Bioindication of air pollution in Niš by using epiphytic lichens. *Archives of Biological Sciences*, 55: 133-139.

Stefanski, V. (2001) Social stress in laboratory rats: behavior, immune function, and tumor metastasis. *Physiology and Behavior*, 73: 385-391.

Stevenson, R. D., Woods, W. A. (2006) Condition indices for conservation: new uses for evolving tools. *Integrative and Comparative Biology*, 46: 1169-1190.

Sures, B. (2004) Environmental parasitology: relevancy of parasites in monitoring environmental pollution. *Trends in Parasitology*, 20: 170-177.

Swaddle, J. P., Witter, M. S. (1994) Food, feathers and fluctuating asymmetries. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 255: 147–152. doi: 10.1098/rspb.1994.0021

Swaddle, J. P., & Witter, M. S. (1997). On the ontogeny of developmental stability in a stabilized trait. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 264: 329-334.

Škrbić, B., Miljević, N. (2002) An evaluation of residues at an oil refinery site following fires. *Journal of Environmental Science and Health A*, 37: 1029-1039.

Škrbić, B., Novaković, J., Miljević, N. (2002) Mobility of heavy metals originating from bombing of industrial sites. *Journal of Environmental Science and Health A*, 37: 7–16.

Telford, S. R. Jr. (2008) *Hemoparasites of the Reptilia: Color atlas and text*. CRC Press

Thomas, F., Ward, D.F., Poulin, R., (1998a) Fluctuating asymmetry in an insect host: a big role for big parasites? *Ecology Letters*, 1: 112–117.

Thomas, F., Ward, D.F., Poulin, R., (1998b) Fluctuating asymmetry in an ornamental trait in the cave weta, *Pleiopectron simplex* (Orthoptera: Rhaphidophoridae): no role for parasites. *Canadian Journal of Zoology*, 76: 931–935.

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. doi: 10.2193/2006-397.

Uller, T., Olsson, M. (2010) Offspring size and timing of hatching determine survival and reproductive output in a lizard. *Oecologia*, 162: 663-671.

Uller, T., Isaksson, C., Olsson, M. (2006). Immune challenge reduces reproductive output and growth in a lizard. *Functional Ecology*, 20: 873-879.

Unkašević, M., Jovanović, O., Popović, T. (2001) Urban-suburban/rural vapour pressure and relative humidity differences at fixed hours over the area of Belgrade city. *Theoretical and Applied Climatology*, 68: 67-73.

Unkašević, M., Tošić, I. (2009) Heat waves in Belgrade and Niš. *Geographica Pannonica*, 13: 4-10.

Urošević, A., Ljubisavljević, K., Ivanović, A. (2013) Patterns of cranial ontogeny in lacertid lizards: morphological and allometric disparity. *Journal of Evolutionary Biology*, 26: 399-415.

Urošević, A., Ljubisavljević, K., Jelić, D., Ivanović, A. (2012) Variation in the cranium shape of wall lizards (*Podarcis spp.*): effects of phylogenetic constraints, allometric constraints and ecology. *Zoology*, 115: 207-216.

Valentine, D. W., Soulé, M. (1973) Effect of p, p'-DDT on developmental stability of pectoral fin rays in the grunion, *Leuresthes tenuis*. *Fishery Bulletin*, 71: 921-926.

Van Damme, R., Bauwens, D., Verheyen, R.F. (1989a) Effect of relative clutch mass on sprint speed in the lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Herpetology*, 23: 459–461.

Van Damme, R., Bauwens, D., Castilla, A. M., Verheyen, R. F. (1989b) Altitudinal variation of the thermal biology and running performance in the lizard *Podarcis tiliguerta*. *Oecologia*, 80: 516-524.

Van Damme, R., Bauwens, D., Braña, F., Verheyen, R. F. (1992) Incubation temperature differentially affects hatching time, egg survival, and hatchling performance in the lizard *Podarcis muralis*. *Herpetologica*, 48: 220-228.

Van Dongen, S. (2006) Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: past, present and future. *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 1727–1743.

Van Valen, L. M. (1962) A study of fluctuating asymmetry. *Evolution*, 16: 125-142.

Veen, I. T. V. D., Sivars, L. E. (2000) Causes and consequences of mass loss upon predator encounter: feeding interruption, stress or fit-for-flight?. *Functional Ecology*, 14: 638–644. doi: 10.1046/j.1365-2435.2000.t01-1-00465.x

Veiga, J. P., Salvador, A., Merino, S., Puerta, M. (1998) Reproductive effort affects immune response and parasite infection in a lizard: a phenotypic manipulation using testosterone. *Oikos*, 82: 313-318.

Vervust, B., Lailvaux, S. P., Grbac, I., Van Damme, R. (2008) Do morphological condition indices predict locomotor performance in the lizard *Podarcis sicula*? *Acta Oecologica*, 34: 244–251.

Verwajen, D., Van Damme, R., Herrel, A. (2002) Relationships between head size, bite force, prey handling efficiency and diet in two sympatric lacertid lizards. *Functional Ecology*, 16: 842-850.

Waddington, C. H. (1942) Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature*, 150: 563-565.

Waddington, C. H. (1952) Canalization of the development of a quantitative character. In C.H. Waddington, (Ed.) *Quantitative Inheritance*. HMSO, London. pp. 43-46

Waddington, C.H. (1957) *The Strategy of the Genes*. Routledge; Reprint edition

Wagner, G. P., Booth, G., Bagheri-Chaichian, H. (1997) A population genetic theory of canalization. *Evolution*, 51: 329–347.

Ward, D. F., Thomas, F., Poulin, R. (1998) Fluctuating asymmetry and parasitism in six New Zealand insects. *Acta Oecologica*, 19: 409–412.

Whitaker, S., Fair, J. (2002) The costs of immunological challenge to developing mountain chickadees, *Poecile gambeli*, in the wild. *Oikos*, 99: 161-165.

Willmore, K. E., Hallgrímsson, B. (2005) Within individual variation: Developmental noise versus developmental stability. In: Hallgrímsson, B., Hall, B. K. (Eds). *Variation: A central concept in biology*. New York: Elsevier Academic Press. pp. 191–218.

Willmore, K. E., Klingenberg, C. P., Hallgrímsson, B. (2005) The relationship between fluctuating asymmetry and environmental variance in rhesus macaque skulls. *Evolution*, 59: 898-909.

Willmore, K. E., Young, N. M., Richtsmeier, J. T. (2007) Phenotypic variability: Its components, measurement and underlying developmental processes. *Evolutionary Biology*, 34: 99-120.

Willmore, K. E., Zelditch, M. L., Young, N. M., Ah-Seng, A., Lozanoff, S., Hallgrímsson, B. 2006. Canalization and developmental stability in the Brachyrrhine mouse. *Journal of Anatomy*, 208: 361-372.

Wilsey, B. J., Haukioja, E., Koricheva, J., Sulkinoja, M. (1998) Leaf fluctuating asymmetry increases with hybridization and elevation in tree-line birches. *Ecology*, 79: 2092–2099. doi: 10.2307/176712.

Zakharov, V.M. (1992) Population phenogenetics: analysis of developmental stability in natural populations. *Acta Zoologica Fennica*, 191: 7–30.

Zakharov, V. M., Yablokov, A. V. (1990) Skull asymmetry in the Baltic grey seal: effects of environmental pollution. *AMBIO*, 19: 266-269.

Zamora-Camacho, F. J., Reguera, S., Rubiño-Hispán, M. V., Moreno-Rueda, G. (2014) Effects of limb length, body mass, gender, gravidity, and elevation on escape speed in the lizard *Psammodromus algirus*. *Evolutionary Biology*, 41: 509-517.

Zelditch, M. L., Lundrigan, B. L., Garland, T. (2004) Developmental regulation of skull morphology. I. Ontogenetic dynamics of variance. *Evolution and Development*, 6: 194-206.

Zhdanova, N. P., Zakharov, V. M. (2006) Developmental stability of sand lizard (*Lacerta agilis* L.) under optimal and non-optimal conditions. In: Corti, C., Lo Cascio, P., Biaggini, M., (Eds). *Mainland and insular lizards. A Mediterranean perspective*. Florence: Firenze University Press. p. 209.

Zimmerman, L. M., Vogel, L. A., Bowden, R. M. (2010) Understanding the vertebrate immune system: insights from the reptilian perspective. *Journal of Experimental Biology*, 213: 661-671.

Zuffi, M. A. L., Sacchi, R., Pupin, F., Cencetti, T. (2011) Sexual size and shape dimorphism in the Moorish gecko (*Tarentola mauritanica*, Gekkota, Phyllodactylidae). *North-Western Journal of Zoology*, 7: 189–197.

Žagar, A., Carretero, M. A. (2012) A record of cannibalism in *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768)(Reptilia, Lacertidae) from Slovenia. *Herpetology Notes*, 5: 211-213.

8. PRILOZI

8.1. Tabele

Tabela A1

Tip populacija, lokaliteti na kojima su jedinke uzorkovane, koordinate (WGS1984) i veličina uzorka (n) za mužjake (M) i ženke (F) za sve analizirane populacije.

Tip populacije	Populacija	Lokacija	Koordinate	Pol	n
Urbani	A	Kasarna "Bubanjski heroji"	43°18'39.87"N	M	23
			21°52'48.39"E	Ž	18
	E	"Elektronska Industrija – Niš"	43°18'26.21"N	M	12
			21°57'2.05"E	Ž	15
	M	Klinički centar Niš	43°18'44.93"N	M	18
			21°55'3.63"E	Ž	22
	Ni	Niška tvrđava	43°19'27.39"N	M	22
			21°53'51.23"E	Ž	17
	P	Palilulska rampa	43°18'47.57"N	M	22
			21°53'56.98"E	Ž	17
Ruralni	B	Paljine	43°24'51.25"N	M	25
			21°50'13.75"E	Ž	27
	DD	Donji Dušnik	43°10'15.74"N	M	23
			22° 7'2.16"E	Ž	17
	K	Kunovica	43°18'11.38"N	M	20
			22° 5'7.94"E	Ž	20
	S	Sićevo	43°20'23.75"N	M	18
			22° 5'10.62"E	Ž	19
	X	Bancarevo	43°16'25.52"N	M	20
			22° 7'3.00"E	Ž	19

Tabela A2

Srednja vrednost morfoloških karakteristika sa standardnom devijacijom (SD), minimalnim (Min) i maksimalnim vrednostima (Max), i koeficijentima asimetričnosti krive (iskrivljenost i spljoštenost).

Tip populacije	Populacija (n)	Morfološka karakteristika	Srednja vrednost	SD	Min	Max	Iskrivljenost	Spljoštenost
Urbani	A (41)	FPN	18.81	1.27	14.75	21.5	-0.55	0.89
		SDLN	22.48	1.58	16.5	25	-1.23	2.88
		SCGN	7.79	1.3	5.5	11	0.18	-0.55
	E (27)	FPN	18.85	1.43	16	22	0.48	-0.26
		SDLN	23.33	1.05	21.5	26	0.28	0.02
		SCGN	7.2	1.03	4.5	9	-0.46	0.25
	M (40)	FPN	18.79	1.23	16.5	21	-0.03	-1.08
		SDLN	22.26	1.43	18.5	25	-0.41	-0.35
		SCGN	7.51	1.2	5	10	0.06	-0.47
	Ni (39)	FPN	19.31	1.17	17.25	22	0.24	-0.38
		SDLN	23.72	1.8	20	27.5	0.34	-0.48
		SCGN	7.73	1.23	5	10.5	0.22	-0.41
	P (39)	FPN	18.56	1.37	16	21.75	0.43	-0.28
		SDLN	23.13	1.21	20.75	25.5	0.06	-0.67
		SCGN	7.69	1.39	5	10.25	-0.07	-1.07
Ruralni	B (52)	FPN	18.8	1.48	14.5	23.5	0.18	1.4
		SDLN	23.26	1.46	19.5	26.25	-0.22	-0.23
		SCGN	7.99	1.32	3.5	10.5	-0.7	1.08
	DD (40)	FPN	18.8	1.33	16	21	-0.18	-0.83
		SDLN	22.64	1.55	18.75	27	0.15	0.43

	SCGN	7.44	1.2	5	10	-0.02	-0.23
K (40)	FPN	18.38	1.19	15.5	20.5	0	-0.64
	SDLN	22.71	1.07	20	25.75	0.38	1.02
	SCGN	7.42	1.26	5	10	-0.16	-0.63
S (37)	FPN	18.68	1.4	15.5	22	0.06	-0.58
	SDLN	23.26	1	21.25	25.75	0.52	-0.02
	SCGN	8.31	1.25	6	11	0.36	-0.34
X (39)	FPN	18.94	1.28	15.5	22	-0.06	0.1
	SDLN	23.56	1.44	21.5	27.75	0.78	0.29
	SCGN	8.55	1.41	6	11.75	0.19	-0.67

Tabela A3

Rezultati dobijeni linearnom regresijom apsolutnih vrednosti FA ($|R-L|$) na log transformisanu veličinu tela (SVL) i prosečnu vrednost morfoloških karakteristika na obe strane tela ($(R+L)/2$). Df: Stepeni slobode; F:F statistika; P: korespodentna P vrednost. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima

Morfološka karakteristika	SVL			(R+L)/2		
	df	F	P	df	F	P
FPN $R-L$	1	0.738	0.390	1	0.017	0.869
SDLN $R-L$	1	0.179	0.666	1	0.714	0.389
SCGN $R-L$	1	1.233	0.172	1	1.160	0.185

Tabela A4

Rezultati dobijeni iz mešovitog dvo-faktorskog ANOVA modela (strana= fiksni faktor, jedinka= slučajni faktor) na log transformisane vrednosti karakteristike, za sve analizirane populacije i morfološke karakteristike zasebno. Df: Stepeni slobode; F:F statistika; P: korespondentna P vrednost. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima

Tip populacije	Populacija	Morfološka karakteristika	Efekat Jedinka			Efekat Strana			Efekat Jedinka* Strana		
			df	F	P	df	F	P	df	F	P
Urbane	A	FPN	40	3.64	<0.0001	1	0.15	0.702	40	38.4	<0.0001
		SDLN	40	3.72	<0.0001	1	0.22	0.643	40	7.83	<0.0001
		SCGN	40	5.36	<0.0001	1	1.77	0.190	40	19.4	<0.0001
	E	FPN	25	6.06	<0.0001	1	1.50	0.232	25	173.64	<0.0001
		SDLN	25	3.10	0.003	1	0.80	0.382	25	25.5	<0.0001
		SCGN	25	3.34	0.0018	1	0.01	0.909	25	227.71	<0.0001
	M	FPN	39	3.53	<0.0001	1	0.74	0.394	39	70.17	<0.0001
		SDLN	39	4.67	<0.0001	1	1.53	0.222	39	8.15	<0.0001
		SCGN	39	3.03	<0.0001	1	0.53	0.471	39	42.87	<0.0001
	Ni	FPN	37	5.37	<0.0001	1	2.20	0.146	37	42.65	<0.0001
		SDLN	37	3.61	<0.0001	1	0.02	0.880	37	2.71	<0.0001
		SCGN	37	6.35	<0.0001	1	1.60	0.212	37	9.84	<0.0001
	P	FPN	39	2.44	0.0032	1	0.72	0.402	39	163.64	<0.0001
		SDLN	39	4.90	<0.0001	1	0.10	0.801	39	5.40	<0.0001
		SCGN	39	6.57	<0.0001	1	2.35	0.133	39	39.74	<0.0001
Ruralne	B	FPN	51	8.77	<0.0001	1	0.52	0.476	51	182.02	<0.0001
		SDLN	51	2.30	0.0014	1	2.10	0.153	51	26.90	<0.0001
		SCGN	51	4.82	<0.0001	1	0.59	0.445	51	28.89	<0.0001
	DD	FPN	39	7.94	<0.0001	1	1.10	0.300	39	127.38	<0.0001

K	SDLN	39	5.96	<0.0001	1	1.58	0.215	39	4.73	<0.0001
	SCGN	39	3.67	<0.0001	1	2.31	0.136	39	19.27	<0.0001
	FPN	39	5.13	<0.0001	1	3.41	0.072	39	151.78	<0.0001
S	SDLN	39	5.30	<0.0001	1	0.40	0.510	39	8.70	<0.0001
	SCGN	39	6.78	<0.0001	1	0.32	0.575	39	15.40	<0.0001
	FPN	36	6.72	<0.0001	1	0.26	0.615	36	151.76	<0.0001
X	SDLN	36	4.30	<0.0001	1	0.00	0.867	36	8.30	<0.0001
	SCGN	36	7.72	<0.0001	1	1.69	0.201	36	41.97	<0.0001
	FPN	38	5.59	<0.0001	1	0.36	0.552	38	176.82	<0.0001
	SDLN	38	8.50	<0.0001	1	1.50	0.223	38	9.10	<0.0001
	SCGN	38	6.31	<0.0001	1	0.43	0.515	38	19.28	<0.0001

Tabela A5

Srednja vrednost FA1 indeksa fluktuirajuće asimetrije (FA1) sa standardnom devijacijom (SD) kao i srednje vrednosti greške merenja (ME1) za sve analizirane populacije i sve morfološke karakteristike.

Tip populacije	Populacija (N)	Morfološka karakteristika	Srednja vrednost FA1	SD	ME1
Urbane	A (41)	FPN	0.57	0.43	0.05
		SDLN	0.71	0.5	0.56
		SCGN	0.48	0.33	0.1
	E (27)	FPN	0.44	0.38	<0.001
		SDLN	0.46	0.38	0.3
		SCGN	0.46	0.34	<0.001
	M (40)	FPN	0.51	0.39	0.05
		SDLN	0.56	0.4	0.42
		SCGN	0.55	0.43	<0.001
	Ni (39)	FPN	0.4	0.36	0.05
		SDLN	0.6	0.42	0.23
		SCGN	0.38	0.33	0.26
	P (39)	FPN	0.69	0.53	0.03
		SDLN	0.44	0.34	0.44
		SCGN	0.44	0.35	0.05
Ruralne	B (52)	FPN	0.36	0.34	<0.001
		SDLN	0.75	0.63	0.33
		SCGN	0.48	0.42	0.13
	DD (40)	FPN	0.35	0.34	<0.001
		SDLN	0.44	0.45	0.48
		SCGN	0.42	0.56	0.15
	K (40)	FPN	0.4	0.38	<0.001
		SDLN	0.36	0.36	0.2
		SCGN	0.34	0.31	0.05
	S (37)	FPN	0.37	0.38	0.03
		SDLN	0.39	0.28	0.24
		SCGN	0.32	0.31	0.08
	X (39)	FPN	0.38	0.38	0.03
		SDLN	0.35	0.35	0.15
		SCGN	0.42	0.31	0.18

Tabela A6

Rezultati dobijeni iz trofaktorskog ANOVA modela na log transformisane prosečne vrednosti morfoloških karakteristika iz dva ponovljena brojanja, sa polom, tipom populacije (urbane vs. ruralne), populacijama ugnježdenim u tip populacije i tipom morfološke karakteristike kao faktorima, kao i interakcijama. SS: suma kvadrata; Df: Stepeni slobode; F:F statistika; P: korespondentna P vrednost. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima

	SS	df	F	P
Odsečak	5.319353	1	1178.6	<0.0001
Tip	0.056230	1	12.4	0.00043
Populacija (Tip)	0.084352	8	2.3	0.01723
Pol	0.003984	1	0.8	0.347
Morfološka karakteristika	1.147046	2	127.0	<0.0001
Tip × Pol	0.007723	1	1.7	0.191
Populacija (Tip) × Pol	0.052748	8	1.4	0.167
Tip × Morfološka karakteristika	0.004715	2	0.5	0.593
Populacija (Tip) × Morfološka karakteristika	0.108073	16	1.4	0.093
Pol × Morfološka karakteristika	0.016610	2	1.8	0.159
Tip × Pol × Morfološka karakteristika	0.009119	2	1.0	0.364
Populacija (Tip) × Pol	0.052748	8	1.4	0.167
Populacija (Tip) × Pol × Morfološka karakteristika	0.046607	16	0.6	0.848
Greška	5.063591	1122		

Tabela A7

Rezultati Pearson-ove korelacije između parova morfoloških karakteristika u FA vrednostima koje zadržavaju informaciju o strani i apsolutnih FA vrednosti. Koeficijenti korelacije su predstavljani ispod dijagonale dok su odgovarajuće P vrednosti predstavljene iznad dijagonale. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima

	FA			Apsolutna FA		
	FPN R-L	SDLN R-L	SCGN R-L	FPN R-L	SDLN R-L	SCGN R-L
FPN R-L		P=0.026	P=0.497		P<0.0001	P<0.0001
SDL R-L	r=0.11		P=0.631	r=0.26		P=0.0056
SCGN R-L	r=0.03	r=-0.02		r=0.18	r=0.13	

Tabela A8

Rezultati dobijeni iz Prokrustove ANOVA-e na odstupanja od srednje konfiguracije specifičnih tačaka. Analiza je urađena na celom uzorku. Izračunavanje greške je zasnovano na dva ponovljena određivanja specifičnih tačaka. Df: stepeni slobode; SS: suma kvadrata; F; Goodal-ov F odnos kod izotopnog modela varijacije oblika; p: odgovarajuće P vrednosti. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima.

	df	SS	F	p
Jedinka	9308	1.226	7.346	<10⁻⁴
Strana	26	0.008	17.238	<10⁻⁴
Jedinka× Strana	9308	0.167	8.180	<10⁻⁴
Greška	18668	0.041		

Tabela A9

Rezultati iz zasebnih Prokrustovih ANOVA za svaku od analiziranih populacija (Pop). Izračunavanje greške je zasnovano na dva ponovljena određivanja specifičnih tačaka. Df: stepeni slobode; SS: suma kvadrata; F; Goodal-ov F odnos kod izotopnog modela varijacije oblika; p: odgovarajuće P vrednosti. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima.

Tip populacije	Populacija	Efekat	df	SS	F	p		
Urbane	A	Jedinka	702	0.096	4.305	<10 ⁻⁶		
		Strana	26	0.002	2.832	4.41 × 10⁻⁶		
		Jedinka × Strana	702	0.022	10.633	<10 ⁻⁶		
	E	Greška	Jedinka	1456	0.004			
			Jedinka	676	0.075	7.538	<10 ⁻⁶	
			Strana	26	0.001	2.579	3.39 × 10⁻⁵	
		M	Jedinka × Strana	676	0.010	6.254	<10 ⁻⁶	
			Greška	Jedinka	1404	0.003		
				Jedinka	884	0.119	6.351	<10 ⁻⁶
	Ni	Strana	Strana	26	0.001	2.133	8.72 × 10⁻⁴	
			Jedinka × Strana	884	0.019	9.866	<10 ⁻⁶	
			Greška	1820	0.004			
P		Jedinka	936	0.107	4.996	<10 ⁻⁶		
		Strana	26	0.001	1.851	6.12 × 10⁻³		
		Jedinka × Strana	936	0.021	7.122	<10 ⁻⁶		
P	Greška	Jedinka	1924	0.006				
		Jedinka	1040	0.125	6.445	<10 ⁻⁶		
		Strana	26	0.002	3.103	3.44 × 10⁻⁷		

		Jedinka × Strana	1040	0.019	6.950	$<10^{-6}$
		Greška	2132	0.006		
Ruralne	B	Jedinka	1248	0.118	7.373	$<10^{-6}$
		Strana	26	0.005	14.068	$<10^{-6}$
		Jedinka × Strana	1248	0.016	10.435	$<10^{-6}$
		Greška	2548	0.003		
	DD	Jedinka	832	0.103	7.606	$<10^{-6}$
		Strana	26	0.001	2.492	5.99×10^{-5}
		Jedinka × Strana	832	0.014	10.918	$<10^{-6}$
		Greška	1716	0.003		
	K	Jedinka	806	0.081	7.463	$<10^{-6}$
		Strana	26	0.002	5.236	2.22×10^{-15}
		Jedinka × Strana	806	0.011	8.235	$<10^{-6}$
		Greška	1664	0.003		
	S	Jedinka	988	0.110	8.219	$<10^{-6}$
		Strana	26	0.001	2.335	1.89×10^{-4}
		Jedinka × Strana	988	0.013	4.995	$<10^{-6}$
		Greška	2028	0.005		
	X	Jedinka	962	0.090	9.405	$<10^{-6}$
		Strana	26	0.004	16.554	$<10^{-6}$
		Jedinka × Strana	962	0.010	5.536	$<10^{-6}$
		Greška	1976	0.004		

Tabela A10

Rezultati permutacionog ANOVA modela na individualne vrednosti FA oblika glave sa veličinom centroida (CS) kao linearnim prediktorom. Df: stepeni slobode; SS: suma kvadrata; F; Goodal-ov F odnos kod izotopnog modela varijacije oblika; p: odgovarajuće P vrednosti. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima.

	df	SS	F	p
CS	1	0.274×10^{-4}	1.973	0.158
Reziduali	357	0.049		
Ukupno	358	0.049		

Tabela A11

Rezultati dobijeni iz permutacione ANOVA-e na Prokrustovim distancama između desne i leve strane glave, sa polom, tipom populacije (urbane vs. ruralne) i populacijom kao faktorima. Df: stepeni slobode; SS: suma kvadrata; F; Goodal-ov F odnos kod izotopnog modela varijacije oblika; p: odgovarajuće P vrednosti. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima.

	df	SS	F	p
Pol	1	1.95×10^{-4}	1.470	0.226
Tip	1	1.56×10^{-3}	11.772	6×10^{-4}
Populacija	8	1.93×10^{-3}	1.819	0.073
Reziduali	348	0.046		
Ukupno	358	0.050		

Tabela A12

Rezultati dobijeni iz permutacione ANOVA-e na Prokrustovim distancama između desne i leve strane glave, sa polom, tipom populacije (urbane vs. ruralne) i populacijom kao faktorom. Ova analiza je urađena bez populacije A. Df: stepeni slobode; SS: suma kvadrata; F; Goodal-ov F odnos kod izotopnog modela varijacije oblika; p: odgovarajuće P vrednosti. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima.

	df	SS	F	p
Pol	1	6.46×10^{-6}	0.060	0.807
Tip	1	8.20×10^{-4}	7.592	6.40×10^{-3}
Populacija	7	1.07×10^{-3}	1.414	0.200
Reziduali	321	0.035		
Ukupno	330	0.037		

Tabela A13

Rezultati dobijeni iz permutacione ANOVA-e na veličinu centroida (CS) sa polom, tipom populacije, populacijom i interakcijama kao faktorima. Df: stepeni slobode; SS: suma kvadrata; F; Goodal-ov F odnos kod izotopnog modela varijacije oblika; p: odgovarajuće P vrednosti. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima.

	df	SS	F	p
Pol	1	1.531	214.744	10^{-4}
Tip	1	0.437	61.350	10^{-4}
Populacija	8	0.844	14.793	10^{-4}
Pol × Tip	1	2.07×10^{-5}	0.003	0.959
Pol × Populacija	8	0.142	2.487	9.1×10^{-3}
Reziduali	339	2.417		
Ukupno	358	5.370		

Tabela A14

Rezultati permutacionog ANCOVA modela na veličinu centroida (CS) sa veličinom tela (SVL) kao linearnim prediktorom i polom, tipom populacije, populacijom i interakcijama kao faktorima. Df: stepeni slobode; SS: suma kvadrata; F; Goodal-ov F odnos kod izotopnog modela varijacije oblika; p: odgovarajuće P vrednosti. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima.

	df	SS	F	p
Pol	1	1.53	242.844	10⁻³
Tip	1	0.437	69.378	10⁻³
SVL	1	1.161	184.181	10⁻³
Pol × Tip	1	0.007	0.001	0.289
Pol × SVL	1	0.01	0.001	0.196
Tip × SVL	1	0.001	0.001	0.224
Pol × Tip × SVL	1	0.001	<0.001	0.664
Reziduali	339			
Ukupno	358			

Tabela A15

Rezultati permutacione linearne regresije simetrične komponente oblika glave na veličinu centroida (CS) sa polom, tipom populacije i interakcijama kao faktorima. Df: stepeni slobode; SS: suma kvadrata; p: odgovarajuće P vrednosti. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima.

	df	SS	p
Pol	1	0.050	10^{-4}
Tip	1	0.035	10^{-4}
Pol × Tip	1	0.001	0.588
CS	1	0.031	10^{-4}
Pol × CS	1	0.002	0.405
Tip × CS	1	0.007	2×10^{-4}
Pol × Tip × CS	1	0.001	0.737
Ukupno	358	0.613	

Tabela A16

Rezultati permutacionog ANOVA modela na devijacije od grupnih alometrijskih putanja simetrične komponente oblika glave na veličinu centroida (CS) sa polom, tipom populacije i interakcijama kao faktorima. Df: stepeni slobode; SS: suma kvadrata; p: odgovarajuće P vrednosti. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima.

	df	SS	F	p
Pol	1	3.81×10^{-7}	0.615	0.44
Tip	1	2.48×10^{-6}	4.006	0.044
Pol × Tip	1	1.59×10^{-6}	2.579	0.108
Reziduali	355	2.19×10^{-4}		
Ukupno	358	2.24×10^{-4}		

Tabela A17

Rezultati permutacionog ANOVA modela na log transformisane vrednosti maksimalne brzine sa tipom populacije i populacijama ugnježenim u tip. SS: suma kvadrata; Df: Stepeni slobode; F:F statistika; P: korespodentna P vrednost. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima

	SS	df	F	P
Tip	0.014	1	1.921	0.172
Populacija (Tip)	0.101	3	4.498	0.006
Reziduali	0.461	61		
Ukupno	0.577	65		

Tabela A18

Rezultati permutacionog ANOVA modela na log transformisane vrednosti maksimalne brzine sa multivarijantnom merom veličine tela (isoSIZE), tipom populacije i populacijama ugnježdenim u tip. SS: suma kvadrata; Df: Stepeni slobode; F:F statistika; P: korespodentna P vrednost. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima

	SS	Df	F	P
isoSIZE	0.041	1	6.194	0.015
Tip	0.005	1	0.7292	0.392
Populacija (Tip)	0.132	4	4.928	0.002
Reziduali	0.397	59		
Ukupno	0.577	65		

Tabela A19

Rezultati permutacionog ANOVA modela na log transformisane vrednosti maksimalne brzine sa matricom vrednosti morfoloških karakteristika ispravljenih za efekat veličine tela (“oblik”, isoBIOM), tipom populacije i populacijama ugnježenim u tip. SS: suma kvadrata; Df: Stepeni slobode; F:F statistika; P: korespondentna P vrednost. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima

	SS	df	F	P
isoBIOM	0.037	6	0.065	0.512
Tip	0.001	1	0.002	0.679
Populacija (Tip)	0.146	4	5.026	0.004
Reziduali	0.392	54		
Ukupno	0.577	65		

Tabela A20

Rezultati linearne regresije individualnih vrednosti asimetrije u dužini prednjih ekstremiteta na log transformisanu veličinu tela (SVL) i srednju vrednost morfološke karakteristike ((R+L)/2).

	df	SS	F	P
Odsečak	1	0.089441	92.95426	<0.001
SVL	1	0.000406	0.42154	0.518
(R+L)/2	1	0.002291	2.38067	0.127
Greška	63	0.060619		

Tabela A21

Rezultati linearne regresije individualnih vrednosti asimetrije u dužini zadnjih ekstremiteta na log transformisanu veličinu tela (SVL) i srednju vrednost morfološke karakteristike ((R+L)/2).

	df	SS	F	P
Odsečak	1	0.109980	139.3801	<0.001
SVL	1	0.000028	0.0350	0.852
(R+L)/2	1	0.005649	7.1591	<0.001
Greška	63	0.049711		

Tabela A22

Rezultati dobijeni iz mešovitog dvofaktorskog ANOVA modela (strana= fiksni faktor, jedinka= slučajni faktor) na log transformisane vrednosti dužine zadnjih ekstremiteta. Df: Stepeni slobode; F:F statistika; P: korespondentna P vrednost. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima

	df	SS	F	P
Odsečak	1	869.441	78074.66	<0.001
Jedinka	65	0.727	13.92	<0.001
Strana	1	0.0006	0.79	0.378
Jedinka×Strana	65	0.0523	26.60	<0.001
Greška	264	0.0080		

Tabela A23

Rezultati dobijeni iz mešovitog dvofaktorskog ANOVA modela (strana= fiksni faktor, jedinka= slučajni faktor) na log transformisane vrednosti dužine prednjih ekstremiteta. Df: Stepeni slobode; F:F statistika; P: korespondentna P vrednost. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima

	df	SS	F	P
Odsečak	1	670.3696	76230.37	<0.001
Jedinka	65	0.5746	18.35	<0.001
Strana	1	0.0117	24.49	<0.001
Jedinka×Strana	65	0.0313	21.99	<0.001
Greška	264	0.0058		

Tabela A24

Rezultati permutacionog ANOVA modela na individualne vrednosti fluktuirajuće asimetrije sa tipom i populacijama ugnježenim u tip kao faktorima.

	df	SS	F	P
Tip	1	<0.001	0.152	0.704
Populacija (Tip)	4	0.009	1.954	0.115
Reziduali	60	0.07		
Ukupno	65	0.079		

Tabela A25

Rezultati permutacionog ANOVA modela na log transformisane vrednosti maksimalne brzine sa kondicionim indeksom, asimetrijom u dužini zadnjih ekstremiteta (FA HLL), i morfološkim karakteristikama ispravljenim za uticaj veličine, tipom populacije i populacijama ugnježenim u tip. SS: suma kvadrata; Df: Stepeni slobode; F:F statistika; P: korespondentna P vrednost. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima

	SS	df	F	P
Kondicioni indeks	0.036	1	4.618	0.035
FA HLL	0.034	1	4.357	0.04
prjFore	<0.001	1	<0.001	0.999
prjHind	<0.001	1	0.038	0.84
prjFem	0.017	1	2.127	0.153
prjTib	<0.001	1	0.058	0.811
prjFoot	<0.001	1	0.01	0.92
prjIVF	0.036	1	4.547	0.038
Reziduali	0.452	57		
Ukupno	0.577	65		

Tabela A26

Rezultati ANOVA modela na SMI vrednosti sa polom, tipom populacije (urbane vs. ruralne), populacijama ugnježenim u tip, stanjem repa i interakcijama kao faktorima. Df: stepeni slobode; SS: suma kvadrata; p: odgovarajuće P vrednosti. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakteristikama.

	df	SS	F	p
Pol	1	0.809	178.097	2.2×10^{-16}
Tip	1	0.157	34.59	9.976×10^{-9}
Stanje repa	1	0.014	3.256	0.072
Populacija (Tip)	8	0.356	9.815	3×10^{-12}
Pol × Tip	1	0.026	5.867	0.0159
Pol × Stanje repa	1	0.01	2.27	0.132
Tip × Stanje repa	1	<0.001	0.162	0.687
Pol × Populacija (Tip)	8	0.08	2.206	0.0266
Populacija (Tip) × Stanje repa	8	0.042	1.159	0.323
Pol × Tip × Stanje repa	1	<0.001	1.475	0.225
Pol × Populacija (Tip) × Stanje repa	8	0.006	0.172	0.994
Reziduali	330	1.499		

Tabela A27

Rezultati ANOVA modela na vrednosti rezidualnog kondicionog indeksa sa polom, tipom populacije (urbane vs. ruralne), populacijama ugnježenim u tip, stanjem repa i interakcijama kao faktorima. Df: stepeni slobode; SS: suma kvadrata; p: odgovarajuće P vrednosti. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima.

	df	SS	F	p
Pol	1	0.004	1.514	0.219
Tip	1	0.072	26.551	4.426×10^{-7}
Stanje repa	1	0.057	21.145	6.073×10^{-6}
Populacija (Tip)	8	0.124	5.732	7.633×10^{-7}
Pol × Tip	1	0.007	2.695	0.101
Pol × Stanje repa	1	0.001	0.49	0.484
Tip × Stanje repa	1	<0.001	0.045	0.831
Pol × Populacija (Tip)	8	0.044	2.068	0.038
Populacija (Tip) × Stanje repa	8	0.021	0.953	0.472
Pol × Tip × Stanje repa	1	0.014	5.373	0.021
Pol × Populacija (Tip) × Stanje repa	8	0.017	0.814	0.590
Reziduali	330	0.928		

Tabela A28

Tip populacije, veličina uzorka (n) za mušjake (M) i ženke (F), prevalenca i intenzitet krvnih parazita (srednja vrednost \pm SD i opseg) za sve analizirane populacije.

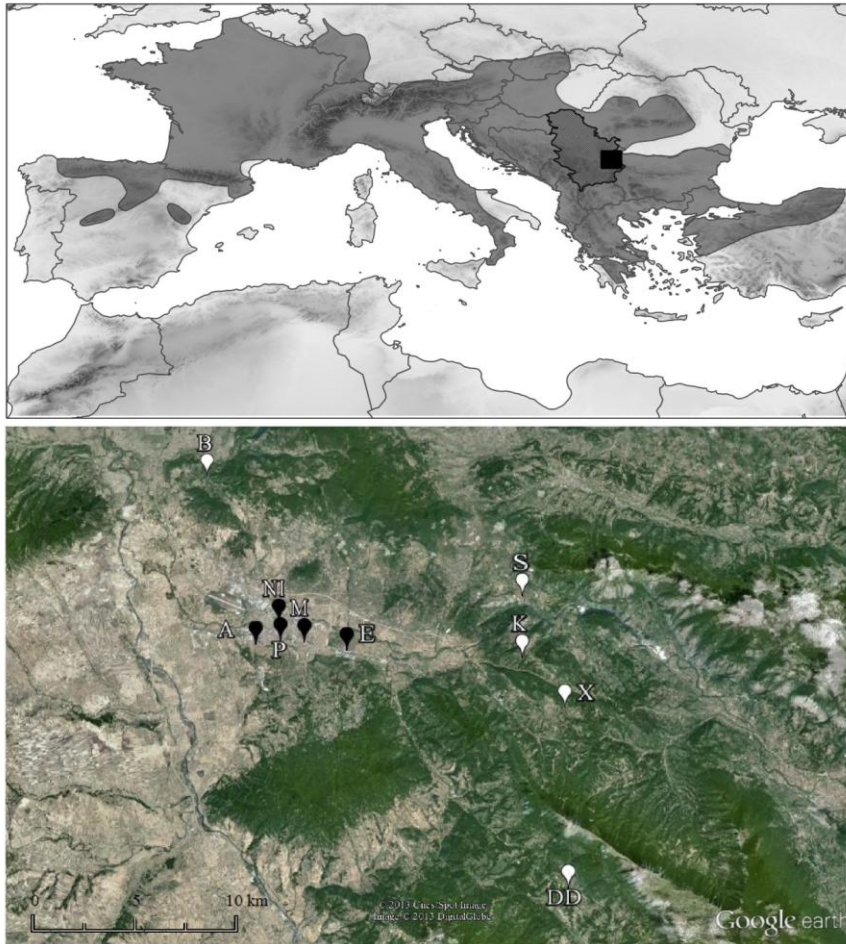
Tip populacije	Populacija	Pol	n	Prevalenca	Intenzitet	
					Srednja vrednost \pm SD	Opseg
Ruralna	S	M	17	52.94%	13.11 \pm 9	0-28
		F	20	65.00%	6.23 \pm 3.83	0-13
	X	M	15	66.67%	6 \pm 5.12	0-18
		F	13	46.15%	3.33 \pm 3.38	0-10
	B	M	24	50.00%	6.16 \pm 7.14	0-27
		F	20	60.00%	5.91 \pm 6.43	0-23
	DD	M	22	63.64%	19.35 \pm 1 3.78	0-45
		F	19	89.47%	20.64 \pm 7.21	0-101
	K	M	27	59.26%	9.56 \pm 5.97	0-23
		F	23	39.13%	4.88 \pm 4.93	0-17
Urbana	Ni	M	19	84.21%	17.06 \pm 31.6	0-133
		F	20	80.00%	14.25 \pm 15.16	0-67
	E	M	7	28.57%	5.5 \pm 6.26	0-10
		F	14	42.86%	24.8 3 \pm 25.76	0-71
	P	M	23	4.35%	-	-
		F	17	0%	-	-
	A	M	21	71.43%	18.2 6 \pm 19.30	0-76
		F	20	65.00%	6.92 \pm 7.71	0-30
	M	M	17	100%	28.23 \pm 28.90	3-103
		F	12	100%	17. 5 \pm 19.63	1-72

Tabela A29

Rezultati ANOVA modela na individualne vrednosti FA oblika glave sa intenzitetom i prevalencom krvnih parazita, kondicionim indeksom (SMI), tipom populacije i interakcijama kao faktorima. SS: suma kvadrata; Df: Stepeni slobode; F:F statistika; P: korespodentna P vrednost. Statistički značajni efekti su predstavljeni boldiranim karakterima

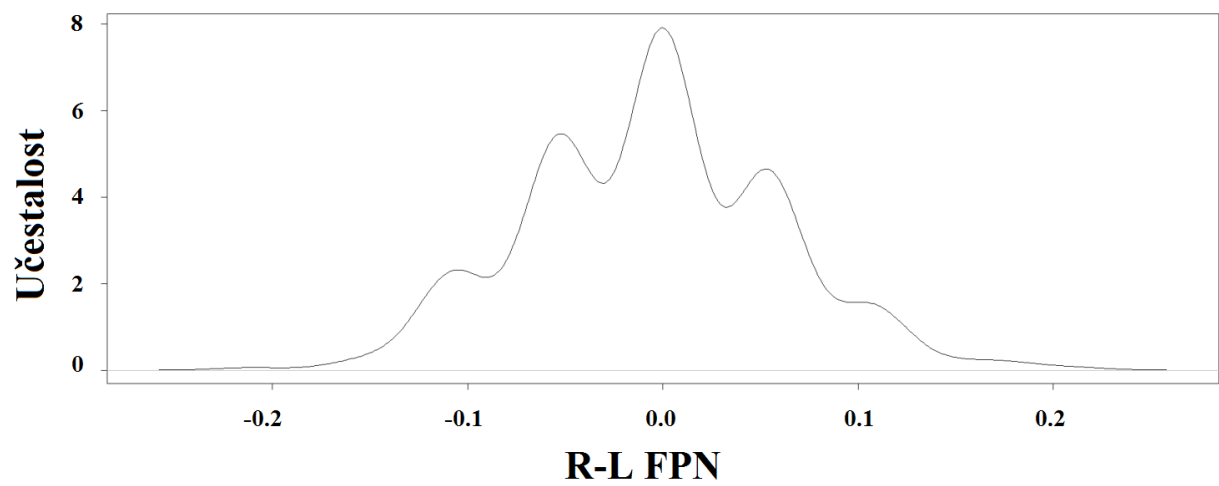
	df	SS	F	P
Intenzitet	1	<0.001	1.327	0.250
Prevalenca	1	<0.001	6.655	0.010
SMI	1	<0.001	4.272	0.039
Tip	1	0.001	12.132	<0.001
Prevalenca × SMI	1	<0.001	0.306	0.580
Prevalenca × Tip	1	<0.001	0.512	0.474
SMI × Tip	1	<0.001	1.508	0.220
Prevalenca × SMI× Tip	1	<0.001	1.692	0.194
Reziduali	312	0.042		

8.2.Slike



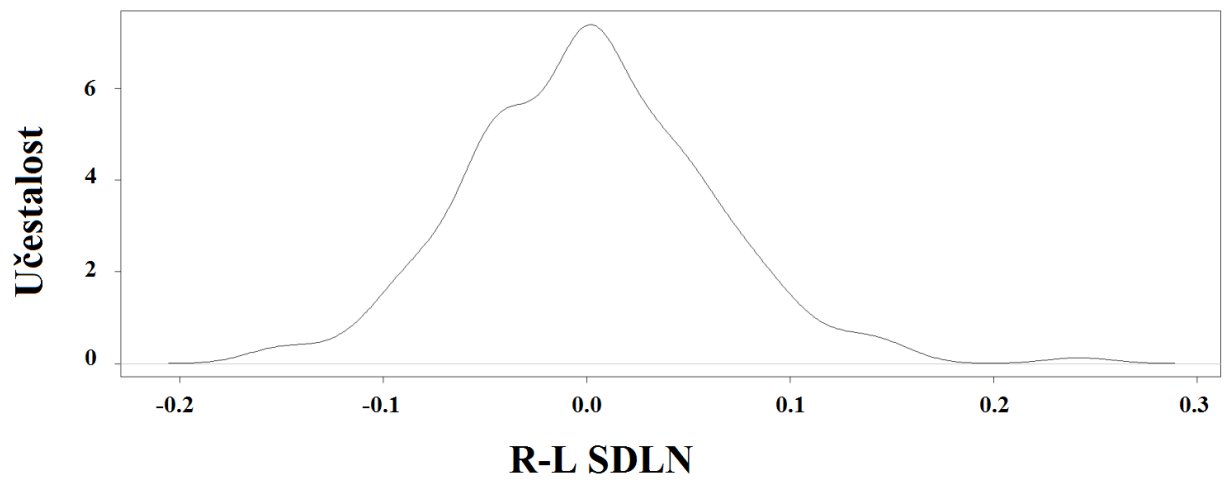
Slika A1

Rasprostranjenje *Podarcis muralis* (gornja slika, oblast sivo obojena (preuzeto i modifikovano sa www.iucnredlist.org/details/61550/0); lokacija mesta uzorkovanja (gornja slika, oblast crno obojena): detaljan raspored mesta (donja slika) gde su uzorkovane ruralne (beli simboli) i urbane (crni simboli) populacije. Videti tabelu A1. za veličine i oznake populacionih uzoraka.



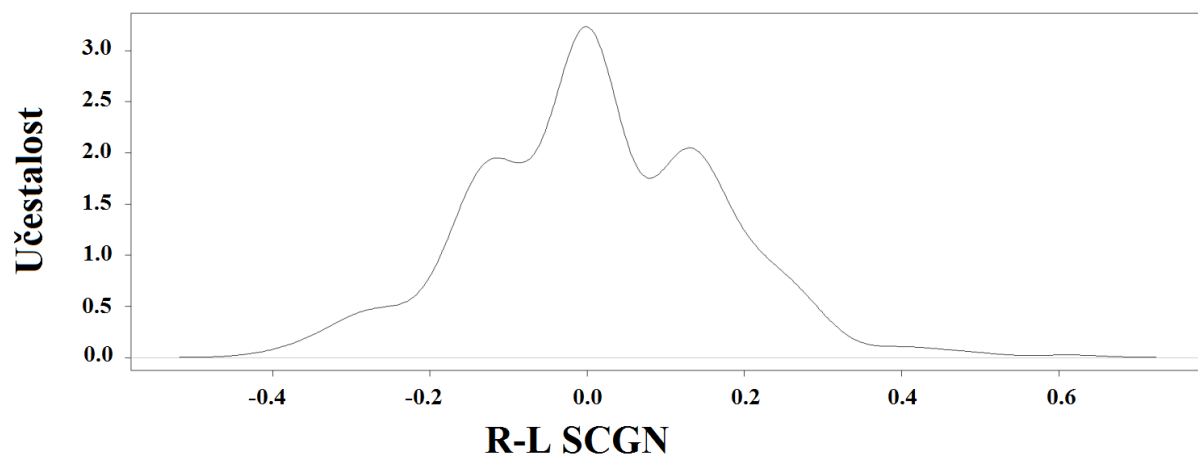
Slika A2

Raspodela individualnih vrednosti indeksa asimetrije u broju femoralnih pora (FPN) za ceo uzorak.



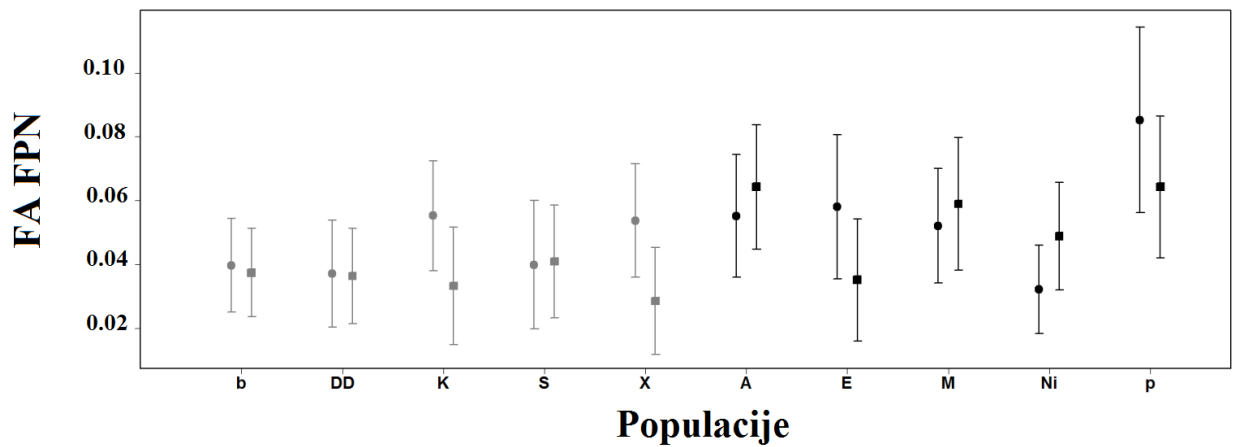
Slika A3

Raspodela individualnih vrednosti indeksa asimetrije u broju subdigitalnih lamela (SDLN) za ceo uzorak.



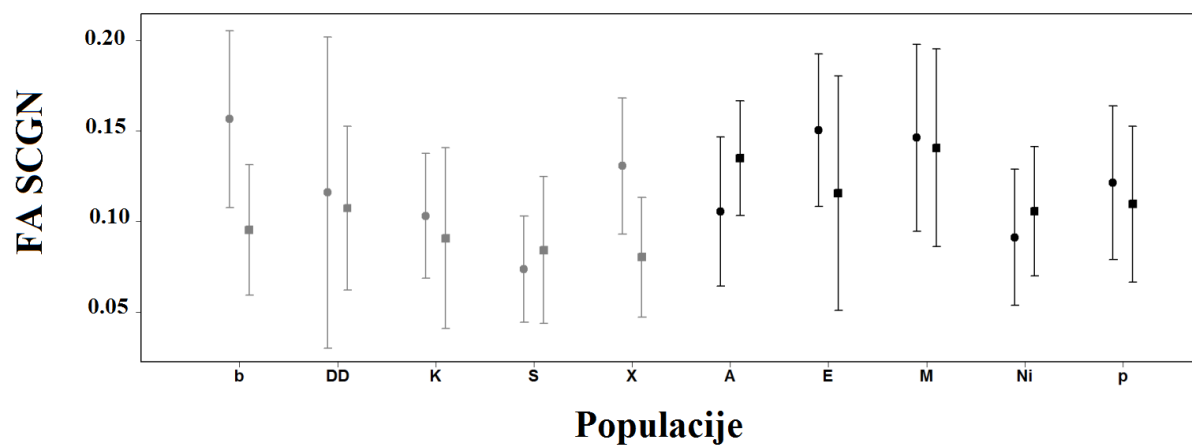
Slika A4

Raspodela individualnih vrednosti indeksa asimetrije u broju subcilijarnih granula (SCGN) za ceo uzorak.



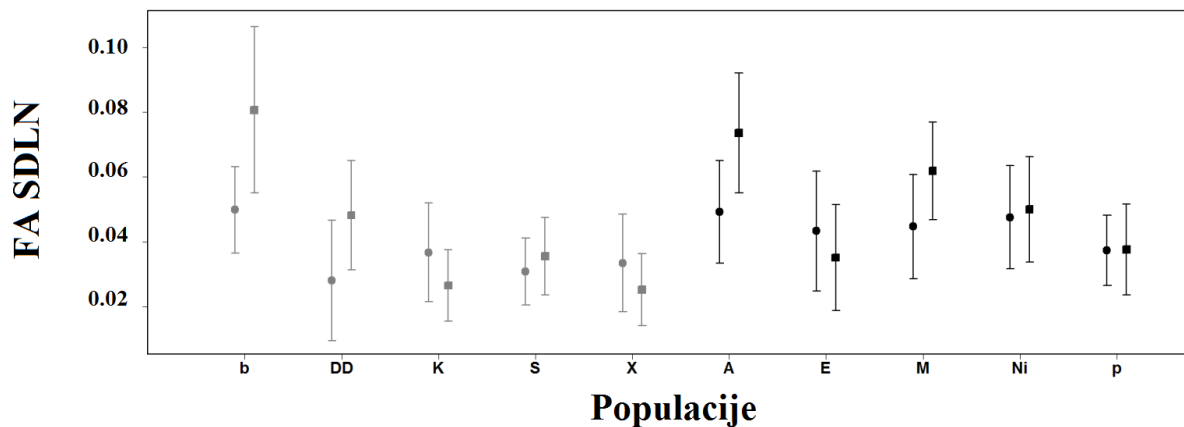
Slika A5

Srednje vrednosti i intervali poverenja fluktuirajuće asimetrije broja femoralnih pora (FPN) za mužjake (kvadrati) i ženke (krugovi), u urbanim (crni simboli) i ruralnim (sivi simboli) populacijama *Podarcis muralis*. Date su vrednosti za 95% interval poverenja.



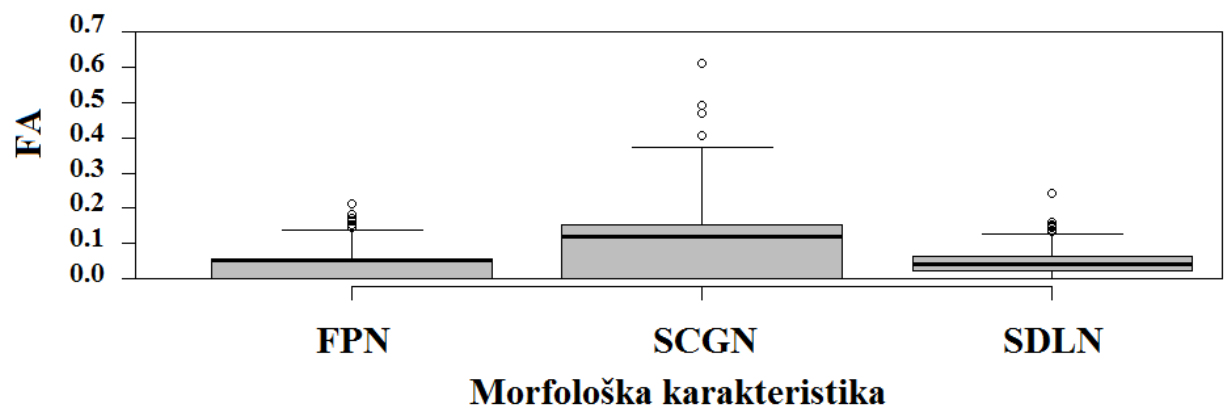
Slika A6

Srednje vrednosti i intervali poverenja fluktuirajuće asimetrije broja subcilijarnih granula (SCGN) za mužjake (kvadrati) i ženke (krugovi), u urbanim (crni simboli) i ruralnim (sivi simboli) populacijama *Podarcis muralis*. Vertikalne linije predstavljaju 95% intervala poverenja.



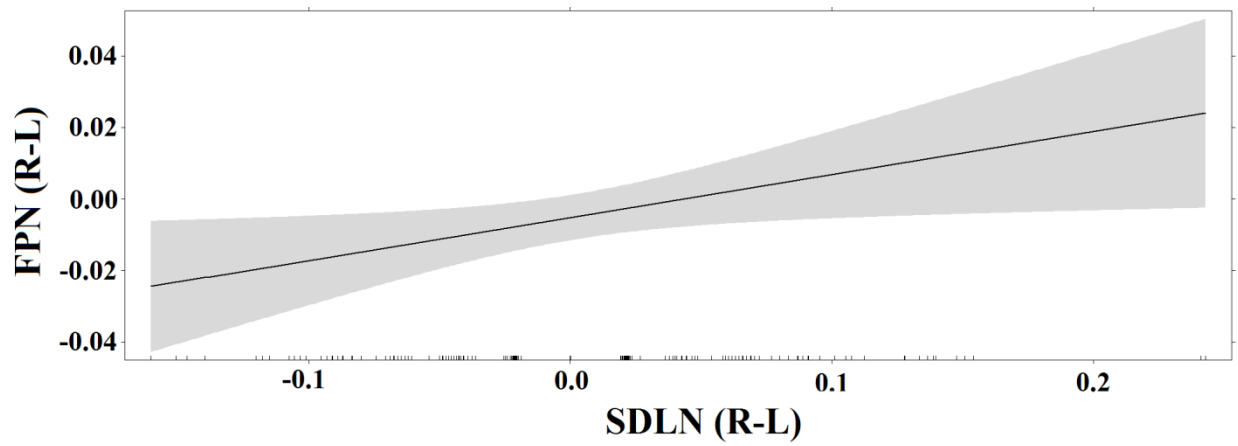
Slika A7

Srednje vrednosti i intervali poverenja fluktuirajuće asimetrije subdigitalnih lamela (SDLN) za mužjake (kvadrati) i ženke (krugovi), u urbanim (crni simboli) i ruralnim (sivi simboli) populacijama *Podarcis muralis*. Vertikalne linije predstavljaju 95% interval poverenja.



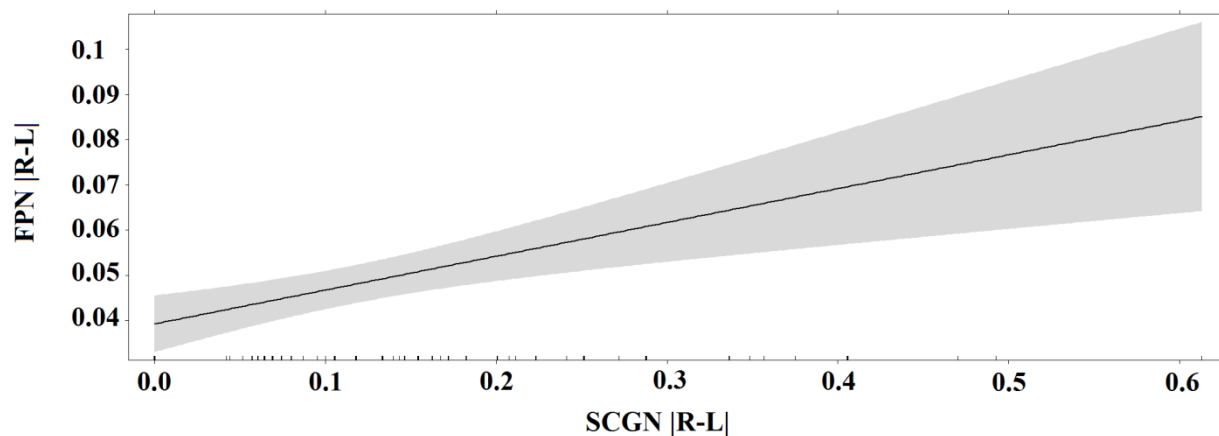
Slika A8

Srednje vrednosti fluktuirajuće asimetrije femoralnih pora (FPN), subcijlijarnih granula (SCGN) i subdigitalnih lamela (SDLN).



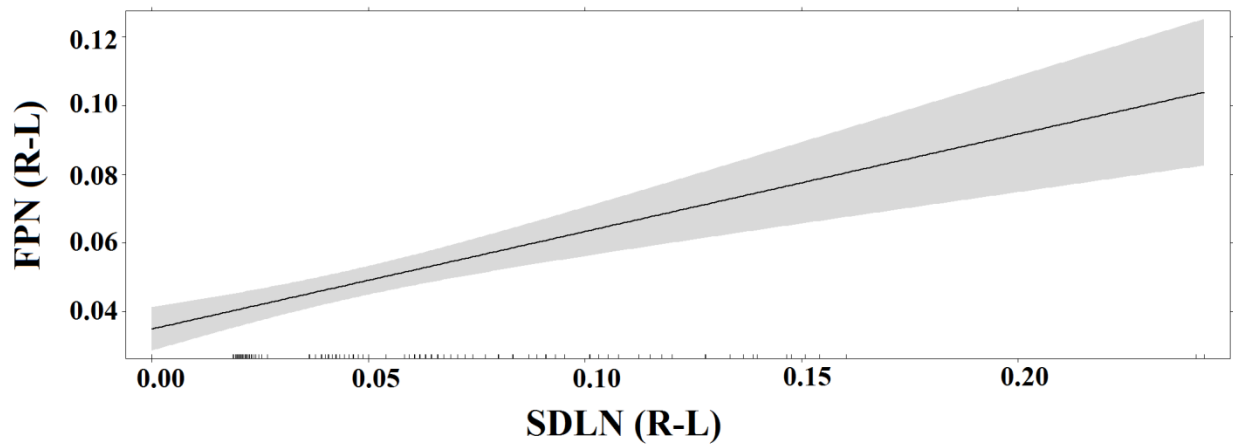
Slika A9

Vizuelni prikaz korelacije između apsolutnih vrednosti FA femoralnih pora (FPN) i apsolutnih vrednosti FA subdigitalnih lamela (SDLN). Osenčena površina predstavlja interval poverenja od 95%.



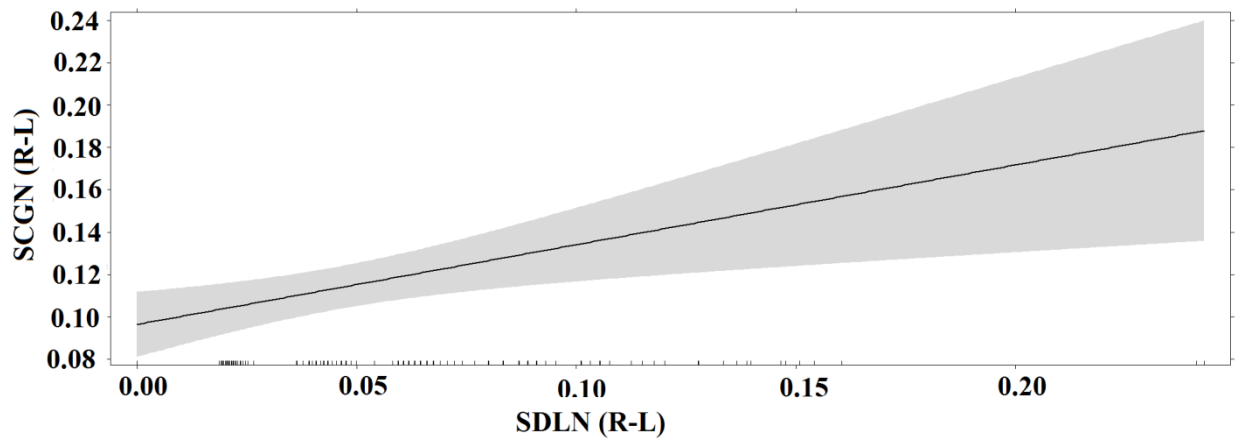
Slika A10

Vizuelni prikaz korelacije između apsolutnih vrednosti FA subcilijskih granula (SCGN) i apsolutnih FA vrednosti femoralnih pora (FPN). Osenčena površina predstavlja interval poverenja od 95%.



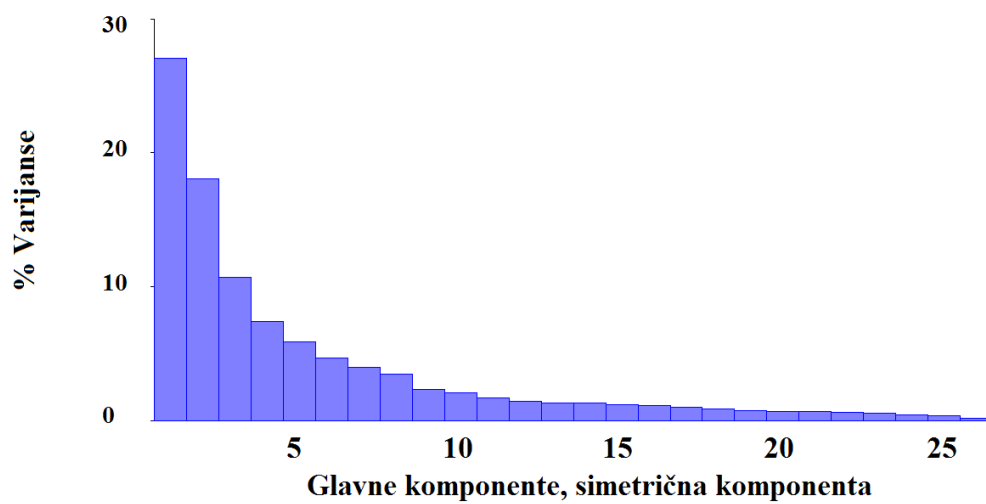
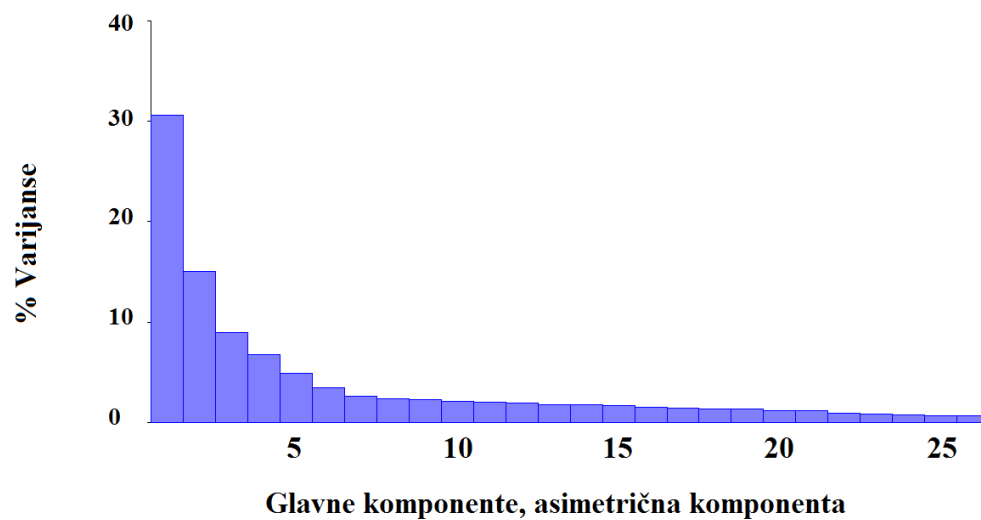
Slika A11

Vizuelni prikaz korelacije između apsolutnih vrednosti FA subdigitalnih lamela (SDLN) i apsolutnih FA vrednosti femoralnih pora (FPN). Osenčena površina predstavlja interval poverenja od 95%.



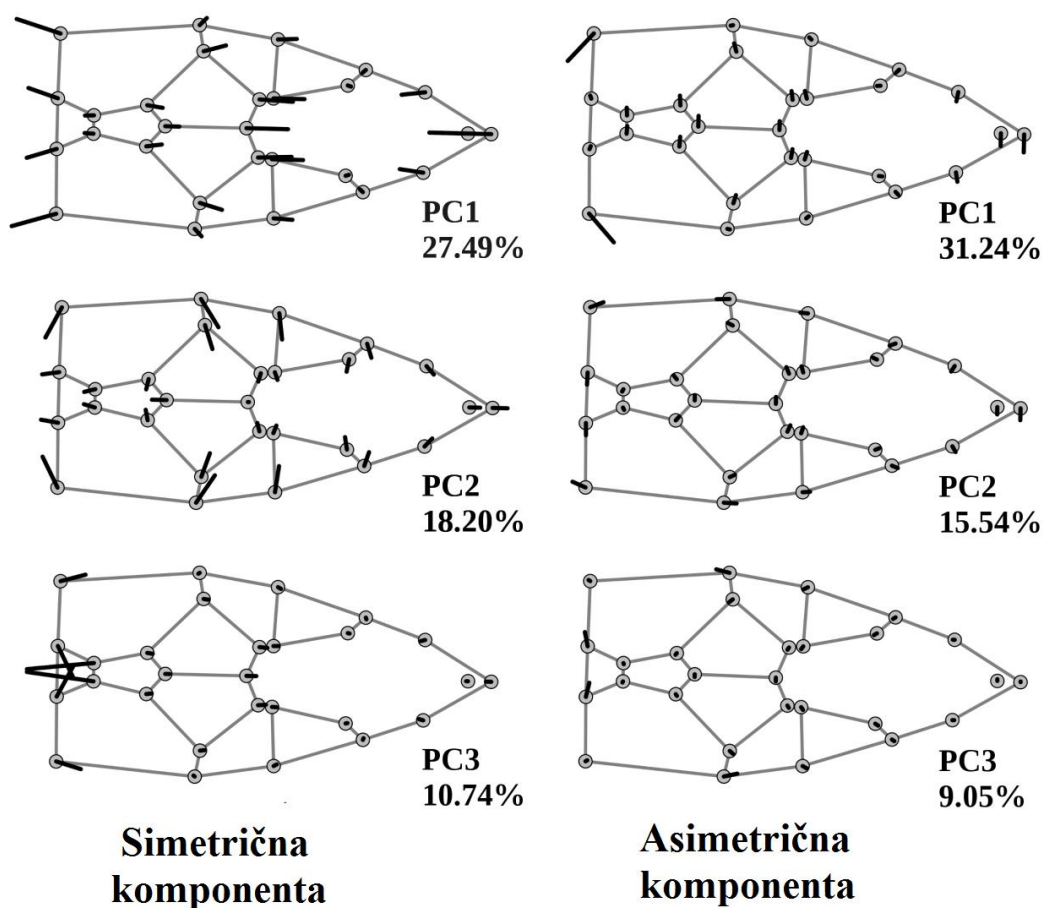
Slika A12

Vizuelni prikaz korelacije između apsolutnih vrednosti FA subdigitalnih lamela (SDLN) i apsolutnih FA vrednosti subcilijarnih granula (SCGN). Osenčena površina predstavlja interval poverenja od 95%.



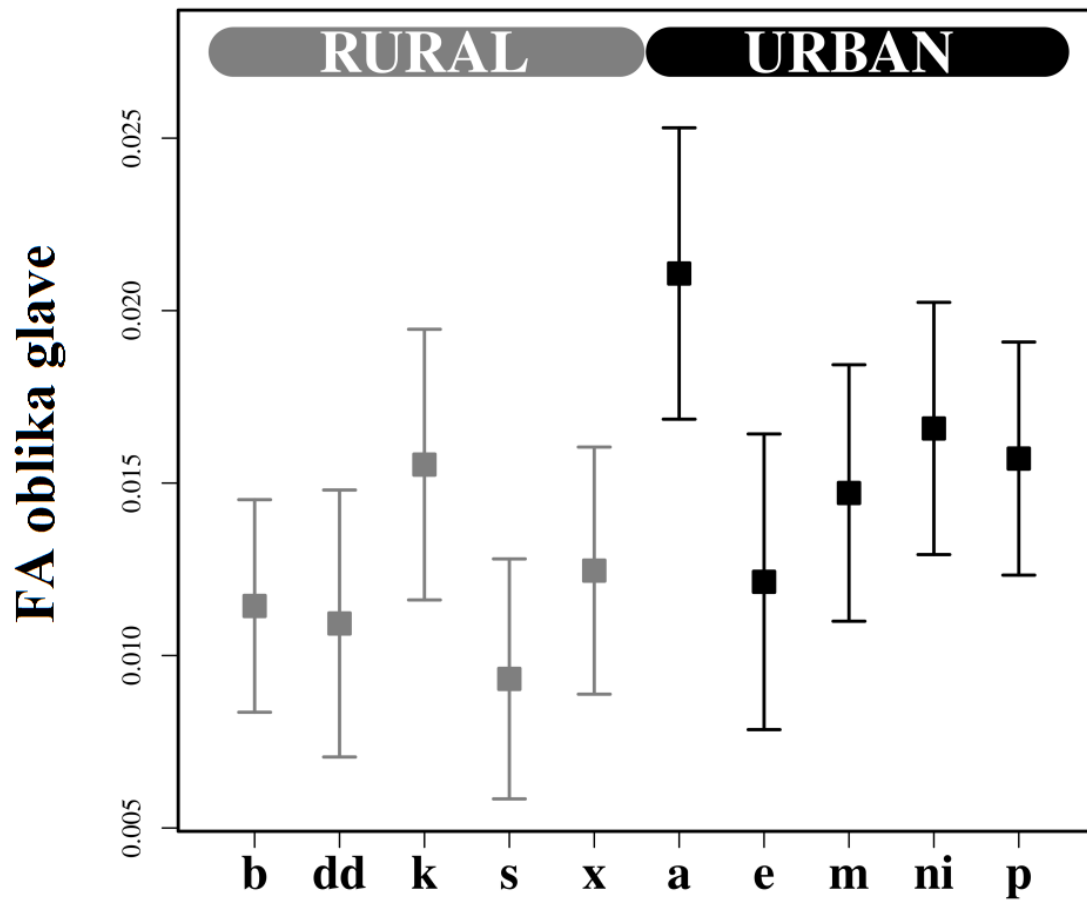
Slika A13

Udeo varijacije oblika simetrične i asimetrične komponente koji je objašnjen svakom od glavnih komponenti.



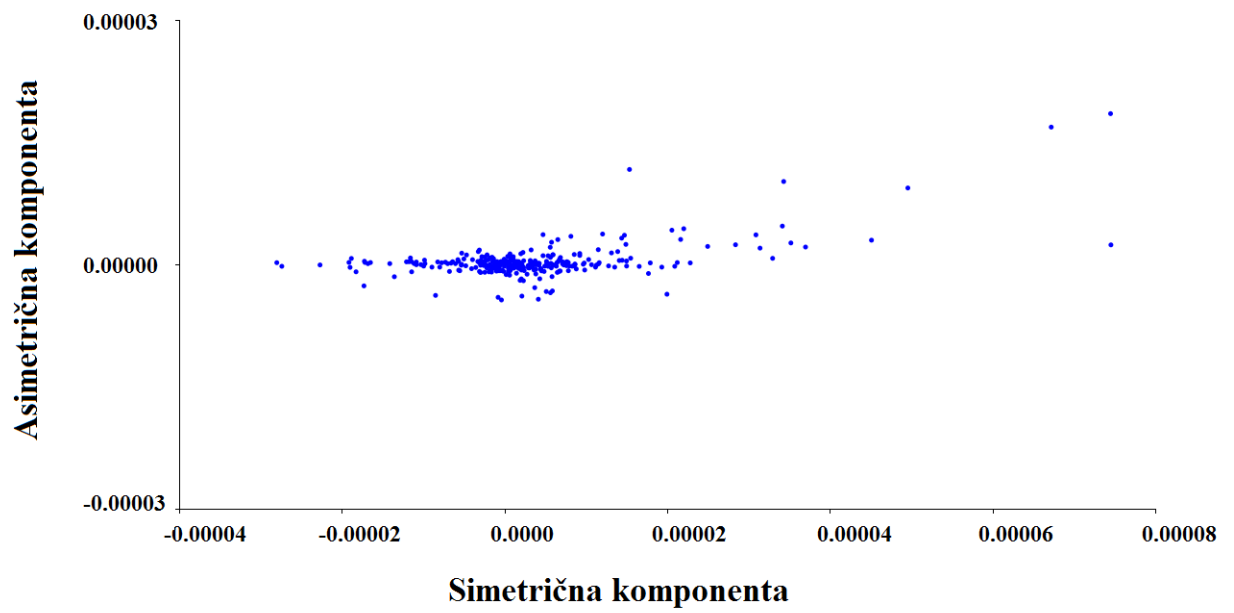
Slika A14

Obrasci varijacije oblika dorzalne strane glave koji odgovaraju individualnom efektu (levo, simetrična komponenta), efektu jedinka \times strana (desno, fluktuirajuća asimetrija) Prokrustove ANOVA-e. Slika predstavlja prve tri glavne komponente varijacije za svaku od komponenti oblika. Kako bi se poboljšao vizuelni prikaz, promene oblika su uvećane pet puta u odnosu na stvarne podatke.



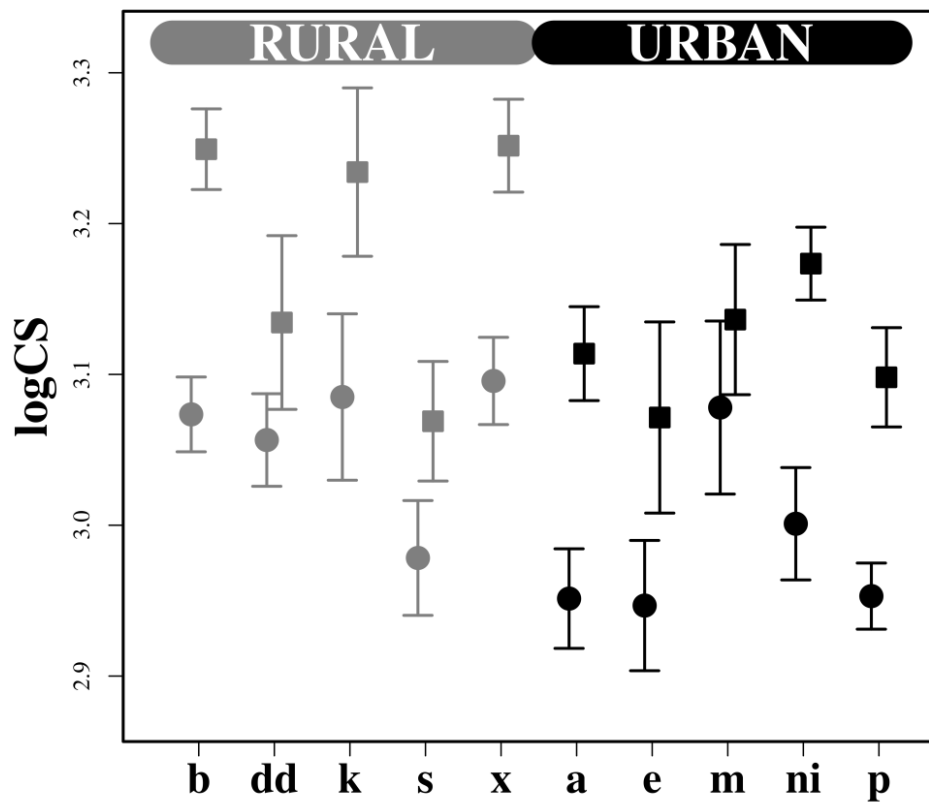
Slika A15

Srednja vrednost i intervali poverenja fluktuirajuće asimetrije oblika dorzalne strane glave u urbanim (crni simboli) i ruralnim (sivi simboli) populacijama *Podarcis muralis*. Vertikalne linije predstavljaju 95% interval poverenja.



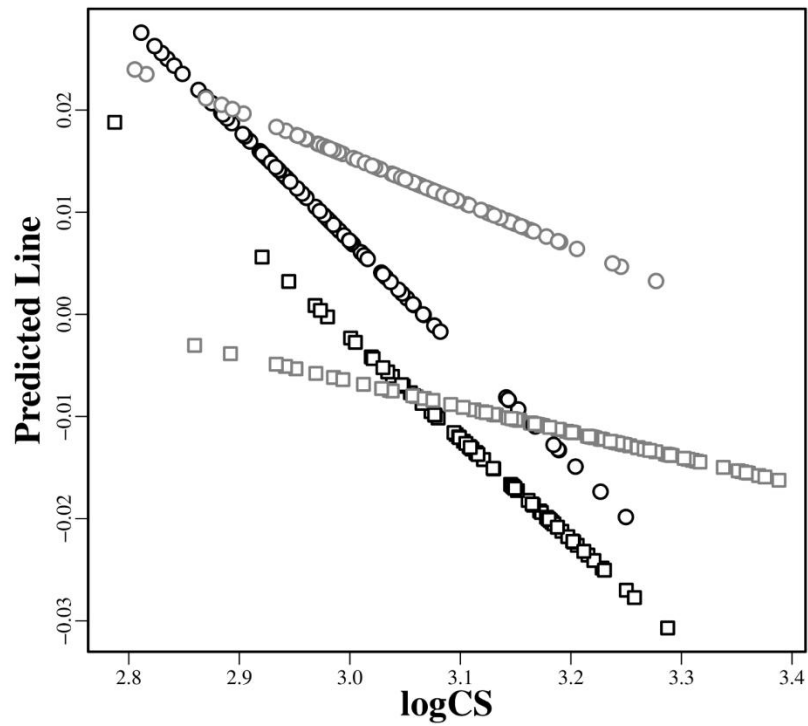
Slika A16

Vizuelni prikaz korelacije između simetrične i asimetrične komponente oblika.



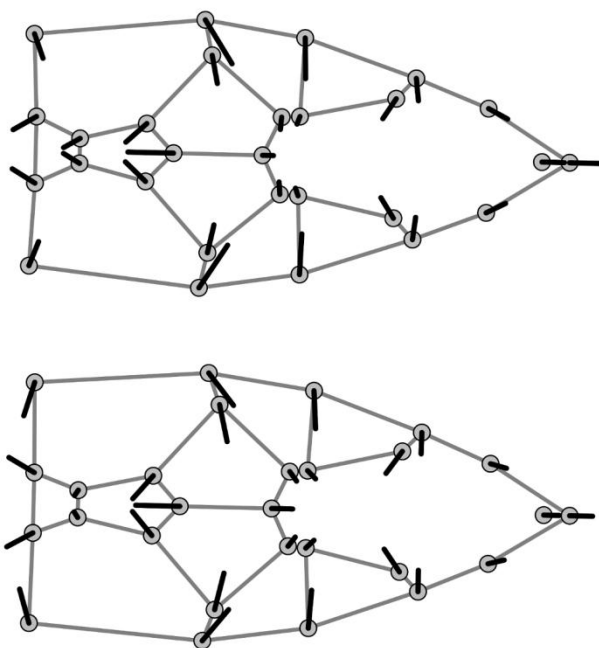
Slika A17

Prosečne vrednosti i intervali poverenja log transformisanih vrednosti veličine centroida (CS) mužjaka (kvadrati) i ženki (krugovi), u urbanim (crni simboli) i ruralnim (sivi simboli) populacijama *Podarcis muralis*. Vertikalne linije predstavljaju 95% interval poverenja.



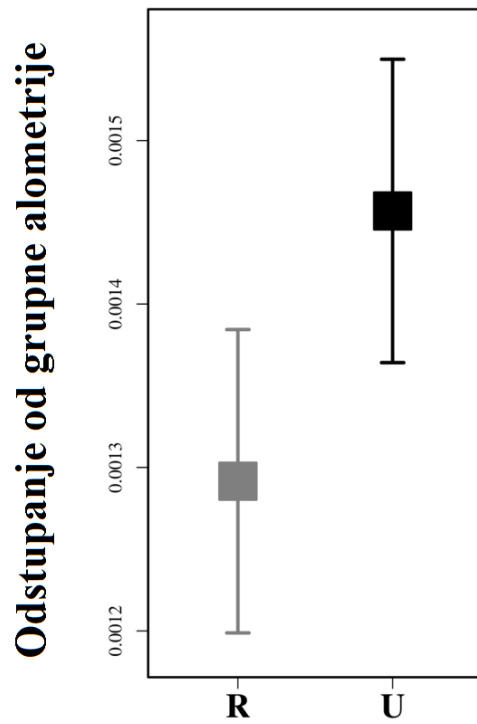
Slika A18

Alometrijski odnos između simetrične komponente oblika glave i veličine centroida (CS) za mušjake (kvadrati) i ženke (krugovi) u urbanim (crni simboli) i ruralnim (sivi simboli) populacijama, vizuelno predstavljen prvom glavnom komponentom predviđenih vrednosti iz multivarijantne regresije simetrične komponente oblika na veličinu centroida (CS) (prema: Adams i Nistri, 2010)



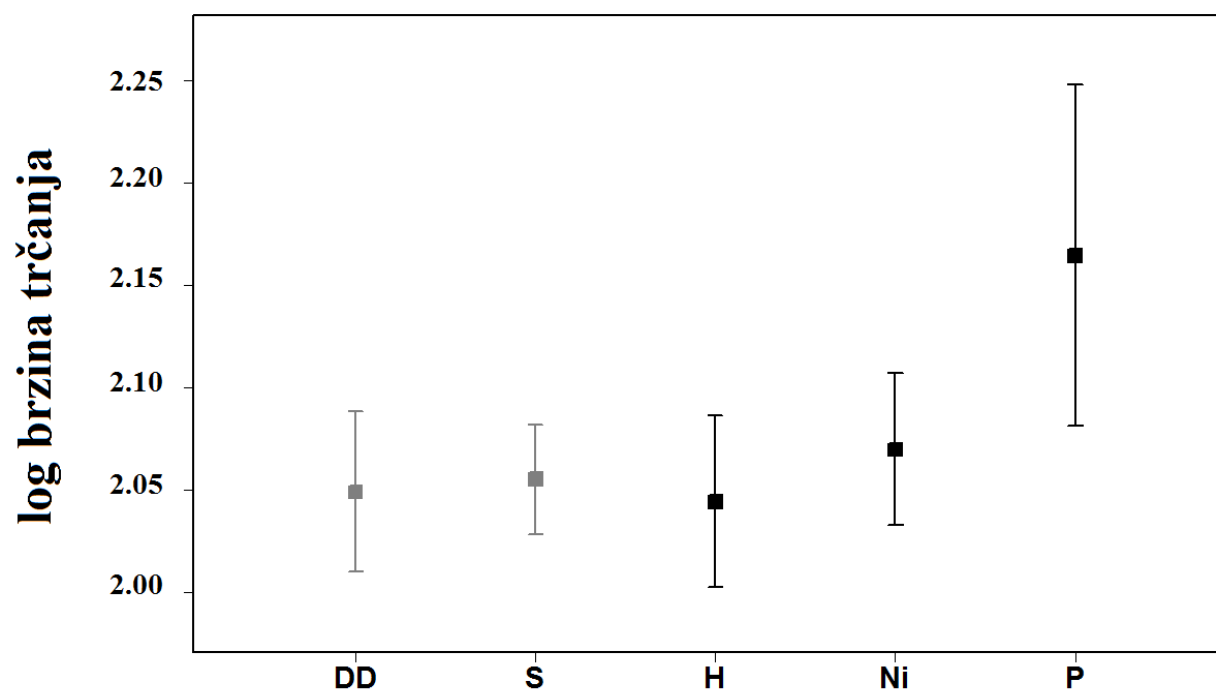
Slika A19

Alometrijske promene oblika u ruralnim populacijama (gornja slika) i urbanim populacijama (donja slika).



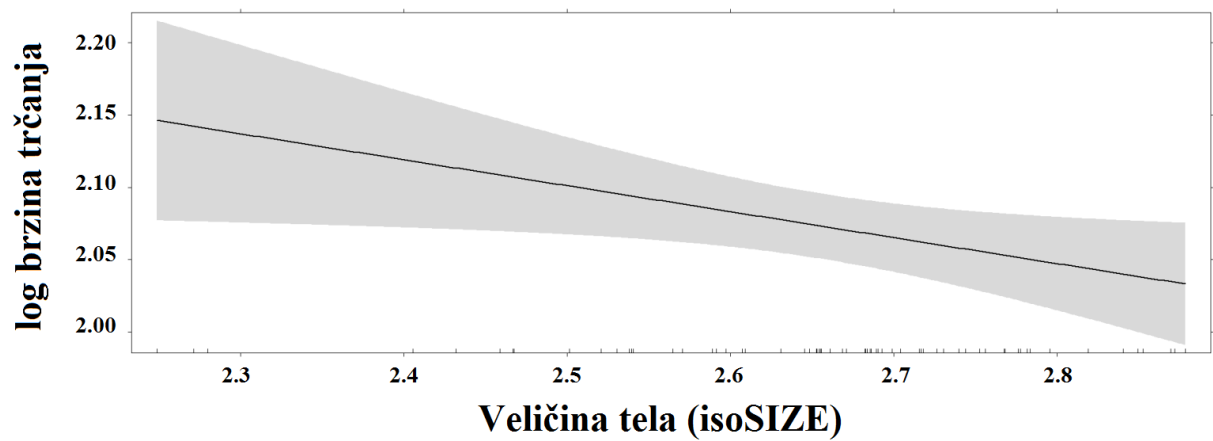
Slika A20

Srednje vrednosti i intervali poverenja odstupanja od grupne alometrije simetrične komponente oblika u urbanom (crni simboli) i ruralnom (sivi simboli) tipu populacije. Vertikalne linije predstavljaju 95% intervala poverenja



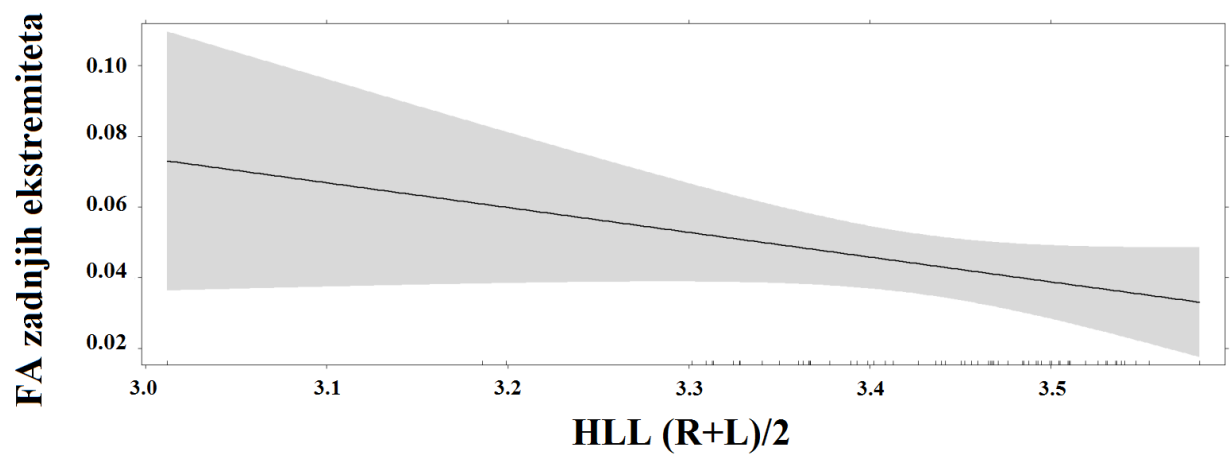
Slika A21

Prosečne vrednosti log transformisanih vrednosti performanse ($\log \text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$) u urbanim (crni simboli) i ruralnim (sivi simboli) populacijama zidnog guštera.



Slika A22

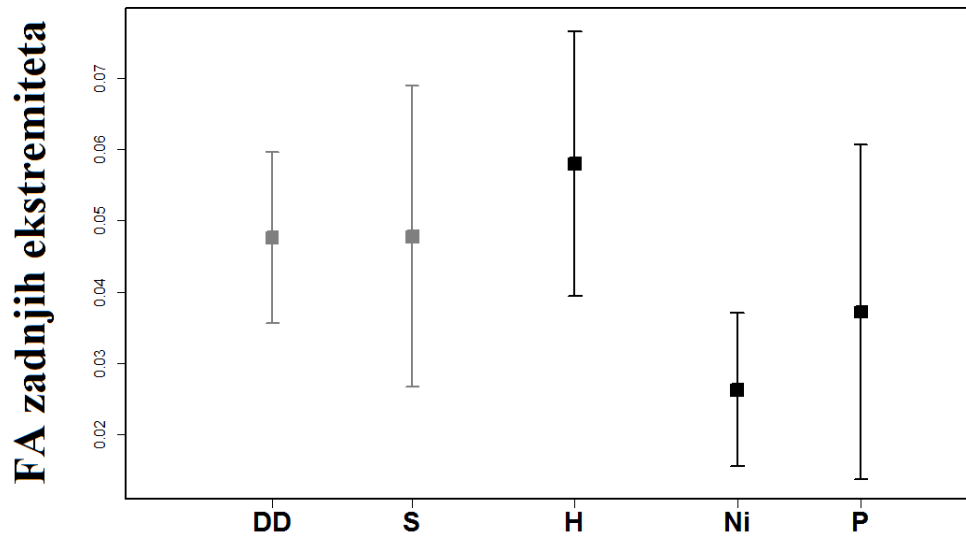
Vizuelni prikaz odnosa između brzine trčanja i multivarijantne mere veličine tela (isoSIZE). Osenčena površina predstavlja 95% interval poverenja.



Slika A23

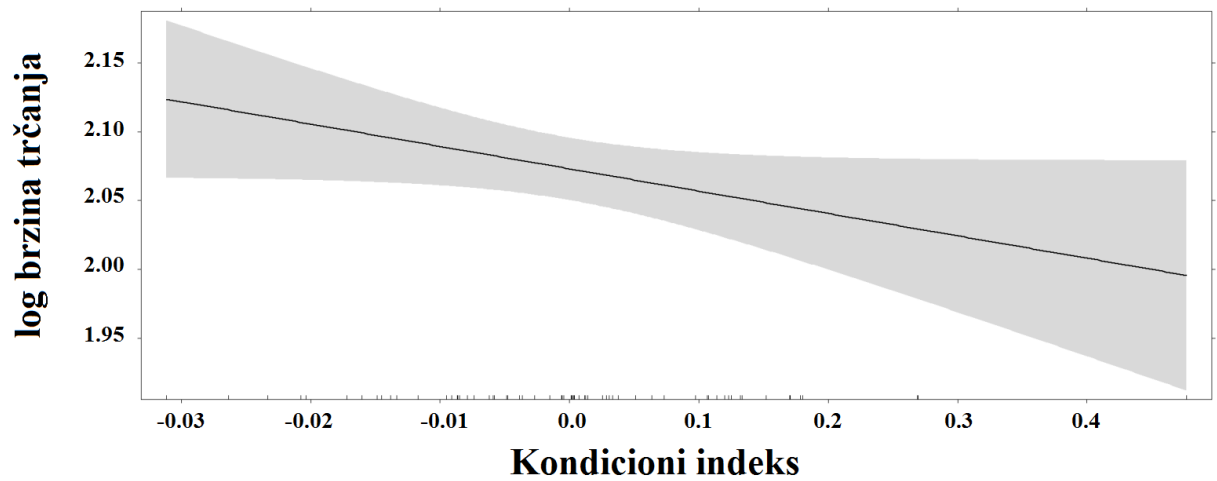
Vizuelni prikaz odnosa između nivoa FA u dužini zadnjih ekstremiteta i srednje vrednosti veličine morfološke karakteristike na obe strane tela ($HLL (R+L)/2$).

Osenčena površina predstavlja 95% interval poverenja.



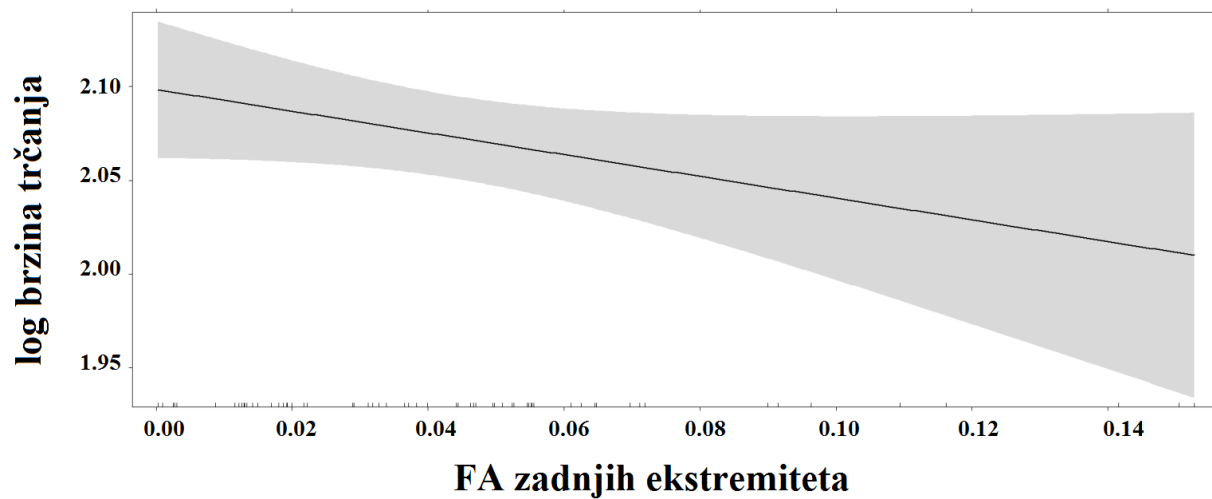
Slika A24

Nivo fluktuirajuće asimetrije u dužini zadnjih ekstremiteta u ruralnim (sivi simboli) i urbanim populacijama (crni simboli) *P. muralis*. Vertikalne linije predstavljaju 95% interval poverenja



Slika A25

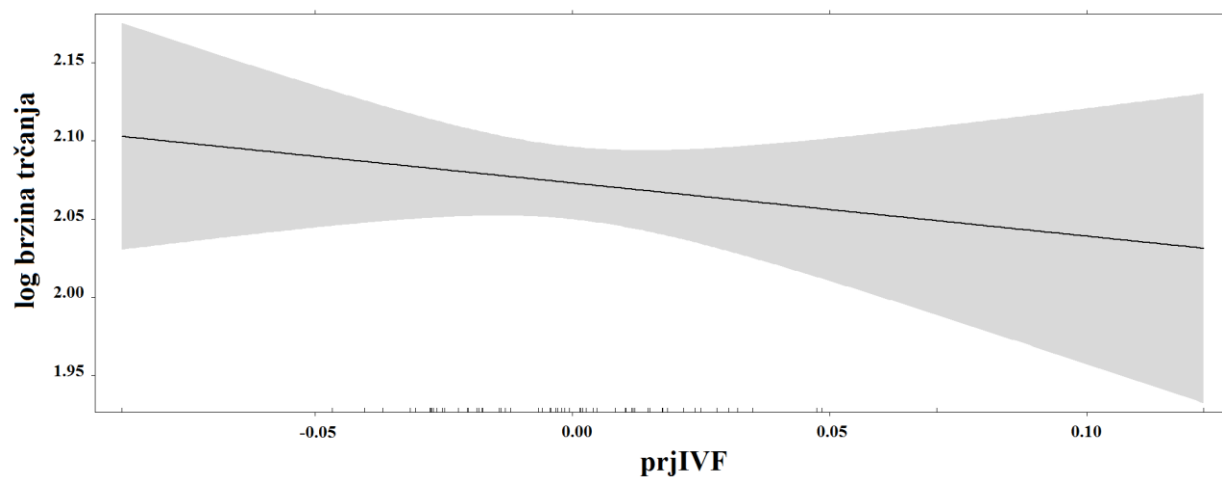
Vizuelni prikaz odnosa između brzine trčanja i kondicionog indeksa. Osenčena površina predstavlja 95% interval poverenja.



Slika A26

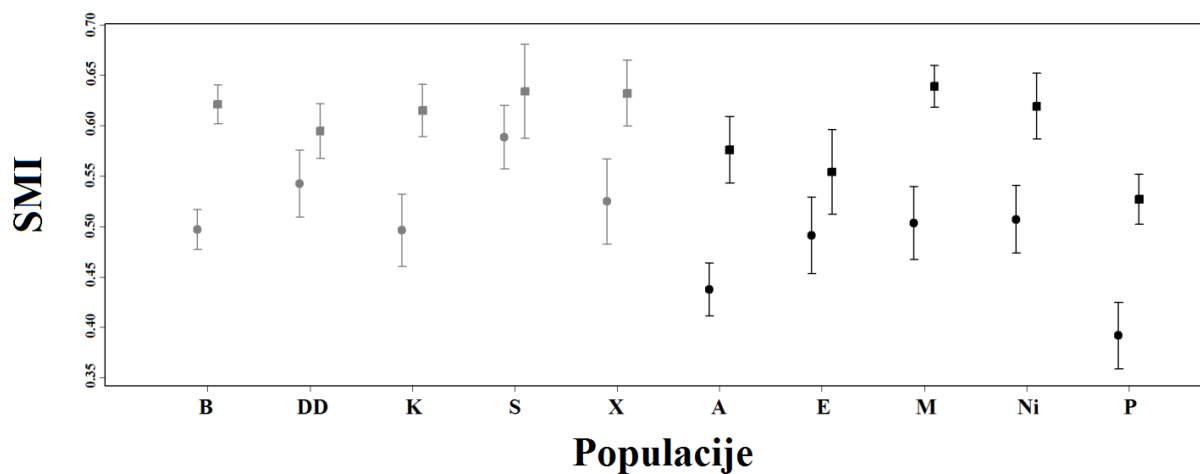
Vizuelni prikaz odnosa između brzine trčanja i nivoa asimetrije zadnjih ekstremiteta.

Osenčena površina predstavlja 95% interval poverenja.



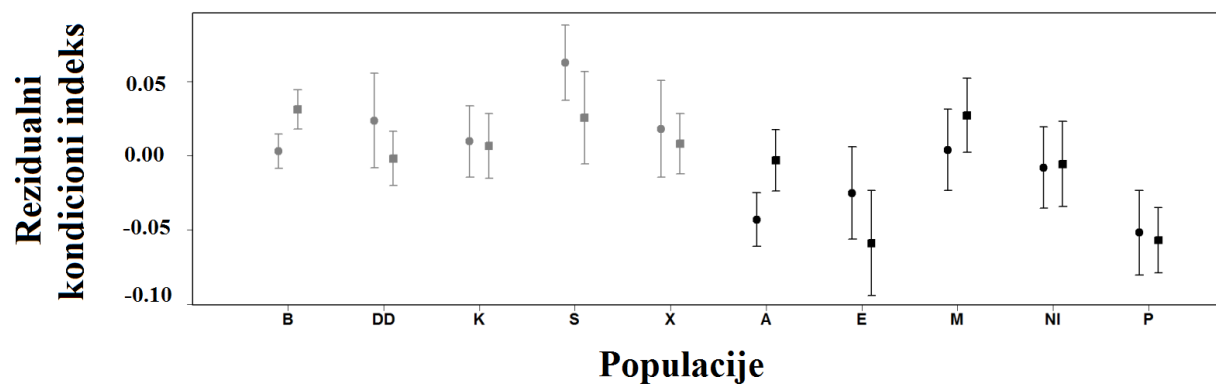
Slika A27

Vizuelni prikaz odnosa između brzine trčanja i relativne dužine četvrtog prsta na zadnjim ekstremitetima. Osenčena površina predstavlja 95% interval poverenja.



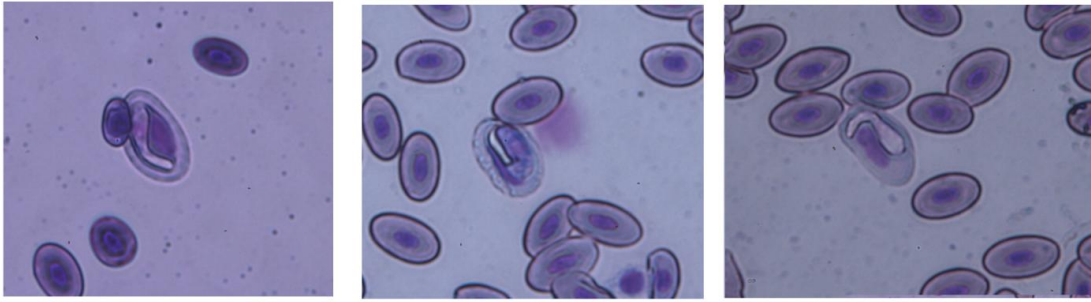
Slika A28

Prosečne vrednosti SMI kondicionog indeksa za mužjake (kvadrati) i ženke (krugovi) *Podarcis muralis* u ruralnim (sivi simboli) i urbanim (crni simboli) populacijama. Vertikalne linije predstavljaju 95% interval poverenja



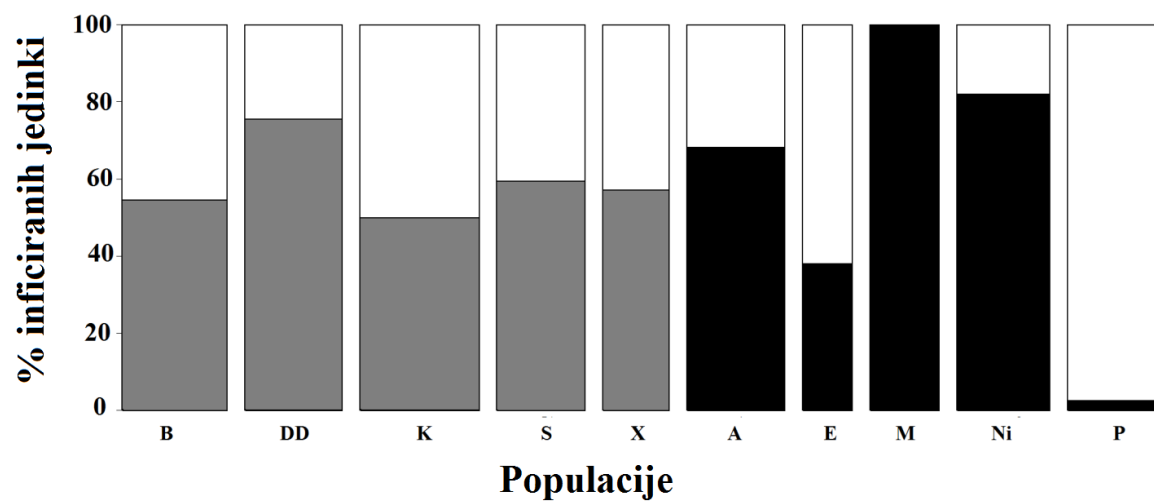
Slika A29

Prosečne vrednosti rezidualnog kondicionog indeksa za mužjake (kvadrati) i ženke (krugovi) *Podarcis muralis* u ruralnim (sivi simboli) i urbanim (crni simboli) populacijama. Vertikalne linije predstavljaju 95% interval poverenja



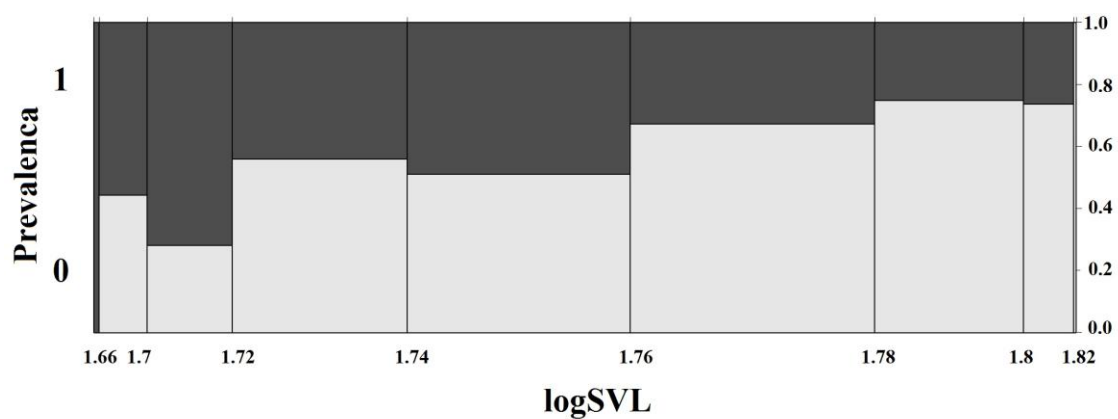
Slika A30

Različite forme krvnih parazita u eritrocitima zidnog guštera *Podarcis muralis* iz analiziranih populacija.



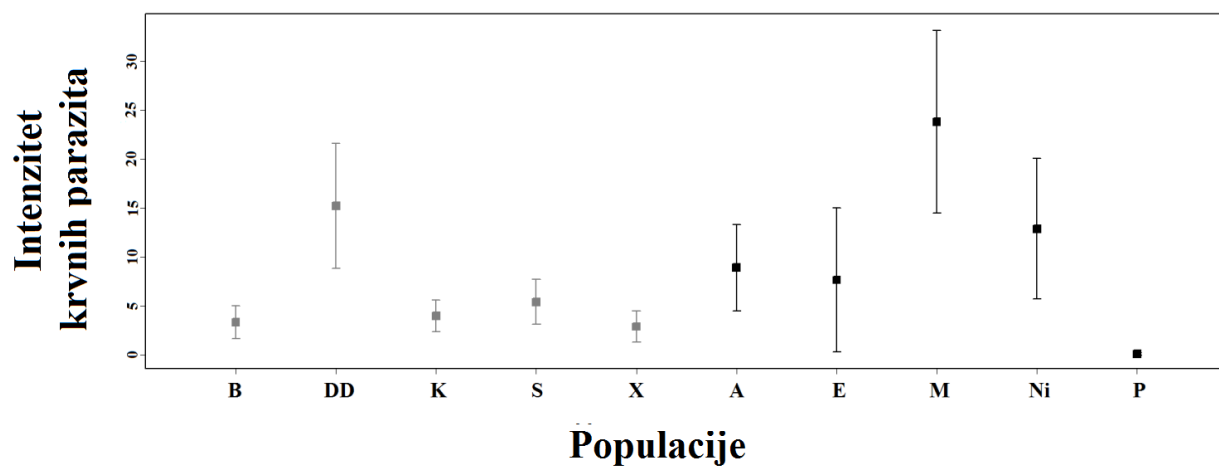
Slika A31

Prevalenca krvnih parazita u analiziranim ruralnim (siva polja) i urbanim (crna polja) populacijama *P. muralis*.



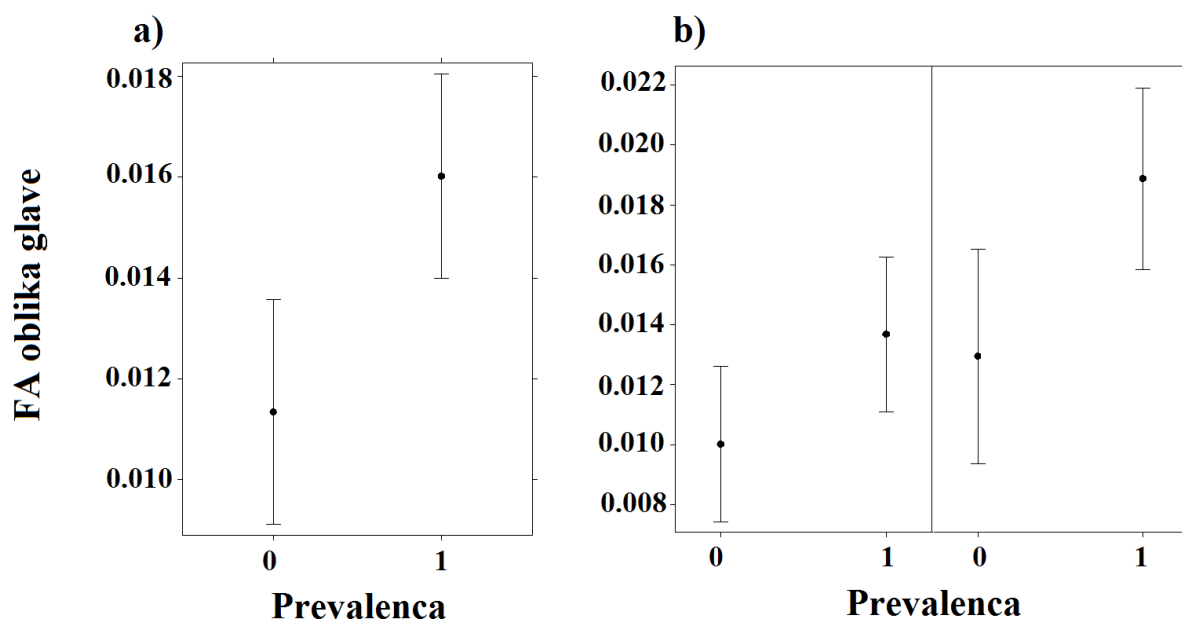
Slika A32

Vizuelni prikaz odnosa između prevalence krvnih parazita i log transformisane veličine tela.



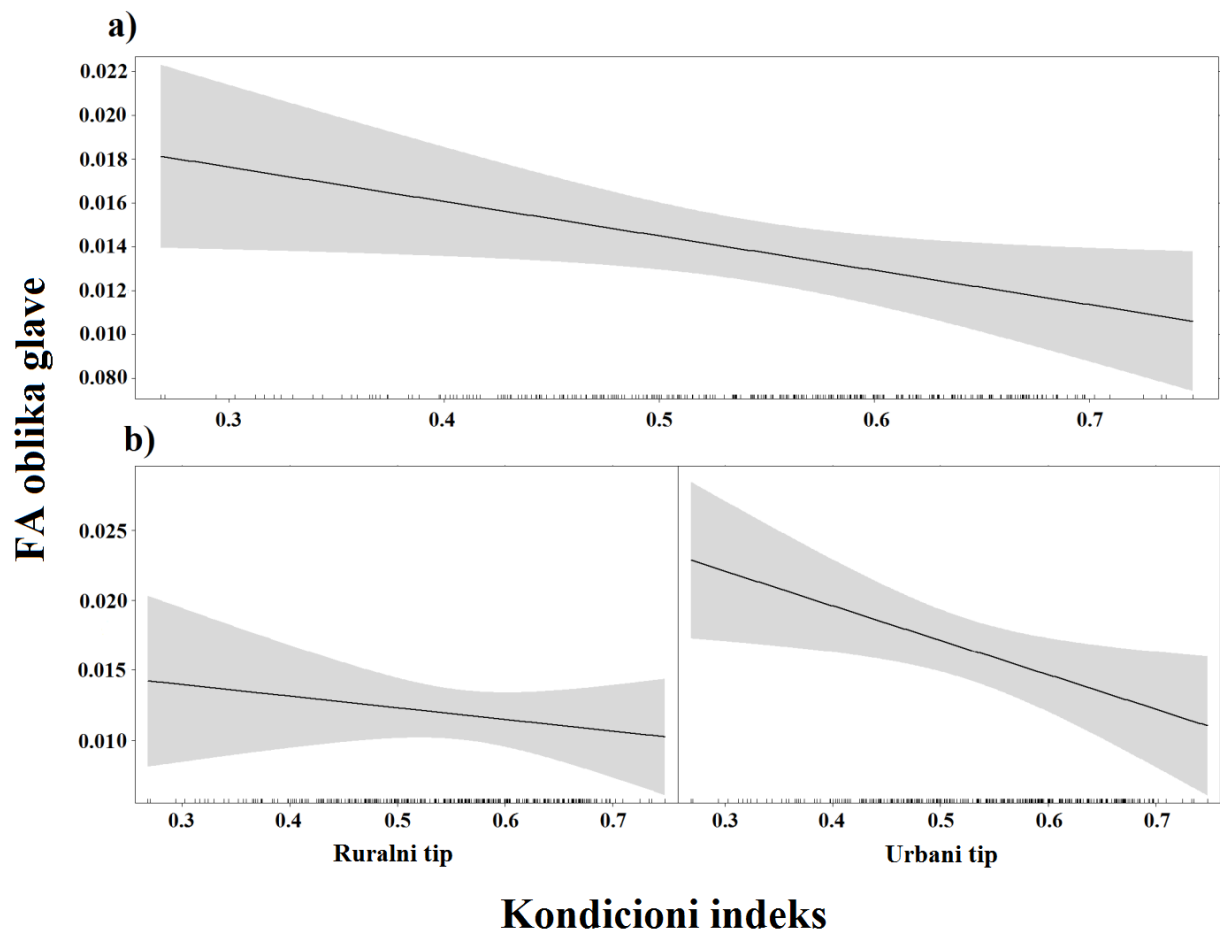
Slika A33

Prosečna vrednost intenziteta krvnih parazita u analiziranim ruralnim (sivi simboli) i urbanim (crni simboli) populacijama *P. muralis*. Vertikalne linije predstavljaju 95% interval poverenja



Slika A34

Odnos asimetrije oblika glave i prevalencije krvnih parazita a) na nivou celog uzorka i b) zasebno u ruralnom (levo) i urbanom (desno) tipu populacija. Vertikalne linije predstavljaju 95% interval poverenja



Slika A35

Odnos asimetrije oblika glave i kondicionog indeksa na nivou celog uzorka (gornja slika) i zasebno u ruralnom (levo dole) i urbanom (desno dole) tipu populacija. Osenčena površina označava interval poverenja od 95%.

BIOGRAFIJA AUTORA

Marko M. Lazić rođen je 07.02.1984 u Leskovcu gde je završio osnovnu i srednju školu. Studije biologije upisuje 2003. godine na Prirodno-matematičkom fakultetu Univerziteta u Nišu gde i je i diplomirao 2009. Iste godine upisuje doktorske studije na Biološkom fakultetu Univerziteta u Beogradu, modul Evolucionarna biologija. Trenutno je angažovan kao istraživač-saradnik na projektu osnovnih istraživanja br 173025 “Evolucija u heterogenim sredinama: mehanizmi adaptacija, biomonitoring i konzervacija biodiverziteta”, finansiranom od strane Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja Republike Srbije. Pored toga, učestvovao je na projektu bilateralne saradnje Srbija-Portugal 2011.- 2012. „Using *Podarcis* lizards to monitor environmental disturbance“, kada je u nekoliko navrata boravio u institutu CIBIO Universidade do Porto u laboratoriji Dr Miguel A. Carretero.

Прилог 1.

Изјава о ауторству

Потписани-а Марко М. Лазић

број индекса Б 3602/2009

Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

Флукутирајућа асиметрија као индикатор срединског стреса у популацијама зидног гуштера (*Podarcis muralis* Laurenti 1768) у урбаним и руралним срединама

- 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, 3.4.2015



Прилог 2.

Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора Марко М. Лазић

Број индекса Б 3602/2009

Студијски програм Еволуциона биологија

Наслов рада Флукутирајућа асиметрија као индикатор срединског стреса у популацијама зидног гуштера (*Podarcis muralis* Laurenti 1768) у урбаним и руралним срединама

Ментор проф. др Јелка Црнобрња-Исаиловић и проф. др Драгана Цветковић

Потписани/а Марко М. Лазић

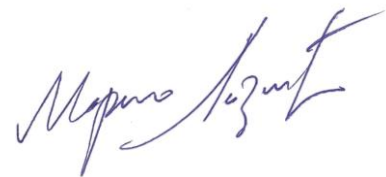
Изјављујем да је штампана верзија мог докторског рада истоветна електронској верзији коју сам предао/ла за објављивање на порталу **Дигиталног репозиторијума Универзитета у Београду**.

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, 3.4.2015



Прилог 3.

Изјава о коришћењу

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

Флуктуирајућа асиметрија као индикатор срединског стреса у популацијама зидног гуштера (*Podarcis muralis* Laurenti 1768) у урбаним и руралним срединама

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

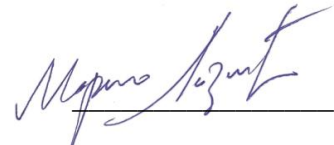
5. Ауторство – без прераде

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, 3.4.2015



1. Ауторство - Дозвољавање умножавање, 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 умножавање, 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 умножавање, 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 умножавање, 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 умножавање, 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 умножавање, 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.