

УНИВЕРЗИТЕТ У БЕОГРАДУ
БИОЛОШКИ ФАКУЛТЕТ

Марко С. Маричић

**Варијабилност морфолошких одлика,
локомоторних и мастикаторних перформанси
барске корњаче, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758)**

Докторска дисертација

Београд, 2026

УНИВЕРЗИТЕТ У БЕОГРАДУ
БИОЛОШКИ ФАКУЛТЕТ

Марко С. Маричић

**Варијабилност морфолошких одлика,
локомоторних и мастикаторних перформанси
барске корњаче, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758)**

Докторска дисертација

Београд, 2026

UNIVERSITY OF BELGRADE
FACULTY OF BIOLOGY

Marko S. Maričić

**Variability in morphological traits,
locomotor performance, and masticatory
performance of the European pond turtle,
Emys orbicularis (Linnaeus, 1758)**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2026

МЕНТОР И ЧЛАНОВИ КОМИСИЈЕ

Ментор:

др Ана Голубовић, ванредни професор и научни саветник, Универзитет у Београду, Биолошки факултет

Чланови комисије:

др Љиљана Томовић, редовни професор, Универзитет у Београду, Биолошки факултет

др Соња Николић, виши научни сарадник, Универзитет у Београду, Биолошки факултет

др Александар Урошевић, научни саветник, Универзитет у Београду, Институт за биолошка истраживања „Синиша Станковић” – Институт од националног значаја за Републику Србију

Датум одбране:

ЗАХВАЛНИЦА

Захвалан сам свима који су допринели да ова дисертација угледа светлост дана и да поприми тренутни облик.

Пре свега сам захвалан својим родитељима и породици, који су ми pružali, и још увек приуштају, несебичну подршку кроз све моје животне и академске изборе. Захвалан сам својој мајци, своме оцу, својим сестрама и њиховим породицама, јер сам увек знао да имам на кога да се ослоним и на кога да рачунам. Хвала вам јер знам да никада нисам сам!

Захвалан сам мојој Татјани, мојој животној изабраници. Драга Тања, без тебе мој живот, а ни мој избор да се преселим у Београд „због школе“, не би били овако лаки, не би били овако лепи. Хвала ти на подршци кроз све даће и недаће које је са собом носио мој пут до написане докторске дисертације. Хвала ти на свим саветима и разумевању.

Огроман део ове дисертације се заснива на подацима који су систематски прикупљени на терену, кроз дуги низ година... Како би се ови подаци прикупили, помоћ ми је пружио велики број студената, колега и пријатеља. Захвалан сам свима који су ми помогли на терену, свима који су ми правили друштво, свима који су постављали питања, свима који су дискутовали са мном о замислима и свима који су имали стрпљења да ме слушају док причам о корњачама. Хвала Сари, Јани, Невени, Катарини, Милицы, Мињи, Ани, Игору, Јовани, Матији, Алекси, Василији, Лени, Давиду, Стевану, Анити, Павлу, Тијани, Стефани, Матеји, Тањи, Михаилу, Милицы, Ани, Катарини, Лазару, Марини, Марку, Ђини, и многим другима. Без вас не бих успео да одрадим овако велики и, мени, веома значајан посао. Хвала!

Велики део података је прикупљен у оквиру теренских активности које су финансиране од стране „The Rufford Foundation“. Хвала фондацији на значајној помоћи!

Захвалан сам управљачима Специјалног резервата природе „Краљевац“, Удружењу спортских риболоваца „Делиблатско језеро“, и свим становницима Делиблата који су нас прихватили као своје! Хвала на свој логистичкој и пријатељској помоћи. Хвала Ацо, хвала Пецо, хвала Иване, хвала Дејане, хвала Милице. Хвала вам на свему!

Захвалан сам управљачима Специјалног резервата природе „Лудашко језеро“, Јавном предузећу „Палић-Лудаш“ на свој логистичкој помоћи пруженој приликом реализације теренских истраживања на Лудашком језеру. Хвала Сандри, Тамашу, Отоу, Ивану, Салету, Берцију и многим другима. Такође, велики део ових истраживања и значајан број прикупљених података не би био могућ без организације кампова Удружења љубитеља природе „Рипарија“. Хвала Марији и Ференцу што су нас прихватили као део свог тима. Хвала екипи „из друге смене“ која је прикупила велики број значајних података, а са популационим студијама су почели још много пре идеје о овој дисертацији. Пре свега, хвала Давиду Грабовцу који је започео истраживање барских корњача на Лудашу. Хвала Анити, хвала Цеки, хвала Јожију, хвала свима који су обилазили мреже и мерили корњаче на Лудашу, у последњих 15 година...

Захвалан сам учесницима истраживачко-волонтерског кампа „Темска“ који су ми скренули пажњу на популацију барске корњаче која насељава бару код села Рудиње. Хвала и свим учесницима кампа који су имали разумевања за експерименте са корњачама, и пратеће мирисе. Хвала свима који су показали интересовање за корњаче и помогли у истраживању.

Захвалан сам свим колегама из канцеларије 21, који су вољно, или невољно, са мном делили простор и време, кроз небројено школских, радних и истраживачких обавеза. Хвала Љиљо, Саша, Имре, Тамара, Вукашине, Ђорђе и Вукашине. Хвала за све озбиљне и неозбиљне приче, за све колегијалне савете и за све време које смо провели седећи заједно.

Вукашину Бјелици сам посебно захвалан због тога што је са мном прошао много. Упознали смо се као студенти основних студија заинтересовани за сличне теме, заинтересовани за гмизавце. Кроз године рада, прво на мастеру, а затим и на докторату, Вукашин ми је био помоћ, подршка, колега и, најважније од свега, пријатељ!

Вукашиновом оцу, Горану Бјелици, захвалан сам што је дизајнирао и израдио сталак који је кориштен за прикупљање фотографија корњача које су искориштене за геометријско-морфометријске анализе облика пластрона, значајног дела ове дисертације.

Саши Грбовићу сам захвалан што ми је помагао у одржавању многих електричних и електронских уређаја када год је било потребно, увек дајући све од себе! Саша је израдио сталак и оспособио за рад уређај за мерење силне угриза. Његова решења су окарактерисана као ингениозна, са чиме у потпуности слажем. Хвала још једном!

Захвалан сам Мирку Шевићу и Ненаду Лазаревићу на помоћи при изради слика 12 и 13. Велико хвала и мом изабраном географу, Александру Пилиповићу, на изради мапа.

Хвала др Соњи Николић на многим корисним коментарима, исправкама и указаним недостацима у тексту ове дисертације, и то у рекордним роковима!

Хвала др Александру Урошевићу што је увек радо прихватио да се позабави мојим академским напредовањем, било кроз учествовање у комисији за оцену докторске дисертације, као сада, или кроз учествовање у комисији за избор у звање истраживача сарадника, четири године раније, или кроз несебично укључивање мене као младог истраживача у своја истраживања и публиковање многих фаунистичких радова. Ацо, хвала!

Захваљујем се др Љиљани Томовић на времену и труду које је несебично уложила у многим етапама мог академског и професионалног пута. Љиљо, хвала ти на свим саветима, хвала ти на свим разговорима, хвала ти на свим приликама које си ми пружила. Нарочито сам ти захвалан што си увек имала воље и жеље да ме саслушаш.

Велико хвала мојој менторки, др Ани Голубовић. Драга менторка, хвала ти што си ми пружила прилику да се бавим истраживањима која ме занимају. Хвала ти што си са мном поделила сво знање и све ресурсе који су ти били на располагању. Хвала ти што си толерисала моје грешке. Хвала ти што си ми помагала у осмишљавању и изведби експеримената. Хвала ти што си ми помогла у дефинисању истраживачких питања. Хвала ти што си ми помогла у писању научних радова. Хвала ти што си ову дисертацију прочитала толико пута, и сваки пут проналазила начине како би могла бити боља. Драга менторка, хвала ти што смо ово истерали до краја!

За крај, хвала свима који ово прочитају, и хвала свима који воле корњаче!

Марко Маричић

Варијабилност морфолошких одлика, локомоторних и мастикаторних перформанси барске корњаче, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758)

Сажетак:

Морфолошка варијабилност у природним популацијама носи значајне информације о еколошким и еволуционим процесима. Разумевање њене асоцираности са мерљивим перформансама организма, које описују успешност извршавања еколошки релевантних задатака од значаја за опстанак, важан је аспект за разумевање адаптивне вредности јединки. Основни циљ ове дисертације је утврђивање степена морфолошке и функцијско-морфолошке варијабилности унутар популација барске корњаче (*Emys orbicularis*) и између њих, као и испитивање асоцираности морфолошких карактеристика и других унутрашњих и срединских фактора са перформансама локомоторног и мастикаторног апарата. Истраживање је спроведено на пет популација барске корњаче у Србији, које насељавају разнолике типове станишта. Примењене методе су подразумевале мерење линеарних димензија оклопа, врата и главе, геометријско-морфометријске анализе облика пластрона, тест превртања и мерење температуре тела, као и мерење силине вуче и силине угриза. Утврђен је значајан степен морфолошке варијабилности у величини тела и облику пластрона на унутар- и међупопулационом нивоу. У свим популацијама су женке крупнији пол, а јединке из популације Рудиње показују убедљиво најмање вредности свих телесних димензија, указујући на патуљасту раст. Показано је и да величина тела негативно утиче на брзину и успешност превртања, као и да су мужјаци барске корњаче бржи у самосталном превртању у односу на женке. Силина угриза варира значајно између популација, и позитивно је асоцирана са димензијама тела, односно главе. Посебно је занимљиво да су силина вуче и индекс телесног стања значајни предиктори функцијских капацитета и локомоторног и мастикаторног апарата, односно да су снажније јединке и оне у бољем телесном стању брже у самосталном превртању и испољавају јачи угриз.

Кључне речи: геометријска морфометрија, индекс телесног стања, мишићна снага, полни диморфизам, самостално превртање, силина угриза, фенотипска варијабилност, функцијска морфологија

Научна област: Биологија

Ужа научна област: Зоологија

Variability in morphological traits, locomotor performance, and masticatory performance of the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758)

Abstract:

Morphological variability in natural populations offers valuable insights into ecological and evolutionary processes. Understanding its association with measurable organismal performance, which reflects how an organism accomplishes ecologically relevant tasks important for survival, is a key aspect of assessing individual fitness. The main objective of this dissertation was to determine the degree of morphological and functional variability in the European pond turtle (*Emys orbicularis*) and to examine the associations between morphological traits, other internal and environmental factors, and the performance of the locomotor and masticatory systems. The study was conducted in five populations of the European pond turtle in Serbia, which inhabit diverse habitat types. Methods included measuring shell, neck and head dimensions, geometric morphometric analyses of plastron shape, the self-righting test, measuring body temperature, and quantifying pulling force and bite force. Significant morphological variability in body size and plastron shape was found both within and among populations. Females were the larger sex in all populations, and individuals from the Rudinje population exhibited the smallest values for all body dimensions, indicating dwarfism. Body size was also shown to negatively affect both the speed and success of self-righting, and male European pond turtles were faster at self-righting than females. Bite force varied significantly among populations and was positively associated with body/head dimensions. Notably, pulling force and body condition index were significant predictors of functional capacity in both locomotor and masticatory systems, meaning that stronger individuals and those in better body condition self-righted faster and exhibited greater bite force.

Key words: bite force, body condition index, functional morphology, geometric morphometrics, muscular strength, phenotypic variability, self-righting, sexual dimorphism

Scientific field: Biology

Scientific subfield: Zoology

САДРЖАЈ

1. УВОД.....	1
1.1. Специфичност корњача као модел система у функцијско-морфолошким истраживањима.....	4
1.2. Локомоторне перформансе и антипредаторско понашање.....	6
1.3. Мастикаторне перформансе.....	8
2. ЦИЉЕВИ	11
3. МАТЕРИЈАЛ И МЕТОДЕ.....	12
3.1. Истраживана врста	12
3.2. Истраживани локалитети.....	14
3.2.1. Делиблатско језеро (Краљевац).....	15
3.2.2. Лудашко језеро (Лудаш)	16
3.2.3. Мртваја реке Млаве код Малог Црнића	17
3.2.4. Ресничко језеро (Паригуз)	18
3.2.5. Бара у Рудињу	19
3.3. Методологија рада.....	20
3.3.1. Прикупљање узорка.....	20
3.3.2. Тест превртања и мерење клоакалне температуре	22
3.3.3. Мерење силине вуче	24
3.3.4. Мерење морфолошких одлика и израчунавање индекса	24
3.3.5. Мерење мастикаторних перформанси	28
3.3.6. Геометријска морфометрија	29
3.3.7. Трајно обележавање корњача	31
3.4. Статистичке анализе	32
3.4.1. Морфолошка варијабилност величине тела и облика пластрона	32
3.4.1.1. Линеарне мере оклопа и маса тела	32
3.4.1.2. Геометријско-морфометријске одлике пластрона	34
3.4.2. Локомоторне перформансе и антипредаторско понашање	36
3.4.3. Мастикаторне перформансе	38
4. ХИПОТЕЗЕ.....	40
4.1. Морфолошка варијабилност величине тела и облика пластрона	40
4.2. Локомоторне перформансе и антипредаторско понашање	40
4.3. Мастикаторне перформансе	41
5. РЕЗУЛТАТИ.....	42
5.1. Морфолошка варијабилност величине тела и облика пластрона	42

5.1.1. Линеарне мере оклопа и маса тела.....	42
5.1.2. Униваријатне разлике између полова и популација.....	44
5.1.3. Мултиваријатне разлике између полова и популација	51
5.1.4. Геометријско-морфометријске одлике пластрона.....	52
5.2. Локомоторне перформансе и антипредаторско понашање.....	60
5.2.1. Успешност превртања	63
5.2.2. Време реакције.....	65
5.2.3. Време латенције.....	67
5.2.4. Време активног превртања	69
5.3. Мастикаторне перформансе	71
6. ДИСКУСИЈА.....	74
6.1. Морфолошка варијабилност величине тела и облика пластрона.....	74
6.1.1. Полни диморфизам.....	74
6.1.2. Разлике између популација.....	75
6.2. Локомоторне перформансе и антипредаторско понашање.....	78
6.2.1. Превртање корњача	78
6.2.2. Антипредаторско понашање.....	80
6.3. Мастикаторне перформансе	82
6.4. Општа дискусија.....	85
7. ЗАКЉУЧЦИ	92
8. ЛИТЕРАТУРА.....	94
9. ПРИЛОЗИ	117
БИОГРАФИЈА АУТОРА	122
Изјава о ауторству.....	123
Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада.....	124
Изјава о коришћењу.....	125

1. УВОД

Морфолошке одлике живих бића представљају резултат интеракције генетичких и срединских фактора, током свих фаза онтогенетског развића (Monaghan, 2008). Варијабилност морфолошких одлика, као један од основних аспеката фенотипске варијабилности, често је у фокусу биолошких истраживања. Управо морфолошка варијабилност унутар популација и између њих носи значајне информације о еколошким и еволуционим процесима, па чак и о адаптивном потенцијалу и степену диференцијације између различитих популација (Merilä и Crnokrak, 2001). У природним популацијама, разлике у величини тела или облику функцијски важних структура могу имати значајне еколошке последице, јер потенцијално имају утицаја на различите аспекте биологије јединки, укључујући локомоцију, исхрану и репродуктивни успех (Arnold, 1983; Garland и Losos, 1994; Irschick и Garland, 2001).

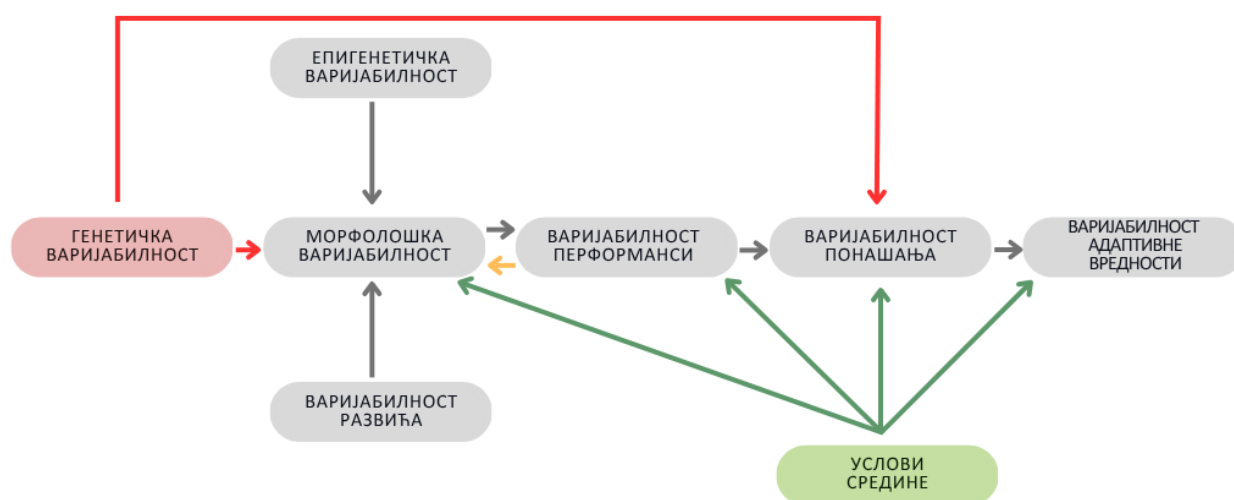
Природна селекција је један од основних механизма еволуционих промена чији ефекти делују на особине јединки, кроз фаворизовање фенотипова који доприносе повећаној адаптивној вредности. Постојање варијабилности фенотипских одлика јединки у популацији представља основу за деловање природне селекције, али тек диференцијално преживљавање и репродукција јединки на основу ових карактеристика, односно постојање диференцијалних адаптивних вредности, утиче на промене фенотипа које су видљиве на популационом нивоу, кроз наслеђивање одлика фенотипа које су фаворизоване (Lewontin, 1970). При томе, стопа и обим еволуционог одговора популације на селекцију зависе пре свега од постојања генетичке варијабилности, интензитета селекције, али и других еволуционих процеса као што су проток гена, генетички дрифт и постојање узајамних ограничења између одлика које утичу на адаптивну вредност јединки (Barton и Partridge, 2000).

Ефекти природне селекције могу се делимично квантификовати кроз процену утицаја морфолошке варијабилности на перформансе организма (Arnold, 1983). Мерљиве перформансе организма представљају функцијске особине које описују колико успешно организм извршава еколошки релевантне биолошке задатке од значаја за опстанак (Irschick и Higham, 2016). Међутим, истраживање узрочно-последичних односа између мерљивих перформанси и адаптивне вредности често захтева додатне еколошке анализе, нарочито како би се утврдила стварна еколошка релевантност проучаваних особина (Aerts и сар., 2002). Ефикасније извођење задатака који су биолошки и еколошки релевантни може имати позитиван утицај на репродуктивни успех јединки, као и омогућити заузимање квалитетнијих станишта, ефикасније хватање плена, али и приступ ширем спектру хране (нпр. Herrel и сар., 2006; Husak и сар., 2006). Сходно томе, варијабилност у перформансама може представљати један од кључних фактора који утичу на разлике у адаптивној вредности између јединки унутар популације, као и између популација (Irschick и Higham, 2016).

Функцијско-морфолошка истраживања се у великој мери ослањају на детаљне анализе анатомских структура, снимака кретања организама при пуној брзини, кинематике и електромиографије (Ashley-Ross и Gillis, 2002). Сходно томе, истраживачи мере одлике организма на више нивоа организације. На анатомском нивоу то могу бити карактеристике мишића, као што је површина њиховог физиолошког попречног пресека (Martin и сар., 2020), затим дужина екстремитета и пропорције костију (Christiansen, 2002), или геометрија зглобова

(Russell и Bels, 2001). На функцијском нивоу мере се перформансе као што су брзина кретања, издржљивост, дужина скока или сила угриза (нпр. Garland и Losos, 1994; Herrel и O'Reilly, 2006; Irschick и Higham, 2016). Оваквим мерењима се одговара на питања како се варијације у грађи преводе у разлике у перформансама, као и који то функцијски компромиси обликују локомоцију организама. Иако су ове технике веома корисне, а резултати истраживања која их примењују важни, битно је узети у обзир да експериментални дизајн оваквих истраживања често захтева рад са организмима у контролисаним лабораторијским условима, те добијени резултати не представљају нужно перформансе организма које се могу сматрати еколошки релевантним, пре свега услед измењених услова средине у којима се перформансе организама мере и услова у којима се испитивани организми чувају (Ashley-Ross и Gillis, 2002) и хабитуације на измењене захтеве средине. Лабораторијска истраживања могу у великој мери одговорити на питање *како* животиње изводе одређене задатке, али тек теренска истраживања и посматрање *in situ* могу дати одговор на питање *зашто* животиње уопште изводе те задатке у природи (Irschick и Higham, 2016).

Резултати теренских истраживања омогућавају да се интеракције услова средине и перформанси организама разумеју на начин на који то није могуће остварити у лабораторији (Irschick и Higham, 2016). Различити организми у већој или мањој мери зависе од услова средине у којој живе (Bels и Herrel, 2019), те морфолошке карактеристике, перформансе које се мере, посматрано понашање и адаптивна вредност зависе од низа абиотичких и биотичких фактора, као што су конфигурација терена, тип подлоге, природне промене температуре, ваздушног притиска, доступности хране, присуства паразита, интерспецијских интеракција и сличних фактора (слика 1).



Слика 1. Поједностављени хеуристички дијаграм односа између морфологије, перформанси, понашања и адаптивне вредности, са приказом додатних фактора који утичу на ове компоненте. Преузето и прилагођено из Bels и Herrel (2019).

Како би се мерење ефеката природне селекције поједноставило, могуће је овај задатак поделити на два дела: 1) мерење утицаја морфолошке варијабилности на перформансе и 2) мерење утицаја перформанси на адаптивну вредност (Arnold, 1983). Ова истраживања је делимично могуће извести у лабораторијским условима, али уз одређена ограничења, док је нека од ових ограничења могуће превазићи добро осмишљеним теренским истраживањима.

Контролисани услови по дефиницији уклањају, односно наменски упрошћавају, велики број срединских фактора који у природи делују на популације и имају важну улогу у обликовању морфолошких карактеристика и перформанси на које делује природна селекција. Као пример ових фактора истиче се просторна и временска хетерогеност станишта, укључујући температурни режим, доступност хране, тип подлоге, али и изузимање или ограничавање конкуренције за ресурсе и недостатак притиска предатора. Додатно ограничење произилази из чињенице да лабораторијска мерења најчешће бележе максимални капацитет за извођење перформанси под „оптималним” условима, а у реалности је мало вероватно да тако забележени максимални капацитет верно одсликава перформансе у природним условима (Irschick и Garland, 2001; Irschick, 2003). За разумевање адаптивног значаја одређених перформанси неопходно је сагледати обједињене резултате доступних лабораторијских истраживања и функцијско-морфолошких и еколошких података прикупљених на терену (нпр. Irschick и Garland, 2001; Irschick и сар., 2008).

Теренским истраживањима животиња у природним условима може се стећи увид у одређене еколошке и еволуционе притиске који су учествовали или учествују у обликовању способности организама да одговоре на изазове средине и обезбеде ресурсе неопходне за преживљавање и репродукцију (Irschick и Higham, 2016). Свеобухватне студије које подразумевају посматрање, експерименте и компаративне анализе између врста, популација, полова или узрасних категорија, на најбољи начин могу описати адаптивни значај истраживаних карактеристика у зависности од постављеног истраживачког питања (Arnold, 1983). Ипак, чак и резултати компаративних студија спроведених на терену, које анализирају функцијско-морфолошких одлика показују да одређене карактеристике доприносе адаптивном значају истраживаних особина, не пружају директне доказе о деловању селекције у истраживаним популацијама (Arnold, 1983). Утицај било које перформансе на адаптивну вредност је нарочито захтевно квантификовати код дугоживећих организама који након тестирања настављају живот у природним условима, услед ограничених могућности за њихово дугорочно праћење и прецизно дефинисање конкуритивног и репродуктивног успеха.

На еколошком нивоу, варијабилност у перформансама може бити кључни фактор за формирање разлика у адаптивној вредности јединки у оквиру популације (Irschick и Higham, 2016). На еволуционом нивоу, варијабилност у фенотипу често условљава функцијске разлике које омогућавају животињама да користе другачије еколошке нише, нпр. да населе нова станишта или прошире трофичку нишу, и тиме потенцијално остваре конкуритивну предност у односу на друге синтопске врсте уколико постоји преклапање еколошких ниша (Irschick и Higham, 2016).

Иако се перформансе мере са циљем да се процени капацитет јединке за извођење одређеног задатка, њихова измерена вредност готово никада није одраз искључиво морфолошких и физиолошких одлика организма, већ и одлика „личности” (енгл. *personality*), као и тренутног понашања и мотивације испитиване јединке (нпр. Braña, 2003; Careau и Garland, 2012; Careau и сар., 2026). Управо се мотивација сматра једним од навећих изазова у мерењу перформанси, будући да не постоји гаранција да ће јединке у експерименталним условима да ангажују свој пуни капацитет (Losos и сар., 2002). Низак ниво мотивације, страх, замор до којег може доћи након већег броја понављања истог задатка, али и субоптимални температурни услови, низак ниво индекса телесног стања, или поремећен циркадијални ритам,

могу довести до тога да измерене вредности перформансе заправо буду испод нивоа стварног капацитета јединке.

1.1. Специфичност корњача као модел система у функцијско-морфолошким истраживањима

Корњаче се одликују присуством коштаног оклопа, синапоморфне структуре јединствене у животињском свету (Gilbert и сар., 2001). Оклоп корњача врши неколико веома важних функција, међу којима су физичка заштита висцералних и соматичких органа, складиштење воде, јона, масних резерви и отпадних продуката (Gilbert и сар., 2001, 2008; Achrai и Wagner, 2017), и при томе директно утиче на кретање представљајући значајно морфолошко ограничење (Bonnet и сар., 2001). Стога варијабилност у величини и облику оклопа рефлектује компромис између ових конкурентских захтева. Оклоп корњача је структура која на више начина утиче на успешност у извршавању еколошки релевантних задатака и преживљавање, те може бити под утицајем природне селекције. Уз то, величина и облик оклопа се могу релативно лако квантификовати неинвазивним методама линеарне и геометријске морфометрије, што чини корњаче одличним модел системом за изучавање морфолошке варијабилности, нарочито уз квантификацију еколошки релевантних перформанси. На пример, покрети корњача неопходни за локомоцију су у великој мери ограничени кичменим стубом који је већим делом непокретан, изузев репног и вратног региона. Овако ригидна грађа оклопа, који представља разрасле коштане елементе кичменице и грудног коша (Gilbert и сар., 2001), отежава кретање кроз структурно сложена станишта или густу вегетацију (Rivera и сар., 2006; Golubović и сар., 2014), док је пролазак кроз отворе уже од ширине, односно висине оклопа потпуно онемогућен. Овиме је корњачама доступност одређених микростаништа веома ограничена.

Варијабилност у величини тела корњача унутар популација и између њих одражава сложено деловање климатских услова, доступности и квалитета хране, као и других карактеристика станишта (Blanckenhorn, 2005; Joos и сар., 2017; Agha и сар., 2018). Имајући у виду могућности да се уз адекватну примену геометријске морфометрије детектују и визуализују fine разлике у облику оклопа, ова методологија може пружити додатни увид у диференцијације које би применом само линеарне морфометрије вероватно остале незабележене. Наиме, показано је да услови станишта, на пример брзина протока воде, и међусобна географска удаљеност, односно изолованост популација могу утицати на разлике у облику оклопа слатководних корњача (Rivera, 2008; Rivera и сар., 2014; Horváth и сар., 2021).

Барска корњача (*Emys orbicularis*) представља одличан модел систем за изучавање морфолошке варијабилности, функцијско-морфолошких перформанси и морфолошких ограничења (нпр. Golubović и сар., 2024). Показано је да код барске корњаче постоји значајна варијабилност у облику оклопа и учесталости аномалија на међупопулационом нивоу у деловима централне Европе (Horváth и сар., 2021), што ову врсту квалификује као веома погодну за истраживање разлика у облику оклопа између популација и у другим деловима ареала.

Полни диморфизам у величини тела барске корњаче је забележен широм ареала, при чему женке представљају већи пол (нпр. Zuffi и Gariboldi, 1995; Zuffi и сар., 2006, 2007; Fattizzo, 2008; Joos и сар., 2017). Такође, забележен је и полни диморфизам у облику оклопа ове врсте, при чему женке имају виши и засвођенији оклоп, што се повезује са већом запремином која омогућава већи број јаја у леглу (Zuffi и Gariboldi, 1995; Zuffi и сар., 1999), док је оклоп мужјака нижи и спљоштенији (Fattizzo, 2008).

Оклоп барске корњаче се одликује слабо покретним хрскавицама које заједно са коштаним деловима формирају „мостове” између карапакса, односно дорзалног дела оклопа, и вентрално постављеног пластрона. Амплитуде могућих покрета релативно кратких екстремитета, врата и главе корњача су ограничене обликом и величином отвора између карапакса и пластрона (Bonnet и сар., 2001). Карапакс је сложена структура која настаје остваривањем везе између ендохондралних елемената аксијалног скелета и дермалних костију (Gilbert и сар., 2001). Карапакс чини укупно 50 костију, 12 непарних и 19 парних (Gilbert и сар., 2001). Кератинске плоче које прекријава кости карапакса су по 11 маргиналних, по једна супракаудална и по четири косталне са обе стране карапакса, и једна нухална и пет вертебралних које су непарне и постављене медиодорзално. Пластрон чине дермални скелетни елементи, као и структуре које су хомологне гастралијама (Gilbert и сар., 2001). Пластрални скелетни елементи, у каудалном смеру, су парни епипластрон, хиопластрон, хипопластрон и ксифипластрон, као и непарни ентопластрон који је смештен између епи- и хиопластрона (Gilbert и сар., 2001). Коштани елементи који чине оклоп корњача прекривени су кератинским плочама које у оквиру врсте уобичајено имају једнак број и распоред, али међусобно варирају у облику и величини, што чини ове елементе посебно погодним за морфометријска истраживања. Кератинских плоча на пластрону има 12, распоређених у паровима, а од главе ка репу то су: гуларне, хумералне, пекторалне, абдоминалне, феморалне и аналне плоче. Код барске корњаче, пластрон је зглобљен на линији између скелетних елемената хиопластрона и хипопластрона, односно између одговарајућих кератинских плоча, пекторалних и абдоминалних, и та зглобна веза је слабо покретна, али омогућава делимично затварање предњег отвора оклопа након потпуног увлачења главе и екстремитета (Seidel и Ernst, 2017). Битно је нагласити да варијације у облику кератинских плоча пластрона могу упућивати на локалне адаптације, али, у одређеној мери, и на стање популација у погледу генетичке варијабилности и стабилности развића (нпр. Horváth и сар., 2021).

Поред специфичности које са собом носи оклоп, корњаче се одликују и јединственом грађом лобање и мастикаторног апарата. За разлику од већине кичмењака, корњаче поседују акинетичку лобању без темпоралних отвора (секундарно анапсидна лобања), што значи да мишићи који учествују у загрижају корњача полазе и са унутрашњих и са спољашњих површина лобање и инсерирају на доњој вилици како би обезбедили довољно јак угриз (Werneburg, 2011). Друге карактеристике мастикаторног апарата корњача се огледају у томе да немају зубе и нису у стању да померају доњу вилицу латерално, односно лево-десно (Stayton, 2011).

1.2. Локомоторне перформансе и антипредаторско понашање

Локомоција, односно способност активног кретања, представља један од основних аспеката функционисања многих животињских врста, будући да директно утиче на извршавање кључних биолошких задатака као што су потрага за храном, лов, избегавање предатора, проналажење партнера и заузимање повољних станишта (Irschick и Higham, 2016). Имајући то у виду, перформансе локомоторног система непосредно утичу на адаптивну вредност јединки, јер способност за брже кретање, већа спретност и/или издржљивост могу утицати на репродуктивни успех и вероватноћу преживљавања (Garland и Losos, 1994; Irschick и Higham, 2016). Управо због тесне везе између локомоције и опстанка, морфолошке одлике које утичу на локомоторне перформансе веома су значајне, јер могу имати утицаја на адаптивну вредност јединки. Разумевање односа између морфолошких одлика и функцијских перформанси представља један од основних аспеката биолошких истраживања (Arnold, 1983). Овај однос је од посебног значаја у контексту варијабилних услова средине, који могу условити развој различитих адаптивних стратегија (Хуе и сар., 2019).

Кретање корњача је у значајној мери ограничено присуством оклопа, посебно имајући у виду да им је труп непокретан, те екстремитети преузимају готово сав терет кретања (Walker, 1971). Морфолошке одлике слатководних корњача, између осталог, представљају компромис између адаптација на коришћење водених и терестричних делова станишта, при чему различити захтеви, као што су ходање по чврстој подлози, пењање да би се превазишла препрека или савладао нагиб, копање приликом полагања јаја и пливање, могу деловати у различитим правцима на обликовање екстремитета (Blob и сар., 2008, 2016). Осим наведених локомоторних захтева, на преживљавање корњача може утицати и способност самосталног превртања (нпр. Ashe, 1970; Delmas и сар., 2007).

Самостално превртање (енгл. *self-righting*) представља радњу враћања у нормалан, усправан положај након претходне промене оријентације тела. Сам чин превртања је широко распрострањен међу различитим групама животиња, како међу бескичмењацима (нпр. Penn и Brockmann, 1995; Zhang и сар., 2021), тако и међу кичмењацима (нпр. Ashe, 1970; Altman и Sudarshan, 1975), а механизми који омогућавају успешно превртање у тесној су вези са морфолошким карактеристикама организма.

Док користе терестрични део станишта, многе корњаче су у реалној опасности да се нађу изврнуте на карапакс. Слатководне корњаче су изложене овим опасностима у свега неколико животних околности, као што су терестричне миграције између водених станишта, током периода полагања јаја за женке (Cadi и сар., 2004), или, за јувенилне јединке, непосредно након изласка из легла, док су на путу до адекватног воденог станишта (Burger, 1976). У овим околностима, јединке барске корњаче на копну прелазе дистанце од више стотина метара, некада чак и више од пола километра удаљености од воде ваздушном линијом (Rovero и Chelazzi, 1996; Cadi и сар., 2004, 2008). Током ових активности, јединке се могу наћи изврнуте на карапакс као резултат кретања по неравном терену, или као последица напада предатора (Ashe, 1970; Delmas и сар., 2007; Rubin и сар., 2018).

На копну се одрасле јединке барске корњаче могу сусрести са многим предаторима, као што су подивљали напуштени љубимци, мачке и пси, али и дивље животиње, као што су

ракуни (*Procyon lotor*) (Schneeweiß и Breu, 2013), видре (*Lutra lutra*) (Lanszki и сар., 2006) и јазавци (*Meles meles*), за које је познато да су били предатори барске корњаче чак и пре 3500 година (Kahlke и сар., 2015). Младунцима барске корњаче, због њихове веома мале величине (праволинијске дужине карапакса око 2,5 cm; Zinenko, 2004; Zuffi и сар., 2017) и још увек меког оклопа, на копну прети опасност од већег броја различитих предатора, у које спадају различите врсте птица и сисара. Када се корњаче осете угрожено, обично траже заклон у води или густој вегетацији (Martín и сар., 2005; Polo-Cavia и сар., 2008). Ипак, уколико је предатор превише близу, основни механизам одбране корњача је да се увуку у оклоп и сачекају да опасност прође (Hugie, 2003; Martín и сар., 2005; Polo-Cavia и сар., 2008).

Антипредаторско понашање корњача подразумева активне стратегије, као што су шиштање, уједање, гребљење, заузимање одбрамбеног положаја подизањем задњег дела тела, самостално превртање и/или бег, али и пасивне стратегије, као што су скривање унутар оклопа и мировање (нпр. Dodd и Brodie, 1975; Britson и Gutzke, 1993). Иако су ова понашања до сада проучавана у извесној мери (нпр. Martín и сар., 2005; Polo-Cavia и сар., 2008; Golubović и сар., 2013, 2017a; Ibáñez и сар., 2014; Golubović, 2015; Carter и сар., 2016), свеобухватно разумевање односа између антипредаторског понашања и локомоторних перформанси и даље је ограничено. У досадашњим студијама, значајна пажња је посвећена разумевању понашајних карактеристика корњача, као што су скривање и осматрање околине у нормалном положају тела (Martín и сар., 2005; Polo-Cavia и сар., 2008; Ibáñez и сар., 2014; Carter и сар., 2016; Golubović и сар., 2017a), као и у поставкама где су корњаче преврнуте на карапакс (Polo-Cavia и сар., 2012; Golubović и сар., 2013; Ibáñez и сар., 2014, 2018; Golubović, 2015; Carter и сар., 2016). Одређена пажња је посвећена вези антипредаторских одговора и морфолошких карактеристика корњача, као што су величина и облик оклопа (Golubović и сар., 2013; Golubović, 2015). Ипак, мали је број студија у којима је експлицитно истраживана повезаност понашајних и функцијских карактеристика, као што су локомоторне перформансе корњача (нпр. Golubović и сар., 2017a).

Начини превртања корњача положених на карапакс, односно враћања у нормалан положај, разликују се између група. На пример, велики број слатководних корњача, које се одликују хидродинамичним оклопом, који је мање испупчен у односу на оклоп копнених корњача, углавном се користе испружањем врата и главе, правећи на тај начин полугу, како би се издигле и окренуле на једну страну, при томе користећи екстремитете да се закаче за подлогу како би успешно довршиле превртање (Domokos и Várkonyi, 2008). За разлику од њих, копнене корњаче углавном примењују стратегију снажног и одсечног замахивања екстремитетима, како би помериле свој центар масе и иницирале превртање. Приликом ових покрета, у великој мери се ослањају на куполасти, испупчени карапакс како би се окренуле на бок, а затим екстремитетима успостављају контакт са подлогом, закаче се и успешно довршавају превртање (Bonnet и сар., 2001; Domokos и Várkonyi, 2008; Golubović и сар., 2013, 2015). Превртање изискује велику количину енергије, како код слатководних врста корњача (van Casteren и сар., 2024), тако и код копнених (Ewart и сар., 2022).

Уколико преврнуте корњаче на карапаксу проведу дужи временски период, могу искусити проблеме узроковане отежаним дисањем, а прети им и опасност од прегревања, дехидрације или гладовања (Steyermark и Spotila, 2001; Corti и Zuffi, 2003). Стога, њихова способност превртања, односно враћања у нормалан положај, може бити кључна за

преживљавање (Bonnet и сар., 2001; Golubović и сар., 2013). Због овога се мерљива перформанса успешног превртања у неким студијама користи као мера апроксимације адаптивне вредности слатководних корњача (Delmas и сар., 2007), иако је универзална примена самосталног превртања у ове сврхе још увек предмет неслагања (Davy и сар., 2014).

Утицај морфолошких карактеристика на способност превртања код корњача је добро познат (Bonnet и сар., 2001; Golubović и сар., 2015; Xiao и сар., 2021), али је до сада веома ограничена пажња посвећена разликама унутар врсте, нарочито на унутар- и међупопулационом нивоу (Golubović и сар., 2013, 2017a). На одлуку јединки да започну превртање, као и на сам ток и успешност превртања, поред морфологије, могу утицати и многи средински и унутрашњи фактори, као што су мишићна снага, телесно стање, телесна температура (Polo-Cavia и сар., 2012) и/или латерализација, односно доследно преферирање коришћења једне стране тела током извршавања радњи, укључујући и локомоцију (Pellitteri-Rosa и Gazzola, 2018). Истраживања на другим групама гмизаваца указују на то да су мишићна снага и телесно стање значајни фактори који позитивно утичу на локомоторне перформансе (нпр. Bonnet и сар., 2005). Интегративним приступом који укључује анализу широке палете мерљивих карактеристика и индикатора перформанси организма, као што је самостално превртање, омогућава се детаљнији увид у начине на које интеракција срединских услова, телесног стања, морфологије и понашања одређује функционалне исходе релевантне за опстанак и, последично, адаптивну вредност јединки.

1.3. Масикаторне перформансе

Силина угриза представља кључну перформансу масикаторног апарата која директно утиче на еколошке карактеристике кичмењака са вилицама (Ghathostomata), односно у великој мери обликује начин на који ове животиње остварују интеракције са околином, укључујући односе између врста, али и односе између јединки у оквиру исте врсте (Anderson и сар., 2008). Способност генерисања велике силине угриза нарочито је значајна код врста које се ослањају на снажан угриз приликом хватања и савладавања плена (нпр. Sustaita и Hertel, 2010), као и при обради крупних или механички захтевних, односно чврстих извора хране (Herrel и O'Reilly, 2006; Herrel и сар., 2018). Поред тога, силина угриза често има важну улогу и у одбрамбеним, антипредаторским понашањима (нпр. Tseng и сар., 2018). Код кичмењака са вилицама, силина угриза је одређена комбинацијом морфолошких (нпр. Anderson и сар., 2008; Maestri и сар., 2016), физиолошких (нпр. Herrel и сар., 1999) и понашајних фактора (нпр. Santana и сар., 2010). Поред тога, показано је да је снажнији угриз гмизаваца у вези са повећаном телесном температуром (Herrel и сар., 1999; Vervust и сар., 2011), док утицај телесног стања на силину угриза није често истраживан и до сада не показује јасне обрасце (Herrel и сар., 2010; Vicenzi и сар., 2020). Такође, показано је да силина угриза представља важан фактор у интерспецијским интеракцијама, утичући на исходе надметања и успостављања доминантних позиција између симпатричких врста (Langkilde и Shine, 2007), док је у интраспецијским интеракцијама варијабилност силине угриза повезана са испољавањем агресије између представника исте врсте (Donihue и сар., 2016). Имајући ове налазе у виду, наглашава се значај истовременог разматрања широке палете унутрашњих и спољашњих фактора који могу утицати на силину угриза приликом мерења ове перформансе.

Због једноставности мерења, поуздане поновљивости и изразите биолошке и еколошке релевантности, сила угриза представља практичну меру која неретко служи као добра апроксимација перформанси читавог организма (Anderson и сар., 2008). Сходно томе, овај параметар се често користи у сврхе разумевања еколошких интеракција, трофичких специјализација и адаптација различитих група кичмењака (нпр. Herrel и Holanova, 2008; Herrel и сар., 2010; Penning, 2017; Huby и сар., 2019; Deeming, 2022; Isip и сар., 2022; Saulnier Masson и сар., 2023), укључујући и корњаче (нпр. Herrel и сар., 2002).

Корњаче се одликују низом специфичних морфолошких карактеристика, укључујући и јединствену грађу лобање и мастикаторног апарата. Мастикаторни апарат корњача чине горња и доња вилица, мишићи који учествују у загрижају, као и припадајући лигаменти и тетиве. Њихов мастикаторни апарат је без зуба и назубљених гребена, али поседује рожне навлаке налик кљуну на обема вилицама; горња вилица садржи и уску површину намењену дробљењу хране (Seidel и Ernst, 2017). Имајући у виду ове специфичности мастикаторног апарата корњача, јасно је да је сила угриза кључни фактор који утиче на ефикасност коришћења доступних извора хране. До сада је утврђено да сила угриза код корњача зависи од више морфолошких фактора, укључујући величину тела и димензије главе, а забележене су и значајне разлике између полова (нпр. Herrel и сар., 2002, 2018; Marshall и сар., 2012; Butterfield и сар., 2021). Веће јединке, као и јединке са већим димензијама главе, по правилу се одликују већим физиолошким попречним пресеком, односно већом површином мастикаторних мишића, што им даје могућност бољег и потпунијег искориштавања механичких потенцијала мастикаторног апарата, а ове карактеристике последично доводе до могућности за демонстрирање знатно веће силе угриза у односу на забележено повећање телесних димензија (нпр. Herrel и сар., 2002; Marshall и сар., 2012, 2014). Јачи угриз неких врста корњача директно је повезан са способношћу конзумације чврстог, тј. структурно захтевног плена. На пример, код корњаче *Staurotypus triporcatus* показано је да снажан угриз омогућава ефикасну обраду чврстог плена, као што су пужеви и семена палми (Zapletal и сар., 2026). Поред улоге у исхрани, снажан угриз код неких врста корњача може бити значајан и у одбрани од предатора, што је предложено и за корњачу *S. triporcatus*, врсту која се у природним условима суочава са честим нападима крокодила (Zapletal и сар., 2026).

Исхрана барске корњаче се мења током живота. Јувенилне јединке имају махом карниворну исхрану, засновану на бескичмењацима и кичмењацима, док су одрасле јединке омнивори и конзумирају широку палету организама почевши од алги и биљног материјала, преко мекушаца, ракова и инсеката, па до риба и водоземаца (Arvy и Servan, 1998; Ottonello и сар., 2005). Такође, познато је да неке популације барске корњаче имају релативно специјализовану исхрану, коју претежно чине крупни водени инсекти (Luiselli, 2017). У зависности од контекста, барска корњача се може сматрати опортунистичким предатором и/или стрвинаром (Ottonello и сар., 2005; Ziane и сар., 2020). У лабораторијским условима, само код одраслих јединки је забележено да храну гутају и на сувом и под водом (Natchev и сар., 2015), баш као и многе друге слатководне корњаче (Stayton, 2011), док младе јединке храну гутају искључиво под водом (Kummer и сар., 2017).

Иако су детаљи омниворне исхране барске корњаче до сада били предмет бројних истраживања (Arvy и Servan, 1998; Ottonello и сар., 2005; Luiselli, 2017; Ducotterd и сар., 2020; Ziane и сар., 2020), биомеханика мастикаторног апарата ове врсте је ређе истраживана

(Kummer и сар., 2017). Ово је посебно очигледно када су у питању карактеристике силине угриза, које су још увек недовољно познате, што подразумева и недовољну истраженост асоцираности силине угриза са факторима као што су морфолошке карактеристике тела и главе, телесне температуре, телесног стања, локомоторне мишићне снаге, као и специфичних услова на станишту који ову карактеристику вероватно обликују. Квантификацијом силине угриза и тестирањем већег броја хипотеза о факторима који потенцијално утичу на ову перформансу, доприноси се свеобухватнијем разумевању функцијске морфологије и еколошких адаптација мастикаторног апарата барске корњаче.

2. ЦИЉЕВИ

Основни циљ ове дисертације је утврђивање степена морфолошке и функцијске варијабилности одабраних карактеристика барске корњаче у природним популацијама, као и утврђивање асоцираности морфолошких карактеристика и других унутрашњих и срединских фактора са перформансама локомоторног и мастикаторног апарата. Како би се основни циљ остварио, дефинисано је више специфичних циљева:

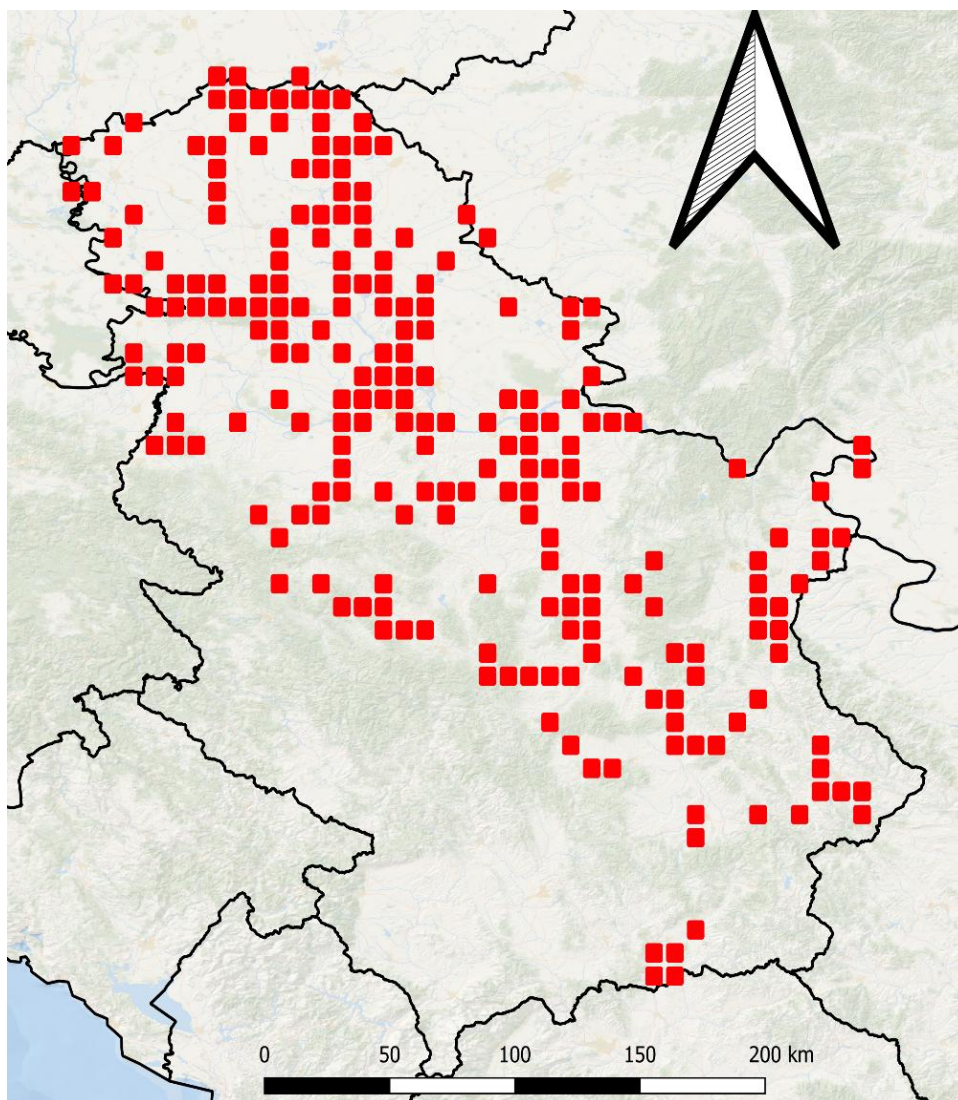
- утврђивање степена морфолошке варијабилности облика пластрона и величине тела корњача на међупопулационом нивоу;
- утврђивање степена полног диморфизма у облику пластрона и величини тела на унутар- и међупопулационом нивоу;
- анализа варијабилности перформанси локомоторног система између полова и популација;
- утврђивање корелација перформанси локомоторног система са морфолошким карактеристикама оклопа, главе и слободног дела врата;
- анализа варијабилности перформанси мастикаторног система између полова и популација;
- утврђивање корелација перформанси мастикаторног система са морфолошким карактеристикама главе;
- утврђивање утицаја телесне температуре, силине вуче и индекса телесног стања на локомоторне и мастикаторне перформансе барске корњаче.

Одговори на ова питања доприносе бољем разумевању односа морфологије и перформанси, које могу имати значајан утицај на адаптивну вредност јединки барске корњаче, односно могу утицати на вероватноћу опстанка популација ове врсте. Поред тога, резултати који обједињују морфолошке одлике са локомоторним и мастикаторним перформансама доприносе повећању нивоа знања о општој и функцијској морфологији барске корњаче.

3. МАТЕРИЈАЛ И МЕТОДЕ

3.1. Истраживана врста

Барска корњача је слатководна врста која припада породици Emydidae. Углавном насељава стајаће и споротекуће воде, богате воденом и приобалном вегетацијом (Speybroeck и сар., 2016). Има широко распрострањење у западном Палеарктику (Fritz, 1998), а ареал врсте подразумева већи део Европе (изузев крајњег севера и одређених централних делова), делове западне Азије, као и делове северозападне Африке. На територији Србије, барска корњача је представљена подврстом *Emys orbicularis orbicularis* (Turtle Taxonomy Working Group, 2025) и распрострањена је у већем делу земље (слика 2), махом настањујући погодна водена станишта у равничарским пределима и долинама великих река (Krizmanić и сар., 2015; Golubović и сар., 20176; Голубовић и Маричић, 2018; Urošević и Рауновић, 2023).



Слика 2. Распрострањење барске корњаче (*Emys orbicularis*) на територији Републике Србије. Сваки црвени квадрат представља присуство врсте у UTM пољу 10×10 km, у глобалном координатном референтном систему WGS 84. Извори података: Krizmanić и сар., 2015; Golubović и сар., 20176; Голубовић и Маричић, 2018; Urošević и Рауновић, 2023.

Основна боја карапакса, главе, екстремитета и репа барске корњаче је тамнозелена до смеђа, са упадљивим жутим тачкама или линијама (слика 3), док је пластрон жуте до тамнозелене или тамносмеђе боје. Јединке углавном постепено добијају униформно тамну обојеност, па су старије јединке готово црне. Забележено је да неке јединке барске корњаче у природним популацијама могу достићи и старост од преко 40 година (Arnold и Ovenden, 2002; Zuffi и Foschi, 2015).



Слика 3. Изглед мужјака барске корњаче (*Emys orbicularis*).

Барска корњача је активна у периоду од марта до октобра, и користи водену средину за већину животних активности (Spreybroeck и сар., 2016), док је коришћење копненог дела станишта нужно макар током сезоне гнежђења за женке, али и током проналажења воденог станишта за младунце непосредно након изласка из гнезда, или приликом преласка јединки из једног у друго водено станиште (Cadi и сар., 2004; Escoriza и сар., 2020).

Барска корњача је на основу сета критеријума Међународне уније за заштиту природе (енгл. International Union for Conservation of Nature, IUCN) окарактерисана као врста која је готово угрожена (енгл. Near Threatened, NT) на глобалном нивоу (Luiselli и Vamberger, 2024). Што се тиче међународне заштите, барска корњача се налази у Прилогу II Бернске конвенције о очувању европске дивље флоре и фауне и природних станишта (СЕ, 1979) и у Прилозима II и IV Директиве о стаништима Европске Уније (СЕС, 1992а, 1992б). У Републици Србији има статус строго заштићене врсте, односно налази се у Прилогу I Правилника о проглашењу и заштити строго заштићених и заштићених дивљих врста биљака, животиња и гљива (Службени гласник РС, 2016). У Црвеној књизи фауне Србије II – Гмизавци, барска корњача је према IUCN критеријумима добила статус врсте са недостатком података (енгл. Data Deficient, DD). Истраживање различитих аспеката биологије и екологије барске корњаче је изузетно значајно, нарочито имајући у виду да је ово једна од приоритетних врста за заштиту широм њеног распрострањења (Luiselli и Vamberger, 2024).

3.2. Истраживани локалитети

Узорковане и тестиране барске корњаче потичу из популација на пет локалитета у различитим деловима њиховог распрострањења у Републици Србији (слика 4), који су бирани тако да представљају разнолике типове водених станишта које ова врста насељава. Узорковане популације се разликују на основу бројних абиотичких и биотичких фактора, што је омогућило да се сагледа потенцијални утицај тих фактора на морфолошке, понашајне, локомоторне и мастикаторне карактеристике барске корњаче.



Слика 4. Локације популација из којих су узорковане барске корњаче (*Emys orbicularis*) на територији Републике Србије.

3.2.1. Делиблатско језеро (Краљевац)

Делиблатско језеро, односно Краљевац (44,8429° С, 21,0313° И; ~80 мнв), је вештачка акумулација формирана подизањем бране 1983. године на месту некадашњег рита у атару села Делиблата, у јужном Банату на ободу Делиблатске пешчаре. Од 2009. године језеро је формално заштићено у оквиру Специјалног резервата природе „Краљевац” (Службени гласник РС, 2009). Људска активност на овом месту подразумева активан риболов у већем делу језера, са обале и из чамаца, са изузетком подручја под првим степеном заштите. Уз обалу језера се налази појас листопадног дрвећа ширине 5–70 m, док се иза овог појаса простиру махом обрадиве површине. Приобалну и водену вегетацију централног дела језера Краљевац чини заједница од 11 врста макрофита, од којих највећу покривност имају трска (*Phragmites australis*), сочивица (*Lemna* spp.), класаста крочањ (*Myriophyllum spicatum*) и коврцави мресњак (*Potamogeton crispus*) (Marić и сар., 2023a). Површина воденог огледала је око 192 ha.

Узорковање корњача је вршено у централном делу језера (слика 5), на око 1,3% водене површине, у периоду од 2019. до 2025. године. Тестирање корњача је вршено у највише три наврата годишње, покривајући месеце од маја до августа, у периоду од 2020. до 2023. године. У даљем тексту овај локалитет ће бити називан „Краљевац”.



Слика 5. Станиште барске корњаче (*Emys orbicularis*) у оквиру СРП „Краљевац”.

3.2.2. Лудашко језеро (Лудаш)

Лудашко језеро, односно Лудаш (46,1046° С, 19,8200° И; ~100 мнв), је природно равничарско еолско језеро на крајњем северу Бачке, уз Суботичку пешчару. Заштита дела језера датира још из 1955. године, а Специјалним резерватом природе је проглашено 1994. године, док тренутни статус има од 2006. године, када су проширене границе Специјалног резервата природе „Лудашко језеро” (Службени гласник РС, 2006). Поред националне заштите, Лудашко језеро је уврштено у листу међународно значајних влажних станишта која је формирана 1977. године на Рамсарској конвенцији. Приобалну вегетацију на Лудашком језеру чини релативно широк појас трске (*Phragmites australis*), док подводна вегетација изостаје (Marić и сар., 2023б). Непосредно уз обалу северног дела језера се налази узак појас листопадног дрвећа уз који лежи појас ливадских станишта ширине 45–75 m, а иза којег почиње насеље Хајдуково са кућама, двориштима, воћњацима и виноградима. Површина воденог огледала Лудашког језера је 328 ha (Stanković, 1989).

Узорковање корњача је вршено у северном делу језера (слика 6), на око 2,7% од укупне водене површине, у периоду од 2011. до 2025. године. Тестирање корњача је вршено крајем јула, 2020. и 2021. године. У наставку текста овај локалитет ће бити називан „Лудаш”.



Слика 6. Станиште барске корњаче (*Emys orbicularis*) у оквиру СРП „Лудашко језеро”.

3.2.3. Мртваја реке Млаве код Малог Црнића

Мртваја реке Млаве код села Мало Црниће (44,5400° С, 21,2830° И; ~90 мнв) је водено тело у облику потковице на десној обали Млаве. Налази се у долини доњег тока Млаве, у североисточној Србији, тачније у Браничевском округу на територији општине Мало Црниће. Обала мртваје је делимично оивичена листопадним дрвећем – углавном белом тополом (*Populus alba*) и белом врбом (*Salix alba*), а остатак обале је обрастао ниском и жбунастом рудералном вегетацијом, док се иза овог појаса вегетације простиру обрадиве површине (слика 7). Поред барске корњаче, у мртваји је током 2019. године ухваћена и одмах уклоњена једна јединка црвеноухе корњаче (*Trachemys scripta elegans*) и након тога није примећено присуство других јединки било које алохтоне врсте корњача. Површина воде је углавном покривена сочивицом (*Lemna* spp.). Водено огледало мртваје је величине приближно 0,5 ha.

Узорковање корњача је вршено на око 60% водене површине, у периоду од 2015. до 2025. године. Тестирање корњача је вршено током маја и јуна, од 2020. до 2023. године. Како би се назив овог локалитета поједноставио, у даљем тексту ће бити називан „Мало Црниће”.



Слика 7. Станиште барске корњаче (*Emys orbicularis*) на мртваји Млаве код Малог Црнића.

3.2.4. Ресничко језеро (Паригуз)

Ресничко језеро или Паригуз (44,7052° С, 20,4674° И; ~130 мнв) је вештачка акумулација формирана подизањем бране на воденом току који се улива у Топчидерску реку, крајем 1980-их година, највероватније 1986. Позиционирано је у београдском насељу Ресник. Људске активности подразумевају риболов са обале умереног интензитета и повремено купање у централном делу језера. Североисточни део језера је оивичен листопадним дрвећем, а приобална вегетација је релативно густа и углавном је чине рогоз (*Typha* spp.) и трска (*Phragmites australis*). Поред популације барске корњаче, у Ресничком језеру је забележена и вијабилна популација црвеноухе корњаче, алохтоне врсте потенцијално значајне за интерспецијску конкуренцију (Urošević и сар., 2019). Приближна површина воденог огледала је 4,5 ha.

Корњаче су узорковане у североисточном делу језера (слика 8), на око 6,7% водене површине, у периоду између 2022. и 2025. године. Тестирање корњача је вршено током априла и маја, 2022. и 2023. године. Ради једноставности, овај локалитет ће у наставку текста бити називан „Ресник”.



Слика 8. Станиште барске корњаче (*Emys orbicularis*) на Ресничком језеру.

3.2.5. Бара у Рудињу

Бара у атару села Рудиње (43,2837° С, 22,5368° И; ~580 мнв) је позиционирана на обронцима Старе планине у југоисточној Србији, на територији општине Пирот. Бара је окружена листопадним дрвећем и одликује је умерена количина подводне и приобалне вегетације. Ниво воде у бари, као и количина водене вегетације, значајно су варирали током периода истраживања (слика 9). Осим природног варирања нивоа воде у бари, исушивању током истраживаног периода је допринело и коришћење воде за заливање околних башта. Бара је веома мала, приближне површине воденог огледала 0,04 ha.

Узорковање је вршено на читавој воденој површини у периоду између 2020. и 2025. године. Тестирање корњача је вршено током јула или почетком августа, од 2020. до 2023. године. У наставку текста, овај локалитет ће бити називан „Рудиње”.



Слика 9. Станиште барске корњаче (*Emys orbicularis*) у бари код села Рудиње, на Старој планини. Варирање нивоа воде и водене вегетације у периоду од 2020. до 2025. године.

3.3. Методологија рада

3.3.1. Прикупљање узорка

Корњаче су на свим истраживаним локалитетима хватане постављањем вршки. Вршке су мрежарски алати цилиндричног облика са промером окаца око 1 cm, дужине су око 100 cm, а пречника око 50 cm (слика 10, горе). На паралелним кружним површинама на крајевима вршки се налазе левкасти отвори усмерени ка унутрашњости, кроз које корњаче слободно могу ући у вршку, док је њихов излазак из исте отежан. У зависности од локалитета, током сваке истраживачке сесије постављано је између пет и десет вршки.



Слика 10. Вршке коришћене за хватање барских корњача (*Emys orbicularis*). Изглед једне расклопљене вршке (горе), и вршка постављена уз приобалну вегетацију, пример са Лудашког језера (доле).

У сваку вршку је стављана по једна или две затворене пластичне флаше испуњене ваздухом како би вршке за време трајања истраживања плутале на површини и омогућиле ухваћеним корњачама да у сваком тренутку могу удисати атмосферски ваздух (слика 10, доле). У свакој вршки се такође налазила и храна која је служила као мамац за корњаче. Храна је подразумевала различите врсте комерцијално доступних месних прерађевина, или локално доступне инвазивне врсте риба као што су бабушка (*Carassius gibelio*), црни амерички патуљаста сом (*Ameiurus melas*), сунчица (*Lepomis gibbosus*) и безрибица (*Pseudorasbora parva*).

Вршке су обилажене једном дневно, како корњаче не би проводиле превише времена у мрежама. Након обиласка вршки, корњаче су чуване у транспортним вршкама или адекватним пластичним кутијама. Свим ухваћеним корњачама је одређен пол на основу секундарних полних карактеристика и све јединке су трајно обележене јединственим индивидуалним бројем. Ниједна јединка ни на који начин није физички озлеђена током спровођења овог истраживања. Тестирање јединки барске корњаче је вршено уз дозволу за истраживање строго заштићених дивљих врста у научноистраживачке и образовне сврхе, коју је за сваку годину издавало Министарство заштите животне средине Републике Србије. Бројеви дозвола су: 353-01-723/2020-04, 353-01-430/2021-04, 353-01-273/2022-04, 353-01-384/2023-04, 000085181 2024 14850 004 003 501 097 и 000603916 2025 14850 004 004 501 086.

Све процедуре су спроведене у теренским условима током обданице, те није постојала могућност контроле спољашње температуре, али је током процесуирања свакој јединки била измерена клоакална температура као важан фактор који може утицати на њихове перформансе. Процедура је подразумевала да свака јединка буде тестирана и измерена у временском оквиру од 20 до 30 минута. До завршетка мерења, тестирања и обележавања, корњаче су биле смештене у хлад, што је трајало највише пет сати (углавном и доста краће), а након тога су пуштане у станиште где су и ухваћене. Све корњаче су биле процесуиране на исти начин, а редослед активности на терену је био следећи: 1) тест превртања; 2) мерење клоакалне температуре; 3) мерење мишићне снаге, тј. силине вуче; 4) мерење морфолошких одлика; 5) мерење мастикаторних перформанси; 6) фотографисање за потребе геометријске морфометрије; 7) обележавање јединки које су први пут ухваћене.

За потребе истраживања узете су у обзир искључиво јединке барске корњаче којима је било могуће одредити пол, те су сматране адулtnим. Пол је утврђен на основу низа видљивих секундарних полних карактеристика (слика 11). Наиме, за женке барске корњаче је карактеристичан виши и засвођенији карапакс овалног облика у односу на карапакс мужјака који је нижи, спљоштенији и трапезоидног облика (Zuffi и сар., 1999; Fattizzo, 2008). Пластрон женки је заравњен, док је пластрон мужјака барске корњаче благо конкаван (Fattizzo, 2008; Kaviani и Rahimibashar, 2015). Изглед репа и положај клоаке су међу главним карактеристикама узетим у обзир приликом одређивања пола. Женке барске корњаче имају релативно ужи и краћи реп, а клоака је постављена ближе основи репа, односно линији пластрона, насупротив мужјака који имају релативно дужи реп, док им је клоака постављена знатно даље од широке основе репа, тј. задње линије пластрона (Arnold и Ovenden, 2002; Fattizzo, 2008; Ramos и сар., 2009). Поред тога, женке барске корњаче имају краће и равније канце у односу на мужјаке чије су канце дуже и више закривљене (Arnold и Ovenden, 2002; Alarcos и сар., 2019).



Слика 11. Разлике између женке и мужјака барске корњаче (*Emys orbicularis*).

3.3.2. Тест превртања и мерење клоакалне температуре

Након вађења из вршки, корњаче су прво биле подвргнуте тесту превртања, који је за циљ имао квантификовање одређених секвенци антипредаторског понашања (време реакције и време латенције), као и локомоторне перформансе у вези са успешним превртањем (успешност превртања и време активног превртања). Како би се симулирао напад предатора, свака корњача је пребацивана из руке у руку и превртана у насумичном смеру пет или шест пута током 30 секунди. Након тога, корњаче су постављане на леђа, карапаксом надолу, на центар етисона. Како би се процедура максимално стандардизовала, на свим локалитетима и за сваку корњачу је кориштен исти најлонски етисон величине 1×1 m причвршћен за равну подлогу ексерима дугим 20 cm. Поред тога, руковање корњачама је увек извођено од стране исте особе, иако је овакав приступ могао довести до ефекта пристрасности истраживача.

Од тренутка када је корњача постављена на подлогу, све особе присутне за време тестирања су се налазиле изван њеног видокруга, а истраживач који је руковао корњачом би се позиционирао на 1,5 m иза корњаче и започео би мерење времена штоперицом до најближе секунде. Мерене су три фазе одговора корњаче: 1) време реакције (енгл. reaction time, RT) – од тренутка спуштања корњаче на подлогу до тренутка првог видљивог покрета; 2) време латенције (енгл. latency time, LT) – од тренутка када је забележен први видљиви покрет до тренутка реализације првог недвосмисленог покушаја превртања (нпр. глава или неки од екстремитета долазе у контакт са подлогом); 3) време активног превртања (енгл. active-righting time, AT) – од првог покушаја превртања до успешног превртања, односно доласка у позицију „пластрон надолу”, обједињујући трајање активних покушаја и пауза између покушаја. Фаза

„време активног превртања” се у литератури често наводи и као „нето време” (енгл. „net time”, нпр. Golubović и сар., 2013), или „време усправљања” (енгл. „time to right”; нпр. Delmas и сар., 2007; Polo-Cavia и сар., 2012).

Максимално трајање теста је било 180 секунди, након чега би тестирање било прекинуто у случају неуспеха. Овај период је био довољан за већину барских корњача да се преврну на пластрон (видети и Golubović и сар., 2023). Корњаче које у овом временском оквиру нису успеле самостално да се преврну сматране су неуспешним, те су биле враћене у нормалан положај од стране истраживача. Јединке које су биле неуспешне у превртању ипак су биле укључене у анализе антипредаторског понашања уколико им је измерено време латенције и/или време реакције.

У периоду од 30 секунди након теста превртања корњачама је мерена клоакална температура (енгл. cloacal temperature, CLCT), уводним термометром (Testo 108-2; -50 °C до +300 °C), са прецизношћу од 0,1 °C. Спољашња и клоакална температура нису контролисане током тестирања, већ измерене вредности клоакалне температуре одражавају стање сваке јединке у односу на услове средине током дана када су тестиране. Након сваког мерења клоакалне температуре, у циљу спречавања преношења евентуално присутних паразита, сонда уводног термометра је дезинфикована раствором етанола, у односу 70% етил-алкохол, 30% дестилована вода.

Јединке које су укључене у детаљне анализе антипредаторског понашања и локомоторних перформанси издвојене су из скупа јединки које су биле подвргнуте тесту превртања. Узорак јединки које су укључене у тест превртања, подељен по популацији и полу, представљен је у табели 1.

Табела 1. Узорак јединки барске корњаче (*Emys orbicularis*) које су радиле тест превртања, те чине скуп из кога су издвојене јединке за анализе антипредаторског понашања и локомоторних перформанси.

	Краљевац	Лудаш	Мало Црниће	Ресник	Рудиње	укупно
женке	31	91	33	33	36	224
мушјаци	39	80	36	36	26	217
укупно	70	171	69	69	62	441

3.3.3. Мерење силине вуче

Све јединке које су биле укључене у тест превртања подвргнуте су након тога и мерењу мишићне снаге екстремитета, односно силине вуче. Мишићна снага екстремитета корњача је мерена на терену помоћу калибрисаног динамометра (Sauter FC 500; ± 500 N; v4.00) са прецизношћу од 0,1 N. Нерастегљиви канап који је једним крајем био причвршћен за динамометар био је дуг 30 cm. Други крај овог канапа је уском дакт траком био причвршћен за оклоп корњаче у нивоу средишње линије карапакса, тако да својим положајем није узроковао било какав вид ограничења кретања корњачама. Посебна пажња је обраћена на то да приликом причвршћивања канапа отвори оклопа не буду чак ни делимично затворени, те да покретљивост екстремитета остане неометана. Као стандардизована подлога за мерење мишићне снаге кориштен је исти етисон као и у тесту превртања.

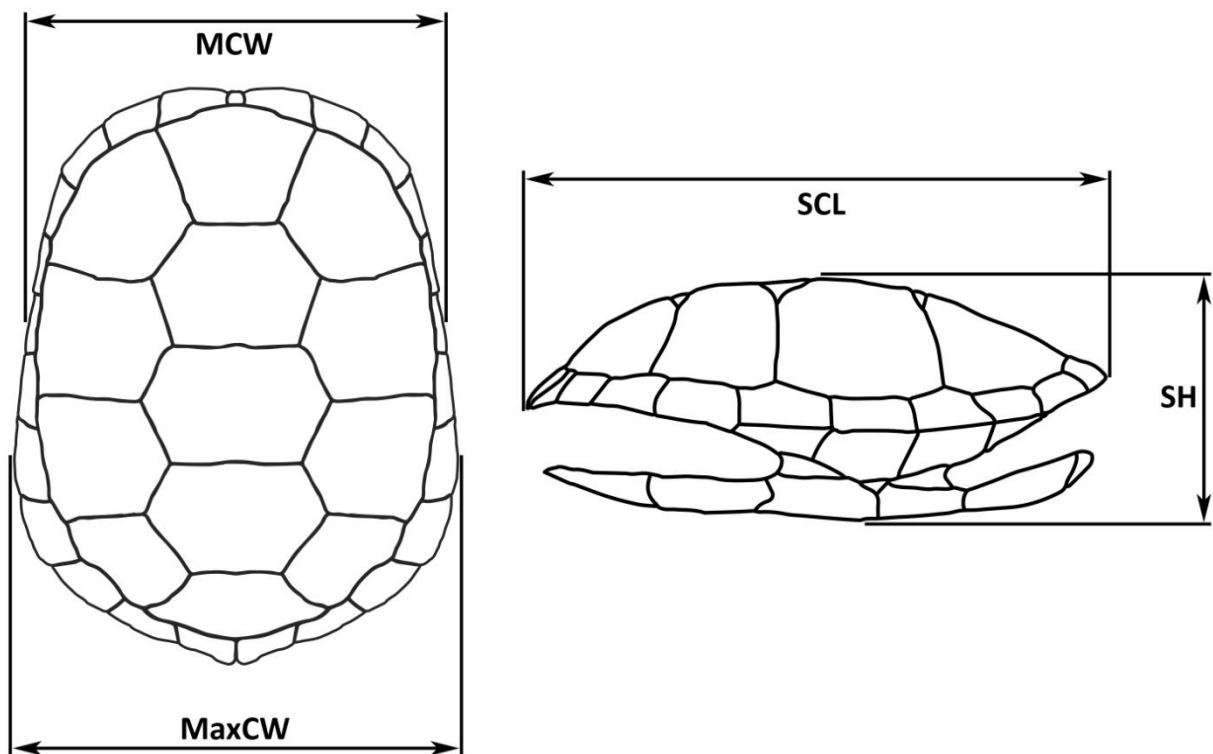
Трајање мерења је било 180 секунди, почевши од тренутка када је на дисплеју динамометра очитана прва вредност примењене силине вуче. Истраживач који врши мерење је увек био позициониран иза корњаче која је била тестирана, држећи при томе динамометар у правцу кретања корњаче, фиксиран уз подлогу. Приликом фиксирања динамометра за подлогу никаква додатна сила која би деловала на резултате силине вуче корњача није примењена на мерни уређај. Уколико би корњача којој је започето мерење мишићне снаге мировала 10 секунди, истраживач би у том случају подстицао њено кретање благим гуркањем или повлачењем животиње уназад. Подстицање корњача на кретање је увек извођено на исти начин. Највећа вредност очитана на дисплеју динамометра је бележена у интервалима од по 30 секунди (укупно шест мера), а само укупно највиша вредност је узета у обзир као максимална силина вуче (енгл. maximal pulling force, MaxPF). Релативна силина вуче (енгл. relative pulling force, rPF), израчуната је као резидуал регресије максималне силине вуче и праволинијске дужине карапакса.

3.3.4. Мерење морфолошких одлика и израчунавање индекса

Традиционална линеарна морфометрија, заснована на дужинским мерама оклопа, уз мерење телесне масе јединки, представља стандардан и широко примењиван приступ у описивању морфолошке варијабилности корњача. За сваку јединку барске корњаче измерен је сет морфолошких карактеристика. Јединке са оштећењима оклопа која су спречавала прецизно мерење појединих карактеристика и њихово упоређивање у потпуности су искључене из даљих морфолошких анализа.

За прецизно одређивање масе тела (енгл. body mass, BM) сваке јединке коришћена је дигитална вага (Kern 440-51N; 4000 g) прецизности до 1 g. Помоћу помичног кљунастог мерила за сваку јединку су измерене четири равне мере оклопа (слика 12) до 1 mm прецизности:

- праволинијска дужина карапакса (енгл. straight carapace length, SCL) – мерена од врха нухалне плоче до најистуренијег дела споја супракаудалних плоче;
- средишња ширина карапакса (енгл. mid-carapace width, MCW) – мерена у нивоу средишње линије шесте маргиналне плоче леве и десне стране карапакса;
- максимална ширина карапакса (енгл. maximal carapace width, MaxCW) – мерена у нивоу линије прве трећине осме маргиналне плоче леве и десне стране карапакса;
- висина оклопа (енгл. shell height, SH) – мерена од најистуренијег дела карапакса до најистуренијег дела пластрона у нивоу средишње линије шесте маргиналне плоче.



Слика 12. Графички приказ равних мера оклопа барске корњаче (*Emys orbicularis*) на шеми из дорзалне (лево), односно латералне перспективе (десно). SCL – праволинијска дужина карапакса; MCW – средишња ширина карапакса; MaxCW – максимална ширина карапакса; SH – висина оклопа.

Узорак адултних јединки које су укључене у анализе величине тела на основу прикупљених морфолошких мера представљен је у табели 2, са детаљима о броју корњача по популацији и полу. Минимална праволинијска дужина карапакса корњача које су сматране адултним кретала се од 98 mm у популацији Рудиње до 104 mm у популацији Мало Црниће за женке, и од 90 mm у популацији Рудиње до 111 mm у популацији Мало Црниће.

Табела 2. Узорак јединки барске корњаче (*Emys orbicularis*) које су укључене у морфолошке анализе на основу линеарних мера оклопа и масе тела.

	Краљевац	Лудаш	Мало Црниће	Ресник	Рудиње	укупно
женке	55	285	51	56	39	486
мушјаци	81	392	68	74	30	645
укупно	136	677	119	130	69	1131

За све јединке које су биле укључене у тест превртања измерена је дужина врата и главе (енгл. neck and head length, NHL), помоћу метарске траке, до 1 mm прецизности. Дужина врата и главе је мерена од врха њушке до спољне линије нухалне плоче карапакса док је врат био у стању максималне издужености, а део врата који у овој позицији није прешао спољну линију нухалне плоче карапакса није мерен (слика 13, десно). Максимална издуженост врата је обезбеђена пажљивим извлачењем држећи главу корњаче прстима једне руке, док се оклоп корњаче чврсто држи другом руком, све до тачке природног отпора, који представља стање максималне издужености врата без примене прекомерне силе. Ова метода је примењивана конзистентно, увек од стране исте особе, те је оваквим приступом избегнут ризик од повреда. Релативна дужина врата и главе (енгл. relative neck and head length, rNHL), израчуната је као резидуал регресије сирових података мера дужине врата и главе и праволинијске дужине карапакса.

Запремински индекс телесног стања (енгл. volumetric body condition index, vBCI), израчунат је на основу прикупљених морфолошких одлика оклопа и масе тела (Loehr и сар., 2004), користећи следећу формулу која даје резултат густине тела изражен у грамима по кубном центиметру:

$$vBCI = \frac{BM}{\pi \times SCL \times MaxCW \times SH \div 6000}$$

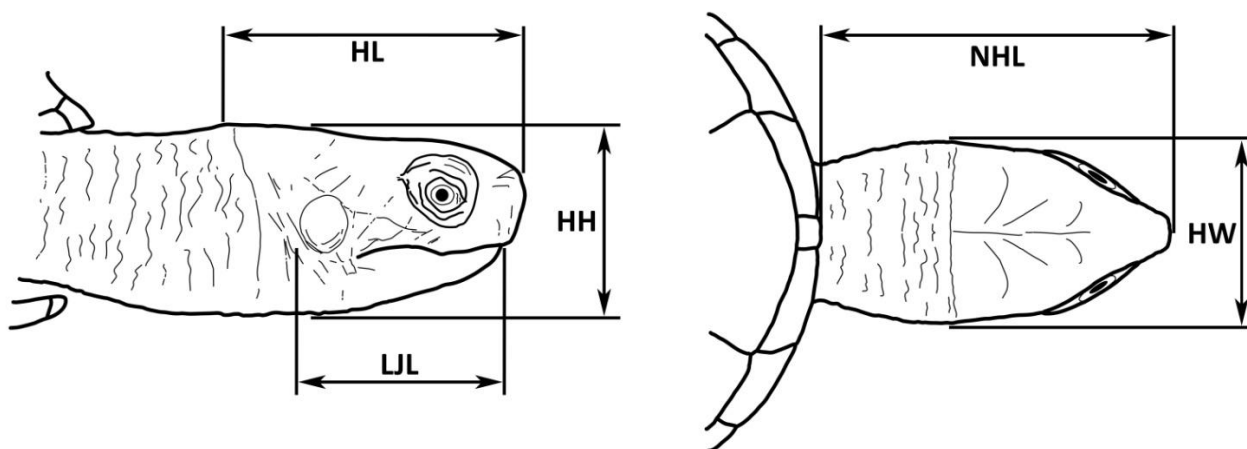
Индекси телесног стања се често користе као показатељи морфолошког и/или физиолошког стања јединке и сматрају се добром апроксимацијом форме организма, која је у вези са адаптивном вредношћу јединки (Peig и Green, 2009).

Индекс спљоштености оклопа (енгл. flatness index, FI), је израчунат на основу линеарних мера оклопа према следећој формули (Cailleux, 1947):

$$FI = \frac{SCL + MaxCW}{SH \times 2}$$

За све јединке које су биле укључене у мерење мастикаторних перформанси измерене су четири основне морфолошке одлике главе (према Herrel и сар., 2002; слика 13) дигиталним помичним кљунастим мерилом са прецизношћу од 0,1 mm:

- дужина главе (енгл. head length, HL) – од вршне тачке префронталне кости до задње ивице супраокципиталне кресте;
- ширина главе (енгл. head width, HW) – мерена на најширем делу главе, иза орбита;
- висина главе (енгл. head height, HH) – мерена на највишем делу главе, иза орбита;
- дужина доње вилице (енгл. lower jaw length, LJJ) – од вршног дела денталне кости до задње ивице сурангуларне кости.



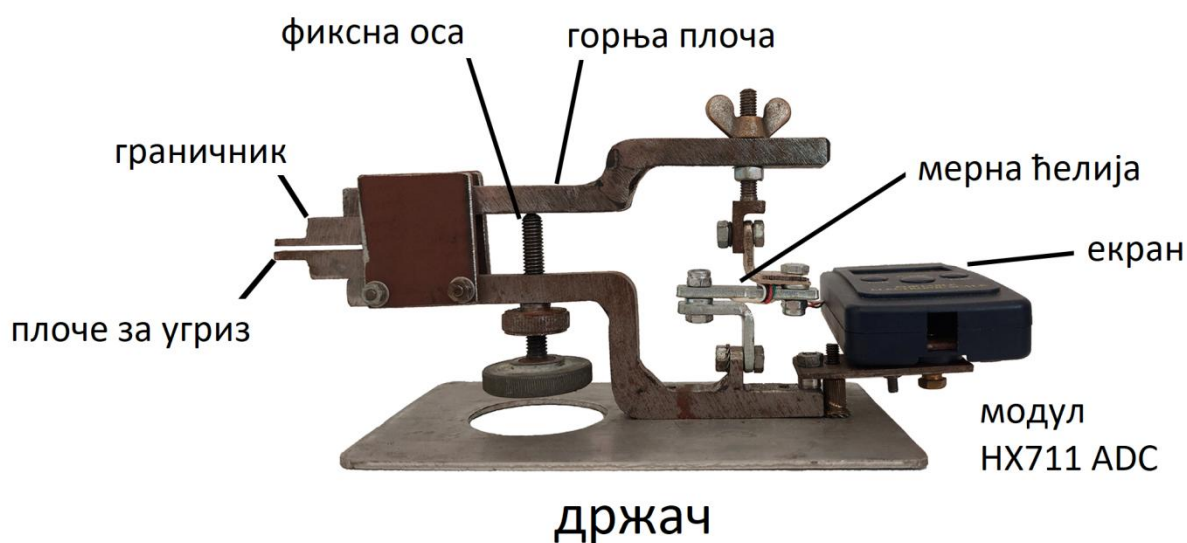
Слика 13. Графички приказ мерених димензија главе, као и дужина врата и главе (NHL) барске корњаче (*Emys orbicularis*) на шеми из латералне (лево), односно дорзалне перспективе (десно). HL – дужина главе; HH – висина главе; LJJ – дужина доње вилице; HW – ширина главе.

На основу морфолошких одлика главе израчуната је запремина главе (енгл. head volume, HV), користећи модификовану формулу за запремину елипсоида тако што је константа 6 замењена са 6000 како би резултати представљали мере запремине главе изражене у кубним центиметрима:

$$HV = \pi \times HL \times HW \times HH \div 6000$$

3.3.5. Мерење мастикаторних перформанси

Мастикаторне перформансе су квантификоване мерењем силине угриза (енгл. bite force, BF) на терену помоћу сензора мерне ћелије дигиталног динамометра (претварач силе и модул „HX711 ADC”; ± 400 N) са прецизношћу од 0,1 N. Мерна ћелија је прилагођена за мерење силине угриза корњача тако што је монтирана на држач специфично дизајниран и посебно направљен за ову сврху (слика 14). Уређај је инспирисан детаљима и фоторафијама уређаја које је на личном сајту поделио Ентони Херел (фр. Anthony Herrel; <http://www.anthonyherrel.fr/>). Приликом угриза, горња плоча се ротира око фиксне осе и преноси силу на мерну ћелију. Сензор силе је калибрисан теговима од 10 g, 100 g и 1000 g пре сваке теренске сесије.



Слика 14. Преносиви уређај коришћен за мерење силине угриза барске корњаче (*Emys orbicularis*).

Свака јединка ($N = 438$) је током мерења силине угриза постављена на импровизовано постоље тако да су вилице корњаче биле у равни са плочама за угриз. Током мерења угриза, свака корњача је држана за врат кажипрстом и палцем леве руке како би се спречило да увуче главу у оклоп, а длан исте руке је био постављен на карапакс како би се спречило померање корњаче одгуривањем о подлогу или постоље. Подстицање корњача на угриз је првенствено вршено довођењем у позицију где њихове вилице додирују угризне плоче како би се изазвао одбрамбени или агресивни угриз, а у појединим случајевима је доња вилица нежно повлачена надоле прстима десне руке како би се уста отворила. Када би се вилице отвориле, свакој корњачи је пружена прилика да угризе плоче за угриз које су биле прелепљене вишенаменском самолепљивом траком како би биле прихватљивије за угриз насупрот голог метала. Како би се обезбедило да све корњаче остваре угризе на истом месту, плоче за угриз су имале граничнике (слика 14). Тест мерења силине угриза је трајао 60 секунди за сваку

јединку, почевши од првог угриза. У даљим анализама је коришћена максимална вредност силине угриза забележена током трајања теста.

Док су неке јединке ($N = 241$) биле веома мотивисане да гризу и демонстрирале су снажне, односно агресивне угризе чија се јачина могла сматрати репрезентативном максималном силином угриза, друге су избегавале да гризу, активно покушавајући да се склоне од уређаја за мерење угриза ($N = 197$), што је за резултат имало да су мале вредности очитане током овог процеса највероватније нерепрезентативне. Ове разлике су узете у обзир, те су за детаљне анализе коришћене искључиво вредности максималне силине угриза мотивисаних јединки које су активно и агресивно гризле уређај током овог теста и за које су прикупљени сви други релевантни подаци ($N = 209$).

Узорак јединки које су укључене у детаљне анализе мастикаторних перформанси подељен по популацији и полу представљен је у табели 3.

Табела 3. Узорак јединки барске корњаче (*Emys orbicularis*) које су укључене у анализе мастикаторних перформанси.

	Краљевац	Лудаш	Мало Црниће	Ресник	Рудиње	укупно
женке	19	22	18	23	24	106
мушјаци	18	24	12	30	19	103
укупно	37	46	30	53	43	209

3.3.6. Геометријска морфометрија

Дводимензионална геометријска морфометрија, као метода заснована на анализи специфичних „координатних” тачака на посматраној површини, омогућава детаљно описивање облика структура у геометријском простору и визуализацију образаца варијабилности, при чему је у анализама могуће потпуно раздвојити величину и облик објекта (Rohlf и Slice, 1990; Bookstein, 1991; Dryden и Mardia, 2016). Ова методологија је до сада примењивана у проучавању облика оклопа корњача на различитим нивоима, укључујући анализе полног диморфизма, алометрије, онтогенетских промена, као и утицаја срединских фактора на елементе оклопа (нпр. Rivera, 2008; Bonnet и сар., 2010; Rivera и сар., 2014; Zuffi и сар., 2017). Пластрон корњача је нарочито погодна структура за примену дводимензионалне геометријске морфометрије захваљујући релативној заравњености и јасно одређеним спојевима кератинских плоча, који представљају поуздана референтна места за постављање специфичних тачака (Bookstein, 1991).

За потребе анализе варијабилности облика оклопа барске корњаче на унутар- и међупопулационом нивоу, на терену су прикупљене фотографије пластрона. Фотографије су направљене помоћу дигиталног фото-апарата Nikon Coolpix L120 у резолуцији од 14 MP. За потребе фотографисања је конструисан специјални сталак који је омогућавао фиксирање фото-

апарата на одређеној висини и стабилно позиционирање корњача пластроном према горе. Систем је био подесив у више равни, што је омогућило прецизно нивелисање сталка, фото-апарата, као и објеката фотографисања. Вертикалан положај фото-апарата у односу на постоље и пластрон корњаче провераван је уз помоћ либеле, како би се обезбедила максимална стандардизација снимака. На постољу је милиметарска трака служила као размерник, чиме је омогућено накнадно скалирање и корекција могућих разлика у удаљености камере од објекта.

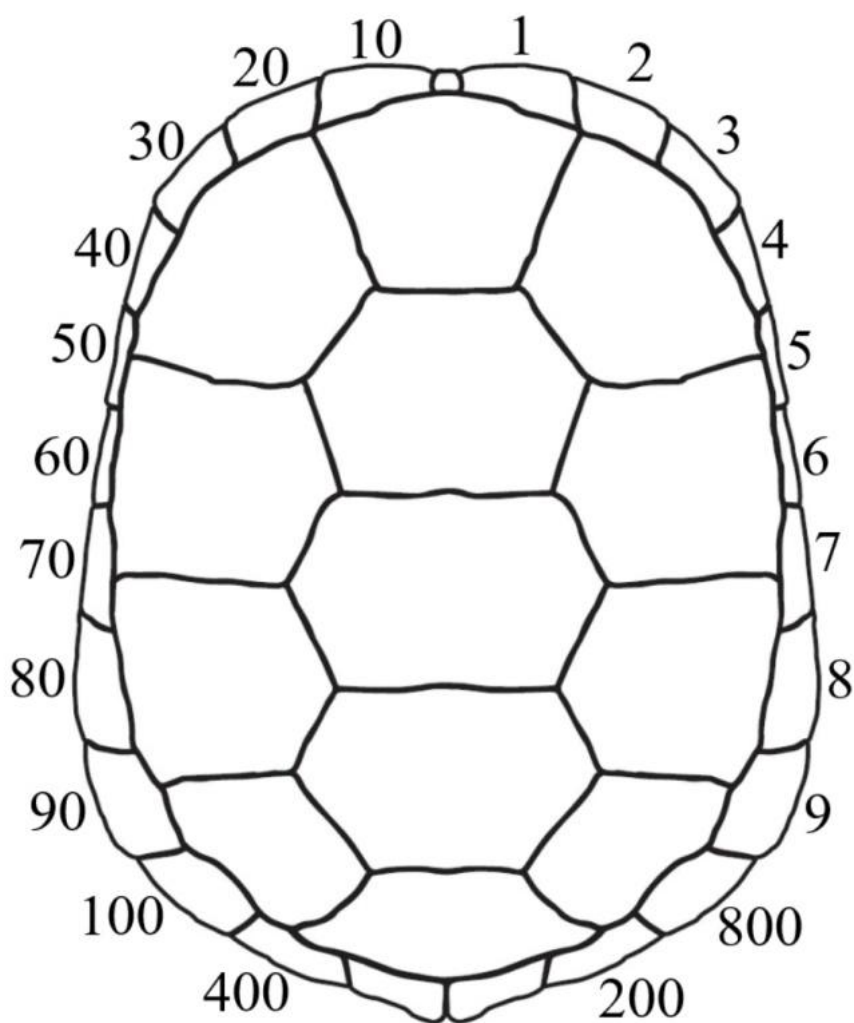
Укупан узорак адултних корњача које су укључене у детаљније анализе варијабилности облика пластрона представљен је бројем јединки по популацији и полу у табели 4. У ове анализе су укључене искључиво јединке са уобичајеним бројем пластралних плоча (12), и без видљивих оштећења и малформација, нарочито на спојевима плоча који представљају места за постављање специфичних тачака приликом каснијих корака дигитизације података.

Табела 4. Узорак јединки барске корњаче (*Emys orbicularis*) које су укључене у анализе облика пластрона методом дводимензионалне геометријске морфометрије.

	Краљевац	Лудаш	Мало Црниће	Ресник	Рудиње	укупно
женке	26	84	30	33	33	206
мушјаци	25	76	30	35	23	189
укупно	51	160	60	68	56	395

3.3.7. Трајно обележавање корњача

Обележавање сваке јединке барске корњаче јединственим индивидуалним бројем је вршено на основу прилагођене шеме према Stubbs и сар. (1984). Маргиналне плоче су засецине танком ручном тестером (бонсеком) са по два плитка али видљива и трајна усека која су захватала коштани део оклопа, а не само површинске рожне плоче. Свака маргинална плоча носи одређену нумеричку вредност (слика 15); сабирањем нумеричких вредности свих засечених маргиналних плоча добија се јединствени индивидуални број јединке. Овакав начин маркирања у свакој популацији је омогућио да се избегне ненамерно понављање мерења и тестирања истих јединки, као и да се евентуалне промене у величини и друге карактеристике корњача дугорочно прате, али и да се стекне увид у задржавање јединки у популацији.



Слика 15. Шема за трајно обележавање барских корњача (*Emys orbicularis*) на основу које се одређује индивидуални број јединке.

3.4. Статистичке анализе

3.4.1. Морфолошка варијабилност величине тела и облика пластрона

3.4.1.1. Линеарне мере оклопа и маса тела

Све статистичке анализе изведене су у софтверу „R” верзије 4.5.2 (R Core Team, 2025). Све анализе су спроведене на нивоу значајности $\alpha = 0,05$. Дескриптивна статистика представљена је средњом вредношћу и опсегом варијабилности од минималне до максималне вредности. Табеларно су представљене вредности за праволинијску дужину карапакса (SCL), средишњу ширину карапакса (MCW), максималну ширину карапакса (MaxCW), висину оклопа (SH) и масу тела (BM), посебно за сваку популацију и одвојено по половима.

Пре тестирања разлика између полова и популација, испитана је колинеарност морфолошких мера (SCL, MCW, MaxCW, SH и BM), за шта је примењен Пирсонов тест корелације (енгл. Pearson correlation test). Имајући у виду резултате Пирсовог теста, који су показали висок степен корелације између свих морфолошких мера ($r = 0,84\text{--}0,97$), детаљне анализе разлика између полова и популација рађене су униваријатним анализама, коришћењем само вредности праволинијске дужине карапакса као мере која је изабрана да представља величину корњача, као широко примењивана мера величине ових животиња. Подаци о праволинијској дужини карапакса нису задовољили претпоставку нормалности дистрибуције података ($W = 0,97$; $p < 0,001$) на основу Шапиро–Вилковог теста (енгл. Shapiro-Wilk normality test), као ни претпоставку хомогености варијанси ($F = 23,9$; $p < 0,001$) на основу Левеновог теста (енгл. Levene's test for homogeneity of variances) тестирану помоћу „car” пакета (Fox и Weisberg, 2019). Стога је за тестирање разлика између полова примењен непараметарски, Вилкоксонов тест (енгл. Wilcoxon rank-sum test). Величина ефекта процењена је показатељем r , добијеним помоћу пакета „rcompanion” (Mangiafico, 2025). Пошто је утврђена значајна разлика између полова, међупопулационе анализе су рађене одвојено за женке и мужјаке. Разлике између популација у величини тела на основу праволинијске дужине карапакса анализиране су Крушкар–Валисовим тестом (енгл. Kruskal-Wallis test), а величина ефекта изражена је као $\eta^2[H]$, што је израчунато користећи пакет „rstatix” (Kassambara, 2025). За идентификацију парова популација са значајним међусобним разликама коришћен је Данов *post hoc* тест (енгл. Dunn's test) уз Бонферонијеву корекцију (енгл. Bonferroni correction) помоћу „dunnTest” функције „FSA” пакета (Ogle и сар., 2025). Графички приказ разлика између полова и популација је изведен у пакету „ggplot2” (Wickham, 2016).

У циљу додатне квантитативне карактеризације разлика у величинама тела између популација барске корњаче, извршена је и дескриптивна анализа релативних (процентуалних) разлика у линеарним морфолошким мерама и маси тела. За сваку морфолошку меру израчунате су аритметичке средине и издвојене су максималне измерене вредности, одвојено за сваку популацију и по половима.

Популација Рудиње изабрана је као референтна с обзиром на то да је показивала најниже вредности свих морфолошких мера које су узете у обзир (SCL, MCW, MaxCW, SH, BM), те је постојала основа за хипотезу да се ради о патуљастој популацији. Процентуалне

разлике у величини између популације Рудиње и осталих популација су израчунате као релативне вредности за колико су мере у популацији Рудиње мање у односу на одговарајуће вредности осталих популација, према формули:

$$\frac{\text{X популација} - \text{Рудиње}}{\text{X популација}} \times 100$$

где „X популација” представља средњу или максималну вредност дате морфолошке мере у посматраној популацији, а „Рудиње” одговарајућу вредност у популацији Рудиње. Процене су изведене одвојено за женке и мужјаке, као и засебно на основу аритметичких средина и максималних забележених вредности у оквиру сваке групе (пол/популација).

Додатно, извршено је поређење популације Рудиње са другим популацијама исте подврсте (*E. o. orbicularis*) ван територије Србије, на основу средњих вредности праволинијске дужине карапакса објављених у релевантној литератури. Процентуалне разлике израчунате су применом исте формуле, при чему су анализе спроведене одвојено за женке и мужјаке.

Насупрот јединкама из популације Рудиње, које су најмање, јединке из популације Мало Црниће се одликују значајно већим вредностима измерених морфолошких мера у односу на остале популације. Због тога је израчунато за колико процената су средње вредности праволинијске дужине карапакса јединки из популације Мало Црниће веће у односу на средње вредности исте мере из других популација из Србије, одвојено за женке и мужјаке, према формули:

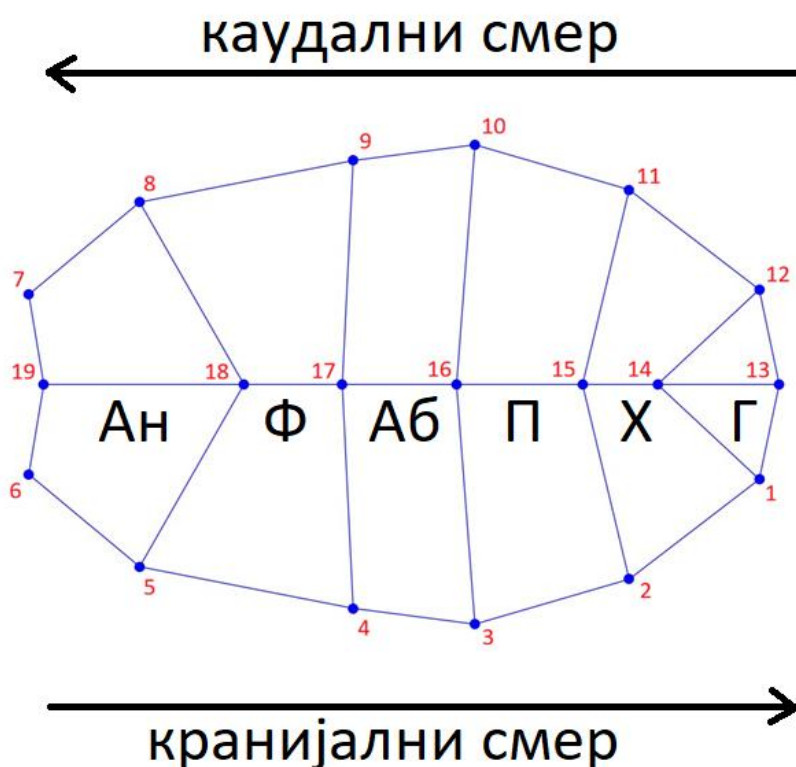
$$\frac{\text{Мало Црниће} - \text{X популација}}{\text{X популација}} \times 100$$

Спроведене су и мултиваријатне анализе морфолошке варијабилности и утврђивања разлика између полова и популација, и то применом анализе главних компоненти (енгл. *principal component analysis*, PCA) у коју су укључене све линеарне мере оклопа (SCL, MCW, MaxCW, SH) и маса тела (BM). Скорови прве главне компоненте (енгл. *principal component 1*, PC1), која објашњава 93,4% укупне варијабилности, коришћени су као универзални индикатор величине јединке. Графички приказ резултата анализе главних компоненти (PCA), на основу прве и друге осе главних компоненти, изведен је помоћу пакета „ggplot2” (Wickham, 2016). Разлике између полова и популација тестиране су помоћу једнофакторске и двофакторске анализе варијансе (енгл. *analysis of variance*, ANOVA) са PC1 као зависном варијаблом. Величина ефекта процењена је парцијалним η^2 , израчунатим помоћу пакета „effectsize” (Ben-Shachar и сар., 2020). Парови популација са значајним разликама идентификовани су применом Тукијевог *post hoc* теста (енгл. *Tukey's HSD test*).

3.4.1.2. Геометријско-морфометријске одлике пластрона

Анализе разлика између полова и популација на основу варијабилности облика пластрона добијених коришћењем метода дводимензионалне геометријске морфометрије спроведене су у више етапа. Поступак дигитизације геометријских података обављен је у програму „TrpsDig” верзије 2.32 (Rohlf, 2013), где је на свакој фотографији пластрона означено по 19 специфичних тачака које се налазе на спојевима кератинских плоча (слика 16). Координате добијене дигитизацијом подвргнуте су процедури уопштене Прокрустове анализе (енгл. general Procrustean analysis, GPA) (Rohlf и Slice, 1990; Dryden и Mardia, 2016). Овим поступком се из скупа координата елиминишу варијације које потичу од транслације, ротације и изометријског скалирања, након чега се добијају варијабле облика, Прокрустове координате (енгл. Procrustes coordinates). На овај начин се уклања утицај положаја, оријентације и величине, док се задржавају информације о самом облику (Rohlf и Slice, 1990).

Поред мере облика, у поступку уопштене Прокрустове анализе се као мера величине конфигурације специфичних тачака издваја величина центроида (енгл. centroid size, CS), која представља квадратни корен суме квадрата удаљености свих специфичних тачака од геометријског центра те конфигурације (Bookstein, 1991). Величина центроида представља независну, изометријску меру величине, и може се користити приликом анализа алометрије, односно повезаности облика и величине испитиваног објекта.



Слика 16. Распоред специфичних тачака на пластрону барске корњаче (*Emys orbicularis*), представљен на цртежу контура, са обележеним називима пластралних плоча (Ан – аналне; Ф – феморалне; Аб – абдоминалне; П – пекторалне; Х – хумералне; Г – гуларне) и означеним кранијалним, односно каудалним смером.

Све анализе засноване на уопштеној Прокрустовој анализи извршене су у програму „MorphoJ” верзије 1.08.02 (Klingenberg, 2011). Пошто је пластрон билатерално симетрична структура, ова карактеристика је узета у обзир током уопштене Прокрустове анализе (Klingenberg и сар., 2002). У овој етапи су раздвојене симетрична и асиметрична компонента варијације облика. За потребе овог рада анализирана је само симетрична компонента, која представља средњу вредност између леве и десне стране пластрона, јер она делимично редукује чак и мале разлике настале због потенцијалних одступања у углу снимања или позиционирања објекта (Cardini, 2016). Како би се лакше визуализовале варијације у облику пластрона израђен је цртеж контура (енгл. warped outline drawing).

Пре спровођења компаративних анализа, извршена је провера присуства екстремних вредности (енгл. outliers) у морфолошком простору, при чему није уочено постојање јединки са израженим одступањима које би могле значајно утицати на резултате анализа. Основни обрасци варијације облика унутар целокупног узорка испитани су применом анализе главних компоненти, која омогућава визуализацију главних оса варијације облика. Резултати анализе главних компоненти приказани су у морфолошком простору дефинисаном са прве две главне компоненте, уз приказ деформација облика дуж екстремних вредности оса.

Разлике у облику пластрона између полова тестиране су дискриминантном анализом (енгл. discriminant analysis, DA), која је заснована на Прокрустовим дистанцама, уз процену статистичке значајности применом пермутационих тестова. Полни диморфизам је додатно испитан регресионом анализом облика као зависне варијабле и пола као независне варијабле, како би се проценио удео укупне варијансе облика који се може приписати разликама између женки и мужјака. Да би се утврдило да ли се интензитет полног диморфизма разликује између популација, дискриминантна анализа је спроведена одвојено за сваки локалитет.

Разлике у облику пластрона између популација анализиране су засебно за женке и мужјаке применом анализе главних компоненти, чиме је омогућена визуализација образаца варијације између популација не узимајући у обзир разлике између полова. Ефекат алометрије испитан је регресионом анализом симетричне компоненте облика на величину центроида, одвојено за сваки пол. Алометријске криве између популација су паралелне између оба пола ($p < 0,001$), односно полови деле исти општи образац алометрије. Паралелност алометријских крива тестирана је методом израчунавања угла између њих (нпр. Cheverud, 1982; Klingenberg и Zimmermann, 1992) и поређењем тог угла са углом између насумично исцртаних вектора у тангенцијалном простору, при чему је нулта хипотеза да су алометријске криве међусобно независне (Li, 2011; Klingenberg и Marugán-Lobón, 2013). Како би се искључио утицај алометрије, даље анализе међупопулационих разлика спроведене су на резидуалима регресије. На овим резидуалима примењена је канонијска дискриминантна анализа (енгл. canonical variate analysis, CVA), са циљем испитивања разлика у облику пластрона између популација, независно од ефеката величине.

Поред визуализације добијене канонијском дискриминантном анализом, статистичка значајност разлика у облику пластрона између популација додатно је тестирана применом пермутационе мултиваријатне анализе варијансе (енгл. permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA) у софтверу „R” верзије 4.5.2 (R Core Team, 2025), коришћењем пакета „vegan” (Oksanen и сар., 2025). Ова анализа је спроведена засебно за женке

и мужјаке. Као зависне варијабле коришћене су Прокрустове координате симетричне компоненте облика пластрона, док је популација третирана као фактор, односно независна варијабла. Анализа је заснована на Еуклидским дистанцама између јединки у морфолошком простору, а статистичка значајност ефеката процењена је применом 9999 пермутација.

Након што је PERMANOVA указала на постојање значајних разлика између популација, спроведена су и накнадна поређења између свих парова популација (енгл. pairwise PERMANOVA), са циљем идентификовања конкретних популација између којих су разлике у облику најизраженије. За свако поређење израчунате су F вредности, коефицијент ефекта величине (R^2) и p вредности.

3.4.2. Локомоторне перформансе и антипредаторско понашање

Анализе фактора који потенцијално утичу на локомоторне перформансе, односно успешност и брзину превртања, и антипредаторско понашање, односно време реакције и време латенције, вршене су у софтверу „R” верзије 4.4.1 (R Core Team, 2024). Статистичка значајност је за све тестове била дефинисана као $\alpha = 0,05$. Deskriptivна статистика која подразумева средњу вредност и стандардну девијацију представљена је одвојено по полу и популацији за одређене варијабле (SCL – праволинијска дужина карапакса, FI – индекс спљоштености оклопа, NHL – дужина врата и главе, rNHL – релативна дужина врата и главе, vBCI – запремински индекс телесног стања, CLCT – клоакална температура, MaxPF – максимална сила вуче, rPF – релативна сила вуче, RT – време реакције, LT – време латенције, AT – време активног превртања). Како би се анализирале мултиваријатне разлике између полова на основу комбинације карактеристика (SCL, FI, rNHL, vBCI, CLCT, rPF, RT, LT, AT), примењена је анализа главних компоненти (PCA) као експлоративна анализа, а PERMANOVA је примењена као непараметарски тест, због тога што већи број варијабли није испуњавао предуслове мултиваријатне нормалности и хомогености варијанси. Хомогеност мултиваријатне дисперзије између полова је потврђена ($F_{(1,331)} = 0,82$; $p = 0,376$). PERMANOVA заснована на матрицама Еуклидске дистанце израчунатих на стандардизованим варијаблама са 9999 пермутација, показала је значајан ефекат пола на комбиновани сет карактеристика ($F_{(1,331)} = 26,34$; $R^2 = 0,074$; $p < 0,001$). Након тога, за одређене варијабле (SCL, FI, NHL, rNHL, vBCI, CLCT, MaxPF, rPF, RT, LT, AT) израчунате су разлике између популација, одвојено по полу, користећи ANOVA, Велч-ANOVA (енгл. Welch-ANOVA) или Крушкар-Валисов тест, у зависности од резултата Шапиро-Вилковог теста нормалности и Левеновог теста хомогености варијанси користећи пакет „stats” (R Core Team, 2024). ANOVA је примењена у случајевима када су подаци имали нормалну расподелу и када су задовољили претпоставку хомогености варијанси, Велч-ANOVA је примењена када су подаци имали нормалну расподелу, али су варијансе биле неједнаке, док је Крушкар-Валисов тест примењен када подаци нису имали нормалну расподелу. Ефекат величине је израчунат као η^2 за резултате ANOVA теста користећи пакет „effectsize” (Ben-Shachar и сар., 2020), и као r за Крушкар-Валисов тест користећи пакет „rstatix” (Kassambara, 2021). Израчунате p вредности су кориговане за вишеструка поређења користећи методу стопе лажних откривања (енгл. false discovery rate, FDR) (Benjamini и Hochberg, 1995).

Успешност превртања (енгл. righting success, RS), је представљена као проценат јединки које су се самостално успешно преврнуле током 180 секунди трајања теста превртања. Визуализацијом расподеле података у „ggplot2” пакету (Wickham, 2016), утврђено је да временске варијабле RT, LT и AT немају нормалну, већ γ (гама) расподелу. Како би се анализирали сви фактори који потенцијално утичу на локомоторне перформансе и антипредаторско понашање, примењени су уопштени линеарни модели (енгл. generalised linear model, GLM). За сваку од анализираних варијабли локомоторних перформанси и антипредаторског понашања (RS, RT, LT, AT), прво су дефинисани почетни GLM који су укључивали све мерене биолошки релевантне факторе који би могли имати утицаја на њих. Детаљан преглед почетних GLM, са наведеним фиксним ефектима, типовима и функцијама модела, као и величином узорка за сваку од анализа варијабли локомоторних перформанси и антипредаторског понашања представљена је у табели 5. Упркос томе што је прикупљање узорка спроведено кроз период од четири године, година сакупљања није укључена као случајни ефекат у коначном одабиру најприкладнијег модела. Степен интензитета прикупљања узорка се значајно разликовао између популација у различитим годинама, те је ово довело до неуједначености узорка и потенцијално делимичног преклапања варијабилности између популација са варијабилношћу перформанси која би могла да буде узрокована разликама између година прикупљања узорка, али и поред овога прелиминарне анализе нису показале уједначене и значајне разлике у локомоторним перформансама и антипредаторском понашању између различитих година.

Табела 5. Детаљи уопштених линеарних модела (GLM) који су узети у обзир као почетни за моделовање фактора који утичу на локомоторне перформансе и антипредаторско понашање барске корњаче (*Emys orbicularis*). Представљена је величина узорка (N), тип и функција модела, као и фиксни ефекти који су узети у разматрање (дефиниција почетних модела). RS – успешност превртања; RT – време реакције; LT – време латенције; AT – време активног превртања; SCL – праволинијска дужина карапакса; FI – индекс спљоштености оклопа; rNHL – релативна дужина врата и главе; vBCI – запремински индекс телесног стања; CLCT – клоакална температура; rPF – релативна сила вуче; * – интеракција између ефеката; + – адитивни ефекат.

	N	тип модела	функција модела	дефиниција почетних модела
RS	352	биномијални GLM	логит	пол * популација + rNHL * FI + vBCI * популација + CLCT * rPF + SCL
RT	352	γ GLM	лог линк	пол * vBCI + популација * vBCI + CLCT * rPF + SCL
LT	349	γ GLM	лог линк	пол * vBCI + популација * vBCI + CLCT * rPF + SCL + RT
AT	333	γ GLM	лог линк	пол * популација + rNHL * FI + SCL + vBCI + rPF + CLCT + RT + LT

Све континуиране варијабле су скалиране користећи „scale” функцију „stats” пакета (R Core Team, 2024), како би резултати свих мера били директно упоредиви. Тест мултиколинеарности варијабли које су узете у обзир извршен је анализом фактора увећавања варијанси (енгл. variance inflation factor, VIF) користећи „performance” пакет (Lüdtke и сар.,

2021). Најприкладнији модели су одабрани користећи ручну селекцију модела. Прво су конструисани почетни модели који су укључивали све мерене биолошки релевантне факторе и њихове међусобне интеракције, а затим су у узастопним итерацијама конструисани једноставнији модели постепеним искључивањем појединачних фактора или интеракција чиме је добијен сет конкурентских модела. Сви конкурентски модели су затим рангирани помоћу Акаикеовог информационог критеријума (енгл. Akaike information criterion, AIC), а сви модели са вредностима $\Delta AIC < 2$ су сматрани за статистички једнако значајне. Одабир најприкладнијег модела је извршен пратећи принцип парсимоније и могућности тумачења у оквирима биологије врсте. Конкурентски модели за сваку од анализираних варијабли локомоторних перформанси и антипредаторског понашања представљени су у додатном материјалу: прилог 1 – успешност превртања; прилог 2 – време реакције; прилог 3 – време латенције; и прилог 4 – време активног превртања. Значајност дискретних варијабли са више од две категорије за најприкладнији модел потврђена је тестом степена вероватноће (енгл. likelihood ratio test, LRT). Поред тога, Тукијевим *post hoc* тестом из „multcomp” пакета (Hothorn и сар., 2024) утврђене су конкретне разлике између популација. Маргинални ефекти фактора који су значајно утицали на анализираних варијабли у најприкладнијим моделима су затим искориштени за израду графика визуализације ових ефеката помоћу „sjPlot” пакета (Lüdtke, 2024). Иако су све континуиране варијабли скалиране пре анализа, на графицима визуализације њихових ефеката су представљене оригиналне, некалиране вредности како би интерпретација резултата била олакшана.

3.4.3. Масикаторне перформансе

За потребе анализа фактора који потенцијално утичу на масикаторне перформансе, односно силину угриза барске корњаче, статистичке анализе су рађене у софтверу „R” верзије 4.4.1 (R Core Team, 2024). Статистичка значајност је била дефинисана са нивоом $\alpha = 0,05$ за све тестове. Како би се обезбедила максимална релевантност статистичких анализа, у обзир су узете само јединке мотивисане да гризу и са забележеним вредностима свих варијабли које су улазиле у анализе као потенцијални фактори (SCL – праволинијска дужина карапакса, HH – висина главе, vBCI – запремински индекс телесног стања, MaxPF – максимална силина вуче, CLCT – клоакална температура), што је омогућено употребом „tidyverse” пакета (Wickham и сар., 2019). Визуализација расподеле података о силини угриза (BF) је изведена у „ggplot2” пакету (Wickham, 2016). За тестирање ефеката пола, популације, репродуктивне сезоне, и одабраних континуираних варијабли (SCL, HH, vBCI, MaxPF и CLCT), примењен је уопштени линеарни модел за податке са γ (гама) дистрибуцијом и логаритамском трансформацијом података (енгл. log link function) у „lme4” пакету (Bates и сар., 2015). Имајући у виду високу међусобну колинеарност морфолошких одлика оклопа и главе, показану резултатима Пирсонове корелације изведене у „dplyr” пакету (Wickham и сар., 2023), у детаљне анализе су укључене само вредности по једне репрезентативне карактеристике за димензије тела и димензије главе. На основу објављених података о корњачама (Hertel и сар., 2002; Hertel и O'Reilly, 2006), за репрезентативну вредност величине тела је узета праволинијска дужина карапакса, а за репрезентативну вредност величине главе је узета висина главе. Иако је узорковање вршено током четири године, година узорковања није узета у обзир као фактор у

коначној анализи. Прикупљање података није било уједињено по локалитетима током различитих година, а прелиминарне анализе нису показале јасан тренд или повезаност силине угриза са годином као фактором, те је искључивање овог фактора било оправдано. Провера мултиколинеарности је извршена у „performance” пакету (Lüdecke и сар., 2021). Избор најприкладнијег модела на основу AICс, као и конкурентских модела ($\Delta AICc < 2$), вршени су помоћу „dredge” функције за селекцију модела у оквиру „MuMIn” пакета (Bartoń, 2024). За проверу значајности популације као варијабле која једина има више од две категорије, употребљен је LRT тест вероватноће из „stats” пакета (R Core Team, 2024). Накнадна поређења између популација урађена су Тукијевим *post hoc* тестом из „multcomp” пакета (Hothorn и сар., 2008).

Пропорција корњача које су биле мотивисане за угриз приликом тестирања представљена је као проценат, а изведена је у „dplyr” пакету (Wickham и сар., 2023). Резултати дескриптивне статистике, који подразумевају средњу вредност и стандардну девијацију, представљени су за одређене варијабле морфолошких одлика (SCL, vBCI, HH, LJJ – дужина доње вилице, HL – дужина главе, HW – ширина главе, HV – запремина главе) и перформанси (BF, MaxPF), и груписане су одвојено по половима и популацијама. Статистичка значајност међупопулационих разлика (одвојено по полу) за одређене варијабле (BF, PF, SCL, vBCI, LJJ, HL, HH, HW, HV) израчуната је анализом варијансе (ANOVA) или Крушкар-Валисовим тестом, у зависности од расподеле података која је одређена резултатима Шапиро-Вилковог теста нормалности. Разлике између полова у силини угриза, праволинијској дужини карапакса и висини главе израчунате су t-тестом или Вилкоксоновим тестом, у зависности од тога који је био погодан, имајући у виду резултате Шапиро-Вилковог теста нормалности.

4. ХИПОТЕЗЕ

4.1. Морфолошка варијабилност величине тела и облика пластрона

На основу линеарних мера оклопа и телесне масе, анализиране су разлике у величини између полова и популација, док су геометријском морфометријом испитане разлике у облику пластрона између полова и популација, независно од ефекта величине тела барских корњача. Полазне претпоставке су биле да у популацијама барске корњаче у Србији постоји изражен полни диморфизам у величини тела, при чему су женке крупнији пол (Joos и сар., 2017), као и да је изражен полни диморфизам у облику пластрона (Brejcha и сар., 2024). Такође, било је очекивано да постоје значајне разлике између популација у величини тела и облику пластрона (Horváth и сар., 2021), с обзиром на то да испитиване популације насељавају станишта различитих карактеристика, укључујући величину водене површине, надморску висину, густину и тип вегетације, степен антропогеног притиска као и друге факторе. Поред тога, посебна пажња је посвећена популацији Рудиње која је, вероватно под утицајем специфичних услова средине, развила и специфичне морфолошке карактеристике.

4.2. Локомоторне перформансе и антипредаторско понашање

Применом теста превртања јединки корњача, процењена је варијабилност антипредаторског понашања, као и успешност и ефикасност превртања, како унутар популација, тако и између њих. Полазећи од претпоставке да се популације разликују по условима станишта која насељавају, укључујући структурну комплексност (нпр. тип и покривност вегетације) и абиотичке факторе (нпр. надморска висина, температура околине), очекивања су била да ће се популације разликовати и у антипредаторским одговорима и перформансама самосталног превртања (Golubović и сар., 2014).

Посебна пажња посвећена је морфолошким карактеристикама које су раније довођене у везу са превртањем корњача, као што су величина тела, облик оклопа и дужина врата и главе. Очекивано је било да ће веће јединке (тј. оне са већом праволинијском дужином карапакса), јединке са спљоштенијим оклопом, као и јединке са релативно мањом дужином врата, бити спорије и мање успешне у самосталном превртању (Bonnet и сар., 2001; Domokos и Várkonyi, 2008; Golubović и сар., 2013, 2015, 2023; Ruhr и сар., 2021). Такође, очекивало се да ће женке, као крупнији пол, бити спорије и мање успешне у превртању у односу на мужјаке (Bonnet и сар., 2001). Са друге стране, претпостављало се да ће јединке са већом мишићном снагом (тј. силином вуче) и већим индексом телесног стања мање оклевати у започињању превртања и бити ефикасније у извршавању ове радње. С обзиром на то да бројна истраживања код гмизаваца указују на позитивну корелацију између температуре и локомоторних перформанси (нпр. Angilletta и сар., 2002; Blouin-Demers и Weatherhead, 2008; Dematteis и сар., 2022), било је очекивано да ће телесна температура бити позитивно асоцирана са ефикасношћу превртања корњача (нпр. Ben-Ezra и сар., 2008), као и да ће бити негативно асоцирана са трајањем антипредаторских понашања, при чему је претпостављено да више вредности

телесних температура утичу на смањење времена реакције и латенције (Kashon и Carlson, 2018).

4.3. Мастикаторне перформансе

Имајући у виду односе морфолошких карактеристика и силине угриза код других врста корњача, очекивано је било да ће и код барске корњаче крупније јединке, као и јединке са већим димензијама главе, испољавати већу силину угриза (нпр. Herrel и сар., 2002; Marshall и сар., 2012, 2014), те да ће полни диморфизам у величини тела резултирати већом силином угриза код женки (Herrel и сар., 2018). Уколико се у обзир узме да индекс телесног стања може бити добар показатељ физиолошког стања и форме организма (Peig и Green, 2009), могло се очекивати да ће јединке у бољем телесном стању испољавати већу силину угриза. Такође, претпостављало се да ће јединке које постижу већу силину вуче остваривати и већу силину угриза, иако је однос између силине угриза и мишићне снаге у другим деловима тела до сада ретко проучаван (нпр. Le Guilloux и сар., 2020). Уз то, очекивано је било и да ће јединке тестиране при вишим телесним температурама (Herrel и сар., 1999), и оне у пострепродуктивном периоду (нпр. Irschick и сар., 2006) испољавати већу силину угриза.

5. РЕЗУЛТАТИ

5.1. Морфолошка варијабилност величине тела и облика пластрона

5.1.1. Линеарне мере оклопа и маса тела

Просечне, минималне и максималне вредности линеарних морфолошких мера оклопа и масе тела по половима и популацијама представљене су у табели 6. Популација из Мало Црнића се одликовала највећим средњим вредностима за сваку од анализираних мера оклопа, као и највећом масом тела, како код женки, тако и код мужјака. Популација из баре у Рудињу је код оба пола показала најниже вредности свих мера које су узете у обзир за анализу. Популације Краљевац, Лудаш и Ресник се одликују приближно сличним вредностима, али ипак јасно изнад вредности забележених у популацији Рудиње, а нижих у односу на популацију Мало Црниће.

Табела 6. Средње вредности линеарних морфолошких мера оклопа [mm] и масе тела [g] за свих пет популација барске корњаче (*Emys orbicularis*), одвојено по половима. Опсег од минималне до максималне вредности за сваку групу је представљен у загради. SCL – праволинијска дужина карапакса; MCW – средишња ширина карапакса; MaxCW – максимална ширина карапакса; SH – висина оклопа; BM – маса тела.

женке	Краљевац	Лудаш	Мало Црниће	Ресник	Рудиње
SCL	144,6 (99–172)	141 (99–173)	155,5 (104–185)	139,6 (104–184)	118,9 (98–139)
MCW	108,6 (73–127)	105,4 (78–126)	119,6 (87–147)	105,9 (83–145)	90,3 (72–102)
MaxCW	111 (80–133)	109,4 (81–132)	122,5 (89–149)	109,4 (86–145)	94,1 (73–107)
SH	61 (42–79)	57,9 (37–73)	60,6 (39–75)	56,2 (41–73)	48,2 (38–57)
BM	571,3 (170–1043)	524,7 (172–933)	675,1 (200–1100)	511,7 (196–1037)	306,2 (161–439)
мужјаци	Краљевац	Лудаш	Мало Црниће	Ресник	Рудиње
SCL	129,9 (103–152)	126,9 (95–153)	144,9 (111–170)	121,7 (96–155)	103,6 (90–122)
MCW	97,4 (78–113)	94,6 (72–117)	111,2 (85–127)	92,2 (73–115)	79,6 (71–94)
MaxCW	101,7 (80–120)	99,8 (77–120)	115,1 (87–132)	97,1 (76–121)	84,3 (75–96)
SH	48,2 (38–60)	46,4 (36–63)	51,9 (41–65)	44,9 (36–58)	39,7 (34–48)
BM	356 (167–557)	350,2 (171–635)	459 (198–704)	286,3 (135–546)	196,4 (132–333)

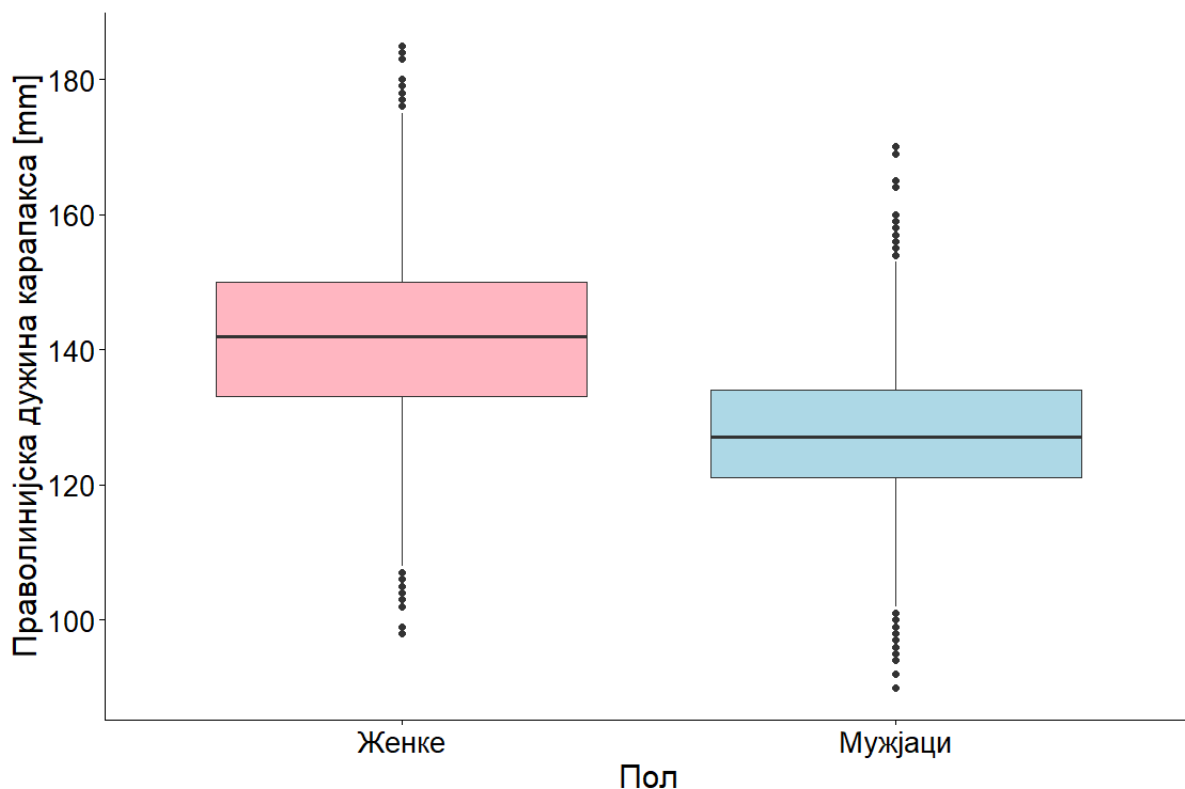
Резултати Пирсоновог теста показали су да између свих измерених морфолошких мера постоји статистички значајна позитивна корелација (табела 7). Због високе колинеарности, за даље униваријатне анализе коришћена је мера праволинијске дужине карапакса, док је мултиваријатна процена варијабилности рађена на основу вредности скорова прве осе главних компоненти.

Табела 7. Вредности теста Пирсонове корелације (енгл. Pearson correlation) линеарних морфолошких мера оклопа и масе тела барске корњаче (*Emys orbicularis*) са нивоом статистичке значајности. SCL – праволинијска дужина карапакса; MCW – средишња ширина карапакса; MaxCW – максимална ширина карапакса; SH – висина оклопа; BM – маса тела; *** – статистичка значајност $p < 0,001$.

	SCL	MCW	MaxCW	SH
MCW	0,95 ***			
MaxCW	0,96 ***	0,97 ***		
SH	0,88 ***	0,85 ***	0,84 ***	
BM	0,95 ***	0,92 ***	0,92 ***	0,93 ***

5.1.2. Униваријатне разлике између полова и популација

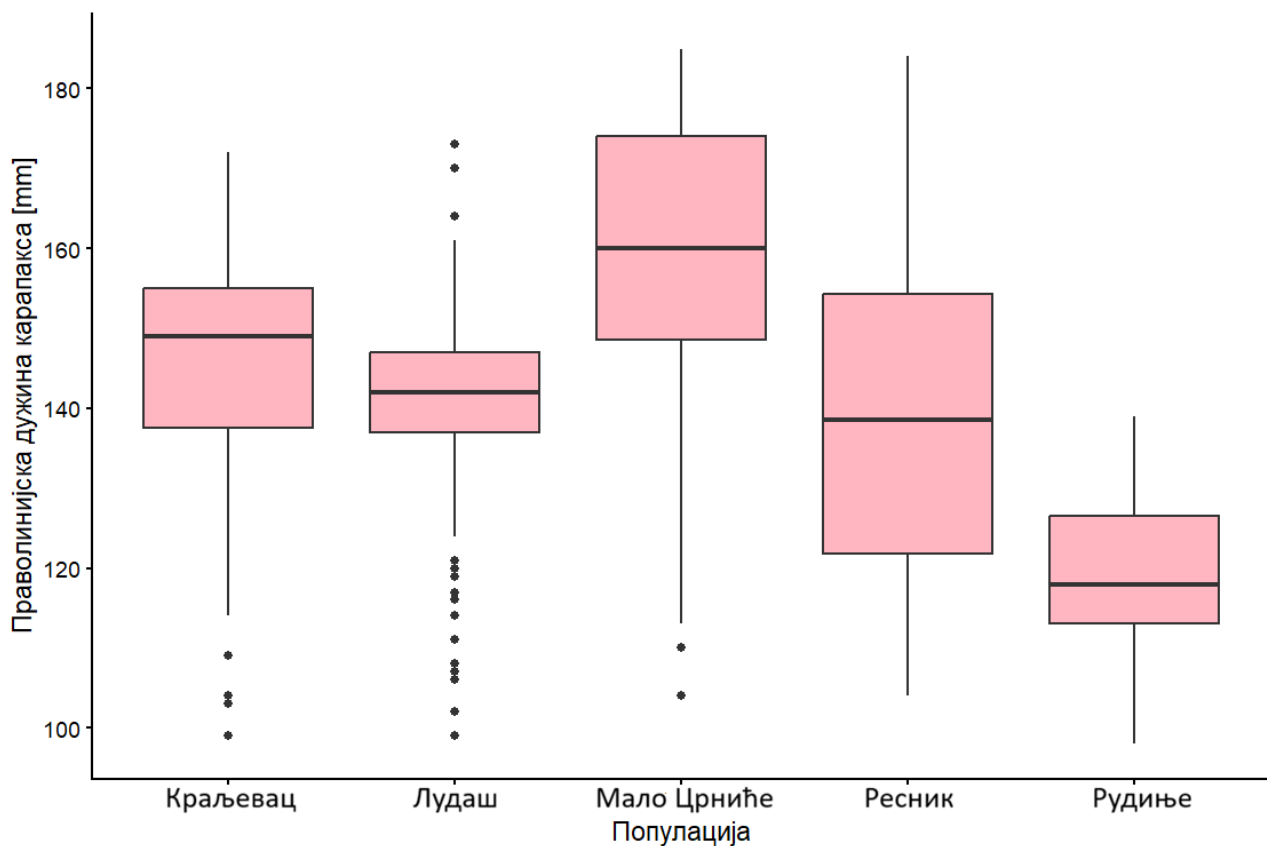
Резултати униваријатних анализа су показали да женке имају веће вредности праволинијске дужине карапакса од мужјака (слика 17). Ова разлика у величини између полова у укупном узорку потврђена је резултатима непараметарског Вилкоксон теста ($W = 238856,0$; $p < 0,001$), уз висок ефекат величине ($r = 0,45$).



Слика 17. Разлике у величини тела између полова барске корњаче (*Emys orbicularis*) на основу праволинијске дужине карапакса укупног узорка ($N = 1131$). Правоугаоници у боји представљају интерквartilни распон између првог и трећег квартала. Хоризонталне црне линије унутар правоугаоника представљају медијану. Средишње вертикалне црне линије се простиру до најудаљенијих вредности које не прелазе 1,5 интерквartilног распона, док црне тачке представљају појединачне вредности које прелазе ову меру.

Разлике у величини тела између популација су веома значајне, а потврђене су резултатима Крушкар-Валисовог теста ($\chi^2_{(4, 1126)} = 219,9$; $p < 0,001$) на укупном узорку, са снажним ефектом величине ($\eta^2[H] = 0,19$). Ипак, имајући у виду да су разлике између полова значајне, детаљне анализе разлика између популација су рађене одвојено за женке и мужјаке.

Женке се значајно разликују у величини тела између популација ($\chi^2_{(4, 481)} = 104,9$; $p < 0,001$; $\eta^2[H] = 0,21$), при чему јединке из популације Рудиње одликује најмања праволинијска дужина карапакса, док је највећа забележена у популацији Мало Црниће (слика 18).



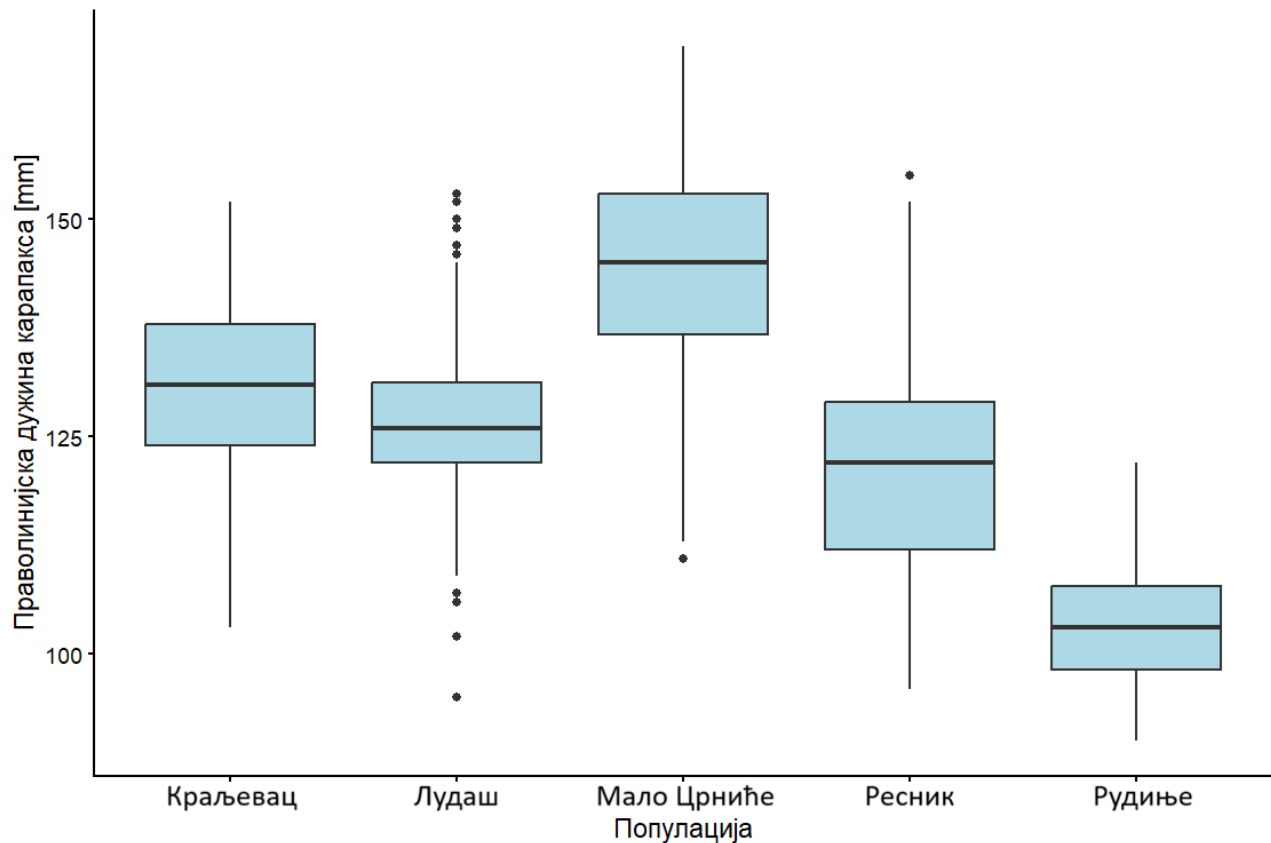
Слика 18. Међупопулационе разлике у праволинијској дужини карапакса женки барске корњаче (*Emys orbicularis*). Правоугаоници у боји представљају интерквартилни распон између првог и трећег квантила. Хоризонталне црне линије унутар правоугаоника представљају медијану. Средишње вертикалне црне линије се простиру до најудаљенијих вредности које не прелазе 1,5 интерквартилног распона, док црне тачке представљају појединачне вредности које прелазе ову меру.

Резултати Дановог *post hoc* теста, након Бонферонијеве корекције, показали су да су женке из популације Рудиње статистички значајно мање у односу на женке из свих других популација. Додатно, женке из популације Мало Црниће су статистички значајно веће и у односу на женке из популација Лудаш и Ресник. Остали парови се не разликују значајно у праволинијској дужини карапакса (табела 8).

Табела 8. Резултати Дановог *post hoc* теста између женки пет популација барске корњаче (*Emys orbicularis*) у праволинијској дужини карапакса. Дате су *z* вредности, *p* вредности, као и *p* вредности након Бонферонијеве корекције. Статистички значајне разлике између парова популација након Бонферонијеве корекције су подебљане.

Парови популација	<i>z</i> вредност	<i>p</i> вредност	<i>p</i> вредност након корекције
Рудиње – Краљевац	-7,8	< 0,01	< 0,01
Рудиње – Лудаш	-7,4	< 0,01	< 0,01
Рудиње – Мало Црниће	-9,9	< 0,01	< 0,01
Рудиње – Ресник	-5,9	< 0,01	< 0,01
Краљевац – Лудаш	2,4	0,02	0,16
Краљевац – Мало Црниће	-2,5	0,01	0,14
Краљевац – Ресник	2,1	0,04	0,38
Лудаш – Мало Црниће	-5,5	< 0,01	< 0,01
Лудаш – Ресник	0,3	0,8	1
Мало Црниће – Ресник	4,5	< 0,01	< 0,01

Код мужјака су такође утврђене веома значајне међупопулационе разлике ($\chi^2_{(4, 640)} = 192,6$; $p < 0,001$; $\eta^2[H] = 0,3$). Као и код женки, мужјаци из популације Рудиње се одликују најмањим вредностима праволинијске дужине карапакса, док су мужјаци из популације Мало Црниће највећи (слика 19).



Слика 19. Међупопулационе разлике у праволинијској дужини карапакса мужјака барске корњаче (*Emys orbicularis*). Правоугаоници у боји представљају интерквартилни распон између првог и трећег квартала. Хоризонталне црне линије унутар правоугаоника представљају медијану. Средишње вертикалне црне линије се простиру до најудаљенијих вредности које не прелазе 1,5 интерквартилног распона, док црне тачке представљају појединачне вредности које прелазе ову меру.

Резултати Дановог *post hoc* теста, након Бонферонијеве корекције показали су да су мужјаци из популације Рудиње статистички значајно мањи у односу на све друге популације. Такође, мужјаци из популације Мало Црниће су статистички значајно већи у односу на мужјаке из свих других популација. Додатно, мужјаци из популација Краљевац и Лудаш су значајно већи у односу на мужјаке из популације Ресник, док се они међусобно не разликују значајно у праволинијској дужини карапакса (табела 9).

Табела 9. Резултати Дановог *post hoc* теста између мужјака пет популација барске корњаче (*Emys orbicularis*) у праволинијској дужини карапакса. Дате су *z* вредности, *p* вредности, као и *p* вредности након Бонферонијеве корекције. Статистички значајне разлике између парова популација након Бонферонијеве корекције су подебљане.

Парови популација	<i>z</i> вредност	<i>p</i> вредност	<i>p</i> вредност након корекције
Рудиње – Краљевац	-8,5	< 0,01	< 0,01
Рудиње – Лудаш	-7,3	< 0,01	< 0,01
Рудиње – Мало Црниће	-12,5	< 0,01	< 0,01
Рудиње – Ресник	-4,9	< 0,01	< 0,01
Краљевац – Лудаш	2,3	< 0,01	0,07
Краљевац – Мало Црниће	-5,6	< 0,01	< 0,01
Краљевац – Ресник	4,7	< 0,01	< 0,01
Лудаш – Мало Црниће	-9,6	< 0,01	< 0,01
Лудаш – Ресник	3,3	< 0,01	< 0,01
Мало Црниће – Ресник	10	< 0,01	< 0,01

Процентуалне разлике у линеарним морфолошким мерама оклопа и телесној маси између популације Рудиње и осталих популација из Србије приказане су у табели 10. Код оба пола, јединке из популације Рудиње показују конзистентно ниже вредности свих линеарних морфолошких мера оклопа и масе тела у односу на јединке из осталих популација. На основу средњих вредности, за популацију Рудиње је карактеристично да је праволинијска дужина карапакса код женки мања за 15–24%, а код мужјака за 15–29%, у односу на јединке из четири друге популације анализирани у овој дисертацији. Сличан образац уочен је и за остале линеарне мере оклопа (MCW, MaxCW и SH), при чему су процентуалне разлике углавном најизраженије приликом поређења са популацијом Мало Црниће.

Највеће разлике уочене су за телесну масу, при чему су средње вредности код женки из популације Рудиње мање за 40–55% у односу на остале популације, док код мужјака разлике износе 31–57%. Проценти израчунати на основу максималних забележених вредности показују исти општи образац, са додатно наглашеним разликама за већину морфолошких мера (табела 10).

Табела 10. Процентуалне разлике у линеарним морфолошким мерама и телесној маси између популације Рудиње и остале четири анализирани популације барске корњаче (*Emys orbicularis*) у Србији, одвојено по половима. Проценти су израчунати одвојено на основу средњих вредности за сваку меру, док су у загради дати проценти израчунати на основу максималних забележених вредности у оквиру сваке групе (пол/популација). SCL – праволинијска дужина карапакса; MCW – средишња ширина карапакса; MaxCW – максимална ширина карапакса; SH – висина оклопа; BM – маса тела.

женке	Краљевац	Лудаш	Мало Црниће	Ресник
SCL	17,8% (19,2%)	15,7% (19,7%)	23,5% (24,9%)	14,8% (24,5%)
MCW	16,8% (19,7%)	14,3% (19%)	24,5% (30,6%)	14,7% (29,7%)
MaxCW	15,2% (19,5%)	14% (18,9%)	23,1% (28,2%)	14% (26,2%)
SH	21,1% (27,8%)	16,7% (21,9%)	20,5% (24%)	14,2% (21,9%)
BM	46,4% (57,9%)	41,6% (52,9%)	54,6% (60,1%)	40,2% (57,7%)
мужјаци	Краљевац	Лудаш	Мало Црниће	Ресник
SCL	20,3% (19,7%)	18,4% (20,3%)	28,5% (28,2%)	14,9% (21,3%)
MCW	18,2% (16,8%)	15,8% (19,7%)	28,4% (26%)	13,7% (18,3%)
MaxCW	17,1% (20%)	15,6% (20%)	26,8% (27,3%)	13,2% (20,7%)
SH	17,7% (20%)	14,4% (23,8%)	23,5% (26,2%)	11,5% (17,2%)
BM	44,8% (40,2%)	43,9% (47,6%)	57,2% (52,7%)	31,4% (39%)

Процентуалне разлике у праволинијској дужини карапакса између популације Рудиње и других популација исте подврсте (*E. o. orbicularis*) ван територије Србије (Servan, 1988; Mitrus и Zemanek, 2000; Balázs и Györrfy, 2006; Najbar и Szuszkiewicz, 2006; Ayaz и сар., 2007; Joos и сар., 2017; Mollov и Chetalbashev, 2025) приказане су у табели 11. Код женки, као и код мужјака, јединке из популације Рудиње одликују се нижим средњим вредностима праволинијске дужине карапакса у односу на јединке из осталих популација, односно скупа измерених јединки које припадају истој подврсти. На основу средњих вредности, праволинијска дужина карапакса у популацији Рудиње је мања у односу на популације изван Србије код женки за 12–35%, а код мужјака за 19–40%.

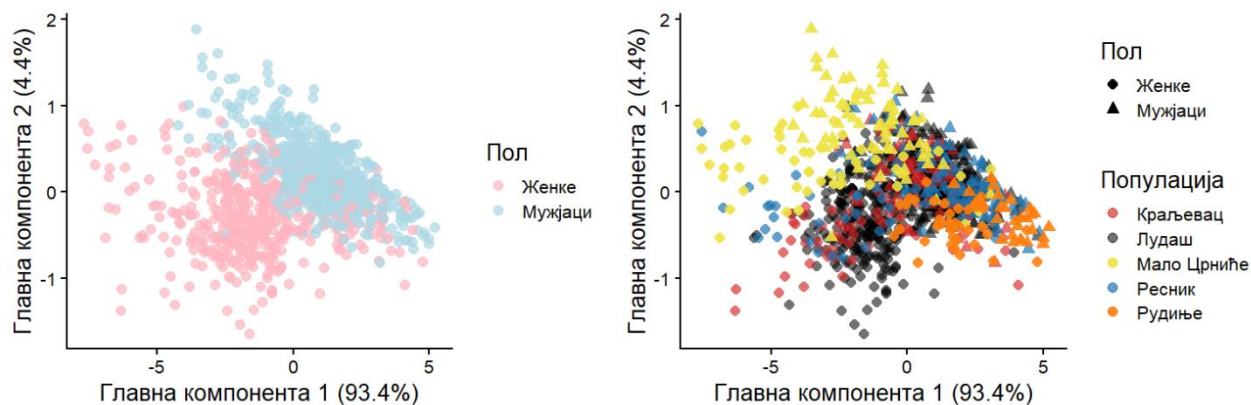
Табела 11. Процентуалне разлике у праволинијској дужини карапакса између популације Рудиње и осталих популација из литературе, односно скупова измерених јединки исте подврсте барске корњаче (*Emys orbicularis orbicularis*), широм ареала. Представљено је географско порекло популација, пол (♀ – женке; ♂ – мужјаци), средња вредност праволинијске дужине карапакса (SCL), величина узорка (N), проценти колико су јединке из популације Рудиње мање у односу на друге популације (процентуалне разлике), као и извор података о средњим вредностима праволинијске дужине карапакса.

порекло популације	пол	SCL [mm]	N	процентуалне разлике	извор
Рудиње (Србија)	♀	119	39	референтна популација	ова дисертација
	♂	104	30		
Француска	♂	142	/	26,8%	Servan, 1988
Пољска	♀	183	/	35%	Mitrus и Zemanek, 2000
	♂	172	/	39,5%	
Пољска	♀	171	33	30,4%	Najbar и Szuszkiewicz, 2006
	♂	154	28	32,5%	
Мађарска	♀	155	214	23,2%	Balázs и Györrfy, 2006
	♂	130	227	20%	
Турска	♀	135	83	11,9%	Ayaz и сар., 2007
	♂	129	168	19,4%	
Бугарска	♀	140	10	15%	Mollov и Chetalbashev, 2025
	♂	129	20	19,4%	
ареал подврсте <i>E. o. orbicularis</i>	♀	165	/	27,9%	Joos и сар., 2017
	♂	140	/	25,7%	

Женке из популације Мало Црниће се одликују већим вредностима праволинијске дужине карапакса у односу на остале популације из Србије, изражено у процентима: Краљевац – 7,5%; Лудаш – 10,3%; Ресник – 11,4%; и Рудиње – 30,8%. Мужјаци из популације Мало Црниће се одликују већим вредностима праволинијске дужине карапакса у поређењу са мужјацима из осталих популација из Србије које су мерене, представљено у процентима: Краљевац – 11,5%; Лудаш – 14,2%; Ресник – 19,1%; и Рудиње – 39,9%.

5.1.3. Мултиваријатне разлике између полова и популација

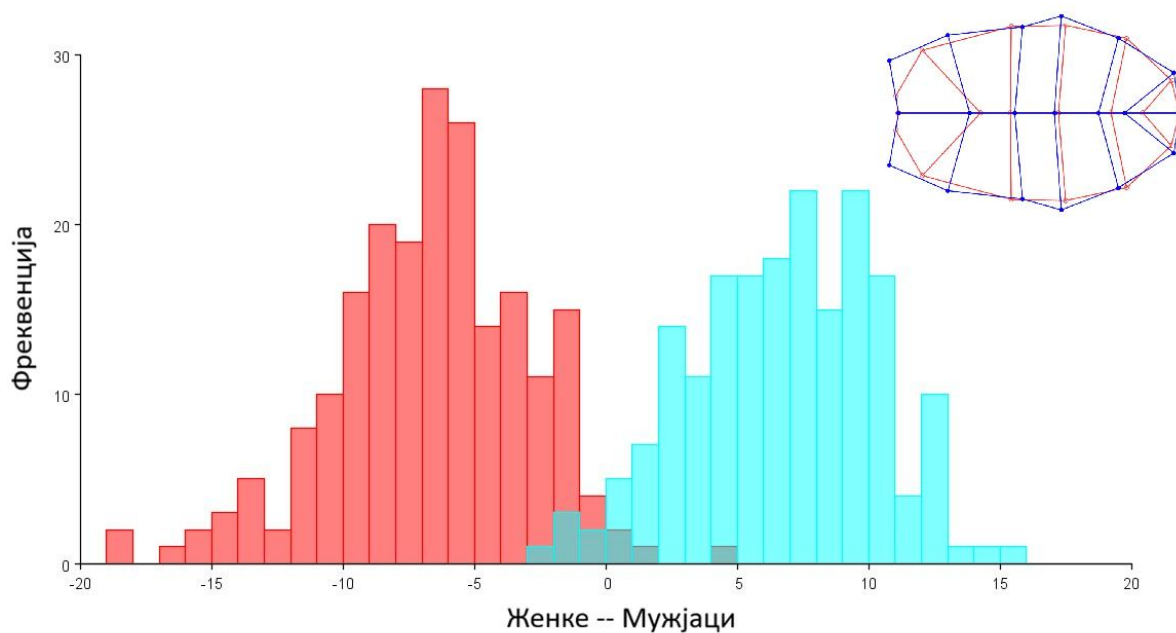
Анализа главних компоненти изведена на свим линеарним мерама оклопа и масе јединки показује да прва главна компонента описује преко 93% укупне варијабилности (слика 20). Резултати анализе варијансе на основу вредности скорова прве главне компоненте показују да постоји статистички значајна разлика између полова ($F_{(1, 1129)} = 395,8$; $\eta^2_p = 0,26$; 95% CI [0,23; 1]; $p < 0,001$) и популација ($F_{(4, 1126)} = 264,1$; $\eta^2_p = 0,2$; 95% CI [0,17; 1]; $p < 0,001$) у морфолошким одликама, док интеракција пола и популације није статистички значајна ($F_{(4, 1121)} = 3,1$; $p = 0,28$). Резултати *post hoc* теста показују да се јединке из популације Рудиње статистички значајно разликују од јединки из свих осталих популација по мањим телесним димензијама, док су јединке из популације Мало Црниће статистички значајно већих телесних димензија од јединки из свих осталих популација. Поред тога, јединке из популације Краљевац су веће у односу на јединке из популације Ресник, док не постоји статистички значајна разлика јединки из ове две популације у односу на јединке из популације Лудаш, која је по средњим вредностима између њих.



Слика 20. Разлике између полова (график лево) и популација (график десно) барске корњаче (*Emys orbicularis*) на основу вредности скорова израчунатих анализом главних компоненти, узимајући у обзир морфолошке мере (праволинијска дужина карапакса, средишња ширина карапакса, максимална ширина карапакса, висина оклопа, маса тела).

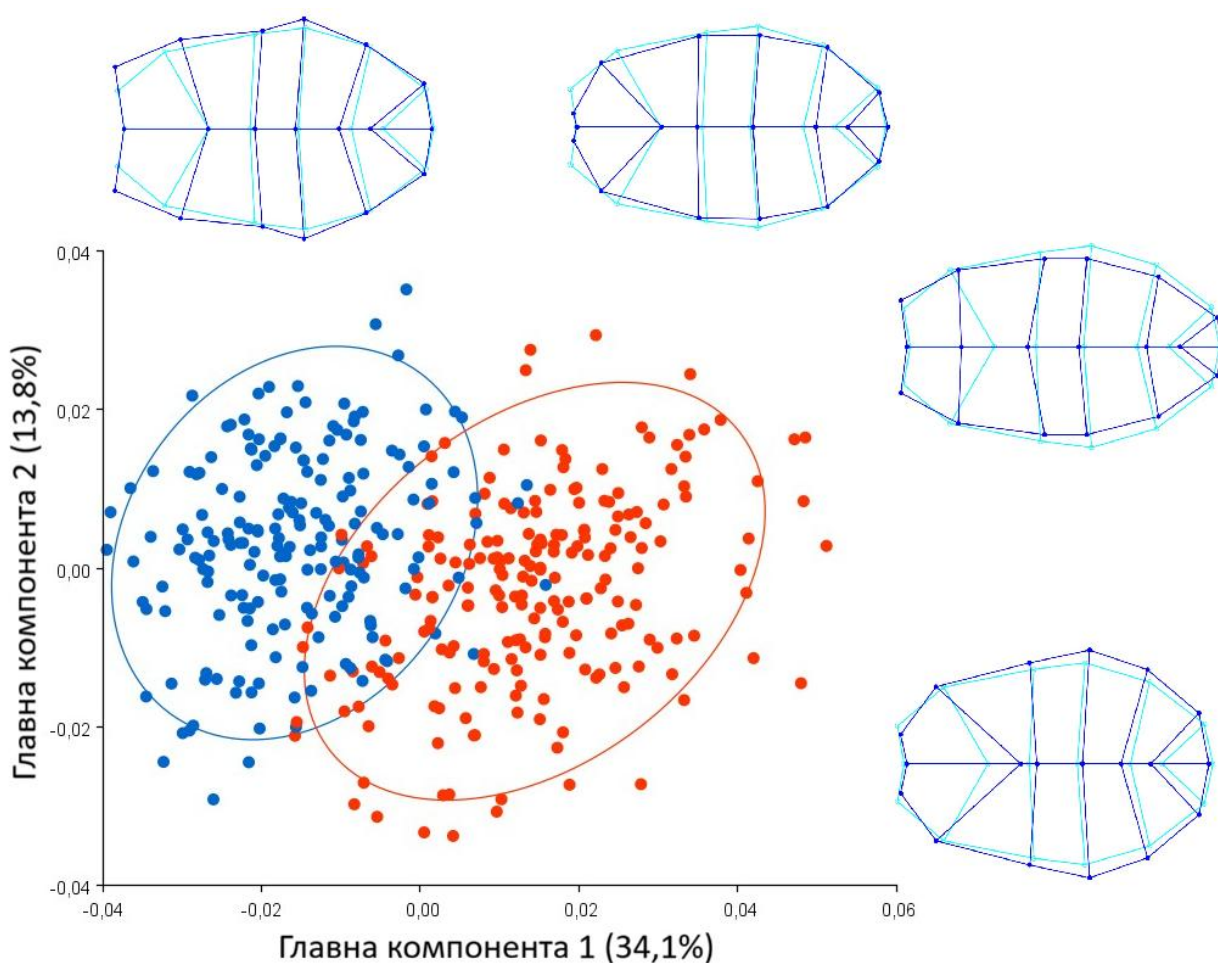
5.1.4. Геометријско-морфометријске одлике пластрона

Дискриминантна анализа спроведена на целом узорку показује јасно изражен полни диморфизам у облику пластрона (слика 21), који је високо статистички значајан ($p < 0,001$), са Прокрустовом дистанцом од 0,031. Проценат тачне класификације јединки по полу након унакрсне валидације (енгл. cross-validation) је 96,5%, што потврђује поузданост утврђеног обрасца полног диморфизма у облику пластрона.



Слика 21. Успешност класификације по полу на основу дискриминантне анализе варијабли облика пластрона код барске корњаче (*Emys orbicularis*). Представљена је деформација облика на цртежу контура за екстремне вредности (скалиране пет пута) које одликују женке (црвено) и мужјаке (плаво).

Анализа главних компоненти целокупног узорка показује раздвајање женки и мужјака у морфолошком простору дефинисаном првом и другом главном компонентом, што указује на конзистентне разлике у облику пластрона између полова (слика 22). Разлика између полова је посебно уочљива на оси прве главне компоненте, а ове разлике су најочигледније у облику аналних плоча код којих су постериорно најистуреније тачке знатно ближе позициониране једна другој код женки. Поред тога, пластрон женки је уједначено овалан, док је пластрон мужјака значајно шири на споју пекторалних и абдоминалних плоча, те се одликује ширим аналним плочама.



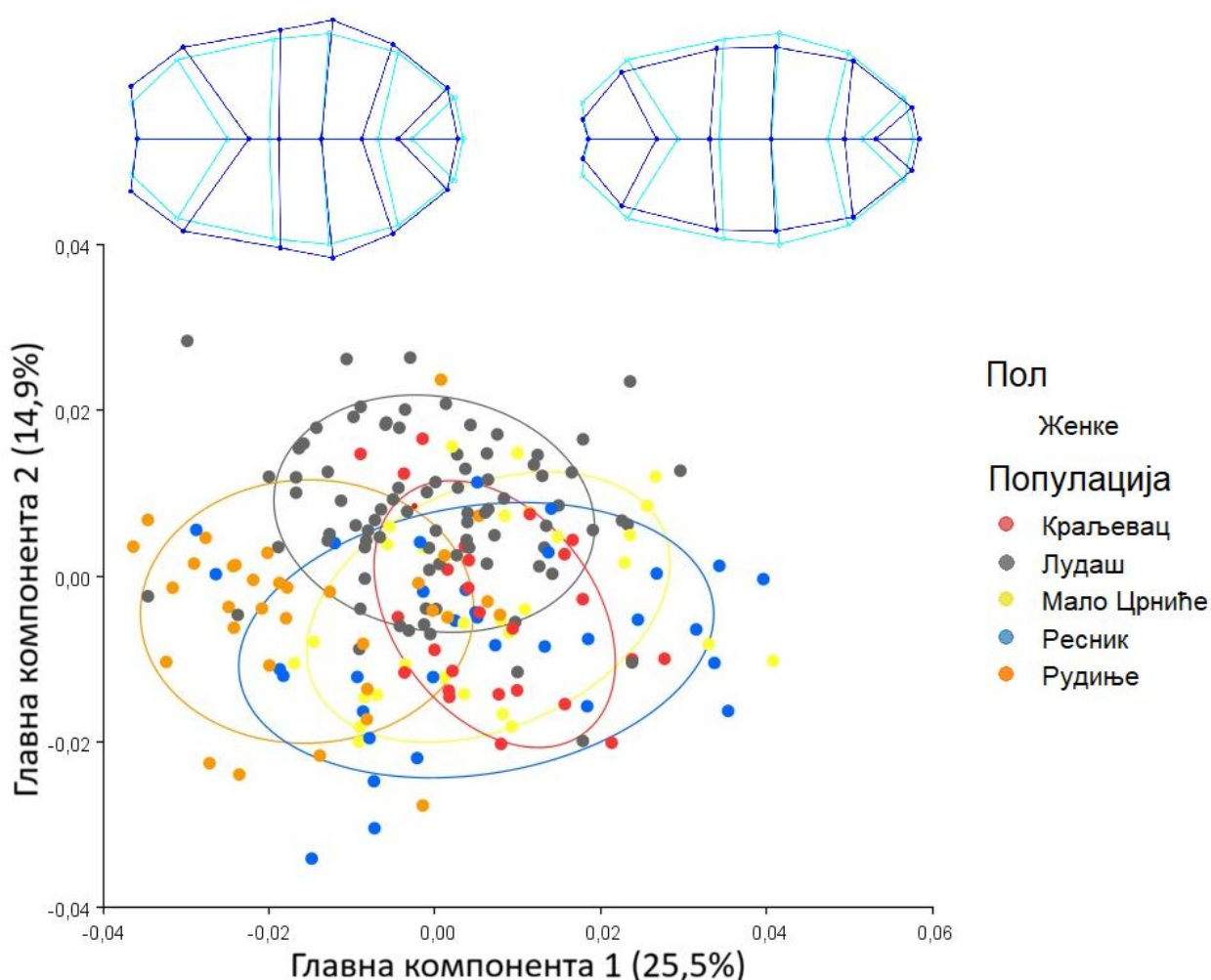
Слика 22. Графички приказ односа облика пластрона женки (црвено) и мужјка (плаво) у морфолошком простору након анализе главних компоненти урађене на варијаблама облика пластрона барске корњаче (*Emys orbicularis*). Елипсе представљају учесталост распореда података при вероватноћи од 90%. Поред тога, дат је и приказ деформација облика на цртежу контура дуж екстремних вредности оса (скала 0,1).

Регресиона анализа облика пластрона показује да полни диморфизам објашњава 21,8% укупне варијансе облика пластрона, при чему је овај ефекат високо статистички значајан ($p < 0,001$).

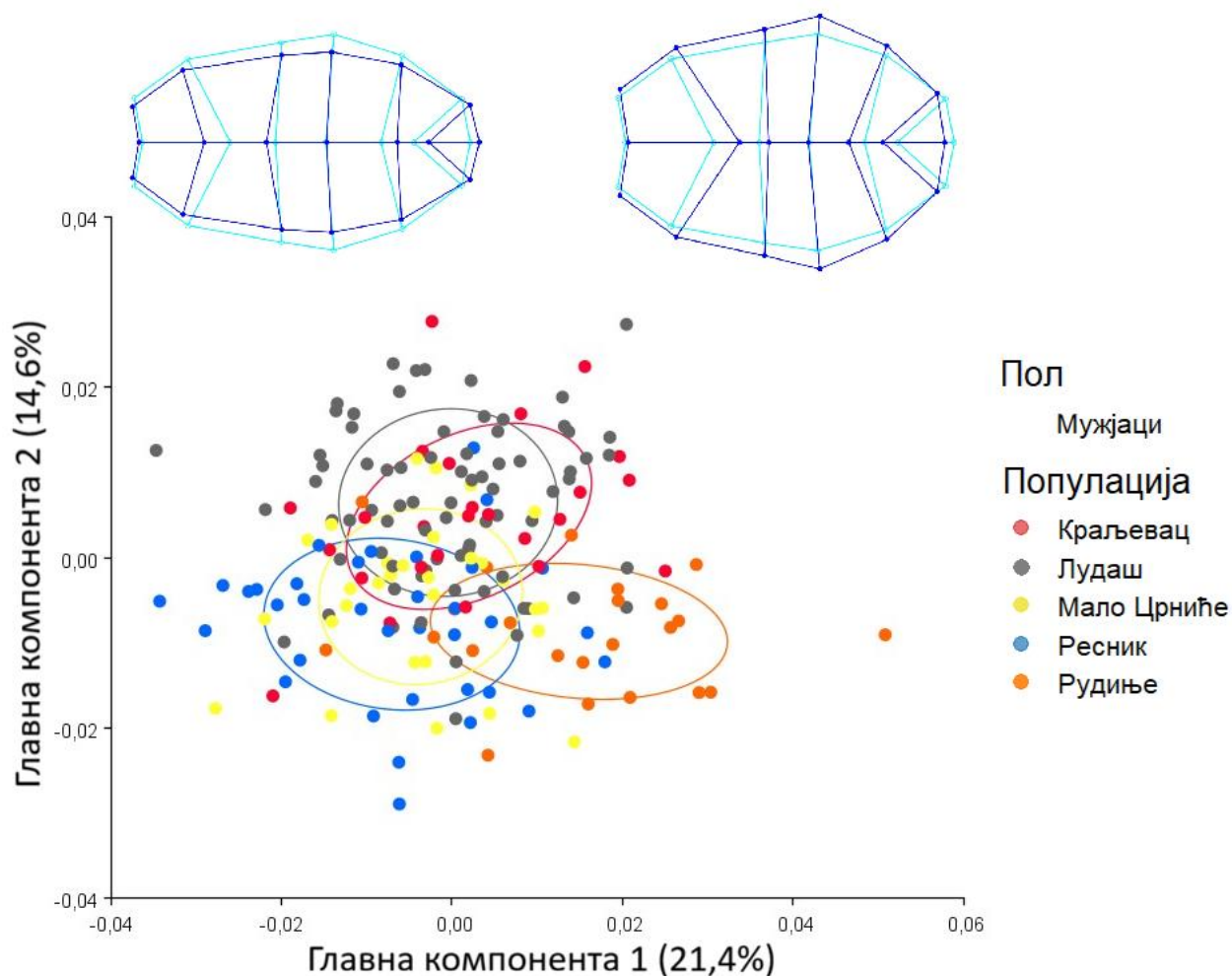
Анализа полног диморфизма по локалитетима показује да су разлике између полова статистички значајне у свим анализираним популацијама ($p < 0,001$), али су различитог интензитета.

Највећа Прокрустова дистанца између полова забележена је у популацији Краљевац (0,041), док је најмањи степен полног диморфизма у облику пластрона утврђен у популацији Рудиње (0,026). Вредности Прокрустова дистанце између полова у осталим популацијама су следеће: Лудаш – 0,034; Мало Црниће – 0,031; Ресник – 0,029.

Када су популационе разлике посматране одвојено по половима, анализа главних компоненти указује на различите обрасце варијације облика код женки и мужјака. Код женки прва главна компонента показује израженије разлике у облику пластрона између популација (слика 23), док су код мужјака ове разлике мање изражене, али и даље уочљиве у морфолошком простору (слика 24). Рудиње је популација са најуочљивијим издвајањем по оси прве главне компоненте за оба пола, а разлике које описују екстремне промене облика у делу осе где су позициониране јединке из ове популације представљају релативно краћи и шири пластрон.



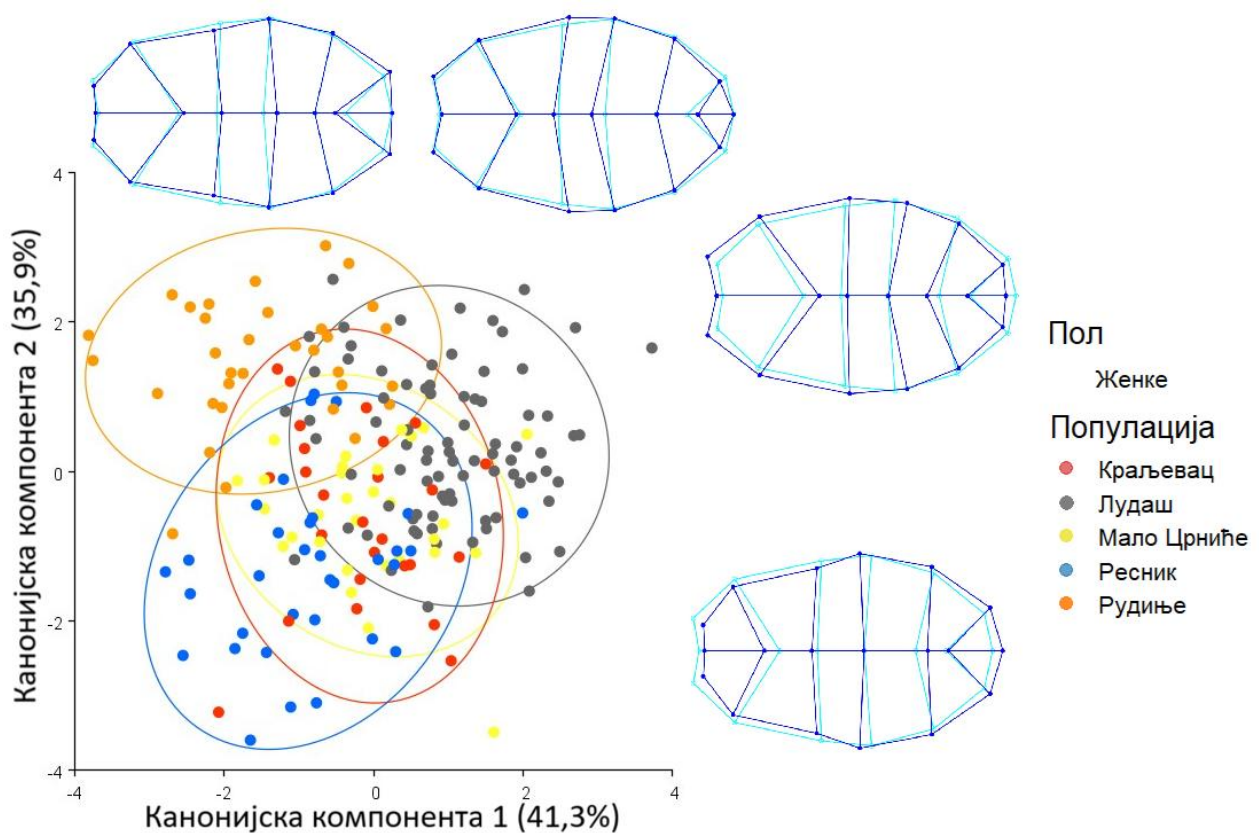
Слика 23. Графички приказ разлика између популација у морфолошком простору након анализе главних компоненти урађене на варијаблама облика пластрона женки барске корњаче (*Emys orbicularis*). Елипсе представљају учесталост распореда података за сваку популацију при вероватноћи од 50%, а дат је и приказ деформација облика на цртежу контура дуж екстремних вредности осе прве главне компоненте (скала 0,1).



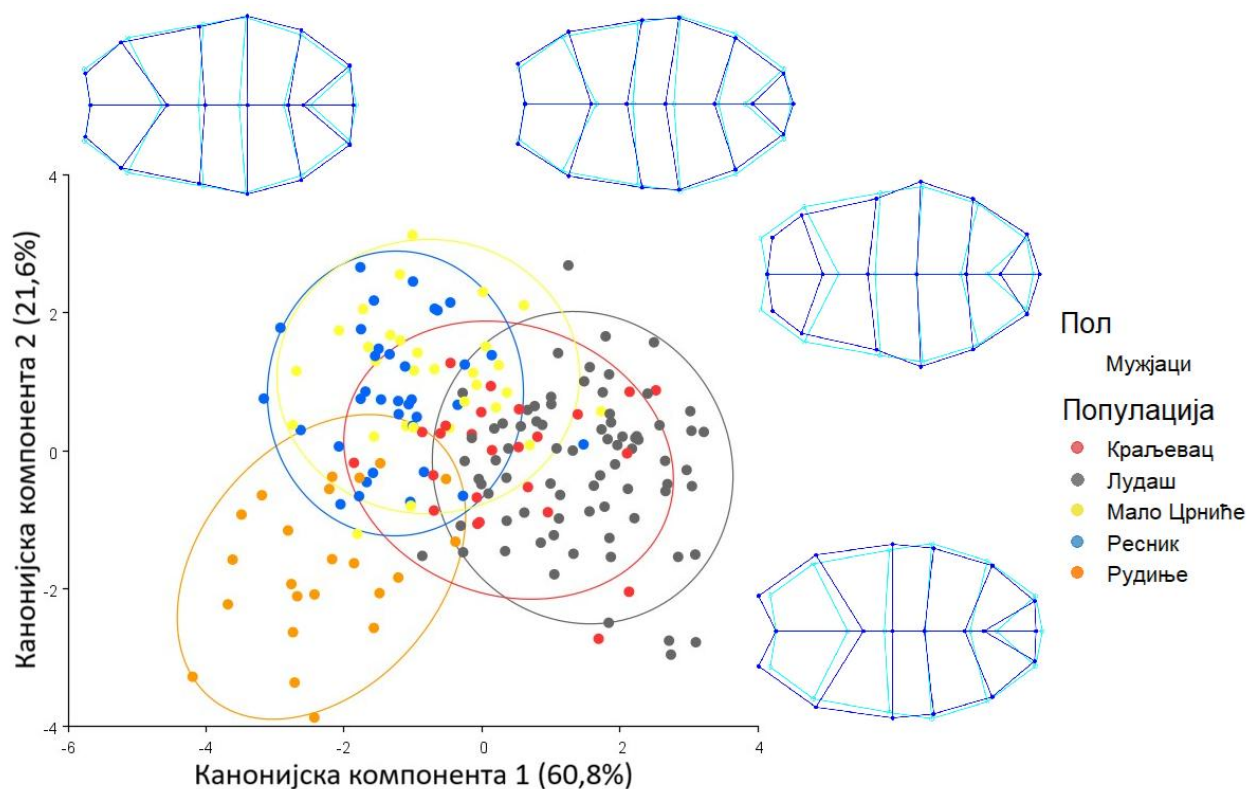
Слика 24. Графички приказ разлика између популација у морфолошком простору након анализе главних компоненти урађене на варијаблама облика пластрона мужјака барске корњаче (*Emys orbicularis*). Елипсе представљају учесталост распореда података за сваку популацију при вероватноћи од 50%, а дат је и приказ деформација облика на цртежу контура дуж екстремних вредности осе прве главне компоненте (скала 0,1).

Регресиона анализа облика и величине центроида показује да је утицај алометрије статистички значајан код оба пола. Код женки, алометрија објашњава 9,2% варијансе облика пластрона ($p < 0,001$), док је код мужјака тај удео 5,3% ($p < 0,001$). Алометријске криве женки и мужјака су паралелне, односно оба пола деле исти образац алометријских промена.

Након уклањања утицаја величине, канонијска дискриминантна анализа спроведена на резидуалним вредностима показује делимично раздвајање популација дуж првих канонијских оса, како код женки (слика 25), тако и код мужјака (слика 26), што указује на то да уочене међупопулационе разлике у облику пластрона нису искључиво последица ефеката величине. Код оба пола, популација са најочљивијим издвајањем је Рудиње, а промене облика пластрона на оси друге канонијске компоненте према којој је издвајање ове популације најочигледније, представљене су кроз релативно краћи пластрон, који одликују релативно шире феморалне и аналне пластралне плоче.



Слика 25. Графички приказ разлика између популација након канонијске дискриминантне анализе урађене на варијаблама облика пластрона женки барске корњаче (*Emys orbicularis*), на резидуалним вредностима регресије за алометрију. Елипсе представљају учесталост распореда података за сваку популацију при вероватноћи од 90%, а приказ деформација облика дуж екстремних вредности осе прве и друге канонијске компоненте представљен је цртежима контура (скала 10).



Слика 26. Графички приказ разлика између популација након канонијске дискриминантне анализе урађене на варијаблима облика пластрона мужјака барске корњаче (*Emys orbicularis*), на резидуалним вредностима регресије за алометрију. Елипсе представљају учесталост распореда података за сваку популацију при вероватноћи од 90%, а приказ деформација облика дуж екстремних вредности осе прве и друге канонијске компоненте представљен је цртежима контура (скала 10).

Резултати пермутационе мултиваријатне анализе варијансе (PERMANOVA) показују статистички значајне разлике у облику пластрона између популација код оба пола барске корњаче. Код женки је ефекат популације високо значајан ($F_{(4, 201)} = 8,3$; $R^2 = 0,14$; $p < 0,001$) и објашњава око 14,2% укупне варијабилности облика пластрона. Преостали део варијабилности приписан је унутарпопулационим разликама. Код мужјака је такође утврђен значајан ефекат популације на варијабилност облика пластрона ($F_{(4, 184)} = 7,4$; $R^2 = 0,14$; $p < 0,001$), при чему објашњава приближно 13,9% укупне варијансе облика. Ови резултати указују на упоредив интензитет међупопулационе морфолошке диференцијације код оба пола.

Накнадна поређења између популација показују да се већина популација међусобно значајно разликује у облику пластрона (табела 12). Најизраженије разлике уочене су када се женке из популације Рудиње упореде са женкама из популација Краљевац и Мало Црниће, док разлике између женки из популације Краљевац у поређењу са женкама из популација Мало Црниће и Ресник нису статистички значајне. Женке из популације Лудаш се значајно разликују у облику пластрона у поређењу са женкама из осталих популација. Вредности ефекта величине за појединачна поређења парова популација указују да интензитет морфолошке диференцијације варира у зависности од конкретног пара популација, али су разлике најизраженије у поређењу са популацијом Рудиње (R^2 : 0,12–0,18).

Табела 12. Резултати парне пермутационе мултиваријатне анализе варијансе (PERMANOVA) који показују разлике у облику пластрона између парова популација барске корњаче (*Emys orbicularis*), за женке. Представљене су F вредности, ефекат величине (R^2) и p вредности. Статистички значајне разлике између парова популација су подебљане.

парови популација	F вредност	R^2	p вредност
Рудиње – Краљевац	12,1	0,18	< 0,01
Рудиње – Лудаш	15,4	0,12	< 0,01
Рудиње – Мало Црниће	11,8	0,16	< 0,01
Рудиње – Ресник	11,2	0,15	< 0,01
Краљевац – Лудаш	6,3	0,05	< 0,01
Краљевац – Мало Црниће	1,2	0,02	0,29
Краљевац – Ресник	1,6	0,03	0,1
Лудаш – Мало Црниће	6,4	0,05	< 0,01
Лудаш – Ресник	10,2	0,08	< 0,01
Мало Црниће – Ресник	2,6	0,04	0,01

Код мужјака је показано да се готово све популације међусобно статистички значајно разликују у облику пластрона (табела 13). Изузетак представља поређење мужјака из популација Краљевац и Лудаш, између којих нису уочене статистички значајне разлике. Највеће вредности ефекта величине забележене су у поређењима која укључују популацију Рудиње (R^2 : 0,13–0,16), што указује на израженију морфолошку специфичност мужјака ове популације у односу на остале.

Табела 13. Резултати парне пермутационе мултиваријатне анализе варијансе (PERMANOVA) који показују разлике у облику пластрона између парова популација барске корњаче (*Emys orbicularis*), за мужјаке. Представљене су F вредности, ефекат величине (R^2) и p вредности. Статистички значајне разлике између парова популација су подебљане.

парови популација	F вредност	R^2	p вредност
Рудиње – Краљевац	7,4	0,14	< 0,01
Рудиње – Лудаш	15	0,13	< 0,01
Рудиње – Мало Црниће	8,8	0,15	< 0,01
Рудиње – Ресник	10,4	0,16	< 0,01
Краљевац – Лудаш	1,3	0,01	0,24
Краљевац – Мало Црниће	3,1	0,06	< 0,01
Краљевац – Ресник	5,8	0,09	< 0,01
Лудаш – Мало Црниће	5,6	0,05	< 0,01
Лудаш – Ресник	10,9	0,09	< 0,01
Мало Црниће – Ресник	3,4	0,06	0,01

5.2. Локомоторне перформансе и антипредаторско понашање

Резултати представљени у овом поглављу објављени су у научном раду:

Maričić, M., Bjelica, V., & Golubović, A. (2026). Self-righting of the European pond turtle varies among populations and is related to body size, muscular strength and body condition. *Journal of Zoology*, 328(4), 369–383. <https://doi.org/10.1111/jzo.70103>

Средње вредности за карактеристике локомоторних перформанси, измерених секвенци антипредаторског понашања, одабраних морфолошких и средински условљених одлика барске корњаче, одвојено по половима, представљене су у табели 14 за женке, а у табели 15 за мужјаке. У погледу телесних димензија и мишићне снаге, популација Мало Црниће се истиче највећим средњим вредностима код оба пола, док популацију Рудиње доследно одликују најниже вредности ових карактеристика. Међутим, релативна дужина врата и главе, као и релативна мишићна снага показују нешто другачије обрасце. На пример, јединке из популације Лудаш се одликују највишим вредностима релативне дужине врата, а јединке из популације Ресник највишим вредностима релативне силине вуче. Просечна клоакална температура и просечне вредности запреминског индекса телесног стања су најниже код популација које су тестиране раније у току године, а то су Ресник и Мало Црниће.

Табела 14. Сажетак квантификованих вредности фенотипских карактеристика репрезентативног узорка женки из пет популација барске корњаче (*Emys orbicularis*) са територије Србије. Представљена је средња вредност $\pm$ стандардна девијација. SCL – праволинијска дужина карапакса [mm]; FI – индекс спљоштености оклопа; NHL – дужина слободног дела врата и главе [mm]; rNHL – релативна дужина врата и главе; vBCI – запремински индекс телесног стања; CLCT – клоакална температура [°C]; MaxPF – максимална сила вуче [N]; rPF – релативна сила вуче; RT – време реакције [s]; LT – време латенције [s]; AT – време активног превртања [s].

женке	Краљевац	Лудаш	Мало Црниће	Ресник	Рудиње
SCL	142 $\pm$ 18,9	142,6 $\pm$ 8,4	153,4 $\pm$ 20,7	135,3 $\pm$ 21,5	116,9 $\pm$ 9
FI	2,2 $\pm$ 0,1	2,2 $\pm$ 0,1	2,3 $\pm$ 0,1	2,2 $\pm$ 0,1	2,2 $\pm$ 0,1
NHL	78,1 $\pm$ 10,2	80,8 $\pm$ 5,2	80,8 $\pm$ 9,5	72,7 $\pm$ 10,8	66,8 $\pm$ 5,8
rNHL	0 $\pm$ 3,5	2,2 $\pm$ 3,6	-2,6 $\pm$ 3	-3 $\pm$ 2,3	-0,7 $\pm$ 3,2
vBCI	1,1 $\pm$ 0,1	1,1 $\pm$ 0,1	1,1 $\pm$ 0,1	1 $\pm$ 0,1	1,1 $\pm$ 0,1
CLCT	26,3 $\pm$ 3,7	26,2 $\pm$ 2,3	22 $\pm$ 3,1	20,5 $\pm$ 3	24 $\pm$ 2,6
MaxPF	10 $\pm$ 3,8	10,3 $\pm$ 2,4	12,7 $\pm$ 4,8	10,3 $\pm$ 4,3	5,6 $\pm$ 1,7
rPF	-0,4 $\pm$ 1,6	-0,3 $\pm$ 2	0,5 $\pm$ 2,7	0,7 $\pm$ 1,6	-1 $\pm$ 1,9
RT	6,7 $\pm$ 6,5	25,1 $\pm$ 30,9	29,3 $\pm$ 37,8	26,6 $\pm$ 29,2	16,4 $\pm$ 24,3
LT	7,7 $\pm$ 9,3	8,9 $\pm$ 12,3	34,3 $\pm$ 41,1	26,6 $\pm$ 23,4	6 $\pm$ 7,5
AT	8,5 $\pm$ 13,9	3,3 $\pm$ 4,9	16 $\pm$ 29,3	13 $\pm$ 14,7	2,5 $\pm$ 2,9

Табела 15. Сажетак квантификованих вредности фенотипских карактеристика репрезентативног узорка мужјака из пет популација барске корњаче (*Emys orbicularis*) са територије Србије. Представљена је средња вредност $\pm$ стандардна девијација. SCL – праволинијска дужина карапакса [mm]; FI – индекс спљоштености оклопа; NHL – дужина слободног дела врата и главе [mm]; rNHL – релативна дужина врата и главе; vBCI – запремински индекс телесног стања; CLCT – клоакална температура [°C]; MaxPF – максимална сила вуче [N]; rPF – релативна сила вуче; RT – време реакције [s]; LT – време латенције [s]; AT – време активног превртања [s].

мужјаци	Краљевац	Лудаш	Мало Црниће	Ресник	Рудиње
SCL	129,6 $\pm$ 8,5	124,9 $\pm$ 8,6	144 $\pm$ 13,8	124,2 $\pm$ 14,5	104,7 $\pm$ 8,7
FI	2,5 $\pm$ 0,1	2,5 $\pm$ 0,1	2,5 $\pm$ 0,1	2,5 $\pm$ 0,1	2,4 $\pm$ 0,1
NHL	73,7 $\pm$ 4,4	72,7 $\pm$ 5,5	77,2 $\pm$ 6,2	68,4 $\pm$ 7,5	62,2 $\pm$ 4,8
rNHL	0,2 $\pm$ 2,6	1,9 $\pm$ 3,7	-2,1 $\pm$ 3,4	-2,2 $\pm$ 2,9	0,4 $\pm$ 3,7
vBCI	1,1 $\pm$ 0,1	1,1 $\pm$ 0,1	1 $\pm$ 0,1	1 $\pm$ 0,1	1,1 $\pm$ 0,1
CLCT	24,7 $\pm$ 3,6	26 $\pm$ 1,8	23,9 $\pm$ 3,4	21,1 $\pm$ 3,1	24,9 $\pm$ 2,1
MaxPF	8,4 $\pm$ 2,4	8,1 $\pm$ 2,3	10,3 $\pm$ 4,1	8,9 $\pm$ 2,6	5 $\pm$ 1,1
rPF	0 $\pm$ 2,1	0,2 $\pm$ 1,9	-0,6 $\pm$ 3	1,1 $\pm$ 1,5	0,3 $\pm$ 1,4
RT	2,1 $\pm$ 2,8	21 $\pm$ 26	9,1 $\pm$ 15,6	7,8 $\pm$ 15,5	10,2 $\pm$ 19,1
LT	4 $\pm$ 4,4	15,8 $\pm$ 24,8	7,5 $\pm$ 8,7	18,5 $\pm$ 24,8	8,4 $\pm$ 8,5
AT	1,9 $\pm$ 1,1	5 $\pm$ 17	8 $\pm$ 13,9	7,5 $\pm$ 20,3	1,5 $\pm$ 0,9

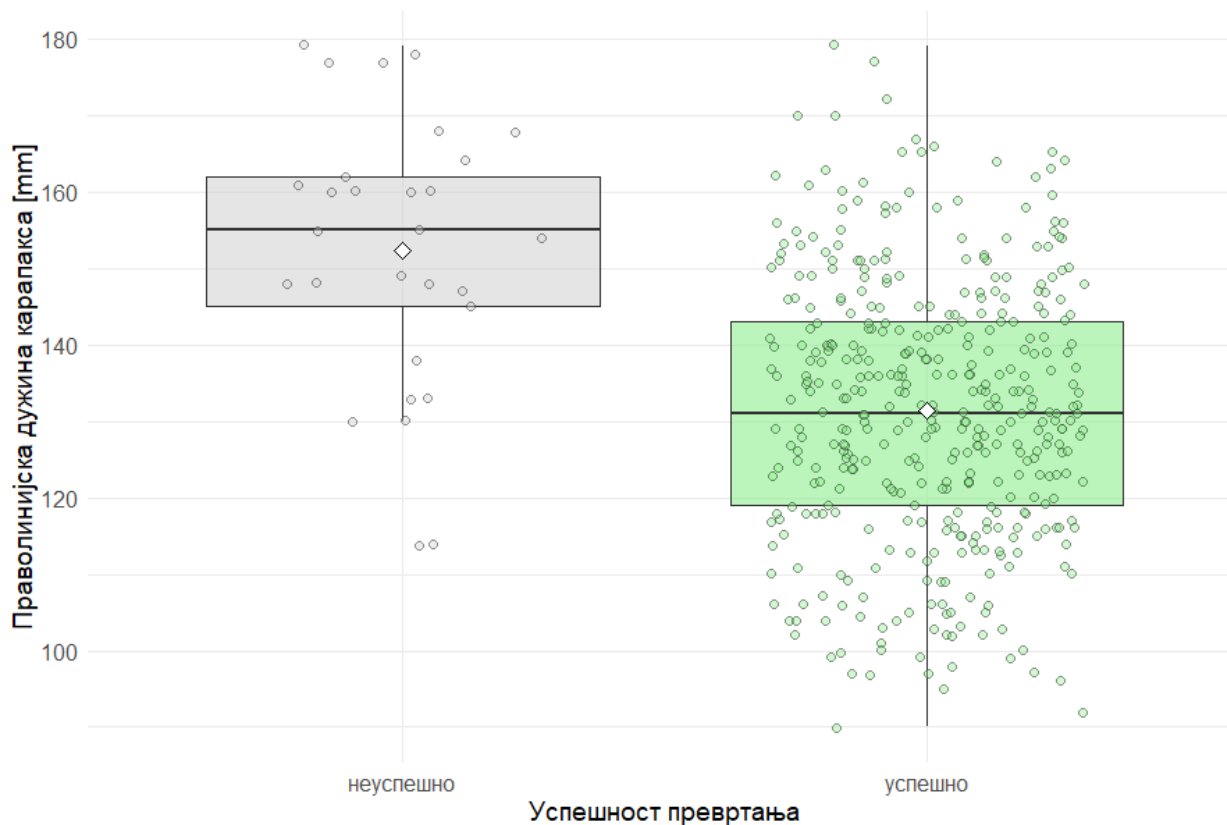
Разлике између популација за све анализиране карактеристике су статистички значајне, а резултати статистичких тестова су представљени у табели 16.

Табела 16. Разлике између популација барске корњаче (*Emys orbicularis*), одвојено по полу, приказане су као резултати ANOVA, Welch-ANOVA или Kruskal-Wallis тестова. SCL – праволинијска дужина карапакса; FI – индекс спљоштености оклопа; NHL – дужина врата и главе; rNHL – релативна дужина врата и главе; vBCI – запремински индекс телесног стања; CLCT – клоакална температура; MaxPF – максимална сила вуче; rPF – релативна сила вуче; RT – време реакције; LT – време латенције; AT – време активног превртања. Статистички значајне *p*-вредности приказане су подебљаним фонтом.

женке	тест	резултат теста	<i>p</i> -вредност	ефекат величине	коригована <i>p</i> -вредност
SCL	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4, 219)} = 76,5$	< 0,001	$r = 0,33$	< 0,001
FI	ANOVA	$F_{(4, 215)} = 9,6$	< 0,001	$\eta^2 = 0,15$	< 0,001
NHL	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4, 211)} = 62,4$	< 0,001	$r = 0,28$	< 0,001
rNHL	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4, 211)} = 68,3$	< 0,001	$r = 0,31$	< 0,001
vBCI	ANOVA	$F_{(4, 216)} = 14,6$	< 0,001	$\eta^2 = 0,21$	< 0,001
CLCT	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4, 215)} = 83,2$	< 0,001	$r = 0,37$	< 0,001
MaxPF	Welch-ANOVA	$F_{(4, 188)} = 40,8$	< 0,001	/	< 0,001
rPF	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4, 188)} = 15,2$	0,004	$r = 0,06$	0,005
RT	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4, 214)} = 13,1$	0,011	$r = 0,04$	0,011
LT	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4, 208)} = 40,7$	< 0,001	$r = 0,18$	< 0,001
AT	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4, 195)} = 47,6$	< 0,001	$r = 0,22$	< 0,001
мушкарци					
SCL	Welch-ANOVA	$F_{(4, 212)} = 53,7$	< 0,001	/	< 0,001
FI	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4, 205)} = 38,4$	< 0,001	$r = 0,17$	< 0,001
NHL	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4, 218)} = 109,8$	< 0,001	$r = 0,32$	< 0,001
rNHL	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4, 208)} = 48,9$	< 0,001	$r = 0,22$	< 0,001
vBCI	ANOVA	$F_{(4, 209)} = 34,5$	< 0,001	$\eta^2 = 0,4$	< 0,001
CLCT	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4, 206)} = 54,7$	< 0,001	$r = 0,25$	< 0,001
MaxPF	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4, 175)} = 53,3$	< 0,001	$r = 0,28$	< 0,001
rPF	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4, 175)} = 20,9$	< 0,001	$r = 0,1$	< 0,001
RT	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4, 206)} = 33,6$	< 0,001	$r = 0,14$	< 0,001
LT	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4, 204)} = 14$	0,007	$r = 0,05$	0,008
AT	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4, 202)} = 36,1$	< 0,001	$r = 0,16$	< 0,001

5.2.1. Успешност превртања

Забележена успешност превртања међу 436 јединки барске корњаче укључених у тест превртања је била веома висока (93,3%); свега 29 јединки није било успешно у самосталном превртању током 180 секунди (слика 27). Поред тога, јединке које нису успеле самостално да се преврну у задатом периоду биле су у просеку знатно крупније, што се огледа у већим средњим вредностима праволинијске дужине карапакса.

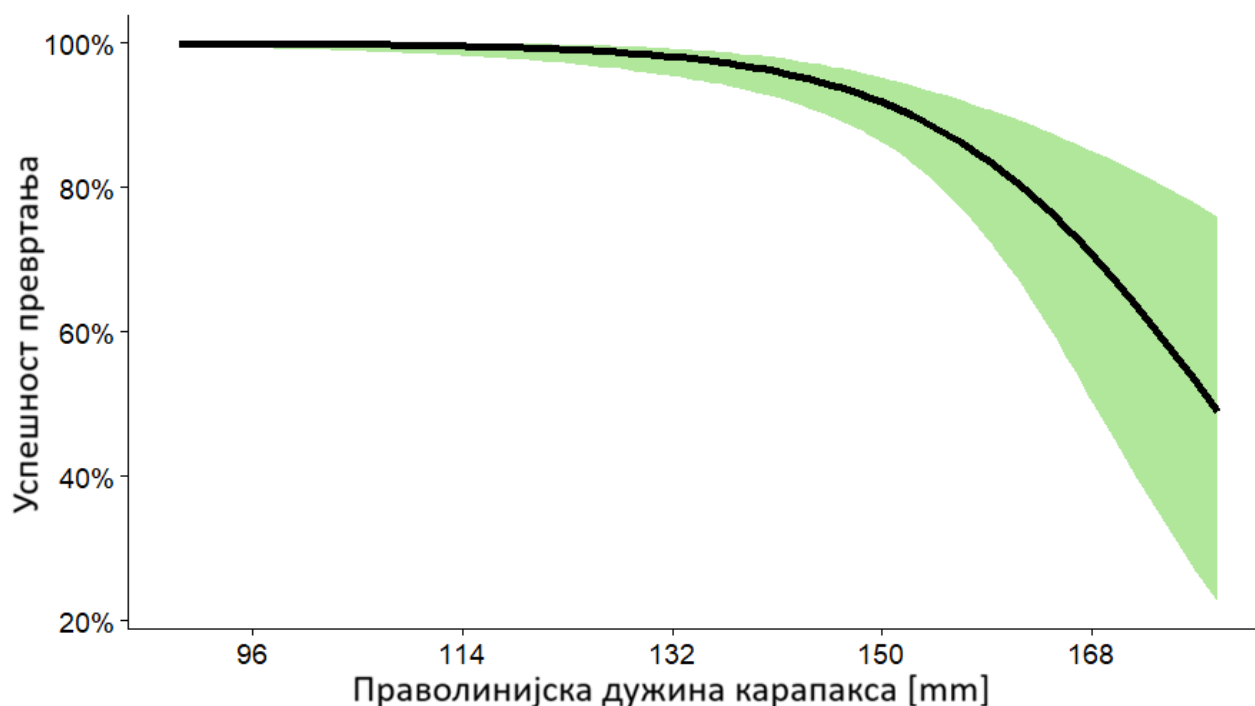


Слика 27. Однос између успешности превртања (за мање од 180 секунди) и праволинијске дужине карапакса код барске корњаче (*Emys orbicularis*). Свака тачка представља тестирану јединку, док бели квадрат представља средњу вредност праволинијске дужине карапакса у оквиру сваке групе (неуспешне и успешне у превртању). Правоугаоници у боји представљају интерквартилни распон између првог и трећег квантила. Хоризонталне црне линије унутар правоугаоника представљају медијану. Средишње вертикалне црне линије се простиру до најудаљенијих вредности које не прелазе 1,5 интерквартилног распона. Подаци су представљени обједињено за полове и све истраживане популације.

Уопштени линеарни модел (GLM) који најприкладније описује податке препознаје величину јединки, представљену кроз праволинијску дужину карапакса, као једину статистички значајну варијаблу која доприноси успешности превртања (табела 17). Одрасле јединке са мањом праволинијском дужином карапакса су успешније у превртању у односу на веће јединке (слика 28). Поред тога, релативна дужина врата и главе, као и релативна сила вуче су препознате као варијабле које остварују позитивну асоцираност са успешношћу превртања. Иако ове асоцираности нису статистички значајне (табела 17), оне упућују на то да су у превртању успешније јединке са већим вредностима релативне дужине врата и главе, као и релативне силе вуче.

Табела 17. Сажетак резултата уопштеног линеарног модела (GLM) успешности превртања барске корњаче (*Emys orbicularis*) за податке са биномијалном расподелом. Представљене су процењене вредности фиксних ефеката (процена), стандардне грешке (SE), 95% интервала поверења (95% CI), z вредности и p вредности. Статистички значајни ефекти су подебљани. SCL – праволинијска дужина карапакса; rNHL – релативна дужина врата и главе; rPF – релативна сила вуче; + – адитивни ефекат; AIC – Акаикеов информациони критеријум (енгл. Akaike information criterion).

дефиниција модела: $RS \sim SCL + rNHL + rPF$					
	процена	SE	95% CI	z вредност	p вредност
(пресек)	3,95	0,46	[3,16; 4,99]	5,55	< 0,001
SCL	-1,53	0,34	[-2,27; -0,92]	-4,51	< 0,001
rNHL	0,5	0,31	[-0,09; 1,14]	1,6	0,11
rPF	0,1	0,22	[-0,33; 0,53]	0,44	0,66
AIC = 118,5; резидуална девијација = 110,5; резидуални степени слободе = 348					



Слика 28. Предикција односа између успешности превртања (за мање од 180 секунди) и праволинијске дужине карапакса барске корњаче (*Emys orbicularis*). Линија предикције је представљена црном бојом, а зелена боја представља 95% интервал поверења.

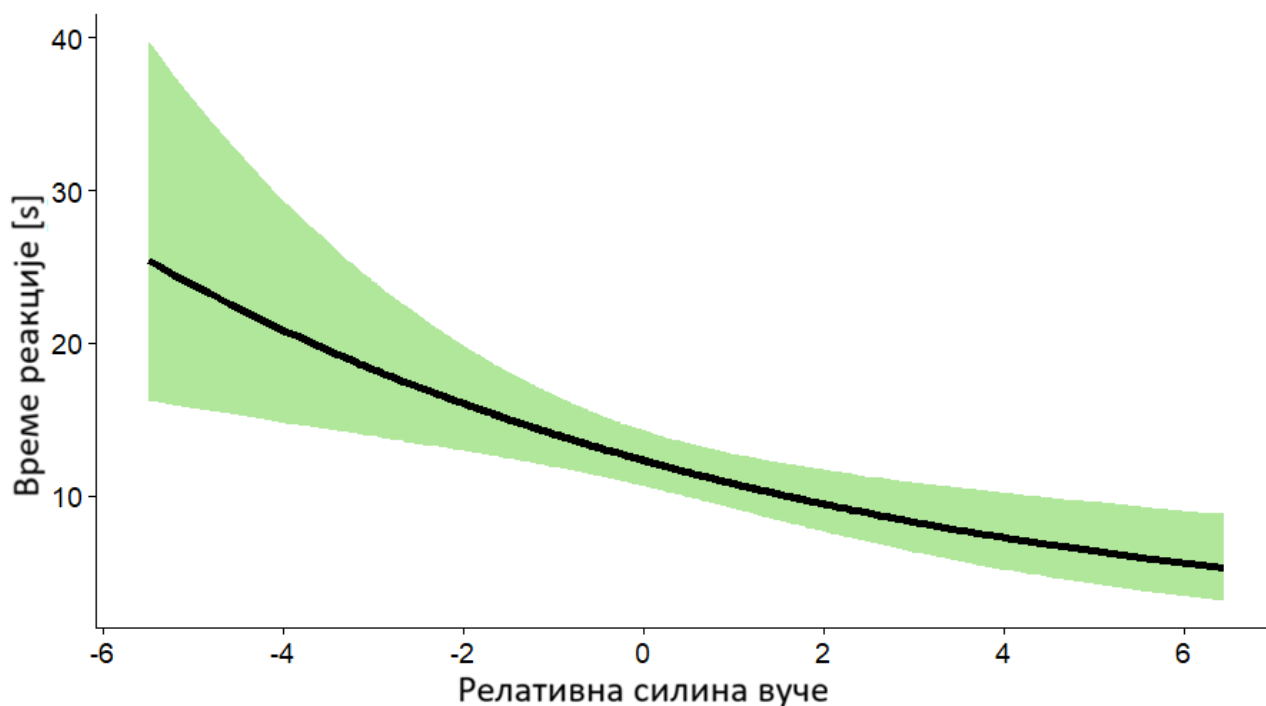
5.2.2. Време реакције

Резултати најприкладнијег уопштеног линеарног модела (GLM) показују да је време реакције статистички значајно другачије код корњача из различитих популација (LRT: $\chi^2_{(4, 343)} = 77,1$; $p < 0,001$), између полова, као и да је асоцирано са релативном силином вуче (табела 18).

Табела 18. Сажетак резултата уопштеног линеарног модела (GLM) за време реакције (RT) током теста превртања барске корњаче (*Emys orbicularis*) за податке са γ расподелом. Представљене процењене вредности фиксних ефеката (процена), стандардне грешке (SE), 95% интервала поверења (95% CI), t вредности и p вредности. Статистички значајни ефекти су подебљани. rPF – релативна силина вуче; vBCI – запремински индекс телесног стања; * – интеракција између фиксних ефеката; + – адитивни ефекат; AIC – Акаикеов информациони критеријум (енгл. Akaike information criterion).

дефиниција модела: $RT \sim \text{пол} * vBCI + \text{популација} + rPF$					
	процена	SE	95% CI	t вредност	p вредност
(пресек)	1,64	0,22	[1,25; 2,08]	7,46	< 0,001
пол (мужјаци)	-0,68	0,15	[-0,98; -0,37]	-4,47	< 0,001
Лудах	1,59	0,24	[1,09; 2,05]	6,59	< 0,001
Мало Црниће	1,17	0,29	[0,6; 1,74]	4	< 0,001
Ресник	1,54	0,29	[0,97; 2,09]	5,38	< 0,001
Рудиње	0,89	0,28	[0,33; 1,44]	3,19	< 0,001
rPF	-0,26	0,08	[-0,41; -0,12]	-3,38	< 0,001
vBCI	-0,06	0,12	[-0,28; 0,16]	-0,5	0,62
пол (мужјаци) * vBCI	0,3	1,16	[0,02; 0,57]	1,9	0,06
AIC = 2457,6; резидуална девијација = 590,9; резидуални степени слободе = 343					

Предикције уопштеног линеарног модела (GLM) показују да женке дуже чекају до прве реакције након симулираног напада предатора, у поређењу са мужјацима. Јединке из популације Краљевац проводе најмање времена, а јединке из популације Лудаш највише времена скривајући се унутар оклопа пре прве видљиве реакције, у поређењу са јединкама из осталих популација. Релативна сила вуче је варијабла која остварује негативну асоцираност са временом реакције (слика 29), што упућује на то да јединке са већим вредностима силе вуче, односно мишићне снаге, релативно у односу на праволинијску дужину карапакса, проводе мање времена кријући се у оклопу након симулираног напада предатора.



Слика 29. Предикција односа између времена реакције и релативне силе вуче (мишићне снаге екстремитета) барске корњаче (*Emys orbicularis*). Линија предикције је представљена црном бојом, а зелена боја представља 95% интервал поверења.

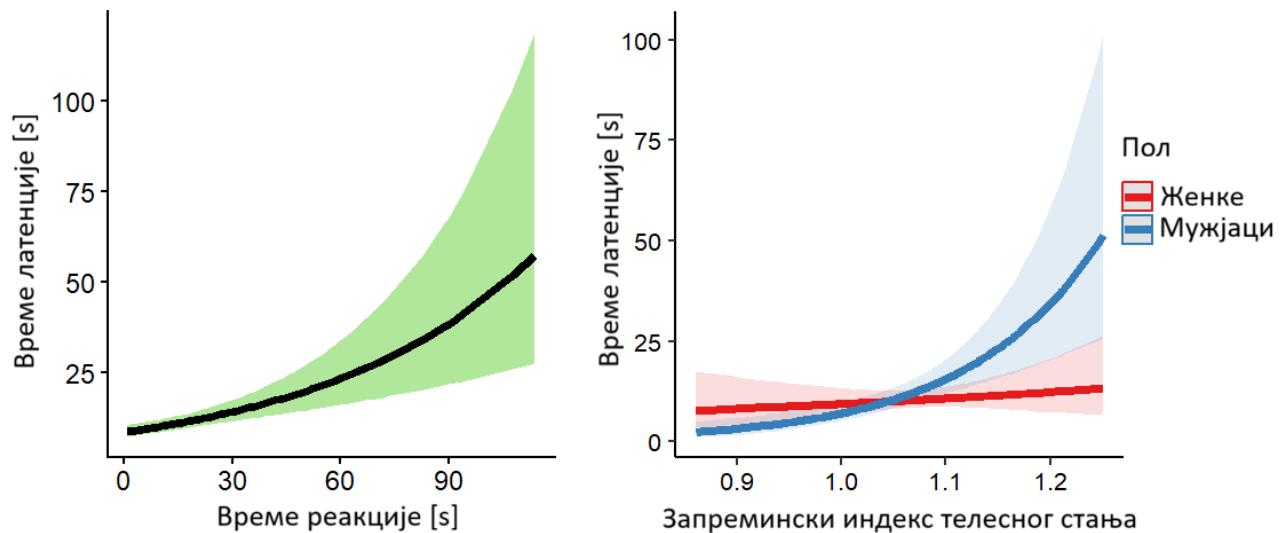
5.2.3. Време латенције

Најприкладнији уопштени линеарни модел (GLM) показује статистички значајну повезаност времена латенције са временом реакције, популацијом (LRT: $\chi^2_{(4, 340)} = 105,9$; $p < 0,001$), интеракцијом између запреминског индекса телесног стања и пола, као и интеракцијом између запреминског индекса телесног стања и популације (табела 19).

Табела 19. Сажетак резултата уопштеног линеарног модела (GLM) времена латенције (LT) током теста превртања барске корњаче (*Emys orbicularis*) за податке са γ расподелом. Представљене су процењене вредности фиксних ефеката (процена), стандардне грешке (SE), 95% интервала поверења (95% CI), t вредности и p вредности. Статистички значајни ефекти су подебљани. RT – време реакције; vBCI – запремински индекс телесног стања; * – интеракција између фиксних ефеката; + – адитивни ефекат; AIC – Акаикеов информациони критеријум (енгл. Akaike information criterion).

дефиниција модела: LT ~ пол * vBCI + популација * vBCI + RT					
	процена	SE	95% CI	t вредност	p вредност
(пресек)	1,64	0,22	[1,24; 2,09]	7,54	< 0,001
пол (мужјаци)	0,14	0,15	[-0,16; 0,44]	0,92	0,36
Лудаш	0,37	0,25	[-0,13; 0,85]	1,47	0,14
Мало Црниће	1,61	0,31	[1,02; 2,22]	5,26	< 0,001
Ресник	1,52	0,3	[0,93; 2,11]	5,07	< 0,001
Рудиње	0,24	0,27	[-0,3; 0,76]	0,89	0,38
RT	0,35	0,08	[0,18; 0,54]	4,58	< 0,001
vBCI	0,4	0,27	[-0,1; 0,91]	1,5	0,14
пол (мужјаци) * vBCI	0,42	0,15	[0,14; 0,69]	2,75	0,006
vBCI * Лудаш	-0,34	0,3	[-0,9; 0,22]	-1,14	0,26
vBCI * Мало Црниће	-0,09	0,33	[-0,72; 0,53]	-0,28	0,78
vBCI * Ресник	-0,32	0,32	[-0,93; 0,28]	-1,02	0,31
vBCI * Рудиње	-0,69	0,33	[-1,3; -0,08]	-2,11	0,04
AIC = 2372,3; резидуална девијација = 431,4; резидуални степени слободе = 336					

Позитивна асоцираност између времена латенције и времена реакције упућује на то да јединке које мање времена проводе кријући се унутар оклопа непосредно након симулираног напада предатора, такође раније започињу процес активног превртања након осматрања околине (слика 30, лево). Мужјаци са већим вредностима запреминског индекса телесног стања проводе више времена осматрајући околину пре започињања превртања, док је време латенције код женки независно од индекса телесног стања (слика 30, десно). Јединке из популација Мало Црниће и Ресник одликује најдуже време латенције, које показује позитивну асоцираност са запреминским индексом телесног стања.



Слика 30. Предикција односа између времена латенције и времена реакције (лево) и разлике у предикцијама времена латенције код женки и мужјака на основу запреминског индекса телесног стања (десно) барске корњаче (*Emys orbicularis*). Линија предикције је представљена црном, црвеном, односно плавом бојом, а 95% интервали поверења су представљени светлим нијансама зелене, црвене, односно плаве боје.

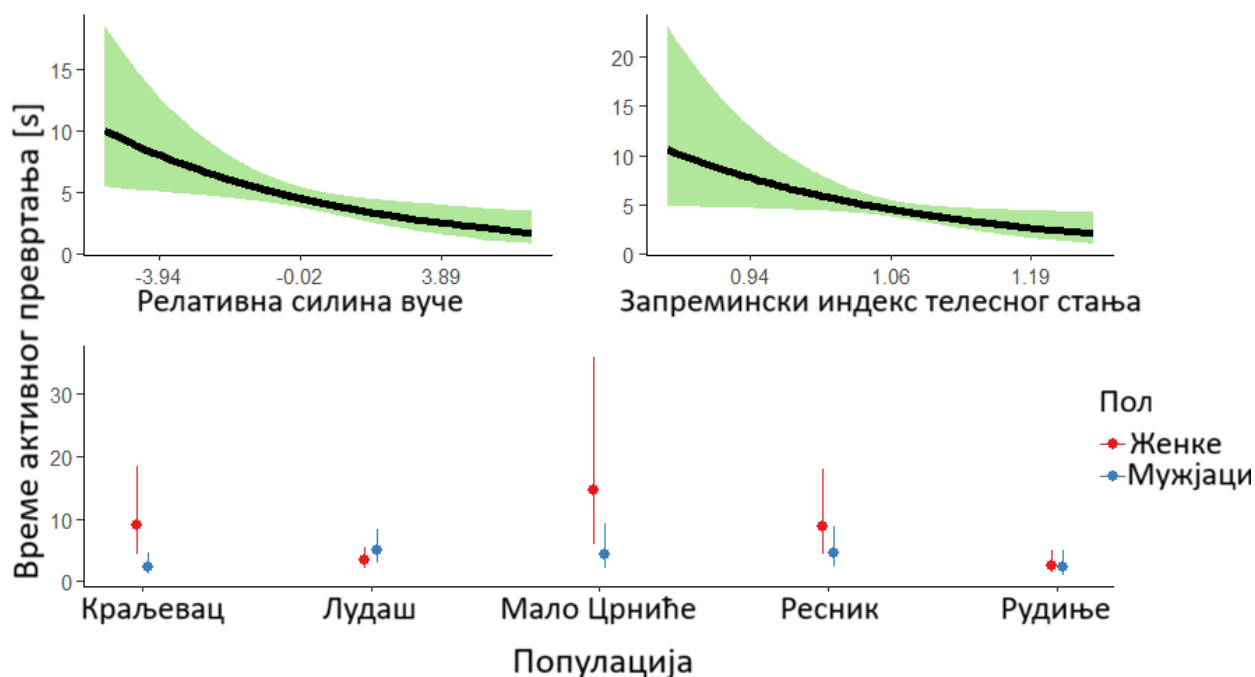
5.2.4. Време активног превртања

Резултати најприкладнијег уопштеног линеарног модела (GLM) показују да на време активног превртања статистички значајно утичу релативна сила вуче, запремински индекс телесног стања, пол, популација, као и интеракција између пола и популације (табела 20).

Табела 20. Сажетак резултата уопштеног линеарног модела (GLM) времена активног превртања (АТ) током теста превртања барске корњаче (*Emys orbicularis*) за податке са γ расподелом. Представљене су процењене вредности фиксних ефеката (процена), стандардне грешке (SE), 95% интервала поверења (95% CI), t вредности и p вредности. Статистички значајни ефекти су подебљани. SCL – праволинијска дужина карапакса; vBCI – запремински индекс телесног стања; rNHL – релативна дужина врата и главе; RT – време реакције; LT – време латенције; rPF – релативна сила вуче; * – интеракција између фиксних ефеката; + – адитивни ефекат. AIC – Акаикеов информациони критеријум (енгл. Akaike information criterion).

дефиниција модела: $AT \sim \text{пол} * \text{популација} + \text{SCL} + \text{vBCI} + \text{rNHL} + \text{RT} + \text{LT} + \text{rPF}$					
	процена	SE	95% CI	t вредност	p вредност
(пресек)	2,21	0,36	[1,57; 3]	6,1	< 0,001
пол (мужјаци)	-1,38	0,5	[-2,39; -0,36]	-2,73	0,007
Лудаш	-1	0,42	[-1,87; -0,23]	-2,41	0,02
Мало Црниће	0,49	0,57	[-0,61; 1,65]	0,85	0,39
Ресник	-0,04	0,52	[-1,14; 1,04]	-0,08	0,94
Рудиње	-1,23	0,5	[-2,21; -0,29]	-2,49	0,01
SCL	0,14	0,13	[-0,1; 0,39]	1,11	0,27
vBCI	-0,26	0,12	[-0,52; -0,003]	-2,19	0,03
rNHL	-0,07	0,12	[-0,33; 0,18]	-0,63	0,53
RT	0,14	0,1	[-0,1; 0,4]	1,34	0,18
LT	0,15	0,11	[-0,07; 0,41]	1,44	0,15
rPF	-0,29	0,11	[-0,5; -0,07]	-2,74	0,007
пол (мужјаци) * Лудаш	1,81	0,59	[0,6; 3,01]	3,05	0,002
пол (мужјаци) * Мало Црниће	0,14	0,75	[-1,38; 1,62]	0,19	0,85
пол (мужјаци) * Ресник	0,72	0,67	[- 0,64; 2,07]	1,08	0,28
пол (мужјаци) * Рудиње	1,25	0,68	[- 0,11; 2,63]	1,83	0,06
AIC = 1694,2; резидуална девијација = 372,7; резидуални степени слободe = 317					

Јединке које примењују релативно веће силине вуче, као и јединке са већим вредностима запреминског индекса телесног стања, брже се успешно самостално преврћу, тј. враћају тело у нормалан положај (слика 31, горе). Уопштено, мужјаци се успешно преврћу брже од женки. Међутим, ове разлике су нарочито изражене у популацијама Краљевац, Мало Црниће и Ресник, у којима се мужјаци значајно брже преврћу у односу женке, док се у популацијама Лудаш и Рудиње јединке оба пола преврћу сличном брзином (слика 31, доле). Клоакална температура се није показала као фактор који статистички значајно утиче на време активног превртања барске корњаче ни у једном од конкурентских модела (прилог 4).



Слика 31. Предикције односа између времена активног превртања и релативне силине вуче (горе лево), као и времена активног превртања и запреминског индекса телесног стања (горе десно) барске корњаче (*Emys orbicularis*). Доња слика приказује разлике у предикцијама времена активног превртања код женки и мужјака у различитим популацијама из Србије. Линеје предикције су представљене црном, а 95% интервали поверења зеленом бојом (горње слике). Средње вредности времена активног превртања су представљене тачком одговарајуће боје, а 95% интервали поверења су представљени усправним линијама које пролазе кроз сваку тачку (доња слика).

5.3. Мастикаторне перформансе

Резултати представљени у овом поглављу објављени су у научном раду:

Maričić, M., Bjelica, V., & Golubović, A. (2025). Bite force variation in the European pond turtle: role of morphology, strength, body condition and population of origin. *Zoology*, 172, 126296. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2025.126296>

Резултати најприкладнијег уопштеног линеарног модела (GLM) показују статистички значајну асоцираност силине угриза са популацијом ($LRT: \chi^2_{(4, 204)} = 13,8; p < 0,001$), максималном силином вуче и запреминским индексом телесног стања (табела 21). Јединке из популације Ресник су показале највише, а јединке из популације Лудах најниже измерене и предвиђене вредности силине угриза. Силина угриза је показала значајну позитивну асоцираност са максималном силином вуче (мишићном снагом) и упућује на то да снажније јединке испољавају и већу силину угриза. Такође, позитивна асоцираност силине угриза и запреминског индекса телесног стања сугерише да корњаче у бољем телесном стању гризу јаче.

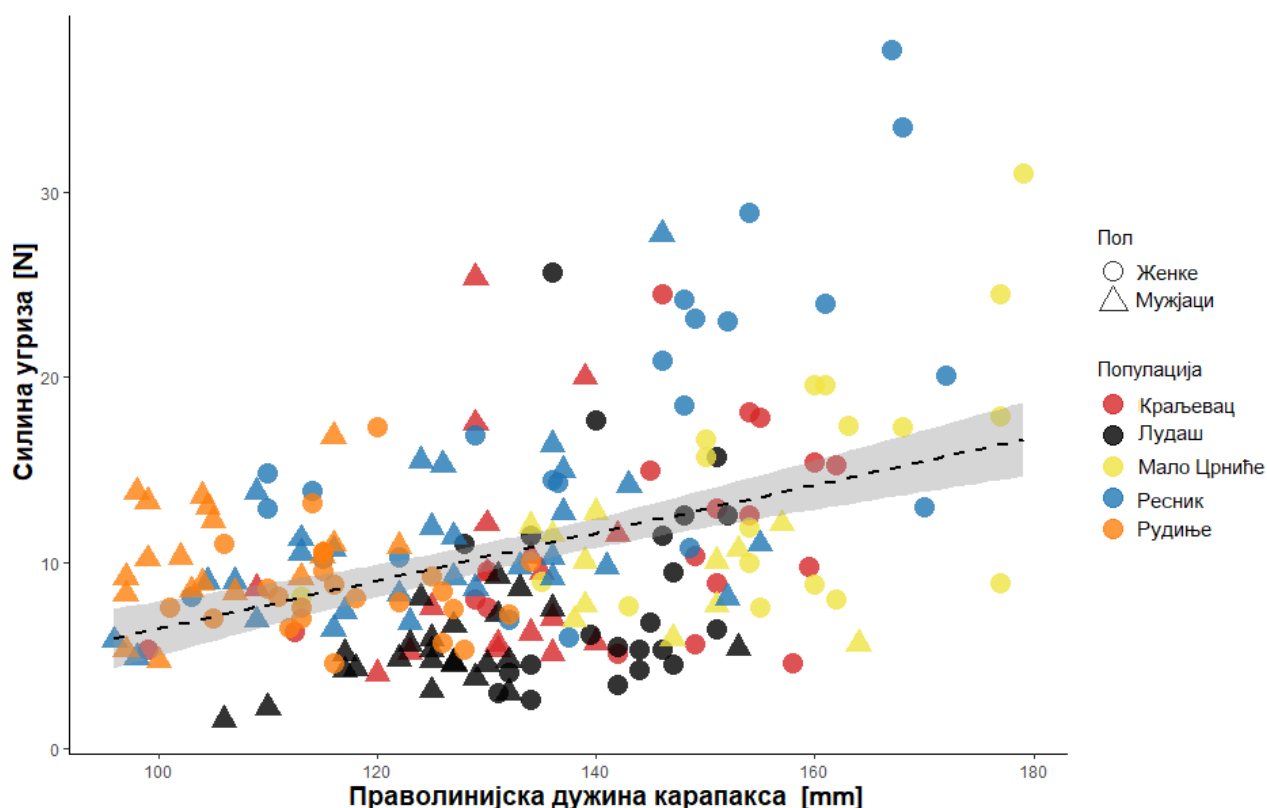
Табела 21. Сажетак резултата најприкладнијег уопштеног линеарног модела (GLM) силине угриза барске корњаче (*Emys orbicularis*) за податке са γ расподелом. Представљене су процењене вредности ефеката (процена), стандардне грешке (SE), t вредности и p вредности. Статистички значајни ефекти су подебљани. НН – висина главе; MaxPF – максимална силина вуче; vBCI – запремински индекс телесног стања; AIC – Акаикеов информациони критеријум.

дефиниција модела: $BF \sim \text{НН} + \text{популација} + \text{PF} + \text{пол} + \text{vBCI}$				
	процена	SE	t вредност	p вредност
(пресек)	-0,17	0,69	-0,25	0,8
НН	0,04	0,02	1,9	0,06
Лудах	-0,43	0,09	-4,56	< 0,001
Мало Црниће	0,07	0,11	0,62	0,54
Ресник	0,38	0,1	3,83	< 0,001
Рудиње	0,26	0,11	2,47	0,01
MaxPF	0,05	0,01	3,91	< 0,001
пол (мушјаци)	-0,11	0,06	-1,71	0,09
vBCI	1,15	0,57	2	0,05
AIC = 1151; резидуална девијација = 31,5; резидуални степени слободе = 200				

Уколико се узму у обзир сви конкурентски уопштени линеарни модели (GLM) са вредностима $\Delta AIC_c < 2$, у резултатима свих седам модела се увиђа да су статистички значајни фактори који доприносе варијабилности силине угриза: популација, максимална силина вуче

и запремински индекс телесног стања (прилог 5). Уз то, два модела као додатни фактор који доприноси варијабилности силине угриза истичу значај висине главе, а један модел додатно истиче значајан допринос праволинијске дужине карапакса (прилог 5). Клоакална температура се не појављује као статистички значајна варијабла која утиче на испољену силу угриза ни у једном конкурентском моделу (прилог 5).

Позитивна асоцираност између силине угриза и висине главе, односно праволинијске дужине карапакса, указује на то да јединке са већим димензијама главе, односно веће јединке (слика 32), имају снажнији угриз приликом тестирања.



Слика 32. Асоцираност праволинијске дужине карапакса и силине угриза барске корњаче (*Emys orbicularis*). Уклопљена линија тренда (испрекидана црна линија); интервал поверења (сиво поље око линије тренда).

Од укупног броја тестираних корњача, 55% је било мотивисано да активно гризе мерни уређај приликом тестирања. Проценат мотивисаних јединки по популацијама је следећи: Краљевац – 73,1%; Лудаš – 29,9%; Мало Црниће – 58%; Ресник – 78,3%; и Рудиње – 72,7%.

У директном поређењу између полова, резултати Вилкоксоновог теста су показали да женке испољавају значајно веће вредности силине угриза ($W = 3715,5$; $p = 0,004$), што је очекивано јер су уопштено веће од мужјака и по димензијама тела (нпр. праволинијска дужина карапакса: $W = 7699,5$; $p < 0,001$) и по димензијама главе (нпр. висина главе: $W = 7578,5$; $p < 0,001$), што је у складу са обрасцем полног диморфизма код барске корњаче. Праволинијска дужина карапакса је највећа код јединки из популације Мало Црниће, а најмања код јединки из популације Рудиње. Остале морфолошке особине прате сличне популационо специфичне

обрасце (табела 22). Пирсонова корелација је показала позитивну асоцираност силине угриза са праволинијском дужином карапакса ($r_{(207)} = 0,43$; $p < 0,001$), као и висином главе ($r_{(207)} = 0,44$; $p < 0,001$), али и јаку позитивну корелацију између праволинијске дужине карапакса и висине главе међусобно ($r_{(207)} = 0,84$; $p < 0,001$).

Табела 22. Сажетак квантификованих вредности фенотипских карактеристика репрезентативног узорка из пет популација барске корњаче (*Emys orbicularis*), по половима. Представљена је средња вредност $\pm$ стандардна девијација. Унутарполне разлике између популација су представљене резултатима ANOVA или Крушкар-Валисовог теста, при чему *** представља статистичку значајност $p < 0,001$. BF – сила угриза [N]; MaxPF – максимална сила вуче [N]; SCL – праволинијска дужина карапакса [mm]; vBCI – запремински индекс телесног стања; LJI – дужина доње вилице [mm]; HL – дужина главе [mm]; HH – висина главе [mm]; HW – ширина главе [mm]; HV – запремина главе [cm³].

женке	Краљевац	Лудаш	Мало Црниће	Ресник	Рудиње	ANOVA / Kruskal-Wallis
BF	11,2 $\pm$ 5,4	8,6 $\pm$ 5,8	14,4 $\pm$ 6,7	17,7 $\pm$ 8,3	8,7 $\pm$ 22,7	$\chi^2_{(4, 101)} = 29$ ***
MaxPF	10,6 $\pm$ 3,2	10,7 $\pm$ 2,6	13,9 $\pm$ 4,9	10,9 $\pm$ 4,3	5,9 $\pm$ 1,7	$\chi^2_{(4, 101)} = 40,4$ ***
SCL	144 $\pm$ 16,9	142 $\pm$ 7,1	158 $\pm$ 16,5	140 $\pm$ 20,8	118 $\pm$ 8,5	$\chi^2_{(4, 101)} = 47,7$ ***
vBCI	1,1 $\pm$ 0,1	1,1 $\pm$ 0,1	1,1 $\pm$ 0,1	1 $\pm$ 0,1	1,1 $\pm$ 0,1	$F_{(4, 101)} = 5,0$ ***
LJI	27,8 $\pm$ 3,4	26,9 $\pm$ 2	28,8 $\pm$ 2,2	26,6 $\pm$ 3,8	23,8 $\pm$ 1,7	$\chi^2_{(4, 101)} = 29,5$ ***
HL	25 $\pm$ 2,3	24,2 $\pm$ 1,5	26,3 $\pm$ 2,6	24,1 $\pm$ 3	21,5 $\pm$ 1,1	$\chi^2_{(4, 101)} = 39,8$ ***
HH	18,9 $\pm$ 2	18,7 $\pm$ 1,2	19,4 $\pm$ 1,2	18,2 $\pm$ 3,1	16,4 $\pm$ 1,1	$\chi^2_{(4, 101)} = 35,9$ ***
HW	26,2 $\pm$ 2,9	24,7 $\pm$ 1,3	26,1 $\pm$ 2,1	24,4 $\pm$ 3,1	21,8 $\pm$ 1,5	$\chi^2_{(4, 101)} = 39,9$ ***
HV	6,7 $\pm$ 1,7	5,9 $\pm$ 0,8	7 $\pm$ 1,5	5,8 $\pm$ 2,2	4,1 $\pm$ 0,7	$\chi^2_{(4, 101)} = 39,6$ ***
мушјаци	Краљевац	Лудаш	Мало Црниће	Ресник	Рудиње	ANOVA / Kruskal-Wallis
BF	9,8 $\pm$ 5,8	5,2 $\pm$ 1,9	9,4 $\pm$ 2,5	10,9 $\pm$ 4,4	10,4 $\pm$ 3	$\chi^2_{(4, 98)} = 38,4$ ***
MaxPF	9,3 $\pm$ 2,4	8,8 $\pm$ 2,7	9,4 $\pm$ 2	9 $\pm$ 2,7	5 $\pm$ 1,2	$F_{(4, 98)} = 11,9$ ***
SCL	131 $\pm$ 7,9	126 $\pm$ 9,2	146 $\pm$ 9,5	125 $\pm$ 15,2	105 $\pm$ 7,6	$F_{(4, 98)} = 27,5$ ***
vBCI	1,1 $\pm$ 0,1	1,1 $\pm$ 0	1 $\pm$ 0	1 $\pm$ 0,1	1,1 $\pm$ 0,1	$\chi^2_{(4, 98)} = 44,3$ ***
LJI	26,3 $\pm$ 1,7	25,3 $\pm$ 2,2	28,4 $\pm$ 1,5	24,5 $\pm$ 2,7	22,3 $\pm$ 1,6	$\chi^2_{(4, 98)} = 40,2$ ***
HL	24 $\pm$ 1,6	22,9 $\pm$ 1,4	24,1 $\pm$ 1,5	22,5 $\pm$ 2,3	20,8 $\pm$ 1,5	$F_{(4, 98)} = 9,9$ ***
HH	17,8 $\pm$ 1,1	17,4 $\pm$ 1,3	18,3 $\pm$ 1,5	16,5 $\pm$ 1,6	15,4 $\pm$ 0,7	$F_{(4, 98)} = 13,1$ ***
HW	24,1 $\pm$ 1	23,3 $\pm$ 1,6	24,6 $\pm$ 1,9	22,3 $\pm$ 2,5	20,4 $\pm$ 1,5	$F_{(4, 98)} = 12,2$ ***
HV	5,5 $\pm$ 1,7	4,9 $\pm$ 0,9	5,7 $\pm$ 1,1	4,5 $\pm$ 1,4	3,5 $\pm$ 0,6	$\chi^2_{(4, 98)} = 36,8$ ***

6. ДИСКУСИЈА

У овој дисертацији је кроз интегративни функцијско-морфолошки приступ испитана варијабилност морфолошких одлика, локомоторних и мастикаторних перформанси барске корњаче, како би се утврдили кључни фенотипски и еколошки фактори који обликују ову варијабилност. Сви делови ове дисертације су обухваћени оквирима функцијске морфологије (Arnold, 1983). У овим оквирима, основна премиса је да морфолошке карактеристике које утичу на извођење еколошки значајних перформанси последично обликују адаптивну вредност, а резултати ове дисертације управо описују узрочно-последичне односе између морфологије и перформанси. Уз то, резултати јасно упућују на значај локалних еколошких услова и карактеристика станишта у обликовању морфолошких и функцијских одлика у популацијама барске корњаче.

6.1. Морфолошка варијабилност величине тела и облика пластрона

6.1.1. Полни диморфизам

Међу морфолошким обрасцима који су детаљно анализирани применом традиционалне морфометрије, полни диморфизам у величини тела се истиче као значајан образац, потврђен код великог броја врста корњача (нпр. Berry и Shine, 1980; Gibbons и Lovich, 1990). Правац и интензитет полног диморфизма у величини могу бити у вези са типом станишта, начином живота и репродуктивним карактеристикама врсте (Agha и сар., 2018). Код акватичних врста корњача, мужјаци су по правилу мањи пол (Berry и Shine, 1980; Agha и сар., 2018).

Резултати анализа традиционалне морфометрије потврђују да у укупном узорку барске корњаче из Србије постоји изражен полни диморфизам у величини тела, при чему су женке крупнији пол, што је показано и униваријатним и мултиваријатним статистичким методама. Овај образац је конзистентан са налазима великог броја студија које су забележиле полни диморфизам у величини широм распрострањења ове врсте (нпр. Zuffi и Gariboldi, 1995; Zuffi и сар., 1999, 2006; Mitrus и Zemanek, 2004; Kaviani и Rahimibashar, 2015; Joos и сар., 2017; Seidel и Ernst, 2017). Мужјаци барске корњаче раније достижу полну зрелост у односу на женке, након чега долази до повећања улагања у репродукцију, што утиче на знатно успоравање раста и резултира мањом величином тела одраслих јединки (Cheylan и Poitevin, 1998). Еволуциони механизам који потенцијално доводи до овог типа полног диморфизма је селекција која фаворизује већу покретљивост мужјака који су мањих телесних димензија (Agha и сар., 2018). Мужјаци мањих димензија тела, који су агилнији, могу остварити бољи репродуктивни успех кроз успешнију потрагу за женкама и парење са већим бројем женки током репродуктивне сезоне (Bonnet и сар., 2010). Веће димензије тела женки барске корњаче обезбеђују већу запремину унутар оклопа и у позитивној су корелацији са величином легла,

што је вероватно омогућило да селекција за фекундитет фаворизује управо крупније женке (Zuffi и сар., 1999).

Полни диморфизам у облику пластрона, квантификован методама дводимензионалне геометријске морфометрије, веома је значајан и објашњава преко 20% укупне варијабилности облика ове структуре, те је било важно полове посматрати засебно током детаљнијих анализа разлика између популација. Разлике између полова у облику пластрона су уочене и у другим популацијама барске корњаче (нпр. Brejcha и сар., 2024). Уопштено, за женке барске корњаче је карактеристичан пластрон уједначено овалног облика када се овај елемент посматра у целини. Од специфичности које су везане за женке, посебно се издвајају тачке које представљају најистуреније делове аналних плоча које су постављене релативно близу једна другој, а управо је ово једна од кључних карактеристика за утврђивање разлика између полова. Насупрот томе, пластрон мужјака барске корњаче се одликује проширењем на месту спољашњих спојева пекторалних и абдоминалних плоча, као и израженим размаком између тачака које представљају најистуреније делове аналних плоча.

Интензитет полног диморфизма описан геометријско морфометријским анализама облика пластрона варира између истраживаних популација барске корњаче. Најмања Прокрустова дистанца је забележена у популацији Рудиње, што указује на потенцијално значајне специфичности ове популације и/или станишта које насељава. Рудиње се, као релативно мала и изолована популација, која насељава веома ограничено станиште, одликује мањом величином тела оба пола у поређењу са другим анализираним популацијама у Србији и нижим репродуктивним капацитетима женки (Golubović и сар., 2025). То потенцијално доводи до умањеног степена разлика између полова у облику оклопа, укључујући и пластрон. Сличне разлике су забележене и код гуштера *Phrynosoma hernandesi*, када је код ове врсте регистрован неконзистентан и мање изражен полни диморфизам у патуљастој и географски изолованој популацији (Lahti и сар., 2025).

6.1.2. Разлике између популација

Резултати униваријатних и мултиваријатних анализа разлика у величини тела на нивоу популација потврђују да постоје значајне међупопулационе разлике, при чему је њихов образац сличан за оба пола. Популација из баре у Рудињу се према свим измереним морфолошким карактеристикама издваја као значајно мања у односу на све друге узорковане популације. У поређењу са популацијама из Србије, женке из популације Рудиње су мање 15–24%, а мужјаци 15–29%. Међутим, оно што је посебно занимљиво јесте закључак да се јединке из популације Рудиње одликују знатно мањим вредностима праволинијске дужине карапакса и у поређењу са популацијама које припадају истој подврсти (*E. o. orbicularis*) широм ареала (Servan, 1988; Fritz, 1995; Mitrus и Zemanek, 2000; Balázs и Györffy, 2006; Joos и сар., 2017): ове разлике показују да су женке из Рудиња мање 12–35%, док су мужјаци мањи за чак 19–40% од јединки анализираних у различитим деловима Европе.

На примеру корњаче *Testudo marginata*, која је аутохтона за југ Балканског полуострва, где насељава и велики број острва у Грчкој, описана је патуљаста популација, тј.

патуљаста *weissingeri* екотип који насељава полуострво Мани на Пелопонезу (Escoriza и сар., 2023). Женке ове патуљасте популације су мање за ~29%, а мужјаци за ~25% у односу на просек за врсту *T. marginata*, док су у односу на популације које насељавају друге делове Пелопонеза јединке са полуострва Мани мање за свега 5–14% када се у обзир узме праволинијска дужина карапакса (Escoriza и сар., 2023). Ова популација је описана као патуљаста екотип услед непостојања генетичке диференцијације у односу на друге популације исте врсте, а патуљаста раст је највероватније последица субоптималних услова на стаништима која насељава (Fritz и сар., 2005).

Имајући у виду да су јединке из популације Рудиње знатно мање величине у односу на све анализиране популације, како у Србији тако и широм ареала у оквиру исте подврсте, као и да се степен минијатуризације делимично преклапа, а у појединим случајевима чак и превазилази разлике у величини које су забележене код других врста животиња када је нека популација или подврста описана као патуљаста (нпр. водоземци – Raxworthy, 1988; Díaz-Paniagua и сар., 1996; сисари – Gompper и сар., 2006; McFadden и Meiri, 2012; гмизавци – Keehn и сар., 2013; Luiselli и сар., 2015, Tomović и сар., 2022; Escoriza и сар., 2023; Ramírez-Macedo и Escobedo-Galván, 2026), са великом сигурношћу може се закључити да популација барске корњаче која насељава бару у Рудињу има карактеристике патуљасте популације. На патуљаста раст ове популације су највероватније утицали субоптимални услови станишта (Fritz и сар., 2005), који подразумевају: малу површину воденог тела, изражене флукуације нивоа воде током година и између сезона, ограничену доступност и/или разноврсност хране, као и географску изолованост и велику густину популације на станишту. Поред тога, на патуљаста раст може утицати и смањење генетичке варијабилности, које може настати као последица ефекта генетичког уског грла (Fritz и сар., 2005). Међутим, ове хипотезе захтевају даљу проверу кроз циљано осмишљена истраживања, која би обухватила анализу еволуционе историје и популационе генетике, као и квантификацију утицаја срединских фактора на фенотипске карактеристике ове и других популација барске корњаче.

Јединке из популације Мало Црниће издвојиле су се као значајно веће у односу на остале четири популације из Србије, како у униваријатним тако и у мултиваријатним анализама. Процентуалне разлике у праволинијској дужини карапакса за женке су 8–11%, а за мужјаке 12–19%, када се изузме поређење са популацијом Рудиње која показује карактеристике патуљастог раста. Иако ове разлике јасно показују да се барске корњаче из популације Мало Црниће истичу као знатно веће од осталих популација у Србији, величина ове популације је мања у односу на неке северне популације које припадају истој подврсти (нпр. популације из Пољске; Mitrus и Zemanek, 2000; Najbar и Szuszkiewicz, 2006). Поред тога, средње вредности забележене у популацији Мало Црниће, за оба пола, веома су блиске средњим вредностима приказаним за читаву подврсту *E. o. orbicularis* (Joos и сар., 2017). Један од могућих узрока због којег се средња вредност величине тела јединки из популације Мало Црниће издваја као највећа у Србији налази се у томе што се одрасле јединке из ове популације дуже задржавају у популацији, односно предикције указују на то да у просеку достижу већу старост у односу на популације Лудаш и Рудиње, али и у односу на четири популације барске корњаче из Француске, и по једне популације из Шпаније и Грчке (Cañuela и сар., *pers. comm.*). С обзиром на то да је раст барске корњаче, као и других гмизаваца, недетерминисан (Mitrus, 2008; Hoekstra и сар., 2020), односно наставља се, споријим темпом, и након достизања полне зрелости, унутар исте популације је очекивано да старије јединке достигну веће димензије тела

у односу на млађе. Ово упућује на то да већа просечна величина тела јединки из популације Мало Црниће не одражава нужно специфичне услове средине или диференцијалну генетичку основу, већ пре свега демографску структуру, односно већу просечну старост јединки унутар ове популације. Међутим, није искључено да генетичка основа и/или средински фактори као што су повољни трофички услови на станишту, потенцијално смањен притисак предатора и антропогеног узнемиравања, погодују дужем животном веку и већим димензијама тела барских корњача које насељавају мртвају поред Млаве у Малом Црнићу. Стога, било би пожељно извршити додатна упоредна еколошка и генетичка истраживања која би укључила и ову популацију.

У анализама геометријске морфометрије утврђено је да у укупној варијабилности удео алометрије износи ~9% код женки, и ~5% код мужјака, те је приликом детаљнијих анализа и тумачења међупопулационих разлика у облику пластрона било значајно искључити алометријску компоненту (Klingenberg, 2016). Ово је нарочито битно за што реалније сагледавање разлика у облику пластрона између популација које се знатно разликују у величини, међу којима се посебно издваја Рудиње као популација са најмањим јединкама. Тиме је омогућено да уочене разлике у облику пластрона не представљају само разлике у величини тела, већ и стварну варијабилност облика пластрона између популација независну од алометрије. Значајне међупопулационе разлике у облику пластрона указују на то да је присутан одређени степен локалних специфичности, иако не упућују директно на узрок ових разлика. Код других врста корњача, показано је да на разлике у облику оклопа могу утицати различити услови водног режима станишта (Rivera, 2008; Rivera и сар., 2014), што је потврђено и код барске корњаче када је у питању карапакс, али не и пластрон (Zuffi и сар., 2017). У складу са тим, иако облик карапакса у овој дисертацији није анализиран методама дводимензионалне геометријске морфометрије, индекс спљоштености који представља меру облика оклопа јесте анализиран, при чему су потврђене статистички значајне разлике између популација. Имајући ово у виду, не може се искључити могућност да уочене разлике представљају резултат генетичких разлика између популација (Chiari и сар., 2009; Brejcha и сар., 2024), али је неопходно спровести генетичке анализе како би се ова хипотеза потврдила.

У међупопулационим разликама у облику пластрона посебно је изразито издвајање јединки из популације Рудиње. Иако је утицај величине уклоњен, постојање значајних разлика у облику пластрона између популације Рудиње и свих других популација може имати различиту основу. Потенцијални узроци ових разлика вероватно су слични узроцима патуљастог раста, а укључују неповољне услове станишта које ове корњаче насељавају, велику густину популације, географску изолованост и потенцијално смањену генетичку варијабилност. Конкретан утицај срединских и/или генетичких фактора и њихов удео у испољавању уочених разлика у облику пластрона неопходно је проверити у будућим студијама.

Представљени резултати пружају увид у морфолошку варијабилност у величини јединки и облику пластрона барске корњаче на територији Србије и тиме доприносе бољем разумевању важне компоненте диверзитета. Полни диморфизам у величини и облику пластрона утврђен је као устаљен образац, у складу са почетним очекивањима. Поред тога, значајне међупопулационе разлике у величини тела и облику пластрона указују на то да различити еколошки услови карактеристични за истраживане локалитете могу имати утицаја

на испољавање мерених морфолошких карактеристика. Захваљујући управо овим карактеристикама, популација барске корњаче из Рудиња је препозната као једина популација за коју се, на основу доступних података, на нивоу подврсте *E. o. orbicularis* може закључити да је патуљастог раста. Поред овога, доследно одвајање ове популације у карактеристикама као што је облик пластрона, укључујући и нижи степен полног диморфизма, представља аргумент у корист тога да морфолошке одлике представљају параметар који указује на специфичности услова средине и/или еволуциону историју популација. Ове морфолошке карактеристике потенцијално указују на конзервационе приоритете како би се очувао морфолошки, а вероватно и генетички диверзитет барске корњаче.

6.2. Локомоторне перформансе и антипредаторско понашање

6.2.1. Превртање корњача

Резултати анализа у оквиру ове дисертације су показали да су одрасле јединке барске корњаче мањих димензија тела успешније у самосталном превртању, тј. враћању тела у нормалан положај након што су се нашле окренуте на карапакс. Раније студије на другим врстама корњача су такође потврдиле да су одрасле јединке мањих телесних димензија брже у превртању (Golubović и сар., 2023), као и да су јувенилне јединке успешније и брже у извођењу овог задатка у поређењу са одраслим јединкама (Golubović, 2015; Ruhr и сар., 2021). Иако се истраживање обухваћено овом докторском дисертацијом односи само на адултне јединке барске корњаче, утицај величине тела на успешност самосталног превртања је недвосмислено потврђен. Неке од највећих испитаних јединки успеле су да се преврну у нормалан положај у задатом року од три минута, међутим главни резултати анализе успешности превртања указују на то да су јединке са већим вредностима праволинијске дужине карапакса уопштено мање успешне. Највеће испитане јединке (SCL: 164–179 mm) биле су искључиво женке, што упућује на закључак да су управо оне најрањивија категорија током активности на копну. Уколико се ове крупне женке нађу у неповољном положају, окренуте на карапакс, у периоду док траже повољно место за полагање јаја или током миграције из једног воденог станишта у друго, прети им већа опасност од предације, гладовања или прегревања (Steyermark и Spotila, 2001; Corti и Zuffi, 2003). С обзиром на то да је код барске корњаче фекундитет у позитивној корелацији са величином тела женки (Zuffi и сар., 1999), управо ове јединке представљају кључни репродуктивни потенцијал једне популације. Због тога, губитак ових крупних женки може имати изразито негативан ефекат на вијабилност популација, посебно уколико су популације мале и/или изоловане.

Анализама података потврђен је и значајан утицај пола, при чему су мужјаци значајно бржи у превртању у односу на женке. У складу са овим резултатима, студије спроведене на већем броју популација копнених корњача рода *Testudo* показале су да мужјаци заиста јесу ефикаснији у превртању (Bonnet и сар., 2001; Golubović и сар., 2017a). Ови налази упућују на то да морфолошке разлике између полова вероватно доприносе уоченим разликама у брзини превртања код корњача. Поред мање величине мужјака, полно диморфне

карактеристике које доприносе разликама у локомоторним перформансама су и релативно дужи екстремитети, већи отвори на оклопу који омогућавају већу амплитуду покрета екстремитета, као и облик оклопа, који је код мужјака спљоштенији и нижи, што олакшава прављење полуге издуживањем главе и слободног дела врата (Bonnet и сар., 2001, 2010). У овој дисертацији, од свих морфолошких карактеристика за које је познато да могу да утичу на локомоторне перформансе, разматране су одлике величине тела представљене праволинијском дужином карапакса, обликом оклопа, то јест индексом спљоштености, и релативном дужином врата и главе.

Одсуство разлика у брзини превртања између полова је забележено у више студија, како код копнених врста корњача (Mann и сар., 2006; Stojadinović и сар., 2013; Golubović и сар., 2013, 2017a; Golubović, 2015; Xiao и сар., 2021), тако и код слатководних, код којих је тај образац посебно конзистентан (Delmas и сар., 2007; Polo-Cavia и сар., 2012; Pellitteri-Rosa и сар., 2020; Golubović и сар., 2023). Међутим, резултати ове дисертације, засновани на великом узорку јединки барске корњаче, показали су да је степен разлика између полова значајно другачији у различитим популацијама. На пример, у популацијама у којима су јединке генерално брже у успешном превртању (Лудаш и Рудиње), разлике између полова нису забележене. Насупрот томе, у популацијама у којима су јединке уопштено спорије у превртању (Краљевац, Мало Црниће и Ресник), женкама је за успешно превртање потребно од два, до чак четири и по пута више времена у односу на мужјаке. Осим тога, крупне женке у највећој мери доприносе дужем просечном времену неопходном за успешно превртање у овим популацијама.

Статистичке анализе су додатно показале да је брзина успешног превртања барске корњаче у значајној мери асоцирана са релативном силином вуче, односно мишићном снагом, као и са запреминским индексом телесног стања. Такође, већа релативна сила вуче је у изабраном моделу показала позитивну асоцираност са успешношћу самосталног превртања, иако ова асоцираност није статистички значајна. Корњаче које се одликују већом мишићном снагом екстремитета и бољим телесним стањем брже завршавају задатак превртања у експерименталним условима на терену. Ови резултати подржавају претпоставку да снажније јединке могу ефикасније померати сопствену масу тела и координисати покрете екстремитета неопходне за успешно превртање (Domokos и Várkonyi, 2008). Сличан образац забележен је и у студији која се бавила локомоцијом змија, у којој је показано да јединке које су снажније и у бољем телесном стању испољавају и боље перформансе локомоторног система (Bonnet и сар., 2005). Са становишта механике, већа мишићна снага омогућава брже и одсечније локомоторне покрете, док више вредности индекса телесног стања одражавају већу запремину соматичких органа, што подразумева и већу мишићну масу, као и веће енергетске резерве у виду масног ткива (Томовић и сар., 2020), што обезбеђује неопходну енергију и снагу за успешно превртање у краћем временском периоду. Асоцираност мишићне снаге екстремитета и запреминог индекса телесног стања са брзином успешног превртања је у складу и са резултатима другог дела ове студије, у којем је показано да су максимална сила вуче и виши запремински индекс телесног стања позитивно асоцирани са силином угриза код барске корњаче.

Имајући у виду да се самостално превртање већине акватичних корњача заснива на активном коришћењу главе и слободног дела врата у формирању полуге у односу на подлогу

(Domokos и Várkonyi, 2008), очекивања су била да ће релативна дужина врата и главе бити један од најзначајнијих предиктора успешности самосталног превртања и ефикаснијег извршавања овог задатка. Иако нису статистички значајни, резултати ове дисертације откривају образац да јединке са већим вредностима релативне дужине врата и главе заиста јесу успешније и брже у самосталном превртању. Ови обрасци, иако им недостаје статистичка потпора у узорку обрађеном у овој дисертацији, у складу су са резултатима студија на другим врстама корњача, у којима је показано да дужи врат, односно веће димензије главе, остварују позитивну асоцираност са бржим и успешнијим самосталним превртањем (нпр. Chiari и сар., 2017; Ruhr и сар., 2021; Xiao и сар., 2021; van Casteren и сар., 2024).

6.2.2. Антипредаторско понашање

Време реакције се често користи у студијама понашања као мера скривања код корњача (нпр. Martín и сар., 2005). На ово понашање могу утицати различити независни фактори, као што су микростаниште (Martín и сар., 2005), пол (Ibáñez и сар., 2014), врста (Polo-Cavia и сар., 2008), као и индивидуалне карактеристике понашања (Carter и сар., 2016; Ibáñez и сар., 2018).

Резултати ове дисертације указују на то да женке барске корњаче, када се нађу преврнуте на карапакс, имају тенденцију да проводе више времена скривајући се унутар оклопа пре прве видљиве реакције, у поређењу са мужјацима. Иако је у бројним истраживањима показано да не постоје значајне разлике у времену реакције између полова (Martín и сар., 2005; Polo-Cavia и сар., 2008; Golubović и сар., 2023), тек поједини резултати су у складу са налазима ове дисертације. На пример, у једној популацији корњаче *Mauremys leprosa* утврђено је да женке имају значајно дуже време реакције у односу на мужјаче (Ibáñez и сар., 2014).

Поред разлика између полова, уочене су и одређене разлике у времену реакције између популација. Јединке из популације Краљевац реаговале су знатно брже након симулираног напада предатора у односу на јединке из свих осталих популација, што се може објаснити различитим претходним искуствима са људима као „предаторима”. Наиме, језеро Краљевац је активна риболовна вода, а пеца се и у оквиру истраживаног подручја одакле су узорковане корњаче. Риболовци на Краљевцу често пријављују случајне улове барских корњача на удице са мамцем, након чега их безбедно враћају у воду. Повремено су предмет улова биле и корњаче које су означене у оквиру дугорочних популационих истраживања на овом локалитету, а безбедно враћање ових јединки у станиште без додатног узнемиравања од стране људи потенцијално је довело до тога да су ове јединке у одређеној мери „навикнуте” на повремено хватање и руковање, те је време реакције барских корњача у оквиру ове популације сведено на минимум. Са друге стране, језера Ресник и Лудах такође су риболовна подручја, мада је интензитет пецања на Лудашу релативно низак, а на Реснику умерен, док се на мртваји Млаве код Малог Црнића и на бари у Рудињу не пеца. С обзиром на то да се разлике у интензитету пецања између ова четири локалитета не одражавају директно на измерено

време реакције након симулирања напада предатора, вероватно је да сама учесталост људских активности није једини фактор који утиче на обликовање антипредаторског одговора.

Резултати докторске дисертације такође указују на то да корњаче које мање оклевају пре прве видљиве реакције испољавају и већу релативну силину вуче. Ово може указивати на то да снажније јединке, које су мање опрезне приликом антипредаторског одговора, могу интензивније реаговати на хватање од стране предатора и потенцијално остварују већу брзину приликом бежања ка сигурним деловима станишта. Ипак, овакве претпоставке захтевају додатна усмерена истраживања како би се њихова валидност потврдила.

Статистичке анализе су показале и да јединке барске корњаче које мање времена проводе скривајући се након симулираног напада предатора уједно и брже започињу сам процес превртања. Овај резултат указује на јасну повезаност између две фазе антипредаторског понашања, скривања и осматрања околине, што може указивати на постојање индивидуалних разлика у понашању. На пример, смелије јединке, које су генерално склоније излагању ризичним ситуацијама приликом сусрета са предаторима, односно реагују брже и активније након напада (Kashon и Carlson, 2018), потенцијално имају већу шансу да их предатор детектује и конзумира (Sih и сар., 2004). Поред тога, индивидуалне особине, као што је латерализација, такође могу утицати на антипредаторске одговоре и способност превртања (Pellitteri-Rosa и Gazzola, 2018). Иако у овој студији нису директно анализирале индивидуалне карактеристике понашања барске корњаче, будућа истраживања би требало да посвете већу пажњу овом аспекту, у циљу бољег разумевања начина на који ове индивидуалне разлике доприносе варијабилности антипредаторских одговора.

Анализе су указале и на интересантну повезаност времена латенције и запреминског индекса телесног стања. Резултати показују да мужјаци у бољем телесном стању проводе више времена осматрајући околину пре него што започну сам процес превртања, који може бити енергетски захтеван (Ewart и сар., 2022; van Casteren и сар., 2024). Овакво понашање може бити резултат стратегије у којој мужјаци у добром телесном стању више времена улажу у процену околине, што потенцијално смањује вероватноћу поновног сусрета са предатором и/или поновног превртања. Насупрот томе, код женки време латенције није повезано са телесним стањем, што указује на постојање полних разлика у овом елементу антипредаторског понашања.

Једна од значајних интеракција указује на то да у популацијама Мало Црниће и Ресник, које су тестиране у ранијим периодима године и које су се током тестирања одликовале нижим вредностима клоакалне температуре и запреминског индекса телесног стања, време латенције значајно расте са бољим телесним стањем, за разлику од осталих популација. Овакав образац може одражавати ефекте сезоне, различите притиске животне средине или претходна искуства са предаторима, што све може утицати на одлагање прве видљиве реакције и потенцијалну корист од продуженог осматрања околине. Иако је у ранијим истраживањима показано да сезона нема значајан утицај на способност превртања или мишићну снагу код шумске корњаче, *Testudo hermanni* (Golubović и сар., 2017a), сезонске разлике у локомоторним перформансама барске корњаче требало би додатно испитати. Свеукупно, ови резултати указују на то да време осматрања околине пре почетка превртања

није условљено искључиво другим понашањима, као што је време реакције, већ и интеракцијама између физиолошког стања организма, пола и локалних еколошких услова.

6.3. Мастикаторне перформансе

Резултати ове дисертације указују на значајне разлике у силини угриза између испитиваних популација барске корњаче на територији Републике Србије. Уз то, потврђено је да јединке са испољеном већом силом вуче, вишим вредностима запреминског индекса телесног стања, као и већим димензијама тела и главе, имају тенденцију да испољавају већу силину угриза приликом тестирања. Ови резултати наглашавају важну улогу како фенотипских карактеристика, тако и еколошких фактора у обликовању силине угриза различитих популација, што указује на то да су услови животне средине, односно карактеристике станишта, важан чинилац у процесу настајања локалних адаптација.

Позитивна асоцираност силине угриза и величине тела забележена је код великог броја гмизаваца (нпр. гуштера – Meyers и сар., 2002; Herrel и O'Reilly, 2006; Herrel и сар., 2006; Isip и сар., 2022; змија – Penning, 2017; туатара – Jones и Lappin, 2009; Herrel и сар., 2010; и крокодила – Erickson и сар., 2003, 2004, 2012), што наглашава важну функцијску улогу величине тела у максималним биомеханичким перформансама приликом исхране код ове групе кичмењака. Значајна позитивна повезаност силине угриза са величином тела потврђена у овој дисертацији у складу је и са резултатима других истраживања на корњачама (Herrel и сар., 2002; Herrel и O'Reilly, 2006; Marshall и сар., 2012; LaGrange и сар., 2023; Zapletal и сар., 2026). Повећање телесних димензија често је праћено повећањем биомеханичких капацитета јединки (Meyers и сар., 2002; Zapletal и сар., 2026), што, између осталог, омогућава коришћење крупнијег и чвршћег плена приликом исхране (Herrel и сар., 2001, 2018). Поред тога, већа силина угриза омогућава значајније укључивање различитих делова биљака у исхрану (Herrel и сар., 1998). Овакво тумачење резултата иде у прилог разумевању промене обрасца исхране који је забележен код барске корњаче, а то је да јувенилне јединке исхрану базирају на ситнијим бескичмењацима, док одрасле, односно крупније јединке у исхрану укључују биљну материју и чвршћи животињски плен (Ottonello и сар., 2005; Ducotterd и сар., 2020). Флексибилност у погледу ширег спектра извора хране отвара могућности за лакше задовољавање потреба за хранљивим материјама и енергијом, што последично може повољно утицати на раст и репродукцију.

Поред општег повећања телесних димензија, специфично повећање димензија главе подржава робусније мишиће и друге структуре укључене у угриз, што позитивно утиче на повећање силине угриза већине гмизаваца (Erickson и сар., 2004; Anderson и сар., 2008), укључујући и корњаче (Herrel и сар., 2002; Herrel и O'Reilly, 2006; Zapletal и сар., 2026). Позитивна асоцираност између телесних димензија (укључујући и величину главе) и јачине угриза забележена је код гуштера (нпр. Huughe и сар., 2005; Žagar и сар., 2017; Massetti и сар., 2018), а показана је и код барске корњаче у овој дисертацији, у складу са очекивањима. Подаци из студије спроведене на морској корњачи *Caretta caretta* показали су високу позитивну корелацију величине главе и силине угриза, али регресионе анализе засноване на AICs

вредностима су откриле да су мере величине тела, као што су праволинијска дужина и ширина карапакса, поузданији предиктори силине угриза у односу на мере величине главе (Marshall и сар., 2012). Резултати ове дисертације указују на то да је висина главе значајан предиктор силине угриза барске корњаче у неким конкурентским уопштеним линеарним моделима, као и општа величина тела представљена кроз праволинијску дужину карапакса, која преузима позицију значајног предиктора силине угриза у другим конкурентским моделима. Чињеница да се у различитим конкурентским моделима који имају једнаку статистичку оправданост појављује само један од ова два фактора, може се објаснити њиховом високом позитивном међусобном корелацијом, као и сличном позитивном корелацијом коју ова два фактора остварују са силином угриза.

Полни диморфизам у силини угриза је раније забележен код неких врста корњача (нпр. Herrel и сар., 2018), али и код других гмизаваца (нпр. Anderson и сар., 2008; Herrel и сар., 2010; da Silva и сар., 2014). Упркос томе што је код барске корњаче потврђен полни диморфизам у величини тела, показано је да пол не утиче значајно на силину угриза. Последице, вероватније је да уочена разлика у силини угриза између женки и мужјака представља одраз полног диморфизма у величини тела, те да није резултат сексуалне селекције која специфично делује на силину угриза. Ипак, дефинисани образац разлика између полова упућује на то да женке и мужјаци у реалним условима вероватно остварују различите могућности за коришћење извора хране, потенцијално смањујући ниво унутарпопулационе конкуренције на нивоу хранидбених ресурса. Код друге врсте слатководне корњаче, *Graptemys versa*, потврђено је да постоје значајне разлике у саставу исхране и избору станишта између полова, као и да су ове разлике израженије због постојања полног диморфизма у величини тела, али да разлика у величини тела ипак није главни селективни притисак који обликује диференцијалну исхрану између полова (Lindeman, 2003).

Значајне разлике у силини угриза барске корњаче забележене су на међупопулационом нивоу. Конкретно, корњаче из популације Ресник испољавају највеће вредности силине угриза, док корњаче из популације Лудаш испољавају најниже измерене вредности силине угриза од пет тестираних популација. Интересантно је да женке из популације Рудиње, које се одликују убедљиво најмањим просечним и максималним вредностима величине тела, имају снажнију силину угриза од јединки из популације Лудаш. Вредности силине угриза мужјака из популације Рудиње су значајно веће од јединки из популација Лудаш, Краљевац и Мало Црниће. Такође, јединке из популације Мало Црниће, које се одликују највећим вредностима величине тела, нису испољавале силину угриза која је у апсолутним вредностима превазилазила силину угриза јединки из популације Ресник. Интересантно је да код неких других врста корњача овакве разлике нису забележене. На пример, код корњаче *Staurotypus triporcatus* није утврђена значајна варијабилност силине угриза између различитих популација, упркос постојању одређених разлика у величини тела и другим морфолошким карактеристикама (Zapletal и сар., 2026). Иако је позитиван утицај величине тела на силину угриза потврђен и у овој дисертацији, изоловани утицај морфолошких карактеристика не описује у потпуности целокупну варијабилност силине угриза. Ови резултати упућују на то да еколошки фактори који делују у појединачним популацијама имају важну улогу у обликовању силине угриза, а то може бити последице повезано са прилагођавањем понашања или исхране различитим условима који зависе од структуре и комплексности станишта, као и других интеракција које су специфичне за

различите популације. Такође, степен међупопулационе варијабилности функцијских перформанси може бити специфичан за врсту. На пример, међупопулационе разлике у силини угриза код гуштера доведене су у везу са варијабилношћу карактеристика станишта и пратећих селективних притисака (Donihue и сар., 2016; Taverne и сар., 2020), што указује на то да услови средине могу у значајној мери обликовати ову перформансу мастикаторног апарата.

Популација барске корњаче из Ресничког језера, где су забележене највеће просечне и максималне вредности силине угриза за оба пола, али и највећи проценат јединки које су мотивисане за угриз приликом тестирања, једина је од испитиваних популација која живи у синтопији са вијабилном популацијом алохтоне црвеноухе корњаче. Познато је да су јединке црвеноухе корњаче компетитивно супериорне у надметању за храну и места за сунчање, што може негативно утицати на аутохтоне врсте корњача уколико деле станиште (Cadi и Joly, 2003; Polo-Cavia и сар., 2011, 2014). Синтопија са црвеноухом корњачом може имати утицаја на хранидбене навике барске корњаче, које се у том случају обликују кроз интерспецијску конкуренцију, што дефинише селективне притиске који утичу на обликовање перформанси мастикаторног апарата, тј. у овом конкретном случају, силине угриза. Ово значи да барске корњаче из Ресника потенцијално имају другачију палету исхране због компетитивних односа са црвеноухом корњачом. Међутим, промени хранидбене нише могу допринети и други фактори, на пример повећана интраспецијска конкуренција, те је ове наводе неопходно испитати детаљном компаративном анализом исхране ове две врсте у будућности.

Најниже вредности силине угриза, као и најнижи проценат јединки које су мотивисане да активно гризу уређај приликом тестирања, забележене су у популацији барске корњаче која настањује Лудашко језеро. Ова појава се вероватно може објаснити релативно једноставном структуром станишта у северном делу језера где је доминантна приобална вегетација коју чини само једна врста – трска, а диверзитет крупних бескичмењака који насељавају истраживано подручје веома ограничен. Током редовног мониторинга водених заједница на Лудашком језеру 2023. године, за време пролећног истраживања на северном делу језера забележено је присуство свега две врсте релативно малих пужева, *Gyrulus* sp. и *Physa* sp. (26 јединки/m²), као и малобројне ларве ситних двокрилаца, Chaoboridae и Chironomidae (мање од 20 јединки/m²), док у јесен уопште није забележено присуство макроскопских бескичмењака у деловима Лудашког језера који се преклапају са полигоном за узорковање корњача (Marić и сар., 2023b). Поред тога, Лудашко језеро се одликује веома високом биомасом рибе, чак 1431,5 kg/ha (Marić и сар., 2023b), што упућује на то да је примарни извор хране за барске корњаче угинула риба. С обзиром на то да месо угинуле рибе може бити веома меко и корњачама лако доступно, селективни притисак за повећање силине угриза може бити смањен у великој мери, или потпуно одсутан, посебно имајући у виду да у оваквом сценарију већа сила угриза не доноси предност приликом исхране.

Насупрот овоме, језеро Краљевац је станиште које сачињава знатно богатија заједница виших биљака (десет врста макрофита), као и већи број крупних бескичмењака, између осталог укључујући пужеве, ракове, тврдокрилце и ларве вилиних коњица (Marić и сар., 2023a). Овако различита структура станишта вероватно за резултат има различит састав исхране у популацијама барске корњаче које насељавају ова станишта. Такође, за разлику од Лудашког језера, станиште језера Краљевац има до шест и по пута ниже вредности биомасе риба, тачније 218,5 kg/ha (Marić и сар., 2023a), што уз значајно присуство извора хране који су

чвршћи и структурно захтевнији за конзумацију, као што су више биљке и крупни бескичмењаци, доприноси томе да јачи угриз потенцијално представља битну предност приликом исхране (Herrel и сар., 1998, 2018), те ова карактеристика мастикаторног апарата може повећати адаптивну вредност и бити предмет природне селекције. Локалне адаптације на специфичне изворе хране који су доминантни у одређеним стаништима раније су забележене код гмизаваца, при чему је потврђено да биомеханичке карактеристике одражавају еколошке захтеве (нпр. Garland и Losos, 1994). Ове хипотезе је неопходно испитати у будућности кроз детаљне анализе исхране, директно поредећи већи број популација које насељавају различита станишта.

Веће вредности силине угриза су забележене код јединки које се одликују вишим вредностима запреминског индекса телесног стања. Овај резултат је у складу са постављеном хипотезом и подржава тумачење да телесно стање, као показатељ енергетских резерви и физиолошког стања јединке (Peig и Green, 2009), може утицати на испољавање биомеханичких перформанси од функцијског значаја. Код корњача је познато да јединке у бољем телесном стању имају већу масу соматичких ткива, укључујући и мишиће (Tomović и сар., 2020), што може допринети јачем угризу. Иако се примена индекса телесног стања као индиректне мере физиолошког стања организма понекад доводи у питање (нпр. Polo-Cavia и сар., 2010), резултати ове дисертације указују на то да телесно стање има јасан функцијски значај у испољавању силине угриза.

У овој дисертацији је утврђена значајна позитивна асоцираност између силине угриза и максималне силине вуче, што указује на то да јединке са већом мишићном снагом остварују и јачи угриз. Овакав образац је усаглашен са одређеним резултатима студија на људима, у којима је показана повезаност силине угриза са силом других група мишића. На пример, код деце је уочена значајна позитивна веза између јачине угриза и снаге мишића руку (снага флексије у лакту и стиска шаке), али ова веза није уочена и код одраслих (Linderholm и Wennström, 1970; Linderholm и сар., 1971). Резултати студије спроведене на неколико врста роваша (Scincidae) показали су да гуштери који примењују веће силе притиска приликом копања, такође остварују и веће силине угриза (Le Guilloux и сар., 2020). Ова веза је у великој мери и очекивана, због тога што морфолошке карактеристике које позитивно утичу на повећање силине угриза (нпр. крупније тело и већа, робуснија глава), такође доприносе и повећању силе коју роваши примењују приликом копања (Le Guilloux и сар., 2020). Адаптивна вредност јединки које се одликују већом мишићном снагом може бити повећана кроз већу ефикасност у тражењу, односно налажењу хране, што се огледа и кроз потенцијално коришћење ширег спектра хранидбених ресурса (Shepard и сар., 2013). Јачи угриз, у комбинацији са већом мишићном снагом локомоторног система, може представљати предност корњачама и кроз ефективније испољавање антипредаторских одговора као што су уједање и гребање канцама (Britson и Gutzke, 1993).

6.4. Општа дискусија

Резултати различитих анализа морфолошке варијабилности барске корњаче истичу значајне разлике између полова, али и између популација. Забележен је изражен и

конзистентан полни диморфизам у величини тела у свим анализираним популацијама и, у складу са очекивањима (нпр. Fritz, 1995; Joos и сар., 2017), потврђено је да су женке крупнији пол. Анализама већег броја популација копнене корњаче *Testudo graeca* показано је да степен полног диморфизма у величини тела зависи од времена достизања полне зрелости, односно од разлика у стопама и трајању раста између полова, које су у великој мери одређене доступношћу и квалитетом хране (Tiar-Saadi и сар., 2022). Такође, у овој дисертацији је показано да постоји полни диморфизам и међупопулациона варијабилност у облику пластрона, при чему ефекти разлике у величини тела нису у потпуности одговорни за уочене разлике у облику пластрона. Међупопулационе разлике у величини тела забележене су широм ареала барске корњаче, укључујући и сестринску врсту која насељава Сицилију, *Emys trinacris* (нпр. Farkas и сар., 1998; Fritz и сар., 2006; Zuffi и сар., 2006; Horváth и сар., 2021). Међутим, поређењем са доступним подацима о величини барске корњаче, јасно је да одступање у величини тела забележено у популацији Рудиње завређује посебну пажњу. Морфолошке разлике, како између полова, тако и на међупопулационом нивоу, забележене су и код других врста корњача, на пример широм ареала шумске корњаче (нпр. Djordjević и сар., 2011; Golubović и сар., 2015 и референце у њима). Занимљиво је да разлике у телесним димензијама између популација не одражавају и разлике у полно диморфним карактеристикама које су се показале као конзервативне, а то су пре свега дужина репа и рожне канце на врху репа (рожна канца је карактеристична за неке представнике рода *Testudo*), размак између постериорно најистакнутијих делова аналних плоча и конкавност пластрона код мужјака, као и дужина сутуре између аналних плоча пластрона и закривљеност супракаудалних плоча карапакса код женки (Djordjević и сар., 2013). Услед разлика у методолошком приступу између наведене студије (Djordjević и сар., 2013) и ове дисертације, већину наведених карактеристика није могуће директно упоредити, међутим размак између најистакнутијих тачака аналних плоча који је веома изражен код мужјака и представља једну од најочигледнијих полно диморфних карактеристика у облику пластрона и код барске и код шумске корњаче конзистентно се одржава у свим анализираним популацијама. Имајући у виду да морфолошка варијабилност представља неопходну полазну тачку, између осталог, и за разумевање резултата који се односе на узроке варијабилности локомоторних и мастикаторних перформанси, потврђене разлике у величини тела и облику пластрона на међупопулационом нивоу упућују на различите, потенцијално ограничавајуће факторе при извођењу еколошки релевантних радњи као што су самостално превртање и сила угуза.

Морфолошке карактеристике, посебно величина тела, показале су се као фактори који значајно обликују функцијске перформансе. Величина тела истиче се као значајна у резултатима свих делова дисертације, а образац њеног утицаја је логичан и у складу са очекивањима приликом дефинисања почетних хипотеза. На пример, веће јединке са крупнијим главама испољавају јачи угриз, у складу са добро документованом позитивном везом величине телесних димензија и биомеханичких капацитета мастикаторног апарата код корњача (нпр. Herrel и сар., 2002; Marshall и сар., 2012), што им омогућава коришћење веће палете хранидбених ресурса. Насупрот томе, веће јединке су мање успешне у самосталном превртању, при чему је праволинијска дужина карапакса препозната као кључни предиктор успешности извршавања ове радње. Јединке које су имале највеће димензије тела у узорку који је узет у обзир у овој дисертацији, махом женке, показале су најнижу успешност превртања. Поред тога, женке барске корњаче се сусрећу са ограничењима која нису искључиво везана за успешно превртање, већ је показано и да су мање успешне у савладавању терена са великим

нагибом (Golubović и сар., 2024). Занимљиво је да су веће димензије тела повезане са мањом ефикасношћу у превртању код великог броја врста копнених корњача (нпр. Golubović и сар., 2015; Chiari и сар., 2017). Са друге стране, код јувенилних јединки слатководних врста корњача, ни облик оклопа ни величина тела нису значајни предиктори ефикасности превртања, већ дужина врата (van Casteren и сар., 2024). Насупрот очекивањима да ће засвођенији облик оклопа женки барске корњаче бити карактеристика која доприноси успешнијем и бржем превртању (Domokos и Várkonyi, 2008), ипак се показало да су веће димензије тела главни ограничавајући фактор за успешно извршавање овог задатка. С обзиром на то да је код барске корњаче фекундитет у позитивној корелацији са величином тела женки (нпр. Zuffi и сар., 1999; Golubović и сар., 2025), управо ове јединке представљају кључни репродуктивни потенцијал сваке популације. Због тога, евентуални губитак најкрупнијих женки, било услед немогућности самосталног превртања, било због фактора који повећавају ризик од страдања на путевима, попут учесталих прелазака саобраћајница и споријег кретања, може имати изразито негативан ефекат на вијабилност популација, посебно уколико су популације мале и изоловане.

Поред морфологије, мишићна снага и запремински индекс телесног стања показали су се као веома важни предиктори укупних функцијских перформанси барске корњаче, јер истовремено показују значајан позитиван утицај и на локомоторне и на мастикаторне перформансе. Јединке веће мишићне снаге су брже у самосталном превртању и брже реагују након симулираног напада предатора. Такође, јединке које се одликују већом силином вуче, која је показатељ мишићне снаге екстремитета, испољавају и јачи угриз. Показано је и да запремински индекс телесног стања значајно утиче на смањење времена неопходног за успешно превртање, али и на повећање јачине угриза. Ови резултати пружају директну потврду да мишићна снага и телесно стање коварирају са успешношћу извршавања различитих еколошки релевантних задатака унутар врсте. Поред тога, ове корелације указују на то да индекси телесног стања и мишићна снага нису само показатељи физиолошког стања јединке у ужем смислу, већ представљају и значајне предикторе способности организма за извршавање функција значајних за преживљавање. Имајући ово у виду, коришћење индекса телесног стања и мишићне снаге, могло би наћи ширу примену у функцијској морфологији, посебно узимајући у обзир да се релативно једноставно мере, односно израчунавају.

Коварирање морфолошких, физиолошких и функцијских особина је веома добро документовано код гуштера (нпр. Bauwens и сар., 1995; Huyghe и сар., 2005; Žagar и сар., 2017), али и функцијских особина међусобно (Lang и Gifford, 2023). Међутим, ова коварирања не представљају нужно позитивне асоцираности између мерених карактеристика, већ, напротив, неретко представљају узајамна ограничења (енгл. trade off), а ова ограничења на популационом нивоу могу бити „маскирана” заједничком позитивном асоцираношћу са морфолошким карактеристикама. На пример, код гуштера *Sceloporus consobrinus* је показано да на индивидуалном нивоу постоји позитивно коварирање између брзине трчања и брзине пењања, али су ове перформансе међусобно ограничавајуће у односу на издржљивост са друге стране (Lang и Gifford, 2023). Поред тога, дужина трупа женки је позитивно асоцирана са фекундитетом и представља значајно морфолошко ограничење за брзину пењања, а самим тим и подразумева да женке дужег трупа имају мање шансе да успешно побегну од предатора (Žagar и сар., 2017). Слично морфолошко ограничење показује и величина тела, представљена

као праволинијска дужина карапакса код барске корњаче, јер доприноси мањој успешности самосталног превртања.

Код великог броја врста лацертидних гуштера (*Lacertidae*) је показано коварирање између максималних перформанси, на пример максималне брзине трчања, и оптималне телесне температуре (Bauwens и сар., 1995). Имајући у виду да експериментални дизајн ове дисертације није предвидео стандардизацију фактора као што је температура, није било могуће недвосмислено утврдити опсег температурног оптимума за испољавање локомоторних и мастикаторних перформанси барске корњаче. Ипак, све јединке које су тестиране биле су активне, а измерена клоакална температура је варијала између 13,7 °C и 33,3 °C, па је било очекивано да ће постојати асоцираност између измерених перформанси и индивидуалне клоакалне температуре. Међутим, показано је да код барске корњаче клоакална температура измерена непосредно након тестирања није асоцирана са силином угриза нити са брзином самосталног превртања, што би могло указивати да су тестирања вршена на температурама блиским температурном оптимуму врсте.

Карактеристике станишта и еколошки притисци представљају значајне чиниоце морфолошке и функцијско-морфолошке диференцијације популација барске корњаче. За потребе ове дисертације, различите популације барске корњаче у Србији одабране су тако да буду што репрезентативније, односно да одражавају што шири спектар станишта која ова врста насељава и чије карактеристике омогућавају да се уочи на који начин локални услови обликују морфолошке и функцијске одлике у природним популацијама.

Кроз различите аспекте биологије барске корњаче истраживане у овој дисертацији, популација из баре код села Рудиње се доследно издваја као морфолошки и функцијски специфична. Јединке ове популације одликују се убедљиво најмањим вредностима свих морфолошких мера, специфичним обликом пластрона који се издваја у свим геометријско-морфометријским анализама, најмањом мишићном снагом и, упркос најмањим апсолутним димензијама, угризом упоредивим или снажнијим у односу на крупније јединке из неких других популација. Код змија се патуљаста раст најчешће јавља у изолованим, острвским популацијама, а објашњава се деловањем фенотипске пластичности и адаптацијама на ситнији плен, измењене услове средине и, у неким случајевима, повећану интраспецијску конкуренцију (Keogh и сар., 2005; Meik и сар., 2010; Tomović и сар., 2022). Образац издвајања функцијских перформанси у патуљастој популацији је забележен и код гуштера *Tarentola mauritanica*, у којој су јединке острвске популације из Мурсије показале компаративно јаче силе угриза у односу на друге популације, упркос мањој величини, што упућује на закључак да је сила угриза ових гуштера обликована у складу са еколошким условима на острвима која насељавају (Masseti и сар., 2018). Скуп ових података указује на то да специфичне карактеристике станишта утичу на обликовање јединствених одлика морфологије и функцијских перформанси, вероватно кроз комбинацију ограничења раста, специфичних селективних притисака и потенцијалне генетичке и физичке изолованости.

У случају мале ефективне величине популације, посебно уколико је популација изолована, одсуство адекватних конзервационих мера може у релативно кратком временском периоду довести до губитка и морфолошке и функцијске, али и генетичке варијабилности, о чему сведочи и повећана учесталост аномалија оклопа у популацијама барске корњаче које су генетички осиромашене (Horváth и сар., 2021). Са конзервационог становишта, издвајање

популације из баре код села Рудиње упућује на то да она захтева додатну пажњу, посебно имајући у виду да се ради о патуљастој популацији барске корњаче, јединственој не само на подручју Републике Србије, већ и у оквиру читавог распрострањења подврсте *E. o. orbicularis*.

Са друге стране, популација која настањује Ресничко језеро је издвојена у погледу мастикаторних перформанси, односно јединке из ове популације испољавају највеће измерене вредности силине угриза упркос томе што се не одликују највећим вредностима телесних димензија. Ово је посебно индикативан резултат када се узме у обзир да је Ресничко језеро једино међу истраживаним стаништима у којем барска корњача живи у синтопији са вијабилном популацијом алохтоне црвеноухе корњаче. Код гуштера је показано да блиско сродне врсте које живе у синтопији дивергирају у димензијама главе и силини угриза (Žagar и сар., 2017). Таква дивергенција представља пример развијања различитих морфолошких одлика између синтопских популација, при чему последично долази до поделе, односно мањег преклапања хранидбених ниша сродних врста које насељавају исто станиште (Žagar и сар., 2017). Иако директна узрочна веза јачег угриза и „наметнуте” конкуренције у условима синтопије захтева додатну потврду упоредним студијама исхране и конкуритивних интеракција између барске и црвеноухе корњаче, резултати ове дисертације ипак упућују на постојање такве могућности. Наиме, повећана интерспецијска конкуренција у станишту са смањеном доступношћу преферираних извора хране потенцијално представља селективни притисак ка вишим вредностима силине угриза, чиме барска корњача из Ресничког језера задржава приступ тврђем, структурно захтевнијем плену за чије конзумирање је предуслов снажан угриз (Herrel и сар., 1998, 2018; Cadi и Joly, 2003). Овај налаз наглашава потенцијални утицај интерспецијских интеракција као значајног еколошког фактора у обликовању мастикаторних перформанси, те доприноси разумевању дугорочних ефеката које конкуренција са алохтоним врстама може имати на популације аутохтоних врста.

Једно од ограничења ове студије односи се на чињеницу да је теренски део истраживања спроведен на различитим локалитетима у различитим периодима године, што је резултирало значајним варијацијама у просечним вредностима клоакалне температуре између популација, као и веома ограниченим могућностима да се сезона (репродуктивна и пострепродуктивна) користи као релевантан фактор у анализама који би могао допринети бољем тумачењу и разумевању резултата. На пример, сезонске промене у исхрани су забележене у различитим популацијама барске корњаче, при чему су примећени трендови да је исхрана кичмењацима доминантна током пролећа и раног лета, тј. у репродуктивном периоду, а затим се већински базира на крупним бескичмењацима и биљном материјалу у пострепродуктивном периоду (Ottonello и сар., 2005; Ducotterd и сар., 2020). Резултати ове дисертације не указују на значајан утицај сезоне на силину угриза, али овај налаз треба тумачити са посебним опрезом, имајући у виду ограничења приликом узорковања. Наиме, период прикупљања узорака и спровођења тестирања силине угриза није био уједначен за све популације. Јединке из популација Ресник и Мало Црниће тестиране су током пролећа и раног лета, што се поклапа са репродуктивном сезоном барске корњаче. Насупрот томе, јединке из популација Рудиње и Лудаш тестиране су касније током лета, у пострепродуктивној сезони. Изузетак представља популација Краљевац, код које су тестирања спроведена више пута у току исте године, обухватајући и репродуктивни и пострепродуктивни период, али је узорак прикупљан током сваке сезоне, у различитим годинама, веома ограничен. Сходно томе, потенцијални ефекат сезоне може бити делимично прикривен варијабилношћу између

популација. Поред тога, у обзир није узет хормонални статус јединки, иако је познато да нивои стероидних хормона могу варирати између популација (Vitousek и сар., 2018), као и у зависности од репродуктивне сезоне (Moore, 1988; Irschick и сар., 2006). Будућа истраживања би требало да сагледају и потенцијални утицај хормона на силину угриза барске корњаче, посебно имајући у виду да хормонални статус значајно утиче на силину угриза код гуштера (нпр. Huyghe и сар., 2009, 2010). Додатно, гравидитет женки није експлицитно узет у обзир, иако је познато да формирана јаја могу утицати на смањење локомоторних перформанси код гмизаваца (нпр. Miles и сар., 2000; Shine, 2003). Такође, код корњаче *Mauremys leprosa* показано је да репродуктивно стање женки може утицати на време реакције, као битне компоненте антипредаторског понашања (Ibáñez и сар., 2015).

Поред тога што су локалитети узети у разматрање у овој дисертацији обухватили различите типове станишта које барска корњача насељава у Србији, неке карактеристике, као што су загађење и зараженост паразитима, нису експлицитно узете у обзир. Ранија истраживања су показала да је барска корњача, због релативно високе позиције у ланцима исхране и дугог животног века, подложна утицајима биоакумулације и биоамплификације загађивача из животне средине, као што су тешки метали (Merleau и сар., 2024). Такође, концентрација тешких метала, као што су жива и цинк у крви показала је позитивну асоцираност са величином јединки (Guillot и сар., 2018), и потврђене су разлике у њиховој концентрацији између два локалитета у Француској (Merleau и сар., 2024). Показано је и да присуство микропластике у околини утиче на биохемијске параметре крви барске корњаче (Вапае и сар., 2021). Иако је барска корњача добар биоиндикатор и представља једну од препоручених врста за праћење у сврхе мониторинга загађења воде и земљишта (Kupaz, 2026), до сада није показана веза између концентрације тешких метала или микропластике у ткивима или станишту барске корњаче и локомоторних или мастикаторних перформанси. Недостатак оваквих података у литератури вероватно одражава недостатак досадашњих истраживања, а не нужно одсуство утицаја загађења на перформансе. Стога, било би пожељно да будуће функцијско-морфолошке студије барске корњаче (и корњача уопште; Ming-ch'eng Adams и сар., 2016), као потенцијални средински фактор укључе концентрацију полутаната у крви и/или станишту. Резултати оваквих студија, уз откривање и уклањање узрока загађења, дугорочно праћење здравственог стања јединки и популационих трендова, пружили би значајан увид у мере које је потребно предузети како би се смањило загађење и спровела адекватна заштита барске корњаче и њених станишта, како водених површина, тако и миграторних рута и места за полагање јаја.

Иако је познато да барске корњаче могу бити заражене крвним паразитима (Apicomplexa: Adeleorina: Haemogregarinidae), као и да се проценат заражених јединки разликује између популација (Maričić и сар., 2023), подаци о заражености нису експлицитно тестирани у оквиру ове дисертације. Више од половине јединки барске корњаче из карантина зоолошког врта у Београду којима је узета крв због тога што су биле у лошем здравственом стању, било је заражено крвним паразитом *Haemogregarina stepanowi* (Aleksić-Kovačević и сар., 2023). Током извођења прелиминарних анализа асоцираности заражености крвним паразитима са успешношћу и брзином превртања, антипредаторским понашањем, односно силином угриза, нису уочени значајни обрасци. У ове прелиминарне анализе је био укључен веома ограничен број јединки из четири популације које су анализиране у овој дисертацији, и то: 13 јединки из популације Краљевац од чега су две биле заражене, 35 јединки из популације

Лудаш са осам заражених, 20 јединки из популације Мало Црниће без заражених и 24 јединке из популације Рудиње са три заражене јединке, док за популацију Ресник нису постојали подаци о заражености. Резултати ових прелиминарних анализа нису показали значајне обрасце повезаности присуства крвних паразита и перформанси или понашања барске корњаче. Међутим, додатне анализе, које би обухватиле већи број тестираних јединки, можда би показале асоцираност ових фактора која у претходно доступној структури узорка није јасно уочљива нити статистички значајна.

Још једно значајно ограничење ове студије огледа се у томе да перформансе животиња нису условљене искључиво морфолошким карактеристикама и физиолошким процесима, већ и мотивацијом, која се не може директно измерити (Irschick и Higham, 2016). Управо мотивација јединке да изврши постављени задатак у експерименту представља једно од главних ограничења у истраживањима функцијске морфологије (Irschick и Garland, 2001). Иако је мотивација за самостално превртање код корњача по правилу висока, посебно имајући у виду да продужени боравак у преврнутом положају са собом носи озбиљне ризике (нпр. Steyermark и Spotila, 2001; Corti и Zuffi, 2003), други сегменти локомоције корњача као што су ходање по покретној траци или пливање у базену (Stephens и Wiens, 2008; Mayerl и сар., 2019), односно тестови који се раде како би се измерила брзина кретања и/или издржљивост, ипак захтевају додатну пажњу приликом мерења. Овакви тестови често подразумевају и додатно мотивисање јединки за извршавање задатака, на пример благим тапкањем по оклопу, махањем рукама изнад корњаче или постављањем хране као мамца испред јединки (Stephens и Wiens, 2008; Mayerl и сар., 2019). Ограничење које са собом носи недостатак мотивације посебно је изражено у делу о мастикаторним перформансама у којем је у анализираном узорку свега 55% од укупно 438 јединки барске корњаче било довољно мотивисано да активно и агресивно угризе мерни уређај, како би се њихове вредности силине угриза сматрале за релевантне и упоредиве са другима. Овај проценат је умерено нижи у односу на резултате сличне студије силине угриза код морске корњаче *Caretta caretta*, у којој је 86,7% од укупно 519 тестираних јединки испољило агресиван угрис током мерења (Marshall и сар., 2012). Изазивање и бележење агресивног угриза у теренским условима показало се као релативно тешко, пре свега због понашајних карактеристика барске корњаче. Одрасле јединке ове врсте су опортунистички омнивори и углавном се хране у води (Kummer и сар., 2017); изван воде приликом држања од стране људи готово никада не уједају са циљем да се одбране, већ се повлаче унутар оклопа и чекају да буду пуштене, или као активан вид одбране користе одгуривање и гребање, односно заривање оштрих канци у кожу „предатора”, које може резултирати пуштањем корњаче. Поред тога, могуће је да неке популације или врсте показују већу конзистентност у извођењу мерљивих задатака, односно да чешће испољавају перформансе које су блиске њиховом максималном потенцијалу (Losos и сар., 2002). Код врста или јединки које не показују довољну мотивацију да током тестирања испоље максималне перформансе, остаје нејасно у којој мери измерене вредности заиста одражавају њихове природне капацитете за извођење еколошки релевантних функција (Irschick и Garland, 2001). Упркос овим ограничењима, резултати ове дисертације доприносе бољем разумевању међусобних односа између морфологије, функцијских перформанси, понашања и екологије корњача, са ширим импликацијама за проучавање биомеханичких адаптација.

7. ЗАКЉУЧЦИ

У складу са постављеним циљевима и на основу резултата представљених у овој дисертацији, изведени су следећи закључци:

- утврђен је значајан степен морфолошке варијабилности и у величини тела и у облику пластрона барске корњаче, на унутар- и међупопулационом нивоу; на унутарпопулационом нивоу, величина тела и облик пластрона варирају у складу са полом; на међупопулационом нивоу, популација Рудиње се доследно издваја као популација са убедљиво најмањим вредностима свих мера величине и специфичним обликом пластрона, а популација Мало Црниће са највећим вредностима морфолошких мера;
- утврђен је изражен и конзистентан полни диморфизам у величини тела у свим анализираним популацијама, при чему женке представљају крупнији пол; потврђено је постојање значајног полног диморфизма у облику пластрона у свим истраживаним популацијама; степен полног диморфизма у облику пластрона варира на међупопулационом нивоу, а његов најмањи интензитет забележен је у популацији Рудиње;
- утврђена је значајна варијабилност перформанси локомоторног система барске корњаче, како између полова, тако и између популација; мужјаци барске корњаче су значајно бржи у самосталном превртању у поређењу са женкама, а степен разлика у брзини превртања између полова значајно варира између популација;
- утврђено је да је величина тела, представљена кроз праволинијску дужину карапакса, кључни фактор који негативно утиче на успешност самосталног превртања, што значи да су јединке мањих телесних димензија успешније у извршавању овог задатка; брзина самосталног превртања значајно је асоцирана са релативном мишићном снагом, као и са запреминским индексом телесног стања;
- утврђено је постојање варијабилности силине угриза између популација барске корњаче: јединке из популације Ресник испољавају највише, а јединке из популације Лудаш најниже вредности силине угриза; иако женке испољавају веће апсолутне вредности силине угриза у поређењу са мужјацима, утврђено је да пол не представља значајан предиктор силине угриза;
- утврђено је да је величина главе, представљена висином главе, позитивно асоцирана са силином угриза барске корњаче, а у одређеним конкурентским моделима исти образац показује и величина тела представљена праволинијском дужином карапакса;

- утврђено је да клоакална температура не представља значајан предиктор ни локомоторних ни мастикаторних перформанси барске корњаче у условима теренских истраживања; насупрот томе, мишићна снага и запремински индекс телесног стања показују значајну асоцираност са перформансама оба система, тј. јединке веће мишићне снаге и у бољем телесном стању брже се самостално преврћу и испољавају јачи угриз, те ова два показатеља представљају значајне предикторе укупних функцијских перформанси барске корњаче.

Поред закључака који се односе на дефинисане циљеве дисертације, применом теста превртања квантификовани су и елементи антипредаторског понашања (време реакције и време латенције), а детаљније статистичке анализе ових елемената и произашли резултати омогућили су доношење додатних значајних закључака:

- утврђена је значајна варијабилност елемената антипредаторског понашања како између полова, тако и између популација; женке барске корњаче проводе значајно више времена скривене унутар оклопа пре прве видљиве реакције након симулираног напада предатора у поређењу са мужјацима; јединке из популације Краљевац показују значајно краће време реакције у поређењу са јединкама из свих осталих истраживаних популација;
- утврђено је да јединке са већом релативном мишићном снагом проводе мање времена скривене унутар оклопа пре прве видљиве реакције након симулираног напада предатора, те да јединке које краће време проводе у фази скривања без видљивих покрета такође раније отпочињу процес активног превртања; мужјаци у бољем телесном стању проводе значајно више времена у фази осматрања пре отпочињања превртања, за разлику од женки код којих ова повезаност није утврђена.

8. ЛИТЕРАТУРА

- Achrai, B., & Wagner, H. D. (2017). The turtle carapace as an optimized multi-scale biological composite armor – a review. *Journal of the Mechanical Behavior of Biomedical Materials*, 73, 50–67. <https://doi.org/10.1016/j.jmbbm.2017.02.027>
- Aerts, P., D'Août, K., Herrel, A., & Van Damme, R. (2002). Topics in functional and ecological vertebrate morphology: Introduction. In Aerts, P., D'Août, K., Herrel, A., & Van Damme, R. (Eds.). *Topics in functional and ecological vertebrate morphology*. Shaker Publishing, Maastricht, (pp. 1–4).
- Agha, M., Ennen, J. R., Nowakowski, A. J., Lovich, J. E., Sweat, S. C., & Todd, B. D. (2018). Macroecological patterns of sexual size dimorphism in turtles of the world. *Journal of Evolutionary Biology*, 31(3), 336–345. <https://doi.org/10.1111/jeb.13223>
- Alarcos, G., Madrigal-González, J., Lizana, M., & Flechoso, F. (2019). Sexual dimorphism in the claws of the European pond turtle (*Emys orbicularis*): potential implications for the reproductive fitness of the species. *Basic and Applied Herpetology*, 33, 33–42. <https://doi.org/10.11160/bah.91>
- Aleksić-Kovačević, S., Vučićević, M., Özvegy, J., Jelisić, S., Djurdjević, B., Prodanov-Radulović, J., Došenović, M., & Marinković, D. (2023). Eight-year study of *Haemogregarina stepanowi* infection in poached European pond turtles (*Emys orbicularis*) held in Belgrade Zoo quarantine. *Animals*, 13(15), 2429. <https://doi.org/10.3390/ani13152429>
- Altman, J., & Sudarshan, K. (1975). Postnatal development of locomotion in the laboratory rat. *Animal Behaviour*, 23(4), 896–920. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(75\)90114-1](https://doi.org/10.1016/0003-3472(75)90114-1)
- Anderson, R. A., McBrayer, L. D., & Herrel, A. (2008). Bite force in vertebrates: opportunities and caveats for use of a nonpareil whole-animal performance measure. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93(4), 709–720. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00905.x>
- Angilletta, M. J. Jr., Hill, T., & Robson, M. A. (2002). Is physiological performance optimized by thermoregulatory behavior? A case study of the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Thermal Biology*, 27(3), 199–204. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(01\)00084-5](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(01)00084-5)
- Arnold, S. J. (1983). Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 23(2), 347–361. <https://doi.org/10.1093/icb/23.2.347>
- Arnold, E. N., & Ovenden, D. (2002). *A field guide to the amphibians and reptiles of Britain and Europe*. HarperCollins Publisher, London, (pp. 288).
- Arvy, C., & Servan, J. (1998). Imminent competition between *Trachemys scripta* and *Emys orbicularis* in France. Proceedings of The *Emys* Symposium, Dresden 96. *Mertensiella*, 10, 33–40.

- Ashe, V. M. (1970). The righting reflex in turtles: a description and comparison. *Psychonomic Science*, 20(3), 150–152. <https://doi.org/10.3758/BF03335647>
- Ashley-Ross, M. A., & Gillis, G. B. (2002). A brief history of vertebrate functional morphology. *Integrative and Comparative Biology*, 42(2), 183–189.
- Ayaz, D., Fritz, U., Tok, C. V., Mermer, A., Tosunoğlu, M., Asfar, M., & Çiçek, K. (2007). Population estimate and body size of European pond turtles (*Emys orbicularis*) from Pazarağaç (Afyonkarahisar/Turkey). *Biologia*, 62, 225–227. <https://doi.org/10.2478/s11756-007-0035-2>
- Balázs, G., & Györfy, G. (2006). Investigation of the European pond turtle (*Emys orbicularis* Linnaeus, 1758) population living in a backwater near the river Tisza, Southern Hungary. *Tiscia*, 35, 55–64.
- Banaee, M., Gholamhosseini, A., Sureda, A., Soltanin, S., Fareidouni, M. S., & Ibrahim A. Th. A. (2021). Effects of microplastic exposure on the blood biochemical parameters in the pond turtle (*Emys orbicularis*). *Environmental Science and Pollution Research*, 28, 9221–9234. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-11419-2>
- Barton, N., & Partridge, L. (2000). Limits to natural selection. *BioEssays*, 22, 1075–1084.
- Bartoń, K. (2024). *MuMIn: Multi-model inference*. R package version 1.48.4, <https://CRAN.R-project.org/package=MuumIn>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bauwens, D., Garland, T. Jr., Castilla, A. M., & Van Damme, R. (1995). Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological, and behavioral covariation. *Evolution*, 49, 848–863. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1995.tb02321.x>
- Bels, V., & Herrel, A. (2019). Feeding, a tool to understand vertebrate evolution: introduction to „feeding in vertebrates”. In Bels, V., & Whishaw, I. Q. (Eds.). *Feeding in vertebrates: evolution, morphology, behavior, biomechanics*. Springer Nature Switzerland AG, Cham, (pp. 1–18).
- Ben-Ezra, E., Bulté, G., & Blouin-Demers, G. (2008). Are locomotor performances coadapted to preferred basking temperature in the Northern map turtle (*Graptemys geographica*)? *Journal of Herpetology*, 42(2), 322–331. <https://doi.org/10.1670/07-1881.1>
- Ben-Shachar, M. S., Lüdtke, D., & Makowski, D. (2020). effectsize: Estimation of Effect Size Indices and Standardized Parameters. *Journal of Open Source Software*, 5(56), 2815. <https://doi.org/10.21105/joss.02815>
- Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 57(1), 289–300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>

- Berry, J. F., & Shine, R. (1980). Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (order Testudines). *Oecologia*, 44(2), 185–191. <https://doi.org/10.1007/BF00572678>
- Blanckenhorn, W. U. (2005). Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology*, 111(11), 977–1016. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2005.01147.x>
- Blob, R. W., Rivera, A. R. V., & Westneat, M. W. (2008). Hindlimb function in turtle locomotion: limb movements and muscular activation across taxa, environment, and ontogeny. In Wyneken, J., Godfrey, M. H., & Bels, V. (Eds.). *Biology of turtles*. CRC Press, Boca Raton, (pp. 139–162).
- Blob, R. W., Mayerl, C. J., Rivera, A. R. V., Rivera, G., & Young, V. K. H. (2016). “On the fence” versus “All in”: insights from turtles for the evolution of aquatic locomotor specializations and habitat transitions in tetrapod vertebrates. *Integrative and Comparative Biology*, 56(6), 1310–1322. <https://doi.org/10.1093/icb/icw121>
- Blouin-Demers, G., & Weatherhead, P. J. (2008). Habitat use is linked to components of fitness through the temperature-dependence of performance in ratsnakes (*Elaphe obsoleta*). *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 54(3/4), 361–372. <https://doi.org/10.1560/IJEE.54.3-4.361>
- Bonnet, X., Lagarde, F., Henen, B. T., Corbini, J., Nagy, K. A., Naulleau, G., Balhoul, K., Chastel, O., Legrand, A., & Cambag, R. (2001). Sexual dimorphism in steppe tortoises (*Testudo horsfieldii*): influence of the environment and sexual selection on body shape and mobility. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72(3), 357–372. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2001.tb01323.x>
- Bonnet, X., Ineich, I., & Shine, R. (2005). Terrestrial locomotion in sea snakes: the effects of sex and species on cliff-climbing ability in sea kraits (Serpentes, Elapidae, *Laticauda*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(4), 433–441. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00505.x>
- Bonnet, X., Delmas, V., El-Mouden, H., Slimani, T., Sterijovski, B., & Kuchling, G. (2010). Is sexual body shape dimorphism consistent in aquatic and terrestrial chelonians? *Zoology*, 113(4), 213–220. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2009.11.003>
- Bookstein, F. L. (1991). *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press, New York (pp. 435).
- Braña, F. (2003). Morphological correlates of burst speed and field movement patterns: the behavioural adjustment of locomotion in wall lizards (*Podarcis muralis*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 80(1), 135–146. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00226.x>
- Brejcha, J., Eliášová, K., Bataller, J. V., Kleisner, K., Čtrnáctová, L., Andueza, J. I., Nevečeřalová, P., Alcayde, V. S., & Moravec, J. (2024). Population structure and plastron shape variability of European pond turtles (*Emys orbicularis*) in the Comunitat Valenciana, Spain. *Journal of Vertebrate Biology*, 73, 23102.1–17. <https://doi.org/10.25225/jvb.23102>

- Britson, C. A., & Gutzke, W. H. N. (1993). Antipredator mechanisms of hatchling freshwater turtles. *Copeia*, 1993(2), 435–440.
- Burger, J. (1976). Behavior of hatchling diamondback terrapins (*Malaclemys terrapin*) in the field. *Copeia*, 1976(4), 742–748. <https://doi.org/10.2307/1443457>
- Butterfield, T. G., Herrel, A., Olson, M. E., Contreras-Garduño, J., & Macip-Ríos, R. (2021). Morphology of the limb, shell and head explain the variation in performance and ecology across 14 turtle taxa (12 species), *Biological Journal of the Linnean Society*, 134(4), 879–891. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blab117>
- Cadi, A., & Joly, P. (2003). Competition for basking places between the endangered European pond turtle (*Emys orbicularis galloitalica*) and the introduced red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*). *Canadian Journal of Zoology*, 81, 1392–1398. <https://doi.org/10.1139/z03-108>
- Cadi, A., Nemoz, M., Thienpont, S., & Joly, P. (2004). Home range, movements, and habitat use of the European pond turtle (*Emys orbicularis*) in the Rhône-Alpes region, France. *Biologia*, 59(14), 89–94.
- Cadi, A., Nemoz, M., Thienpont, S., & Joly, P. (2008). Annual home range and movement in freshwater turtles: management of the endangered European pond turtle (*Emys orbicularis*). *Revista Española de Herpetología*, 22, 71–86.
- Cailleux, A. (1947). L'indice d'emousse: definition et premiere application. *Compte-Rendu Sommaire de la Société Géologique de France*, 13, 250–252.
- Cardini, A. (2016). Lost in the other half: improving accuracy in geometric morphometric analyses of one side of bilaterally symmetric structures. *Systematic Biology*, 65(6), 1096–1106. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw043>
- Careau, V., & Garland, T. Jr. (2012). Performance, personality, and energetics: correlation, causation, and mechanism. *Physiological and Biochemical Zoology*, 85(6), 543–571. <https://doi.org/10.1086/666970>
- Careau, V., Agnani, P., Bonin, N., & Garland, T. Jr. (2026). The behaviour-performance continuum: how does individual variation in locomotor abilities relate to behaviour? *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 101(1), 486–518. <https://doi.org/10.1111/brv.70090>
- Carter, A. W., Paitz, R. T., McGhee, K. E., & Bowden, R. M. (2016). Turtle hatchlings show behavioral types that are robust to developmental manipulations. *Physiology and Behavior*, 155, 46–55. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.11.034>
- CE [The Council of Europe]. (1979). Convention on the conservation of European wildlife and natural heritage. *European Treaty Series*, 104, 1–13.
- CEC [The council of the European communities]. (1992a). Council Directive 92 /43 /EEC on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora: Annex II. *OJ. L*, 206, 22–36.

- CEC [The council of the European communities]. (1992). Council Directive 92 /43 /EEC on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora: Annex IV. *OJ. L*, 206, 38–45.
- Cheverud, J. M. (1982). Relationships among ontogenetic, static, and evolutionary allometry. *American Journal of Biological Anthropology*, 59, 139–149.
- Cheyland, M., & Poitevin, F. (1998). Impact of fire on a population of European pond turtles (*Emys orbicularis*) in southeastern France. *Mertensiella*, 10, 67–82.
- Chiari, Y., Hyseni, C., Fritts, T. H., Glaberman, S., Marquez, C., Gibbs, J. P., Claude, J., & Caccone, A. (2009). Morphometrics parallel genetics in a newly discovered and endangered taxon of Galápagos tortoise. *PLoS One*, 4(7), e6272. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006272>
- Chiari, Y., Meijden, A. V. D., Caccone, A., Claude, J., & Gilles, B. (2017). Self-righting potential and the evolution of shell shape in Galápagos tortoises. *Scientific Reports*, 7, 15828.
- Christiansen, P. (2002). Locomotion in terrestrial mammals: the influence of body mass, limb length and bone proportions on speed. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136(4), 685–714. <https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2002.00041.x>
- Corti, C., & Zuffi, M. A. L. (2003). Aspects of population ecology of *Testudo hermanni hermanni* from Asinara island, NW Sardinia (Italy, Western Mediterranean sea): preliminary data. *Amphibia-Reptilia*, 24, 441–447. <https://doi.org/10.1163/15685380322763909>
- da Silva, J. M., Herrel, A., Measey, G. J., & Tolley, K. A. (2014). Sexual dimorphism in bite performance drives morphological variation in chameleons. *PLoS One*, 9(1), e86846. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086846>
- Davy, C. M., Paterson, J. E., & Leifso, A. E. (2014). When righting is wrong: performance measures require rank repeatability for estimates of individual fitness. *Animal Behaviour*, 93, 15–23. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.04.013>
- Deeming, D. C. (2022). Inter-relationships among body mass, body dimensions, jaw musculature and bite force in reptiles. *Journal of Zoology*, 318(1), 23–33. <https://doi.org/10.1111/jzo.12981>
- Delmas, V., Baudry, E., Girondot, M., & Prevot-Julliard, A. C. (2007). The righting response as a fitness index in freshwater turtles. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91(1), 99–109. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00780.x>
- Dematteis, A., Stellatelli, O. A., Block, C., Vega, L. E., Dajil, J. E., & Cruz, F. B. (2022). Correspondence between thermal biology and locomotor performance in a liolaemid lizard from the southeastern coastal Pampas of Argentina. *Journal of Thermal Biology*, 105, 103173. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2021.103173>

- Díaz-Paniagua, C., Mateo, J. A., & Andreu, A. C. (1996). Age and size structure of populations of small marbled newts (*Triturus marmoratus pygmaeus*) from Doñana National Park (SW Spain). A case of dwarfism among dwarfs. *Journal of Zoology*, 239(1), 83–92.
- Djordjević, S., Djurakić, M., Golubović, A., Ajtić, R., Tomović, L., & Bonnet, X. (2011). Sexual body size and body shape dimorphism of *Testudo hermanni* in central and eastern Serbia. *Amphibia-Reptilia*, 32(4), 445–458.
- Djordjević, S., Tomović, L., Golubović, A., Simović, A., Sterijovski, B., Djurakic, M., & Bonnet, X. (2013). Geographic (in-)variability of gender-specific traits in Hermann's tortoise. *The Herpetological Journal*, 23(2), 67–74.
- Dodd, K., & Brodie, E. D. (1975). Notes on the defensive behavior of the snapping turtle, *Chelydra serpentina*. *Herpetologica*, 31, 286–288.
- Domokos, G., & Várkonyi, P. L. (2008). Geometry and self-righting of turtles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1630), 11–17. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1188>
- Donihue, C. M., Brock, K. M., Foufopoulos, J., & Herrel, A. (2016). Feed or fight: testing the impact of food availability and intraspecific aggression on the functional ecology of an island lizard. *Functional Ecology*, 30(4), 566–575. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12550>
- Dryden, I. L., & Mardia, K. V. (2016). *Statistical shape analysis with applications in R, second edition*. John Wiley and Sons, Chichester, (pp. 496). <https://doi.org/10.1002/9781119072492>
- Ducotterd, C., Crovadore, J., Lefort, F., Guisan, A., Ursenbacher, S., & Rubin, J.-F. (2020). The feeding behaviour of the European pond turtle (*Emys orbicularis*, L. 1758) is not a threat for other endangered species. *Global Ecology and Conservation*, 23, e01133. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01133>
- Erickson, G. M., Lappin, A. K., & Vliet, K. A. (2003). The ontogeny of bite-force performance in American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Zoology*, 260(3), 317–327. <https://doi.org/10.1017/S0952836903003819>
- Erickson, G. M., Lappin, A. K., Parker, T., & Vliet, K. A. (2004). Comparison of bite-force performance between long-term captive and wild American alligators (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Zoology*, 262(1), 21–28. <https://doi.org/10.1017/S0952836903004400>
- Erickson, G. M., Gignac, P. M., Stepan, S. J., Lappin, A. K., Vliet, K. A., Brueggen, J. D., Inouye, B. D., Kledzik, D., & Webb, G. J. W. (2012). Insights into the ecology and evolutionary success of crocodilians revealed through bite-force and tooth-pressure experimentation. *PLoS One*, 7(3), e31781. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031781>
- Escoriza, D., Franch, M., Ramos, S., Sunyer-Sala, P., & Boix, D. (2020). Demographics and survivorship in the European pond turtle (*Emys orbicularis*): a 31-year study. *Herpetological Conservation and Biology*, 15(1), 41–48.

- Escoriza, D., Tzoras, E., & Bringsøe, H. (2023). *Testudo marginata* Schoepff 1793 – marginated tortoise, kraspedochelóna, breshka malore, testuggine marginata. In Rhodin, A. G. J., Iverson, J. B., van Dijk, P. P., Stanford, C. B., Goode, E. V., Buhlmann, K. A., & Mittermeier, R. A. (Eds.). *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. Chelonian Research Monographs*, 5(17), 122.1–25. <https://doi.org/10.3854/crm.5.122.marginata.v1.2023>
- Ewart, H. E., Tickle, P. G., Sellers, W. I., Lambertz, M., Crossley, D. A., & Codd, J. R. (2022). The metabolic cost of turning right side up in the Mediterranean spur-thighed tortoise (*Testudo graeca*). *Scientific Reports*, 12, 431. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-04273-w>
- Farkas, B., Fritz, U., Jendertzke, N., & Schneeweiss, N. (1998). Morphological differences between pond turtles (*Emys orbicularis*) from the Hungarian Lowlands, eastern Poland, and northeastern Germany. *Mertensiella*, 10, 89–94.
- Fattizzo, T. (2008). Morphological data and notes on natural history of pond turtles *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) of southern Apulia (Italy). *Revista Española de Herpetología*, 22, 23–32.
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression, third edition*. Sage, Thousand Oaks CA. <https://www.john-fox.ca/Companion/>
- Fritz, U. (1995). Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758). 5a. Taxonomie in Mittel-Westeuropa, auf Korsika, Sardinien, der Apenninen-Halbinsel und Sizilien und Unterartengruppen von *E. orbicularis* (Reptilia, Testudines: Emydidae). *Zoologische Abhandlungen*, 48(13), 185–242.
- Fritz, U. (1998). Introduction to zoogeography and subspecific differentiation in *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758). Proceedings of The *Emys* Symposium, Dresden 96. *Mertensiella*, 10, 1–27.
- Fritz, U., Siroký, P., Kami, H., & Wink, M. (2005). Environmentally caused dwarfism or a valid species—is *Testudo weissingeri* Bour, 1996 a distinct evolutionary lineage? New evidence from mitochondrial and nuclear genomic markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37(2), 389–401.
- Fritz, U., D'Angelo, S., Pennisi, M. G., & Valvo, M. L. (2006). Variation of Sicilian pond turtles, *Emys trinacris* – What makes a species cryptic? *Amphibia-Reptilia*, 27(4), 513–529. <https://doi.org/10.1163/156853806778877095>
- 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, Chicago, (pp. 240–302).
- Gibbons, J. W., & Lovich, J. E. (1990). Sexual dimorphism in turtles with emphasis on the slider turtle (*Trachemys scripta*). *Herpetological Monographs*, 4, 1–29. <https://doi.org/10.2307/1466966>

- Gilbert, S. F., Loredó, G. A., Brukman, A., & Burke, A. C. (2001). Morphogenesis of the turtle shell: the development of a novel structure in tetrapod evolution. *Evolution and Development*, 3(2), 47–58. <https://doi.org/10.1046/j.1525-142x.2001.003002047.x>
- Gilbert, S. F., Cebra-Thomas, J. A., & Burke, A. C. (2008). How the turtle gets its shell. In Wyneken, J., Godfrey, M. H., & Bels, V. (Eds.). *Biology of turtles*. CRC Press, Boca Raton, (pp. 1–16).
- Golubović, A. (2015). Ontogenetic shift of antipredator behaviour in Hermann's tortoises. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69, 1201–1208. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1934-9>
- Golubović, A., Bonnet, X., Djordjević, S., Djurakić, M., & Tomović, L. (2013). Variations in righting behaviour across Hermann's tortoise populations. *Journal of Zoology*, 291(1), 69–75. <https://doi.org/10.1111/jzo.12047>
- Golubović, A., Anđelković, M., Arsovski, D., Vujović, A., Iković, V., Đorđević, S., & Tomović, L. (2014). Skills or strength—how tortoises cope with dense vegetation? *Acta Ethologica*, 17, 141–147. <https://doi.org/10.1007/s10211-013-0171-3>
- Golubović, A., Tomović, Lj., & Ivanović, A. (2015). Geometry of self righting: the case of Hermann's tortoises. *Zoologischer Anzeiger*, 254, 99–105. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2014.12.003>
- Golubović, A., Anđelković, M., Arsovski, D., Bonnet, X., & Tomović, L. (2017a). Locomotor performances reflect habitat constraints in an armoured species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71(93), 1–8. <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2318-0>
- Golubović, A., Grabovac, D., & Popović, M. (2017b). Actual and potential distribution of the European pond turtle, *Emys orbicularis* (L., 1758) in Serbia, with conservation implications. *Acta Zoologica Bulgarica*, 10, 49–56.
- Golubović, A., Bjelica, V., & Koren-Štih, A. (2023). Differences in locomotor performances between two sympatric species of freshwater turtles. *Acta Ethologica*, 26, 133–137. <https://doi.org/10.1007/s10211-023-00420-w>
- Golubović, A., Arsenijević, S., Maričić, M., & Bjelica, V. (2024). Climbing ability of European pond turtles sharply declines on slopes steeper than 36°: implications for shoreline management. *Ecological Engineering*, 207, 107346. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2024.107346>
- Golubović, A., Maričić, M., Bjelica, A., Lazarević-Macanović, M., Jumake Mitrović, M., & Krstić, N. (2025). Preliminary results on reproductive characteristics of European pond turtles in Serbia. In Arifin, U., Ficetola, G. F., Hertwig, S., Kaiser, C., Kielgast, J., Kok, P., Lindner, T., Martins, A., Pabijan, M., Preininger, D., Scherz, M., Schulte, L., Schweiger, S., Strachinis, I., Šunje, E., Tarkhnishvili, D., Uetz, P., Vences, M., Vörös, J., & Wielstra, B. (2025). 23rd European Congress of Herpetology, LIB, Museum Koenig Bonn, Bonn, Germany, 8–12 September 2025. (p. 303).

- Gompper, M. E., Petrites, A. E., & Lyman, R. L. (2006). Cozumel island fox (*Urocyon* sp.) dwarfism and possible divergence history based on subfossil bones. *Journal of Zoology*, 270(1), 72–77. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00119.x>
- Guillot, H., Bonnet, X., Bustamante, P., Churlaud, C., Trotignon, J., & Brischoux, F. (2018). Trace element concentrations in European pond turtles (*Emys orbicularis*) from Brenne Natural Park, France. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 101(3), 300–304. <https://doi.org/10.1007/s00128-018-2376-7>
- Herrel, A., & O'Reilly, J. C. (2006). Ontogenetic scaling of bite force in lizards and turtles. *Physiological and Biochemical Zoology*, 79(1), 31–42. <https://doi.org/10.1086/498193>
- Herrel, A., & Holanova, V. (2008). Cranial morphology and bite force in *Chamaeleolis* lizards – adaptations to molluscivory? *Zoology*, 111(6), 467–475. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2008.01.002>
- Herrel, A., Aerts, P., & De Vree, F. (1998). Ecomorphology of the lizard feeding apparatus: a modelling approach. *Netherlands Journal of Zoology*, 48(1), 1–25.
- Herrel, A., Aerts, P., Fret, J., & De Vree, F. (1999). Morphology of the feeding system in Agamid lizards: ecological correlates. *The Anatomical Record*, 254(4), 496–507. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0185\(19990401\)254:4<496::AID-AR5>3.0.CO;2-Q](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0185(19990401)254:4<496::AID-AR5>3.0.CO;2-Q)
- Herrel, A., Van Damme, R., Vanhooydonck, B., & De Vree, F. (2001). The implications of bite performance for diet in two species of lacertid lizards. *Canadian Journal of Zoology*, 79, 662–670. <https://doi.org/10.1139/z01-031>
- Herrel, A., O'Reilly, J. C., & Richmond, A. M. (2002). Evolution of bite performance in turtles. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(6), 1083–1094. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00459.x>
- Herrel, A., Joachim, R., Vanhooydonck, B., & Irschick, D. J. (2006). Ecological consequences of ontogenetic changes in head shape and bite performance in the Jamaican lizard *Anolis lineatopus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 89(3), 443–454. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00685.x>
- Herrel, A., Moore, J. A., Bredeweg, E. M., & Nelson, N. J. (2010). Sexual dimorphism, body size, bite force and male mating success in tuatara. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100(2), 287–292. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01433.x>
- Herrel, A., Petrochic, S., & Draud, M. (2018). Sexual dimorphism, bite force and diet in the diamondback terrapin. *Journal of Zoology*, 304(3), 217–224. <https://doi.org/10.1111/jzo.12520>
- Hoekstra, L. A., Schwartz, T. S., Sparkman, A. M., Miller, D. A. W., & Bronikowski, A. M. (2020). The untapped potential of reptile biodiversity for understanding how and why animals age. *Functional Ecology*, 34, 38–54. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13450>

- Horváth, E., Danko, S., Havaš, P., Schindler, M., Šebela, M., Halpern, B., Csibrány, B., Farkas, B., Kaňuch, P., & Uhrin, M. (2021). Variation in shell morphology of the European pond turtle, *Emys orbicularis*, in fragmented central European populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 132(1), 134–147. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa184>
- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal*, 50(3), 346–363. <https://doi.org/10.1002/bimj.200810425>
- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2024). *multcomp: Simultaneous inference in general parametric models*. R package version 1.4–25. <https://CRAN.R-project.org/package=multcomp>
- Huby, A., Lowie, A., Herrel, A., Vigouroux, R., Frédérick, B., Raick, X., Kurchevski, G., Godinho, A. L., & Parmentier, E. (2019). Functional diversity in biters: the evolutionary morphology of the oral jaw system in pacus, piranhas and relatives (Teleostei: Serrasalminidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 127(4), 722–741. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz048>
- Hugie, D. M. (2003). The waiting game: a “battle of waits” between predator and prey. *Behavioral Ecology*, 14(6), 807–817. <https://doi.org/10.1093/beheco/arg054>
- Husak, J. F., Fox, S. F., Lovern, M. B., & Van Den Bussche, R. A. (2006). Faster lizards sire more offspring: sexual selection on whole-animal performance. *Evolution*, 60(10), 2122–2130. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01849.x>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01038.x>
- 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*. *Hormones and Behavior*, 55(4), 488–494. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2009.02.005>
- Huyghe, K., Husak, J. F., Moore, I. T., Vanhooydonck, B., Van Damme, R., Molina-Borja, M., & Herrel, A. (2010). Effects of testosterone on morphology, performance and muscle mass in a lizard. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 313(1), 9–16. <https://doi.org/10.1002/jez.569>
- Ibáñez, A., López, P., & Martín, J. (2014). Inter-individual variation in antipredator hiding behavior of Spanish terrapins depends on sex, size, and coloration. *Ethology*, 120(8), 742–752. <https://doi.org/10.1111/eth.12245>
- Ibáñez, A., Marzal, A., López, P., & Martín, J. (2015). Reproductive state affects hiding behaviour under risk of predation but not exploratory activity of female Spanish terrapins. *Behavioural Processes*, 111, 90–96. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.12.004>

- Ibáñez, A., Martín, J., Gazzola, A., & Pellitteri-Rosa, D. (2018). Freshwater turtles reveal personality traits in their antipredatory behaviour. *Behavioural Processes*, 157, 142–147. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.08.011>
- Irschick, D. J. (2003). Measuring performance in nature: implications for studies of fitness within populations. *Integrative and Comparative Biology*, 43(3), 396–407. <https://doi.org/10.1093/icb/43.3.396>
- Irschick, D. J., & Garland, T. Jr. (2001). Integrating function and ecology in studies of adaptation: investigations of locomotor capacity as a model system. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32(1), 367–396. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114048>
- Irschick, D. J., & Higham, T. E. (2016). *Animal athletes: an ecological and evolutionary approach*. Oxford University Press, Oxford, (pp. 255).
- Irschick, D. J., Meyers, J. J., Husak, J. F., & Le Galliard, J.-F. (2008). How does selection operate on whole-organism functional performance capacities? A review and synthesis. *Evolutionary Ecology Research*, 10(2), 177–196. <https://doi.org/10.7275/R58G8HX6>
- Irschick, D. J., Ramos, M., Buckley, C., Esltrot, J., Carlisle, E., Lailvaux, S.P., Bloch, N., Herrel, A., & Vanhooydonck, B. (2006). Are morphology-performance relationships invariant across different seasons? A test with the green anole (*Anolis carolinensis*). *Oikos*, 114(1), 49–59. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14698.x>
- Isip, J. E., Jones, M. E. H., & Cooper, N. (2022). Clade-wide variation in bite-force performance is determined primarily by size, not ecology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 289(1969), 20212493. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2493>
- Jones, M. E. H., & Lappin, A. K. (2009). Bite-force performance of the last rhynchocephalian (Lepidosauria: *Sphenodon*). *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 39(2–3), 71–83. <https://doi.org/10.1080/03014220909510565>
- Joos, J., Kirchner, M., Vamberger, M., Kaviani, M., Rahimibashar, M. R., Fritz, U., & Müller, J. (2017). Climate and patterns of body size variation in the European pond turtle, *Emys orbicularis*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 122(2), 351–365. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blx056>
- Kahlke, R. D., Fritz, U., & Kierdorf, U. (2015). Badger (*Meles meles*) predation on European pond turtle (*Emys orbicularis*) during the Eemian interglacial (MIS 5e). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 95(2), 223–235. <https://doi.org/10.1007/s12549-014-0170-z>
- Kashon, E. A. F., & Carlson, B. E. (2018). Consistently bolder turtles maintain higher body temperatures in the field but may experience greater predation risk. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(9), 1–13. <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2428-8>
- Kassambara, A. (2021). *rstatix: Pipe-friendly framework for basic statistical tests*. R package version 0.7.2. <https://CRAN.R-project.org/package=rstatix>

- Kassambara, A. (2025). *rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests*. R package version 0.7.3.999. <https://github.com/kassambara/rstatix>
- Kaviani, M., & Rahimibashar, M. R. (2015). Sexual dimorphism of the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758), in Anzali lagoon, Iran (Reptilia: Emydidae). *Zoology in the Middle East*, 61(3), 231–235. <https://doi.org/10.1080/09397140.2015.1070524>
- Keehn, J. E., Nieto, N. C., Tracy, C. R., Gienger, C. M., & Feldman, C. R. (2013). Evolution on a desert island: body size divergence between reptiles of Nevada's Anaho Island and the mainland around Pyramid Lake. *Journal of Zoology*, 291(4), 269–278. <https://doi.org/10.1111/jzo.12066>
- Keogh, J. S., Scott, I. A., & Hayes, C. (2005). Rapid and repeated origin of insular gigantism and dwarfism in Australian tiger snakes. *Evolution*, 59(1), 226–33.
- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11(2), 353–357. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- Klingenberg, C. P. (2016). Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development Genes and Evolution*, 226, 113–137. <https://doi.org/10.1007/s00427-016-0539-2>
- Klingenberg, C. P., & Zimmermann, M. (1992). Static, ontogenetic, and evolutionary allometry: a multivariate comparison in nine species of water striders. *The American Naturalist*, 140(4), 601–620. <https://doi.org/10.1086/285430>
- Klingenberg, C. P., & Marugán-Lobón, J. (2013). Evolutionary covariation in geometric morphometric data: analyzing integration, modularity and allometry in a phylogenetic context. *Systematic Biology*, 62(4), 591–610. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syt025>
- Klingenberg, C. P., Barluenga, M., & Meyer, A. (2002). Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution*, 56(10), 1909–1920. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00117.x>
- Kummer, S., Heiss, E., Singer, K., Lemell, P., & Natchev, N. (2017). Feeding behaviour and feeding motorics in subadult European pond turtles (*Emys orbicularis*, L. 1758). *Acta Zoologica Bulgarica*, 10, 77–84.
- Krizmanić, I., Urošević, A., Simović, A., Krstić, M., Jović, D., Ajtić, R., Anđelković, M., Slijepčević, M., Đorđević, S., Golubović, A., Žikić, V., & Džukić, G. (2015). Updated distribution of the European pond turtle *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) and its conservation issues in Serbia. *Archives of Biological Sciences*, 67, 1043–1053. <https://doi.org/10.2298/ABS150210067K>
- Kurnaz, M. (2026). Amphibians and reptiles as bioindicator organisms: an ecotoxicological and ecological review. *Environmental Toxicology and Ecology*, 6(1), 1–15. <https://doi.org/10.59838/etoxec.1914565>

- LaGrange, S. M., Kessler, E. J., Li, Z., Morrissiey, F., & Merchant, M. (2023). Bite-force scaling across size classes in the alligator snapping turtle (*Macrochelys temminckii*) and the common snapping turtle (*Chelydra serpentina*). *Southeastern Naturalist*, 22(12), 440–456. <https://doi.org/10.1656/058.022.0sp1228>
- Lahti, M. E., Latta, L. C., Pfrender, M. E., & Brodie, E. D. Jr. (2025). Isolated dwarfism and sexual dimorphism in a mainland population of the greater short-horned lizard (*Phrynosoma hernandesi*) and the Great Plains toad (*Anaxyrus cognatus*). *PLoS One*, 20(12), e0339275. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0339275>
- Lang, G., & Gifford, M. E. (2023). Within-individual covariation masks an among-individual performance tradeoff in the prairie lizard. *Journal of Zoology*, 221(3), 196–204. <https://doi.org/10.1111/jzo.13104>
- Langkilde, T., & Shine, R. (2007). Interspecific conflict in lizards: social dominance depends upon an individual's species not its body size. *Austral Ecology*, 32(8), 869–877. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01771.x>
- Lanszki, J., Molnár, M., & Molnár, T. (2006). Factors affecting the predation of otter (*Lutra lutra*) on European pond turtle (*Emys orbicularis*). *Journal of Zoology*, 270(2), 219–226. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00132.x>
- Le Guilloux, M., Miralles, A., Measey, J., Vanhooydonck, B., O'Reilly, J. C., Lowie, A., & Herrel, A. (2020). Trade-offs between burrowing and biting force in fossorial scincid lizards? *Biological Journal of the Linnean Society*, 130(2), 310–319. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa031>
- Lewontin, R. C. (1970). The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, 1–18.
- Li, S. (2011). Concise formulas for the area and volume of a hyperspherical cap. *Asian Journal of Mathematics and Statistics*, 4(1), 66–70. <https://doi.org/10.3923/ajms.2011.66.70>
- Lindeman, P. V. (2003). Sexual difference in habitat use of Texas map turtles (Emydidae: *Graptemys versa*) and its relationship to size dimorphism and diet. *Canadian Journal of Zoology*, 81(7), 1185–1191. <https://doi.org/10.1139/z03-101>
- Linderholm, H., & Wennström, A. (1970). Isometric bite force and its relation to general muscle force and body build. *Acta Odontologica Scandinavica*, 28(5), 679–689. <https://doi.org/10.3109/00016357009058590>
- Linderholm, H., Lindqvist, B., Ringqvist, M., & Wennström, A. (1971). Isometric bite force in children and its relation to body build and general muscle force. *Acta Odontologica Scandinavica*, 29(5), 563–568. <https://doi.org/10.3109/00016357109026334>
- Loehr, V. J. T., Henen, B. T., & Hofmeyr, M. D. (2004). Reproduction of the smallest tortoise, the Namaqualand speckled padloper, *Homopus signatus signatus*. *Herpetologica*, 60(4), 444–454.

- Losos, J. B., Creer, D. A., & Schulte, J. A. (2002). Cautionary comments on the measurement of maximum locomotor capabilities. *Journal of Zoology*, 258(1), 57–61. <https://doi.org/10.1017/s0952836902001206>
- Luiselli, L. (2017). Food habits, habitat use and density of *Emys orbicularis persica* from Jelilabad, Azerbaijan. *Herpetological Journal*, 27(3), 245–251.
- Luiselli, L., & Vamberger, M. (2024). *Emys orbicularis* (Europe assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2024, e.T7717A207667247.
- Luiselli, L., Petrozzi, F., Mebert, K., Zuffi, M. A. L., & Amori, G. (2015). Resource partitioning and dwarfism patterns between sympatric snakes in a micro-insular Mediterranean environment. *Ecological Research*, 30, 527–535. <https://doi.org/10.1007/s11284-015-1250-x>
- Lüdecke, D. (2024). *sjPlot: Data Visualization for Statistics in Social Science*. R package version 2.8.17. <https://CRAN.R-project.org/package=sjPlot>
- Lüdecke, D., Ben-Shachar, M., Patil, I., Waggoner, P., & Makowski, D. (2021). performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models. *Journal of Open Source Software*, 6(60), 3139. <https://doi.org/10.21105/joss.03139>
- Maestri, R., Patterson, B. D., Fornel, R., Monteiro, L. R., & De Freitas, T. R. O. (2016). Diet, bite force and skull morphology in the generalist rodent morphotype. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(11), 2191–2204. <https://doi.org/10.1111/jeb.12937>
- Mangiafico, S. S. (2025). *rcompanion: Functions to Support Extension Education Program Evaluation*. Rutgers Cooperative Extension, New Brunswick, New Jersey. version 2.5.1. <https://CRAN.R-project.org/package=rcompanion/>.
- Mann, G. K. H., O’Riain, M. J., & Hofmeyr, M. D. (2006). Shaping up to fight: sexual selection influences body shape and size in the fighting tortoise (*Chersina angulata*). *Journal of Zoology*, 269(3), 373–379. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00079.x>
- Marić, S., Karan Žnidaršić, T., Predojević, D., Marković, V., Veličković, T., & Gajić, Đ. (2023a). *Izveštaj o monitoringu ribljeg fonda na ribarskom području Specijalnog rezervata prirode „Kraljevac”*. Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet, Beograd.
- Marić, S., Karan Žnidaršić, T., Predojević, D., Marković, V., Veličković, T., & Gajić, Đ. (2023b). *Izveštaj o izvršenom monitoringu na ribarskom području „Ludaš”*. Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet, Beograd
- Maričić, M., Danon, G., Faria, J. F., & Harris, D. J. (2023). Molecular screening of haemogregarine hemoparasites (Apicomplexa: Adeleorina: Haemogregarinidae) in populations of native and introduced pond turtles in Eastern Europe. *Microorganisms*, 11(4), 1063. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11041063>
- Marshall, C. D., Guzman, A., Narazaki, T., Sato, K., Kane, E. A., & Sterba-Boatwright, B. D. (2012). The ontogenetic scaling of bite force and head size in loggerhead sea turtles (*Caretta*

- caretta*): implications for durophagy in neritic, benthic habitats. *Journal of Experimental Biology*, 215(23), 4166–4174. <https://doi.org/10.1242/jeb.074385>
- Marshall, C. D., Wang, J., Rocha-Olivares, A., Godinez-Reyes, C., Fisler, S., Narazaki, T., Sato, K., & Sterba-Boatwright, B. D. (2014). Scaling of bite performance with head and carapace morphometrics in green turtles (*Chelonia mydas*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 451, 91–97. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.11.004>
- Martín, J., Marcos, I., & López, P. (2005). When to come out from your own shell: risk-sensitive hiding decisions in terrapins. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57, 405–411. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0887-1>
- Martin, M. L., Travouillon, K. J., Fleming, P. A., & Warburton, N. M. (2020). Review of the methods used for calculating physiological cross-sectional area (PCSA) for ecological questions. *Journal of Morphology*, 281, 778–789. <https://doi.org/10.1002/jmor.21139>
- Massetti, F., Kaliontzopoulou, A., Gomes, V., & Rato, C. (2018). Variation in morphology and functional performance across distinct evolutionary lineages of the Moorish gecko (*Tarentola mauritanica*) from the Iberian Peninsula. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 57(2), 431–444. <https://doi.org/10.1111/jzs.12249>
- Mayerl, C. J., Youngblood, J. P., Rivera, G., Vance, J. T., & Blob, R. W. (2019). Variation in morphology and kinematics underlies variation in swimming stability and turning performance in freshwater turtles. *Integrative Organismal Biology*, 1(1), oby001. <https://doi.org/10.1093/iob/oby001>
- McFadden, K. W., & Meiri, S. (2012). Dwarfism in insular carnivores: a case study of the pygmy raccoon. *Journal of Zoology*, 289(3), 213–221. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2012.00978.x>
- Meik, J. M., Lawig, A. M., & Pires-daSilva, A. (2010). Body size evolution in insular speckled rattlesnakes (Viperidae: *Crotalus mitchellii*). *PLoS One*, 5(3), e9524. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009524>
- Merilä, J., & Crnokrak, P. (2001). Comparison of genetic differentiation at marker loci and quantitative traits. *Journal of Evolutionary Biology*, 14(6), 892–903. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2001.00348.x>
- Merleau, L.-A., Goutte, A., Olivier, A., Vittecoq, M., Bustamante, P., Leray, C., & Lourdais, O. (2024). Blood levels of metallic trace elements are influenced by sex, age and habitat in the European pond turtle (*Emys orbicularis*). *Science of the Total Environment*, 957, 177487. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.177487>
- Meyers, J. J., Herrel, A., & Birch, J. (2002). Scaling of morphology, bite force and feeding kinematics in an iguanian and a scleroglossan lizard. In Alerts, P., D’Aout, K., Herrel, A., Van Damme, R. (Eds.). *Topics in functional and ecological vertebrate morphology*. Shaker, Maastricht, (pp. 47–63).

- Miles, D. B., Barry, S., & Frankino, A. (2000). Reproductive burden, locomotor performance, and the cost of reproduction in free ranging lizards. *Evolution*, 54(4), 1386–1395.
- Ming-ch'eng Adams, C. I., Baker, J. E., & Kjellerup, B. V. (2016). Toxicological effects of polychlorinated biphenyls (PCBs) on freshwater turtles in the United States. *Chemosphere*, 154, 148–154. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.03.102>
- Mitrus, S. (2008). Do European pond turtles continue to grow on reaching maturity? *Opole Scientific Society Nature Journal*, 41, 63–69.
- Mitrus, S., & Zemanek, M. (2000). Distribution and biology of *Emys orbicularis* (L.) in Poland. In Hödl, W., & Rössler, M. (Eds.). *Die Europäische Sumpfschildkröte*. Linz, Land Oberösterreich, OÖ. Landesmuseum (pp. 107–118).
- Mitrus, S., & Zemanek, M. (2004). Body size and survivorship of the European pond turtle *Emys orbicularis* in Central Poland. *Biologia*, 59(14), 103–107.
- Mollov, I., & Chetalbashev, T. (2025). Population characteristics of the European pond turtle *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) in an urban environment. *Biharean Biologist*, 19(2), 129–139.
- Monaghan, P. (2008). Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1497), 1635–1645.
- Moore, M. C. (1988). Testosterone control of territorial behavior: tonic release implants fully restore seasonal and short-term aggressive responses in free-living castrated lizards. *General and Comparative Endocrinology*, 70, 450–459. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(88\)90121-9](https://doi.org/10.1016/0016-6480(88)90121-9)
- Najbar, B., & Szuszkiewicz, E. (2006). The morphometrics and colouration of the European pond turtle *Emys orbicularis* in Lubuskie province (West Poland). *Biologia*, 61, 585–592. <https://doi.org/10.2478/s11756-006-0094-9>
- Natchev, N., Kummer, S., Singer, K., Lemell, P., Jennemann, G., Tzankov, N., & Heiss, E. (2015). Feeding on land with small tongue—ecomorphology of the feeding system in the European pond turtle *Emys orbicularis*, L 1758, In Script of the 5th international symposium on *Emys orbicularis* and the other European fresh water turtles, (p. 24).
- Ogle, D. H., Doll, J. C., Wheeler, A. P., & Dinno, A. (2025). *FSA: Simple Fisheries Stock Assessment Methods*. R package version 0.9.6, <https://CRAN.R-project.org/package=FSA>. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.FSA>
- Ottonello, D., Salvidio, S., & Rosecchi, E. (2005). Feeding habits of the European pond terrapin *Emys orbicularis* in Camargue (Rhône delta, Southern France). *Amphibia-Reptilia*, 26(4), 562–565. <https://doi.org/10.1163/156853805774806241>
- Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, R., Solymos, P., Stevens, M., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D.,

- Borman, T., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M., Lahti, L., Martino, C., McGlinn, D., Ouellette, M., Ribeiro Cunha, E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C., & Weedon, J. (2025). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.7-2, <https://github.com/vegandevs/vegan>
- 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(12), 1883–1891. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17643.x>
- Pellitteri-Rosa, D., & Gazzola, A. (2018). Context-dependent behavioural lateralization in the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Testudines, Emydidae). *Journal of Experimental Biology*, 221(20), jeb186775. <https://doi.org/10.1242/jeb.186775>
- Pellitteri-Rosa, D., Lazić, M., Gazzola, A., & Vallortigara, G. (2020). Righting behaviour in the European pond turtle (*Emys orbicularis*): relations between behavioural and morphological lateralization. *Animal Cognition*, 23, 989–998. <https://doi.org/10.1007/s10071-020-01406-y>
- Penn, D., & Brockmann, H. J. (1995). Age-biased stranding and righting in male horseshoe crabs, *Limulus polyphemus*. *Animal Behaviour*, 49, 1531–1539. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)90074-8](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)90074-8)
- Penning, D. A. (2017). The scaling of bite force and constriction pressure in kingsnakes (*Lampropeltis getula*): proximate determinants and correlated performance. *Integrative Zoology*, 12(2), 121–131. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12216>
- Polo-Cavia, N., López, P., & Martín, J. (2008). Interspecific differences in responses to predation risk may confer competitive advantages to invasive freshwater turtle species. *Ethology*, 114(2), 115–123. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2007.01441.x>
- Polo-Cavia, N., Engstrom, T., López, P., & Martín, J. (2010). Body condition does not predict immunocompetence of western pond turtles in altered versus natural habitats. *Animal Conservation*, 13(3), 256–264. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2009.00329.x>
- Polo-Cavia, N., López, P., & Martín, J. (2011). Aggressive interactions during feeding between native and invasive freshwater turtles. *Biological Invasions*, 13(6), 1387–1396. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9897-2>
- Polo-Cavia, N., López, P., & Martín, J. (2012). Effects of body temperature on righting performance of native and invasive freshwater turtles: consequences for competition. *Physiology and Behavior*, 108, 28–33. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2012.10.002>
- Polo-Cavia, N., López, P., & Martín, J. (2014). Interference competition between native Iberian turtle and the exotic *Trachemys scripta*. *Basic and Applied Herpetology*, 28, 5–20. <https://doi.org/10.11160/bah.13014>
- R Core Team. (2024). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R foundation for statistical computing. <https://www.R-project.org/>

- R Core Team. (2025). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R foundation for statistical computing. <https://www.R-project.org/>
- Ramírez-Macedo, V. H., & Escobedo-Galván, A. H. (2026). Effect of insularity on sexual dimorphism and habitat use in an isolated population of *Sceloporus clarkii* (Reptilia: Phrynosomatidae). *Pacific Science*, 79(4), 509–520. <https://doi.org/10.2984/79.4.4>
- Ramos, S., Franch, M., Llorente, G., & Montori, A. (2009). Morphometry and biological cycle of a European pond turtle (*Emys orbicularis*) population from north-eastern Spain. *Revista Española de Herpetología*, 23, 117–128.
- Raxworthy, C. J. (1988). A description and study of a new dwarf sub-species of smooth newt, *Triturus vulgaris*, from western Anatolia, Turkey. *Journal of Zoology*, 215(4), 753–763. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1988.tb02409.x>
- Rivera, G., Rivera, A. R., Dougherty, E. E., & Blob, R. W. (2006). Aquatic turning performance of painted turtles (*Chrysemys picta*) and functional consequences of a rigid body design. *Journal of Experimental Biology*, 209(21), 4203–4213. <https://doi.org/10.1242/jeb.02488>
- Rivera, G. (2008). Ecomorphological variation in shell shape of the freshwater turtle *Pseudemys concinna* inhabiting different aquatic flow regimes. *Integrative and Comparative Biology*, 48(6), 769–787. <https://doi.org/10.1093/icb/icn088>
- Rivera, G., Davis, J. N., Godwin, J. C., & Adams, D. C. (2014). Repeatability of habitat-associated divergence in shell shape of turtles. *Evolutionary Biology*, 41(1), 29–37. <https://doi.org/10.1007/s11692-013-9243-6>
- Rohlf, F. J. (2013). *tpsDIG2: Digitize landmarks and outlines from image files, scanner, or video*. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/soft-dataacq.html>
- Rohlf, F. J., & Slice, D. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39(1), 40–59.
- Rovero, F., & Chelazzi, G. (1996). Nesting migrations in a population of the European pond turtle *Emys orbicularis* (L.) (Chelonia Emydidae) from central Italy. *Ethology, Ecology and Evolution*, 8(3), 297–304. <https://doi.org/10.1080/08927014.1996.9522920>
- Rubin, A. M., Blob, R. W., & Mayerl, C. J. (2018). Biomechanical factors influencing successful self-righting in the pleurodire turtle, *Emydura subglobosa*. *Journal of Experimental Biology*, 221(14), jeb182642. <https://doi.org/10.1242/jeb.182642>
- Ruhr, I. M., Rose, K. A. R., Sellers, W. I., Crossley, D. A., & Codd, J. R. (2021). Turning turtle: scaling relationships and self-righting ability in *Chelydra serpentina*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1946), 20210213. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0213>
- Russell, A. P., & Bels, V. (2001). Biomechanics and kinematics of limb-based locomotion in lizards: review, synthesis and prospectus. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*:

Molecular & Integrative Physiology, 131(1), 89–112. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(01\)00469-X](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(01)00469-X)

Santana, S. E., Dumont, E. R., & Davis, J. L. (2010). Mechanics of bite force production and its relationship to diet in bats. *Functional Ecology*, 24(4), 776–784. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01703.x>

Saulnier Masson, R., Daoues, K., Measey, J., & Herrel, A. (2023). The evolution of bite force and head morphology in scincid lizards: diet and habitat use as possible drivers. *Biological Journal of the Linnean Society*, 140(1), 58–73. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blad052>

Schneeweiß, N., & Breu, H. (2013). Conservation activities for the European pond turtle (*Emys orbicularis*) in Germany. *Herpetology Notes*, 6(1), 113–115.

Seidel, M. E., & Ernst, C. H. (2017). A systematic review of the turtle family Emydidae. *Vertebrate Zoology*, 67(1), 1–122. <https://doi.org/10.3897/vz.67.e31535>

Servan, J. (1988). La cistude d'Europe, *Emys orbicularis*, dans les étangs de Brenne, France. *Mésogée*, 48, 91–95.

Shepard, E. L. C., Wilson, R. P., Rees, W. G., Grundy, E., Lambertucci, S. A., & Vosper, S. B. (2013). Energy landscapes shape animal movement ecology. *The American Naturalist*, 182(3), 298–312. <https://doi.org/10.1086/671257>

Shine, R. (2003). Locomotor speeds of gravid lizards: placing ‘costs of reproduction’ within an ecological context. *Functional Ecology*, 17(4), 526–533. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00756.x>

Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., & Ziemba, R. E. (2004). Behavioral syndromes: an integrative overview. *The Quarterly Review of Biology*, 79(3), 241–277. <https://doi.org/10.1086/422893>

Speybroeck, J., Beukema, W., Bok, B., & Van Der Voort, J. (2016). *Field guide to the amphibians and reptiles of Britain and Europe*. Bloomsbury Publishing, London, (pp. 432).

Stanković, M. S. (1989). *Jezera Jugoslavije*. Stručna knjiga, Beograd, (pp. 281).

Stayton, C. T. (2011). Terrestrial feeding in aquatic turtles: environment-dependent feeding behavior modulation and the evolution of terrestrial feeding in Emydidae. *The Journal of Experimental Biology*, 214(24), 4083–4091. <https://doi.org/10.1242/jeb.060574>

Stephens, P. R., & Wiens, J. J. (2008). Testing for evolutionary trade-offs in a phylogenetic context: ecological diversification and evolution of locomotor performance in emydid turtles. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(1), 77–87. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01467.x>

Steyermark, A. C., & Spotila, J. R. (2001). Body temperature and maternal identity affect snapping turtle (*Chelydra serpentina*) righting response. *Copeia*, 2001(4), 1050–1057.

- Stojadinović, D., Milošević, D., & Crnobrnja-Isailović, J. (2013). Righting time versus shell size and shape dimorphism in adult Hermann's tortoises: field observations meet theoretical predictions. *Animal Biology*, 63(4), 381–396. <https://doi.org/10.1163/15707563-00002420>
- Stubbs, D., Hailey, A., Pulford, E., & Tyler, W. (1984). Population ecology of European tortoises: review of field techniques. *Amphibia-Reptilia*, 5(1), 57–68. <https://doi.org/10.1163/156853884X00093>
- Sustaita, D., & Hertel, F. (2010). *In vivo* bite and grip forces, morphology and prey-killing behavior of North American accipiters (Accipitridae) and falcons (Falconidae). *The Journal of Experimental Biology*, 213(15), 2617–2628. <https://doi.org/10.1242/jeb.041731>
- Taverne, M., King-Gillies, N., Krajnović, M., Lisičić, D., Mira, Ó., Petricioli, D., Sabolić, I., Štambuk, A., Tadić, Z., Vigliotti, C., Wehrle, B., & Herrel, A. (2020). Proximate and ultimate drivers of variation in bite force in the insular lizards *Podarcis melisellensis* and *Podarcis sicula*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 131(1), 88–108. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa091>
- Tiar-Saadi, M., Tiar, G., Bouslama, Z., & Široký, P. (2022). Mechanisms determining body size and shape difference in Algerian spur-thighed tortoises (*Testudo graeca*). *Animals*, 12(10), 1330. <https://doi.org/10.3390/ani12101330>
- Tomović, L., Kalezić, M., & Džukić, G. (2015). *Crvena knjiga faune Srbije II – Gmizavci*. Biološki fakultet i Zavod za zaštitu prirode Srbije, Beograd, (pp. 265).
- Tomović, L., Arsovski, D., Golubović, A., & Bonnet, X. (2020). Inside the shell: body composition of free-ranging tortoises (*Testudo hermanni*). *Zoology*, 142, 125821 <https://doi.org/10.1016/j.zool.2020.125821>
- Tomović, L., Anđelković, M., Golubović, A., Arsovski, D., Ajtić, R., Sterijovski, B., Nikolić, S., Crnobrnja-Isailović, J., Lakušić, M., & Bonnet, X. (2022). Dwarf vipers on a small island: body size, diet and fecundity correlates. *Biological Journal of the Linnean Society*, 137(2), 267–279.
- Tseng, H.-Y., Liao, C.-P., Hsu, J.-Y., Wang, L.-Y., & Huang, W.-S. (2018). Parental behavior drives large bite force in an insular skink population. *Journal of Zoology*, 307(3), 223–231. <https://doi.org/10.1111/jzo.12638>
- Turtle Taxonomy Working Group [Rhodin, A. G. J., Iverson, J. B., Fritz, U., Gallego-García, N., Georges, A., Shaffer, H. B., & van Dijk, P. P.]. (2025). Turtles of the World: Annotated Checklist and Atlas of Taxonomy, Synonymy, Distribution, and Conservation Status, 10th edition. In Rhodin, A. G. J., Iverson, J. B., van Dijk, P. P., Stanford, C. B., Goode, E. V., Buhlmann, K. A., & Mittermeier, R. A. (Eds.). *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. Chelonian Research Monographs*, 10, 1–575. <https://doi.org/10.3854/crm.10.checklist.atlas.v10.2025>

- Urošević, A., Popović, M., Maričić, M., Pomorišac, G., Petrović, D., Grabovac, D., Surla, A., Medenica, I., Avramović, S., & Golubović, A. (2019). New data on the spread of *Trachemys scripta* (Thunberg in Schoepff, 1792) (Testudines: Emydidae) and its subspecies in Serbia. *Acta Zoologica Bulgarica*, 71(2), 247–251.
- Urošević, A., & Paunović, G. (2023). Amphibian and reptile fauna of Smederevo Municipality – recapitulation of 75 years of research. *Bulletin of the Natural History Museum*, 16, 215–255. <https://doi.org/10.5937/bnhmb2316215U>
- van Casteren, A. C., Sellers, W. I., Crossley, D. A., Costello, L. M., & Codd, J. R. (2024). Shell shape does not accurately predict self-righting ability in hatchling freshwater turtles. *Scientific Reports*, 14, 4919. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-54191-w>
- Vervust, B., Brecko, J., & Herrel, A. (2011). Temperature effects on snapping performance in the common snapper *Chelydra serpentina* (Reptilia, Testudines). *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 315A(1), 41–47. <https://doi.org/10.1002/jez.650>
- Vicenzi, N., Laspiur, A., Sassi, P. L., Massarelli, R., Krenz, J., & Ibargüengoytia, N. R. (2020). Impact of temperature on bite force and bite endurance in the leopard iguana (*Diplolaemus leopardinus*) in the Andes Mountains. *Journal of Experimental Biology*, 223(12), jeb221382. <https://doi.org/10.1242/jeb.221382>
- Vitousek, M. N., Johnson, M. A., Donald, J. W., Francis, C. D., Fuxjager, M. J., Goymann, W., Hau, M., Husak, J. F., Kircher, B. K., Knapp, R., Martin, L. B., Miller, E. T., Schoenle, L. A., Uehling, J. J., & Williams, T. D. (2018). HormoneBase, a population-level database of steroid hormone levels across vertebrates. *Scientific Data*, 5, 180097. <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.97>
- Walker, W. F. Jr. (1971). A structural and functional analysis of walking in the turtle, *Chrysemys picta marginata*. *Journal of Morphology*, 134(2), 195–213. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051340205>
- Werneburg, I. (2011). The cranial musculature in turtles. *Palaeontologia Electronica*, 14(2), 1–99. <https://doi.org/10.5167/uzh-48569>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L. D., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T. L., Miller, E., Bache, S. M., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D. P., Spinu, V., Takahashi, K., Vaughan, D., Wilke, C., Woo, K., & Yutani, H. (2019). Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4(43), 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., & Vaughan, D. (2023). *dplyr: a grammar of data manipulation*. R package version 1.1.4, <https://github.com/tidyverse/dplyr>, <https://dplyr.tidyverse.org>.

- Xiao, F., Wang, J., & Shi, H. (2021). Divergence in morphology, clinging ability and self-righting ability of two sympatric box turtles (*Cuora*). *Pakistan Journal of Zoology*, 53(1), 209–215. <https://doi.org/10.17582/journal.pjz/20180826140808>
- Xue, B., Sartori, P., & Leibler, S. (2019). Environment-to-phenotype mapping and adaptation strategies in varying environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(28), 13847–13855. <https://doi.org/10.1073/pnas.1903232116>
- Zapletal, T. M., Saarel, L. S., Penning, D. A., & Ligon, D. B. (2026). Baby got bite: kinematics and ontogenetic scaling of bite performance in the northern giant musk turtle (*Staurotypus triporcatus*). *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 345(3), 282–291. <https://doi.org/10.1002/jez.70059>
- Zhang, J., Li, J., Li, C., Wu, Z., Liang, H., & Wu, J. (2021). Self-righting physiology of the ladybird beetle *Coccinella septempunctata* on surfaces with variable roughness. *Journal of Insect Physiology*, 130, 104202. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2021.104202>
- Ziane, N., Fediras, S., Rouag, R., Olivier, A., & Benyacoub, S. (2020). Feeding habits of the European pond turtle (*Emys orbicularis*) in the Lake Tonga, Algeria. *Herpetology Notes*, 13, 875–881.
- Zinenko, O. (2004). Notes on egg-laying, clutch size and hatchling feeding of *Emys orbicularis* in the Kharkiv region, Ukraine. *Biologia*, 59(14), 149–151.
- Zuffi, M. A. L., & Gariboldi, A. (1995). Sexual dimorphism in Italian populations of the European pond terrapin, *Emys orbicularis*. In Llorente, G. A., Montori, A., Santos, X., & Carretero, M. A. (Eds.). *Scientia Herpetologica*. Asociacion Herpetologica Espanola, Barcelona, (pp. 124–129).
- Zuffi, M. A. L., & Foschi, E. (2015). Reproductive patterns of European pond turtles differ between sites: a small scale scenario. *Amphibia-Reptilia*, 36(4), 339–349. <https://doi.org/10.1163/15685381-00003009>
- Zuffi, M. A. L., Odetti, F., & Meozzi, P. (1999). Body size and clutch size in the European pond turtle (*Emys orbicularis*) from central Italy. *Journal of Zoology*, 247(2), 139–143. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb00977.x>
- Zuffi, M. A. L., Odetti, F., Batistoni, R., & Mancino, G. (2006). Geographic variation of sexual size dimorphism and genetics in the European pond turtle, *Emys orbicularis* and *Emys trinacris*, of Italy. *Italian Journal of Zoology*, 73(4), 363–372. <https://doi.org/10.1080/11250000600971323>
- Zuffi, M. A. L., Celani, A., Foschi, E., & Tripepi, S. (2007). Reproductive strategies and body shape in the European pond turtle (*Emys orbicularis*) from contrasting habitats in Italy. *Journal of Zoology*, 271(2), 218–224. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00212.x>

- Zuffi, M. A. L., Mangiacotti, M., Masucci, G. D., Sacchi, R., Scali, S., & Sannolo, M. (2017). Stable or plastic body shape? *Emys orbicularis* hatchlings-juveniles growth patterns under different ecological conditions. *North-Western Journal of Zoology*, 13(2), 262–270.
- Žagar, A., Carretero, M. A., Vrezec, A., Drašler, K., & Kaliontzopoulou, A. (2017). Towards a functional understanding of species coexistence: ecomorphological variation in relation to whole-organism performance in two sympatric lizards. *Functional Ecology*, 31, 1780–1791. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12878>
- Голубовић, А., & Маричић, М. (2018). Биологер: платформа за отворене податке о биодиверзитету (група *Emys orbicularis*). Адреса: <https://biologer.rs>. Приступљено: 30.01.2026.
- Службени гласник РС. (2006). Уредба о заштити Специјалног резервата природе „Лудашко језеро”. *Службени гласник Републике Србије*, 30/2006.
- Службени гласник РС. (2009). Уредба о заштити Специјалног резервата природе „Краљевац”. *Службени гласник Републике Србије*, 110/2009.
- Службени гласник РС. (2016). Правилник о проглашењу и заштити строго заштићених и заштићених дивљих врста биљака, животиња и гљива. *Службени гласник Републике Србије*, 5/2009-46, 47/2011-134, 32/2016-59, 98/2016-97.

9. ПРИЛОЗИ

Прилог 1. Успешност превртања: конкурентски уопштени линеарни модели за анализу фактора који потенцијално утичу на успешност превртања (RS) барске корњаче (*Emys orbicularis*). бр. – број модела; AIC – Акаике информациони критеријум; Δ AIC – разлика у AIC вредностима у односу на модел са најнижом AIC вредношћу; SCL – праволинијска дужина карапакса; rNHL – релативна дужина врата и главе; FI – индекс спљоштености оклопа; vBCI – запремински индекс телесног стања; CLCT – клоакална температура; rPF – релативна сила вуче; * – интеракција између ефеката. Статистички значајни ефекти приказани су подебљаним словима, а одабрани модел је уоквирен.

бр.	дефиниција модела	AIC	Δ AIC
1	RS ~ пол * популација + SCL + rNHL * FI + vBCI * Pop + CLCT * rPF	138,5	21,8
2	RS ~ пол * популација + SCL + rNHL * FI + vBCI + CLCT * rPF	130,9	14,2
3	RS ~ пол + популација + SCL + rNHL * FI + vBCI + CLCT * rPF	125,3	8,6
4	RS ~ пол + популација + SCL + rNHL * FI + vBCI + CLCT + rPF	123,7	7
5	RS ~ пол + популација + SCL + rNHL + FI + vBCI + CLCT + rPF	123	6,3
6	RS ~ пол + SCL + rNHL + FI + vBCI + CLCT + rPF	122,6	5,9
7	RS ~ пол + SCL + rNHL + FI + CLCT + rPF	120,6	3,9
8	RS ~ SCL + rNHL + FI + CLCT + rPF	118,7	2
9	RS ~ SCL + rNHL + CLCT + rPF	117,9	1,2
10	RS ~ SCL + rNHL + rPF	118,5	1,8
11	RS ~ SCL + rNHL + CLCT	117	0,3
12	RS ~ SCL + rNHL	116,7	0
13	RS ~ SCL	118,1	1,4

Прилог 2. Време реакције: конкурентски уопштени линеарни модели за анализу фактора који потенцијално утичу на време реакције (RT) као компоненту антипредаторског одговора барске корњаче (*Emys orbicularis*). бр. – број модела; AIC – Акаике информациони критеријум; Δ AIC – разлика у AIC вредностима у односу на модел са најнижом AIC вредношћу; SCL – праволинијска дужина карапакса; vBCI – запремински индекс телесног стања; CLCT – клоакална температура; rPF – релативна сила вуче; * – интеракција између ефеката. Статистички значајни ефекти приказани су подебљаним словима, статистички значајне интеракције сивом позадином, а одабрани модел је уоквирен.

бр.	дефиниција модела	AIC	Δ AIC
1	RT ~ пол * vBCI + популација * vBCI + SCL + CLCT * rPF	2464,1	6,5
2	RT ~ пол * vBCI + популација * vBCI + SCL + CLCT + rPF	2462,2	4,6
3	RT ~ пол * vBCI + популација + SCL + CLCT + rPF	2461,6	4
4	RT ~ пол * vBCI + популација + CLCT + rPF	2459,6	2
5	RT ~ пол * vBCI + популација + rPF	2457,6	0
6	RT ~ пол + vBCI + популација + rPF	2461,9	4,3
7	RT ~ пол + популација + rPF	2462,3	4,7

Прилог 3. Време латенције: конкурентски уопштени линеарни модели за анализу фактора који потенцијално утичу на време латенције (LT) као компоненту антипредаторског одговора барске корњаче (*Emys orbicularis*). бр. – број модела; AIC – Акаике информациони критеријум; ΔAIC – разлика у AIC вредностима у односу на модел са најнижом AIC вредношћу; SCL – праволинијска дужина карапакса; vBCI – запремински индекс телесног стања; CLCT – клоакална температура; rPF – релативна сила вуче; RT – време реакције; * – интеракција између ефеката. Статистички значајни ефекти приказани су подебљаним словима, статистички значајне интеракције сивом позадином, а одабрани модел је уоквирен.

бр.	дефиниција модела	AIC	ΔAIC
1	LT ~ пол * vBCI + популација * vBCI + SCL + CLCT * rPF + RT	2375,3	3,6
2	LT ~ пол * vBCI + популација * vBCI + SCL + CLCT + rPF + RT	2374,5	2,8
3	LT ~ пол * vBCI + популација * vBCI + SCL + CLCT + RT	2372,5	0,8
4	LT ~ пол * vBCI + популација * vBCI + CLCT + RT	2371,7	0
5	LT ~ пол * vBCI + популација * vBCI + RT	2372,3	0,6
6	LT ~ пол * vBCI + популација + RT	2376,1	4,4
7	LT ~ пол + популација * vBCI + RT	2385,2	13,5
8	LT ~ пол + популација + vBCI + RT	2388,6	16,9

Прилог 4. Време активног превртања: Конкурентски уопштени линеарни модели за анализу фактора који потенцијално утичу на време активног превртања (АТ) барске корњаче (*Emys orbicularis*). бр. – број модела; AIC – Акаике информациони критеријум; ΔAIC – разлика у AIC вредностима у односу на модел са најнижом AIC вредношћу; SCL – праволинијска дужина карапакса; vBCI – запремински индекс телесног стања; rNHL – релативна дужина врата и главе; FI – индекс спљоштености оклопа; RT – време реакције; LT – време латенције; rPF – релативна сила вуче; CLCT – клоакална температура; * – интеракција између ефеката. Статистички значајни ефекти приказани су подебљаним словима, статистички значајне интеракције сивом позадином, а одабрани модел је уоквирен.

бр.	дефиниција модела	AIC	ΔAIC
1	АТ ~ пол * популација + SCL + vBCI + rNHL * FI + RT + LT + rPF + CLCT	1700,8	4
2	АТ ~ пол * популација + SCL + vBCI + rNHL + FI + RT + LT + rPF + CLCT	1700,6	3,8
3	АТ ~ пол * популација + SCL + vBCI + rNHL + FI + RT + LT + rPF	1699,4	2,6
4	АТ ~ пол * популација + SCL + vBCI + rNHL + RT + LT + rPF	1698,1	1,3
5	АТ ~ пол * популација + SCL + vBCI + RT + LT + rPF	1696,8	0
6	АТ ~ пол * популација + vBCI + RT + LT + rPF	1698,5	1,7
7	АТ ~ пол * популација + SCL + vBCI + LT + rPF	1699	2,2
8	АТ ~ пол * популација + SCL + vBCI + RT + rPF	1699,8	3
9	АТ ~ пол * популација + vBCI + rPF	1706,4	9,6
10	АТ ~ пол * популација + rPF	1710,4	13,6
11	АТ ~ пол + популација + rPF	1735,8	39

Прилог 5. Силина угриза: конкурентски уопштени линеарни модели који описују ефекте који значајно утичу на силину угриза (BF) барске корњаче (*Emys orbicularis*). бр. – број модела; AICc – кориговани Акаике информациони критеријум; $\Delta AICc$ – разлике у AICc вредностима у односу на најприкладнији модел; MaxPF – максимална силина вуче; SCL – праволинијска дужина карапакса; vBCI – запремински индекс телесног стања; HH – висина главе. Статистички значајни ефекти приказани су подебљаним словима, а одабрани модел је уоквирен.

бр.	дефиниција модела	AICc	$\Delta AICc$
1	BF ~ CLCT + HH + популација + MaxPF + пол + vBCI	1153,1	0,94
2	BF ~ HH + популација + MaxPF + SCL + Пол + vBCI	1154	1,85
3	BF ~ популација + MaxPF + SCL + пол + vBCI	1153,7	1,6
4	BF ~ HH + популација + MaxPF + SCL + vBCI	1154,1	1,96
5	BF ~ HH + популација + MaxPF + пол + vBCI	1152,1	0
6	BF ~ HH + популација + MaxPF + vBCI	1153,4	1,3
7	BF ~ популација + MaxPF + SCL + vBCI	1153,9	1,72

БИОГРАФИЈА АУТОРА

Марко Маричић рођен је 12. јануара 1995. године у Суботици, где завршава основну школу „Соња Маринковић” и Средњу медицинску школу са одличним успехом. Године 2014. уписује основне академске студије екологије на Департману за биологију и екологију Природно-математичког факултета Универзитета у Новом Саду. Током основних студија био је активан члан Научно-истраживачког друштва студената биологије и екологије „Јосиф Панчић”. Основне студије, смер дипломирани еколог, завршава 2018. године са просечном оценом 9,64. Исте године уписује мастер академске студије биологије, модул Зоологија, на Биолошком факултету Универзитета у Београду, које завршава 2019. године са оценом 10, одбраном рада „Полни диморфизам у величини и облику оклопа барске корњаче, *Emys orbicularis* (Emydidae, Testudines)”. Исте године уписује докторске академске студије биологије, модул Морфологија, систематика и филогенија животиња, на Биолошком факултету Универзитета у Београду. Од децембра 2019. године запослен је као истраживач приправник, а од септембра 2022. године као истраживач сарадник на Катедри за морфологију, систематику и филогенију животиња Биолошког факултета Универзитета у Београду. Ангажован је у реализацији практичне наставе на предметима Анатомија и морфологија хордата, Систематика и филогенија хордата, Зоологија кичмењака, као и на теренској настави из биологије кичмењака. Учествовао је у више националних и међународних пројеката, са фокусом на истраживања херпетофауне. Аутор је и коаутор 12 научних радова објављених у међународним научним часописима са *SCI* листе (категорија M20), међу којима је први аутор на три рада. Такође, коаутор је на седам радова објављених у националним часописима (категорија M50), као и 14 конференцијских саопштења (категорија M30), од тога је на четири први аутор.

Изјава о ауторству

Име и презиме аутора: **Марко Маричић**

Број индекса: **Б3003/2019**

Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

Варијабилност морфолошких одлика, локомоторних и мастикаторних перформанси барске корњаче, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758)

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

Потпис аутора

У Београду, _____

Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора: **Марко Маричић**

Број индекса: **Б3003/2019**

Студијски програм: **Биологија**

Наслов рада: **Варијабилност морфолошких одлика, локомоторних и мастикаторних перформанси барске корњаче, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758)**

Ментор: **др Ана Голубовић**

Изјављујем да је штампана верзија мог докторског рада истоветна електронској верзији коју сам предао ради похрањивања у **Дигиталном репозиторијуму Универзитета у Београду**.

Дозвољавам да се објаве моји лични подаци везани за добијање академског назива 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 аутора

У Београду, _____

Изјава о коришћењу

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

Варијабилност морфолошких одлика, локомоторних и мастикаторних перформанси барске корњаче, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758)

која је моје ауторско дело.

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

Моју докторску дисертацију похрањену у Дигиталном репозиторијуму Универзитета у Београду и доступну у отвореном приступу могу да користе сви који поштују одредбе садржане у одабраном типу лиценце Креативне заједнице (Creative Commons) за коју сам се одлучио.

1. Ауторство (CC BY)
2. Ауторство – некомерцијално (CC BY-NC)
3. Ауторство – некомерцијално – без прерада (CC BY-NC-ND)
- 4. Ауторство – некомерцијално – делити под истим условима (CC BY-NC-SA)**
5. Ауторство – без прерада (CC BY-ND)
6. Ауторство – делити под истим условима (CC BY-SA)

(Молимо да заокружите само једну од шест понуђених лиценци.

Кратак опис лиценци је саставни део ове изјаве).

Потпис аутора

У Београду, _____

1. **Ауторство.** Дозвољаваате 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.** Дозвољаваате 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 прерада.** Дозвољаваате 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.** Дозвољаваате 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 прерада.** Дозвољаваате 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.** Дозвољаваате 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.