

Intraspecijska agresivnost kod autohtone krške gušterice (*Podarcis melisellensis*) u laboratorijskim uvjetima

Bajić, Lina

Master's thesis / Diplomski rad

2025

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:645249>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2025-02-28**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Lina Bajić

**Intraspecijska agresivnost autohtone krške
gušterice (*Podarcis melisellensis*) u
laboratorijskim uvjetima**

Diplomski rad

Zagreb, 2024.

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Lina Bajić

**Intraspecific aggression in autochthonous
Dalmatian wall lizard (*Podarcis melisellensis*)
in laboratory conditions**

Master thesis

Zagreb, 2024

Ovaj rad je izrađen u sklopu projekta Hrvatske zaklade za znanost „Dopaminska regulacija kompetitivnog ponašanja guštera *Podarcis siculus* i *Podarcis melisellensis* (BOLDeR; UIP-2019-04-8469) na Zavodu za animalnu fiziologiju Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu, pod mentorstvom izv. prof. dr. sc. Duje Lisičića. Rad je predan na ocjenu Biološkom odsjeku Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu radi stjecanja zvanja magistra eksperimentalne biologije .

Prije svega, zahvaljujem se mentoru Duji Lisičiću i asistentu Tomislavu Gojaku na pomoći pri izradi rada, ali i znanju iz područja ponašanja životinja koje sam stekla na njihovim kolegijima.

Također, velika hvala svim prijateljima s preddiplomskog i diplomskog studija s kojima sam provela zadnjih pet godina, a posebno kolegi i prijatelju Franku Klasiću na mnogobrojnim kavama na kojima smo detaljno prolazili kroz detalje diplomskog rada.

Veliko hvala i mom Andriji u čijem sam društvu i dovršila ovaj diplomski rad.

Zahvaljujem se na potpori svojoj obitelji čiji su razni članovi preko mog ramena gledali snimke guštera.

Posebno hvala tati na svim savjetima, objašnjenjima i podršci koja je doprinijela izradi ovog rada.

Na kraju, najveća hvala mami što je uvijek tu uz mene, pa tako i dok se obje bavimo diplomskim radovima, doduše iz suprotnih pozicija.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Diplomski rad

Intraspecijska agresivnost autohtone krške gušterice (*Podarcis melisellensis*) u laboratorijskim uvjetima

Lina Bajić

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

Krška gušterica (*Podarcis melisellensis*) endemska je vrsta istočne obale Jadranskog mora te je jedna od najzastupljenijih vrsta gmazova hrvatske obale i otoka što je čini važnom za razumijevanje ekologije ovog područja. Budući da se radi o teritorijalnoj vrsti, među konspecifičnim jedinkama dolazi do kompeticije. Kao rezultat kompeticije za resurse, javlja se intraspecijska agresivnost. Cilj mog istraživanja bio je utvrditi razinu intraspecijske agresivnosti *P. melisellensis* u laboratorijskim uvjetima, te razlike u njoj s obzirom na spol i lokacije. Sakupljeno je po 20 primjeraka svakog spola na tri lokacije – Sinj, Knin i Pag, ukupno 120 jedinki. Agresivnost je ispitivana u testu otvorenog polja, pri čemu je prostor pod grijaćom svjetiljkom služio kao vrijedan resurs kojim se potiče kompeticija. Praćena su tri tipa agresivnosti: prijetnja, zalet bez kontakta i ugriz. Rezultati istraživanja pokazali su razinu intraspecijske agresivnosti nižu od očekivane, postoji spolni dimorfizam u agresivnosti *P. melisellensis* te su prisutne razlike u tri tipa agresivnosti s obzirom na lokacije. Ponašanje *P. melisellensis* općenito je slabo istraženo, a proučavanje intraspecijske agresivnosti omogućuje bolje razumijevanje interakcija unutar vrste, ali služi i kao osnova za razumijevanje agresivnog ponašanja i odnosa s drugim vrstama.

Ključne riječi: agresija, ponašanje, kompeticija, spolni dimorfizam, bihevioralna ekologija (38 stranica, 10 slika, 5 tablica, 54 literaturna navoda, jezik izvornika: hrvatski)

Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici

Mentor: izv.prof.dr.sc. Duje Lisičić

Ocjenitelji:

izv. prof. dr. sc. Duje Lisičić

izv. prof. dr. sc. Sofia Ana Blažević

izv. prof. dr. sc. Sandra Hudina

Rad prihvaćen: 5. rujna 2024.

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Master thesis

Intraspecific aggression in autochthonous Dalmatian wall lizard (*Podarcis melisellensis*) in laboratory conditions

Lina Bajić

Rooseveltova trg 6, 10000 Zagreb, Croatia

The Dalmatian wall lizard (*Podarcis melisellensis*) is an endemic species of the eastern coast of the Adriatic Sea and one of the most often reptile species on the Croatian coast, which makes it important for understanding the ecology of this area. Due to its territoriality, there is competition between conspecifics. As a result, intraspecific aggressivity occurs, leading to the display of dominance. My research aimed to determine the level of intraspecific aggressivity of *P. melisellensis* in laboratory conditions, regarding sex and different locations. It was conducted on 120 individuals, with 20 specimens of each sex collected from three locations – Sinj, Knin and Pag. Aggressivity was tested in an open field test, with a heat lamp as a resource to encourage competition and aggression. Three types of aggressivity were monitored: display, run without contact and biting. The results showed lower-than-expected level of intraspecific aggressivity, sexual dimorphism regarding intraspecific aggressivity, and differences in the three types of aggressivity concerning locations. The behaviour of *P. melisellensis* is generally poorly researched, and the study of intraspecific aggressivity enables a better understanding of intraspecific interactions but also serves as a basis for understanding aggression and interspecific relationships.

Keywords:

(38 pages, 10 figures, 5 tables, 54 references, original in: Croatian)

Thesis is deposited in Central Biological Library.

Mentor: izv.prof.dr.sc. Duje Lisičić

Reviewers:

Assoc. Prof. Duje Lisičić, PhD

Assoc. Prof. Sofía Ana Blažević, PhD

Assoc. Prof. Sandra Hudina, PhD

Thesis accepted: 5th of September 2024

Sadržaj

1. Uvod.....	1
1.1. Krška gušterica (<i>Podarcis melisellensis</i>).....	1
1.1.1. Rasprostranjenost i sistematika krške gušterice.....	1
1.1.2. Opis vrste	3
1.1.3. Ekologija krške gušterice	4
1.2. Agresivnost	5
1.2.1. Intraspecijska i interspecijska agresivnost	5
1.2.2. Agresivnost kod guštera	7
2. Cilj istraživanja	10
3. Materijal i metode	11
3.1. Terensko istraživanje	11
3.2. Laboratorijski dio	11
3.2.1. Održavanje guštera u laboratorijskim uvjetima	11
3.2.2. Ispitivanje agresivnosti u laboratorijskim uvjetima.....	12
3.3. Analiza video materijala	13
3.4. Statistička obrada podataka	15
4. Rezultati	17
4.1. Opis uzorka.....	17
4.2. Pojavnost agresivnog ponašanja kod ispitivanih guštera	18
4.3. Pojavnost različitih tipova agresivnih ponašanja.....	19
4.3.1. Udjeli pojedinih tipova u svim agresivnim ponašanjima.....	19
4.3.2. Pojavnost agresivnih ponašanja po spolu.....	20
4.3.3. Pojavnost agresivnih ponašanja po lokaciji	20
4.4. Samostalno pojavljivanje pojedinih tipova agresivnog ponašanja	25
5. Rasprava	26
6. Zaključak.....	32
7. Literatura	33
8. Životopis.....	38

1. Uvod

1.1. Krška gušterica (*Podarcis melisellensis*)

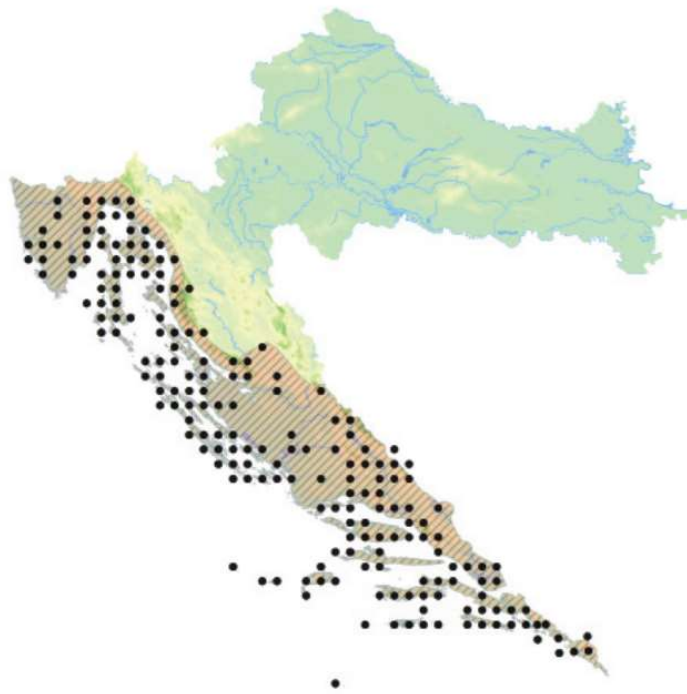
1.1.1. Rasprostranjenost i sistematika krške gušterice

Krška gušterica, *Podarcis melisellensis* (Braun, 1877), endemska je vrsta obale i otoka istočnog Jadrana iz porodice Lacertidae (Tablica 1). Osim u Hrvatskoj, obitava na području Italije, Slovenije, BiH, Crne Gore i Albanije. U kontinentalnom dijelu, njen se areal pruža područjem koje karakterizira mediteranska klima u dolinama rijeka te je prisutna na većini Jadranskih otoka (Slika 1) (Jelić i sur. 2015). Iako po IUCN-u *P. melisellensis* ima oznaku „najmanje zabrinjavajuće vrste“, otočnim populacijama veliku prijetnju predstavlja *Podarcis siculus* (Rafinesque-Schmaltz, 1810) s kojom je u kompeticiji te koja ju je u translokacijskom pokusu započetom u 1971. u potpunosti istisnula s otoka Pod Mrčaru (Downes i Bauwens 2002; Herrel i sur. 2008).

Izolirane otočne populacije *P. melisellensis* pokazuju raznolikost u veličini, obojenju i drugim morfološkim karakteristikama što je kroz povijest dovelo do opisa velikog broja podvrsta. Tiedemann i Henle (1986) razlikuju 20 podvrsta od kojih se 19 odnosi na izolirane otočne populacije, a Brelih i Džukić (1974) opisuju čak 24 podvrste na temelju morfometrijskih značajki. Thorpe (1980) čini idući korak prema današnjoj podjeli te odvaja podvrste na sjevernu i južnu grupu. Njegova sjeverna grupa odgovara današnjoj „*fiumana*“ grupi, a južna grupa današnjoj „*melisellensis*“ grupi. Suvremena podjela ne temelji se na morfometrijskim karakteristikama, već na mitohondrijskoj DNK, te ne seže dalje od 3 podvrste: *P. melisellensis fiumana*, *P. melisellensis melisellensis* i lastovske podvrste (*P. melisellensis* ssp. n.) koju je potrebno detaljno opisati (Jelić i sur. 2015; Podnar i sur. 2004).

Tablica 1. Taksonomija *P. melisellensis*

Taksonomska kategorija	Naziv
Carstvo	Animalia
Koljeno	Chordata
Razred	Reptilia
Red	Squamata
Porodica	Lacertidae
Rod	<i>Podarcis</i> Wagler, 1830
Vrsta	<i>Podarcis melisellensis</i> (Braun, 1877)



Slika 1. Karta približne rasprostranjenosti i nalazišta krške gušterice na području Hrvatske; preuzeto od Jelić i sur. (2015)

1.1.2. Opis vrste

Krška gušterica srednje je velika vrsta u odnosu na druge iz porodice Lacertidae, dužine tijela u prosjeku 6,5 cm (od glave do nečisnice), s varijabilnom obojenošću koja se temelji na smeđoj ili zelenoj boji. Obojenost leđa može se sastojati od prugastih i mrežastih uzoraka ili biti uniformna, te predstavlja polimorfno svojstvo koje se razlikuje između populacija, ali i jedinki (Jelić i sur. 2015). Uz razlike u dorzalnoj obojenosti, mužjaci *P. melisellensis* razlikuju se i po obojenosti donje strane vrata i abdomena na temelju čega razlikujemo 3 forme: bijelu, žutu i narančastu (Huyghe i sur. 2007). Na abdomenu mužjaka, velik broj vanjskih ventralnih ljusaka može biti plave boje (Slika 2). Od srodne *P. siculus*, razlikuje se po većem broju plavih točaka na abdomenu, tamnijim dorzolateralnim točkama koje mogu srasti u prugu, kraćoj i zaobljenijoj njušci te narančastom ili crvenom obojenju abdomena mužjaka u vrijeme parenja koje je kod *P. siculus* puno rjeđe (Speybroeck i sur. 2016).



Slika 2. Grafički prikaz mužjaka i ženke *P. melisellensis*. Preuzeto od Speybroeck i sur. (2016)

1.1.3. Ekologija krške gušterice

Ova vrsta obitava na različitim suhim sunčanim staništima s grmovitom ili zeljastom vegetacijom, najčešće do 1000 m, iako se može naći i do 1400 m nadmorske visine. Nalazi se u suhim šumama, na poljoprivrednim površinama poput vinograda i maslinika, te otvorenim staništima kao što su livade, šumski putevi i suhozidi. Na obali i otocima može se još naći na šljunčanim plažama (Jelić i sur. 2015). Za razliku od raznih drugih vrsta iz porodice Lacertidae, ne skriva se u procjepima stijena, već u rupama u tlu i vegetaciji te nije strogo vezana uz gola kamena staništa. Ponekad zauzima kosa staništa poput otočnih hridi, kosih obronaka te rubova šumskih putova (Arnold 1987).

Aktivna je danju kad je u potrazi za beskralježnjacima, no sastav hrane ovisi o staništu pa se može djelomično hraniti i biljkama. Za razliku od svojih srodnika ne provodi puno vremena penjući se, te je relativno plašljiva (Speybroeck i sur. 2016).

Mužjaci su teritorijalni te se udvaraju ženkama prije parenja koje se odvija u travnju i svibnju. Ova je vrsta oviparna te ženke poliježu 2-8 jaja u zemlju kroz svibanj i lipanj – ako liježu više puta godišnje, broj jaja po leglu je manji (Jelić i sur. 2015; Speybroeck i sur. 2016).

Budući da je pripadnik razreda gmazova, temperatura okoliša može uvelike utjecati na njezinu tjelesnu temperaturu koja uvjetuje razne tjelesne funkcije. Kod raznih je guštera eksperimentalno dokazano kako temperatura tijela utječe na brzinu trčanja i sklonost agresivnom ponašanju (Whiting i Miles 2019). Doduše, kao i drugi maleni diurnalni gušteri, ova vrsta održava relativno stalnu visoku temperaturu tijela prilagođavanjem ponašanja. Promjena položaja koja osigurava manji ili veći gubitak topline te premještanje iz hladnijih u toplija mikrostaništa omogućuju održavanje stalne temperature (Grbac i Bauwens 2001). Ispitivanje agresivnosti u laboratorijskim uvjetima u ovom radu temelji se upravo na važnosti termoregulacije za normalne životne funkcije *P. melisellensis*, o čemu će biti više riječi u trećem poglavlju.

1.2. Agresivnost

1.2.1. Intraspecijska i interspecijska agresivnost

Agresivnost označava sklonost životinje (jedinke, vrste, itd.) agresivnom ponašanju. Agresivno ponašanje ili agresija vrlo je širok pojam koji obuhvaća niz ponašanja koja se razlikuju od skupine do skupine, a često i među vrstama. Za potrebe ovog rada slijedit ću definiciju koja određuje agresivno ponašanje kao svako „negativno“ ponašanje usmjereno prema jednoj ili više jedinki, koje nanosi kratkoročnu ili dugoročnu štetu (Whiting i Miles 2019). Ono može obuhvaćati fizičke sukobe između životinja, kao i samu pripremu na borbu kojoj je za cilj preplašiti suparnika te niz različitih ponašanja u obliku prijetnje (engl. *threat display*) (Huntingford 1976).

Agresivna ponašanja koja ne uključuju fizički sukob oslanjanju se na neki tip signalizacije. Može biti riječ o „iskrenim“ signalima (engl. *honest signaling*) kojima jedinka daje do znanja suparniku kako je jača, sposobnija i ima veće vjerojatnosti pobijediti u borbi, ili „neiskrenim“ signalima kojima jedinka ne signalizira svoju stvarnu nadmoć. Ovakva „neiskrena“ signalizacija (engl. *deceitful signaling*) naziva se i deimatskom prijetnjom (Whiting i Miles 2019).

Iskrena signalizacija nosi koristi za obje jedinke uključene u komunikaciju jer omogućava razrješenje sukoba bez fizičkog obračuna i ozljeda. Budući da fitnes (engl. *fitness*) označava uspjeh jedinke u prijenosu svog genetskog materijala na iduću generaciju, on ovisi kako o razmnožavanju, tako i o preživljavanju. Slabija jedinka izbjegava dugoročne negativne posljedice na fitnes koje bi bile rezultat gubitka borbe, dok dominantnija jedinka lakše uspostavlja nadmoć, bez velikog utroška energije. Iako prijetnja ima svoju fiziološku cijenu, isplativa je jer predstavlja manje rizika za jedinku koja ju provodi nego napad (Rubenstein i Alcock 2019).

Unatoč iskrenoj signalizaciji, ponekad dolazi do fizičkog sukoba, no i oni mogu biti različitog intenziteta – ponekad je dovoljan jedan do dva udarca ili ugriza prije prekida borbe, koji dodatno signaliziraju dominantnost jedne jedinke. Iskrena signalizacija može biti u obliku modifikacije ponašanja (napuhivanje tijela, naglo bočno savijanje, podizanje glave, vokalizacija, itd.) ili fiziološkog/morfološkog tipa pri kojem jače obojenje jedne jedinke ili veličina tijela signalizira njenu dominantnost. Ovakva komunikacija može se odvijati na blizinu i na daljinu (Rubenstein i Alcock 2019).

S druge strane, neiskrena signalizacija donosi više koristi za slabiju jedinku koja šalje signal. Ovakav tip signalizacije ima evolucijsku vrijednost kad se radi o izrazito slabim jedinkama

kojima bi cijena fizičkog sukoba bila vrlo velika ili kad su resursi toliko vrijedni da si jedinke ne mogu priuštiti izgubiti pristup. Kad nije riječ o ovom odnosu koristi i cijene (engl. *benefits and cost*), neiskrena signalizacija ne može opstati u populaciji gdje iskrena signalizacija predstavlja evolucijski stabilnu strategiju (Wilson i Angilletta 2015). Evolucijski stabilna strategija ona je koja unatoč alternativnim strategijama opstaje u populaciji – jedinke koje koriste druge strategije nestaju iz te populacije zbog prirodne selekcije (Maynard Smith 1984).

Oba tipa signalizacije mogu se javiti pri interspecijskoj i intraspecijskoj agresivnosti. Interspecijska agresivnost označava sukobe između različitih vrsta – dok neki pod ovim pojmom obuhvaćaju i odnos predator-plijen, najčešće se radi o agresivnosti koja slijedi iz kompeticije za iste resurse među različitim vrstama i može rezultirati raspodjelom po nišama ili teritorijalnošću. Na tome se temelji i intraspecijska agresivnost koja se javlja među jedinkama iste vrste – kompeticija za resurse i partnere vodeći su uzroci ovog tipa. Pritom veliku ulogu igra gustoća populacije, njezina veličina, društveni ustroj i koje jedinke prvotno koriste resurse, a koje ih pokušavaju osvojiti (engl. *residency*) (Lailvaux i sur. 2012).

Temelj intraspecijske i interspecijske agresivnosti različite su vrste kompeticije koja se odnosi na natjecanje za iste resurse (stanište, hranu, sklonište, partnere, itd.). Osnova interspecijske agresije je interferentna kompeticija pri kojoj dolazi do direktnog kontakta – na primjer, brojne invazivne vrste pokazuju veću agresivnost od nativnih s kojima su u kompeticiji te im krađu hranu. Drugi tip kompeticije je eksploatacijska, u kojoj više jedinki koristi iste resurse, no neke će biti efikasnije u iskorištavanju i nalasku tih resursa čime će naštetiti drugima. Između jedinki različitih ili istih vrsta mogu se istovremeno javiti oba tipa kompeticije (Damas-Moreira i sur. 2020).

Uloga gustoće populacije u eksploatacijskoj kompeticiji je sljedeća; više jedinki na istom prostoru znači i veće natjecanje za resurse te često veći stupanj agresivnosti (Jensen 1987). Kako se povećava gustoća, raste i stupanj agresivnosti do trenutka u kojem više nije isplativo biti agresivan jer se troši previše energije i vremena na sukobe za resurse s velikim brojem drugih jedinki. U tom trenutku dolazi do smanjenja agresivnosti. Ipak, veća gustoća populacija najčešće je korelirana i s većim stupnjem intraspecijske agresivnosti zbog povećane kompeticije (Knell 2009).

Iako intraspecijskom agresivnošću jedinka može osigurati resurse i partnere, ona sa sobom nosi i određenu cijenu, neovisno radi li se o prijetnji ili fizičkom sukobu. U slučaju kad agresivnost prati povišena razina testosterona, kao što je čest slučaj kod mužjaka raznih vrsta, cijena se može

odnositi na viši stupanj metabolizma te smanjenu aktivnost imunološkog sustava. Inhibitorni utjecaj visokog testosterona na imunost dokazana je u više slučajeva: smanjena humoralna i celularna imunost, smanjenje mase limfoidnog tkiva i slično (Folstad i Karter 1992; Whiting i Miles 2019).

1.2.2. Agresivnost kod guštera

Gušteri predstavljaju odličan model za proučavanje agresivnosti jer brojne vrste pokazuju izrazitu kompeticiju za resurse i partnere koja rezultira agresivnim ponašanjem. Također, kod mnogih postoje morfološke i fiziološke prilagodbe koje služe za iskrenu ili neiskrenu signalizaciju te pokazuju različite vrste prijetnji. Za signalizaciju, gušteri koriste vizualne i kemijske signale, kako za obilježavanje teritorija kojim se izbjegava daljnje agresivno ponašanje, tako i za uspostavljanje dominantnosti. Oba tipa signala mogu se koristiti na veće i manje udaljenosti, a ponekad su i kombinirani (Damas-Moreira i sur. 2020).

Kod velikog broja guštera izražena je teritorijalnost koja se odnosi na područja s resursima (hrana, sklonište, mjesto za termoregulaciju) i potencijalnim partnerima. Agresivnost kod mužjaka ovisi o hijerarhijskom statusu, teritorijalnosti i o tome koja se jedinka originalno nalazila na području s resursima. Agresivnost ženki također se odnosi na resurse koji dodatno uključuju mjesto za gniježđenje, no ne mora nužno biti adaptivna, već može biti rezultat genetske selekcije za agresivne gene kod mužjaka koje onda nasljeđuju i ženke (Whiting i Miles 2019).

Iako teritorijalno ponašanje osigurava pristup resursima i ženkama, ima cijenu po jedinku – ona može biti više izložena predatorima od jedinke koja nema stalno područje koje čuva. Iako duljina života teritorijalne jedinke može biti kraća, ona ima veći reproduktivni uspjeh od neterminijalnih te time ostvaruje bolji fitnes u velikom broju slučajeva. Time se i geni koji uvjetuju teritorijalno ponašanje prenose u iduću generaciju i ono se održava u populaciji kao evolucijski stabilna strategija (Vitt i Caldwell 2017).

Jedinke koje dolaze u kompeticiju i posljedično pokazuju agresivno ponašanje često imaju gradacijski pristup. Rijetko odmah dolazi do fizičkog sukoba, već prvo pomoću iskrene signalizacije pokušavaju izbjeći sukob i uspostaviti dominaciju. Stupanj agresivnog ponašanja ovisi o veličini prijetnje koju detektiraju. Ipak, neki gušteri pokazat će zalet bez kontakta bez prethodne prijetnje (Whiting i Miles 2019). Hrvatske vrste roda *Podarcis* češće prvo pokazuju

prijetnju bočnim savijanjem tijela, a tek onda kreću u zatrčavanje i fizički napad (Slika 3) (Downes i Bauwens 2002).

Drugi mogući agresivni signali kod guštera su napuhavanje tijela kako bi bili naizgled veći, pokazivanje ventralnog obojenja, širenje vrata, pomicanje glave gore-dolje, podizanje prednjeg dijela tijela, bočno savijanje i promjena boje. Neke vrste kombiniraju više različitih tipova signalizacije, a kod mužjaka brojnih vrsta ulogu igra veličina tijela, dužina repa i oblik glave koji predstavljaju stalne mjere (Whiting i Miles 2019).

Ovaj se rad bavi proučavanjem intraspecijske agresivnosti kod *P. melisellensis*, temeljene na eksploatacijskoj kompeticiji za resurse. Pritom resurs i povod za agresivno ponašanje predstavlja mjesto za termoregulaciju ispod grijaće svjetiljke kao i u mnogim drugim istraživanjima roda *Podarcis* i drugih guštera (Robson i Miles 2000). Intraspecijska agresivnost kod drugih vrsta guštera javlja se čak i bez prisutnosti vrijednog resursa poput mjesta za termoregulaciju. U istraživanju Coladonato i sur. (2020), refleksija pojedinog guštera u zrcalu oponašala je prisutnost drugog mužjaka, a zabilježena razina agresivnosti bila je 82 %. Farrell i Wilczynski (2006) također su koristili zrcalo te su zabilježili razinu agresivnosti od 61 %, dok su se kod Cooper i sur. (2015) jedinke nalazile u prisutstvu drugih jedinki, a zabilježena razina agresivnosti među mužjacima bila je 88 % i 62 % ovisno o populaciji. Dakle, u svim navedenim istraživanjima razina agresivnosti bila je veća od 50 %.



Slika 3. Borba (ugriz) između dva mužjaka *P. melisellensis* različitog obojenja. Autor: Fabio Pupin (<https://www.natureplprints.com/2019-december-highlights/dalmatian-wall-lizard-podarcis-melisellensis-19737552.html>)

2. Cilj istraživanja

Cilj mog istraživanja bio je ispitati povezanost intraspecijske agresivnosti sa spolom i lokacijom kod vrste *P. melisellensis* kako bi se dobio bolji uvid u ekologiju ove autohtone gušterice. Važno je sagledati ponašanje u kontekstu u kojem se javlja, odnosno utvrditi varijabilnost s obzirom na prostornu udaljenost i spol, kako bi rezultati bili šire primjenjivi.

Istraživanjem su provjerene tri hipoteze:

H1: postoji visoka razina intraspecijske agresivnosti u istospolnim parovima *P. melisellensis*,

H2: mužjaci *P. melisellensis* pokazuju veći stupanj agresivnosti od ženki,

H3: postoji razlika u agresivnosti *P. melisellensis* među lokacijama.

3. Materijal i metode

3.1. Terensko istraživanje

Terenski dio istraživanja proveden je u sklopu projekta BOLDeR, čija je voditeljica izv. prof. dr. sc. Sofia Ana Blažević. Ovaj projekt istražuje dopaminsku regulaciju kompetitivnog ponašanja kod simpatrijskih vrsta *P. siculus* te *P. melisellensis*. Terenski izlasci služili su lovu gušterica, za što je unaprijed osigurana dozvola za izuzeće od zabranjenih radnji sa strogo zaštićenim vrstama (URBROJ: 517-10-1-1-21-4). Obuhvaćene su tri lokacije: Knin, Sinj i Pag, a na svakoj je ulovljeno 20 mužjaka i 20 ženki. Razlika u spolovima bila je utvrđena na temelju zadebljanja hemipenisa pri bazi repa kod mužjaka, koja nedostaje kod ženki (Huyghe i sur. 2007) te većem broju bedrenih pora kod mužjaka (Speybroeck i sur. 2016). Ukupno je ulovljeno 120 odraslih jedinki.

Za lov gušterica korišteni su štapovi s omčama. Životinji se prilazi i oko glave joj se natakne omča od ribarskog najlona te se štap podigne kako bi se omča stisnula. Svaka ulovljena jedinka zasebno je spremljena u platnenu vreću u kojima je prenesena u nastambu za pokusne životinje na Zavodu za Animalnu Fiziologiju Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu.

3.2. Laboratorijski dio

3.2.1. Održavanje guštera u laboratorijskim uvjetima

Prije početka rada u laboratoriju, osigurana je dozvola etičkog povjerenstva za provođenje laboratorijskih eksperimenata nad guštericama (URBROJ: 251-58-10617-23-1094). Nakon transporta na Zavod za animalnu fiziologiju, gušterice su prošle period aklimatizacije u trajanju od mjesec dana. Jedinke su popisane s obzirom na spol i lokaciju s koje su uzete te im je pridana bročana oznaka – npr. „PMF 1 PAG“ označava žensku jedinku *P. melisellensis* ulovljenu na otoku Pagu. Ove jedinstvene oznake bile su važne za raspoznavanje individualnih guštera pri provođenju eksperimenta. Također, zabilježena je dužina tijela od početka glave do kloake i iznova je utvrđen spol.

Svaka jedinka bila je zasebno smještena u plastični terarij s izvorom UV svjetla, vodom, mjestom za skrivanje i izvorom topline za termoregulaciju. Mjesto za skrivanje predstavljala je

plastična cijev otvorena samo s jedne strane koja je ujedno služila i za prijenos gušterice iz terarija u eksperimentalni prostor i obrnuto, radi minimizacije stresa pri rukovanju. Temperatura prostorije danju je bila 25°C, a noću 22°C, vlažnost između 40 % i 60 %, a svjetlosni uvjeti bili su automatski regulirani po rasporedu 12 sati svjetlo, 12 sati tama. Gušterice su bile hranjene svaka dva dana šturcima (*Gryllus assimilis*) s dodatkom kalcija i vitamina u prahu.

3.2.2. Ispitivanje agresivnosti u laboratorijskim uvjetima

Za ispitivanje agresivnosti u laboratorijskim uvjetima koristila sam test otvorenog polja (engl. *open field test*). Sustav se sastojao od neprozirne pleksiglas kutije dimenzija 50x50x50 cm otvorene s dvije strane u kojoj su se snimale gušterice. Ispod kutije bila je postavljena jednobojna ploča. Iznad kutije bila je postavljena kamera koja je obuhvaćala cijelo polje. U laboratoriju su se nalazila četiri ovakva sustava što je omogućilo snimanje četiri para životinja odjednom. Sam test agresivnosti provodila sam jednom tjedno, a kako bi sve životinje prošle kroz test, istraživanje agresivnosti trajalo je šest tjedana, u periodu između 9 i 17 sati pri temperaturi od 16°C. Za snimanje i analizu video materijala koristila sam program EthoVision XT 15 (Noldus i sur. 2001) o kojem će biti više riječi u idućem potpoglavlju.

Prije svakog testiranja, kutija i podloga bile su očišćene 30 %-tnim etanolom kako mirisi prethodnih jedinki ili ispitivača ne bi utjecali na ponašanje idućeg para gušterica. Životinje su prenošene iz terarija pomoću plastične cijevi – za usmjeravanje u cijev koristila sam drveni štapić kojim sam lagano doticala životinju kako bi se pokrenula. U svakom sustavu, nalazile su se dvije jedinke koje su isprva bile odvojene preprekom od neprozirnog materijala. Iznad centralnog dijela kutije nalazila se grijaća svjetiljka nužna za termoregulaciju u hladnoj prostoriji koja je služila za poticanje interakcije nakon uklanjanja prepreke – na dan testiranja u prostoriji je bilo 16 °C, a prostor ispod grijaće lampe bio je temperature 38 °C. Prvih pet minuta nakon premještanja životinja na suprotne strane kutije služilo je kao period aklimatizacije. Uklanjanjem prepreke započinjao je period snimanja od deset minuta u programu EthoVision XT 15.

Pri sparivanju jedinki za testiranje uvijek su kombinirane jedinke istog spola, te sličnih vrijednosti SVL („snout-vent length“) gdje SVL predstavlja dužinu od vrha njuške do kloake (Damas-Moreira i sur. 2020). Ovime su se izbjegle potencijalne razlike u agresivnosti koje potječu od razlika u veličini tijela.

3.3. Analiza video materijala

Nakon provedbe pokusa, analizirala sam video materijal pomoću programa EthoVision XT 15. Ovaj program koristi se za analizu različitih ponašanja. Parametre koje želimo pratiti potrebno je unaprijed zadati kao i postavke trajanja video snimke te oznake životinja koje sudjeluju u pokusu.

Iako EthoVision ima sposobnost automatske analize određenih parametara, moja se analiza sastojala od ručnog detektiranja ponašanja od interesa jer ih program nije bio u stanju sam prepoznati. Za određivanje agresivnosti, definirane su tri varijable prikazane u tablici 2. Navedene tipove agresivnog ponašanja moguće je rangirati po intenzitetu. Pritom, prijetnja predstavlja agresivno ponašanje najslabijeg intenziteta te služi daljnjem izbjegavanju sukoba, a u sličnim istraživanjima dobiva najmanju ocjenu. Od navedenih agresivnih ponašanja, ona sa sobom nosi najmanje rizika jer je manja vjerojatnost ozljede. Zalet bez kontakta predstavlja prijelaz prema većem stupnju agresivnosti zbog čega njegov intenzitet možemo opisati kao srednji/umjereni, a ugriz označava agresivno ponašanje najjačeg intenziteta u kojem bi koristi fizičkog sukoba trebale nadvladati cijenu (rizik od ozljede, utrošak energije, smrt zbog oštećenja dijelova tijela i sl.) (Downes i Bauwens 2002; Lailvaux sur. 2012; Rubenstein i Alcock 2019).

Pri prijetnji drugoj jedinki, gušterica bočno savija tijelo pri čemu može dodatno podizati glavu (Slika 5). Pod varijablom Ag3 obuhvatila sam ugriz – kontakt koji dovodi do naglog izmicanja druge jedinke (Slika 4). Iako jedinke često dolaze u kontakt, jasno se može razlikovati ugriz (agresivno ponašanje) od drugog tipa kontakta (neagresivno ponašanje) po reakciji druge jedinke. Kao rezultat analize video snimaka, nastala je tablica s brojem zabilježenih varijabli Ag1, Ag2 i Ag3 kod svake jedinke, korištena u statističkoj obradi.

Tablica 2. Tipovi agresivnog ponašanja bilježeni pri analizi video materijala

Varijabla	Značenje	Opis ponašanja	Rang ponašanja
Ag1	Prijetnja	Naglo bočno savijanje tijela i podizanje glave	Najslabiji intenzitet
Ag2	Zalet bez kontakta	Zatrčavanje prema drugoj jedinki bez kontakta	Srednji intenzitet
Ag3	Ugriz	Zatrčavanje prema drugoj jedinki i ugriz	Najjači intenzitet



Slika 4. Fizički sukob dviju gušterica s ugrizom



Slika 5. Prijetnja desne gušterice – naglo bočno savijanje tijela

3.4. Statistička obrada podataka

Prije statističkih testova, u Microsoft Excelu izračunala sam 1) udio pojavnosti agresivnog ponašanja kod jedinki i udio pojavnosti agresivnog ponašanja po spolu, neovisno o tipu ponašanja, kako bih dobila opći dojam agresivnosti kod *P. melisellensis*. Ovo sam izračunala kao udio broja jedinki kod kojih je zabilježen barem jedan iskaz nekog od tipova agresivnog ponašanja u usporedbi sa svim jedinkama u pokusu ($n = 120$) te ukupnim brojem jedinki pojedinog spola ($n = 60$).

Zatim sam izračunala 2) udio pojavnosti svakog tipa agresivnog ponašanja (Ag1, Ag2 i Ag3) unutar ukupnog zabilježenog agresivnog ponašanja. Ovo sam izračunala tako da sam ukupni broj ponašanja određenog tipa agresivnosti podijelila sa ukupnim brojem ponašanja svih

zabilježeni tipova agresivnosti ($n = 74$). Ovime sam utvrdila koji je tip agresivnog ponašanja najzastupljeniji.

Nadalje, zanimao me i 3) udio pojavnosti određenog tipa agresivnog ponašanja kad se javlja samostalno. Naime, neke jedinice pokazivale su samo jedan tip agresivnog ponašanja bez iskazivanja ostala dva tipa. Ovo sam izračunala podijelivši broj ponašanja određenog tipa kad se javlja samostalno s ukupnim brojem ponašanja svih zabilježeni tipova agresivnosti ($n = 74$).

Zatim sam pomoću programskog jezika Python, verzija 3.12.3 (Python Software Foundation, 2023. Python Language Reference, verzija 3.12.3. Dostupno na: <https://www.python.org>) (van Rossum & Drake 2009), koristeći paket statsmodels, verzija 0.14.0 (Perktold i sur. 2020) provela prošireni Fisherov egzaktni test odvojeno za spol i lokaciju kako bih utvrdila postoje li statistički značajne razlike u broju guštera koji pokazuju barem jedan slučaj agresivnog ponašanja unutar ovih dvaju skupina.

Kako bih ispitala postoje li statistički značajne razlike između udjela tri tipa agresivnog ponašanja u svim agresivnim ponašanjima, provela sam hi-kvadrat test slaganja (engl. *goodness of fit*), te hi-kvadrat test kako bih ispitala isto za svaku od pojedinih lokacija.

Za analizu samostalnog pojavljivanja tri tipa agresivnog ponašanja, provela sam prošireni Fisherov egzaktni test kako bih utvrdila postoje li statistički značajne razlike u samostalnom javljanju tri tipa agresivnog ponašanja između triju lokacija.

Budući da se u mjerenju učestalosti agresivnih ponašanja radi o cijelim brojevima koji opisuju diskretne događaje (engl. *counts*), teorijski je bila očekivana Poissonova raspodjela. Testirala sam odnose između nezavisnih varijabli „spol“ i „lokacija“ koristeći *zero-inflated* generalizirane linearne modele s Poissonovom raspodjelom. Ovakvi, generalizirani linearni modeli primjenjivi su na moje podatke jer svaka od tri varijable agresivnog ponašanja (Ag1, Ag2, Ag3) u većini slučajeva poprima vrijednost 0 („višak nula“) zbog čega obična Poissonova regresija ne bi bila primjerena. Svaki od tri tipa agresivnog ponašanja analizirala sam zasebnim linearnim modelom. Na temelju ove analize zaključila sam postoji li ili ne postoji razlika unutar skupina (spol, lokacija), u pojedinom tipu agresivnog ponašanja. U slučaju statistički značajnih ukupnih razlika među lokacijama, provela sam Tukeyjev HSD (engl. *Honestly significant difference*) test kako bih ispitala koje lokacije se statistički značajno međusobno razlikuju.

Grafičke prikaze izradila sam pomoću Microsoft Excela. Razina statističke značajnosti određena je na $p < 0,05$.

4. Rezultati

4.1. Opis uzorka

Ukupno je 120 jedinki ulovljeno i uključeno u analizu. Broj uzoraka bio je jednak na sve tri lokacije, a uključen je jednak broj jedinki muškog i ženskog spola (Tablica 3). Na svakoj je lokaciji uključen jednak broj mužjaka i ženki (n = 20 po spolu i lokaciji).

Tablica 3. Opis uzorka (n = 120 jedinki). Suma postotaka u prikazu lokacije i spola nije 100 % zbog zaokruživanja na cijele postotke.

	n	(%)
Lokacija		
Knin	40	(33)
Pag	40	(33)
Sinj	40	(33)
Spol		
Muški	60	(50)
Ženski	60	(50)
Lokacija i spol		
Knin		
mužjaci	20	(17)
ženke	20	(17)
Pag		
mužjaci	20	(17)
ženke	20	(17)
Sinj		
mužjaci	20	(17)
ženke	20	(17)

4.2. Pojavnost agresivnog ponašanja kod ispitivanih guštera

Barem jedan iskaz nekog od tipova agresivnog ponašanja pokazalo je 29/120 (24 %) jedinki (Tablica 4). U svim tim slučajevima radilo se o mužjacima, od kojih je 29/60 (48 %) barem jednom pokazalo bilo koje agresivno ponašanje, dok kod ženki nije zabilježen niti jedan takav slučaj. Postotak od 48 % jedinki koje pokazuju neko agresivno ponašanje niži je od svih proučenih istraživanja spomenutih u poglavlju 3.3. (Downes i Bauwens 2002; Lailvaux sur. 2012; Rubenstein i Alcock 2019).

Razlike između pojedinih lokacija u broju guštera koji pokazuju barem jedan slučaj agresivnog ponašanja nisu bile statistički značajne (prošireni Fisherov egzakti test, sva ponašanja $p = 0,895$; prijetnja (Ag1) $p = 0,609$; zalet (Ag2) $p > 0,999$; ugriz (Ag3) $p = 0,099$). Razlike u broju guštera koji pokazuju barem jedan slučaj agresivnog ponašanja između mužjaka i ženki bile su statistički značajne (prošireni Fisherov egzakti test, $p < 0,001$ u svim slučajevima).

Tablica 4. Broj i udio jedinki s agresivnim ponašanjem po lokaciji i spolu ($n = 120$ jedinki). Podatci su prikazani kao broj (postotak) jedinki od ukupnog broja jedinki u pojedinom retku. Suma broja jedinki koje su izrazile pojedini tip agresivnog ponašanja veća je od ukupnog broja jedinki koje su izrazile bilo koje agresivno ponašanje zato što su pojedine jedinke izražavale veći broj pojedinih agresivnih ponašanja

	n	Bilo koje ponašanje	Prijetnja (Ag1)	Zalet (Ag2)	Ugriz (Ag3)
Cijeli uzorak	120	29 (24)	25 (21)	12 (10)	13 (11)
Lokacija					
Knin	40	9 (23)	6 (15)	4 (10)	6 (15)
Pag	40	9 (23)	9 (23)	4 (10)	6 (15)
Sinj	40	11 (28)	10 (25)	4 (10)	1 (3)
Spol					
Muški	60	29 (48)	25 (42)	12 (20)	13 (22)
Ženski	60	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)

4.3. Pojavnost različitih tipova agresivnih ponašanja

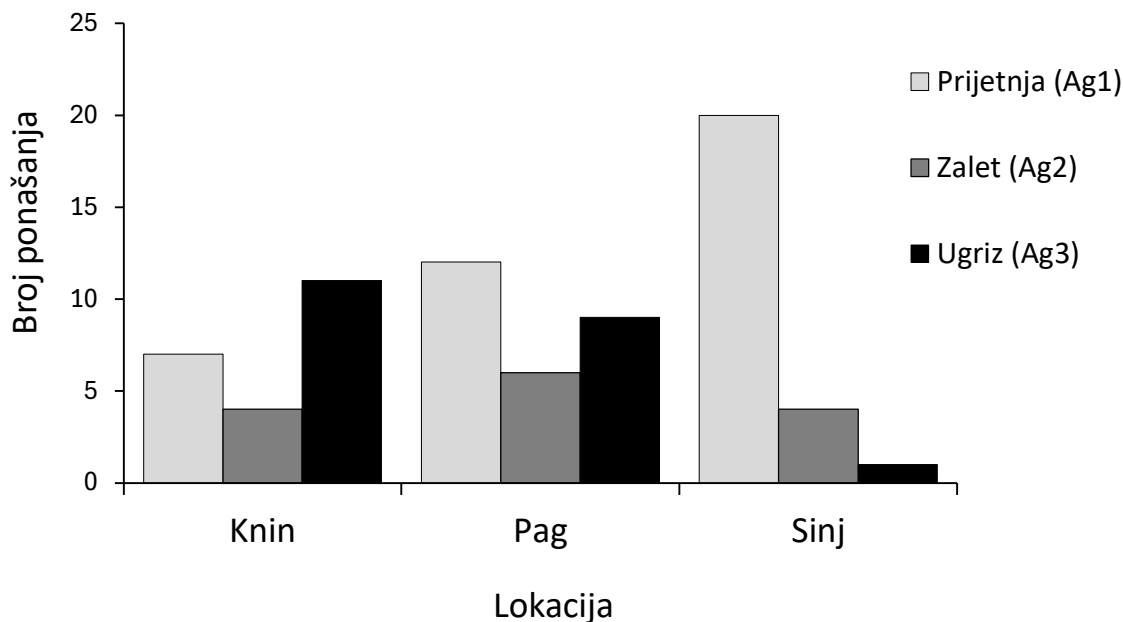
4.3.1. Udjeli pojedinih tipova u svim agresivnim ponašanjima

Ukupno su u 29 jedinki opažena 74 slučaja agresivnog ponašanja. Od toga je prijetnja (Ag1) bila prisutna u 39/74 (53 %) slučajeva agresivnog ponašanja, zalet bez kontakta (Ag2) u 14/74 (19 %), a ugriz (Ag3) u 21/74 (28 %), uzimajući u obzir sva agresivna ponašanja svih jedinki na svim lokacijama (Tablica 5). Udjeli tri tipa agresivnog ponašanja bili su statistički značajno različiti (hi-kvadrat test slaganja (engl. *goodness of fit*), $\chi^2(2) = 13,5$; $p = 0,001$).

Raspodjela različitih tipova agresivnog ponašanja u odnosu na sva agresivna ponašanja po lokaciji prikazana je u tablici 5 i na slici 6. Između pojedinih lokacija uočene su statistički značajne razlike u udjelima pojedinih tipova agresivnog ponašanja (hi-kvadrat test, $\chi^2(4) = 15,1$; $p = 0,005$). U Sinju je udio prijetnje bio veći nego u Kninu ili na Pagu, a udio ugriza bio je najveći u Kninu, a najmanji u Sinju.

Tablica 5. Broj i udio pojedinih tipova agresivnog ponašanja po lokaciji (n = 74 agresivna ponašanja u 29 jedinki). Podatci su prikazani kao broj (postotak) od svih agresivnih ponašanja u pojedinom retku.

	Sva ponašanja	Prijetnja (Ag1)	Zalet (Ag2)	Ugriz (Ag3)
Cijeli uzorak	74 (100)	39 (53)	14 (19)	21 (28)
Lokacija				
Knin	22 (100)	7 (32)	4 (18)	11 (50)
Pag	27 (100)	12 (44)	6 (22)	9 (33)
Sinj	25 (100)	20 (80)	4 (16)	1 (4)



Slika 6. Broj pojedinih tipova agresivnog ponašanja po lokaciji (n = 74 agresivna ponašanja u 29 jedinki).

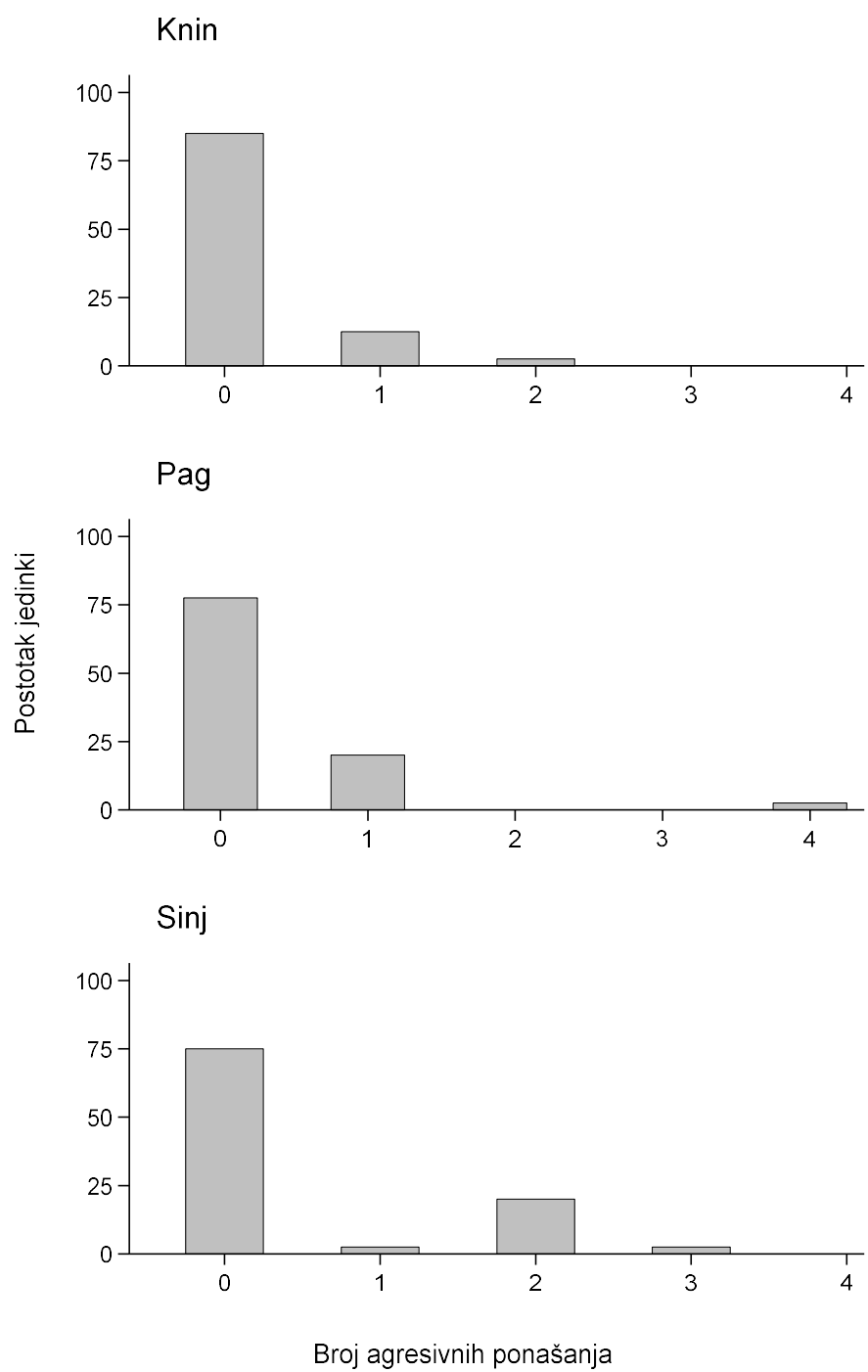
4.3.2. Pojavnost agresivnih ponašanja po spolu

Rezultati usporedbe između spolova pokazuju kako za svaki tip agresivnog ponašanja postoji statistički značajna razlika (prijetnja (Ag1) $p = 0,020$; zalet bez kontakta (Ag2) $p = 0,044$; ugriz (Ag3) $p = 0,042$). U cijelom eksperimentu, jedino su mužjaci pokazivali ikakvo agresivno ponašanje, dok su za ženke sve tri varijable (Ag1, Ag2, Ag3) cijelo vrijeme imale vrijednost „0“

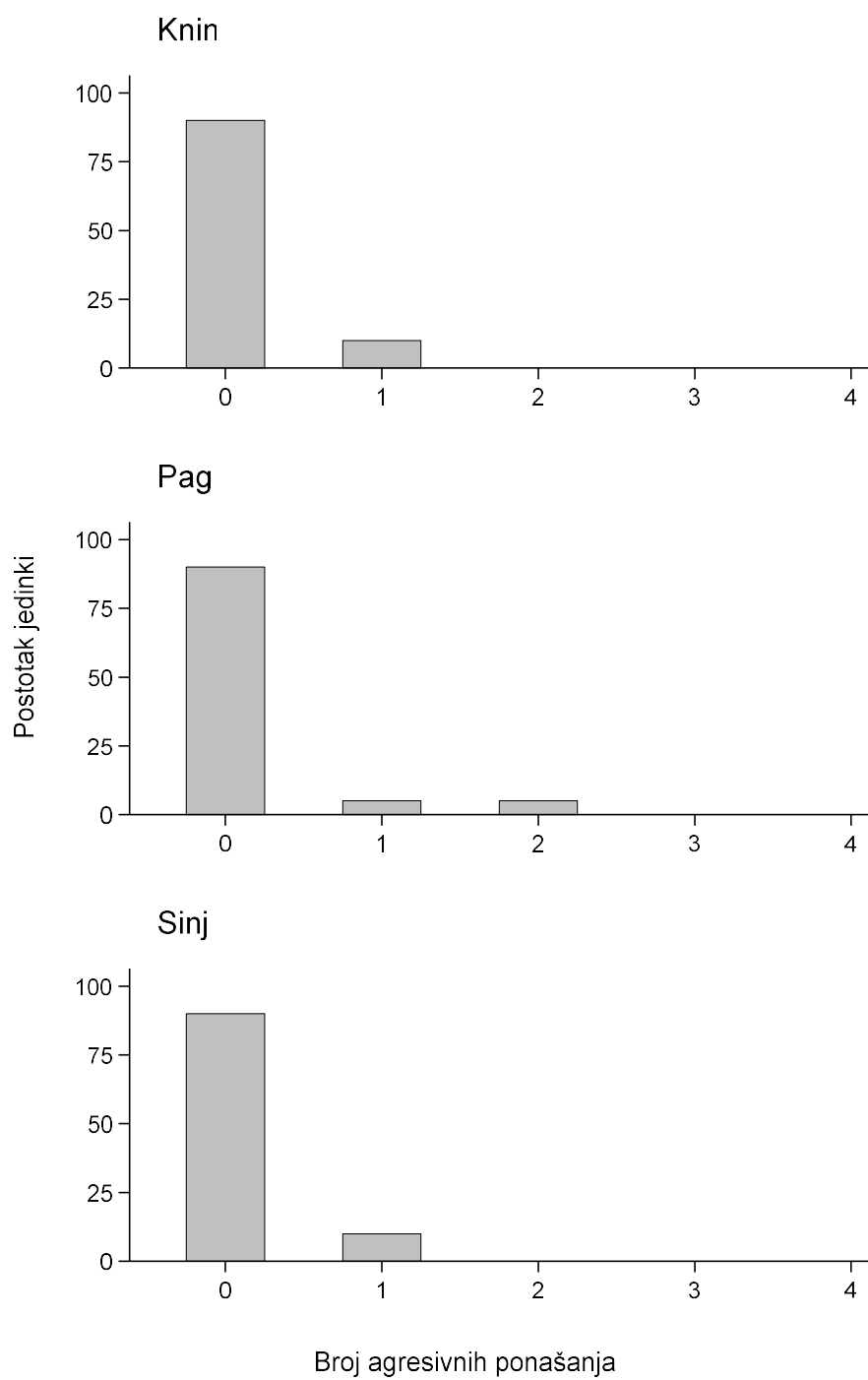
4.3.3. Pojavnost agresivnih ponašanja po lokaciji

Drugi dio rezultata odnosi se na razlike u broju agresivnih ponašanja ovisno o lokacijama (Knin, Pag, Sinj). Nisu utvrđene statistički značajne razlike u učestalosti iskazivanja prijetnje (Ag1) ($p = 0,393$) (Slika 7), i zaleta bez kontakta (Ag2) ($p = 0,669$) (Slika 8) između jedinki s različitim lokacija. Broj ugriza (Ag3) bio je statistički značajno različit između jedinki s različitim lokacija ($p = 0,028$) (Slika 9).

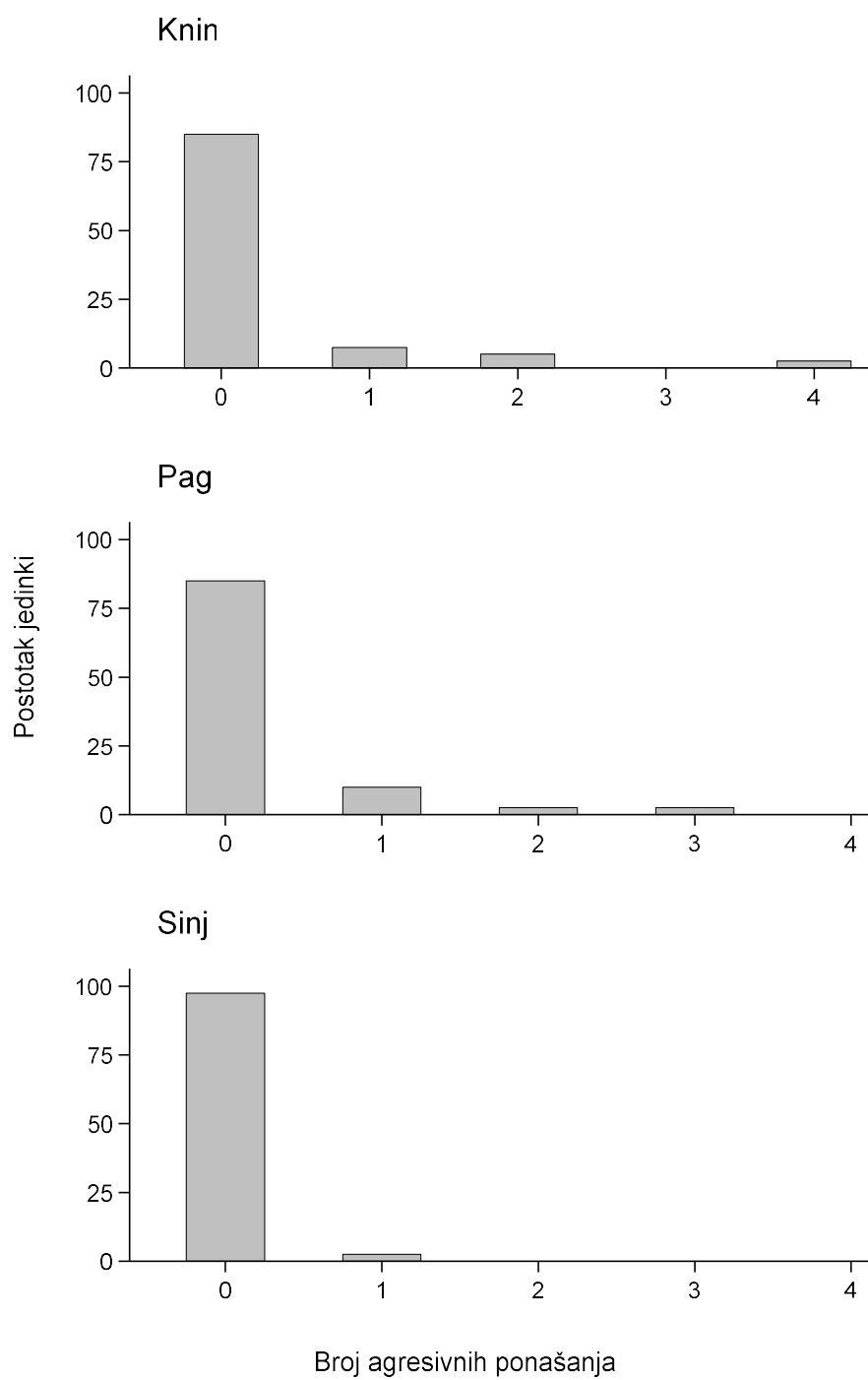
U *post hoc* analizi koristila sam Tukeyjev HSD test kako bih testirala razlike između svih parova lokacija za Ag3 koja je pokazala značajni utjecaj lokacije. Rezultati su pokazali kako je broj agresivnih ponašanja jedinki s lokacije Sinj bio statistički značajno različit od broja na ostale dvije lokacije (Knin-Pag $p = 0,9$; Knin-Sinj i Pag-Sinj $p = 0,014$). U jedinki s lokacije Sinj bilo je manje ugriza (Ag3), a najviše prijetnje (Ag1) u odnosu na ostale lokacije.



Slika 7. Histogram raspodjele broja opaženih agresivnih ponašanja Ag1 (prijetnja) po lokacijama (n = 120)



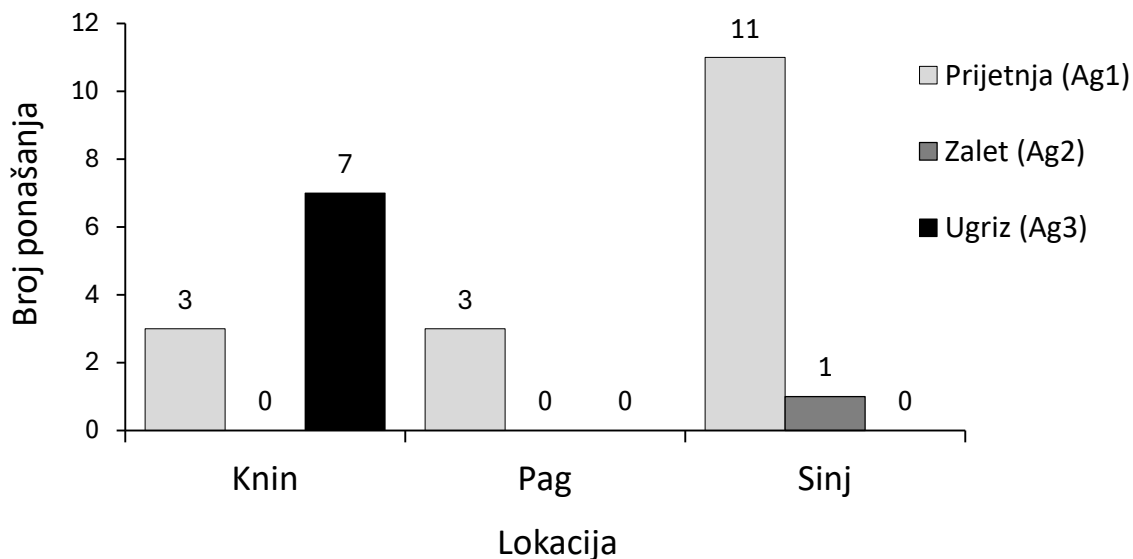
Slika 8. Histogram raspodjele broja opaženih agresivnih ponašanja Ag2 (zalet bez kontakta) po lokacijama (n = 120)



Slika 9. Histogram raspodjele broja opaženih agresivnih ponašanja Ag3 (ugriz) po lokacijama (n = 120)

4.4. Samostalno pojavljivanje pojedinih tipova agresivnog ponašanja

S obzirom da su neki gušteri pokazivali samo jedan tip agresivnog ponašanja, bez kombinacije sa ostala dva tipa, napravila sam posebnu analizu ovakvih slučajeva. Neki tipovi agresivnog ponašanja češće su se javljali samostalno – u 17/74 (23 %) slučajeva bila je prisutna samo prijetnja (Ag1), 7/74 (9 %) agresivnih iskaza sastojalo se isključivo od ugriza (Ag3), dok je zalet bez kontakta (Ag2) bio jedini tip agresivnog ponašanja u samo 1/74 (1 %) slučajeva. Na slici 10 prikazana je raspodjela samostalnih pojava pojedinih tipova agresivnog ponašanja po lokacijama, bez naznačenog spola jer se svi rezultati odnose na mušjake. Broj samostalnog pojavljivanja prijetnji (Ag1) statistički se značajno razlikovao između tri lokacije (Fisherov egzaktni test, $p = 0,031$). Razlike između pojedinih lokacija u broju samostalnih pojavljivanja druga dva agresivna ponašanja nisu bile statistički značajne (Fisherov egzaktni test, $p > 0,999$ za zalet te $p = 0,169$ za ugriz).



Slika 10. Broj samostalnih pojava pojedinog tipa agresivnog ponašanja po lokaciji (n = 60)

5. Rasprava

Rezultati istraživanja pokazali su kako 24 % jedinki, tj. 48 % mužjaka, pokazuje barem jedan tip agresivnog ponašanja. Činjenica da je skoro polovica mužjaka pokazala agresivnost mogla bi se interpretirati kao visok stupanj, no važno je imati na umu kvalitetu agresivnog ponašanja. U drugim istraživanjima agresivnosti roda *Podarcis*, različita težina pridaje se različitim tipovima agresivnog ponašanja pri čemu prijetnja dobiva nižu oznaku, a zalet s ugrizom najveću (Downes i Bauwens 2002; Lailvaux i sur. 2012) što sam i ja slijedila. U mom istraživanju, omjeri različitih tipova agresivnog ponašanja u odnosu na ukupnu količinu agresivnih ponašanja iznose 53 % prijetnje (Ag1) : 19 % zaleta (Ag2) : 28 % ugriza (Ag3) i pokazuju kako je većina agresivnog ponašanja bila usmjerena na izbjegavanje sukoba, tj. prijetnju koja manje doprinosi ukupnoj razini agresivnosti od ugriza ili zaleta.

U sličnim istraživanjima drugih vrsta guštera, udio jedinki koje pokazuju agresivnost je veća: 82 % (Coladonato i sur. 2020), 61 % (Farrell i Wilczynski 2006) te 88 % i 62 % (Cooper i sur. 2015). Osim toga, u navedenim istraživanjima nije korištena grijaća svjetiljka i mjesto za termoregulaciju koje predstavlja vrijedan resurs, već prisutnost druge jedinke ili refleksija u zrcalu koja je imitirala prisutnost drugog mužjaka. Ako sama prisutnost drugog mužjaka dovodi do razine agresivnosti veće od 60 %, za očekivati je veću razinu agresivnosti u slučaju kad toj prisutnosti pridodamo i kompeticiju za ključan resurs. Iz tih razloga bilo bi za očekivati više opaženog agresivnog ponašanja u mom, nego u drugim spomenutim istraživanjima, pa je tim neočekivanije što je udio jedinki koje pokazuju agresivnost manji u mom istraživanju.

Potencijalno objašnjenje ove razine agresivnosti u mom istraživanju je to što je eksperiment proveden u neutralnoj areni, umjesto u prostoru u kojem jedna životinja predstavlja rezidentnu jedinku, a druga „uljeza“ (Titone i sur. 2018). U slučaju kad postoji takav ustroj, rezidentna *P. melisellensis* pokazuje veću agresivnost od „uljeza“ (Lailvaux i sur. 2012). Doduše, uvođenjem ključnog resursa kao što je mjesto za termoregulaciju, potencijalno je zamijenjena uloga odnosa „rezidentna jedinka-uljez“ te se ova razina intraspecijske agresivnosti možda dijelom može interpretirati karakterističnom za vrstu. To bi bilo u skladu s istraživanjima usporedbe agresivnosti *P. melisellensis* s drugim vrstama koja pokazuju kako je ona manje agresivna od srodne *P. siculus* (Downes i Bauwens 2002).

Pojava agresivnosti kod 48 % mužjaka i relativno velika učestalost prijetnje u zabilježenim agresivnim ponašanjima (53 %) možda je povezana s plavim ventralnim obojenjem koje često obuhvaća 60 % vanjskih ventralnih ljusaka (Speybroeck i sur. 2016). One su smještene tako da dolaze do izražaja pri bočnom savijanju ili podizanju tijela što je karakteristična prijetnja *P. melisellensis* (Ag1). Jače obojenje koje dolazi na vidjelo pri prijetnji može služiti za bolju signalizaciju kojom se izbjegava fizički obračun (Carretero 2002) što je u skladu s gradacijskim agresivnim ponašanjem ove vrste. Stoga bi bilo korisno istražiti vezu između agresivnosti i obojenja kod mužjaka *P. melisellensis* te ih usporediti s drugim vrstama kod kojih je to obojenje više ili manje izraženo.

Rezultati su također pokazali kako su razlike između spolova bile statistički značajne kod svakog tipa agresivnog ponašanja. Ženke ni u jednom slučaju nisu pokazale agresivno ponašanje, pa se sva daljnja analiza odnosila na mužjake. Ovi rezultati u skladu su s niskom razinom agresivnosti ženki drugih vrsta guštera (Cooper i sur. 2015).

Činjenica da su jedino mužjaci pokazivali agresivno ponašanje na svim lokacijama odgovara teritorijalnosti mužjaka roda *Podarcis* u prirodi. Teritorijalnost i posljedično intraspecijska agresivnost javlja se pri obrani ženki ili resursa (Carazo i sur. 2008). U slučajevima kad se agresivnost javlja samo kod mužjaka, ona se često objašnjava time da je povod prisutnost stvarnih ili potencijalnih partnerica (López i Martín 2002). S druge strane, kompeticija se u ovom istraživanju sastojala od prilike za termoregulaciju koja bi trebala biti jednako važna mužjacima i ne-gravidnim ženkama jer između mužjaka i ženki *P. melisellensis* nema relevantnih razlika u prosječnoj tjelesnoj temperaturi (Braña 1993; Grbac i Bauwens 2001). Doduše, ženke srodne vrste *P. siculus* podnose širi temperaturni raspon od mužjaka, pogotovo po pitanju minimalne kritične temperature (Castilla i sur. 1999; Liwanag i sur. 2018). Moguće je da im je zbog toga borba za mjesto pod grijaćom svjetiljkom manje isplativa nego mužjacima, u slučaju kad temperatura prostorije nije blizu kritičnom minimumu. Doduše, kad bi uvjeti u laboratoriju bili vrlo blizu kritičnom minimumu, pitanje je koliko bi jedinke bile aktivne te bi li rezultati bili primjenjivi na populacije u prirodi čija okolina rijetko doseže izrazito niske temperature.

Drugo objašnjenje za izostanak agresivnosti kod ženki *P. melisellensis* možda leži u hormonskoj podlozi. Kao i kod mnogih drugih vrsta, u razvoju sekundarnih spolnih karakteristika kod guštera važnu ulogu igra testosteron, kako kod morfoloških osobina, tako i kod ponašanja. Veća razina testosterona kod mužjaka *P. melisellensis* korelira s jačom snagom ugriza (engl. *bite*

force) što potencijalno govori o ulozi ovog hormona u agresivnosti *P. melisellensis* (Huyghe i sur. 2009). Kod srodne zidne gušterice, *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768), razina testosterona veća je kod mužjaka nego kod ženki (Galeotti i sur. 2010). Za očekivati je da se kod *P. melisellensis* razina testosterona također razlikuje ovisno o spolu, te bi ona mogla objasniti razlike u agresivnosti ženki i mužjaka.

Na agresivnost ženki može utjecati i gravidnost, kao što je to slučaj kod jedne vrste agame *Phrynocephalus vlangalii* Strauch, 1876. Ženke te vrste pokazuju veću agresivnost u gravidnosti, van sezone parenja, te vezano uz dostupnost hrane koja je izrazito važna za uspješnu trudnoću (Wu i sur. 2019). U mojem su istraživanju sve jedinke lovljene van sezone parenja i bile su smještene individualno te nije moglo doći do gravidnosti što bi moglo dodatno objasniti izostanak agresivnosti ženki.

Sezona parenja također utječe i na agresivnost mužjaka – povećana kompeticija za ženke dovodi do učestalih sukoba, a veća razina agresivnosti može im pomoći pobijediti i uspostaviti dominaciju (Coladonato i sur. 2020). Stoga je vjerojatno da je provođenje eksperimenta van sezone parenja jedan od razloga zašto je udio mužjaka koji su pokazali agresivnost u mom istraživanju niži od svih proučenih radova: 82 % (Coladonato i sur. 2020), 61 % (Farrell i Wilczynski 2006) te 88 % i 62 % (Cooper i sur. 2015). Također, kod *Podarcis hispanicus* (Steindachner, 1870), dokazano je kako je razina agresivnosti rezidentnog mužjaka veća u prisutnosti ženki nego što što je pri susretu dva mužjaka bez ženki, unutar sezone parenja (López i Martín 2002). Dakle, na agresivnost bi mogla utjecati i prisutnost drugih jedinki, osim suparnika, što nije ispitivano u mom istraživanju.

Osim razlika između spolova, utvrđena je statistički značajna razlika između lokacija za jedan tip agresivnog ponašanja, ugriz (Ag3), dok kod prijetnje (Ag1) i zaleta bez kontakta (Ag2) ona nije bila prisutna. Nastavno, rezultati Tukeyjevog HSD testa pokazali su kako se Sinj najviše razlikuje od ostale dvije lokacije zbog najmanjih vrijednosti ugriza (Ag3).

Moguće je da na razlike u lokacijama utječu ekološki čimbenici kao što je tip staništa (Barley i Coleman 2010). Krška gušterica preferira staništa koja imaju određenu količinu grmovite ili zeljaste vegetacije, te prilično suha staništa (Jelić i sur. 2015). Karta staništa Republike Hrvatske „Zavoda za zaštitu okoliša i prirode Ministarstva zaštite okoliša i zelene tranzicije“ pokazuje kako područje oko Sinja ima puno veći udio kultiviranih površina nego što je to slučaj u okolici Knina ili na otoku Pagu. Također, na području Sinja zastupljenije su „primorske, termofilne šume i šikare

medunca“, a manje su zastupljeni „submediteranski i epimediteranski suhi travnjaci“ koji prevladavaju na otoku Pagu i u okolici Knina (preuzeto s: Bioportal – kopnena_stanista).

Moguće je da travnjaci Paga i Knina pružaju više skrovišta krškoj gušterici, nego primorske šume i kultivirane površine grada Sinja. Kod macaklina je zabilježena veća stopa grupiranja u staništima s manje kvalitetnih skrovišta – zbog nedostatka kvalitetnih resursa i rasporeda resursa u nakupinama, jedinke su primorane biti u fizičkoj blizini drugih pa agresivno ponašanje nije isplativo (Vasconcelos i sur. 2017). To bi dijelom moglo objasniti manje vrijednosti ugriza (Ag3) na lokaciji Sinj u odnosu na Pag i Knin.

Također, moguće je da temperaturne razlike u mikrostaništima doprinose razlikama u agresivnosti. Kod nekih vrsta guštera, niske temperature uzrokuju smanjenu agresivnost (Domínguez-Godoy i sur. 2022), dok je kod drugih pri nižim temperaturama zabilježena veća snaga ugriza i agresivnost (Herrel i sur. 2007).

Treći čimbenik koji vrlo vjerojatno utječe na intraspecijsku agresivnost je gustoća populacije koja u ovom i dosadašnjim istraživanjima *P. melisellensis* nije procijenjena, osim za slovensku Istru i Lastovo (Vogrin 1998). Očekuje se da se u gušćim populacijama javlja veći stupanj (intrasexualne) agresivnosti nego u rjeđim populacijama zbog većeg broja jedinki koje se natječu za ženke ili druge resurse (Cooper i sur. 2015). Sklonost agresivnosti ne raste uvijek linearno s porastom gustoće populacije – kod izrazito gustih populacija nekih vrsta javlja se smanjena agresivnost među mužjacima jer cijena tog ponašanja postaje veća od prednosti. Vrijeme utrošeno na agresivno ponašanje pri vrlo visokim gustoćama populacije potencijalno smanjuje fitnes jedinke (Knell 2009). Odnosi između razine agresivnosti, prisutnih tipova agresivnog ponašanja i gustoće populacija *P. melisellensis* nisu zadovoljavajuće istraženi. Pritom je za pretpostaviti da će otočne populacije u pravilu biti veće gustoće, kao što je to kod srodne *P. siculus*, zbog čega bi se među njima očekivala i veća agresivnost (Buckley i Jetz 2007).

Nastavno na to, u ovom istraživanju jedinke s otoka Paga nisu pokazale veću učestalost ugriza (Ag3) u odnosu na kopnene lokalitete, no gustoća tih populacija je nepoznata i paška se populacija ne može smatrati otočnom populacijom u pravom smislu. Pag je vrlo blizu kopna te ne pokazuje smanjenje broja vrsta flore i faune karakteristično za otoke.

Osim razlika među lokacijama, zastupljenost tipova agresivnog ponašanja razlikovala se unutar pojedinih lokacija. Na lokaciji Sinj najčešće agresivno ponašanje bila je prijetnja (Ag1), dok je ugriz (Ag3) bio vrlo rijedak. Prijetnja koja se sastoji od bočnog savijanja tijela i podizanja glave

sa sobom nosi manje rizika – manja je vjerojatnost ozljede nego u borbi. Uspješna prijetnja trebala bi omogućiti izbjegavanje borbe i daljnjih agresivnih interakcija (Rubenstein i Alcock 2019). Fizički obračun može rezultirati ozljedama ili smrću zbog oštećenja ključnih dijelova tijela, infekcije rane ili pretjeranog gubitka krvi. Rjeđe dolazi do neposredne smrti nakon napada te je često i fizički sukob način za sprečavanje daljnjih ozljeda te uspostavu dominacije (Georgiev i sur. 2013). Kod životinja čije visoke razine agresivnosti prati povećana razina testosterona, raspravlja se o imunokompromitirajućoj ulozi testosterona. Kod *P. melisellensis* nije dokazana jasna poveznica između smanjenog imuniteta i povećane razine testosterona, kao što je to slučaj kod drugih guštera. Doduše, smatra se kako povećana aktivnost i pokretljivost potaknuta višim testosteronom može indirektno utjecati na izloženost životinje parazitima (Huyghe i sur. 2009).

Isplativost prijetnje oslikava se i time što se u 22 % slučajeva promatrajući sve lokacije javlja isključivo prijetnja (Ag1), u 9 % isključivo ugriz (Ag3), a zalet bez kontakta (Ag2) u samo 1 %. Vjerojatnije je da će životinja prvo pokušati zastrašiti drugu jedinku prijetnjom, nego da će odmah krenuti u napad sa ili bez kontakta, što je u skladu s navedenim (Whiting i Miles 2019).

Zalet bez kontakta možemo promatrati kao prijelaz između prijetnje (Ag1) i ugriza (Ag3). Ako pratimo logiku gradacijskog agresivnog ponašanja guštera, bilo bi za očekivati da će zastupljenost tipova biti $Ag1 > Ag2 > Ag3$. Potencijalno objašnjenje za mali postotak zaleta bez kontakta (Ag2) je da *P. melisellensis* u pravilu primjenjuje prijetnju (Ag1) i ugriz (Ag3), s izostankom Ag2. Anegdotalno, do ugriza dolazi i bez zaleta, nakon što jedinke neko vrijeme provedu u neposrednoj blizini.

Na temelju svih mogućih utjecaja na agresivnost *P. melisellensis*, ovo bi istraživanje moglo biti nadograđeno na nekoliko načina. Potrebno je istražiti korelaciju između intenziteta plavog ventralnog obojenja s agresivnosti na način da se istraži povezanost svakog od tri tipa agresivnosti s količinom ventralnog obojenja. Jače plavo obojenje koje reflektira UV svjetlost trebalo bi imati ulogu u signalizaciji te bi zato bila izraženija prijetnja, a broj ugriza smanjen (Carretero 2002). Intenzitet obojenja trebao bi biti jači kod guštera bolje fizičke spreme što se može istražiti proučavanjem ishoda sukoba (Whiting i sur. 2006).

Kako bi istražili agresivnost ženki *P. melisellensis* i njen izostanak u mom istraživanju, dio istraživanja trebao bi biti proveden za vrijeme sezone parenja te na gravidnim ženkama, a kao resurs za koji se natječu mogla bi se koristiti hrana budući da je dovoljna količina nutrijenata

prijeko potrebna gravidnim ženka (Wu i sur. 2019). Istraživanja agresivnosti ženki kod roda *Podarcis* slabo su zastupljena.

Za dublje razumijevanje ovisnosti agresivnosti o različitim lokacijama, potrebno je uvrstiti i kopnene populacije manje gustoće što bi omogućilo detaljniju analizu agresivnosti ove vrste te razumijevanje mehanizama koji leže u pozadini (Cooper i sur. 2015). Moglo bi se ispitati jesu li agresivnost i gustoća populacije kod ove vrste proporcionalne, obrnuto proporcionalne ili postoji nelinearna, kompleksna ovisnost s graničnom vrijednosti rasta agresivnosti koja prethodi stagnaciji ili padu (Kneall 2009). Osim toga, bilo bi korisno uključiti i prave otočne populacije kao što je lastovska – usporedba različitih otočnih i kopnenih populacija mogla bi pružiti uvid u razlike među podvrstama *P. melisellensis* o kojima se malo toga zna (Jelić i sur. 2015).

Također, potrebno je detaljnije istražiti utjecaj drugih ekoloških čimbenika na intraspecijsku agresivnost kao što je rezidentnost jedne jedinice, tip staništa (klima, dostupnost skrovišta, količina vegetacije, itd.), prosječna temperatura (mikro)okoliša, sklonost parazitskim bolestima, prisutnost predatora te obilnost hrane u okolišu (Barley i Coleman 2010; Domínguez-Godoy i sur. 2022; Horváth i sur. 2020; Lailvaux i sur. 2012; Megía-Palma i sur. 2024; Stamps i Tanaka 1981). Svi ovi čimbenici mogli bi na neki način utjecati na agresivnost, a nesumnjivo se razlikuju duž širokog područja rasprostranjenosti *P. melisellensis*.

6. Zaključak

Na temelju rezultata dobivenih istraživanjem intraspecijske agresivnosti *P. melisellensis* na tri različite lokacije te usporedbom spolova donijela sam sljedeće zaključke:

1. *P. melisellensis* pokazuje nižu razinu intraspecijske agresivnosti od očekivane (< 50 % jedinki), s obzirom na proučena istraživanja,
2. mužjaci *P. melisellensis* pokazuju intraspecijsku agresivnost, dok kod ženki ona uopće nije zabilježena – postoji spolni dimorfizam u agresivnosti kod *P. melisellensis* na svim lokalitetima,
3. postoji razlika u intraspecijskoj agresivnosti *P. melisellensis* među lokacijama te u zastupljenosti tipova po lokacijama – kad je u populaciji najzastupljenija prijetnja, ugriz je puno rjeđi.

Na temelju ovih rezultata odbacujem hipotezu H1 da *P. melisellensis* pokazuje visoku razinu intraspecijske agresivnosti, a prihvaćam hipoteze H2 da mužjaci *P. melisellensis* pokazuju veću razinu agresivnosti od ženki i H3 da postoji razlika u stupnju agresivnosti među populacijama na različitim lokacijama.

7. Literatura

- Arnold, E.N. 1987. Resource partition among lacertid lizards in southern Europe. *J. Zool.* 1, 739–782.
- Barley, A.J., Coleman, R.M. 2010. Habitat structure directly affects aggression in convict cichlids *Archocentrus nigrofasciatus*. *Curr. Zool.* 56, 52–56.
- Braña, F. 1993. Shifts in Body Temperature and Escape Behaviour of Female *Podarcis muralis* during Pregnancy. *Oikos* 66, 216.
- Brelih, S., Džukić, G. 1974. *Catalogus faunae Jugoslaviae: Reptilia*. Consilium Academicarum Scientiarum rei Publicae Socialisticae Foederativae Jugoslaviae.
- Buckley, L.B., Jetz, W. 2007. Insularity and the determinants of lizard population density. *Ecol. Lett.* 10, 481–489.
- Carazo, P., Font, E., Desfilis, E. 2008. Beyond „nasty neighbours“ and „dear enemies“? Individual recognition by scent marks in a lizard (*Podarcis hispanica*). *Anim. Behav.* 76, 1953–1963.
- Carretero, M.A. 2002. Sources of colour pattern variation in Mediterranean *Psammmodromus algirus*. *Neth. J. Zool.* 52, 43–60.
- Castilla, A.M., Van Damme, R., Bauwens, D. 1999. Field body temperatures, mechanisms of thermoregulation and evolution of thermal characteristics in lacertid lizards. *Nat. Croat.* 8, 253–274.
- Coladonato, A.J., Mangiacotti, M., Scali, S., Zuffi, M.A.L., Pasquariello, C., Matellini, C., Buratti, S., Battaiola, M., Sacchi, R. 2020. Morph-specific seasonal variation of aggressive behaviour in a polymorphic lizard species. *PeerJ.* 8, 1–16.
- Cooper, W.E., Dimopoulos, I., Pafilis, P. 2015. Sex, age, and population density affect aggressive behaviors in Island lizards promoting cannibalism. *Ethol.* 121, 260–269.
- Damas-Moreira, I., Riley, J.L., Carretero, M.A., Harris, D.J., Whiting, M.J. 2020. Getting ahead: exploitative competition by an invasive lizard. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 74.

- Domínguez-Godoy, M.A., Hudson, R., Montoya, B., Bastiaans, E., Díaz de la Vega-Pérez, A.H. 2022. Too cool to fight: Is ambient temperature associated with male aggressive behavior in the mesquite lizard? *J. Zool.* 317, 283–293.
- Downes, S., Bauwens, D. 2002. An experimental demonstration of direct behavioural interference in two Mediterranean lacertid lizard species. *Anim. Behav.* 63, 1037–1046.
- Farrell, W.J., Wilczynski, W. 2006. Aggressive experience alters place preference in green anole lizards, *Anolis carolinensis*. *Anim. Behav.* 71, 1155–1164.
- Folstad, I., Karter, A.J. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *Am. Nat.* 139, 603–622.
- Galeotti, P., Pellitteri-Rosa, D., Sacchi, R., Gentilli, A., Pupin, F., Rubolini, D., Fasola, M. 2010. Sex-, morph- and size-specific susceptibility to stress measured by haematological variables in captive common wall lizard *Podarcis muralis*. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* 157, 354–363.
- Georgiev, A. V., Klimczuk, A.C.E., Traficonte, D.M., Maestripieri, D. 2013. When violence pays: A cost-benefit analysis of aggressive behavior in animals and humans. *Evol. Psychol.* 11, 678–699.
- Grbac, I., Bauwens, D. 2001. Constraints on Temperature Regulation in Two Sympatric *Podarcis* Lizards During Autumn. *Copeia.* 1, 178–186.
- Herrel, A., James, R.S., Van Damme, R. 2007. Fight versus flight: Physiological basis for temperature-dependent behavioral shifts in lizards. *J. Exp. Biol.* 210, 1762–1767.
- Herrel, A., Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Backeljau, T., Breugelmans, K., Grbac, I., Van Damme, R., Irschick, D.J. 2008. Rapid large-scale evolutionary divergence in morphology and performance associated with exploitation of a different dietary resource. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 105, 4792–4795.
- Horváth, G., Martín, J., López, P., Herczeg, G. 2020. Ain't going down without a fight: state-and environment-dependence of antipredator defensive aggressive personalities in Carpetan rock lizard. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 74, 139.
- Huntingford, F.A. 1976. The relationship between inter- and intra-specific aggression. *Anim.*

Behav. 24, 485–497.

Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Herrel, A., Tadić, Z., Van Damme, R. 2007. Morphology, performance, behavior and ecology of three color morphs in males of the lizard *Podarcis melisellensis*. Integr. Comp. Biol. 47, 211–220.

Huyghe, K., Husak, J.F., Herrel, A., Tadić, Z., Moore, I.T., Van Damme, R., Vanhooydonck, B. 2009. Relationships between hormones, physiological performance and immunocompetence in a color-polymorphic lizard species, *Podarcis melisellensis*. Horm. Behav. 55, 488–494.

Jelić, D., Kuljerić, M., Koren, T., Treer, D., Šalamon, D., Lončar, M., Podnar Lešić, M., Hutinec Janev, B., Bogdanović, T., Mekinić, S., Jelić, K. (2015): Crvena knjiga vodozemaca i gmazova. inistarstvo zaštite okoliša i prirode, Državni zavod za zaštitu prirode, Udruga Hyla. Zagreb.

Jensen, A.L. 1987. Simple models for exploitative and interference competition. Ecol. Modell. 35, 113–121.

Knell, R.J. 2009. Population density and the evolution of male aggression. J. Zool. 278, 83–90.

Lailvaux, S.P., Huyghe, K., Van Damme, R. 2012. Why can't we all just get along? Interspecific aggression in resident and non-resident *Podarcis melisellensis* lizards. J. Zool. 288, 207–213.

Liwanag, H.E.M., Haro, D., Callejas, B., Labib, G., Pauly, G.B. 2018. Thermal tolerance varies with age and sex for the nonnative Italian Wall Lizard (*Podarcis siculus*) in Southern California. J. Therm. Biol. 78, 263–269.

López, P., Martín, J. 2002. Effects of Female Presence on Intrasexual Aggression in Male Lizards, *Podarcis hispanicus*. Aggress. Behav. 28, 491–498.

Maynard Smith, J. 1984. Game theory and the evolution of behaviour. Behav. Brain Sci. 7, 95–101.

Megía-Palma, R., Paranjpe, D., Cooper, R.D., Blaimont, P., Sinervo, B. 2024. Natural parasites in conjunction with behavioral and color traits explain male agonistic behaviors in a lizard. Curr. Zool. 70, 59–69.

Noldus, L.P.J.J., Spink, A.J., Tegelenbosch, R.A.J. 2001. EthoVision: A versatile video tracking system for automation of behavioral experiments. Behav. Res. Methods, Instruments, Comput. 33, 398–414.

- Pedregosa, F. i sur... 2011. Scikit-learn: Machine learning in Python. *JMLR.*, 12, 2825–2830.
- Perktold, J., Seabold, S., Taylor, J. 2024. *statsmodels: Econometric and statistical modeling with Python* (verzija 0.14.2). <https://www.statsmodels.org>
- Podnar, M., Mayer, W., Tvrtković, N. 2004. Mitochondrial phylogeography of the Dalmatian wall lizard, *Podarcis melisellensis* (Lacertidae). *Org. Divers. Evol.* 4, 307–317.
- QGIS.org (2023). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.org> (pristupljeno: 9. 8. 2024.)
- Robson, M.A., Miles, D.B. 2000. Locomotor performance and dominance in male Tree Lizards, *Urosaurus ornatus*. *Funct. Ecol.* 14, 338–344.
- Rubenstein, D.R., Alcock, J. (2019): *Animal Behavior*, 11th ed. Oxford University Press, Oxford, New York.
- Salamwade, R.L., Sakate, D.M. 2021. Comparison of Variable Selection Methods in Zero-Inflated Models. *Int. J. Agric. Stat. Sci.* 17, 443–451.
- Speybroeck, J., Beukema, W., Bok, B., Voort, J. Van Der (2016): *Field Guide to the Amphibians & Reptiles of Britain and Europe*. Bloomsbury, London, New York.
- Stamps, J.A., Tanaka, S. 1981. The Relationship between Food and Social Behavior in Juvenile Lizards (*Anolis aeneus*). *Copeia* 1981, 422.
- Thorpe, R.S. 1980. Microevolution and taxonomy of European reptiles with particular reference to the grass snake *Natrix natrix* and the wall lizards *Podarcis sicula* and *P. melisellensis*. *Biol. J. Linn. Soc.* 14, 215–233.
- Tiedemann, F., Henle, K. (1986): *Podarcis melisellensis* (Braun, 1877) - Adriatische Mauereidechse, Karstläufer. U: Böhme, W. (ur.) *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Aula-Verlag, Wiesbaden, str. 111-141.
- Titone, V., Marsiglia, F., Mangiacotti, M., Sacchi, R., Scali, S., Zuffi, M.A.L. 2018. Better to be resident, larger or coloured? Experimental analysis on intraspecific aggression in the ruin lizard. *J. Zool.* 304, 260–267.
- Van Rossum, G. & Drake Jr, F.L., 2009. *Python 3 Reference Manual*, Scotts Valley, CA: Create Space

- Vasconcelos, R., Rocha, S., Santos, X. 2017. Sharing refuges on arid islands: Ecological and social influence on aggregation behaviour of wall geckos. *PeerJ*. 2017, 1–16.
- Vitt, L.J., Caldwell, J.P. (2017): *Herpetology - An Introductory Biology of Amhíbians and Reptiles*, 3rd ed. Academic Press, Elsevier, Amsterdam, Boston, Heidelberg, London, New York, Oxford, Paris, San Diego, San Francisco, Singapore, Sydney, Tokyo.
- Vogrin, N. 1998. Population parameters of syntopic population of three species of *Podarcis* in the Slovenian Istra (Reptilia, Lacertidae). *Gortania* 20, 225–232.
- Whiting, M.J., Stuart-Fox, D.M., O'Connor, D., Firth, D., Bennett, N.C., Blomberg, S.P. 2006. Ultraviolet signals ultra-aggression in a lizard. *Anim. Behav.* 72, 353–363.
- Whiting, M.J., and D.B. Miles (2019): *Behavioral Ecology of Aggressive Behavior in Lizards*. U: V. Bels, A. Russell (ur.). *Behavior of Lizards: Evolutionary and Mechanistic Perspectives*. CRC Press, Boca Raton. str. 289-319.
- Wilson, R.S., Angilletta, M.J. (2015): *Dishonest Signaling During Aggressive Interactions: Theory and Empirical Evidence*. U: Duncan J. Irschick, Jeffrey Podos, M.B. (ur.) *Animal Signaling and Function (An Integrative Approach)*. Wiley-Blackwell, Hoboken, str. 205–227.
- Wu, Y., Whiting, M.J., Fu, J., Qi, Y. 2019. The driving forces behind female-female aggression and its fitness consequence in an Asian agamid lizard. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 73.
- Zavod za zaštitu okoliša i prirode Ministarstva zaštite okoliša i zelene tranzicije: Bioportal – kopnena_staništa. Dostupno na <http://www.bioportal.hr/> (pristupljeno: 9. 8. 2024.)

8. Životopis

Zovem se Lina Bajić i rođena sam u Zagrebu, 4. 11. 2000. Pohađala sam Klasičnu gimnaziju u Zagrebu od 2015. do 2019. godine. Završila sam Preddiplomski studij biologije na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu u Zagrebu (2019. – 2022.), a trenutno sam na Diplomskom studiju eksperimentalne biologije, modul Zoologija na istom fakultetu. Zanima me bihevioralna ekologija sisavaca i gmazova – prije svega, društveno ponašanje, te edukacija mladih.