



Sveučilište u Zagrebu

Prirodoslovno-matematički fakultet

Mladen Zadravec

**Fenotipska i ekološka varijabilnost
poskoka (*Vipera ammodytes*) na
sjeverozapadnom rubu areala**

DOKTORSKI RAD

Zagreb, 2026.



Sveučilište u Zagrebu

Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Mladen Zadravec

**Fenotipska i ekološka varijabilnost
poskoka (*Vipera ammodytes*) na
sjeverozapadnom rubu areala**

DOKTORSKI RAD

Mentor: Duje Lisičić

Zagreb, 2026.



University of Zagreb

Faculty of Science
Department of Biology

Mladen Zadavec

**Phenotypic and ecological variability of
the nose-horned viper (*Vipera
ammodytes*) in the northwestern edge of
its range**

DOCTORAL DISSERTATION

Mentor: Duje Lisičić

Zagreb, 2026

Ovaj doktorski rad izrađen je u Zavodu za animalnu fiziologiju Biološkog odsjeka Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu, pod vodstvom izv. prof. dr. sc. Duje Lisičića, u sklopu Sveučilišnog poslijediplomskog dokorskog studija Biologije pri Biološkom odsjeku Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu.

Zahvale

Još jedno poglavlje bliži se kraju...

Za početak od srca hvala svima koji su svojim radom i trudom doprinijeli ispisivanju stranica ove priče. Bilo je ludih i nezaboravnih trenutaka, veselih i tužnih, onih zbog kojih sam *progledao* i onih zbog kojih mi je pao mrak na oči... doslovno, kad je bilo toliko zmiya za premjeriti da smo ostali do iza mraka na terenu. To uključuje sve vas koji ste mi pomagali na terenu i *za stolom* (abecednim redom): Niko Bujas, Roman Cesarec, Antonio Golub, Mateja Ilinić, Mia Jakopović, Đurđica Majetić, Neven Marković, Kristian Medak, Paula Prpić, Nejc Rabuza, Mirna Sipić, Bartol Smutni, Darko Smutni, Paula Šimunčić, Katarina Terlević, Lorena Vukić, Mario Zadravec, Vesna Zadravec. Hvala i onima koji su mi pomogli u borbi sa statistikom: Tomislav Gojak, Marko Glogoški.

Hvala Ivi Čupić na determinaciji strige *Scolopendra cingulata* koju je povratio jedan poskok s Vira.

Veliko hvala Barbari Horvatić na predivnim shematskim prikazima ljusaka na glavi. Unijele su toplinu u ovu disertaciju koje inače ne bi bilo. Barbari i ogromno hvala na svim danima-tjednima podrške i strpljivog slušanja *kaj me sve mučilo* u ovih 10+ godina i nemoguće je sažeti u kratku zahvalu.

Hvala djelatnicima Javnih ustanova PP Medvednica, Natura Jadera i za zaštitu i očuvanje prirode Ličko-senjske županije na društvu na terenu.

Hvala *Zdravku iz Radoboja*, koji je zadnjih nekoliko tjedana natipkavanja ove disertacije uvijek imao barem jednu vertikalnu zjenicu uperenu u mom smjeru i kontrolirao me što tipkam, unatoč svom privremenom bolovanju zbog ozljeda zadobivenih nečijim *bageriranjem*. U svaku ruku – ove disertacije ne bi ni bilo da nije (bilo) njega, *Smuca* i svih ostalih divnih poskoka koje sam imao prilike upoznati kroz godine, raditi s njima, proučavati ih – i koji su uopće potaknuli ovu znatiželju da *idem vidjeti čega tu ima*... ispalo je da ima svašta – svašta što treba čuvati.

Duje, hvala ti što si me mentorirao i usmjeravao kroz ovu stazu. Nije bilo lako, pogotovo na kaotičnom početku u kojem smo se našli ni krivi ni dužni, no nekako smo uspjeli. Iz kaosa smo izvukli nešto, nadam se, lijepo... a meni osobno i profesionalno je svakako bilo poučno. Neka bude i dalje fora i poučnih tema... uz po mogućnosti manje stresa i strke za obojicu, ako život dozvoli.

I jedno veliko, VELIKO hvala mojoj porodici, posebice roditeljima, na podršci i svemu drugome što je trebalo u svako doba dana i noći, za prije, sada, i budućnost!

INFORMACIJE O MENTORU

Izvanredni profesor dr. sc. Dujе Lisićić diplomirao je biologiju i kemiju na Fakultetu prirodoslovno-matematičkih znanosti i odgojnih područja u Splitu 2000. godine. Diplomski rad izradio je na temu „Manipulacija plijenom i kemorecepcija kod blavora (*Ophisaurus apodus*, Pallas, 1775)“. Istraživački rad nastavio je kroz magistarski rad „Hematologija poskoka, *Vipera ammodytes* (Serpentes, Viperidae)“, a potom i kroz doktorsku disertaciju „Biologija vrste kućnog macaklina (*Hemidactylus turcicus*) i zidnog macaklina (*Tarentola mauritanica*) na otocima Hvaru i Visu“. Magistrirao je na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu 2005. godine, a doktorirao 2009. godine na istom fakultetu. Na Zavodu za animalnu fiziologiju Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu zaposlen je od 2001. godine, gdje je napredovao od asistenta, preko docenta (2014.), do izvanrednog profesora (2021.). Od 2007. godine sudjeluje i u nastavi na Zdravstvenom veleučilištu u Zagrebu. Područja njegova znanstvenog interesa uključuju animalnu i komparativnu fiziologiju, ekofiziologiju, komparativnu ekologiju te međuvrsne odnose i ponašanje životinja, većinom gmazova i sisavaca. Posebno ga zanimaju složeni biološki i biomedicinski problemi na razini cijelog organizma koji zahtijevaju integrativnu fiziološku, evolucijsku i/ili bihevioralnu analizu. Specijalnost mu je rad na životinjskim modelima u laboratoriju i u prirodi. Mentor je četiriju doktorskih disertacija, voditelj i suvoditelj većeg broja diplomskih radova, suvoditelj jednog magistarskog rada te autor više skripti za studente. Autor je 43 znanstvena rada. Aktivan je član nekoliko udruga, uključujući Udrugu Hyla, Udrugu BIOM i Hrvatsko društvo za znanost o laboratorijskim životinjama (CroLASA). Sudjelovao je u brojnim domaćim i međunarodnim znanstvenim projektima, kao i na domaćim i međunarodnim znanstvenim kongresima.

Detaljnije informacije o njegovim publikacijama dostupne su putem:

CRORIS: <https://www.croris.hr/osobe/profil/1823>

DABAR: <https://dabar.srce.hr/user/profile/mbz/241066>

SCHOLAR: <https://scholar.google.hr/citations?hl=hr&user=eMPhaY8AAAAJ>

RESEARCHGATE: <https://www.researchgate.net/profile/Duje-Lisicic-2>

**Fenotipska i ekološka varijabilnost poskoka (*Vipera ammodytes*) na
sjeverozapadnom rubu areala**

Mladen Zadravec

Zavod za animalnu fiziologiju, Biološki odsjek, Prirodoslovno-matematički fakultet,
Sveučilište u Zagrebu, Rooseveltov trg 6, 10 000 Zagreb

Poskok, *Vipera ammodytes*, široko je rasprostranjena i prilagodljiva zmija južne i jugoistočne Europe. Cilj ove disertacije bio je utvrditi ekološku i fenotipsku varijabilnost poskoka na sjeverozapadnom rubu areala, usporedbom triju populacija iste genetske skupine: Bizek, Lika i Vir (Hrvatska). Istraživanje je obuhvatilo tjelesnu temperaturu u prirodi, dnevnu aktivnost, korištenje mikrostaništa, stanišno-okolišne uvjete nalaza, prehranu, morfometrijske i merističke značajke, kondicijsko stanje te ledni cik-cak uzorak. Podaci su analizirani odgovarajućim statističkim modelima, uz kontrolu veličine tijela gdje je to bilo primjereno, a površina cik-cak uzorka kvantificirana je modelom segmentacije iz ručno označenih fotografija. Populacijska pripadnost bila je važan izvor varijabilnosti u većini analiziranih značajki, dok su spolne razlike bile izraženije u fenotipskim nego u ekološkim sastavnicama. Kloakalna temperatura nije se značajno razlikovala među populacijama ni spolovima, ali je bila snažno povezana s temperaturom zraka na 5 cm iznad podloge. Virska populacija izdvajala se manjim apsolutnim dimenzijama tijela, nižim kondicijskim stanjem, većim relativnim dimenzijama glave, raznolikijim plijenom te svjetlijim i slabije kontrastnim cik-cak uzorkom. Rezultati pokazuju da i unutar iste genetske skupine poskoka mogu postojati mjerljive ekološke i fenotipske razlike.

(172 stranica, 28 slika, 18 tablica, 289 literaturnih navoda, 20 priloga; jezik izvornika: hrvatski)

Ključne riječi: ekološka niša, gmazovi, ledna šara kod otrovnica, mikrostaništa, morfometrija, prehrana, termoregulacija

Mentor: izv. prof. dr. sc. Duje Lisičić

Ocjenjivači: prof. dr. sc. Perica Mustafić
doc. dr. sc. Sven Horvatić
prof. dr. sc. Marko Čaleta

**Phenotypic and ecological variability of the nose-horned viper (*Vipera ammodytes*)
in the northwestern edge of its range**

Mladen Zadavec

Division of Animal Physiology, Department of Biology, Faculty of Science, University of
Zagreb, Rooseveltov trg 6, 10 000 Zagreb

The nose-horned viper, *Vipera ammodytes*, is a widely distributed and adaptable snake form south and southeast Europe. The aim of this thesis is to investigate the ecological and phenotypic variability of the nose-horned viper at the north-western edge of its range, by comparing three populations from the same genetic group: Bizek, Lika, and Vir (Croatia). Cloacal temperatures, daily activity, microhabitat and habitat conditions, diet, morphometry, meristics, SMI and the dorsal zig-zag pattern were all studied. Data were analysed using appropriate statistical models, with body size as a covariate whenever appropriate, while the zig-zag surface area was quantified by a segmentation model from manually prepared photographs. Population identity was an important source of variability in most analysed traits, whereas sex differences were more pronounced in phenotypic than in ecological components. Cloacal temperature did not differ significantly among populations or between sexes but was strongly associated with air temperature 5 cm above the substrate. The Vir population was characterized by smaller absolute body dimensions, lower body condition, larger relative head dimensions, more diverse prey, and a lighter, less contrasting zig-zag pattern. The results show that measurable ecological and phenotypic differences can exist even within the same genetic group of the nose-horned viper.

(172 pages, 28 figures, 18 tables, 20 appendices, 289 references; original in: Croatian)

Keywords: diet, dorsal pattern in vipers, ecological niche, microhabitat, morphometry, reptiles, thermoregulation

Mentor: assoc. prof. Duje Lisičić, PhD

Reviewers: prof. Perica Mustafić, PhD
asst. prof. Sven Horvatić, PhD
prof. Marko Čaleta, PhD

Sadržaj

1	Uvod.....	1
1.1	Fenotipska i ekološka varijabilnost na rubovima areala	1
1.1.1	Poskok kao modelna vrsta	4
1.2	Cilj, hipoteze i pristup istraživanju	10
1.3	Metode korištene za testiranje hipoteza.....	11
2	Literaturni pregled	13
2.1	Fenotipska varijabilnost zmija	13
2.1.1	Morfometrija i kondicijski indeksi	14
2.1.2	Meristika	15
2.1.3	Leđni cik-cak uzorak	16
2.2	Ekološka varijabilnost u zmija	18
2.2.1	Korištenje staništa i mikrostaništa	19
2.2.2	Dnevna aktivnost.....	20
2.2.3	Termoregulacija i tjelesna temperatura.....	21
2.2.4	Prehrana	23
3	Materijali i metode.....	25
3.1	Lokacije i populacije istraživanja.....	25
3.1.1	Kamenolom Bizek	26
3.1.2	Malo Kamensko (Lika)	26
3.1.3	Otok Vir.....	27
3.2	Terenski rad i obrada jedinki	27
3.2.1	Pretraživanje terena i hvatanje zmija.....	27
3.2.2	Bilježenje podataka i mjerenja	28
3.3	Analiza podataka	37
3.3.1	Morfometrijske značajke i skalirani indeks mase	38

3.3.2	Merističke značajke	41
3.3.3	Leđna cik-cak šara.....	42
3.3.4	Odabir mikrostaništa	50
3.3.5	Varijabilnost staništa	50
3.3.6	Dnevna aktivnost.....	52
3.3.7	Temperatura tijela	53
3.3.8	Prehrana	55
4	Rezultati	57
4.1	Morfometrijske značajke i tjelesna kondicija	57
4.1.1	Morfometrija tijela	57
4.1.2	Morfometrija glave	60
4.1.3	Skalirani indeks mase (SMI)	62
4.2	Merističke značajke	65
4.3	Leđna cik-cak šara.....	67
4.3.1	Procjena površine cik-cak šare primjenom strojnog učenja.....	71
4.3.2	Analiza segmenata cik-cak šare.....	74
4.4	Odabir mikrostaništa	75
4.5	Varijabilnost staništa	77
4.6	Dnevna aktivnost.....	81
4.7	Temperatura tijela u prirodi.....	83
4.8	Prehrana	86
5	Rasprava	93
5.1	Morfometrijske značajke i SMI	93
5.1.1	Morfometrija tijela	93
5.1.2	Morfometrija glave.....	96
5.1.3	SMI	97

5.2	Merističke značajke	98
5.3	Leđna cik-cak šara.....	101
5.3.1	Metodološki pristup i validacija modela	101
5.3.2	Međupopulacijska varijabilnost cik-cak šare	102
5.3.3	Spolni dimorfizam cik-cak šare	103
5.3.4	Funkcionalno značenje varijabilnosti cik-cak šare	104
5.4	Odabir mikrostaništa	104
5.5	Varijabilnost staništa	106
5.6	Dnevna aktivnost.....	109
5.7	Temperatura tijela u prirodi.....	111
5.8	Prehrana	114
6	Zaključak	118
7	Popis literature	121
8	Prilozi	140
9	Životopis autora	170

1 Uvod

1.1 Fenotipska i ekološka varijabilnost na rubovima areala

Populacije na rubovima areala zauzimaju posebno mjesto u ekologiji i evolucijskoj biologiji jer se nalaze na granicama okolišnih uvjeta u kojima vrsta može opstati. Pritom se mogu razlikovati od populacija iz središta areala u genetskoj strukturi, fenotipskim značajkama i ekološkim odgovorima (Brown 1984, Eckert i sur. 2008). Rub areala može biti oblikovan abiotičkim čimbenicima, poput temperature, vlage, oborina i sezonalnosti, ali i biotičkim čimbenicima, poput dostupnosti plijena, kompeticije, predacije, parazitizma, te strukturnim obilježjima staništa, koja često proizlaze iz međudjelovanja biotičkih i abiotičkih uvjeta. Zbog toga rubne populacije često predstavljaju sustave u kojima je moguće proučavati kako lokalni okolišni uvjeti oblikuju fenotipsku i ekološku varijabilnost unutar vrste (Sexton i sur. 2009). Ipak, granice areala ne nastaju uvijek zbog jednog jasno prepoznatljivog čimbenika, nego najčešće odražavaju međudjelovanje više ekoloških, demografskih i evolucijskih procesa. Među njima su lokalna adaptacija, fenotipska plastičnost, ograničen protok gena, smanjena brojnost populacija, demografska nestabilnost i moguće ograničenje evolucijskog odgovora na lokalne selekcijske pritiske (Bridle i Vines 2007, Sexton i sur. 2009).

Klasična pretpostavka da se populacije na rubu areala nalaze u manje povoljnim uvjetima i da su stoga manje važne za dugoročni opstanak vrste nije uvijek opravdana. U nekim slučajevima one mogu čuvati važan dio ukupne genetske, fenotipske ili ekološke raznolikosti vrste, osobito ako su dugo izolirane, izložene specifičnim lokalnim uvjetima ili smještene u okolišima koji se znatno razlikuju od središnjih dijelova areala (Eckert i sur. 2008, Lesica i Allendorf 1995). Analize promjena areala ugroženih vrsta pokazale su da se dijelovi areala mogu gubiti i iz središta i s rubova, te da rubne populacije u nekim slučajevima mogu imati važnu ulogu u očuvanju vrste (Channell i Lomolino 2000). Stoga istraživanje rubnih populacija može pridonijeti razumijevanju prostorne strukture varijabilnosti, lokalnih prilagodbi i potencijalne otpornosti vrsta na promjene okoliša.

Fenotipska i ekološka varijabilnost rubnih populacija osobito je važna u kontekstu klimatskih promjena, jer se populacije iste vrste mogu razlikovati u sposobnosti

prilagodbe, migracije ili lokalnog opstanka u promijenjenim okolišnim uvjetima (Aitken i sur. 2008, Hoffmann i Sgrò 2011, Parmesan 2006, Pauls i sur. 2013). Promjene temperature, oborinskog režima i sezonalnost mogu mijenjati prikladnost staništa, trajanje aktivnosti, termalne uvjete dostupne jedinkama i dostupnost resursa. Za ektotermne životinje, kod kojih su tjelesna temperatura, aktivnost, probava, kretanje i razmnožavanje snažno povezani s okolišnim temperaturama, takve promjene mogu imati izravan učinak na ekologiju i način života. Mehanistički pristupi modeliranju niša naglašavaju da se predviđanje rasprostranjenosti vrsta ne može temeljiti samo na klimatskim korelacijama, nego treba uključiti funkcionalne veze između okolišnih uvjeta, fiziologije i ponašanja organizama (Kearney i Porter 2009). U tom su smislu podaci o lokalnim razlikama u tjelesnoj temperaturi, korištenju mikrostaništa, aktivnosti i prehrani važni za razumijevanje mogućih odgovora populacija na promjene okoliša.

Zmije su prikladan model za proučavanje takve varijabilnosti jer kao ektotermne životinje pokazuju snažnu ovisnost o lokalnim temperaturnim i stanišnim uvjetima, a promjenama u ponašanju se prilagođavaju varijacijama okoliša. Njihova tjelesna temperatura nije samo pasivni odraz temperature okoliša, nego rezultat interakcije dostupnih mikroklimatskih uvjeta, vremena aktivnosti, položaja tijela, korištenja zaklona i odabira mikrostaništa. Klasični radovi iz termalne biologije ektoterma naglašavaju da su fiziološke funkcije, poput kretanja, probave, rasta i razmnožavanja, povezane s tjelesnom temperaturom te da se ekološki učinci temperature moraju tumačiti kroz odnos okolišne temperature, ponašanja i fiziologije (Huey i Stevenson 1979, Stevenson 1985). Kod gmazova općenito, ektotermnost omogućuje visoku fleksibilnost u usklađivanju načina života s lokalnim uvjetima, što može rezultirati izraženom prostorno-vremenskom varijabilnošću morfologije, kondicije, aktivnosti, razmnožavanja i drugih fizioloških i ekoloških značajki (Forsman 2015, Huey i sur. 2012, Shine 2005). U tom su smislu zmije osobito prikladne za istraživanje populacijske diferencijacije jer kao organizmi s niskom potrošnjom energije i varijabilnom tjelesnom temperaturom mogu pokazivati razlike u termoregulaciji, aktivnosti, korištenju staništa, prehrani, rastu i razmnožavanju (Bronikowski i Arnold 1999, Peterson i sur. 1993, Shine 1987).

Važno je pritom razlikovati fenotipsku plastičnost, lokalnu adaptaciju i neposredne ekološke odgovore. Fenotipska plastičnost omogućuje jedinkama da unutar vlastitog

životnog vijeka prilagode ponašanje, aktivnost ili korištenje prostora lokalnim uvjetima, dok lokalna adaptacija podrazumijeva genetski utemeljene razlike među populacijama nastale pod utjecajem selekcije (Kawecki i Ebert 2004, West-Eberhard 2003). U terenskim istraživanjima često nije moguće izravno razlučiti te procese bez eksperimentalnih ili genetskih podataka, ali se mogu prepoznati obrasci koji upućuju na populacijski specifičnu ekologiju i fenotipsku diferencijaciju. Ponašanje pritom može istodobno smanjivati i poticati evolucijske promjene: primjerice, termoregulacijsko ponašanje može omogućiti jedinkama održavanje sličnih tjelesnih temperatura u različitim makroklimatskim uvjetima (Zadravec i sur. 2026), ali promjena korištenja mikrostaništa može istodobno stvoriti nove selekcijske pritiske na morfologiju i ekologiju (Muñoz i Losos 2018). Zbog toga je za razumijevanje populacijske varijabilnosti potrebno istodobno analizirati više povezanih značajki, uključujući morfologiju, merističke značajke, tjelesnu kondiciju, aktivnost, termalnu biologiju, mikrostaništa i prehranu.

Dosadašnja istraživanja rubnih populacija i varijabilnosti kod gmazova pokazala su da se populacije mogu razlikovati u veličini tijela, obliku, boji, korištenju staništa, prehrani i termoregulacijskim strategijama, ali ti obrasci nisu uvijek jednoznačni (Brecko i sur. 2008, Forsman 2015, Goldenberg i sur. 2022, Luiselli 2006, Sexton i sur. 2009, Shine 1987). Populacije u hladnijim ili područjima s izraženim sezonskim varijacijama mogu biti veće, robusnije ili imati drukčiju dinamiku energetske rezervi, no otočne, izolirane ili resursno ograničene populacije mogu pokazivati i smanjenu veličinu tijela, promjene u proporcijama ili širenje prehrane niše (Glavaš i sur. 2020, Itescu i sur. 2018, 2021, Tomović i sur. 2019). Slično tome, populacije mogu postići slične tjelesne temperature različitim kombinacijama vremena aktivnosti i korištenja mikrostaništa. Takvi obrasci pokazuju da se fenotipska i ekološka varijabilnost ne može razumjeti samo kroz jedan tip podataka, nego zahtijeva integrativan pristup koji povezuje okolišne uvjete, ponašanje, morfologiju i prehranu.

Unatoč velikom broju istraživanja o rasprostranjenosti i biologiji pojedinih vrsta gmazova, još uvijek su česte praznine u znanju o tome koliko se populacije unutar iste genetske skupine razlikuju u ekološkim i fenotipskim značajkama, osobito kada nastanjuju različite klimatske i stanišne uvjete na rubu areala (Böhm i sur. 2013, Roll i sur. 2017, Sexton i sur. 2009, Tingley i sur. 2016). Takva istraživanja važna su jer omogućuju procjenu koliko je

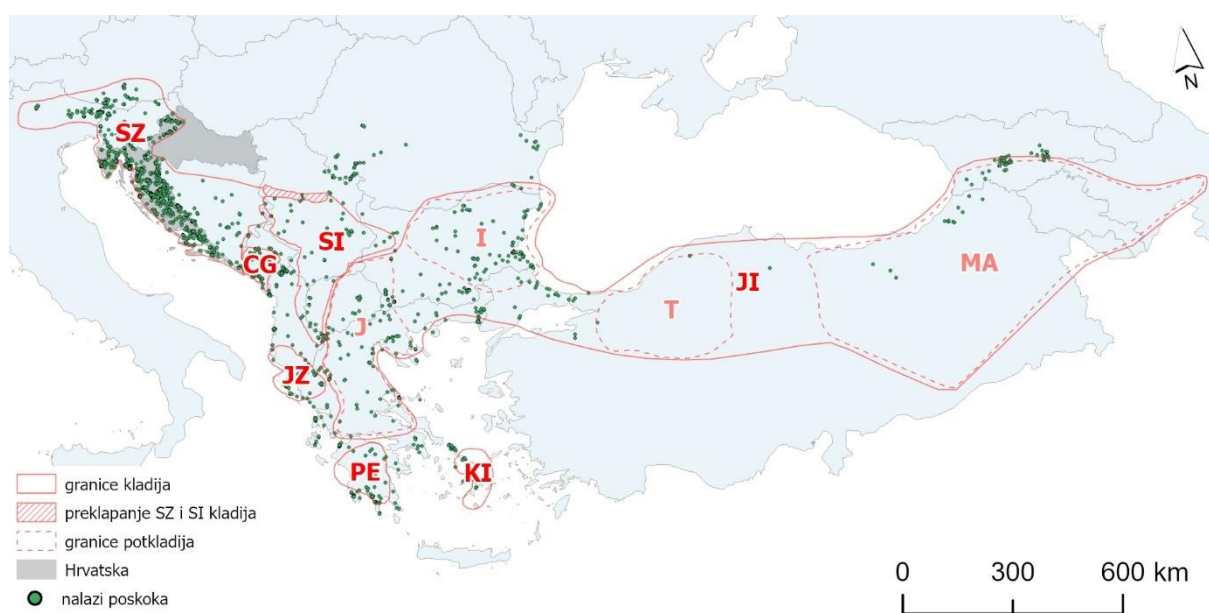
uočena varijabilnost povezana s lokalnim okolišem, a koliko s dubljim filogeografskim razlikama. U tom kontekstu, usporedba populacija iste vrste koje pripadaju istoj genetskoj skupini, ali nastanjuju različite okolišne uvjete, omogućuje usmjerenije ispitivanje lokalne ekološke i fenotipske diferencijacije. Takav pristup može pridonijeti razumijevanju prilagodbenog potencijala, ekološke fleksibilnosti i mogućih odgovora populacija na buduće promjene okoliša, osobito zato što zanemarivanje unutarvrstne i međupopulacijske varijabilnosti može otežati predviđanje odgovora vrsta na klimatske promjene (Bennett i sur. 2019, Huey i sur. 2012, McCain i sur. 2016, Merilä i Hendry 2014, Nicotra i sur. 2010, Valladares i sur. 2014).

1.1.1 Poskok kao modelna vrsta

Poskok je rasprostranjen od sjeveroistoka Italije i krajnjeg juga Austrije, preko Slovenije, Hrvatske, Bosne i Hercegovine, Srbije, Kosova, Crne Gore, Albanije, Makedonije, Bugarske, dijela Rumunjske, Grčke, europskog i sjevernog dijela Turske te dijela Kavkaza (**Slika 1**; Jelić i sur. 2013, Mulder 2017, Speybroeck i sur. 2016). U velikom dijelu svojeg područja rasprostranjenosti predstavlja medicinski najznačajniju vrstu zmije otrovnice, odgovornu za većinu klinički relevantnih ugriza (Di Nicola i sur. 2021, Lukšić i sur. 2006, 2010, Lukšić i Karabuva 2018). U Republici Hrvatskoj prisutan je u sve tri biogeografske regije (Zadravec i Gambiroža 2019), a rasprostranjenost je prikazana na **Slici 2**.

Unutar areala razlikuje se više podvrsta poskoka, čija se taksonomska valjanost i međusobni odnosi u literaturi djelomično razlikuju. Temeljem morfologije, tradicionalno se najčešće izdvajaju podvrste *Vipera ammodytes ammodytes* (Linnaeus, 1758), *V. a. meridionalis* Boulenger, 1903, *V. a. montandoni* Boulenger, 1904 i *V. a. transcaucasiana* Boulenger, 1913 (Tomović 2006), dok se u nekim radovima navode i dodatne taksonomske jedinice (Arnold i Ovenden 2004, De Smedt 2006, Speybroeck i sur. 2016). Razlike među podvrstama očituju se u morfološkim značajkama, obojenosti i dijelom u ekološkim preferencijama, no granice među njima nisu uvijek jasno definirane. Filogenetska istraživanja pokazala su izraženu genetsku varijabilnost na Balkanskom poluotoku, pri čemu granice među mitohondrijskim kladijima ne odgovaraju ranijim razgraničenjima temeljenima na morfološkim značajkama (Čubrić i sur. 2019, Ursenbacher i sur. 2008).

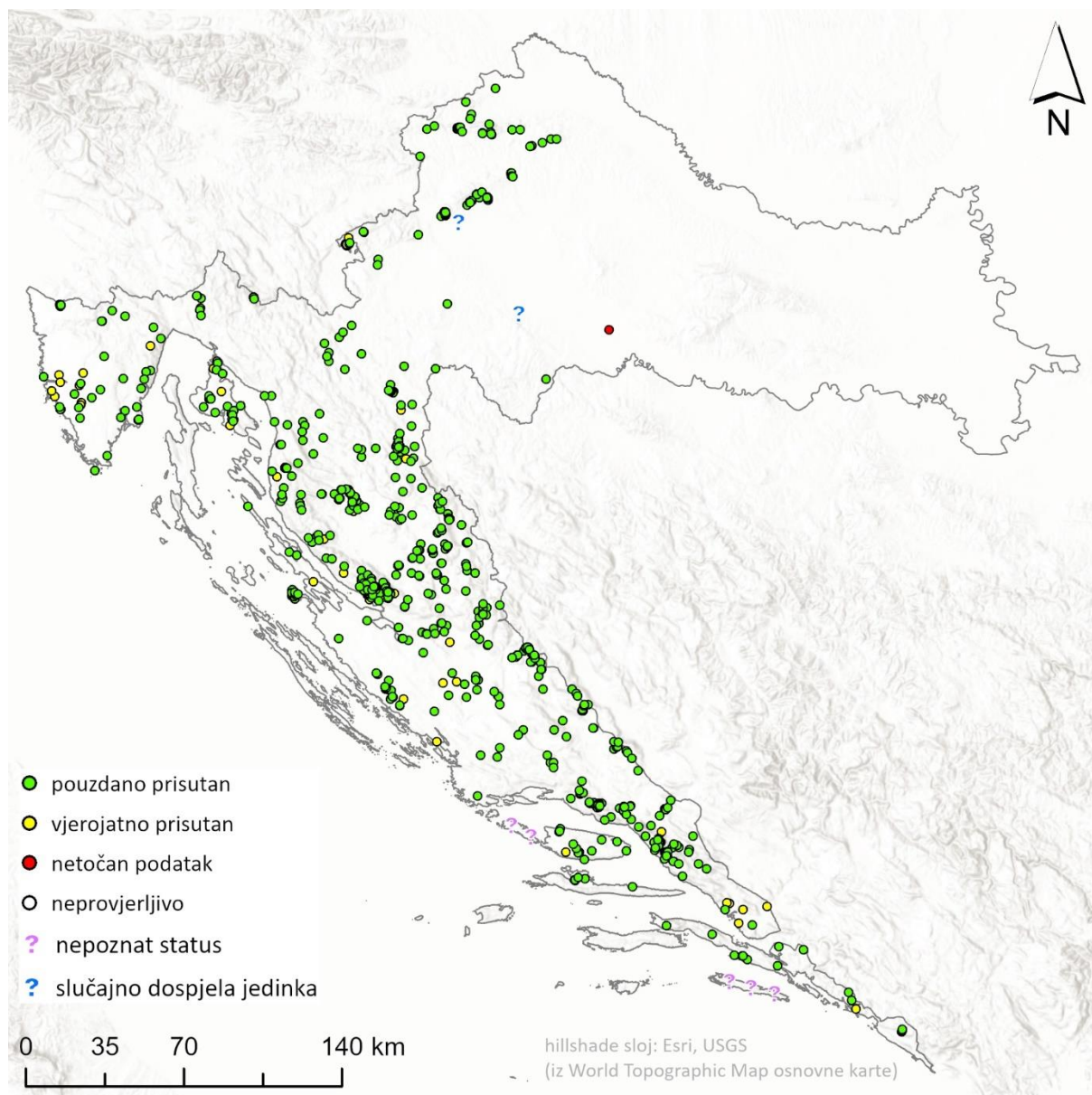
Kombiniranjem genomske i ažurirane mitohondrijske filogenije predložena je podjela na sjeverni balkanski i južni balkanski kladij, dok populacije iz Turske i s Kavkaza nisu sagledane (Thanou i sur. 2023). U novijim radovima predložene su i dodatne taksonomske izmjene, uključujući opis podvrste *Vipera ammodytes buchholzi* Cattaneo, 2021 (Cattaneo 2021) te izdvajanje podvrsta *V. a. meridionalis* i *V. a. transcaucasiana* u zasebnu vrstu *Vipera meridionalis* Boulenger, 1903. Istodobno, rasvjetljavanje tipskog lokaliteta za nominalnu podvrstu *V. a. ammodytes* otvorilo je dodatna nomenklatura pitanja (Krecsák i sur. 2024, 2025). Međutim, sve predložene promjene nisu općeprihvaćene, dijelom zbog potencijalne destabilizacije postojeće taksonomije, ali i zbog njihovih implikacija u javnozdravstvenom kontekstu (Wüster i sur. 2025). U ovom radu korišten je taksonomski okvir *sensu* Uetz i sur. (2026) i Wüster i sur. (2025), prema kojem se unutar vrste *V. ammodytes* razlikuju tri podvrste: *V. a. ammodytes*, *V. a. buchholzi* i *V. a. illyrica*. Naglasak je pri tom stavljen na fenotipsku i ekološku varijabilnost među populacijama sa sjeverozapadnog dijela areala.



Slika 1. Rasprostranjenost poskoka (*Vipera ammodytes*) s naznačenim granicama kladija i potkladija. Točkasti lokaliteti nalaza temelje se na podacima iz izvora BioAtlas (2025), Petračić (2014), Sule (2023), GBIF.org (2026), iNaturalist.org (iNaturalist community 2026) te vlastitim opažanjima i interpretaciji. Granice kladija i potkladija prikazane su prema filogenetskim podacima iz Ursenbacher i sur. (2008), Čubrić i sur. (2019) te Dyugmedzhiev i sur. (2021), uz vlastitu prilagodbu prikaza. Budući da navedenim referencama nisu

obuhvaćene sve poznate populacije, njihovu filogenetsku pripadnost nije bilo moguće prikazati. Kladiji: SZ – sjeverozapadni, CG – crnogorski, SI – sjeveroistočni, JZ – jugozapadni, PE – peloponeski, KI – kikladijski, JI – jugoistočni. Potkladiji: J – južni, I – istočni, T – turski, MA – maloazijski. Karta napravljena u programu ArcGIS Pro 3.6.2 (Esri Inc. 2026).

Najveća je zmija otrovnica iz porodice ljutica (Viperidae) na zapadnom dijelu Balkanskog poluotoka. Prosječno naraste do oko 80 cm ukupne dužine tijela, katkad 90 – 100 cm (Arnold i Ovenden 2004, De Smedt 2006, Kreiner 2007, Speybroeck i sur. 2016, Street 1979), a na sjeverozapadnom dijelu areala moguće je rjeđe pronaći i dulje jedinke. U nekim dijelovima rasprostranjenosti poznate su i patuljaste populacije, npr. s nekih Egejskih otoka te otoka Golem grad u Makedoniji, gdje rijetko narastu dulje od 40 – 50 cm (Kwet 2009, Tomović i sur. 2019). Juvenilne jedinke duge su obično između 15 i 26 cm (Kreiner 2007, Street 1979, Šolčić 2017). Duljina repa je 6 – 9,5× kraći od tijela kod mužjaka, odnosno 8 – 11× kod ženki. Leđne ljuske su u pravilu smještene u 21, rjeđe 19, 23 ili 25, poprečnih redova na sredini tijela, s uzdužnim grebenom po sredini. Broj trbušnih ljusaka je 133 – 163, no populacije na sjeverozapadnom Balkanu imaju 143 – 160. Mužjaci imaju 27 – 40, a ženke 24 – 37 podrepnih ljusaka (Boulenger 1913, De Smedt 2006, Speybroeck i sur. 2016).



Slika 2. Rasprostranjenost poskoka (*Vipera ammodytes*) na području Republike Hrvatske, temeljeno na sljedećim izvorima: BioAtlas (BioAtlas 2025), Petračić (2014), Sule (2023) te vlastitim opažanjima i interpretaciji. Karta je izvorno napravljena za edukativne potrebe (Zadravec 2025), a ovdje je nadopunjena sa Zadravec (2026) i prilagođena za potrebe disertacije, u programu ArcGIS Pro 3.6.2 (Esri Inc. 2026).

Temeljna boja tijela je raznih nijansi sive ili smeđe, no može biti i sivoroskasta, žućkastosmeđa, narančasta, crvenkasta ili žućkasta (**Slika 3**; Boulenger 1913, De Smedt 2006, Speybroeck i sur. 2016). Melanistični primjerci su izrazito rijetki (Boulenger 1913). Duž leđne strane proteže se više-manje izražen uzorak u obliku valovite ili izlomljene

povezane cik-cak šare, odnosno rombova, koji u rjeđim slučajevima mogu biti mjestimice nepovezani, ili čak kao jednolika uzdužna pruga (Boulenger 1913, De Smedt 2006, Kreiner 2007, Speybroeck i sur. 2016). Unutrašnji dio šare može biti svjetliji od vanjskog, a ponekad oko šare postoji i izrazito svijetli ili bijeli tanki obrub. U uleknućima cik-cak šare ponekad se nalaze tamne okruglaste mrlje (Boulenger 1913, Speybroeck i sur. 2016). Lako je prepoznatljiv po mekanom roščiću navrh njuške, čija uloga nije poznata, no pretpostavlja se da bi mogla imati veze s upozoravanjem i odbijanjem predatora, pojačavajući zastrašujući izgled (Biella 1983).



Slika 3. Izgled i primjeri varijabilnosti poskoka iz raznih dijelova Hrvatske: Medvednica (**a, h, i**), Velebit (**b, c, j**), Lika (**d, e, g**), Vir (**f**). Sve fotografije: Mladen Zadravec.

Ova termofilna vrsta u pravilu živi na suhim toplim kamenitim staništima sa zeljastim i/ili grmolikim vegetacijskim pokrovom te manjim stablima od razine mora do 2500 m nadmorske visine, poput: kamenitih padina, livada s grmljem, kamenjara, kamenoloma, vinograda, suhozida i ruševina, željezničkih nasipa, toplih otvorenih šuma te u blizini ljudskih naselja (Arnold i Ovenden 2004, Boulenger 1913, De Smedt 2006, Kreiner 2007, Kwet 2009, Speybroeck i sur. 2016, Zadravec i sur. 2015a). Ponekad se može naći i na

vlažnijim termofilnim staništima, rjeđe i uz vodu, ali izbjegava guste šume (Boulenger 1913, Speybroeck i sur. 2016).

Prvenstveno je aktivan danju, povremeno po noći kada su povoljni uvjeti (Bannikov i sur. 1971, Bruno 1967, De Smedt 2006, Karaman 1939, Kreiner 2007, Mushelishvili 1970, Schreiber 1912, Speybroeck i sur. 2016, Street 1979), no poznata je aktivnost i za noći koje nisu tople (Dyugmedzhiev i sur. 2020, Zadravec i Koren 2017). Na toplim lokacijama može biti primarno aktivan noću, pri čemu se pojavljuje u većem broju za mjesečine (Boulenger 1913). Postoji indikacija da su sumračna i noćna aktivnost poskoka donekle češća pojava nego što se mislilo (Dyugmedzhiev i sur. 2020).

Primarno se hrani sitnim sisavcima poput miševa, rovki, voluharica i manjih štakora, ali i gušterima te drugim zmijama (Boulenger 1913, De Smedt 2006, Luiselli 1996, Speybroeck i sur. 2016, Zadravec i sur. 2015a). Zabilježena je ishrana pticama (Boulenger 1913, Dyugmedzhiev i sur. 2025b, Luiselli 1996, Plettenberg Laing 2020), ali i strigama (Arsovski i sur. 2014, Plettenberg Laing 2020).

Naveden je unutar Priloga IV Direktive o staništima te je strogo zaštićen na razini Europske unije (Anonimus 1992). U Hrvatskoj je također strogo zaštićen, temeljem Pravilnika o strogo zaštićenim vrstama (Anonimus 2013, 2016). Sukladno IUCN kriterijima, njegov rizik izumiranja na teritoriju Hrvatske procijenjen je kao najmanje zabrinjavajući (LC) i datira iz 2012. godine, kada je bila objavljena isključivo u digitalnom izdanju, a 2015. godine i u tiskanom (Jelić i sur. 2012, 2015). Konačno stanje očuvanosti za razdoblje 2013. – 2018. procijenjeno je kao nepoznato (XX) za sve tri biogeografske regije (Zadravec i Gambiroža 2019), a za 2019. – 2024. kao nepovoljno – neodgovarajuće (U1) u kontinentalnoj, nepovoljno – loše (U2) u alpskoj, te nepoznato (XX) u mediteranskoj biogeografskoj regiji (ZZOP MZOZT 2025).

1.2 Cilj, hipoteze i pristup istraživanju

Cilj ove disertacije je utvrditi ekološku i fenotipsku varijabilnost između populacija poskoka s tri lokacije unutar iste genetske grupe, sa sjeverozapadnog ruba njegovog areala. U tu svrhu, postavio sam sljedeće hipoteze:

1. Odabrana temperatura tijela, aktivnost, korištenje mikrostaništa, stanišni uvjeti i prehrana razlikuju se s obzirom na pripadnost populaciji i spolu.
2. Morfometrijske i merističke značajke te ledni cik-cak uzorak razlikuju se s obzirom na pripadnost populaciji i spolu.

Iz dviju glavnih hipoteza izvedene su uže podhipoteze, koje se odnose na pojedine istraživačke sastavnice:

- 1.1 temperatura tijela i obrasci aktivnosti razlikovat će se među populacijama zbog različitih klimatskih i visinskih uvjeta istraživanih lokacija,
- 1.2 odabir mikrostaništa i stanišno-okolišni uvjeti nalaza razlikovat će se među populacijama,
- 1.3 prehrana će se razlikovati među populacijama, osobito između otočne mediteranske populacije i kontinentalnih populacija;
- 2.1 jedinke iz hladnije gorske populacije bit će veće i robusnije od jedinki iz toplijih populacija s nižih nadmorskih visina,
- 2.2 merističke značajke razlikovat će se među populacijama, pri čemu se očekuju razlike u broju pojedinih tjelesnih ljusaka,
- 2.3 ledni cik-cak uzorak razlikovat će se među populacijama u površini, kontrastu i svjetlini, pri čemu jedinke iz hladnije gorske populacije imat će šare veće površine te tamnije od jedinki iz toplijih populacija nižih nadmorskih visina, a mužjaci će imati kontrastnije šare od ženki,
- 2.4 spolne razlike bit će izraženije u morfometrijskim nego u ekološkim značajkama.

1.3 Metode korištene za testiranje hipoteza

Za testiranje postavljenih hipoteza korišten je skup komplementarnih morfoloških, ekoloških, bihevioralnih i trofičkih analiza. Budući da se istraživane značajke razlikuju prema načinu prikupljanja, tipu podataka i biološkoj interpretaciji, analize su organizirane u više tematskih cjelina: morfometrija, meristika, leđni cik-cak uzorak, ponašanje i temperatura tijela, dnevna aktivnost i stanišno-okolišni uvjeti te prehrana.

Morfometrijske značajke korištene su za procjenu razlika u veličini i obliku tijela te glave među populacijama i spolovima. Analize su provedene odvojeno za mjere tijela i mjere glave, uz kontrolu utjecaja veličine tijela, kako bi se razdvojile razlike povezane s općom veličinom jedinki od razlika u proporcijama pojedinih dijelova tijela. Dodatno je analiziran skalirani indeks mase kao pokazatelj relativne tjelesne kondicije.

Merističke značajke analizirane su kao diskretne brojčane varijable koje opisuju broj pojedinih ljusaka na tijelu i glavi. Budući da takve značajke ne predstavljaju nužno jedinstven morfološki sustav, nego obuhvaćaju različite anatomske regije, analizirane su zasebno za svaku varijablu. Time je omogućena izravna procjena razlikuju li se populacije i spolovi u pojedinim merističkim obilježjima.

Leđni cik-cak uzorak analiziran je kroz više međusobno povezanih pristupa. Prvi pristup obuhvatio je broj oscilacija šare i opisne kategorije njezina izgleda, poput kontrasta, svjetline, izraženosti ruba i prisutnosti bijelog obruba. Drugi pristup temeljio se na procjeni relativne površine cik-cak šare iz standardiziranih fotografija, uključujući automatsku izolaciju šare pomoću modela strojnog učenja. Treći pristup obuhvatio je detaljnu analizu standardiziranih segmenata šare na prednjem, srednjem i stražnjem dijelu tijela, čime je ispitana i varijabilnost uzorka duž tijela jedinke.

Ponašanje i temperatura tijela analizirani su kako bi se procijenilo u kojoj se mjeri populacije i spolovi razlikuju u neposrednom termalnom i bihevioralnom kontekstu nalaza. Terenska temperatura tijela uspoređena je s okolišnim temperaturnim varijablama, a ponašanje jedinki pri nalazu korišteno je kao dio šireg ekološkog konteksta. Takav pristup omogućio je povezivanje izmjerene tjelesne temperature s lokalnim okolišnim uvjetima i ponašanjem jedinki u trenutku opažanja.

Dnevna aktivnost analizirana je na temelju vremena nalaza jedinki, uz prethodnu procjenu lovnog napora među istraživanim populacijama. Budući da vrijeme dana ima kružnu strukturu, obrasci aktivnosti analizirani su metodama kružne statistike. Time je ispitano razlikuju li se populacije i spolovi u vremenskoj raspodjeli aktivnosti i u stupnju preklapanja dnevnih obrazaca.

Stanišno-okolišni dio istraživanja obuhvatio je analizu mikrostaništa, makrostaništa, ekspozicije, naoblake i izmjerenih mikroklimatskih uvjeta na mjestu nalaza. Mikrostanište je analizirano kao zasebna cjelina, dok su ostale kontinuirane i kategoričke okolišne varijable korištene za procjenu ukupnog stanišno-okolišnog profila nalaza. Time je testirano razlikuju li se populacije i spolovi samo prema mikroklimatskim uvjetima u trenutku nalaza ili i prema širem stanišnom okviru u kojem su jedinke zabilježene.

Prehrana je analizirana na temelju podataka o prisutnosti hrane u želucu te sadržaja prikupljenih uzoraka izmeta i, kada je bilo dostupno, povraćenog sadržaja. Cilj ove sastavnice bio je procijeniti učestalost hranjenja i grubu strukturu plijena među populacijama i spolovima, uzimajući u obzir ograničenja terenskih podataka i različitu dostupnost pojedinih tipova uzoraka.

Takva podjela metoda omogućila je da se svaka hipoteza testira skupom analiza prilagođenim odgovarajućem tipu podataka, ali i da se rezultati različitih istraživačkih sastavnica međusobno povežu u širu interpretaciju fenotipske i ekološke varijabilnosti poskoka na sjeverozapadnom rubu areala.

2 Literaturni pregled

2.1 Fenotipska varijabilnost zmija

Fenotipska varijabilnost zmija može se očitovati u morfološkim, fiziološkim i ponašajnim značajkama, uključujući termalnu biologiju, obrasce aktivnosti i korištenje prostora. U užem morfološkom smislu, ona uključuje razlike u veličini i obliku tijela, tjelesnoj kondiciji, broju i rasporedu ljusaka, obojenosti i uzorku tijela (Forsman 1991a, 1991b, 1995, King 1997, Martínez-Freiría i Brito 2013, Shine 2005). Te se značajke mogu razlikovati među vrstama, populacijama, spolovima, dobnim skupinama i okolišnim kontekstima. Dio fenotipskih razlika odražava razvojno i genetski stabilnije značajke, poput merističkih obilježja, dok se druge značajke, poput mase, kondicije i nekih morfometrijskih mjera, mogu mijenjati tijekom života pod utjecajem rasta, hranjenja, reproduktivnog statusa i okolišnih uvjeta. Zbog toga je za razumijevanje fenotipske varijabilnosti potrebno razlikovati apsolutne dimenzije tijela, relativne proporcije nakon kontrole za veličinu tijela te razvojno stabilnije značajke poput broja ljusaka.

Kod zmija je fenotipska varijabilnost osobito važna jer je povezana s nizom ekoloških funkcija (Brecko i sur. 2008, Kelley i sur. 1997, Lillywhite 2014, Palci i sur. 2023). Veličina i oblik tijela mogu utjecati na kretanje, termoregulaciju, sposobnost gutanja plijena, reproduktivni potencijal i interakciju sa staništem. Duljina repa i broj podrepnih ljusaka često su povezani sa spolnim dimorfizmom, dok veličina i oblik glave mogu imati trofičko značenje jer ograničavaju najveću veličinu plijena koju zmija može progutati (Ammresh i sur. 2023, Forsman i Lindell 1993, Meik i sur. 2010, Palci i sur. 2023, Wüster i sur. 2005). Obojenost i leđni uzorak mogu imati ulogu u kriptičnosti, aposematizmu, termalnoj biologiji i komunikaciji s predatorima (Allen i sur. 2013, Andrén i Nilson 1981, Forsman 1995, Mappes i sur. 2005, Valkonen i sur. 2011, 2020). Stoga se morfometrija, meristika i obojenost ne mogu promatrati samo kao opisne značajke, nego i kao potencijalno funkcionalno važne sastavnice ekologije zmija.

2.1.1 Morfometrija i kondicijski indeksi

Morfometrijske značajke zmija najčešće uključuju mjere ukupne duljine, duljine tijela od njuške do kloake, duljine repa, širine i visine tijela te dimenzija glave (Fornasiero i sur. 2007, Forsman 1991a, 1991b, Tomović i sur. 2002, Zadravec 2014). Budući da se većina tih mjera mijenja tijekom rasta, njihova interpretacija ovisi o tome promatraju li se apsolutne vrijednosti ili vrijednosti korigirane na veličinu tijela (Fornasiero i sur. 2016, Gould 1966). Apsolutne vrijednosti omogućuju opis opće veličine jedinki i populacija, dok analize uz duljinu tijela kao suvarijablu omogućuju ispitivanje proporcionalnih razlika u obliku tijela. Ta je razlika posebno važna u usporedbama populacija koje se razlikuju u prosječnoj veličini jedinki, jer manje apsolutne dimenzije ne znače nužno i proporcionalno manje vrijednosti pojedinih mjera.

Spolni dimorfizam u veličini i obliku tijela čest je kod zmija (Bonnet i sur. 1998, Fornasiero i sur. 2007, King 1989, Rivas i Burghardt 2001, Shine 1978, Tomović i sur. 2002). Razlike među spolovima mogu se očitovati u ukupnoj veličini tijela, duljini repa, robusnosti tijela, dimenzijama glave i tjelesnoj masi. Mužjaci mnogih vrsta imaju relativno dulje repove, što se povezuje sa smještajem hemipenisa i pripadajuće muskulature, dok ženke kod brojnih vrsta imaju veće dimenzije tijela ili veću robusnost povezanu s reproduktivnim ulaganjem. Ipak, smjer i intenzitet spolnog dimorfizma nisu univerzalni i mogu se razlikovati među vrstama, populacijama i ekološkim kontekstima. Pregled i analize spolnog dimorfizma kod zmija pokazuju da razlike u reproduktivnim ulogama mogu pogodovati različitim tjelesnim planovima mužjaka i ženki, uključujući razlike u repu, muskulaturi i drugim sastavnicama tijela (Bonnet i sur. 1998).

Morfometrijske razlike među populacijama mogu odražavati lokalne okolišne uvjete, dostupnost hrane, trajanje sezone aktivnosti, selekcijske pritiske, povijesnu izolaciju ili kombinaciju tih čimbenika (Aragón i Fitze 2014, Sexton i sur. 2009). Kod gmazova, uključujući zmijske, populacije koje nastanjuju različite klimatske, visinske, otočne ili stanišne uvjete mogu pokazivati razlike u veličini tijela i proporcijama (Shine 1994). Međutim, obrasci nisu jednoznačni. U nekim slučajevima hladnija ili sezonski izraženija područja mogu biti povezana s većim dimenzijama tijela, dok otočne ili resursno ograničene populacije mogu pokazivati smanjenu veličinu tijela ili promjene u proporcijama (Benítez-López i sur. 2021, Meiri 2007). Zbog toga morfometrijske razlike

treba tumačiti u odnosu na lokalni okolišni kontekst, imajući u obziru da su uočeni obrasci često pod utjecajem više čimbenika (Meiri 2007, Slavenko i sur. 2019).

Tjelesna kondicija kod zmija i drugih kralježnjaka često se procjenjuje odnosom mase i duljine tijela, pri čemu se nastoji razlikovati stvarna razlika u masi od razlika koje su posljedica same veličine tijela. Takvi indeksi korisni su za usporedbu jedinki, spolova ili populacija, ali zahtijevaju oprez jer masa može odražavati više različitih fizioloških i ekoloških stanja, uključujući energetske rezerve, nedavno hranjenje, hidraciju, graviditet, sadržaj u probavilu i sezonsku dinamiku (Bonnet i Naulleau 1994, Green 2001, Stevenson i Woods 2006). Skalirani indeks mase, SMI, razvijen je kako bi se masa uspoređivala uzimajući u obzir alometrijski odnos između mase i duljine tijela, čime se smanjuju problemi povezani s jednostavnim omjerima ili rezidualnim indeksima (Peig i Green 2009). Stoga se SMI može koristiti kao pokazatelj mase korigirane na veličinu tijela, odnosno relativne robusnosti jedinki, ali ga ne treba automatski izjednačiti s energetske rezervama ili jednim specifičnim fiziološkim procesom.

2.1.2 Meristika

Merističke značajke zmija najčešće uključuju broj redova leđnih ljusta, trbušnih ljusta, podrepnih ljusta te različite ljuske glave, primjerice okoočne, nadusne, podusne i rostralne elemente. Za razliku od većine morfometrijskih značajki, broj ljusta određuje se rano tijekom razvoja fetusa i uglavnom ostaje konstantan tijekom života jedinke, stoga se takva obilježja često koriste u determinaciji, sistematici i opisivanju populacijske varijabilnosti (Arnold i Ovenden 2004, Boulenger 1913, Broadley 1965, De Smedt 2006, Freitas i sur. 2020, Kramer 1961).

Klasična istraživanja pokazala su da temperatura tijekom razvoja može utjecati na merističke značajke zmija, uključujući broj kralježaka i s njima povezane brojeve ljusta (Arnold 1988, Fox 1948, Lourdais i sur. 2004, Najbar i sur. 2022). Takvi nalazi važni su jer pokazuju da značajke, koje su nakon formiranja stabilne tijekom života jedinke, ipak mogu biti osjetljive na uvjete tijekom rane ontogeneze. Time se merističke značajke nalaze između strogo genetski određenih i okolišno promjenjivih značajki: one su stabilne

tijekom života jedinke, ali njihova varijabilnost među jedinkama i populacijama može odražavati razvojne i okolišne uvjete u ranoj fazi života (Volynchik 2012).

Broj trbušnih i podrepnih ljustica može biti povezan s proporcijama tijela, lokomocijom i spolnim dimorfizmom (Kelley i sur. 1997, King 1989, Lindell 1994, Tomović i sur. 2002). Veći broj trbušnih ljustica može biti povezan s duljinom tijela, dok je broj podrepnih ljustica povezan s duljinom repa. Budući da mužjaci mnogih vrsta zmija imaju relativno dulje repove, spolne razlike u broju podrepnih ljustica često prate spolni dimorfizam repa. Ipak, takve povezanosti ne znače da se broj ljustica mijenja tijekom rasta. Umjesto toga, broj ljustica treba tumačiti kao razvojno određen obrazac koji može biti povezan s konačnom ili ostvarenom veličinom i proporcijama tijela (Arnold 1988, Fox 1948, Lee i sur. 2016, Lindell 1994).

Merističke značajke mogu imati i taksonomsku vrijednost, ali njihova interpretacija zahtijeva oprez. Ako se broj ljustica mijenja među populacijama zbog lokalnih razvojnih ili okolišnih uvjeta, ili pokazuju konvergenciju među populacijama, tada pojedinačna meristička obilježja mogu biti manje pouzdana kao samostalni taksonomski kriterij (Malhotra i Thorpe 1997, Sanders i sur. 2004). S druge strane, dosljedni obrasci u više merističkih značajki mogu ukazivati na populacijsku diferencijaciju, razvojnu stabilnost ili filogeografsku strukturu. Zato se meristički podaci najinformativnije tumače u kombinaciji s morfometrijom, genetičkim podacima i ekološkim kontekstom.

2.1.3 Leđni cik-cak uzorak

Leđni uzorak jedan je od najuočljivijih fenotipskih elemenata mnogih ljutica, osobito europskih vrsta roda *Vipera*, kod kojih je cik-cak šara čest i prepoznatljiv element obojenosti (Allen i sur. 2013, Forsman 1995, Martínez-Freiría i sur. 2017, Valkonen i sur. 2011, 2020). Njene funkcije su raznolike te istovremeno može smanjivati uočljivost jedinke na heterogenoj podlozi i djelovati kao upozoravajući signal predatorima ili stvarati vizualne efekte tijekom kretanja koji onemogućuju jednostavno ciljanje od strane predatora (Martínez-Freiría i sur. 2017, Rajabizadeh i sur. 2015, Tullberg i sur. 2005, Valkonen i sur. 2011). Zbog toga se cik-cak uzorak ne može jednostavno svrstati samo u

kriptičnu ili aposematsku obojenost, nego ga treba promatrati kao potencijalno multifunkcionalno obilježje.

Varijabilnost lednog uzorka može biti povezana s lokalnim okolišnim uvjetima, tipom podloge, vegetacijom, izloženošću predatorima i termalnim uvjetima (Andrén i Nilson 1981, Delhey 2019, Forsman 1995, Goldenberg i sur. 2022, Rajabizadeh i sur. 2015). Svjetlina, kontrast, širina i površina šare mogu utjecati na uočljivost jedinke u različitim staništima jer učinkovitost kriptične obojenosti ovisi o podudaranju boje i uzorka s vizualnom pozadinom, ali i o tome razbija li uzorak obris tijela (Cuthill i sur. 2005, Endler 1978, Stevens i Merilaita 2009). Osim okolišnih čimbenika, varijabilnost lednog uzorka može biti povezana i sa spolom. Kod europskih ljutica opisane su barem blage spolne razlike u obojenosti i kontrastu uzorka; primjerice, mužjaci riđovke (*Vipera berus*) često su sivkastiji s izraženijim tamnim cik-cak uzorkom, dok su ženke češće smečkaste i slabije kontrastne (Shine i Madsen 1994, Valkonen i sur. 2020). Takve razlike mogu imati funkcionalno značenje ako su povezane sa spolno različitim ponašanjem, aktivnošću, pokretljivošću ili izloženošću predatorima (Forsman 1995, Shine i Madsen 1994). Uz populacijske i spolne razlike, obojenost i uzorak tijela kod zmija mogu se mijenjati i tijekom ontogeneze ili biti povezani s veličinom tijela. Ontogenetske promjene boje i uzorka zabilježene su kod različitih skupina zmija te mogu biti povezane s promjenama u kriptičnosti, ponašanju i strategijama izbjegavanja predatora tijekom rasta (Bechtel 1978, Creer 2005, Wilson i sur. 2007). Ipak, kod ljutica takve dobne ili veličinske razlike u cik-cak uzorku ne treba pretpostaviti bez izravnih podataka, nego ih je prikladnije tretirati kao mogući izvor fenotipske varijabilnosti. U otvorenim, kamenitim ili suhim staništima drugačija kombinacija podloge i vegetacije može pogodovati drukčijim oblicima kriptičnosti nego u zatvorenijim ili vlažnijim staništima. Kod zmija koje se oslanjaju na mirovanje, zaklon i zasjedu, takve razlike mogu imati funkcionalno značenje jer utječu na vjerojatnost detekcije od strane predatora, ali potencijalno i na uspješnost lova (Kravchuk i Watson 2020, Niskanen i Mappes 2005, Valkonen i sur. 2011).

Leđni cik-cak uzorak stoga predstavlja poveznicu između fenotipske varijabilnosti i ekologije. Analiza njegovih značajki omogućuje ispitivanje populacijskih i spolnih razlika u vanjskom izgledu, ali i raspravu o mogućem funkcionalnom značenju tih razlika (Niskanen i Mappes 2005, Valkonen i sur. 2011). Ipak, bez eksperimentalnih podataka o

vidljivosti, predatorima i ponašanju, razlike u cik-cak uzorku treba tumačiti kao fenotipsku diferencijaciju s mogućim ekološkim značenjem, a ne kao izravan dokaz adaptivne funkcije (Cuthill i sur. 2005, Stevens i Merilaita 2009).

2.2 Ekološka varijabilnost u zmija

Ekološka varijabilnost zmija obuhvaća razlike u načinu korištenja okoliša i resursa, uključujući korištenje staništa i mikrostaništa, dnevnu i sezonsku aktivnost, termoregulacijsko ponašanje i prehranu. Ovdje je važno napomenutu da su mnoge od ovih značajki ustvari produkt interakcije okoliša i fenotipa: aktivnost, ponašanje su fenotipske značajke koje se brzo mijenjaju kao odgovor na okolišne uvjete, dok je termalna biologija usko povezana s fiziologijom – dakle, fenotipom, ali i s termalnim uvjetima okoliša. Pritom se dio tih značajki, osobito ponašanje i fiziološki odgovori povezani s termoregulacijom, preklapa s fenotipskom varijabilnošću. Kao ektotermni predatori, zmije ovise o lokalnim temperaturnim uvjetima, dostupnosti zaklona, plijena i sigurnih položaja, ali njihova ekologija nije samo pasivan odraz okoliša. Promjenom vremena aktivnosti, korištenjem različitih mikrostaništa, sunčanjem, skrivanjem i izborom položaja tijela mogu regulirati tjelesnu temperaturu, izloženost predatorima i mogućnost susreta s plijenom (Brown i Shine 2002, Lillywhite 2014, Peterson i sur. 1993, Pough i sur. 2016, Zadravec i sur. 2026). Zbog toga se ekološke značajke često razlikuju među populacijama iste vrste, osobito kada populacije nastanjuju različite klimatske, sezonske ili stanišne uvjete (Dyugmedzhiev i sur. 2022, 2024, Luiselli 2006, Row i Blouin-Demers 2006, Shine 1987). Usporedba takvih populacija omogućuje procjenu načina na koji se lokalni okoliš odražava na ponašanje, termalnu biologiju, korištenje prostora i trofičku ekologiju. Osim među populacijama, ekološke značajke mogu se razlikovati i među spolovima te dobnim ili veličinskim skupinama. Takve razlike mogu proizlaziti iz spolno različitih reproduktivnih uloga, različitih obrazaca kretanja, graviditeta, razlika u veličini tijela, termalnim ograničenjima, riziku predacije i prehrambenim mogućnostima (Bonnet i sur. 1998, Brown i Shine 2002, Luiselli 2006, Shine 1991).

2.2.1 Korištenje staništa i mikrostanista

Kod zmija, kao i mnogih drugih gmazova, odabir staništa i mikrostanista povezan je s osnovnim ekološkim i fiziološkim potrebama, uključujući kretanje, termoregulaciju, zaklanjanje, hranjenje i reprodukciju (Brown i Shine 2002, Catenazzi i sur. 2005, Lillywhite 2014, Maia-Carneiro i Rocha 2025, Pough i sur. 2016, Virens i Cree 2022). Zbog toga korištenje mikrostanista može biti izrazito populacijski i sezonski specifično.

Korištenje staništa kod zmija ne odnosi se samo na izbor neposrednog mikrostanista, nego i na širi skup okolišnih uvjeta u kojima su jedinke aktivne ili dostupne opažanju. Ti uvjeti uključuju makrostaniste, vegetacijsku strukturu, otvorenost prostora, osunčanost, naoblaku, temperaturu zraka i podloge, vlagu, vjetar i dostupnost zaklona. Zajedno određuju termalni i strukturni okoliš jedinke te mogu utjecati na vrijeme aktivnosti, mogućnost termoregulacije, rizik predacije i vjerojatnost susreta s plijenom. Terenska istraživanja na crnoj štakorašici (*Pantherophis obsoletus*) i mliječnoj zmiiji (*Lampropeltis triangulum*) pokazali su da stanište može utjecati na učinkovitost termoregulacije, jer različita staništa pružaju različite termalne mogućnosti i troškove (Blouin-Demers i Weatherhead 2001, 2002, Row i Blouin-Demers 2006). Osim strukture staništa, važni su i neposredni meteorološki uvjeti, jer temperatura zraka i podloge, naoblaka, vjetar i vlaga određuju dostupne mikroklimatske uvjete i mogu mijenjati ponašajnu isplativost sunčanja, zaklanjanja ili kretanja.

Za vrste koje koriste zasjedu, mikrostaniste je važno i za hranjenje, jer položaj jedinke određuje mogućnost skrivanja, termoregulacije i susreta s plijenom (Wasko i Sasa 2012). Stoga stanišni i okolišni obrasci mogu odražavati kompromis između termoregulacije, sigurnosti i hranjenja, a taj se kompromis može mijenjati ovisno o sezoni, spolu, reproduktivnom stanju i lokalnim uvjetima (Blouin-Demers i Weatherhead 2001, 2002, Brown i Shine 2002, Dyugmedzhiev i sur. 2022, 2024, Row i Blouin-Demers 2006). Ti se kompromisi mogu razlikovati među populacijama, spolovima i dobnim ili veličinskim skupinama. Populacije mogu koristiti različite stanišne strukture zbog lokalne dostupnosti zaklona, vegetacije i termalnih uvjeta, dok se spolovi mogu razlikovati zbog reproduktivnog ponašanja, graviditeta ili različitih obrazaca kretanja. Dobne i veličinske razlike također mogu biti važne jer manje jedinke imaju drugačiji odnos površine i volumena tijela, mogu biti izloženije predatorima i mogu koristiti drugačije zaklone ili

mikrostaništa od odraslih jedinki (Blouin-Demers i sur. 2007, Dyugmedzhiev i sur. 2025a, Kolanek i sur. 2019). Zato razlike u učestalosti nalaza po stanišnim, mikrostanišnim ili okolišnim kategorijama ne treba automatski tumačiti kao preferenciju, osim ako je istodobno kvantificirana dostupnost pojedinih tipova staništa i raspon dostupnih mikroklimatskih uvjeta.

2.2.2 Dnevna aktivnost

Aktivnost zmija određena je kombinacijom okolišnih uvjeta, fizioloških potreba i ekoloških rizika (Lillywhite 2014, Pough i sur. 2016, Sun i sur. 2001). Temperatura okoliša, insolacija, vlažnost, doba dana, sezona, dostupnost plijena i reproduktivno stanje mogu utjecati na to kada su jedinke aktivne i dostupne detekciji od strane istraživača. Kod ektotermnih kralježnjaka aktivnost je posebno snažno povezana s termalnim uvjetima, jer preniske temperature ograničavaju kretanje i probavu, dok previsoke temperature povećavaju rizik od pregrijavanja i gubitka vode.

Dnevni obrasci aktivnosti zmija mogu biti unimodalni, bimodalni ili multimodalni, sumračni, noćni ili dnevni, ovisno o vrsti, populaciji, sezoni i lokalnoj klimi (Lillywhite 2014). U umjerenim područjima mnoge vrste pokazuju izraženiju dnevnu aktivnost tijekom hladnijih dijelova godine ili doba dana, dok se tijekom toplih razdoblja aktivnost može pomicati prema jutru, kasnom poslijepodnevju, sumraku ili noći (Huey 1982, Spaseni i sur. 2024, Sperry i sur. 2013, Stevenson 1985). Takvi pomaci omogućuju jedinkama da izbjegnu nepovoljne termalne uvjete i istodobno zadrže mogućnost kretanja, termoregulacije i hranjenja. Budući da se lokalni termalni uvjeti, sezonalnost, struktura staništa, dostupnost zaklona i aktivnost plijena mogu razlikovati među dijelovima areala, obrasci aktivnosti mogu varirati i među populacijama iste vrste. Populacije u hladnijim ili sezonski izraženijim područjima mogu biti ograničene kraćim razdobljima povoljnih temperatura, dok populacije u toplijim područjima mogu češće izbjegavati najtoplije dijelove dana i aktivnost premještati prema jutru, kasnom poslijepodnevju, sumraku ili noći (Huey 1982, Lillywhite 2014, Peterson i sur. 1993, Shine 1987). Takve razlike ne moraju nužno značiti različite fiziološke potrebe, nego mogu

odražavati različite mogućnosti ponašajne termoregulacije i različite vremenske prozore u kojima su uvjeti za aktivnost povoljni.

Aktivnost se može razlikovati i među spolovima ili dobnim skupinama. Mužjaci tijekom razdoblja parenja mogu pokazivati povećano kretanje i drukčiju vremensku aktivnost zbog potrage za ženkama, dok ženke, osobito gravidne, mogu mijenjati termoregulacijsko ponašanje i korištenje prostora (Crane i Greene 2008, Duvall i sur. 1993, Schwarzkopf i Shine 1991). Kod poskoka su zabilježene spolne i dobne razlike u sezonskoj i dnevnoj aktivnosti, pri čemu je aktivnost izravno povezana s okolišnim uvjetima, osobito temperaturom zraka (Dyugmedzhiev i sur. 2022).

Kod terenskih istraživanja važno je razlikovati stvarnu aktivnost od vremena nalaza. Vrijeme nalaza može biti dobar pokazatelj aktivnosti, ali na njega utječu i raspored i intenzitet terenskog pretraživanja, vjerojatnost detekcije, vidljivost jedinki i ponašanje istraživača. Stoga se rezultati temeljeni na vremenima nalaza trebaju tumačiti kao indeks zabilježene aktivnosti, osobito ako lovni napor nije bio potpuno ravnomjerno raspoređen kroz dan, sezonu i lokalitete (Durso i sur. 2011, King i Meik 2023, MacKenzie i sur. 2002, Mazerolle i sur. 2007).

2.2.3 Termoregulacija i tjelesna temperatura

Tjelesna temperatura ektotermnih kralježnjaka ovisi o interakciji između okolišnih temperaturnih uvjeta, fizioloških ograničenja i ponašanja jedinki. Budući da temperatura utječe na brojne fiziološke procese, uključujući metabolizam, lokomotornu sposobnost, probavu, rast i reprodukciju, održavanje tjelesne temperature unutar funkcionalno povoljnog raspona jedan je od temeljnih aspekata ekologije gmazova (Huey i Stevenson 1979, Lillywhite 2014, Peterson i sur. 1993, Pough i sur. 2016). Kod zmija se tjelesna temperatura u prirodi oblikuje kroz odnos između makroklike, mikroklike, vremena aktivnosti, položaja tijela, izbora zaklona i izloženosti sunčevu zračenju.

Mogućnost precizne termoregulacije ovisi o dostupnosti prikladnih mikroklimatskih uvjeta, strukturi staništa te troškovima i rizicima povezanim s termoregulacijskim ponašanjem. Ako je termoregulacija povezana s većom izloženosti predatorima, udaljavanjem od zaklona ili smanjenim vremenom za hranjenje i druge aktivnosti, tada

termoregulacija uključuje ekološke troškove (Blouin-Demers i Nadeau 2005, Huey i Slatkin 1976). Teorijski modeli termoregulacije naglašavaju upravo ravnotežu između koristi precizne kontrole tjelesne temperature i troškova ponašanja potrebnog za njezino postizanje (Hertz i sur. 1993, Huey i Slatkin 1976).

Kod zmija se tjelesna temperatura često snažno povezuje s neposrednim okolišnim temperaturama, ali nije njihova jednostavna preslika. Jedinke mogu birati osunčana ili zasjenjena mjesta, položaj tijela, dubinu zaklona i vrijeme aktivnosti, čime ponašanjem reguliraju izmjenu topline s okolišem (Huey 1982, Peterson 1987, Stevenson 1985). Zbog toga dvije populacije koje žive u različitim makroklimatskim uvjetima mogu ostvarivati slične tjelesne temperature ako koriste različite kombinacije mikrostaništa i vremena aktivnosti (Dyugmedzhiev i sur. 2021, Hertz i sur. 1993, Zadravec i sur. 2026). Suprotno tome, slični makroklimatski uvjeti ne moraju nužno rezultirati jednakim tjelesnim temperaturama ako se populacije razlikuju u ponašanju, strukturi staništa ili dostupnosti zaklona (Huey 1982, Webb i Shine 1998). Na sličan način, spolovi mogu ostvarivati usporedive tjelesne temperature ako koriste slične termoregulacijske mogućnosti, ali se mogu razlikovati kada reproduktivno stanje, obrasci kretanja ili korištenje prostora mijenjaju termalne potrebe i dostupne mikroklimatske uvjete. To je osobito izraženo kod gravidnih ženki, kod kojih termoregulacijsko ponašanje može biti povezano s održavanjem uvjeta pogodnih za razvoj embrija (Crane i Greene 2008, Lourdais i sur. 2004, Schwarzkopf i Shine 1991). Dobne i veličinske razlike također mogu utjecati na termalnu biologiju zmija. Manje jedinke imaju manju toplinsku inerciju i mogu se brže zagrijavati i hladiti od većih jedinki, zbog čega se potencijalno razlikuju u izboru mikrostaništa, trajanju izlaganja i vremenu aktivnosti. Stoga sličnosti ili razlike u tjelesnoj temperaturi među jedinkama ne treba tumačiti samo u odnosu na populaciju i spol, nego i u odnosu na veličinu tijela i s njom povezane termalne mogućnosti (Huey 1982, Lillywhite 2014, Peterson i sur. 1993).

Terenska tjelesna temperatura važna je, ali sama po sebi ne omogućuje potpunu procjenu termoregulacije. Za izravnije testiranje termoregulacijskog ponašanja potrebno je usporediti izmjerene tjelesne temperature s operativnim temperaturama dostupnima jedinkama u okolišu i s preferiranim temperaturnim rasponom vrste (Hertz i sur. 1993). Operativne temperature omogućuju procjenu da li jedinke koriste pasivnu ili aktivnu termoregulaciju (Bakken 1992, Dzialowski 2005). Mehanistički pristupi ekologiji

ektoterma naglašavaju da se termalna biologija najbolje razumije povezivanjem okolišnih uvjeta, fiziologije i ponašanja, a ne samo opisivanjem klimatskih varijabli (Brown i Shine 2002, Udyawer i sur. 2015).

2.2.4 Prehrana

Prehrana je jedna od ključnih komponenti ekologije zmija jer povezuje morfologiju, ponašanje, stanište, aktivnost i energetske biologiju (Lillywhite 2014, Pough i sur. 2016). Kao predatori koji gutaju plijen u cijelosti, zmije su ograničene veličinom glave, širinom čeljusti, veličinom tijela i sposobnošću savladavanja plijena (Duvall i sur. 1993, Moon i sur. 2019). Zbog toga se prehrana može razlikovati među dobnim skupinama, spolovima i populacijama, osobito ako se jedinke razlikuju u veličini tijela, dimenzijama glave ili korištenju staništa (Duvall i sur. 1993, Luiselli 2006, Shine 1991).

Zmije se mogu hraniti širokim rasponom plijena, uključujući beskralješnjake, ribe, vodozemce, gmazove, ptice i sisavce. Neke vrste pokazuju relativnu specijalizaciju, dok druge koriste oportunistički širok raspon dostupnog plijena (Luiselli 2006). Prehrana može varirati ontogenetski, primjerice kada mlade jedinke zbog manje veličine konzumiraju manje ili drugačije tipove plijena od odraslih (Shine 1991). Također se može razlikovati među spolovima ako spolovi koriste različita staništa, razlikuju se u veličini glave ili imaju različite energetske potrebe (Duvall i sur. 1993, Forsman i Lindell 1993, Shine 1991). U mnogim slučajevima veće zmije mogu konzumirati veći plijen, jer je maksimalna veličina plijena ograničena mogućnošću gutanja (Duvall i sur. 1993, Manjarrez i sur. 2017, Moon i sur. 2019).

Prehrana zmija često pokazuje izraženu međupopulacijsku varijabilnost, pri čemu se sastav plijena može znatno razlikovati među populacijama iste vrste. Takve razlike mogu odražavati lokalnu dostupnost potencijalnih žrtava, strukturu staništa, sezonske promjene, razlike u aktivnosti plijena i oportunističko hranjenje, što naglašava važnost lokalnog ekološkog konteksta i dostupnosti resursa (Luiselli 2006).

Kod zmija koje plijen love iz zasjede prehrana je povezana i s prostornom ekologijom. Dostupnost plijena može utjecati na izbor položaja za zasjedu, korištenje mikrostaništa i obrasce kretanja. Stoga prehranu nije moguće odvojiti od stanišne ekologije i aktivnosti.

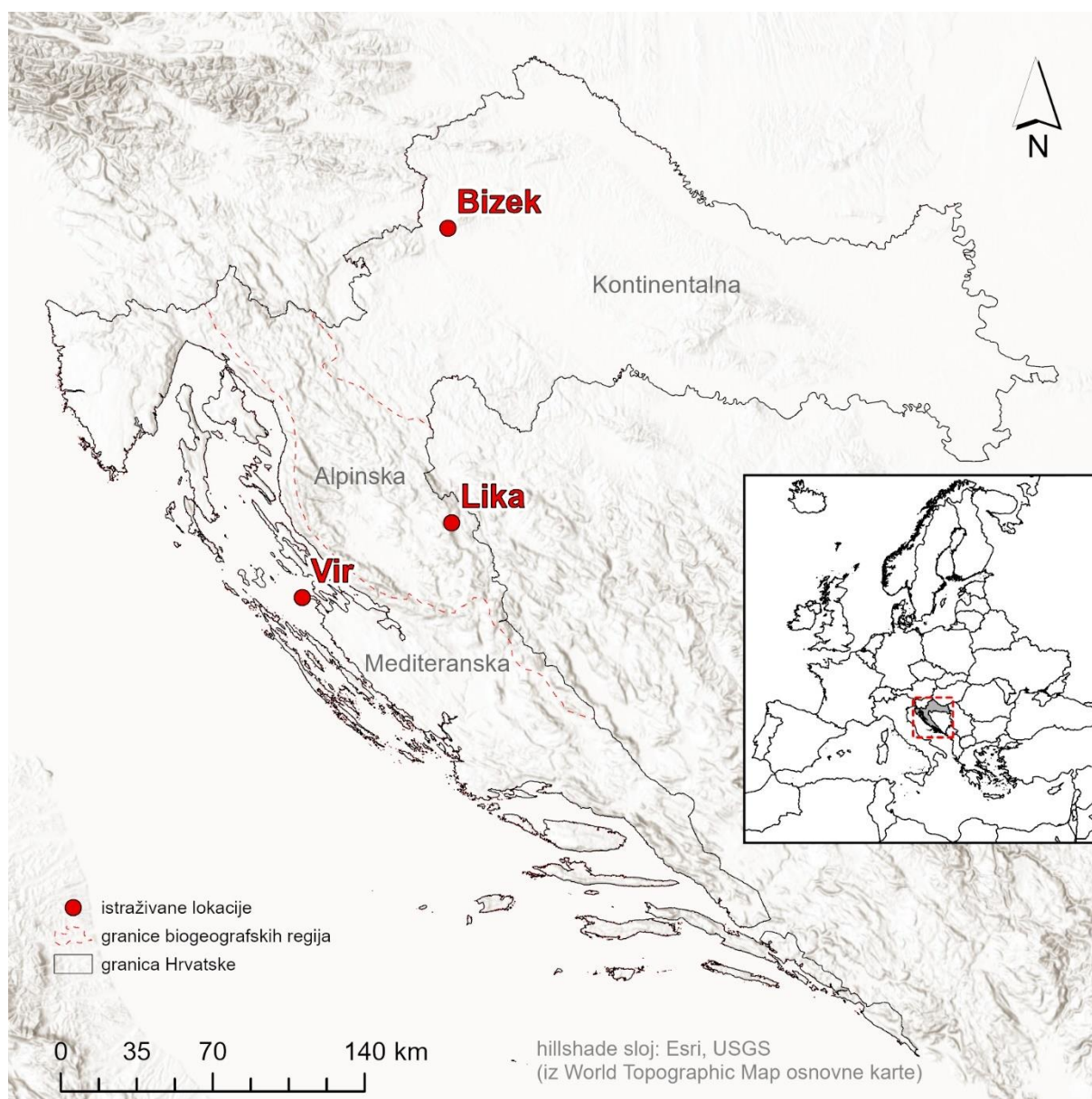
Lokalna razlika u prehrani može značiti da populacije koriste različite resurse, ali može odražavati i razlike u dostupnosti plijena, sezonskom uzorkovanju ili metodološkoj osjetljivosti. Zbog toga se terenski podaci o prehrani, osobito oni temeljeni na izmetu, palpaciji ili rijetkim slučajevima povraćanja, trebaju tumačiti s oprezom (Cruz 2013, Durso i sur. 2022, Luiselli 2006).

Analiza prehrane u populacijskom kontekstu posebno je važna kod rubnih, otočnih ili ekološki specifičnih populacija. Takve populacije mogu biti izložene drukčijim zajednicama plijena, sezonski promjenljivoj dostupnosti resursa ili smanjenoj dostupnosti dominantnog plijena. U takvim okolnostima prehrana može postati šira i oportunističnija, ili se može pomaknuti prema alternativnim tipovima plijena (Luiselli 2006). Takvi obrasci mogu imati šire posljedice za morfologiju, kondiciju, aktivnost i korištenje staništa, jer prehrana izravno utječe na energetske unos i može oblikovati selekcijske pritiske na veličinu tijela, glavu i ponašanje (Duvall i sur. 1993, Shine 1991).

3 Materijali i metode

3.1 Lokacije i populacije istraživanja

Lokacije provedbe istraživanja odabrane su duž područja na kojem je prisutan sjeverozapadni kladij (Ursenbacher i sur. 2008). Smještaj lokacija prikazan je na **Slici 4**.



Slika 4. Položaj tri lokacije na kojima je provedeno istraživanje unutar Republike Hrvatske. Karta napravljena u programu ArcGIS Pro 3.6.2 (Esri Inc. 2026).

3.1.1 Kamenolom Bizek

Bizečki kamenolom (X: 15.858436°, Y: 45.838997°, koordinate su u EPSG:4326) nalazi se u kontinentalnoj biogeografskoj regiji (EEA 2017), na južnim obroncima zapadne Medvednice, iznad istoimenog dijela Grada Zagreba (Medvednica.info 2025, Perić 2016). Proteže se većinski u pravcu sjever-jug, na rasponu nadmorskih visina između otprilike 250 i 370 m. U prošlosti u njemu se vadio kamen za gradnju te proizvodnju cementa u danas zatvorenoj cementari u Podsusedu. Vojska je u njemu održavala vježbe gađanja početkom 90-ih godina (Kahlina 2014). Danas više nije gospodarski aktivan, no još tijekom 2010-ih povremeno se vadilo kamen za potrebe restauracije zagrebačke katedrale (Maričić i sur. 2023, PP Medvednica 2014), a ponekad se u njemu održavaju vježbe interventnih službi (DUZS 2014, VPHR 2025).

U kamenolomu dominiraju stijene miocenske starosti (badenski sedimenti) — bioakumulirani, dijelom brečasti ili konglomeratični vapnenci, a ima i pjeskovitih vapnenaca i lapora (Perić 2016). Područje je izrazito toplo (Zadravec 2014). Okruženo je miješanom bjelogoričnom šumom bukve (*Fagus sylvatica*), hrasta (*Quercus* sp.) i graba (*Carpinus betulus*). Na toplijim dijelovima rastu i hrast medunac (*Quercus pubescens*), jasen (*Fraxinus* sp.), svibovina (*Cornus sanguinea*), jasika (*Populus tremula*) i klen (*Acer campestre*) (Zadravec 2014). Na vlažnijim dijelovima ima i vrba (*Salix* sp.). Sukcesija je izražena u većem dijelu kamenoloma (**Slika 5**).

Istraživanja faune vodozemaca i gmazova kamenoloma Bizek, a posebice populacije poskoka, provode se više-manje neprekidno od 2008. godine (Zadravec 2014, Zadravec i sur. 2015b), a istraživanja se provode i dan-danas, na poligonu površine 23,06 ha. Na nekim dijelovima poligona još uvijek ima hrpa glomaznog i građevinskog otpada.

3.1.2 Malo Kamensko (Lika)

Ova lokacija (X: 15.894599°, Y: 44.619048°) nalazi se u sklopu pašnjaka Veliko i Malo Kamensko u alpinskoj biogeografskoj regiji (EEA 2017), kao dio planine Lička Plješevica, na rasponu nadmorskih visina između 980 i 1050 m nadmorske visine (**Slika 5**). Na dijelu travnjaka provodi se ispaša stoke (krava), a dio se povremeno strojno kosi (osobno opažanje, 2017. – 2021.). Oko pašnjaka nalazi se šuma bukve (*F. sylvatica*). Istraživanja su

se provodila na poligonu površine 29,05 ha. Unutar poligona nalazi se više manjih vrtača te većih ili manjih grupacija stijena koje su mjestimice obrasle grmljem. Na ovoj lokaciji nije prisutan građevinski i drugi otpad.

3.1.3 Otok Vir

Otok Vir je smješten u sjevernom dalmatinskom primorju i od 1976. godine povezan mostom s kopnom, zbog čega se još smatra i pseudo-otokom (Faričić i Mirošević 2014). Spada u sjevernodalmatinsku grupu otoka i nalazi se u mediteranskoj biogeografskoj regiji (EEA 2017). Klima je mediteranska, odnosno umjereno topla i vlažna, sa sušnim periodom tijekom najtoplijeg dijela godine (Lozić i Radoš 2016). Na otoku dominiraju travnjaci u sukcesiji i gustiši (Bardi i sur. 2016), a prisutne su i šume hrasta crnike (*Quercus ilex*) i bora (*Pinus* sp.). Istraživanje je provedeno na poligonu površine 30,72 ha, između otprilike 1 i 40 m nadmorske visine, na jugozapadnoj strani otoka (Samotvorac; X: 15.034497°, Y: 44.301197°). Na poligonu dominira makija s kamenjem, suhozidima, s manjim udjelom šume i otvorenijih područja (**Slika 5**). Na području je također prisutno i nekoliko ruševina te hrpe građevinskog otpada.



Slika 5. Fotografije istraživanih lokacija. **Lijevo:** Bizek; **Sredina:** Lika; **Desno:** Vir. Sve fotografije: Mladen Zadravec.

3.2 Terenski rad i obrada jedinki

3.2.1 Pretraživanje terena i hvatanje zmijsa

Zmije smo tražili nasumičnim vizualnim pretraživanjem terena tijekom svibnja, lipnja, rujna i listopada, između 07:30 i 20:00 h (UTC+2 vremenska zona), uz nekoliko pokušaja

utvrđivanja aktivnosti ranije od 07:30 te potvrde noćne aktivnosti, koja su trajala do 23:00 h. Poskoke smo hvatali rukama, uz uporabu THT1 TER25010 zaštitnih rukavica za zavarivanje (Delta Plus, Francuska). Uhvaćene zmiје stavljali smo pojedinačno u platnene vreće, koje sam zatim spremio u svoj terenski ruksak. Svaka vreća imala je svoju jedinstvenu oznaku. Za svako mjesto nalaza zmiје zabilježili bismo koordinate i nadmorsku visinu pomoću ručnog GPS uređaja Garmin eTrex 30x (Garmin, Sjedinjene Američke Države) te bi se na vegetaciju zavezalo platnenu trakicu narančaste boje. Na svakoj trakici pisala je oznaka platnene vreće u kojoj je bila zmiја uhvaćena na tom mjestu. Time se osiguralo da se svaku jedinku pusti na isto mjesto hvatanja.

Za vrijeme visokih temperatura zraka, prekinulo bi se pretraživanje terena između 12:00 i 16:00. Naime, tijekom ranijeg istraživanja (Zadravec 2014, Zadravec i sur. 2015a) te neobjavljenih osobnih iskustava (2015. – 2024.) uočeno je da za vrijeme najtoplijeg dijela dana, posebice pri izrazito jakoj solarnoj radijaciji, nije moguće pronaći nijednu jedinku. Stoga se taj vremenski period iskoristio za bilježenje drugih podataka, prvenstveno mjerenje ranije uhvaćenih jedinki. No, u slučaju da su meteorološke prilike bile pogodne (temperatura zraka između 12–30 °C, nije bilo sparno, brzina vjetra ispod 6 m/s, prisutnost naoblake, izostanak jake kiše), nastavilo bi se pretraživanje terena i hvatanje poskoka.

3.2.2 Bilježenje podataka i mjerenja

Sve podatke prikupljene na terenu bilježili smo u pripremljene obrasce, a po završetku terenskih aktivnosti sve podatke bismo pretipkali u pripremljenu Microsoft Excel tablicu. Za parametre koji su istovjetni ranijim istraživanjima poskoka u Bizeku: mjere tijela i glave, meristika, koordinate i nadmorska visina mjesta nalaza, kategorija ponašanja zmiје, mjerenje temperatura, vlage i tlaka zraka, brzina i smjer vjetra, određivanje mikrostaništa (**Prilog 1**), određivanje spola, palpacija želuca, uzimanje uzoraka izmeta, graviditeta ženki, presvlačenja kože, te označavanje jedinki, metodologija prati Jelić i sur. (2009), Tomović (2006), Vilaj (2012), Zadravec (2014) te Zadravec i sur. (2015a). Parametar makrostanište bilježen je sukladno Zadravec i sur. (2026). Detaljni opisi navedeni su u nastavku teksta i narednim potpoglavljima. Uhvaćenoj zmiји odmah bih izmjerio kloakalnu

temperaturu (TC) sondom digitalnog termometra 52226 Dual Temp Infrared Probe (Mastercool, Sjedinjene Američke Države), prije stavljanja zmije u platnenu vreću. Zatim bismo prikupili ostale okolišne i druge parametre vezane uz mjesto i vrijeme nalaza (Tablica 1).

Tablica 1. Parametri vezani uz mjesto i vrijeme hvatanja poskoka (*Vipera ammodytes*).
n/a – nije primjenjivo.

Parametar	Mjerna jedinica	Način izmjere/bilježenja	Opis
Kloakalna temperatura (TC)	°C	Mastercool 52226 Dual Temp Infrared Probe	temperatura tijela zmije, mjereno prislanjanjem vrha ubodne sonde termometra tik na ulazu otvora kloake
Temperatura supstrata (TS)	°C	Mastercool 52226 Dual Temp Infrared Probe	temperatura podloge na kojoj je pronađena zmija, mjereno prislanjanjem vrha ubodne sonde termometra
Temperatura zraka na 5 cm (TA5)	°C	Kestrel 4500 NV džepni mjerač meteoroloških prilika	temperatura zraka na visini od 5 cm iznad mjesta gdje je pronađena zmija, mjereno postavljanjem Kestrel mjerača na odgovarajuću poziciju na način da kućište samog uređaja zaklanja temperaturnu sondu od vjetra i izravnog sunčevog zračenja
Temperatura zraka na 60 cm (TA60)	°C	Mastercool 52226 Dual Temp Infrared Probe	temperatura zraka na visini od 60 cm iznad mjesta gdje je pronađena zmija, mjereno držanjem vrha ubodne sonde termometra na odgovarajućoj poziciji u zraku, ali zaklonjeno od vjetra i izravnog sunčevog zračenja
Vrijeme nalaza	hh : mm	očitano na pametnom telefonu ili ručnom satu	vrijeme nalaza svake zmije, bilježeno na preciznost od jedne minute
Relativna vlažnost zraka	%	Kestrel 4500 NV džepni mjerač meteoroloških prilika	relativna vlažnost zraka na visini od 5 cm iznad mjesta gdje je pronađena zmija, mjereno postavljanjem Kestrel mjerača na odgovarajuću poziciju na način da kućište samog uređaja zaklanja sondu od vjetra i izravnog sunčevog zračenja
Tlak zraka	hPa	Kestrel 4500 NV džepni mjerač meteoroloških prilika	tlak zraka na visini od 5 cm iznad mjesta gdje je pronađena zmija, mjereno postavljanjem Kestrel mjerača na odgovarajuću poziciju na način da kućište samog uređaja zaklanja sondu od vjetra i izravnog sunčevog zračenja
Naoblaka	%	vizualna procjena	postotak neba prekrivenog naoblakom, vidljivo s pozicije gdje je bila zmija; procijenjeno i zaokruženo na najbližih deset posto
Brzina vjetra	m/s	Kestrel 4500 NV džepni mjerač meteoroloških prilika	brzina vjetra izmjerena na 80 cm iznad mjesta gdje je pojedina zmija nađena
Ekspozicija	n/a	izravno opažanje na terenu te kompas i/ili karta	glavna ili sporedna strana svijeta iz kojeg je mjesto nalaza zmije osunčano: sjever (S), sjeveroistok (SI), istok (I), jugoistok (JI), jug (J), jugozapad (JZ), zapad (Z), sjeverozapad (SZ).
Makrostanište	%	izravno opažanje na terenu te naknadna GIS analiza	kategorička varijabla određena unutar kruga (r = 50 m) koji je centriran na poziciju gdje je svaka zmija nađena, može biti jedan od tri stanja: travnjak (> 50 % površine kruga sastoji se od niske zeljaste vegetacije), grmlje (> 50 % površine kruga sastoji se od drvenaste vegetacije visine manje od 2 m i/ili visoke ne-drvenaste vegetacije, npr. područje gusto prekriveno visokim papratnjačama) ili šuma (> 50 % površine kruga prekriveno drvenastom vegetacijom visine preko 2 m); krugovi su ucrtani u Esri ArcGIS Pro v.3.3.0, a vrijednosti varijable dodijeljene su na temelju izravnog promatranja na terenu, u

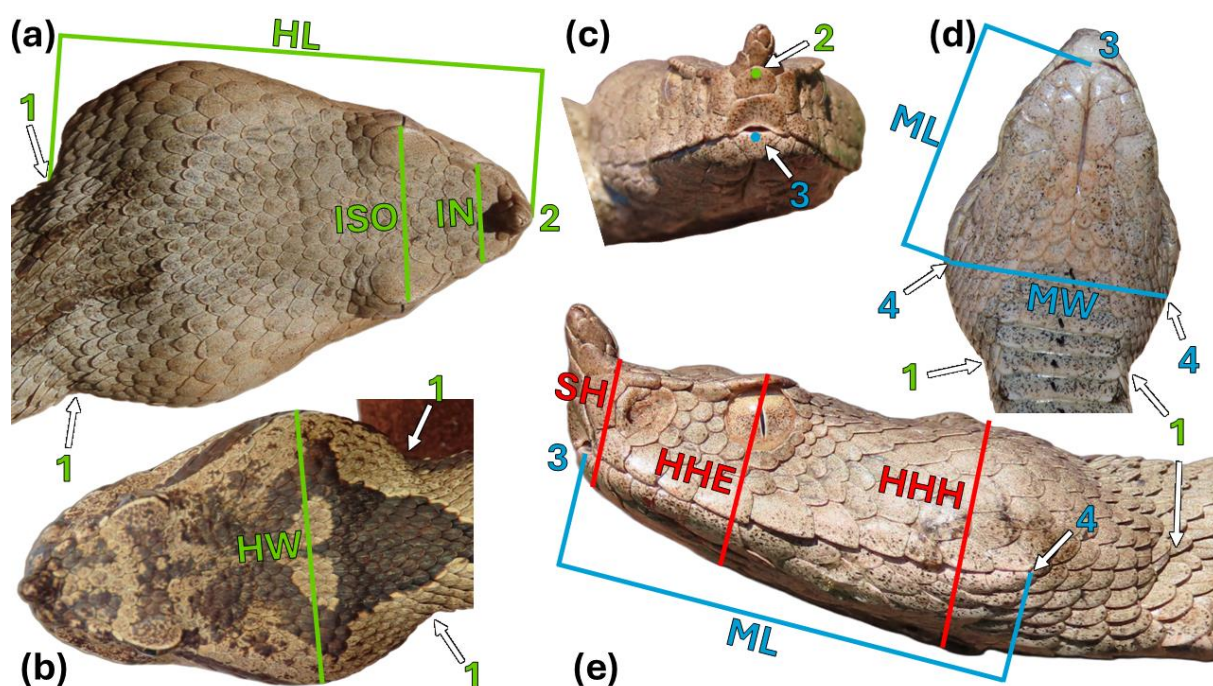
Parametar	Mjerna jedinica	Način izmjere/bilježenja	Opis
			kombinaciji s pregledom digitalnih ortofoto snimaka za odgovarajuće godine (DGU 2018, 2020, 2022).
Mikrostanište	n/a	izravno opažanje na terenu	kategorička varijabla određena unutar kvadrata (1 × 1 m) koji je centriran oko mjesta gdje je svaka zmija nađena; za sve moguće vrijednosti vidjeti rezultate
Spol	n/a	izravno opažanje na terenu	kategorička varijabla dodijeljena svakoj jedinci, a koja označava spol
Ponašanje	n/a	izravno opažanje na terenu	kategorička varijabla dodijeljena svakoj jedinci, a koja označava kako se jedinka ponašala u trenutku kad je uočena. Sunčanje – zmija je nađena sklopčana na osunčanom mjestu, kretanje – zmija se kretala u trenutku kad je opažena, sakrivanje – zmija je pronađena sakrivena ispod npr. kamena ili komada građevinskog otpada, mirovanje – zmija je pronađena kako miruje izvan skloništa, te ostalo
Hrana u želucu	n/a	izravno opažanje na terenu	kategorička varijabla koja označava je li nježnom palpacijom napipana hrana u želucu ili ne
Stanje pred presvlačenje (eng. <i>opaque, pre-ecdysis</i>)	n/a	izravno opažanje na terenu	kategorička varijabla koja označava je li jedinka bila u procesu pripreme za presvlačenje kože ili ne
Ponovni ulov	n/a	izravno opažanje na terenu, pregled evidencije ranije uhvaćenih jedinki	kategorička varijabla koja označava je li uhvaćena jedinka poznata od prije ili ne

Nakon ulova, svaku pojedinačnu zmiju sam detaljno pregledao, premjerio, fotografirao i označio. Prikupljeni su podaci za 15 morfometrijskih značajki i deset merističkih (**Tablica 2, Slike 6 – 9**). Morfometrijske značajke mjerene su krojačkim metrom na preciznost od 1 mm te digitalnom pomičnom mjerkom model Z2083, nepoznatog proizvođača, na preciznost od 0,01 mm. Zmije smo vagali digitalnom elektroničkom vagom 6850 (Momert Zrt., Mađarska) razlučivosti 1 g, a označavao sam ih rezanjem stražnjih rubova trbušnih ljusaka, radi pouzdanog i brzog razlikovanja pojedinih jedinki (Fitch 1988, Jelić i sur. 2009, Spellerberg 1977, Zadravec 2014). Kao dodatna sigurnost za uspješno prepoznavanje jedinki sagledavao sam brojane merističke značajke te karakteristične fotografije svake jedinke: glava odozgo, glava odozdo, lijevi profil, desni profil, glava sprijeda, cik-cak šara odozgora, donja strana repa i fotografija oznake na trbušnim ljuskama, snimljene digitalnim fotoaparatom. U rijetkim slučajevima kada bi jedinka imala karakterističan vizualni element koji bi olakšao prepoznavanje, a da nije vidljiv na ranije spomenutim karakterističnim fotografijama, onda bih fotografirao i tu odliku. Dodatno, fotografije cik-cak šare su korištene i za pripadajuće analize (vidi 3.3.3 Ledna cik-cak šara). Gotovo sve fotografije snimljene su pomoću fotoaparata PowerShot SX70 HS (Canon, Japan), a tek manji dio kamerama na Galaxy A22 5G pametnom telefonu (Samsung, Južna Koreja).

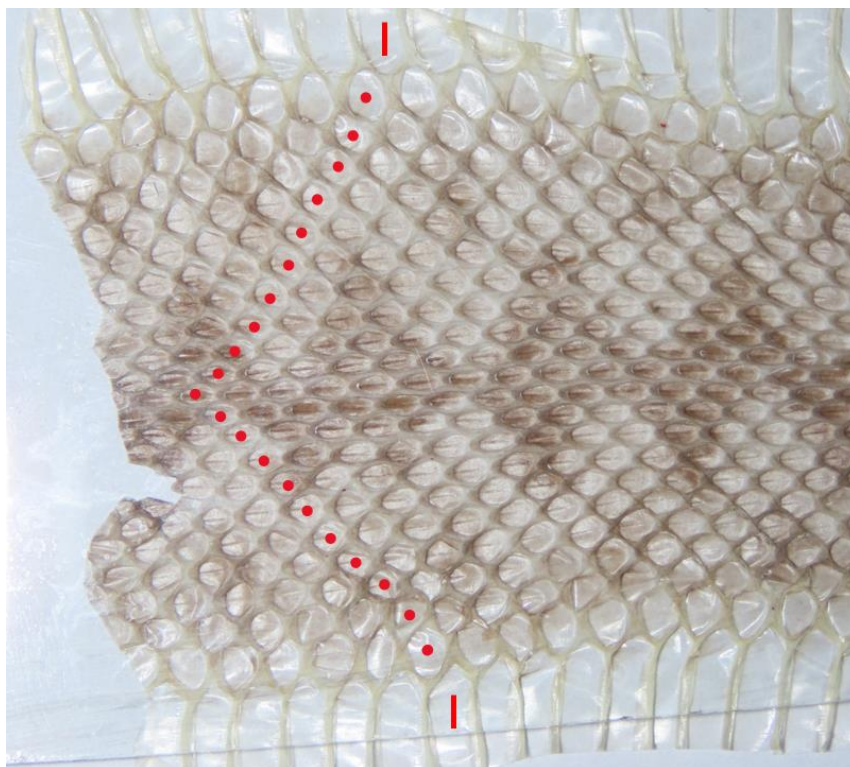
Tablica 2. Popis i objašnjenja morfometrijskih i merističkih varijabli sagledanih u ovom istraživanju, po uzoru na Zadravec (2014) te Zadravec i sur. (2015a).

	Kratica	Parametar	Opis
Mjere tijela	LTOT	ukupna duljina tijela	Mjereno krojačkim metrom, od vrha njuške (ne uključuje roščić) do vrha repa, pomoću fleksibilnog krojačkog metra na preciznost od 1 mm.
	SVL	duljina tijela od njuške do kloake	Mjereno krojačkim metrom, od vrha njuške (ne uključuje roščić) do sredine analne ljske, pomoću fleksibilnog krojačkog metra na preciznost od 1 mm.
	TL	duljina repa	Mjereno krojačkim metrom, od sredine analne ljske do kraja vršne repne ljske, pomoću fleksibilnog krojačkog metra na preciznost od 1 mm.
	TW	širina repa	Mjereno digitalnom pomičnom mjerkom duž horizontalne osi na bazalnom dijelu repa.
	BW	širina tijela	Mjereno digitalnom pomičnom mjerkom duž horizontalne osi na najširem dijelu tijela, koje se nalazi na pola puta između kraja glave i kloake, na preciznost od 0,01 mm.
	BH	visina tijela	Mjereno digitalnom pomičnom mjerkom duž vertikalne osi na najvišem dijelu tijela, koje se nalazi na pola puta između kraja glave i kloake, na preciznost od 0,01 mm.
Mjere glave	HL	duljina glave	Mjereno digitalnom pomičnom mjerkom od stražnjeg dijela glave do sredine prednjeg gornjeg dijela njuške, na preciznost od 0,01 mm.
	HW	širina glave	Mjereno digitalnom pomičnom mjerkom na najširem dijelu glave, duž horizontalne osi, na preciznost od 0,01 mm.
	HHH	najviša visina glave	Mjereno digitalnom pomičnom mjerkom na najvišem dijelu glave, duž vertikalne osi, na preciznost od 0,01 mm.
	HHE	visina glave kod očiju	Mjereno digitalnom pomičnom mjerkom na dijelu glave kod očiju, duž vertikalne osi, na preciznost od 0,01 mm.
	ML	duljina usta	Mjereno digitalnom pomičnom mjerkom od kuta usta (točka između zadnje nadusne i podusne ljske) do sredine bradne (mentum) ljske, na preciznost od 0,01 mm.
	MW	širina usta	Mjereno digitalnom pomičnom mjerkom duž poprečne osi od kuta usta na lijevom profilu do kuta usta na desnom profilu, na preciznost od 0,01 mm.
	SH	visina glave kod njuške	Mjereno digitalnom pomičnom mjerkom duž vertikalne osi sprijeda na glavi, od bradne ljske do najviše točke na glavi neposredno iza baze roščića, na preciznost od 0,01 mm.
	IN	razmak među nosnicama	Mjereno digitalnom pomičnom mjerkom duž horizontalne osi od jedne nosnice do druge, na preciznost od 0,01 mm.
	ISO	razmak među nadočnim ljskama	Mjereno digitalnom pomičnom mjerkom duž horizontalne osi od bočno najizbočenijeg dijela lijeve nadočne ljske do bočno najizbočenijeg dijela desne nadočne ljske, na preciznosti od 0,01 mm.
Masa tijela		masa	Masa zmi je vagana elektroničkom vagom Momert 6850, razlučivosti 1 g.
Ljuske tijela	D	broj leđnih (dorsalia) ljsaka	Broj poprečnih redova leđnih ljsaka, brojane u obliku slova "V", brojane na sredini tijela, koja je određena na način da se podijelilo ukupan broj trbušnih ljsaka s 2. U slučajevima kada bi ukupan broj trbušnih ljsaka bio neparan, pa bi dijeljenje rezultiralo rezultatom na 0,5, zaokružilo bi se na najbližu nižu cjelobrojnu vrijednost te bi se brojanje provelo na tom dijelu tijela. Poluljuske, one koje su vidno bile manje od susjednih leđnih ljsaka, nisu ubrojane u broj leđnih ljsaka, no zapisano je ako ih je bilo, jer ovaj podatak može biti od koristi za prepoznavanje ponovno uhvaćenih jedinki. U slučajevima kada je izbrojano više od 21 redova leđnih ljsaka, a nisu odmah uočene poluljuske, brojanje bi se ponovilo još barem dva puta, na poziciji 1 – 5 leđnih ljsaka anteriorno ili posteriorno od prvotnog mjesta brojanja, radi potvrde da nije riječ o grešci u brojanju.

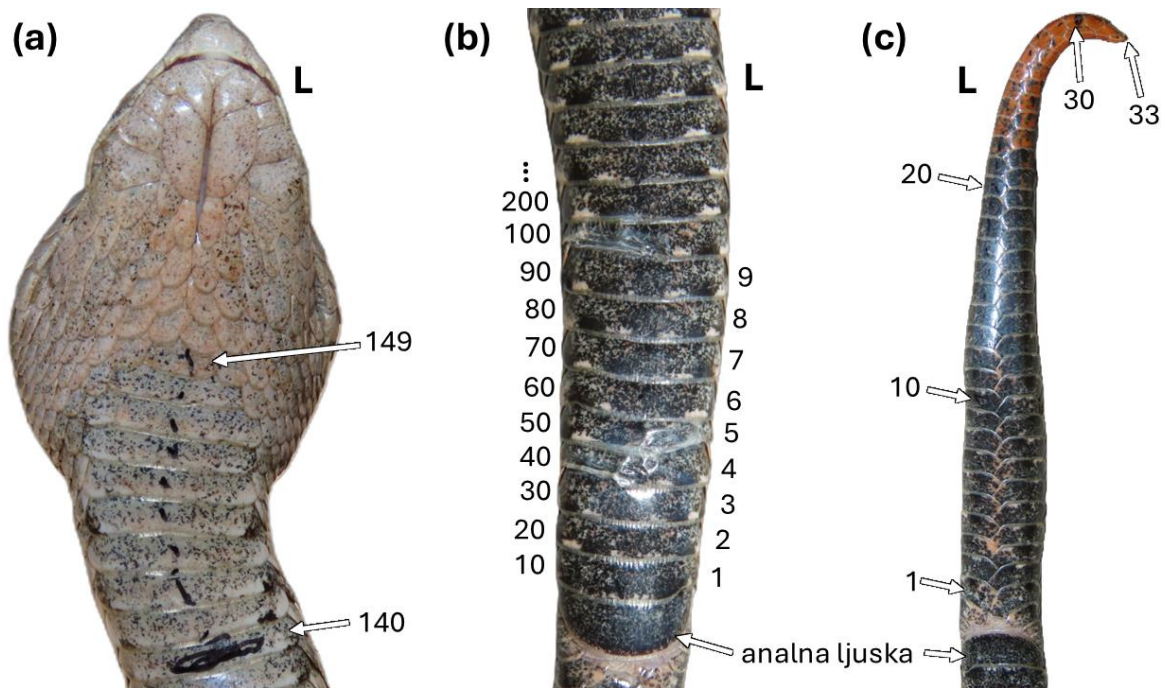
Kratica		Parametar	Opis
	V	broj trbušnih (ventralia) ljsaka	Broj trbušnih ljsaka brojan od otvora kloake prema glavi. Prvom trbušnom ljuskom smatrala se prva ljuska anteriorno od analne ljuske, a kao zadnja smatrala se ona čija je širina (od lijeve do desne strane tijela) 2× veća od njene duljine (od prednjeg do stražnjeg ruba ljuske). Poluljuske, one koje se nisu protezale cijelom širinom trbušne strane, nisu ubrojene u ukupan broj trbušnih ljsaka, no njihov položaj i broj zapisani su, jer predstavljaju dodatnu značajku po kojoj se mogu lakše prepoznati ponovno uhvaćene jedinke. Ožiljak na trbušnoj strani, koji predstavlja mjesto gdje je nerođena jedinka bila spojena sa žumanjčanom vrećom, nije smatran potpunom podjelom trbušnih ljsaka, već su one brojane normalno.
	SC	broj podrepnih (subcaudalia) ljsaka	Broj podrepnih ljsaka, brojane isključivo s lijeve strane zmijinog tijela. Kao prvom podrepnom ljuskom smatrala se ona koja je najbliža otvoru kloake, a da dodiruje svoj "par" s desne strane zmijinog tijela. Posljednjom podrepnom ljuskom smatrala se vršna ljuska na vrhu repa, koja jedina nema svoj par. Poluljuske, one koje ne dodiruju svoj par s druge strane tijela, a nalaze se između prve i posljednje podrepne, nisu ubrojane u broj podrepnih ljsaka, no njihov položaj i broj zapisani su, jer predstavljaju dodatnu značajku po kojoj se mogu lakše prepoznati ponovno uhvaćene jedinke.
Ljuske glave	CL	broj okoočnih (circumocularia) ljsaka na lijevoj strani glave	Broj ljsaka koji se nalazi oko oka i dodiruje očnu ljusku. Nadočna ljuska (supraocularia) nije ubrojena. Poluljuskama su smatrane one ljuske koje se nalaze između okoočnih, ali ne dolaze do očne ljuske.
	CR	broj okoočnih (circumocularia) ljsaka na desnoj strani glave	Broj ljsaka koji se nalazi oko oka i dodiruje očnu ljusku. Nadočna ljuska (supraocularia) nije ubrojena. Poluljuskama su smatrane one ljuske koje se nalaze između okoočnih, ali ne dolaze do očne ljuske.
	SLL	broj nadusnih (supralabialia) ljsaka na lijevoj strani glave	Broj ljsaka koje se nalaze iznad usnog otvora, između rostralne (rostrale) ljuske i kuta ustiju. Puna ljuska jednim svojim dijelom dotiče usta. Poluljuskama su smatrane one koje se nalaze između nadusnih, ali ne dotiču usta.
	SLR	broj nadusnih (supralabialia) ljsaka na desnoj strani glave	Broj ljsaka koje se nalaze iznad usnog otvora, između rostralne (rostral) ljuske i kuta ustiju. Puna ljuska jednim svojim dijelom dotiče usta. Poluljuskama su smatrane one koje se nalaze između nadusnih, ali ne dotiču usta.
	ILL	broj podusnih (infralabialia) ljsaka na lijevoj strani glave	Broj ljsaka koje se nalaze ispod usnog otvora, između bradne (mentalia) ljuske i kuta usana. Puna ljuska jednim svojim dijelom dotiče usta. Poluljuskama su smatrane one koje se nalaze između podusnih, ali ne dotiču usta.
	ILR	broj podusnih (infralabialia) ljsaka na desnoj strani glave	Broj ljsaka koje se nalaze ispod usnog otvora, između bradne (mentalia) ljuske i kuta usana. Puna ljuska jednim svojim dijelom dotiče usta. Poluljuskama su smatrane one koje se nalaze između podusnih, ali ne dotiču usta.
	Suprarostria	broj ljsaka iznad rostralne ljuske	Broj ljsaka koje se nalaze iznad gornjeg ruba rostralne (rostralia), ali ju dotiču barem jednim svojim dijelom.



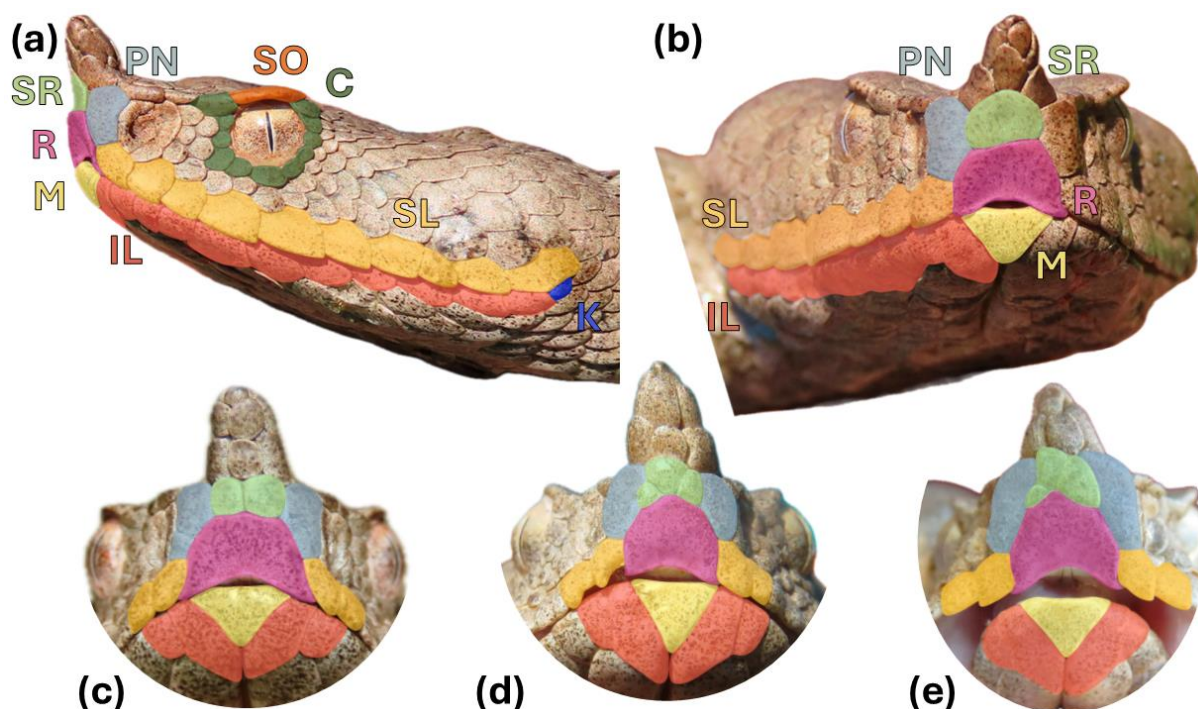
Slika 6. Prikaz mjerenja morfometrijskih varijabli glave poskoka (*Vipera ammodytes*), u (a) i (b) dorzalnom, (c) frontalnom, (d) ventralnom i (e) lateralnom pogledu. Kratice mjera odgovaraju kraticama navedenima u **Tablici 2**. Brojevi i točkice označavaju anatomske referentne točke prikazane iz više perspektiva, a služe za preciznije određivanje početnih i završnih točaka pojedinih mjera: 1 – spoj stražnjeg dijela glave i početka trupa, 2 i zelena točkica – referentna točka na prednjoj strani glave za mjeru HL, 3 i plava točka – referentna točka na prednjoj strani glave za mjeru ML, 4 – kut usta gdje se spajaju gornja i donja usna, za mjere ML i MW.



Slika 7. Preparat svlaka sredine tijela poskoka u rastvorenom položaju, s naznačenom metodom brojanja leđnih ljusaka u obliku slova „V“ (crvene točkice). Brojanje je započeto i završeno kod iste trbušne ljuske (crvene crte). Svlak je uzdužno razrezan duž sredine trbušnih ljusaka, postavljen na bijeli papir, rastegnut i položen između dviju staklenih ploča za potrebe izrade shematskog prikaza. Shematski prikaz: Mladen Zadravec.



Slika 8. (a) Primjer završetka brojanja trbušnih ljusaka (V) pomoću uljnog markera. Zadnjom trbušnom ljuskom smatrana je posljednja ona koja je barem dvostruko šira nego duga. **(b)** Prikaz sheme označavanja jedinki rezanjem trbušnih ljusaka. Uz svaku stranu trbušne ljuske označen je broj kojeg ta ljuska predstavlja. Označene su četvrta, peta i deseta (V), za broj 145. **(c)** primjer brojanja podrepnih ljusaka (SC). L – oznaka lijeve strane zmijjinog tijela. Shematski prikaz: Mladen Zadravec.



Slika 9. Shematski prikaz karakterističnih ljusaka na glavi: **(a)** lijevi profil, **(b)** sprijeda, **(c)** primjer varijacije s dvije suprarostralne ljuske, **(d)** i **(e)** primjer varijacije s tri suprarostralne ljuske. Oznake ljusaka: C – okoočne (circumocularia), SO – nadočna (supraocularia), PN – prednjenosna (praenasale), SR – suprarostralna (suprarostralia), R – rostralna (rostrale), M – bradna (mentale), SL – nadusne (supralabialia), IL – podusne (infralabialia), K – ljuska u kutu usta, nije ubrojana ni u SL, ni u IL. Shematsko označavanje ljusaka izradila je Barbara Horvatić.

Dio tijela poskoka kroz koji se proteže želudac palpiran je na način da sam nježno pritisnuo palac u trbušnu stranu i povukao prst prema stražnjem dijelu tijela. Jačina pritiska bila je dovoljna da se može osjetiti prisutnost progutane hrane (Cruz 2013, Fitch 1988). Nisam poticao povraćanje progutanog plijena, kako ne bih izložio jedinku dodatnom stresu, stoga u većini slučajeva nije bilo moguće odrediti što je poskok nedavno pojeo. Iznimno, u situaciji kada bi jedinka ipak povratila, povraćeni sadržaj pospremio bih u plastičnu bočicu prikladne veličine, u 70 %-tni etanol, radi naknadne determinacije do najpreciznije moguće razine. Za dobivanje dodatnog uvida u prehranu poskoka, prikupljao sam uzorke izmeta kojeg bi poskoci sami izbacili van. Ako zmijske ne bi samovoljno izbacile van izmet, pokušao bih ih potaknuti nježnom palpacijom na način da bih nježno pritisnuo palac na

trbušnoj strani neposredno ispred kloake pa potegnuo prema kloaki (Carbajal-Márquez i sur. 2020, Fitch 1988, Plummer 1991). U slučaju da jedinka nije imala izmeta spremnog za izbacivanje, ne bi se provodila palpacija. Izbačeni izmet sakupio bih i pohranio u plastičnu posudicu prikladne veličine i zalio 70 %-tnim etanolom, također radi naknadne determinacije do najpreciznije moguće razine.

U slučaju ponovnog hvatanja već poznate jedinke, prikupili smo temperaturu tijela te parametre vezane uz mjesto i vrijeme nalaza, a ostale parametre jedino ako je prošlo više od tri dana od prethodnog hvatanja.

Broj jedinki/podataka uključen u pojedine analize razlikuje se, ovisno o dostupnosti i kvaliteti podataka za svaku varijablu. Razlike proizlaze iz kombinacije metodoloških i praktičkih ograničenja pri terenskom radu: npr. neke metode (fotografiranje segmenata cik-cak šare) uvedene su tek 2019. godine; pojedini podaci nisu prikupljeni kada bi dodatno rukovanje jedinkom moglo povećati rizik od ozljede ili prekomjernog stresa, osobito u slučajevima presvlačenja, izrazite nemirnosti ili vrlo male veličine jedinke. U takvim situacijama u obzir je uzet i mogući povećani rizik za istraživača. Dodatno, pojedine su vrijednosti isključene iz analiza ako su prepoznate kao nepravilne (npr. greške u mjerenju, tehnička pogreška mjernog uređaja, nepotpuno zabilježeni podaci). U svim analizama korišteni su isključivo podaci za koja su mjerenja pouzdana.

3.3 Analiza podataka

Analize su organizirane prema glavnim skupinama podataka: morfometrijskim, merističkim, značajkama ledne cik-cak šare te ekološkim i bihevioralnim varijablama. Takva podjela omogućila je zasebnu analizu skupina varijabli koje se razlikuju prema tipu podataka, načinu mjerenja i biološkoj interpretaciji. Morfometrijske značajke analizirane su odvojeno za tijelo i glavu, uz zasebnu analizu skaliranog indeksa mase. Merističke značajke analizirane su kao diskretne brojčane varijable, dok su značajke ledne cik-cak šare obrađene kroz procjenu površine šare primjenom strojnog učenja i kroz analizu standardiziranih segmenata šare. Ekološki i bihevioralni dio analize obuhvatio je odabir mikrostaništa, okolišne uvjete nalaza, dnevnu aktivnost, terensku temperaturu tijela i prehranu. Isti redoslijed korišten je i u prikazu rezultata.

Budući da su istraživane populacije uključivale jedinke različite veličine tijela, a veličina tijela može utjecati na niz morfoloških, merističkih i ekoloških značajki, analize su, gdje je to bilo primjereno, provedene uz kontrolu veličine tijela. Kao mjera veličine tijela korištena je duljina tijela od vrha njuške do kloake (SVL), uključena kao suvarijabla u modelima. Na taj su način međupopulacijske i spolne usporedbe prvenstveno temeljene na vrijednostima korigiranim za veličinu tijela, odnosno na relativnim razlikama među skupinama, a ne samo na apsolutnim izmjerenim vrijednostima. Apsolutne vrijednosti prikazane su u deskriptivnoj statistici i korištene su za opis općih veličinskih obrazaca, dok su zaključci o razlikama među populacijama i spolovima temeljeni na odgovarajućim statističkim modelima.

Sve statističke analize napravljene su u programu RStudio (v. 2023.06.0 Build 421; Posit team 2025) koristeći R verziju 4.4.3 (R Core Team 2024, 2025). Svi grafovi izrađeni su pomoću paketa *ggplot2* (Wickham 2016) i *corrplot* (Wei i Simko 2024). Sve karte napravljene su u programu ArcGIS Pro v. 3.4.2 i 3.6.2 (Esri Inc. 2026).

3.3.1 Morfometrijske značajke i skalirani indeks mase

Deskriptivna statistika (najmanja, najveća, srednja vrijednost te medijan) svih 15 morfometrijskih mjera: ukupna duljina tijela (LTOT), duljina tijela od njuške do kloake (SVL), duljina repa (TL), širina repa (TW), širina tijela (BW), visina tijela (BH), duljina glave (HL), širina glave (HW), najviša visina glave (HHH), visina glave kod očiju (HHE), duljina usta (ML), širina usta (MW), visina glave kod njuške (SH), razmak između nosnica (IN) i razmak između nadočnih ljusaka (ISO) (**Tablica 2**) izračunata je zasebno po lokaciji i spolu za svaku varijablu, bez podataka za ponovno uhvaćene jedinke (**Prilog 2**). Vrijednosti su vizualizirane kutijastim (eng. *box & whiskers*) grafovima (**Prilog 3**) pomoću paketa *ggplot2* (Wickham 2016) u R-u (R Core Team 2024). Dodatno, za varijablu LTOT provedena je deskriptivna statistika s uključenim podacima za ponovno uhvaćene jedinke, po spolu i lokaciji, radi prikaza rasta kroz godine.

Normalnost distribucije svih 15 morfometrijskih mjera provjerena je Shapiro-Wilkovim testom normalnosti koristeći funkciju `shapiro.test()` u R-u (R Core Team 2024) za svih 90 mogućih kombinacija (3 populacije × 2 spola × 15 varijabli). S obzirom da su vrijednosti

svega 38/90 kombinacija normalno distribuirane, primijenjena je Box-Cox transformacija za sve varijable (Box i Cox 1964). Optimalna vrijednost λ određena je korištenjem funkcije `boxcox()` iz paketa *MASS* za R (Box i Cox 1964, Venables i sur. 2002), a transformacija je primijenjena na temelju dobivene vrijednosti λ . U daljnjim analizama morfometrije tijela i glave korištene su samo Box-Cox transformirane varijable.

Detaljnije analize morfometrije napravljene su zasebno za varijable vezane uz veličinu tijela i varijable vezane uz veličinu glave, s obzirom da svaka skupina varijabli ima različit ekološki značaj.

3.3.1.1 Morfometrija tijela

Kao priprema za analizu izrađena je Pearsonova korelacijska matrica svih šest mjera tijela: LTOT, SVL, TL, TW, BW i BH (**Tablica 2**; Pearson 1895, Rodgers i Nicewander 1988). Korelacijska matrica napravljena je pomoću R paketa *corrplot* (Wei i Simko 2024). Za procjenu multikolinearnosti korišten je generalizirani faktor napuhivanja varijance (GVIF), koji je izračunat `vif()` funkcijom iz *car* paketa za R (Fox i Weisberg 2019). Vrijednosti VIF-a potječu iz linearnog modela, stoga su primijenjeni modeli na reprezentativne varijable odgovora (TL, TW, BW, BH). GVIF vrijednosti preračunate su u $GVIF^{1/(2 \cdot Df)}$, kako bi se uzelo u obzir uključivanje prediktora s više razina (Fox i Monette 1992). VIF vrijednosti manje od 5,00 indiciraju da ne postoji multikolinearnost među prediktorima – u tom slučaju prediktore ne treba isključiti iz daljnjih analiza. Budući da LTOT uključuje SVL te sadržajno opisuje istu dimenziju tjelesne veličine, odlučeno je izostaviti LTOT iz daljnjih analiza. Koeficijenti Pearsonove korelacije i GVIF vrijednosti korišteni su za provjeru međusobne povezanosti preostalih varijabli i identifikaciju potencijalne multikolinearnosti. Za analizu razlika u više zavisnih varijabli među populacijama i spolovima korištena je višestruka analiza kovarijance (MANCOVA) s lokacijom, spolom i njihovom interakcijom kao faktorima, te SVL kao suvarijablom. Kao testna statistika korišten je Pillaijev trag (eng. *Pillai's trace*), jer je robustan na kršenje pretpostavki MANCOVA-e, osobito kod nejednakih kovarijanci i nesavršene normalnosti podataka. U slučaju statistički značajnih rezultata korištene su jednofaktorske ANCOVA-e za svaku pojedinu zavisnu varijablu, uz *post hoc* usporedbe po parovima s Tukeyjevom prilagodbom. Za MANCOVA-e je korištena `manova()` funkcija, a za jednofaktorske ANCOVA-e `summary.aov()` funkcija, obje iz *stats* paketa (R Core Team 2024). Izrađen je i reducirani model s isključenim varijablama TL i

TW, uz zadržavanje ostalih uvjeta modela, radi provjere utjecaja potencijalno suvišnih prediktora.

3.3.1.2 Morfometrija glave

Kao priprema izrađena je Pearsonova korelacijska matrica za svih devet mjera glave: HL, HW, HHH, HHE, ML, MW, SH, IN i ISO te SVL (**Tablica 2**) kao suvarijablu (Pearson 1895, Rodgers i Nicewander 1988). Korelacijska matrica napravljena je koristeći istu funkciju i R paket kao i za morfometriju tijela. Za procjenu potencijalne multikolinearnosti korišten je GVIF, a vrijednosti su preračunate u $GVIF^{(1/(2 \cdot Df))}$ na isti način kao i za morfometriju glave. Nijedna varijabla nije bila unaprijed isključena iz modela jer je GVIF svih prediktora bio nizak (vidi **4.1.2 Morfometrija glave**). Za analizu razlika u više zavisnih varijabli među populacijama i spolovima primijenjena je MANCOVA s lokacijom, spolom i njihovom interakcijom kao faktorima. Veličina tijela kontrolirana je uključivanjem SVL-a kao suvarijable u model. U slučaju statistički značajnih rezultata provedene su jednofaktorske ANCOVA-e za svaku pojedinu zavisnu varijablu, uz *post hoc* usporedbe po parovima s Tukeyjevom prilagodbom. Korištene su iste funkcije i R paketi kao i za morfometriju tijela (vidi prethodno potpoglavlje).

3.3.1.3 SMI

Skalirani indeks mase (SMI) jedan je od kondicijskih indeksa (CI) koji se koristi za procjenu tjelesne kondicije – „vitkosti“ i „robusnosti“ tijela – životinje na temelju odnosa mase i veličine tijela. Za razliku od drugih često korištenih CI-ova, temeljenih na rezidualima regresije ili jednostavnim omjerima mase i duljine, SMI uzima u obzir alometrijsko skaliranje između tjelesne mase i linearne mjere veličine tijela. Zbog toga se smatra prikladnijim za usporedbu mase korigirane na veličinu tijela od jednostavnih omjera ili rezidualnih indeksa, a u nekim skupinama kralježnjaka, uključujući male sisavce, ptice i zmije, može bolje odražavati relativne energetske rezerve (Peig i Green 2009). Više vrijednosti SMI-a odgovaraju robusnijoj tjelesnoj građi. SMI za jedinke poskoka izračunat je prema metodi Peiga i Greena (2009), formulom:

$$SMI_i = M_i \left(\frac{SVL_0}{SVL_i} \right)^{b_{SMA}},$$

pri čemu je SMI_i – skalirani indeks mase pojedinog poskoka, M_i – masa pojedine jedinke poskoka, SVL_i – duljina tijela od njuške do kloake pojedinog poskoka te b_{SMA} – indeks

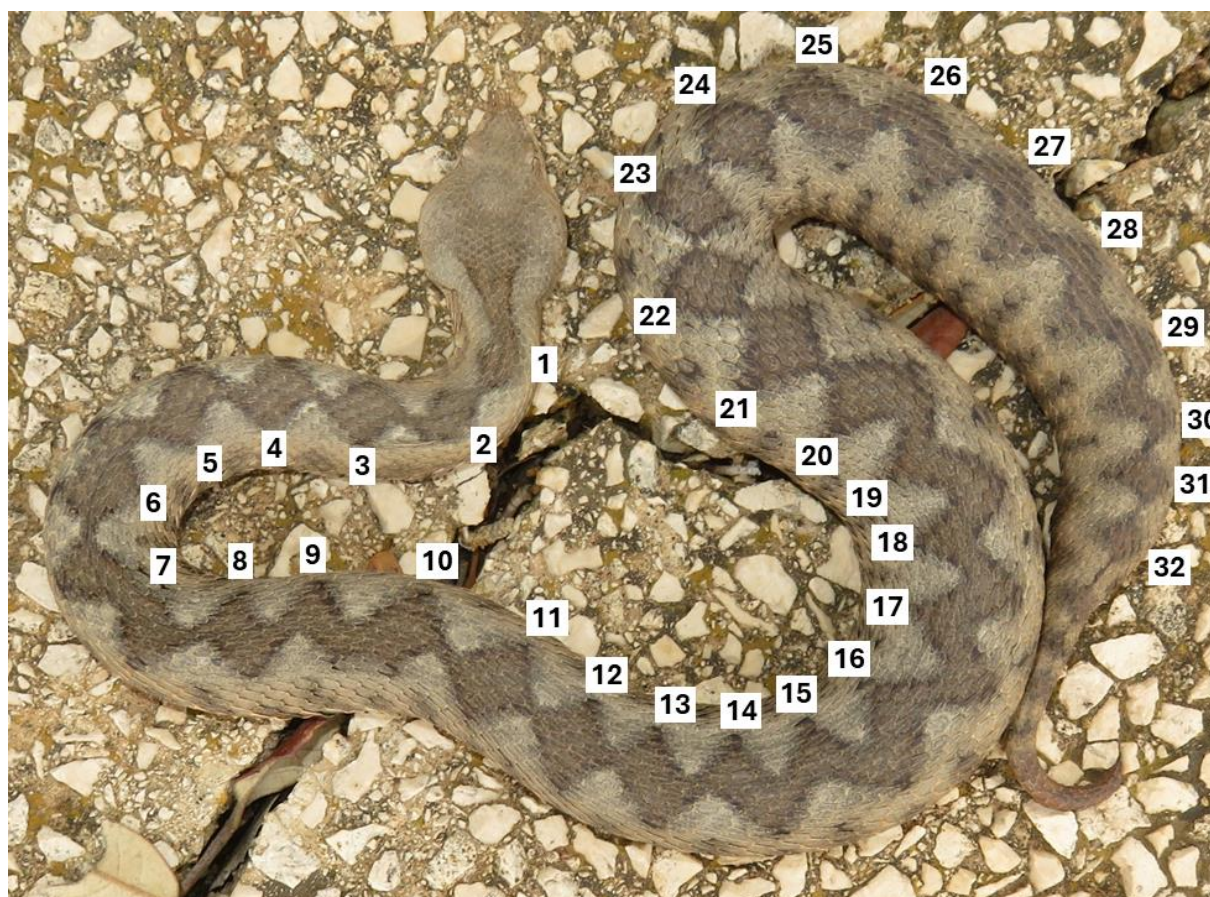
skaliranja procijenjen *standardiziranom regresijom glavne osi (SMA)* mase (M) na duljinu tijela (SVL), a SVL_o je aritmetička sredina SVL za svaku od tri istraživane populacije. Kako bi se normalizirala distribucija varijable SMI, provedena je Box-Cox transformacija.. U svrhu deskriptivne statistike korištene su netransformirane vrijednosti mase i SMI-a, budući da je SMI već standardiziran na veličinu tijela. Za analizu utjecaja lokacije i spola na transformirane vrijednosti SMI-a izrađen je linearni model pomoću funkcije `lm()`, a statistički značajni učinci testirani su ANOVA-om pomoću `aov()` funkcije, iz paketa *stats* (R Core Team 2024). *Post hoc* usporedbe po parovima provedene su pomoću funkcije `emmeans()`, iz paketa *emmeans*, s Tukeyjevom prilagodbom za višestruka testiranja (Lenth 2025). U sve analize uključeni su samo prvi nalazi jedinki, bez podataka za ponovno uhvaćene jedinke.

3.3.2 Merističke značajke

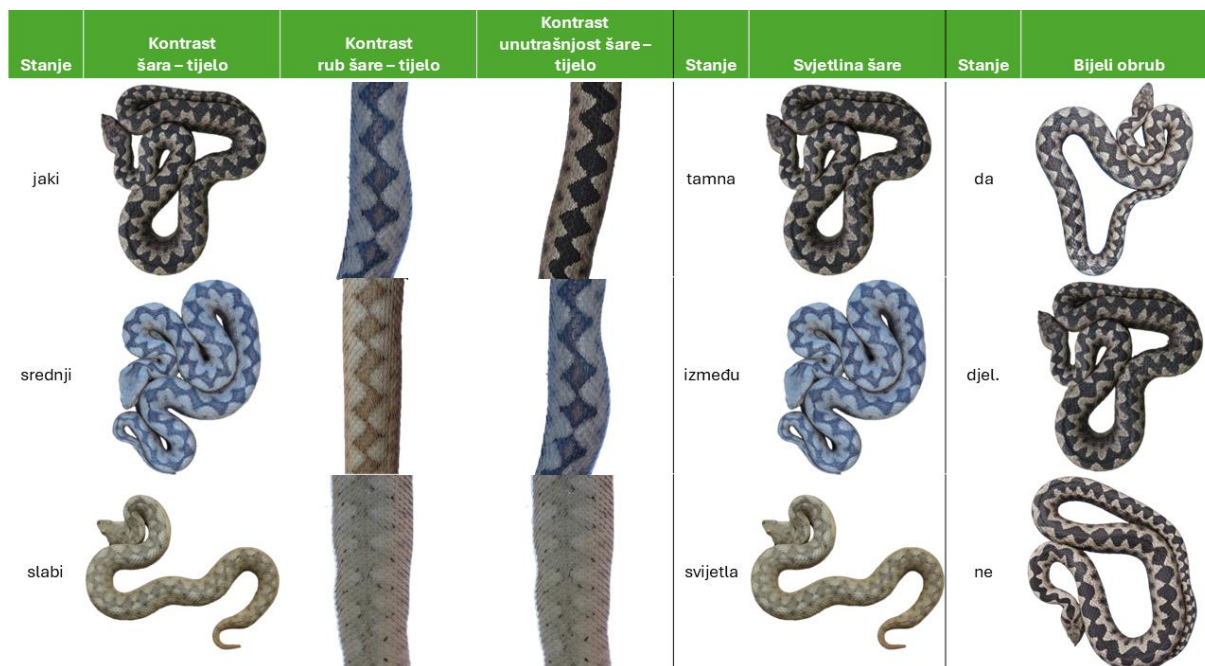
Kako bi se utvrdilo razlike među populacijama na osnovu merističkih varijabli, te mijenjaju li se te varijable u odnosu na veličinu jedinki, svih deset varijabli: broj uzdužnih redova leđnih ljustica (D), broj trbušnih ljustica (V), broj podrepnih ljustica (SC), broj okoočnih ljustica s lijeve (CL) i desne (CR) strane glave, broj nadusnih ljustica s lijeve (SLL) i desne (SLR) strane glave, broj podusnih ljustica s lijeve (ILL) i desne (ILR) strane glave te broj suprarostranih ljustica (Suprarostria; **Tablica 2**) analizirane su zasebno. Preliminarne multivarijatne analize ukazivale su na to da merističke varijable ne tvore jedinstven dominantan obrazac varijabilnosti, već nekoliko značajki koje odgovaraju različitim anatomskim regijama, zbog čega je za daljnje analize odabran pristup temeljen na pojedinačnim varijablama. Time je omogućena izravna i biološki interpretabilna procjena utjecaja lokacije, spola i njihove interakcije na svaku merističku značajku zasebno. Svaka je varijabla zatim testirana zasebno ANCOVA-om, s lokacijom, spolom i njihovom interakcijom kao nezavisnim varijablama i SVL kao suvarijablom, pomoću `aov()` funkcije (R Core Team 2024), a za rezultate koji su bili statistički značajni napravljene su *post hoc* usporedbe po parovima s Tukeyjevom prilagodbom za višestruka testiranja koristeći `emmeans()` funkciju iz *emmeans* paketa (Lenth 2025).

3.3.3 Ledna cik-cak šara

Za svaku uhvaćenu jedinku poskoka izbrojan je broj oscilacija cik-cak šare (duž desne strane tijela) između stražnje strane glave i otvora kloake (**Slika 10**) te su određena obilježja šare sukladno sljedećim parametrima (Brito i sur. 2006, Rajabizadeh i sur. 2015): kontrast šara-tijelo, svjetlina šare, jačina kontrasta ruba šare i tijela, jačina kontrasta unutarnjeg dijela šare i tijela te prisutnost bijelog obruba. Svaka od nabrojanih značajki imala je tri moguća stanja: „jaki“, „srednji“ i „slabi“ za varijable kontrast šara-tijelo, jačinu kontrasta unutarnjeg dijela šare i tijela i jačinu kontrasta ruba šare i tijela, te „tamna“, „između“ i „svijetla“ za svjetlinu šare. Bijeli obrub karakteriziran je u tri stanja: „da“ – prisutan cijelom duljinom cik-cak šare, „djelomično“ – prisutan samo na nekim dijelovima cik-cak šare, te „ne“ – nije prisutan nigdje na cik-cak šari (**Slika 11**).



Slika 10. Primjer brojanja oscilacija cik-cak šare duž desne strane tijela, između stražnje strane glave i otvora kloake. Brojane oscilacije označene su brojevima 1 – 32. Shematski prikaz: Mladen Zadravec.



Slika 11. Predložak za određivanje kontrasta i svjetline cik-cak šare te prisustvo bijelog obruba oko šare. „djel.“ – djelomično. Shematski prikaz: Mladen Zadravec.

Jedna jedinka s Vira imala je izrazito blijedu, gotovo nevidljivu šaru, te nije bilo moguće pouzdano izbrojati oscilacije na više od polovice duljine tijela. Zbog toga je isključena iz analiza koje uključuju taj parametar. Dobiveni parametri korišteni su za opis same šare te za dobivanje relativne površine šare u odnosu na površinu tijela (Santos i sur. 2014).

Broj oscilacija cik-cak šare uspoređen je među populacijama i spolovima pomoću ANCOVA-e, s lokacijom i spolom kao nezavisnim varijablama te SVL kao suvarijablom. Statistička analiza provedena je pomoću funkcije `aov()` iz *stats* paketa u R-u (R Core Team 2024), a *post hoc* usporedbe po parovima s Tukeyjevom prilagodbom izvršene su pomoću funkcije `emmeans()` iz paketa *emmeans* (Lenth 2025). Za usporedbu distribucija među populacijama i spolovima korišten je Fisherov egzaktni test, uz Bonferronijevu prilagodbu za višestruka testiranja po parovima, koristeći funkciju `fisher.test()` iz *stats* paket (R Core Team 2024).

Budući da su sve navedene značajke cik-cak šare bile definirane kao kategorijske varijable s trima stanjima, razlike među populacijama i spolovima analizirane su Fisherovim egzaktnim testom na kontingencijskim tablicama. Analize su provedene zasebno za

kontrast šare i tijela, svjetlinu šare, jačinu kontrasta ruba šare i tijela, jačinu kontrasta unutarnjeg dijela šare i tijela te prisutnost bijelog obruba oko šare. Za statistički značajne rezultate provedene su *post hoc* usporedbe po parovima uz Bonferronijevu prilagodbu za višestruka testiranja. Analize su provedene pomoću funkcije `fisher.test()` iz *stats* paketa (R Core Team 2024).

3.3.3.1 Procjena površine cik-cak šare primjenom strojnog učenja

Procjena relativne površine cik-cak šare napravljena je koristeći standardizirane fotografije leđne strane tijela jedinki. Fotografije su pripremljene u programu GNU Image Manipulation Program (GIMP) 2.10.38 (The GIMP Development Team 2026), pri čemu su uklonjene pozadina, glava i rep, kako bi se izoliralo tijelo jedinke. Dio fotografija dodatno je ručno segmentiran u svrhu izdvajanja isključivo cik-cak šara, te su takve slike korištene kao referentni skup za treniranje modela. Fotografije koje nisu zadovoljavale kriterije kvalitete (npr. zamućenje, djelomična zaklonjenost tijela) isključene su iz analize ($n = 11$).

Za automatsku izolaciju cik-cak šare korištena je konvolucijska neuronska mreža tipa U-Net (Ronneberger i sur. 2015), koja je implementirana u programskom jeziku Python koristeći biblioteku TensorFlow/Keras (Abadi i sur. 2016). Za treniranje modela korišten je skup od 48 ručno segmentiranih fotografija, sastavljen od prvih dostupnih i pripremljenih fotografija iz svake populacije i spola (Bizek: 10 ♀ i 3 ♂; Lika: 12 ♀ i 9 ♂; Vir: 12 ♀ i 2 ♂). Pri tom su ulazne slike i pripadajuće maske skalirane na 256×256 piksela i normalizirane. Korištena je funkcija gubitka temeljena na Dice koeficijentu (eng. *Dice loss*), koja se pokazala pogodnom za zadatke segmentacije (Milletari i sur. 2016). Za optimizaciju korišten je algoritam Adam (Kingma i Ba 2014). Model je treniran kroz najviše 100 epoha, uz primjenu ranog zaustavljanja (eng. *early stopping*) temeljenog na validacijskom skupu (20 % podataka), čime je izbjegnuta prenaučenosť modela (eng. *overfitting*).

Nakon treniranja, model je primijenjen na sve dostupne fotografije, za generiranje binarnih maski cik-cak šara. Relativna površina svake cik-cak šare izračunata je kao omjer broja piksela klasificiranih kao šara i ukupnog broja piksela tijela zmije.

Tijekom treniranja model je postigao visoku točnost klasifikacije piksela ($> 98\%$), no uspješnost modela procijenjena je usporedbom s ručno segmentiranim fotografijama koristeći korelacijsku analizu, linearnu regresiju (`lm()` funkcija iz *stats* paketa, model: AI

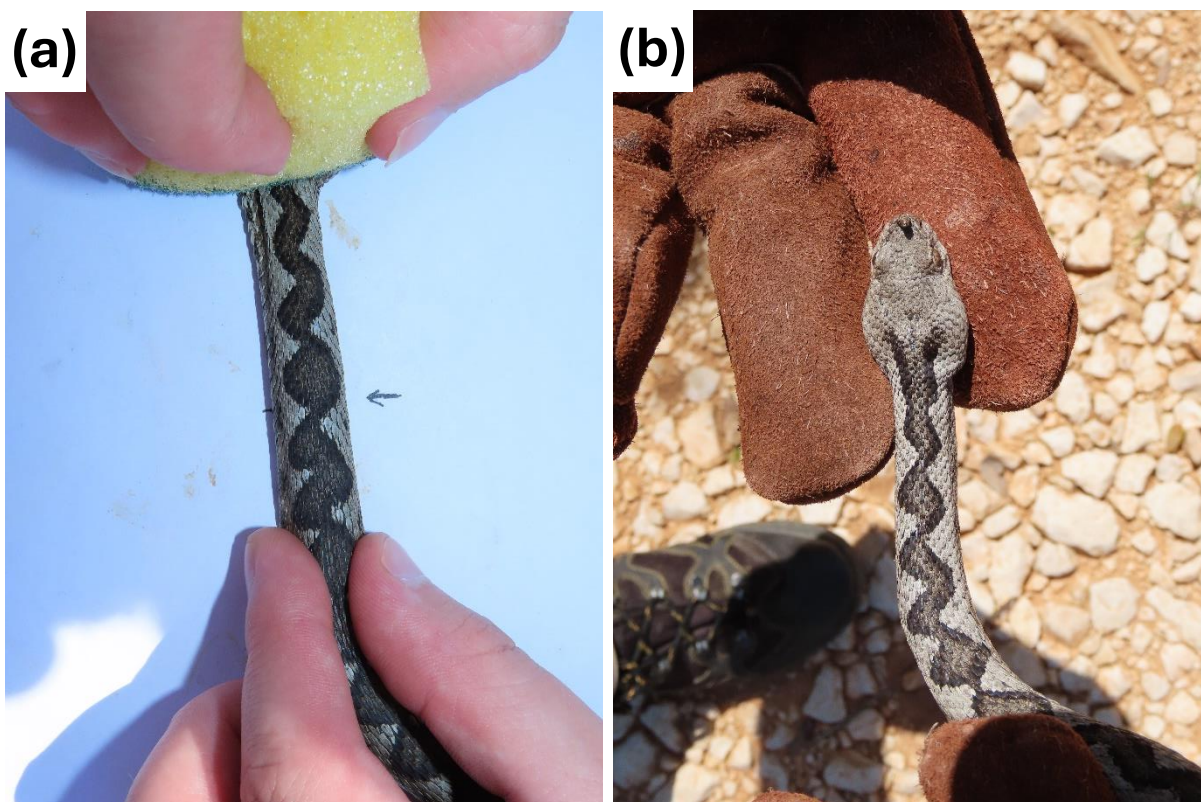
procjena ~ ručna procjena; R Core Team 2024) i Bland-Altman pristup za procjenu slaganja između metoda, uz izračun srednje razlike i 95 %-tnih granica slaganja (Bland i Altman 1986, Giavarina 2015).

Modelom dobivena površina cik-cak šare uspoređena je s površinom cik-cak šare dobivenom ručnom izolacijom, među populacijama i spolovima pomoću ANCOVA-e, s lokacijom i spolom kao fiksnim čimbenicima te SVL kao suvarijablom. Statistička analiza provedena je pomoću funkcije `Anova()` iz *car* paketa (Fox i Weisberg 2019) u R-u (R Core Team 2024), a *post hoc* usporedbe po parovima s Tukeyjevom prilagodbom izvršene su pomoću funkcije `emmeans()` iz paketa *emmeans* (Lenth 2025). U slučaju značajne interakcije između lokaliteta i spola, glavni učinci interpretirat će se kroz *post hoc* usporedbe unutar razina drugog čimbenika (spol unutar lokaliteta i lokalitet unutar spola). Iz analize su isključene jedinke čije fotografije nisu bile dovoljno kvalitetne, čime je konačni skup za analizu obuhvatio 144 jedinke, pri čemu je svaka jedinka analizirana samo jednom. Kod ponovno uhvaćenih jedinki korišteni su fotografija i vrijednost SVL-a iz onog ulova za koji je postojala fotografija zadovoljavajuće kvalitete za procjenu obilježja cik-cak šare. Pretpostavke linearnog modela provjerene su vizualnom inspekcijom dijagnostičkih grafova (reziduali u odnosu na prilagođene vrijednosti, Q-Q graf, graf raspršenja i odnos reziduala i utjecaja opažanja) te Shapiro–Wilkovim testom normalnosti reziduala. S obzirom na relativno veliku veličinu uzorka, manja odstupanja od normalnosti smatrana su prihvatljivima. Budući da uočljivost šare može biti smanjena tijekom presvlačenja, dodatna provjera osjetljivosti modela napravljena je pomoću (i) ANCOVA-e u kojoj je isključeno 11 jedinki koje su tijekom fotografiranja bile u procesu mijenjanja kože ($n = 133$), i (ii) ANCOVA-e u kojoj je stanje presvlačenja uključeno kao dodatna suvarijabla ($n = 144$). U obje inačice lokacija i spol ostavljeni su kao fiksni čimbenici, dok je stanje presvlačenja testirano uz postojeći model koji je uključivao SVL kao suvarijablu. Obje dodatne ANCOVA-e provedene su pomoću istih funkcija i paketa kao i prethodna.

3.3.3.2 Analiza segmenata cik-cak šare

U svrhu detaljnijeg uvida u varijabilnost cik-cak šare na razini pojedinih jedinki, fotografirani su segmenti na tri reprezentativna dijela tijela: neposredno iza glave (prednji), na sredini tijela (srednji) i neposredno prije početka repa (stražnji), po uzoru na metodologiju Santosa i suradnika (2014). Za fotografiranje segmenta iza glave u početku

se koristila metoda gdje se glava zmije nježno pritisnula polutvrdom spužvicom o podlogu, a prednji dio tijela stabilizirao drugom rukom (**Slika 12a**). Međutim, učinkovitijom i sigurnijom pokazala se druga metoda, pri kojoj je jedna osoba držala zmiju rukavicom za prednji dio tijela, dok joj je drugom rukom polagano pružala prste, potičući zmiju da se sama ispruži i osloni na njih (**Slika 12b**). U tom trenutku druga osoba fotografirala je traženi segment.



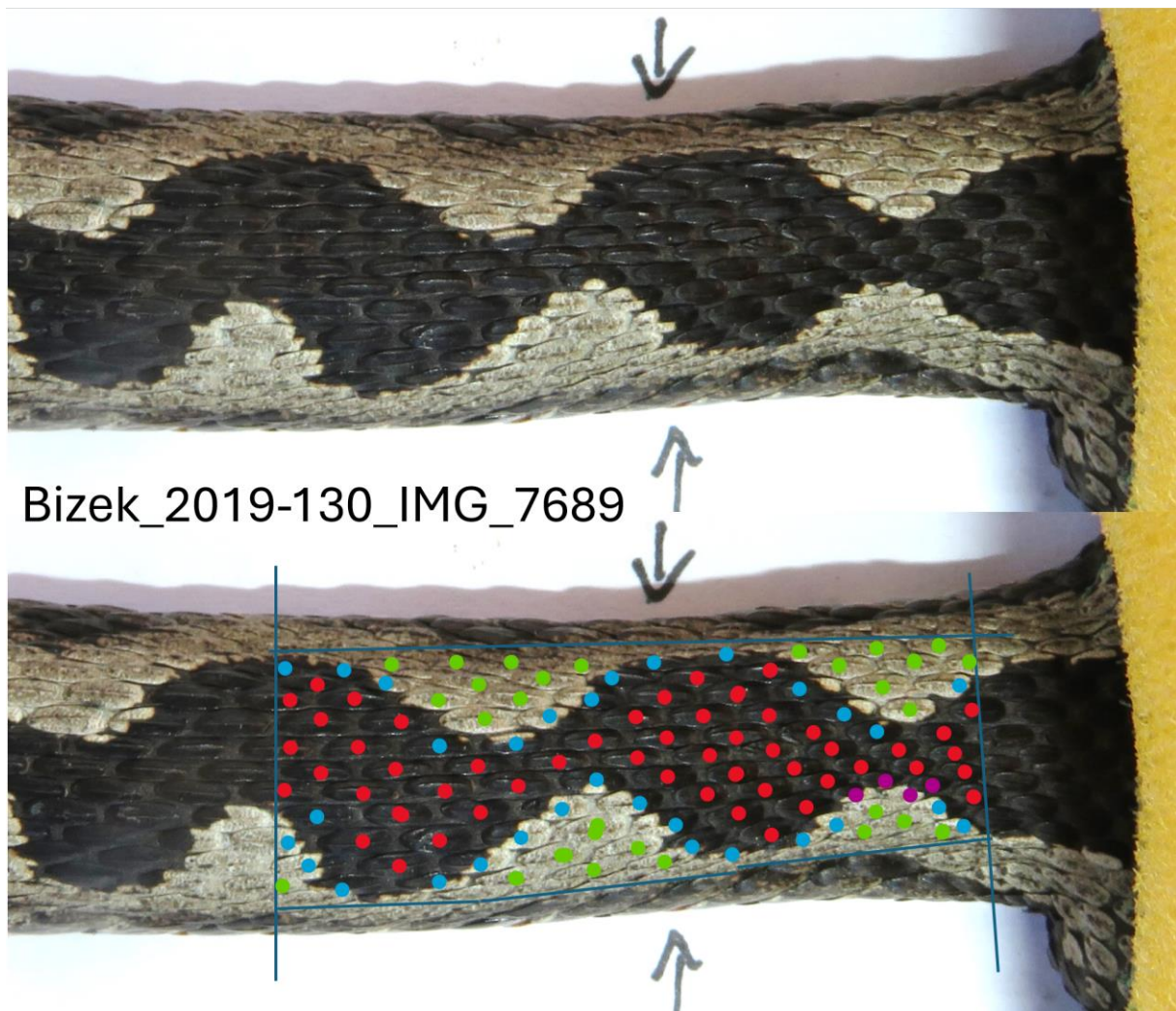
Slika 12. Primjeri dviju metoda fotografiranja prednjeg dijela cik-cak šare poskoka: osiguravajući glavu pomoću polutvrde spužvice (**a**) i puštanjem zmije da sama ispruži prednji dio tijela (**b**). Fotografije: Mladen Zadravec.

Segment na sredini tijela fotografiran je tako da je središnji dio tijela (definiran kao polovica ukupnog broja trbušnih ljušaka, $((V)/2)$ postavljen na podlogu s označenim strelicama, a zmija nježno ispravljena i pridržana na mjestu (**Slika 13a**). Stražnji segment sniman je na isti način, pozicioniranjem otvora kloake uz zadanu oznaku (**Slika 13b**). Pri fotografiranju se nastojalo osigurati odgovarajuće osvjetljenje i ravninu tijela radi što veće standardizacije slika za daljnju analizu.

Obrada fotografija uključivala je sljedeće korake: (i) umetanje najbolje fotografije u Microsoft PowerPoint 365 kao dvije kopije (gornja referentna, donja za obradu); (ii) označavanje pravokutnog područja veličine deset leđnih ljusaka u duljini te najmanje i najveće dvostruke amplitude šare unutar te duljine, pri čemu je širina izražena u broju poprečnih redova ljusaka; (iii) označavanje svake ljuske bojama ovisno o položaju (unutar, djelomično unutar, izvan šare). S obzirom da su susjedni uzdužni redovi leđnih ljusaka međusobno pomaknuti za otprilike polovicu duljine ljuske, svaki parni red (brojan od sredine leđa prema lijevom i desnom boku) u pravilu ima prvu i posljednju ljusku koje samo djelomično ulaze u označeno područje šare. Takve ljuske, iako djelomično unutar područja, tretirane su kao da su u potpunosti unutar područja u kojem se broje (**Slika 14**).



Slika 13. Primjer fotografiranja srednjeg (a) i stražnjeg (b) segmenta cik-cak šare. Fotografije: Mladen Zadravec.



Slika 14. Primjer obrade fotografije segmenta cik-cak šare za prednji dio tijela, unutar Microsoft PowerPoint programa. U gornjoj polovici nalazi se izvorna fotografija, koja služi za kontrolu izbrojane fotografije u donjoj polovici. Između njih navedena je jedinstvena oznaka koja se sastoji od naziva populacije, jedinstvene šifre jedinke, te izvornog naziva fotografije. Tamnoplave linije definiraju pravokutnik unutar kojeg se broje ljske. Crvene točkice – ljske koje se u cijelosti nalaze unutar cik-cak šare; zelene točkice – ljske koje su u cijelosti izvan cik-cak šare; plave točkice – ljske koje su djelomično unutar cik-cak šare, djelomično izvan; ljubičaste točkice – poluljske koje se nalaze umetnute između cjelovitih ljsaka. Ova jedinka ima 52 cjelovite ljske i dvije poluljske unutar cik-cak šare, 28 „cijelih“ ljsaka i jednu poluljsku izvan cik-cak šare te 31 cijelu ljsku i jednu poluljsku koje su djelomično unutar cik-cak šare, a širina brojanog segmenta iznosi 11 ljsaka.

Neovisno o tome, u nekim segmentima prisutne su i prave poluljuske — fizički manje ljuske umetnute između redova cjelovitih ljusaka. Te poluljuske također su brojane i kategorizirane ovisno o tome nalaze li se unutar šare, djelomično unutar šare ili izvan nje. Računati su ukupni brojevi ljusaka u svakoj kategoriji, a relativni udio ljusaka unutar šare određen je pomoću unaprijed definirane formule:

$$N_r = \frac{S_u + \frac{S_p}{2} + \frac{H_u}{2} + \frac{H_p}{4}}{\left(S_u + \frac{S_p}{2} + \frac{H_u}{2} + \frac{H_p}{4}\right) + \left(S_i + \frac{S_p}{2} + \frac{H_i}{2} + \frac{H_p}{4}\right)},$$

pri čemu je:

N_r – relativni udio ljusaka unutar cik-cak šare,

S_u – broj ljusaka u potpunosti unutar cik-cak šare,

S_p – broj ljusaka djelomično unutar cik-cak šare,

S_i – broj ljusaka u potpunosti izvan cik-cak šare,

H_u – broj poluljusaka u potpunosti unutar cik-cak šare,

H_p – broj poluljusaka djelomično unutar cik-cak šare,

H_i – broj poluljusaka u potpunosti izvan cik-cak šare.

Kako bih istražio razlike u cik-cak šari između izoliranih segmenata, populacija i spolova, primijenio sam linearne mješovite modele (LMM) koristeći `lmer()` funkciju iz paketa *lme4* za R (Bates i sur. 2015). Širina segmenta, broj ljusaka unutar šare, relativni udio ljusaka unutar šare i broj oscilacija unutar pojedinog izoliranog segmenta postavljeni su kao zavisne varijable. Segment, populacija i spol postavljeni su kao nezavisne varijable, a jedinstvena oznaka svake jedinke uključena je kao nasumična konstanta (*random intercept*), kako bi se uzelo u obzir ponovljena mjerenja (tri segmenta za svaku jedinku). ANOVA-e tipa III sa Satterhwaiteovom aproksimacijom izračunate su pomoću paketa *lmerTest* (Kuznetsova i sur. 2017), a za rezultate koji su bili statistički značajni napravljene su *post hoc* usporedbe po parovima s Tukeyjevom prilagodbom za višestruka testiranja, koristeći `emmeans()` funkciju iz *emmeans* paketa (Lenth 2025). SVL nije uključen kao suvarijabla jer su analizirane varijable izražene kao broj ljusaka ili su iz njih izvedene, a svi

segmenti standardizirani su na duljinu od deset leđnih ljusaka. Budući da broj ljusaka predstavlja merističko svojstvo određeno tijekom embrionalnog razvoja te se tijekom života jedinke ne mijenja, osim u slučaju težih ozljeda, ukupna duljina tijela nije smatrana relevantnim čimbenikom u ovim analizama (King 1997, Lillywhite 2014).

3.3.4 Odabir mikrostaništa

Ukupno 50 opaženih kombinacija mikrostaništa (za sve tri populacije zajedno) grupirano je u 26 kategorija radi pojednostavljenja i analitičke ujednačenosti (**Prilog 1**). Zbog malih i neravnomjerno raspoređenih uzoraka unutar kategorija, za testiranje razlika u učestalosti korištenja mikrostaništa među populacijama i među spolovima primijenjeni su Monte Carlo hi-kvadrat testovi na kontingencijskim tablicama (10 000 permutacija), koristeći `chisq.test()` funkciju iz paketa `stats` za R (R Core Team 2024), s parametrom `simulated.p.value = TRUE`. Analize su provedene odvojeno za i) populacije, neovisno o spolu, i ii) spolove, neovisno o populaciji. Dodatno su provedene *post hoc* usporedbe po parovima između populacija (Bizek – Lika, Bizek – Vir, Lika – Vir), također pomoću Monte Carlo simulirane hi-kvadrat testove s 10 000 permutacija. Kako bi se kontrolirala pogreška I. vrste, p-vrijednosti za višestruka testiranja korigirane su Bonferronijevom metodom. U ovoj analizi korišteni su i podaci za ponovno uhvaćene jedinke.

Za jedinke koje su ponovno uhvaćene u roku od tri dana od prethodnog hvatanja i koje zbog toga nisu bile ponovno mjerene, dodijeljena je vrijednost SVL-a prethodnog hvatanja. Te su vrijednosti označene kao „dodijeljene“ (naspram „izmjerene“), pri čemu je njihova uporaba opravdana jer je očekivani rast u tako kratkom razdoblju zanemarivo mali.

3.3.5 Varijabilnost staništa

U analizu okolišnih uvjeta nalaza uključene su slijedeće kontinuirane varijable: TA60, relativna vlažnost zraka, atmosferski tlak zraka i brzina vjetra, te slijedeće kategoričke varijable: makrostanište, ekspozicija, naoblaka i ponašanje pri nalazu (**Tablica 1**). Prvo sam obradio kontinuirane, a zatim kategoričke varijable. Mikrostanište nije uključeno u

ovu analizu jer je analizirano zasebno. Zbog malog broja nalaza jedinki pri pojedinim vrijednostima, naoblaka je grupirana u četiri kategorije: bez naoblake (0 % naoblake), slaba (10 – 30 % naoblake), srednja (40 – 60 % naoblake) te jaka (70 – 100 % naoblake).

Prije multivarijatne analize primijenjena je Box-Cox transformacija za varijable brzina vjetra i SVL, kako bi se smanjilo odstupanje od normalne distribucije. Razlike u ukupnom okolišnom profilu nalaza među populacijama i spolovima testirane su permutacijskom multivarijatnom analizom kovarijance, odnosno PERMANOVA modelom na Gowerovoj matrici udaljenosti. Gowerova udaljenost korištena je jer omogućuje zajedničku analizu varijabli različitog tipa, pri čemu je matrica uključivala kontinuirane okolišne varijable te kategoričke varijable makrostanište, ekspoziciju, naoblaku i ponašanje. Model je uključivao SVL kao suvarijablu te populaciju, spol i njihovu interakciju kao fiksne čimbenike. PERMANOVA je provedena pomoću funkcije `adonis2()` iz paketa *vegan* za R (Oksanen i sur. 2025), uz 999 permutacija. Usporedbe po parovima među populacijama provedene su naknadno na podskupovima Gowerove matrice, uz SVL kao suvarijablu i Bonferronijevu korekciju p-vrijednosti.

Kako bi se procijenilo doprinose li ukupnom obrascu više kontinuirane ili kategoričke varijable, provedena je dodatna dekompozicija PERMANOVA-e na tri skupa podataka: samo kontinuirane varijable, samo kategoričke varijable i kombinirani skup varijabli. Ova analiza korištena je kao dopunska interpretacija glavne PERMANOVA-e.

Za dodatna ispitivanja utjecaja lokacije, spola i njihove interakcije na svaku od kontinuiranih varijabli zasebno, napravljene su jednofaktorske ANCOVA-e za svaku od njih, s lokacijom, spolom i njihovom interakcijom kao faktorima te SVL kao suvarijablom, koristeći funkciju `aov()` iz paketa *stats* (R Core Team 2024). *Post hoc* usporedbe po parovima provedene su za sve značajne rezultate jednofaktorskih ANCOVA, pomoću funkcije `emmeans()` i `pairs()` iz paketa *emmeans* (Lenth 2025), uz Tukeyevu prilagodbu za višestruka testiranja.

Za dodatna ispitivanja razlikuje li se distribucija kategoričkih varijabli među populacijama i spolovima, korišteni su Pearsonovi hi-kvadrat testovi neovisnosti, zasebno za svaku varijablu: naoblaka, tip makrostaništa, ekspozicija i ponašanje. Testovi su provedeni pomoću funkcije `chisq.test()` iz paketa *stats* za R (R Core Team 2024), uz 10 000

simulacija, sa zadanim postavkama. Nisu provedene *post hoc* usporedbe po parovima, jer bi za njih bilo potrebno ili prikladno sažimanje kategorija, ili dedikirane metode koje nisu primjenjive za ovakvu strukturu podataka i veličinu uzoraka. Osim statističkih testova, za interpretaciju značajnih rezultata korišteni su brojevi nalaza i relativni udjeli po populacijama i spolovima. Na kraju rezultata ovog odjeljka prikazana je osnovna deskriptivna statistika izvornih vrijednosti kontinuiranih i kategoričkih okolišnih varijabli korištenih u analizi.

3.3.6 Dnevna aktivnost

Za obradu dnevne aktivnosti korištena su točno zabilježena vremena nalaza jedinki na terenu, s uključenim podacima za ponovno uhvaćene jedinke. Iz tih podataka izvučena su najranija i najkasnija zabilježena vremena nalaza po populaciji i spolu, kao okvir za tumačenje vremenskih obrazaca aktivnosti.

Radi opisa i usporedbe intenziteta uzorkovanja među istraživanim populacijama, za svaki dan terenskog istraživanja izračunat je dnevni lovni napor, definiran kao umnožak broja istraživača i broja sati provedenih u aktivnom pretraživanju terena. Kada je pretraživanje na istoj lokaciji tijekom istog dana provedeno u više odvojenih intervala, lovni napor pojedinih intervala zbrojen je na razini datuma i lokaliteta. Razlike u dnevnom lovnom naporu među populacijama testirane su Kruskal–Wallisovim testom, nakon čega su provedene usporedbe po parovima Dunnovim testom uz Bonferronijevu korekciju.

Za analizu dnevne aktivnosti rekonstruiran je vremenski raspored lovnog napora na temelju vremena početka i završetka svakoga terenskog izlaska te broja istraživača. Vrijeme je podijeljeno u intervale od 60 minuta, a analiza je ponovljena s intervalima od 30 minuta radi provjere osjetljivosti rezultata na širinu vremenskih razreda. Za svaki interval izračunati su lovni napor, izražen u čovjek-satima, i broj zabilježenih jedinki. Ukupan lovni napor pojedinoga terenskog izlaska raspoređen je među vremenske intervale razmjerno dijelu intervala obuhvaćenom terenskim radom. Stoga je intervalima koji su samo djelomično obuhvaćali početak ili završetak terenskog izlaska pripao razmjerno manji lovni napor.

Broj nalaza modeliran je Poissonovim generaliziranim aditivnim modelima s logaritamskom veznom funkcijom. Logaritam lovnog napora uključen je kao *offset*, čime je modelirana stopa nalaza po jedinici lovnog napora. Vrijeme dana modelirano je cikličkom kubičnom regresijskom glatkom funkcijom (*cyclic cubic regression spline*), kojom je uzeta u obzir kružna priroda dnevnog vremena (Wood 2017). U prvom modelu procijenjen je zajednički vremenski obrazac za sve populacije, uz populaciju, spol i njihovu interakciju kao parametarske prediktore. Drugi model uključivao je populaciju i spol kao parametarske prediktore te opću i populacijski specifične glatke funkcije vremena dana, kako bi se procijenila dodatna vremenska struktura pojedinih populacija nakon standardizacije prema lovnom naporu. Prilagodba modela i procjena glatkih funkcija provedene su metodom ograničene najveće vjerodostojnosti (REML) u paketu *mgcv* za R (Wood 2017). Prikladnost Poissonove razdiobe procijenjena je izračunom omjera disperzije.

3.3.7 Temperatura tijela

Za analizu temperaturnih odnosa korištene su četiri temperaturne varijable: kloakalna temperatura zmijske (TC), temperatura podloge na kojoj je zmija pronađena (TS), temperatura zraka na 5 cm iznad mjesta nalaza (TA5) i temperatura zraka na 60 cm iznad mjesta nalaza (TA60). Analize su provedene na skupu podataka iz kojeg su isključeni podaci za ponovno uhvaćene jedinke.

Razlike u ukupnom temperaturnom profilu među populacijama i spolovima testirane su MANCOVA-om koristeći funkciju *manova()* iz *stats* paketa (R Core Team 2024), pri čemu su TC, TS, TA5 i TA60 uključene kao zavisne varijable, a populacija, spol i njihova interakcija kao fiksni čimbenici, a multivarijatni učinci procijenjeni Pillaijevim tragom. Duljina tijela bez repa (SVL) uključena je kao suvarijabla. Za potrebe testova Tipa III, kategorijski prediktori populacija i spol kodirani su kontrastima sa sumom nula (*contr.sum*), a SVL je centriran oduzimanjem aritmetičke sredine. Multivarijatni učinci populacije, spola, njihove interakcije i SVL-a procijenjeni su pomoću Pillaijevog traga, a nakon MANCOVA-e provedene su zasebne univarijatne ANCOVA-e Tipa III za svaku temperaturnu varijablu pomoću funkcije *Anova()* iz paketa *car* (Fox i Weisberg 2019).

Procijenjene marginalne sredine i *post hoc* usporedbe provedene su pomoću paketa *emmeans*, uz Tukeyjevu korekciju za višestruke usporedbe (Lenth 2025).

Kako bi se procijenilo koja od izmjerenih okolišnih temperaturnih varijabli najbolje objašnjava kloakalnu temperaturu, primijenjen je linearni model u kojem je TC bila zavisna varijabla, dok su TS, TA5, TA60, populacija, spol, interakcija populacije i spola te centrirani SVL uključeni kao prediktori, koristeći funkciju `lm()` iz *stats* paketa (R Core Team 2024). Učinci prediktora testirani su analizom varijance Tipa III. Za značajne kontinuirane prediktore prikazane su procjene regresijskih koeficijenata, koje opisuju promjenu TC povezanu s porastom pojedine temperaturne varijable za 1 °C, uz ostale varijable u modelu konstantnima. Multikolinearnost među prediktorima provjerena je faktorima napuhivanja varijance, pri čemu su za faktore s više stupnjeva slobode korištene vrijednosti $GVIF^{(1/(2 \times Df))}$, koristeći funkciju `vif()` iz *car* paketa (Fox i Weisberg 2019).

Pretpostavke linearnih modela provjerene su analizom reziduala. Normalnost reziduala procijenjena je Shapiro-Wilkovim testom, a homogenost varijanci Levenovim testom među skupinama definiranim kombinacijom populacije i spola, koristeći funkciju `leveneTest()` iz paketa *car* (Fox i Weisberg 2019). Normalnost sirovih kontinuiranih varijabli provjerena je preliminarno Shapiro-Wilkovim testom koristeći funkciju `shapiro.test()` iz *stats* paketa (R Core Team 2024); međutim, budući da su pretpostavke ANCOVA-e i linearnih modela primarno vezane uz distribuciju reziduala, transformacije nisu primijenjene na glavne modele ako dijagnostika reziduala nije pokazala značajna odstupanja. Za varijable koje su odstupale od normalne distribucije pripremljene su Box-Cox transformirane inačice kao moguća provjera osjetljivosti, no glavni modeli interpretirani su na izvornoj temperaturnoj skali jer rezidualna dijagnostika nije ukazivala na potrebu za transformacijom.

Promjena TC kroz dan analizirana je generaliziranim aditivnim modelom (GAM) s Gaussovom distribucijom i identitetnom poveznicom koristeći funkciju `gam()` iz paketa *mgcv* (Wood 2011, 2017). Doba dana pretvoreno je u decimalne sate i uključeno u model kao glatka funkcija. U osnovni model uključena je kombinacija populacije i spola kao faktor sa šest razina te centrirani SVL kao suvarijabla. Kako bi se testiralo razlikuje li se dnevni obrazac TC među kombinacijama populacije i spola, uspoređen je jednostavniji model sa zajedničkom glatkom funkcijom doba dana s modelom u kojem je za svaku

kombinaciju populacije i spola procijenjena zasebna glatka funkcija. Kompleksnost glatkih funkcija ograničena je na $k=4$ zbog relativno malog i neujednačenog broja opažanja u pojedinim skupinama. Modeli su procijenjeni metodom REML, a uspoređeni su pomoću AIC vrijednosti i analize devijance. Prikladnost odabrane dimenzije baze provjerena je funkcijom `gam.check()` iz paketa *mgcv* (Wood 2011, 2017).

Temperaturne varijable prikazane su *box & whiskers* grafovima po populaciji i spolu. Promjena TC kroz doba dana prikazana je raspršenim dijagramima s LOESS krivuljama za svaku kombinaciju populacije i spola. Svi grafički prikazi izrađeni su u paketu *ggplot2* (Wickham 2016), a statističke analize provedene su u programskom okruženju R (R Core Team 2024).

3.3.8 Prehrana

U svrhu usporedbe učestalosti prisutnosti hrane u želucu, te dobivanja grube raspodjele tipa plijena po populacijama i spolovima, uz SVL kao suvarijablu, analizirao sam prikupljene podatke o prisutnosti hrane u želucu te determinirao sadržaje prikupljenih uzoraka iz želuca i izmeta. Izmet sam pregledavao na način da bih sadržaj posudice promućkao i istresao na satno stakalce, u malo 70 %-tnog etanola, i pregledao pod stereomikroskopom 1MISTBMS143T (povećanje 7–45×, BMS Microscopes) s prstenastim izvorom svjetla. Nakon pregleda pojedinog uzorka, sadržaj bih vratio u izvornu posudicu, a satno stakalce temeljito isprao običnom vodom prije prelaska na sljedeći uzorak. Prisutnost dlaka u izmetu značila je da je poskok probavio neku vrstu sitnog sisavca; ljuske su značile da je poskok probavio gmaza, najčešće lacertidnog guštera; hitinizirani dijelovi segmenata tijela i/ili nogu ukazivali su da je poskok probavio beskralježnjački plijen, točnije strigu; manji dio sadržaja pronađenog u uzorcima izmeta nisam uspio determinirati. Izračunata je osnovna deskriptivna statistika za podatke o prehrani, uključujući prisutnost hrane u želucu te uzorke izmeta, po lokaciji i spolu. Vrstu plijena determinirao sam vizualno do skupine (beskralježnjak, gmaz, sisavac, nepoznato), s obzirom da preciznija determinacija plijena, do razine porodice ili čak roda, u većini slučajeva nije bila moguća.

Kako bi se istražilo razlikuju li se populacije po lokaciji, spolu i veličini tijela u vjerojatnosti da jedinke imaju hranu u želucu ili izmet u crijevima, korištena su dva generalizirana linearna modela (GLM) s binomnom raspodjelom greške i *logit*-veza funkcijom, pomoću funkcije `glm()` iz paketa *stats* za R (R Core Team 2024). Kao suvarijabla korišten je SVL (Box–Cox transformiran). Statistička značajnost glavnih učinaka procijenjena je testom omjera vjerojatnosti (*likelihood-ratio* χ^2), koristeći analizu devijacije tipa III putem funkcije `anova()` iz paketa *car* za R (Fox i Weisberg 2019). *Post hoc* usporedbe po parovima provedene su pomoću funkcije `emmeans()` iz paketa *emmeans* (Lenth 2025), uz Tukeyevu prilagodbu.

Za jedinke koje su ponovno uhvaćene u roku od tri dana od prethodnog hvatanja primijenio sam isti pristup kao i u analizi za odabir mikrostaništa.

Kako bih istražio razlikuje li se sastav plijena među spolovima, zbog malog broja uzoraka grupirani su podaci za sve tri populacije, dok za razlike među populacijama grupirani su podaci za oba spola. Varijabla SVL nije uključena kao suvarijabla u oba slučaja. Statistička analiza provedena je Fisherovim egzaktnim testom, uz Bonferronijevu prilagodbu za višestruka testiranja po parovima za međupopulacijske razlike, koristeći funkciju `fisher.test()` iz *stats* paket (R Core Team 2024).

4 Rezultati

Tijekom pet godina prikupljene su 203 bilješke za 155 jedinki poskoka. Najviše poskoka uhvaćeno je u ličkoj populaciji (30 ♀, 25 ♂), dok je u bizečkoj (23 ♀, 27 ♂) i virskoj (35 ♀, 15 ♂) uhvaćen jednak broj jedinki.

4.1 Morfometrijske značajke i tjelesna kondicija

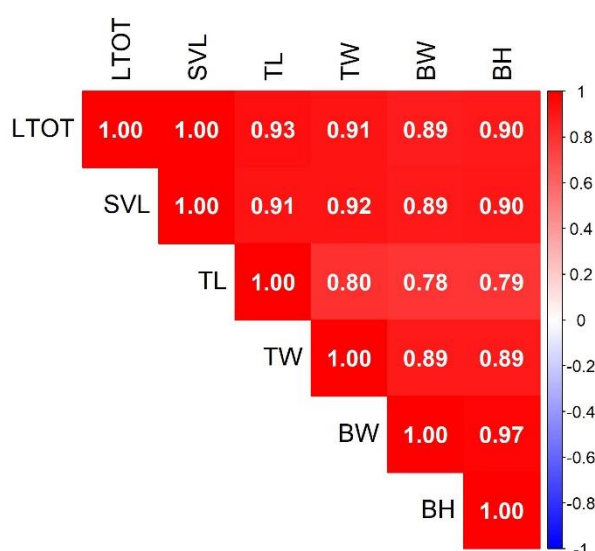
Deskriptivna statistika za oba spola i sve tri lokacije, bez podataka za ponovno uhvaćene jedinke, prikazana je u **Prilozima 2 i 3**. U pravilu, ženke su prosječno dulje (LTOT i SVL) od mužjaka u sve tri istraživane populacije, no najdulje jedinke u svim populacijama bili su mužjaci. Duljina repa (TL) u prosjeku je veća kod mužjaka, no ženke u prosjeku imaju šire i više tijelo (BW i BH) te veće glave i usta (HL, HW, ML), no potonja razlika nije toliko izražena u populaciji s otoka Vira. Navedene razlike pokazuju prisutnost spolnog dimorfizma. Vidljive su i razlike među populacijama – poskoci s otoka Vira su u pravilu najmanji, a poskoci iz Like u pravilu najveći.

Za 21 ponovno uhvaćenu jedinku (oba spola, sve tri populacije) prikupljeno je barem jedno dodatno mjerenje LTOT-a (**Prilozi 4 i 5**). Kod njih je vidljivo da su narasle između prethodnog i sljedećeg mjerenja, što ukazuje na dosljednosti u mjerenju. Iako je ovaj skup podataka premalen za provedbu statističkih usporedbi među populacijama i spolovima, naziru se razlike u brzini rasta kroz godine.

4.1.1 Morfometrija tijela

Korelacijska matrica pokazala je da su sve varijable visoko korelirane s varijablom SVL (**Slika 15**). Iako sve varijable osim BW i BH zadovoljavaju prag $r > 0,9$ te bi zbog toga moglo biti poželjno da ih se izbacila iz analize, svi rezultati VIF-a manji su od 1,09, što upućuje na izostanak multikolinearnosti među varijablama. Zbog toga varijable TL i TW nisu isključene iz analize. Varijabla LTOT isključena je iz analize, jer sadržajno predstavlja istu mjeru tjelesne veličine kao i SVL.

MANCOVA, u kojoj je duljina tijela od njuške do kloake (SVL) uključena kao suvarijabla, pokazala je da je skup analiziranih morfometrijskih značajki bio statistički značajno povezan sa SVL-om (Pillaijev trag = 0,956, $F_{4, 137} = 386,73$, $p < 0,001$). Nakon kontrole za SVL, utvrđene su i statistički značajne razlike među populacijama (Pillaijev trag = 0,355, $F_{8, 276} = 7,44$, $p < 0,001$) i spolovima (Pillaijev trag = 0,601, $F_{4, 137} = 51,48$, $p < 0,001$). Interakcija populacija * spol nema statistički značajan utjecaj (Pillaijev trag = 0,061, $F_{8, 276} = 1,08$, $p = 0,380$). Jednofaktorske ANCOVA-e pokazale su da na varijable TL, TW, BW i BH postoji statistički značajan utjecaj SVL, populacije i spola, ali ne i njihove interakcije (**Tablica 3**). *Post hoc* usporedbe po parovima s Tukeyjevom prilagodbom pokazale su geografsku varijabilnost u mjerama tijela, ali obrasci razlika nisu bili jednaki za sve varijable (**Tablica 4**). Za TL je značajna razlika utvrđena samo između Bizeka i Like, dok se Vir nije značajno razlikovao od kopnenih populacija. Za TW i BH virska populacija imala je više vrijednosti od obje kopnene populacije, dok je za BW značajna razlika utvrđena samo između Like i Vira. Stoga rezultati nakon kontrole za SVL upućuju na to da manje apsolutne dimenzije jedinki s Vira ne znače nužno i proporcionalno manje vrijednosti svih mjera tijela. Smjer razlike prikazan je kroz procijenjene marginalne sredine. Ženke u svim populacijama imaju kraće repove (TL; $p < 0,001$) u odnosu na mušjake, no veće vrijednosti TW ($p = 0,004$), BW ($p = 0,025$) i BH ($p = 0,004$).



Slika 15. Pearson korelacijska matrica za mjere tijela. Nazivi varijabli odgovaraju kraticama u **Tablici 2**.

Tablica 3. Rezultati jednofaktorskih ANCOVA za Box-Cox transformirane mjere tijela po populaciji i spolu, uz SVL kao suvarijablu. * – statistički značajan rezultat. Nazivi varijabli odgovaraju kraticama u **Tablici 2**.

Varijabla	Faktor	F	p-vrijednost	
TL	SVL	1795,010	< 0,001	*
	Populacija	12,388	< 0,001	*
	Spol	190,584	< 0,001	*
	Interakcija populacije i spola	2,171	0,118	
TW	SVL	891,545	< 0,001	*
	Populacija	9,465	< 0,001	*
	Spol	8,298	0,005	*
	Interakcija populacije i spola	0,440	0,645	
BW	SVL	621,178	< 0,001	*
	Populacija	7,390	0,001	*
	Spol	5,049	0,026	*
	Interakcija populacije i spola	0,125	0,882	
BH	SVL	770,511	< 0,001	*
	Populacija	12,896	< 0,001	*
	Spol	8,579	0,004	*
	Interakcija populacije i spola	0,249	0,780	

Tablica 4. Rezultati *post hoc* testa za uspoređivanje parove lokacija, za Box-Cox transformirane mjere tijela. Procjena – razlika srednjih vrijednosti transformiranih vrijednosti analiziranih varijabli za par koji se uspoređuje; SE – standardna pogreška; * – statistički značajan rezultat. Nazivi varijabli odgovaraju kraticama u **Tablici 2**.

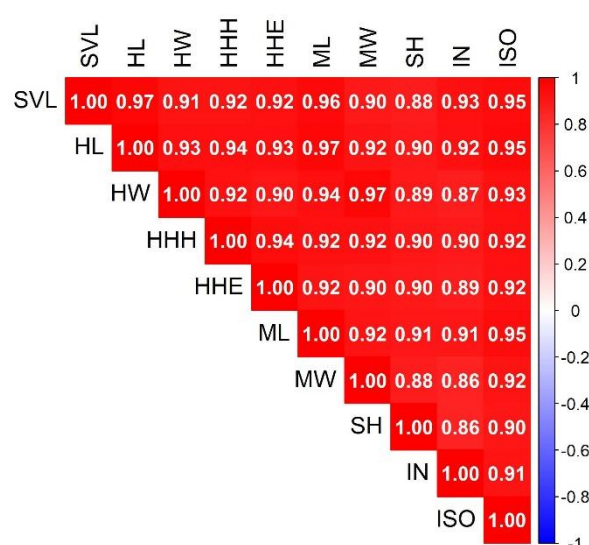
Varijabla	Parovi koji se uspoređuju	Procjena	SE	p-vrijednost	
TL	Bizek – Lika	0,895	0,342	0,026	*
	Bizek – Vir	0,461	0,372	0,432	
	Lika – Vir	-0,434	0,372	0,476	
TW	Bizek – Lika	-0,021	0,216	0,995	
	Bizek – Vir	-0,757	0,236	0,005	*
	Lika – Vir	-0,736	0,236	0,006	*
BW	Bizek – Lika	0,413	0,396	0,551	
	Bizek – Vir	-1,006	0,432	0,055	
	Lika – Vir	-1,419	0,432	0,004	*
BH	Bizek – Lika	1,060	0,951	0,509	
	Bizek – Vir	-3,360	1,036	0,004	*
	Lika – Vir	-4,420	1,036	< 0,001	*

Dodatna analiza reduciranim MANCOVA modelom, iz kojeg su isključene mjere TL i TW, pokazala je slične trendove skupina, ali sa slabijim višefaktorskim odvajanjem (Pillaijev trag = 0,160 za lokaciju, 0,059 za spol) i pogotovo slabijim kontrastima među parovima u

post hoc usporedbama. Stoga cjeloviti model daje bolju razlučivost razlika među skupinama pri niskoj multikolinearnosti (sve GVIF vrijednosti < 1,09).

4.1.2 Morfometrija glave

Mjere glave visoko su korelirane međusobno i također s mjerom SVL (**Slika 16**), no sve vrijednosti GVIF-a su opet ispod 1,09, što opet upućuje na izostanak multikolinearnosti. Zbog toga nijedna mjera glave nije izbačena iz analize.



Slika 16. Pearson korelacijska matrica za mjere glave i dužinu tijela od njuške do kloake (SVL). Nazivi varijabli odgovaraju kraticama u **Tablici 2**.

MANCOVA sa SVL kao suvarijablom pokazala je statistički značajan višefaktorski utjecaj varijable SVL (Pillaijev trag = 0,965, $F_{9, 132} = 399,63$, $p < 0,001$), populacije (Pillaijev trag = 0,680, $F_{18, 266} = 7,61$, $p < 0,001$) i spola (Pillaijev trag = 0,149, $F_{9, 132} = 2,56$, $p = 0,009$). Interakcija populacije i spola nema statistički značajan utjecaj (Pillaijev trag = 0,097, $F_{18, 266} = 0,75$, $p = 0,754$). Jednofaktorske ANCOVA-e pokazale su statistički značajan utjecaj lokacije na sve varijable osim na IN, dok je utjecaj spola bio statistički značajan samo za ISO (**Tablica 5**). Interakcija lokacije i spola na IN pokazala je statističku značajnost u jednofaktorskoj ANCOVA-i, što ukazuje na razlike u odnosu spola i IN među populacijama (**Tablica 5**). *Post hoc* usporedbe po parovima s Tukeyevom prilagodbom

potvrdile su izraženu međupopulacijsku varijabilnost u mjerama glave, posebice za virsku populaciju, kod koje oba spola imaju u prosjeku veće glave u odnosu na tijelo, pri čemu su u **Tablici 6** prikazani samo statistički značajni rezultati, dok su potpuni rezultati dostupni u **Prilogu 6**. Za varijablu ISO uočen je drugačiji obrazac: poskoci u Lici imaju statistički značajno niže vrijednosti u odnosu na preostale dvije populacije, razlika između zmija u Bizeku i na Viru nije statistički značajna, a kod ženki je u prosjeku manja vrijednost nego kod mužjaka ($p = 0,017$). *Post hoc* usporedbe po parovima s Tukeyevom prilagodbom nisu pokazale statistički značajne razlike u mjeri IN između ijednog para skupina. Dakle, iako su trendovi među grupama različiti, kontrasti nisu dovoljno jaki da bi se isticali sami po sebi. Ovi rezultati ukazuju na postojanje specifičnih morfometrijskih obrazaca u dimenzijama glave, koje su ovisni o veličini tijela.

Tablica 5. Rezultati jednofaktorskih ANCOVA za Box-Cox transformirane mjere glave po populaciji i spolu, uz SVL kao suvarijablu. * – statistički značajan rezultat. Nazivi varijabli odgovaraju kraticama u **Tablici 2**.

Varijabla	Faktor	F	p-vrijednost	
HL	SVL	2734,619	< 0,001	*
	Populacija	16,222	< 0,001	*
	Spol	0,874	0,351	
	Interakcija populacije i spola	0,214	0,807	
HW	SVL	967,957	< 0,001	*
	Populacija	25,853	< 0,001	*
	Spol	3,879	0,051	
	Interakcija populacije i spola	1,565	0,213	
HHH	SVL	950,877	< 0,001	*
	Populacija	19,259	< 0,001	*
	Spol	1,517	0,220	
	Interakcija populacije i spola	1,011	0,367	
HHE	SVL	948,575	< 0,001	*
	Populacija	14,785	< 0,001	*
	Spol	1,459	0,229	
	Interakcija populacije i spola	0,131	0,877	
ML	SVL	1932,413	< 0,001	*
	Populacija	13,859	< 0,001	*
	Spol	1,734	0,190	
	Interakcija populacije i spola	0,436	0,648	
MW	SVL	746,709	< 0,001	*
	Populacija	17,176	< 0,001	*
	Spol	2,261	0,135	
	Interakcija populacije i spola	0,392	0,677	
SH	SVL	596,261	< 0,001	*
	Populacija	11,219	< 0,001	*
	Spol	2,450	0,120	
	Interakcija populacije i spola	0,124	0,883	

Varijabla	Faktor	F	p-vrijednost	
IN	SVL	910,831	< 0,001	*
	Populacija	0,993	0,373	
	Spol	0,438	0,509	
	Interakcija populacije i spola	3,092	0,049	*
ISO	SVL	1780,137	< 0,001	*
	Populacija	28,971	< 0,001	*
	Spol	5,805	0,017	*
	Interakcija populacije i spola	1,002	0,370	

Tablica 6. Rezultati *post hoc* testa za statistički značajne kombinacije populacija, za mjere glave. Procjena – razlika srednjih vrijednosti transformiranih vrijednosti analiziranih varijabli za par koji se uspoređuje; SE – standardna pogreška; * – statistički značajni rezultat. Nazivi varijabli odgovaraju kraticama u **Tablici 2**.

Varijabla	Parovi koji se uspoređuju	Procjena	SE	p-vrijednost	
HL	Bizek – Vir	-36,350	7,610	< 0,001	*
	Lika – Vir	-41,430	7,620	< 0,001	*
HW	Bizek – Vir	-23,930	4,420	< 0,001	*
	Lika – Vir	-27,180	4,430	< 0,001	*
HHH	Bizek – Vir	-2,762	0,461	< 0,001	*
	Lika – Vir	-2,351	0,461	< 0,001	*
HHE	Bizek – Vir	-1,450	0,281	< 0,001	*
	Lika – Vir	-1,340	0,281	< 0,001	*
ML	Bizek – Vir	-8,880	1,670	< 0,001	*
	Lika – Vir	-6,860	1,680	< 0,001	*
MW	Bizek – Vir	-10,270	2,330	< 0,001	*
	Lika – Vir	-11,890	2,330	< 0,001	*
SH	Bizek – Vir	-0,863	0,183	< 0,001	*
	Lika – Vir	-0,750	0,183	< 0,001	*
ISO	Bizek – Lika	5,280	0,943	< 0,001	*
	Lika – Vir	-7,620	1,027	< 0,001	*

4.1.3 Skalirani indeks mase (SMI)

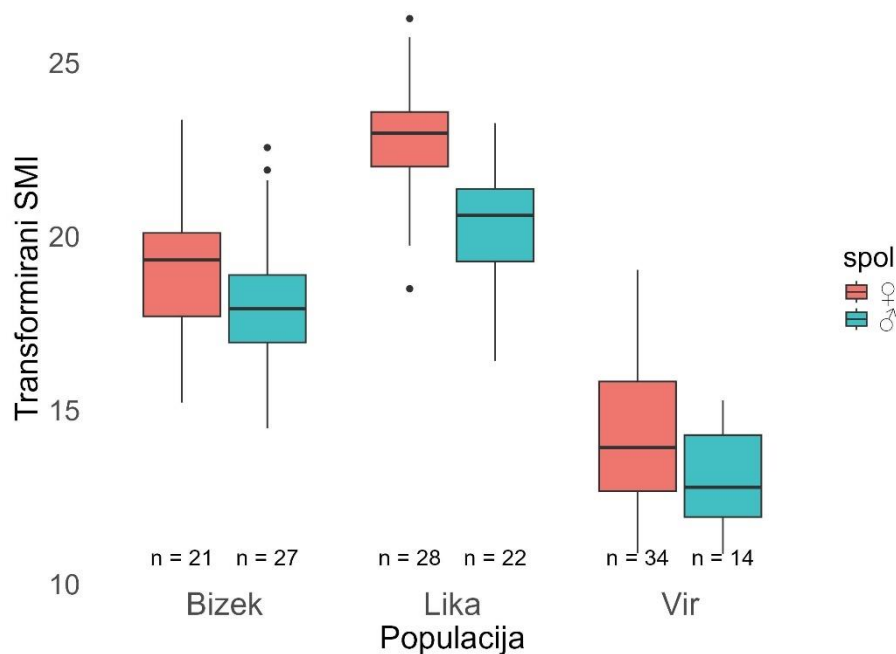
Najmanje zabilježene mase imali su mušjaci, a najveće ženke, u sve tri populacije (**Tablica 7**). U svim populacijama ženke imaju u prosjeku veću tjelesnu masu od mušjaka, a najveće mase imale su jedinke iz Like, dok su poskoci s Vira u prosjeku imali najmanju masu. Isti obrasci vidljivi su i u vrijednostima netransformiranog skaliranog indeksa mase

(SMI), koji uzima u obzir varijacije u duljini tijela među jedinkama: ženke u pravilu imaju veće vrijednosti SMI-a u svim populacijama, najveće vrijednosti su u Lici, a prosječno najmanje SMI vrijednosti imaju poskoci s Vira.

Tablica 7. Deskriptivna statistika za masu i netransformirane SMI vrijednosti po populaciji i spolu, bez podataka za ponovno uhvaćene jedinke. SMI – skalirani indeks mase (netransformirane vrijednosti), N – broj uzoraka po skupini, Min – najmanja vrijednost, Max – najveća vrijednost, SV – srednja vrijednost.

Populacija	Sex	N	Masa (g)					SMI			
			Min	Max	SV	Medijan		Min	Max	SV	Medijan
Bizek	♀	21	15	270	144	141		72,3	156	109	110
	♂	27	7	234	103	104		66,3	146	98,5	96,5
Lika	♀	28	10	358	194	222		102	193	149	151
	♂	22	8	280	130	146		82,6	154	122	124
Vir	♀	34	11	146	70,9	76		40,7	108	65,6	61,9
	♂	14	11	120	67,7	72,5		40,6	72,8	55,7	53,4

Rezultati ANOVA-e su pokazali da populacija ($F_{2,140} = 197,549$, $p < 0,001$) i spol ($F_{1,140} = 22,377$, $p < 0,001$) imaju statistički značajan utjecaj na SMI, dok interakcija populacije i spola nema ($F_{2,140} = 1,819$, $p = 0,166$). U prosjeku najveće vrijednosti SMI-a imaju jedinke iz Like, a najmanje jedinke s Vira (**Slika 17**). *Post hoc* usporedbe procijenjenih marginalnih sredina pokazale su da su razlike među većinom uspoređivanih kombinacija populacija i spolova statistički značajne (**Tablica 8**). Ženke iz svake istraživane populacije u pravilu imaju veće SMI vrijednosti od mužjaka iz iste populacije, no jedino je u ličkoj populaciji ta razlika statistički značajna.



Slika 17. Usporedba Box-Cox transformiranih vrijednosti skaliranog indeksa mase (SMI) za tri istraživane populacije i oba spola. Crna vodoravna crta predstavlja medijan transformiranog SMI-a. Kvadrati predstavljaju interkvartilni raspon (IQR: Q1 – Q3). „Brkovi“ sežu do najudaljenijih opažanja koja se još uvijek nalaze unutar granica $Q1 - 1,5 \times IQR$, odnosno $Q3 + 1,5 \times IQR$, a pojedinačne crne točke prikazuju vrijednosti koje izlaze iz raspona „brkova“.

Tablica 8. Rezultati *post hoc testa* za kombinacije populacija i spolova od interesa, za SMI. ♀ – ženka, ♂ – mužjak; procjena – razlika srednjih vrijednosti transformiranih SMI vrijednosti za par koji se uspoređuje; SE – standardna pogreška; * – statistički značajan rezultat.

Par spol-populacija	Procjena	SE	p-vrijednost	
Bizek ♀ – Bizek ♂	1,010	0,568	0,488	
Bizek ♀ – Lika ♀	-3,750	0,563	< 0,001	*
Bizek ♀ – Vir ♀	4,777	0,542	< 0,001	*
Bizek ♂ – Lika ♂	-2,330	0,560	0,001	*
Bizek ♂ – Vir ♂	4,990	0,643	< 0,001	*
Lika ♀ – Lika ♂	2,420	0,556	< 0,001	*
Lika ♀ – Vir ♀	8,520	0,498	< 0,001	*
Lika ♂ – Vir ♂	7,320	0,667	< 0,001	*
Vir ♀ – Vir ♂	1,230	0,620	0,360	

4.2 Merističke značajke

Deskriptivna statistika (najmanja, najveća, srednja vrijednost te medijan) svih deset merističkih varijabli: (D), (V), (SC), (CL), (CR), (SLL), (SLR), (ILL), (ILR) i suprarostralne ljuske prikazana je zasebno po lokaciji i spolu za svaku varijablu, bez podataka za ponovno uhvaćene jedinke, u **Prilogu 7**. Lička populacija razlikuje se od bizečke i virske po srednjoj vrijednosti i medijanu broja (D), no ni u jednoj istraživanoj populaciji nema razlika među spolovima. Poskoci s otoka Vira imaju prosječno manje (V) i (SC), ali više suprarostralnih ljusaka, nego poskoci iz Bizeka i Like. Mužjaci imaju više (V) i (SC) od ženki u sve tri istraživane populacije. Vrijednosti okoočnih (CL, CR), nadusnih (SLL, SLR) i podusnih ljusaka (ILL, ILR) slabije su izražene u istraživanim populacijama i kod oba spola. Prosječne vrijednosti za lijevi i desni profil su slične, što ukazuje na dobru simetriju, uz iznimne razlike od jedne ljuske u nekim slučajevima: mužjaci u Bizeku u pravilu imaju na desnom profilu jednu okoočnu ljusku više od ženki; mužjaci u prosjeku imaju jednu nadusnu ljusku manje nego ženke, posebice u bizečkoj populaciji; podusne ljuske variraju nešto više od nadusnih, a poskoci iz ličke populacije prosječno imaju jednu podusnu ljusku više za oba profila, u odnosu na bizečke i virske.

ANCOVA je pokazala da broj (D) ovisi o populaciji ($F_{2,142} = 27,697$, $p < 0,001$), dok učinci SVL ($F_{1,142} = 3,386$, $p = 0,068$), spola ($F_{1,142} = 0,497$, $p = 0,482$) i njihove interakcije ($F_{2,142} = 0,167$, $p = 0,846$) nisu značajni. *Post hoc* analize ukazuju da poskoci iz Like imaju više poprečnih redova leđnih ljusaka od onih iz Bizeka i Vira (za obje usporedbe $p < 0,001$), dok razlika između Bizeka i Vira nije značajna ($p = 0,240$). Nisu utvrđene razlike među spolovima unutar pojedinih populacija.

Na trbušne ljuske (V) značajni su utjecaji SVL ($F_{1,143} = 35,426$, $p < 0,001$), populacije ($F_{2,143} = 55,841$, $p < 0,001$) i spola ($F_{1,143} = 7,889$, $p = 0,006$), dok interakcija nije značajna ($F_{2,143} = 0,621$, $p = 0,539$). Poskoci s Vira imaju manje (V) u odnosu na poskoke iz Bizeka i Like (oboje $p < 0,001$) dok između Bizeka i Like nema razlike ($p = 0,931$). Ženke imaju manje (V) od mužjaka ($p = 0,005$), što potvrđuje spolni dimorfizam.

Svi testirani faktori i njihova interakcija pokazuju značajne učinke na (SC): SVL ($F_{1,143} = 4,668$, $p = 0,032$), populacija ($F_{2,143} = 62,597$, $p < 0,001$), spol ($F_{1,143} = 251,587$, $p < 0,001$), interakcija ($F_{2,143} = 8,510$, $p < 0,001$). Mužjaci u pravilu imaju više (SC) od ženki

($p < 0,001$), a virska populacija ima manje (SC) u usporedbi s bizečkom i ličkom (za oboje $p < 0,001$). Interakcija populacije i spola dodatno naglašava razlikovanje skupina.

Ni SVL ($F_{1,142} = 0,828$, $p = 0,364$), populacija ($F_{2,142} = 0,748$, $p = 0,475$), spol ($F_{1,142} = 0,031$, $p = 0,861$), niti interakcija populacije i spola ($F_{2,142} = 0,308$, $p = 0,736$) nije imala značajan utjecaj na (CL). Na (CR) je značajan učinak populacije ($F_{2,142} = 5,410$, $p = 0,005$), dok su SVL ($F_{1,142} = 0,141$, $p = 0,708$), spol ($F_{1,142} = 0,483$, $p = 0,488$) i interakcija populacija i spola ($F_{2,142} = 2,759$, $p = 0,067$) bez značajnog učinka. Jedinke iz Bizeka imaju više (CR) od onih iz Like ($p = 0,041$) i Vira ($p = 0,008$), dok razlike između Like i Vira nisu značajne ($p = 0,681$).

Jedino spol ima značajan utjecaj na nadusne ljuske (SLL: $F_{1,142} = 5,673$, $p = 0,019$; SLR: $F_{1,142} = 6,399$, $p = 0,013$). Utjecaji SVL (SLL: $F_{1,142} = 0,077$, $p = 0,782$; SLR: $F_{1,142} = 0,089$, $p = 0,765$), populacije (SLL: $F_{2,142} = 1,851$, $p = 0,161$; SLR: $F_{2,142} = 0,308$, $p = 0,736$) te interakcije populacije i spola (SLL: $F_{2,142} = 0,158$, $p = 0,854$; SLR: $F_{2,142} = 2,337$, $p = 0,100$) nisu bili statistički značajni. Ženke imaju više nadusnih ljusaka od mužjaka (SLL: $p = 0,019$; SLR: $p = 0,008$), što dodatno potvrđuje spolni dimorfizam.

Na (ILL) utječe populacija ($F_{2,142} = 5,318$, $p = 0,006$), dok SVL ($F_{1,142} = 0,252$, $p = 0,617$), spol ($F_{1,142} = 2,579$, $p = 0,111$) i interakcija populacije i spola ($F_{2,142} = 2,335$, $p = 0,101$) nisu značajne. Poskoci iz Bizeka imaju manje ILL od onih iz Like ($p = 0,006$), a razlike između Bizeka i Vira ($p = 0,450$) te Like i Vira ($p = 0,241$) nisu značajne. Za (ILR) su značajni utjecaji populacije ($F_{2,142} = 5,032$, $p = 0,008$) i spola ($F_{1,142} = 4,168$, $p = 0,043$), dok su SVL ($F_{1,142} = 0,317$, $p = 0,574$) i interakcija ($F_{2,142} = 0,766$, $p = 0,467$) bez učinka. Ženke imaju više (ILR) od mužjaka ($p = 0,033$).

Na broj suprarostrálnih ljusaka značajan je utjecaj SVL ($F_{1,143} = 3,985$, $p = 0,048$) i populacija ($F_{2,143} = 6,262$, $p = 0,003$), dok su spol ($F_{1,143} = 0,806$, $p = 0,371$) i interakcija ($F_{2,143} = 0,005$, $p = 0,995$) bez značajnog učinka. Virski poskoci imaju više suprarostrálnih ljusaka od onih iz Bizeka ($p = 0,002$) i Like ($p = 0,027$), dok između Bizeka i Like nema razlike ($p = 0,588$).

Detaljni rezultati *post hoc* usporedbi za sve merističke varijable prikazani su u **Prilogu 8**.

4.3 Ledna cik-cak šara

Od 155 jedinki u pet godina istraživanja iz sve tri populacije, na njih 154 moglo se izbrojati broj oscilacija cik-cak šare (**Tablica 9**). Isključivanje ženke s Vira koja je imala izrazito blijedu, gotovo nevidljivu šaru (**Slika 18**), nije imalo bitan utjecaj na strukturu varijance ili značajnost rezultata.

Tablica 9. Deskriptivna statistika za broj oscilacija cik-cak šare za 154 jedinke, po populaciji i spolu. N – broj jedinki po skupini, Najmanje – najmanji broj oscilacija po skupini, Najviše – najveći broj oscilacija po skupini, SV – srednja vrijednost.

Populacija	Spol	N	Najmanje	Najviše	SV	Medijan
Bizak	♀	23	37	49	42	41
	♂	28	34	47	41	40
Lika	♀	32	34	46	41	42
	♂	21	33	46	42	43
Vir	♀	34	28	40	33	33
	♂	16	27	40	33	32

ANCOVA je pokazala statistički značajni utjecaj populacije ($F_{2,144} = 55,848$, $p < 0,001$) na broj oscilacija cik-cak šare. Utjecaj spola ($F_{1,144} < 0,734$, $p = 0,393$), interakcije ($F_{2,144} = 1,792$, $p = 0,170$) i SVL-a ($F_{1,144} = 1,592$, $p = 0,209$) nije statistički značajan. *Post hoc* usporedbe po parovima s Tukeyjevom prilagodbom pokazale su da jedinke s otoka Vira imaju oko osam oscilacija manje od jedinki iz Bizeka i Like (sve $p < 0,001$), dok između Bizeka i Like nema značajnih razlika (**Tablice 9 i 10**).

Tablica 10. *Post hoc* usporedbe po parovima s Tukeyjevom prilagodbom broja oscilacija cik-cak šare za 154 jedinke. Procjena – razlika srednjih vrijednosti analiziranih varijabli za par koji se uspoređuje; SE – standardna pogreška; * – statistički značajan rezultat.

Uspoređivani parovi	Procjena	SE	p-vrijednost	
Bizak – Lika	-0,287	0,640	0,896	
Bizak – Vir	8,362	0,690	< 0,001	*
Lika – Vir	8,648	0,721	< 0,001	*



Slika 18. Ženka poskoka s otoka Vira atipičnog izgleda (tzv. *concolor* varijacija), s izrazito blijedom, gotovo nevidljivom, cik-cak šarom.

Fisherovim egzaktnim testom pokazale su se značajne razlike među populacijama i spolovima glede kontrasta šara-tijelo, jačine kontrasta unutar šare, jačine kontrasta na rubu šare i svjetlini cik-cak šare, ali samo po spolu za prisutnost bijelog obruba, koji gotovo nikad nije prisutan kod ženki (**Tablica 11**). *Post hoc* usporedbe po parovima s Bonferronijevom prilagodbom pokazali su da se cik-cak šara poskoka s otoka Vira značajno razlikuje od poskoka iz Bizeka i Like po kontrastu između šare i tijela, svjetlini šare, jačini kontrasta ruba te jačini kontrasta centralnog dijela šare (za sve $p < 0,01$). Jedinke s Vira imale su svjetliju i slabije kontrastnu šaru, s manje izraženim rubom i slabijim kontrastom centralnog dijela šare. Nisu utvrđene statistički značajne razlike između jedinki iz Bizeka i Like (**Tablica 12**).

Tablica 11. Fisherov egzaktni test po populaciji i spolu (n = 154), za kontrast cik-cak šare u odnosu na tijelo, svjetlinu šare, jačinu kontrasta ruba šare u odnosu na tijelo, jačinu kontrasta centralnog dijela šare u odnosu na tijelo te bijelog obruba. * – statistički značajni rezultati.

Varijabla	Populacija (p-vrijednost)	Spol (p-vrijednost)
kontrast šara-tijelo	< 0,001 *	< 0,001 *
svjetlina šare	< 0,001 *	< 0,001 *
jačina kontrasta ruba šare	< 0,001 *	< 0,001 *
jačina kontrasta centralnog dijela šare	< 0,001 *	< 0,001 *
bijeli obrub	0,105	< 0,001 *

Tablica 12. Fisherov egzaktni test po parovima, s Bonferronijevom prilagodbom, za populacije i spolove (n = 154): za kontrast cik-cak šare u odnosu na tijelo, svjetlinu šare, jačinu kontrasta ruba šare u odnosu na tijelo, jačinu kontrasta centralnog dijela šare u odnosu na tijelo te bijelog obruba. * – statistički značajni rezultati.

	Varijabla	Usporedba	p-vrijednost	p-vrijednost (Bonferroni)	
Populacija	kontrast šara-tijelo	Bizek – Lika	0,595	1,000	
		Bizek – Vir	< 0,001	< 0,001	*
		Lika – Vir	< 0,001	0,004	*
	svjetlina šare	Bizek – Lika	0,088	1,000	
		Bizek – Vir	< 0,001	< 0,001	*
		Lika – Vir	< 0,001	0,006	*
	jačina kontrasta rub	Bizek – Lika	1,000	1,000	
		Bizek – Vir	< 0,001	< 0,001	*
		Lika – Vir	< 0,001	< 0,001	*
Spol	kontrast šara-tijelo	Bizek – Lika	0,711	1,000	
		Bizek – Vir	< 0,001	< 0,001	*
		Lika – Vir	< 0,001	< 0,001	*
	svjetlina šare	Bizek – Lika	< 0,001	< 0,001	*
		Bizek – Vir	< 0,001	< 0,001	*
		Lika – Vir	< 0,001	< 0,001	*
	jačina kontrasta rub	Bizek – Lika	< 0,001	< 0,001	*
		Bizek – Vir	< 0,001	< 0,001	*
		Lika – Vir	< 0,001	< 0,001	*

Uočljivost cik-cak šare pokazuje jasan obrazac razlikovanja među populacijama i spolovima (**Tablica 13**). Poskoci iz Bizeka i Like međusobno su vrlo slični te u obje populacije prevladavaju jedinke s tamnom i kontrastnom šarom, dok jedinke s Vira imaju svjetliju i slabije kontrastnu šaru. Spolne razlike prisutne su u sve tri populacije: dodatni

Fisherovi egzaktni testovi unutar populacija pokazali su da su mušjaci u pravilu imali tamniju i kontrastniju šaru od ženki. Statistički značajne spolne razlike u kontrastu između šare i tijela i svjetlini šare utvrđene su u sve tri populacije (svi $p < 0,001$). Međuspolne razlike u kontrastu ruba šare bile su značajne na Viru ($p < 0,001$), ali ne u Bizeku i Lici (oboje $p = 1,000$). Spolne razlike u kontrastu unutarnjeg dijela šare bile su značajne u Bizeku i Lici (oboje $p < 0,001$), ali ne i na Viru ($p = 0,077$) nakon Bonferronijeve prilagodbe. Za prisutnost bijelog obruba statistički značajne razlike među spolovima potvrđene su u svim populacijama (svi $p < 0,001$). Bijeli obrub gotovo je odsutan kod ženki, dok je kod mužjaka češće djelomično ili potpuno izražen.

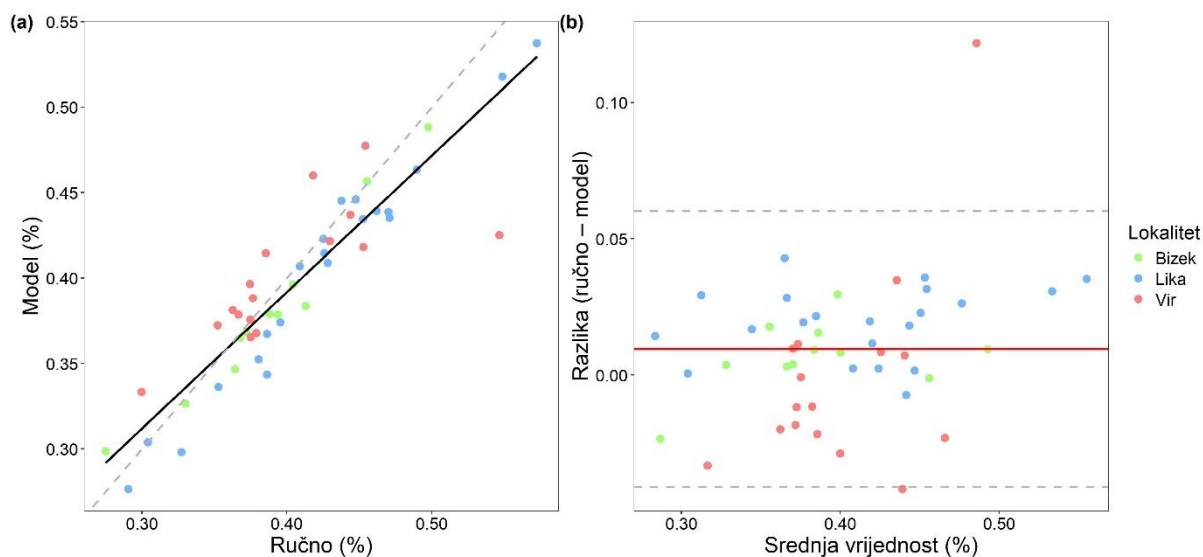
Tablica 13. Broj jedinki prema kategorijama značajki cik-cak šare, populaciji i spolu ($n = 154$). Frekvencije su korištene kao ulazni podaci za Fisherove egzaktne testove i naknadne usporedbe po parovima s Bonferronijevom prilagodbom.

Populacija	Varijabla	Razina	♀	♂
Bizek	kontrast šara-tijelo	jaki	9	28
		srednji	14	0
		slabi	0	0
	svjetlina šare	tamna	12	28
		između	11	0
		svijetla	0	0
	jačina kontrasta unutar	jaki	2	24
		srednji	20	4
		slabi	1	0
	jačina kontrasta rub	jaki	21	28
		srednji	2	0
		slabi	0	0
	bijeli obrub	prisutan	0	6
		djelomično	1	15
		odsutan	22	7
Lika	kontrast šara-tijelo	jaki	14	21
		srednji	17	0
		slabi	1	0
	svjetlina šare	tamna	12	21
		između	20	0
		svijetla	0	0
	jačina kontrasta unutar	jaki	3	19
		srednji	28	2
		slabi	1	0
	jačina kontrasta rub	jaki	30	21
		srednji	2	0
		slabi	0	0
	bijeli obrub	prisutan	1	7
		djelomično	6	9
		odsutan	25	5
Vir	kontrast šara-tijelo	jaki	1	14
		srednji	25	2

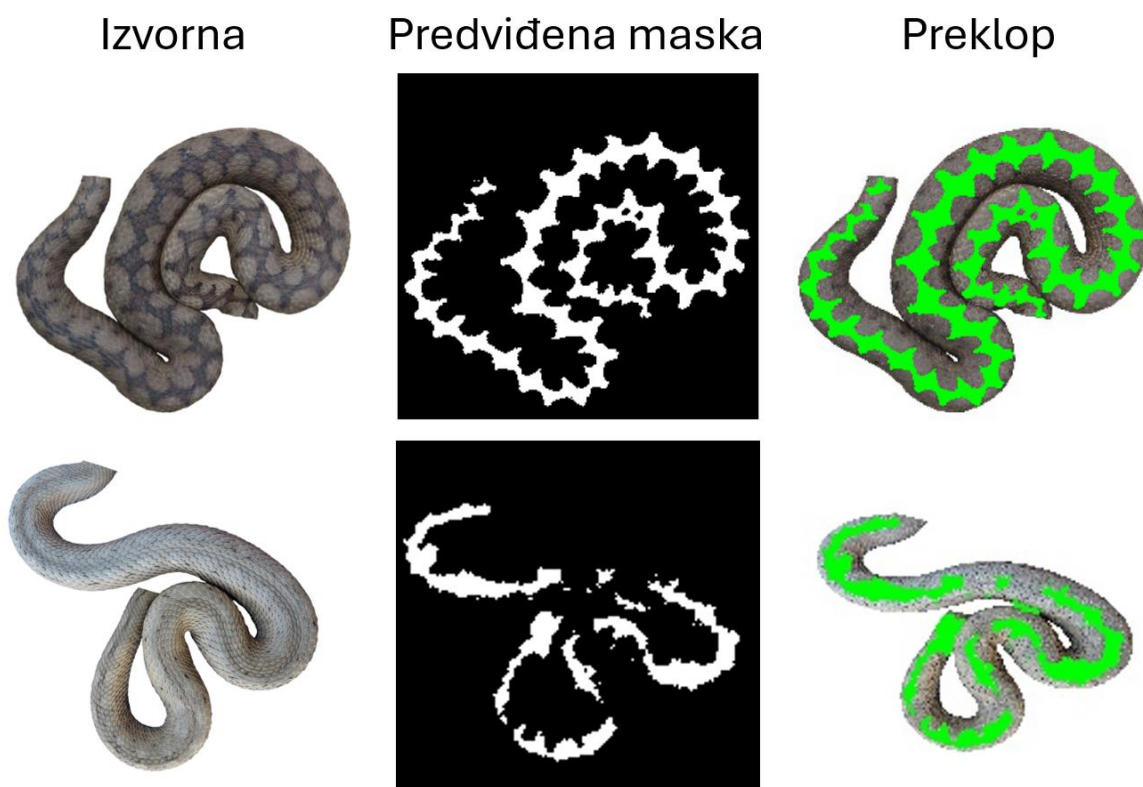
Populacija	Varijabla	Razina	♀	♂
		slabi	8	0
	svjetlina šare	tamna	1	14
		između	27	2
		svijetla	6	0
	jačina kontrasta unutar	jaki	0	0
		srednji	22	16
		slabi	12	0
	jačina kontrasta rub	jaki	8	16
		srednji	26	0
		slabi	0	0
	bijeli obrub	prisutan	0	2
		djelomično	1	8
		odsutan	33	6

4.3.1 Procjena površine cik-cak šare primjenom strojnog učenja

Model je pokazao visoku razinu slaganja s ručnom metodom ($r = 0,92$ ukupno; $r > 0,97$ unutar pojedinih populacija), uz malu sustavnu pogrešku ($\approx 1 - 2 \%$) i uske granice slaganja (**Slike 19 i 20, Prilog 9**). Uspješnost modela potvrđena je i na zahtjevnijim primjerima s izrazito slabim kontrastom šare, gdje model i dalje prepoznaje osnovnu strukturu uzorka, iako s nešto većim odstupanjima (**Slika 20**). Stabilnost odnosa između metoda u većini podskupina, vidljiva kroz regresijske pravce bliske odnosu 1 : 1 (nagib ≈ 1 , nizak presjek y-osi), upućuje na robusnost modela u odnosu na biološku i morfološku varijabilnost šare (**Prilozi 10 i 11**). Bland-Altmanov prikaz ne pokazuje jasan trend ovisnosti razlike između metoda o veličini mjerenja, što upućuje na izostanak izraženog proporcionalnog odstupanja između metoda (**Slika 19 i Prilog 12**). Najveća odstupanja uočena su kod mužjaka s Vira, gdje su nagib regresijskog pravca i koeficijent korelacije bili znatno niži u odnosu na ostale podskupine, što je vjerojatno posljedica malog broja jedinki ($n = 4$). Vrijednosti funkcije gubitka (*Dice* koeficijent) pokazale su početnu varijabilnost u validacijskom skupu, nakon čega se stabiliziraju i približavaju vrijednostima u skupu za treniranje, što upućuje na zadovoljavajuću sposobnost generalizacije modela (**Prilozi 10 i 13**).



Slika 19. Usporedba ručne izolacije i modelne procjene površine cik-cak šare za sve jedinke poskoka zajedno ($n = 48$): **(a)** regresijski odnos između metoda (crni pravac) i odstupanje od teorijskog odnosa 1 : 1 (isprekidani sivi pravac); **(b)** Bland–Altmanov prikaz razlika između metoda, s naznačenom srednjom vrijednošću razlike (crvena linija) i 95 %-tnim granicama slaganja (eng. *limits of agreement*; srednja vrijednost $\pm 1,96$ standardne devijacije; isprekidane sive linije).



Slika 20. Primjer rezultata prepoznavanja cik-cak šare modelom. **Gore:** Primjer segmentacije cik-cak šare kod jedinke poskoka s jasno vidljivom cik-cak šarom iz Bizeka, koju je model gotovo u potpunosti dobro prepoznao. **Dolje:** Primjer segmentacije cik-cak šare kod jedinke s izrazito slabim kontrastom (*concolor* varijacija, **Slika 18**) s otoka Vira. Unatoč gotovo nevidljivoj šari na izvornoj slici (lijevo), model uspijeva prepoznati osnovnu strukturu uzorka (sredina), što je vidljivo i na preklopu s izvornom slikom (desno), iako su prisutna odstupanja.

ANCOVA je pokazala da je relativna površina cik-cak šare značajno ovisna o spolu ($F_{2, 134} = 20,840$, $p < 0,001$), i pripadnosti populaciji ($F_{2, 134} = 3,739$, $p = 0,026$). Također je utvrđena statistički značajna interakcija populacije i spola ($F_{2, 134} = 5,121$, $p = 0,007$), što upućuje na varijabilnost spolnog dimorfizma razlika među populacijama. Utjecaj SVL-a ($F_{1, 134} = 0,110$, $p = 0,741$) nije statistički značajan. *Post hoc* usporedbe po parovima s Tukeyjevom prilagodbom pokazale su da mužjaci iz Bizeka i Like imaju veću relativnu površinu cik-cak šare u odnosu na ženke s istih populacija (oboje $p < 0,001$), dok takva razlika nije utvrđena na Viru ($p = 0,459$), što ukazuje na izostanak spolnog dimorfizma u

toj populaciji. Također, ženke s Vira imaju značajno veću površinu šare od ženki iz Bizeka ($p = 0,032$), dok razlike među ostalim kombinacijama uspoređivanih parova istog spola među populacijama nisu bile statistički značajne (vidi **Priloge 14 i 15**). Dodatno, status presvlačenja (*opaque*) imao je značajan učinak na procijenjenu relativnu površinu šare ($F_{1, 134} = 6,485$, $p = 0,012$), što upućuje na osjetljivost modela na promjene kontrasta tijekom presvlačenja.

4.3.2 Analiza segmenata cik-cak šare

Deskriptivna statistika za varijable segmenata cik-cak šare prikazana je po populacijama, spolovima i segmentima u **Prilogu 16**. Opisno, prednji i srednji segmenti uglavnom su imali veće vrijednosti širine, broja ljusaka unutar šare i relativnog udjela ljusaka unutar šare od stražnjeg segmenta, dok je broj oscilacija bio najmanji u prednjem segmentu. Među populacijama se izdvajaju ličke jedinke s većom širinom šare i većim brojem ljusaka unutar šare, dok virske jedinke imaju užu šaru i manji broj oscilacija. Spolne razlike bile su najizraženije u broju ljusaka i relativnom udjelu ljusaka unutar cik-cak šare, pri čemu su mušjaci u pravilu imali veće vrijednosti od ženki. Ti su obrasci zatim statistički ispitani linearnim mješovitim modelima.

Rezultati LMM-a pokazali su da se obilježja cik-cak šare značajno razlikuju među segmentima tijela, populacijama i spolovima. Širina cik-cak šare varira među segmentima šare ($F_{2, 158} = 127,049$, $p < 0,001$), pri čemu su prednji i srednji širi od stražnjeg ($p < 0,001$), ali međusobno se ne razlikuju značajno ($p = 0,907$). Uočene su razlike i među populacijama ($F_{2, 76} = 28,141$, $p < 0,001$): poskoci iz Like imaju najširu šaru, a oni s Vira najužu (svi $p < 0,021$). Razlika među spolovima nije statistički značajna ($F_{1, 76} = 3,116$, $p = 0,082$).

Broj ljusaka unutar cik-cak šare pokazuje značajnu varijabilnost među segmentima ($F_{2, 158} = 156,052$, $p < 0,001$): prednji i srednji imaju znatno više ljusaka od stražnjeg (oba $p < 0,001$), dok prednji ima značajno više i od srednjeg ($p = 0,017$). Među populacijama ($F_{2, 76} = 10,533$, $p < 0,001$), najviše ljusaka imaju jedinke iz Like, značajno više od bizečkih ($p < 0,001$) i virskih ($p = 0,003$), dok razlika između Bizeka i Vira nije značajna ($p = 0,333$).

Mužjaci u prosjeku imaju značajno više ljusta unutar šare od ženki ($F_{2,76} = 12,937$, $p < 0,001$).

Relativni udio ljusta unutar cik-cak šare (N_i) također varira među segmentima ($F_{2,157} = 59,590$, $p < 0,001$): prednji i srednji imaju veći udio od stražnjega (oba $p < 0,001$), a prednji značajno više ljusta od srednjeg ($p < 0,001$). Učinci populacije ($F_{2,76} = 14,765$, $p < 0,001$) i spola ($F_{2,76} = 6,370$, $p = 0,014$) također su prisutni. Poskoci iz Bizeka imaju manji relativni udio ljusta unutar šare nego lički ($p = 0,001$) i virski ($p < 0,001$), dok se ličke i virske međusobno ne razlikuju ($p = 0,426$). Mužjaci imaju značajno veće vrijednosti od ženki ($p = 0,014$).

Broj oscilacija unutar segmenta razlikuje se ovisno o dijelu tijela ($F_{2,158} = 21,712$, $p < 0,001$): prednji segment ima manje oscilacija od srednjeg ($p < 0,001$) i stražnjeg ($p < 0,001$), koji međusobno ne pokazuju značajnu razliku ($p = 0,810$). Učinak populacije je izražen ($F_{2,76} = 29,924$, $p < 0,001$): poskoci s Vira imaju manje oscilacija, a razlika u odnosu na Bizek i Liku je značajna (oba $p < 0,001$), dok se Bizek i Lika ne razlikuju ($p = 0,871$). Spol nije imao značajan učinak ($F_{1,76} = 0,628$, $p = 0,431$).

4.4 Odabir mikrostaništa

Analiza kontingencijske tablice pokazala je da se učestalost korištenja mikrostaništa značajno razlikuje među populacijama (Monte Carlo hi-kvadrat test, $\chi^2 = 102,050$, $p < 0,001$), ali ne i među spolovima ($\chi^2 = 14,108$, $p = 0,547$). Razlike među spolovima nisu bile statistički značajne ni unutar pojedinih populacija (Bizek: $\chi^2 = 13,053$, $p = 0,484$; Lika: $\chi^2 = 6,974$, $p = 0,333$; Vir: $\chi^2 = 7,515$, $p = 0,746$). Stoga su spolovi u daljnjoj interpretaciji mikrostanišnih razlika spojeni, a naglasak je stavljen na razlike među populacijama. *Post hoc* usporedbe po parovima s Bonferronijevom korekcijom p-vrijednosti ukazale su na statistički značajne razlike među svim populacijama (sve $p < 0,001$). Ovi rezultati upućuju na populacijski specifične obrasce korištenja mikrostaništa, neovisno o spolu.

Jedinke oba spola zabilježene su u ukupno 16 od 26 kategorija mikrostaništa, dok za preostalih deset nije bilo nalaza (**Tablica 14**), uključujući ponovno uhvaćene jedinice. Najčešće korištena mikrostaništa u sve tri populacije bila su „otvorena zeljasta vegetacija

s kamenjem i grmljem“ te “kamenje/građevinski otpad s rijetkim vegetacijskim pokrovom„. Neka mikrostaništa korištena su isključivo u jednoj populaciji — primjerice, „unutar grma (otvoreno iznutra, gusto po rubu)“ zabilježeno je samo na Viru, dok su hrpe granja korištene samo u Bizeku, iako su bile prisutne na sve tri lokacije (osobno opažanje autora). Razlike među spolovima, iako postoje, bile su suptilne i bez jasnog obrasca.

Tablica 14. Broj nalaza po mikrostaništima, uključujući podatke za ponovno uhvaćene jedinke, za sve tri populacije i oba spola. Čelije bez brojke označavaju mikrostaništa za koje nije bilo nalaza za pojedini spol unutar pojedine populacije.

Mikrostanište	Bizek		Lika		Vir	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Litica s rijetkim vegetacijskim pokrovom	2					
Gusto grmlje		2	2	1	3	1
Unutar grma (otvoreno iznutra, gusto po rubu)					5	2
Unutar otvorene šume (visina stabala < 5 m)		2				
Otvoreno grmlje	1	1			2	
Otvorena zeljasta vegetacija	3	2	1			
Otvorena zeljasta vegetacija s kamenjem		2	15	7	2	
Otvorena zeljasta vegetacija s kamenjem i grmljem	4	7	17	9	12	4
Zemljani put		1				1
Hrpa granja s gustim vegetacijskim pokrovom		1				
Hrpa granja s rijetkim vegetacijskim pokrovom	5	2				
Na rubu solitarnog stabla					1	
Kamenje/građevinski otpad s gustim vegetacijskim pokrovom	1	1	2	3	3	1
Kamenje/građevinski otpad s rijetkim vegetacijskim pokrovom	10	7	4	9	3	4
Kamenje/građevinski otpad bez vegetacijskog pokrova	1	2			6	3
Rub šume/grmlja	3	3	4	3	4	3
Poljoprivredno zemljište						
Hrpa granja bez vegetacijskog pokrova						
Otvorena zeljasta vegetacija s grmljem						
Unutar otvorene šume (visina stabala > 5 m)						
Čistine						
Litica bez vegetacijskog pokrova						
Litica s gustim vegetacijskim pokrovom						
Unutar vodenog tijela (potok, lokva)						
Na obali vodenog tijela						
Unutar stabla (otvoreno iznutra, gusto po rubu)						
Ukupno:	30	33	45	32	41	19

4.5 Varijabilnost staništa

Okolišni uvjeti kojima su izložene jedinke poskoka statistički se značajno razlikuju među populacijama. PERMANOVA provedena na Gowerovoj matrici udaljenosti pokazala je značajne razlike u ukupnom okolišnom profilu među populacijama nakon kontrole za SVL ($R^2 = 0,207$, $F_{2,185} = 26,120$, $p = 0,001$). SVL je također imao statistički značajan učinak ($R^2 = 0,046$, $F_{1,185} = 11,717$, $p = 0,001$), dok učinak spola ($R^2 = 0,003$, $F_{1,185} = 0,792$, $p = 0,584$) i interakcija populacije i spola ($R^2 = 0,010$, $F_{2,185} = 1,242$, $p = 0,287$) nisu bili statistički značajni. *Post hoc* usporedbe po parovima s Bonferronijevom korekcijom potvrdile su razlike između sve tri populacije (prilagođeni $p = 0,003$ za sve), ali i da nema razlike među spolovima unutar iste populacije (prilagođeni $p = 1,000$ za sve).

Dodatna dekompozicija PERMANOVA-e pokazala je da su razlike među populacijama prisutne i u kontinuiranim okolišnim varijablama ($R^2 = 0,126$, $p = 0,001$) i u kategoričkim varijablama stanišno-okolišnog profila ($R^2 = 0,231$, $p = 0,001$), pri čemu su kategoričke varijable objašnjavale veći udio varijance (**Prilog 17**). Učinak SVL-a bio je statistički značajan u analizi kategoričkih varijabli ($R^2 = 0,059$, $p = 0,001$), dok u analizi kontinuiranih varijabli nije bio statistički značajan ($R^2 = 0,003$, $p = 0,497$).

ANCOVA-e za kontinuirane okolišne varijable (**Tablica 15**), sa SVL-om kao suvarijablom te populacijom, spolom i njihovom interakcijom kao fiksnim čimbenicima, pokazale su da se populacije značajno razlikuju u relativnoj vlažnosti zraka ($F_{2,185} = 3,086$, $p = 0,048$), atmosferskom tlaku ($F_{2,185} = 16,342$, $p < 0,001$) i brzini vjetra ($F_{2,185} = 9,818$, $p < 0,001$). TA60 nije se značajno razlikovala među populacijama ($F_{2,185} = 2,128$, $p = 0,122$). Učinak spola bio je statistički značajan samo za relativnu vlažnost zraka ($F_{1,185} = 4,067$, $p = 0,045$), dok interakcija populacije i spola nije bila značajna ni za jednu kontinuiranu varijablu.

Iako se relativna vlažnost zraka razlikovala među populacijama u ukupnom ANCOVA modelu, Tukeyjeve *post hoc* usporedbe po parovima nisu pokazale statistički značajne razlike između pojedinih parova populacija (p -vrijednosti za Bizek – Lika: 0,051, Bizek – Vir: 0,081, Lika – Vir: 0,999). Procijenjene marginalne sredine relativne vlažnosti zraka bile su više za ženke (57,9 %) nego za mužjake (54,4 %). Za atmosferski tlak, Tukeyjeve *post hoc* usporedbe pokazale su da se Bizek značajno razlikuje od Like ($p < 0,001$) i Vira ($p < 0,001$), dok se Lika i Vir nisu međusobno značajno razlikovali

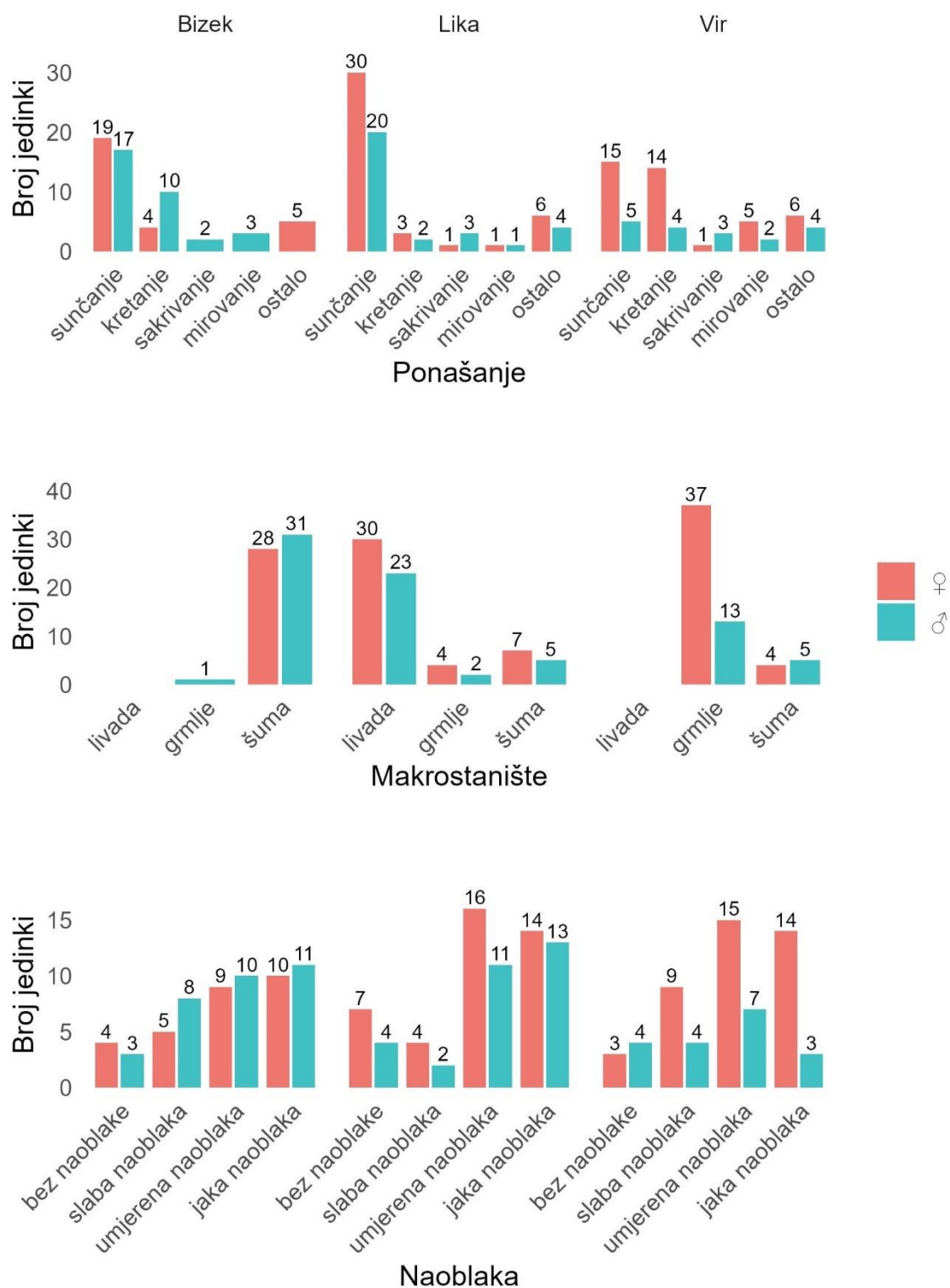
($p = 0,701$). Za brzinu vjetra, Tukeyjeve *post hoc* usporedbe pokazale su da je Bizek imao značajno niže vrijednosti od Like ($p = 0,011$) i Vira ($p < 0,001$), dok se Lika i Vir nisu međusobno značajno razlikovali ($p = 0,229$).

Hi-kvadrat testovi provedeni s Monte Carlo simulacijom pokazali su da se populacije značajno razlikuju u raspodjeli makrostaništa ($\chi^2 = 244,300$, $p < 0,001$) i ponašanja pri nalazu ($\chi^2 = 24,999$, $p = 0,002$), dok razlike u naoblaci ($\chi^2 = 6,300$, $p = 0,411$) i ekspoziciji ($\chi^2 = 19,813$, $p = 0,127$) nisu bile statistički značajne (**Tablica 15, Slika 21**). Nalazi u Bizeku gotovo su u cijelosti bili vezani uz šumu (98,4 %), nalazi u Lici pretežno uz livadu (74,6 %), a nalazi na Viru pretežno uz grmlje (84,7 %). Ponašanje pri nalazu također se značajno razlikovalo među populacijama. Sunčanje je bilo najčešća kategorija u svim populacijama, ali je njegov udio bio najveći u Lici (70,4 %) i Bizeku (61,3 %), a znatno niži na Viru (33,9 %). Na Viru je zabilježen veći udio jedinki u kretanju (30,5 %) i mirovanju (11,9 %) nego u ostalim populacijama. Makrostanište se razlikovalo i između spolova ($\chi^2 = 6,743$, $p = 0,040$), pri čemu su mužjaci imali veći udio nalaza u šumi (51,3 %) nego ženke (36,6 %), dok su ženke imale veći udio nalaza u grmlju (36,6 %) nego mužjaci (20,0 %). Međutim, s obzirom na izražene razlike u makrostaništu među populacijama i neznačajan ukupni učinak spola u PERMANOVA-i, ovaj rezultat treba tumačiti oprezno. Naoblaka ($\chi^2 = 0,074$, $p = 0,997$), ekspozicija ($\chi^2 = 7,574$, $p = 0,388$) i ponašanje ($\chi^2 = 7,730$, $p = 0,095$) nisu se statistički značajno razlikovali među spolovima.

Tablica 15. Deskriptivna statistika za četiri kontinuirane varijable: temperatura zraka na 60 cm (TA60), relativna vlažnost zraka, tlak zraka i brzina vjetra. Nazivi varijabli odgovaraju onima u **Tablici 2**. N – broj uzoraka; Min – najmanja vrijednost; Max – najveća vrijednost; SV – srednja vrijednost; SD – standardna devijacija. Tlak zraka standardiziran je na razinu mora.

Populacija	Spol	Varijabla	N	Min	Max	SV	Medijan	SD
Bizek	♀	TA60	28	13,9	25,8	21,1	21,3	3,2
		relativna vlažnost zraka	28	35,7	90,5	62,3	62,3	12,3
		tlak zraka	28	1006,5	1021,9	1013,8	1013,5	3,6
		brzina vjetra	28	0,0	1,4	0,1	0,0	0,3
	♂	TA60	32	14,4	26,7	21,2	21,8	3,3
		relativna vlažnost zraka	32	10,0	76,2	56,6	55,5	12,5
		tlak zraka	32	1005,0	1018,7	1012,1	1012,2	3,1
		brzina vjetra	32	0,0	2,8	0,1	0,0	0,5

Populacija	Spol	Varijabla	N	Min	Max	SV	Medijan	SD
Lika	♀	TA60	41	15,5	35,2	22,1	21,6	3,8
		relativna vlažnost zraka	41	32,3	75,5	54,0	55,1	10,0
		tlak zraka	41	1000,6	1016,2	1009,3	1010,2	3,6
		brzina vjetra	41	0,0	5,4	0,6	0,0	1,1
	♂	TA60	30	13,0	29,5	21,6	21,7	4,2
		relativna vlažnost zraka	30	36,7	82,6	54,0	52,2	10,5
		tlak zraka	30	1001,9	1016,8	1009,5	1010,0	4,2
		brzina vjetra	30	0,0	2,6	0,6	0,0	0,8
Vir	♀	TA60	41	13,8	28,4	21,8	21,5	3,2
		relativna vlažnost zraka	41	40,4	81,2	57,7	56,1	11,2
		tlak zraka	41	1002,3	1019,7	1010,0	1010,5	4,0
		brzina vjetra	41	0,0	2,7	0,6	0,5	0,8
	♂	TA60	18	17,0	30,0	23,2	22,9	3,3
		relativna vlažnost zraka	18	33,0	69,4	53,3	55,7	9,9
		tlak zraka	18	1004,6	1016,8	1010,6	1011,2	3,9
		brzina vjetra	18	0,0	3,2	0,8	0,7	0,9



Slika 21. Broj jedinki poskoka po populaciji i spolu za ponašanje, makrostanište i naoblaku.

4.6 Dnevna aktivnost

Dnevni lovni napor statistički se značajno razlikovao među populacijama (Kruskal-Wallisov test: $\chi^2 = 7,008$, $df = 2$, $p = 0,030$). Naknadne usporedbe Dunnovim testom uz Bonferronijevu korekciju pokazale su da je jedina statistički značajna razlika utvrđena između Like i Vira ($p = 0,025$), pri čemu je medijan dnevnog lovnog napora bio veći na Viru nego u Lici. Bizek se nije statistički značajno razlikovao ni od Like ($p = 0,724$) ni od Vira ($p = 0,588$). Medijan dnevnog lovnog napora iznosio je 17,2 na Bizeku, 16,8 u Lici i 23,1 na Viru, dok je ukupni lovni napor bio najveći na Viru (694,30), zatim na Bizeku (484,78) i najmanji u Lici (415,13). Izvorni podaci za lovni napor prikazani su u **Prilogu 18**.

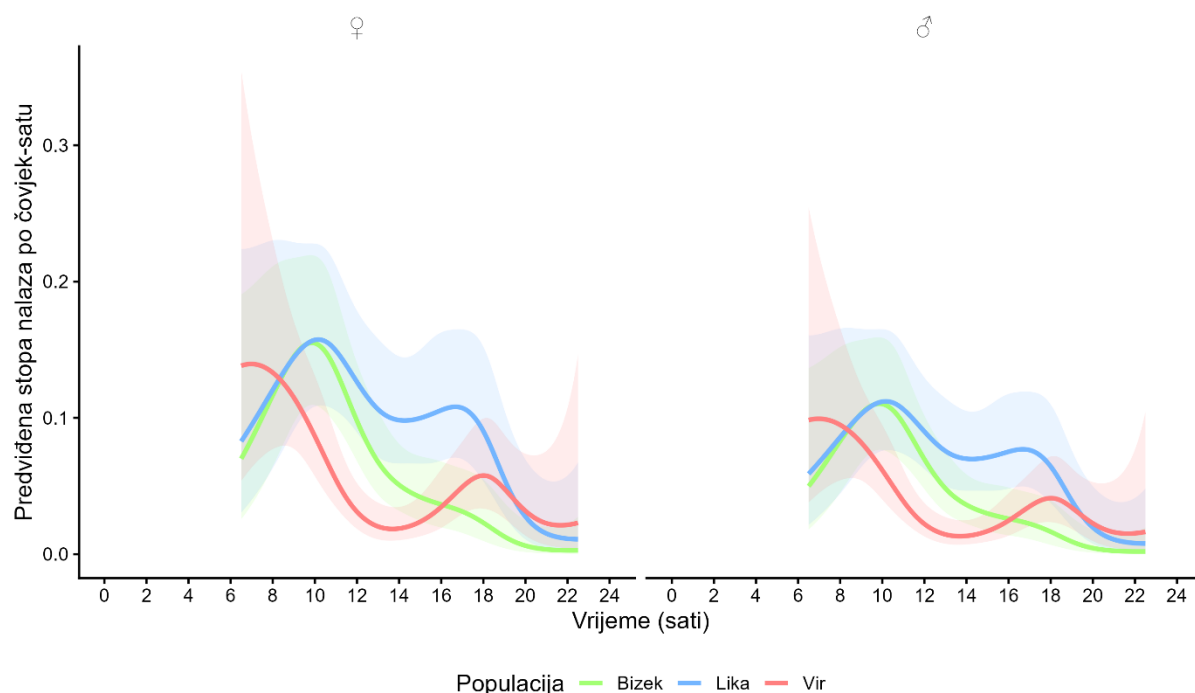
Rekonstrukcijom vremenskog rasporeda lovnog napora obuhvaćeni su svi intervali terenskog rada, a svih 202 nalaza uspješno je pridruženo odgovarajućim vremenskim intervalima. Ukupni rekonstruirani lovni napor iznosio je 1594,2 čovjek-sata.

U prvom modelu, provedenom s intervalima od 60 minuta, vrijeme dana bilo je statistički značajan prediktor stope nalaza (ciklička glatka funkcija: $edf = 3,79$, $\chi^2 = 40,42$, $p < 0,001$). Značajan je bio i učinak populacije ($\chi^2 = 9,98$, $df = 2$, $p = 0,007$), dok učinak spola ($\chi^2 = 0,015$, $df = 1$, $p = 0,901$) i interakcija populacije i spola ($\chi^2 = 4,62$, $df = 2$, $p = 0,099$) nisu bili statistički značajni. Model je objasnio 8,68 % odstupanja, a omjer disperzije iznosio je 1,29.

U drugom modelu, koji je uključivao populacijski specifične glatke funkcije vremena dana, statistički značajni bili su učinci populacije ($\chi^2 = 21,85$, $df = 2$, $p < 0,001$) i spola ($\chi^2 = 5,67$, $df = 1$, $p = 0,017$), kao i opća glatka funkcija vremena dana ($edf = 4,00$, $\chi^2 = 14,07$, $p = 0,001$). Populacijski specifični glatki članovi bili su statistički značajni za Bizek ($edf = 1,61$, $\chi^2 = 7,53$, $p = 0,005$) i Vir ($edf = 2,67$, $\chi^2 = 12,83$, $p < 0,001$), dok je za Liku rezultat bio graničan ($edf \approx 0,00$, $\chi^2 = 0,001$, $p = 0,052$). Model je objasnio 11,4 % odstupanja, a omjer disperzije iznosio je 1,20. Analize provedene s intervalima od 30 minuta dale su kvalitativno jednake rezultate (**Prilog 19**).

Zaključak o učinku spola razlikovao se između dviju specifikacija modela. U prvom modelu, koji je uključivao interakciju populacije i spola, ni opći učinak spola ni njegova interakcija s populacijom nisu bili statistički značajni. U drugom modelu, u kojem je

procijenjen zajednički učinak spola uz populacijski specifične vremenske krivulje, učinak spola bio je statistički značajan (**Slika 22**).



Slika 22. Predviđene stope nalaza poskoka tijekom dana po populaciji i spolu, procijenjene Poissonovim generaliziranim aditivnim modelom nakon standardizacije prema lovnom naporu. Linije prikazuju predviđene stope nalaza po čovjek-satu, a osjenčana područja 95-postotne intervale pouzdanosti. Prikaz se temelji na predikcijama drugog modela provedenog s vremenskim intervalima od 60 minuta.

Budući da se dnevni lovni napor statistički značajno razlikovao među populacijama, provedena je dodatna analiza u kojoj je vrijeme aktivnosti korigirano prema intenzitetu uzorkovanja. Svi nalazi ($N = 202$) uspješno su povezani s odgovarajućim intervalima terenskog rada te je rekonstruirano ukupno 1594,2 čovjek-sati lovnog napora. Nakon korekcije za lovni napor, vrijeme nalaza ostalo je vrlo značajan prediktor stope nalaza (GAM, ciklička glatka funkcija: $\chi^2 = 40,42$, $p < 0,001$), a učinak populacije također je ostao značajan ($\chi^2 = 9,98$, $p = 0,007$). Spol ($\chi^2 = 0,015$, $p = 0,901$) niti interakcija populacije i spola ($\chi^2 = 4,62$, $p = 0,099$) nisu imali značajan utjecaj. Analiza provedena s intervalima od 30 i 60 minuta dala je kvalitativno jednake rezultate (**Prilog 19**).

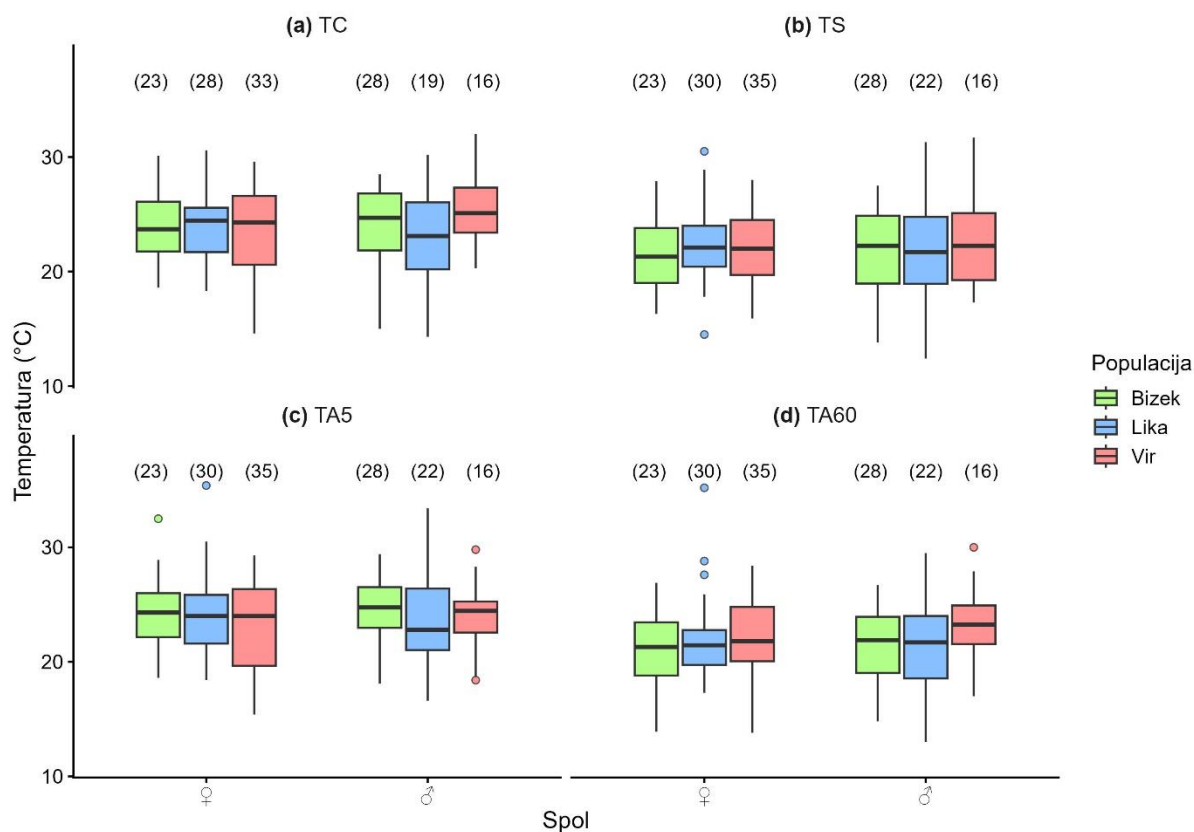
Najranija i najkasnija vremena nalaza, kao okvirni pokazatelj dnevne aktivnosti, prikazani su po populaciji i spolu (**Tablica 16**). U sve tri populacije (202 podatka za 154 jedinke), nalazi su u pravilu zabilježeni između 08:00 i 19:00. Iznimke su tri ženke s otoka Vira, pronađene u večernjim satima: 19:32 (03.06.2019.), 20:47 (16.05.2019.) i 22:40 (16.05.2018.). Potonje dvije predstavljaju i jedine noćne nalaze.

Tablica 16. Vremena najranijeg i najkasnijeg nalaza u danu po populaciji i spolu. N_j – broj jedinstvenih jedinki za pojedinu kombinaciju populacije i spola, N_{uv} – ukupan broj podataka za pojedinu kombinaciju populacije i spola.

Populacija	Spol	N_j	N_{uv}	Najraniji nalaz	Najkasniji nalaz
Bizek	♀	23	32	08:15	16:35
	♂	28	33	07:55	17:26
Lika	♀	30	45	07:58	18:32
	♂	22	32	08:35	18:06
Vir	♀	35	41	08:25	22:40
	♂	16	19	07:50	18:15

4.7 Temperatura tijela u prirodi

Temperaturni profil (**Slika 23**) definiran kombinacijom TC, TS, TA5 i TA60 razlikovao se među populacijama (MANCOVA: Pillaijev trag = 0,123, $F_{8,262} = 2,144$, $p = 0,032$), ali ne i među spolovima (Pillaijev trag = 0,012, $F_{4,130} = 0,404$, $p = 0,805$), niti prema interakciji populacije i spola (Pillaijev trag = 0,049, $F_{8,262} = 0,828$, $p = 0,578$), niti u odnosu na SVL kao suvarijablu (Pillaijev trag = 0,020, $F_{4,130} = 0,660$, $p = 0,621$). Međutim, naknadne univarijatne ANCOVA-e nisu pokazala statistički značajan učinak populacije, spola, interakcije populacije i spola, ni SVL-a ni za jednu pojedinačnu temperaturnu varijablu (**Prilog 20**).

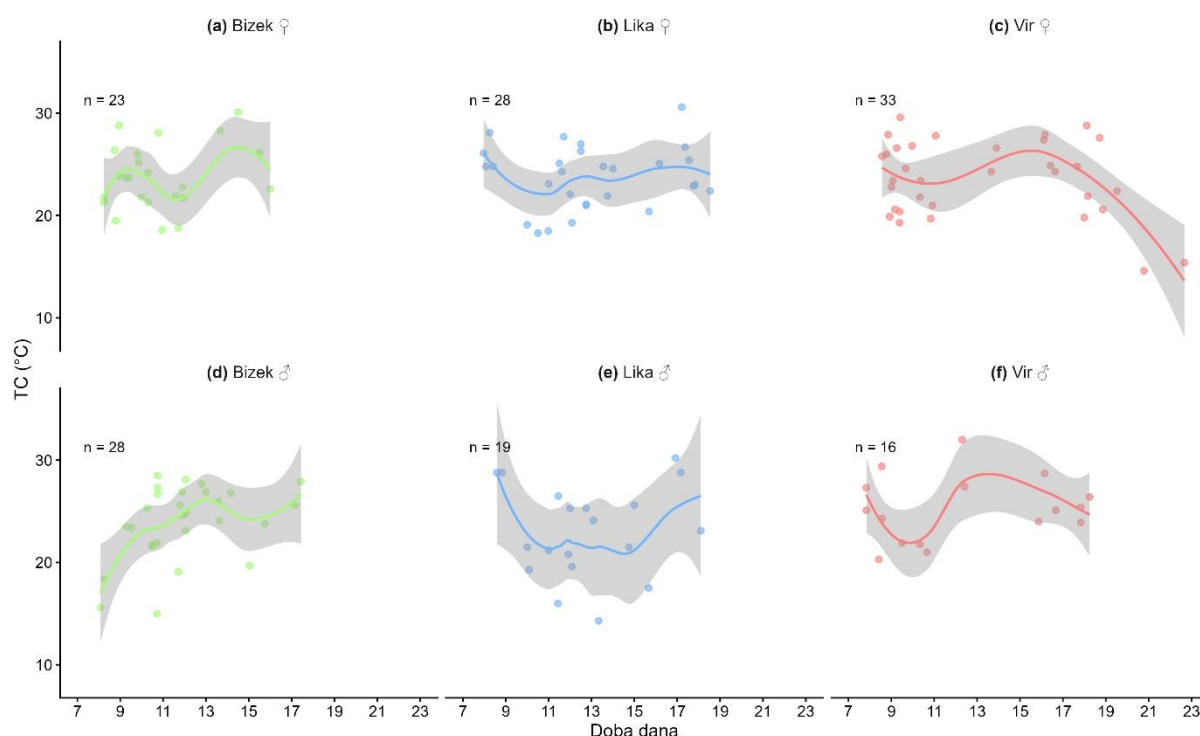


Slika 23. Temperaturni profil za sve četiri mjerene temperaturne varijable, po populaciji i spolu: **(a)** kloakalna temperatura (TC), **(b)** temperatura podloge na kojoj je zmija pronađena (TS), **(c)** temperatura zraka na 5 cm iznad mjesta gdje je zmija pronađena (TA5) i **(d)** temperatura zraka na 60 cm iznad mjesta gdje je zmija pronađena (TA60). Veličine uzoraka naznačene su unutar zagrada. Crna vodoravna crta predstavlja medijan temperatura. Kvadrati predstavljaju interkvartilni raspon (IQR: Q1 – Q3). „Brkovi“ sežu do najudaljenijih opažanja koja se još uvijek nalaze unutar granica $Q1 - 1,5 \times IQR$, odnosno $Q3 + 1,5 \times IQR$, a pojedinačne točke prikazuju vrijednosti koje izlaze iz raspona „brkova“.

Linearni model pokazao je snažnu povezanost između kloakalne temperature i mjenog termalnog okoliša ($F_{9,130} = 26,440$, $p < 0,001$, prilagođeni $R^2 = 0,622$). Među mjenim temperaturnim varijablama, TC je bila najsnažnije povezana s TA5 ($F_{1,130} = 42,899$, $p < 0,001$), a slabije, ali i dalje statistički značajno, i s TS ($F_{1,130} = 4,270$, $p = 0,041$). To znači da, uz ostale varijable u modelu konstantnima, porast TA5 za 1 °C povezan je s porastom TC za približno 0,51 °C (procjena: 0,505), dok je porast TS za 1 °C povezan s porastom TC za približno 0,22 °C (procjena: 0,225). Utjecaj TA60 ($F_{1,130} = 1,637$, $p = 0,203$), populacije

($F_{2,130} = 0,983$, $p = 0,377$), spola ($F_{1,130} = 0,065$, $p = 0,800$), interakcije populacije i spola ($F_{2,130} = 0,500$, $p = 0,608$) i SVL-a ($F_{1,130} = 0,288$, $p = 0,593$) nije bio statistički značajan. Distribucija reziduala nije odstupala od normalne (Shapiro-Wilkov test: $W = 0,987$, $p = 0,212$), a varijance su bile homogene među skupinama definiranim kombinacijom populacije i spola (Levenov test: $F_{5,134} = 0,630$, $p = 0,677$). Faktori napuhivanja varijance ($GVIF^{(1/(2 \cdot Df))}$) nisu ukazivali na problematičnu multikolinearnost među prediktorima, s obzirom da su sve VIF vrijednosti manje od 5 (TS: 2,110, TA5: 1,450, TA60: 2,362, populacija: 1,041, spol: 1,041, SVL: 1,134).

GAM u kojem je doba dana uključeno kao glatka funkcija, uz kombinaciju populacije i spola kao faktor sa šest razina te SVL kao suvarijablu, pokazao je da doba dana ima statistički značajan nelinearan učinak na TC (edf = 2,827, Ref.df = 2,979, $F = 5,390$, $p = 0,002$) u jednostavnijem modelu sa zajedničkom glatkom funkcijom, dok interakcija populacije i spola (df = 5, $F = 0,800$, $p = 0,552$) i SVL (df = 1, $F = 0,090$, $p = 0,765$) nisu bili statistički značajni. Model je objasnio 15,0 % devijance (prilagođeni $R^2 = 0,092$). Model s odvojenim glatkim funkcijama za svaku kombinaciju populacije i spola nije bio bolje podržan od jednostavnijeg modela sa zajedničkom glatkom funkcijom vremena dana ($\chi^2 = 158,770$, $\Delta df = 8,975$, $p = 0,110$; $\Delta AIC = 0,51$), što ne podupire jasno razlikovanje dnevnog obrasca TC među populacijama i spolovima, iako deskriptivni prikaz upućuje na različite vremenske obrasce (**Slika 24**). U složenijem modelu s odvojenim glatkim funkcijama po kombinacijama populacije i spola, promjena TC kroz dan bila je statistički značajna kod ženki s Vira (edf = 2,524, Ref.df = 2,834, $F = 4,420$, $p = 0,009$) i mužjaka iz Bizeka (edf = 1,815, Ref.df = 2,105, $F = 2,983$, $p = 0,039$), dok kod ženki iz Bizeka (edf = 1,000, Ref.df = 1,001, $F = 0,581$, $p = 0,448$) i Like (edf = 1,196, Ref.df = 1,357, $F = 0,137$, $p = 0,889$), te mužjaka iz Like (edf = 2,145, Ref.df = 2,470, $F = 3,224$, $p = 0,054$) i s Vira (edf = 1,089, Ref.df = 1,171, $F = 0,194$, $p = 0,669$) nije bila značajna. Budući da model s odvojenim glatkim funkcijama nije bio bolje podržan od jednostavnijeg modela, značajni učinci u pojedinim skupinama tumačeni su kao unutargrupne promjene TC kroz dan, a ne kao dokaz da se dnevni obrazac TC statistički jasno razlikuje među populacijama i spolovima.



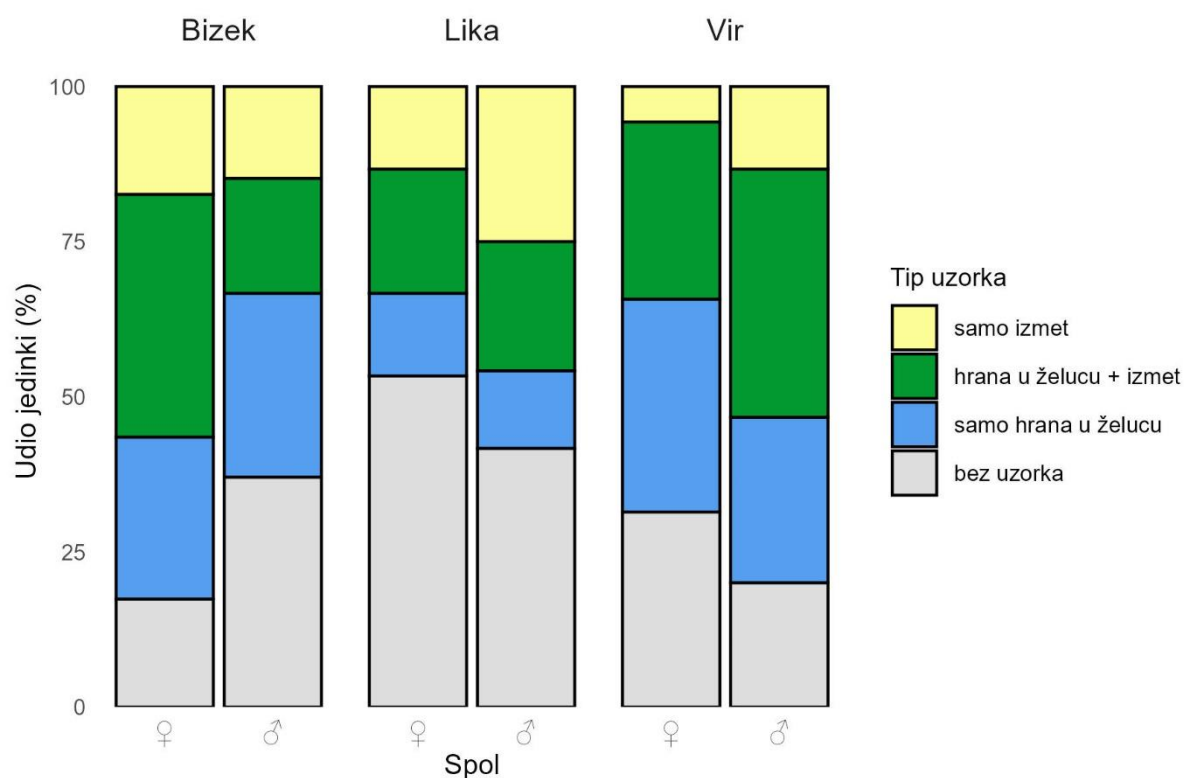
Slika 24. Raspršeni dijagrami s LOESS krivuljama kretanja kloakalne temperature (TC) kroz dan, za sve godine zajedno, po populaciji i spolu. Kod Bizeka deskriptivno se nazire općenit porast TC prema kasnijem dijelu dana, dok su u Lici vrijednosti bile stabilnije ili su pokazivale slabije izražen obrazac. Na Viru je kod ženki vidljiv pad TC u kasnijim satima, dok su kod mužjaka vrijednosti dosezale više razine tijekom ranog poslijepodneva. Zbog manjeg broja opažanja u pojedinim skupinama, osobito kod mužjaka iz Like i s Vira, ove obrasce treba tumačiti kao deskriptivne. Statistički značajan utjecaj doba dana na TC utvrđen je za ženke s Vira i mužjake s Bizeka.

4.8 Prehrana

Tijekom istraživanja prikupljeno je 199 zapisa o prehrani za ukupno 155 jedinki (**Tablica 17, Slika 25**), uključujući sve tri populacije i oba spola, uključujući i podataka za ponovno uhvaćene jedinke.

Tablica 17. Deskriptivna statistika za uzorke prehrane po populaciji i spolu. N_j – broj jedinstvenih jedinki za koje su prikupljeni podaci, $N_{j\bar{z}}$ – broj jedinki za koje je zabilježena prisutnost hrane u želucu, $N_{u\bar{z}}$ – ukupan broj slučajeva za koje je zabilježena prisutnost hrane u želucu, N_{ji} – broj jedinki za koje su prikupljeni uzorci izmeta, N_{ui} – ukupan broj prikupljenih uzoraka izmeta, $N_{j(\bar{z}+i)}$ – broj jedinki kod kojih je istovremena zabilježena prisutnost hrane u želucu i prikupljen uzorak izmeta, $N_{u(\bar{z}+i)}$ – ukupan broj slučajeva u kojima je istovremeno zabilježena prisutnost hrane u želucu i prikupljen uzorak izmeta.

Populacija	Spol	N_j	$N_{j\bar{z}}$	$N_{u\bar{z}}$	N_{ji}	N_{ui}	$N_{j(\bar{z}+i)}$	$N_{u(\bar{z}+i)}$
Bizek	♀	23	15	16	13	13	8	8
	♂	27	13	15	9	10	5	6
Lika	♀	30	10	10	10	10	6	6
	♂	25	8	8	12	12	5	5
Vir	♀	35	22	24	12	13	9	9
	♂	15	10	11	8	8	6	6
Ukupno:	♀ + ♂	155	76	82	64	66	38	39



Slika 25. Udio jedinki po populaciji i spolu za tipove uzorka prehrane.

Binomni GLM pokazao je da vjerojatnost da jedinke imaju hranu u želucu značajno ovisi o populaciji (LR $\chi^2 = 7,030$, $p = 0,030$), dok utjecaji spola (LR $\chi^2 = 0,208$, $p = 0,648$), interakcije populacije i spola (LR $\chi^2 = 0,247$, $p = 0,884$) i SVL-a (LR $\chi^2 = 2,523$, $p = 0,112$) nisu bili značajni. *Post hoc* usporedbe po parovima s Tukeyjevom prilagodbom (**Tablica 18**) pokazuju da su izgledi za prisutnost hrane u želucu bili značajno manji u pregledima jedinki iz Like značajno manji izgledi prisutnosti hrane u želucu – tek 32 % u usporedbi s 37 % iz Bizeka ($p = 0,011$) i 37 % s Vira ($p = 0,004$). Nema značajnih razlika između Bizeka i Vira ($p = 0,770$).

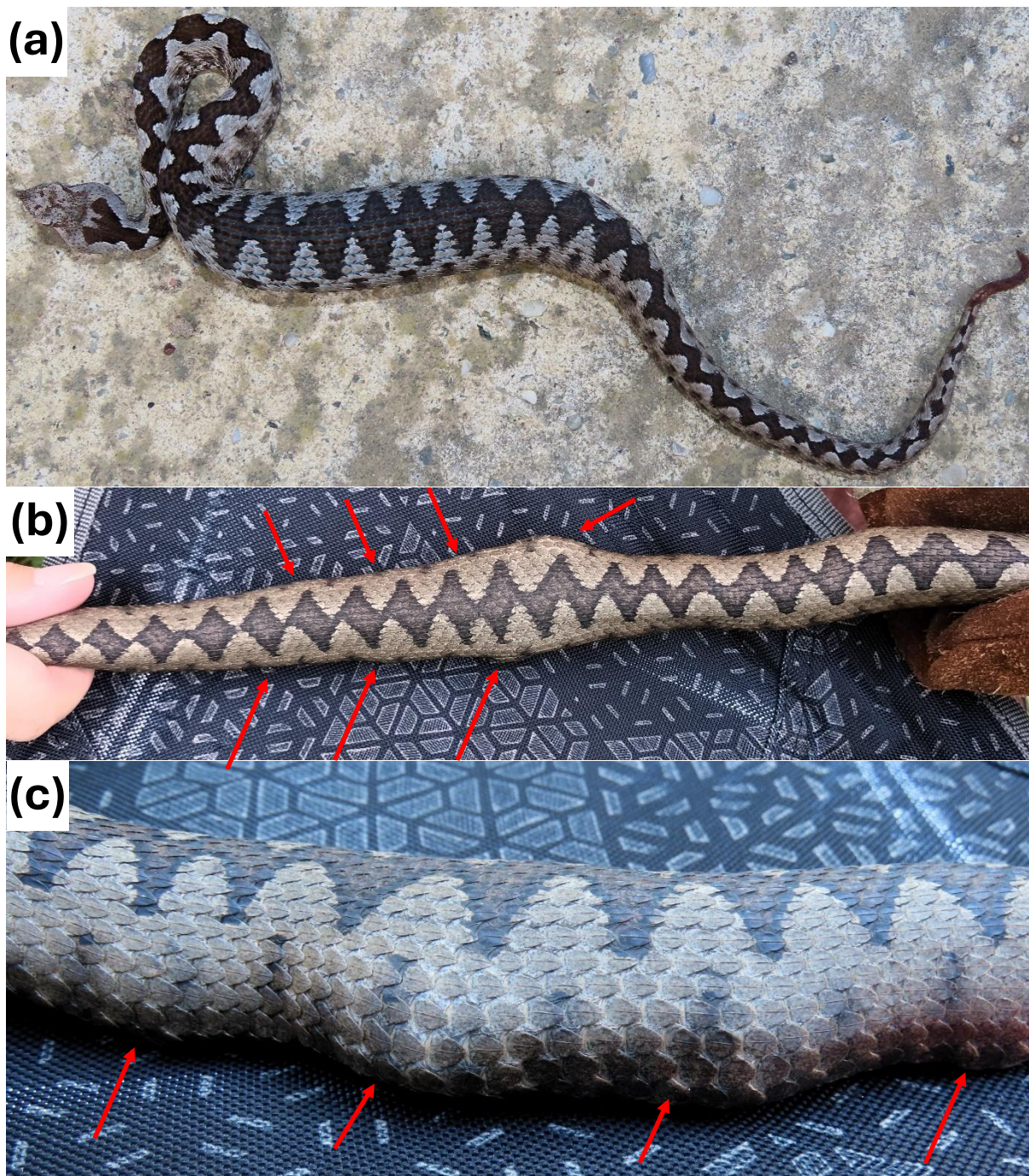
Tablica 18. Omjeri izgleda iz *post hoc* usporedbi po parovima prisutnosti hrane u želucu među populacijama. Model uključuje populaciju, spol i njihovu interakciju kao faktore, te SVL (Box–Cox transformiran) kao suvarijablu. P-vrijednosti prilagođene su prema Tukeyju. SE – standardna pogreška; * – statistički značajni rezultat.

Razmatrani par populacija	Omjer izgleda	SE	p-vrijednost	
Bizek : Lika	2,922	1,088	0,011	*
Bizek : Vir	0,759	0,304	0,770	
Lika : Vir	0,260	0,108	0,004	*

Drugi GLM nije pokazao statistički značajne razlike u vjerojatnosti prisutnosti izmeta u crijevima (Bizek: 35 % pregleda, Lika: 32 % pregleda, Vir: 35 % pregleda) za nijedan od čimbenika: populacija (LR $\chi^2 = 2,323$, $p = 0,313$), spol (LR $\chi^2 = 0,921$, $p = 0,337$), interakcija (LR $\chi^2 = 2,404$, $p = 0,301$) te suvarijabla SVL (LR $\chi^2 = 2,014$, $p = 0,156$).

Kod većine zabilježenih slučajeva prisutnosti hrane u želucu (82 zapisa za 76 jedinki), nije bilo moguće pouzdano odrediti tip plijena, zbog različitog stupnja probavljenosti i činjenice da povraćanje nije poticano. Po položaju/obliku i izobličenju tijela poskoka koje je ta hrana uzrokovala, ono što jest sigurno je da nijednom nije bila riječ o većoj zmiji ili sljepiću, jer takav tip plijena uzrokuje drugačija izobličenja tijela zmije (osobna opažanja, **Slika 26**). Iako povraćanje nije poticano kod jedinki koje su imale hranu u želucu, jedna ženka iz Bizeka, jedna ženka iz Like te dvije ženke i jedan mužjak s Vira samovoljno su povratili sadržaj želuca. Redom, to su bili: dva miša, nepoznata vrsta, djelomično

probavljeni; jedan miš ili voluharica, nepoznata vrsta; jedan mali sisavac kojeg nije bilo moguće preciznije determinirati jer nije povraćen cijeli; miš, nepoznata vrsta; striga (*Scolopendra cingulata*), gotovo čitava (**Slika 27**).

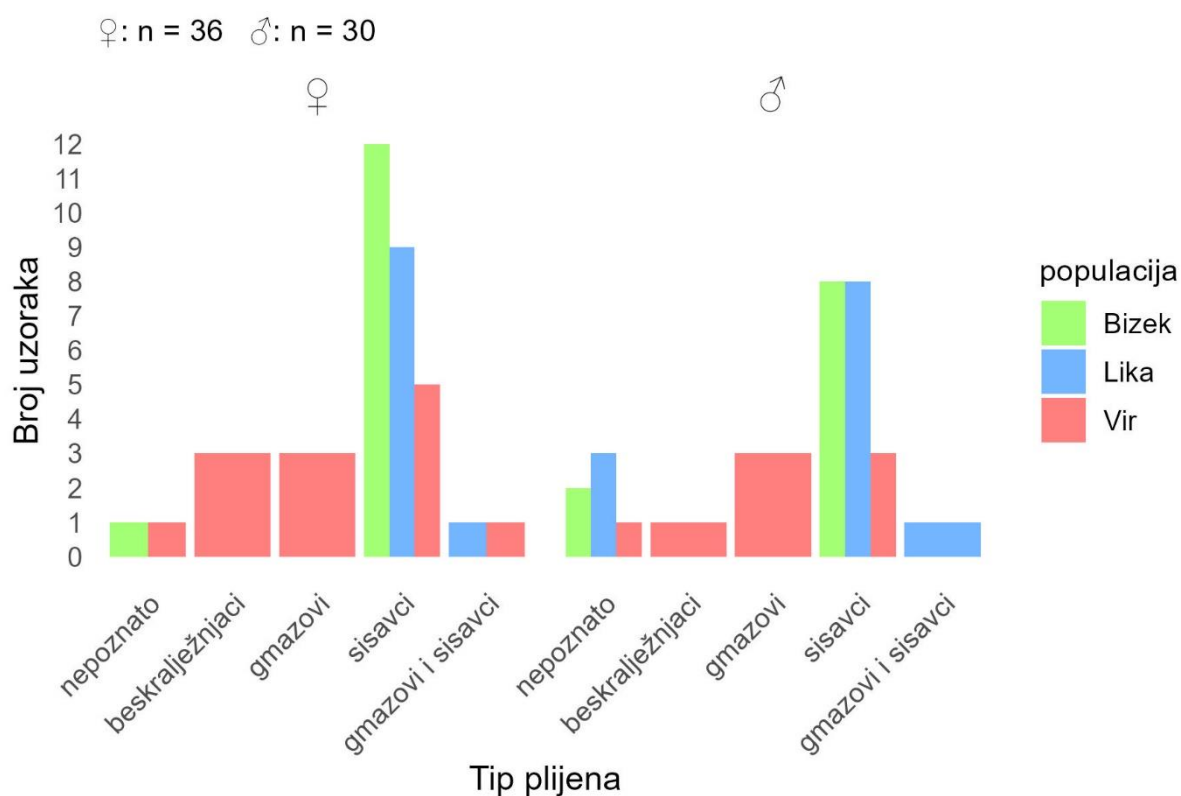


Slika 26. Razlike u izobličenjima tijela poskoka ovisno o tipu plijena u želucu: **(a)** nedorasli mužjak iz Bizeka, koji je kasnije povratio miša. Vidljivo je jednoliko zadebljanje, koje je na opip većinski cjelovito, kompaktno, polutvrdo – mogla se napipati okruglasta lubanja, te **(b i c)** odrasla ženka poskoka iz okolice Sv. Ivana Zeline, uhvaćena i fotografirana 08.06.2024. tijekom neovisnog istraživanja. Crvene strelice označavaju vidljive višestruke nabore, koji su na opip tvrdi, vijugavi i kontinuirani, ukazujući na to da je riječ o zmiji ili sljepiću. Ova jedinka nije povratila. Fotografije: Mladen Zadravec.



Slika 27. Mužjak poskoka s otoka Vira **(a)** prije i **(b)** nakon povraćanja strige (*Scolopendra cingulata*). Prije povraćanja, zadebljanje tijela bilo je relativno mekano na opip, kontinuirano i nije se moglo napipati tvrđe dijelove. Strigu je determinirala Iva Čupić, 24.04.2025. Fotografije: Mladen Zadravec.

Za 64 jedinke prikupilo se 66 uzoraka izmeta. U bizečkoj i ličkoj populaciji u izmetu prevladava dlaka malih sisavaca kod oba spola, dok je na Viru uočena veća raznolikost u uzorcima (**Slika 28**). Sastav plijena nije se statistički značajno razlikovao između spolova (Fisherov egzaktni test, $p = 0,442$), no među istraživanim populacijama pokazuje statistički značajne razlike ($p < 0,001$). *Post hoc* usporedbe po parovima Fisherovim egzaktnim testom s Bonferronijevom prilagodbom pokazuju da se sastav plijena na Viru značajno razlikuje od onog u Bizeku ($p < 0,001$) i Lici ($p = 0,006$), dok između Bizeka i Like nije utvrđena statistički značajna razlika ($p = 1,000$). Ostaci beskralježnjačkog plijena sastojali su se isključivo od dijelova tijela striga vrste *Scolopendra cingulata*. Među ostacima gmazova, polovica otpada na ljuske lacertidnih guštera, a polovicu nije bilo moguće determinirati preciznije. U dva uzorka izmeta iz Like i u jednom s Vira pronađene su i ljuske, najvjerojatnije lacertidnih guštera, i dlake malih sisavaca.



Slika 28. Tipovi plijena zabilježeni u prikupljenim uzorcima izmeta poskoka po populaciji i spolu.

5 Rasprava

5.1 Morfometrijske značajke i SMI

Rezultati pokazuju da se morfometrijska varijabilnost poskoka razlikuje ovisno o tome promatraju li se apsolutne vrijednosti ili vrijednosti korigirane na SVL. Prema deskriptivnoj statistici, ženke su u prosjeku imale veće apsolutne vrijednosti LTOT-a i SVL-a, dok su najdulje zabilježene jedinke u svim populacijama bili mužjaci. Međutim, budući da za apsolutne vrijednosti LTOT-a i SVL-a nije provedena zasebna inferencijalna analiza, taj obrazac treba tumačiti kao deskriptivan. Nasuprot tome, analize provedene uz SVL kao suvarijablu pokazale su jasan spolni dimorfizam u tjelesnim proporcijama: mužjaci su imali relativno dulje repove, dok su ženke imale veće vrijednosti širine i visine tijela pri istoj vrijednosti SVL-a.

U apsolutnim vrijednostima, jedinke iz Like u pravilu su najveće, dok su jedinke s otoka Vira najmanje. Međutim, nakon kontrole za SVL pokazuje se da međupopulacijske razlike nisu ograničene isključivo na ukupnu veličinu tijela, nego uključuju i promjene u tjelesnim proporcijama. Taj je obrazac slabije izražen u mjerama tijela, koje se djelomično preklapaju među populacijama, ali je zato posebno izražen u mjerama glave. Ovakva međupopulacijska varijabilnost u skladu je s ranijim istraživanjima poskoka i drugih gmazova, koja pokazuju da se veličina i proporcije tijela te tjelesna kondicija razlikuju među populacijama i spolovima (Čubrić i sur. 2023, Forsman 1991a, Plasinger i sur. 2015, Shine 2005). Takve razlike u proporcijama tijela mogu imati funkcionalno i ekološko značenje, jer se kod gmazova unutarvrсна varijabilnost u veličini i obliku tijela može povezati s razlikama u korištenju staništa, kretanju i drugim aspektima ekologije populacija (Brecko i sur. 2008). Razdvajanje relativnog doprinosa pojedinih mehanizama zahtijevalo bi ciljane podatke o rastu, prehrani i reproduktivnom stanju jedinki.

5.1.1 Morfometrija tijela

Deskriptivni podaci pokazuju da su jedinke s Vira u prosjeku imale najmanje apsolutne tjelesne dimenzije, dok su jedinke iz Like imale najveće vrijednosti. Takav obrazac može biti u skladu s nalazima o smanjenoj veličini tijela u pojedinim otočnim populacijama

poskoka (Cattaneo 2021, Tomović i sur. 2019) i kod drugih gmazova (Itescu i sur. 2018, 2021, Kranželić 2019, Meik i sur. 2010, Moravec 2003, Sparkman i sur. 2018). Primjerice, Tomović i sur. (2019) opisali su otočni patuljasti obrazac kod poskoka, pri čemu su otočne jedinke bile manje od kopnenih, uz moguću povezanost s dostupnošću hrane i reproduktivnim ograničenjima. Uz to, Itescu i sur. (2018) pokazali su za poskoke na otocima u Egejskom moru da je duljina tijela negativno korelirana s prostornom izoliranošću, tj. udaljenošću otoka od najbližeg kopna i/ili najbližeg većeg otoka, dok druge istražene varijable nisu imale statistički značajan utjecaj. Međutim, virsku populaciju ne treba nekritički tumačiti kao tipičan primjer izolirane otočne populacije: otok Vir udaljen je približno 500–750 m od kopna i od 1976. godine povezan je mostom (Faričić i Mirošević 2014). Osim toga, obrasci tjelesne veličine na otocima kod gmazova nisu jednosmjerni, jer su poznati i obrnuti slučajevi u kojima su jedinke otočnih populacija veće od kopnenih (Ammresh i sur. 2023, Forsman 1991a, Glavaš i sur. 2020, Itescu i sur. 2021, Meik i sur. 2010). Manje apsolutne dimenzije virskih jedinki stoga predstavljaju jasan deskriptivni obrazac koji se uklapa u širi kontekst otočne varijabilnosti veličine tijela kod gmazova. S obzirom na blizinu kopna i povezanost Vira mostom, taj obrazac je prikladnije tumačiti kao rezultat lokalnog otočno-mediteranskog okolišnog konteksta, a ne kao posljedicu izolacije u užem smislu.

Nakon kontrole za SVL obrazac se mijenja. Virske jedinke nisu proporcionalno manje u svim mjerama tijela; naprotiv, za TW i BH imaju više SVL-korigirane vrijednosti od obje kopnene populacije, dok je za BW značajna razlika utvrđena samo između Like i Vira, pri čemu virske jedinke imaju više vrijednosti. To znači da manje apsolutne dimenzije virskih jedinki ne znače nužno i proporcionalno manje tijelo, nego upućuju na robusnije tijelo pri istoj vrijednosti SVL-a, osobito u pogledu širine repa i visine tijela. Istovremeno, Bizek i Lika razlikovali su se samo u relativnoj duljini repa, dok za TW, BW i BH nisu utvrđene značajne razlike između te dvije populacije. Druga istraživanja kontinentalnih populacija poskoka pokazuju izraženu međupopulacijsku varijabilnost morfometrijskih značajki i unutar kopnenog dijela areala vrste (Čubrić i sur. 2023, Plasinger i sur. 2015, Tomović 2006, Zadavec 2014). Te su razlike djelomično vezane s postojećim taksonomskim (Tomović 2006) ili filogenetskim razgraničenjima (Čubrić i sur. 2019, Thanou i sur. 2023, Ursenbacher i sur. 2008). Međutim, takva razgraničenja ne objašnjavaju u potpunosti

obrazac utvrđen u ovom istraživanju jer sve tri populacije pripadaju istoj podvrsti i istom širem filogenetskom okviru (Čubrić i sur. 2019, Thanou i sur. 2023, Tomović 2006, Ursenbacher i sur. 2008), dok je morfometrijska izdvojenost bila najizraženija upravo kod virske populacije. Suprotno početnoj hipotezi, između Bizeka i Like nisu utvrđene izraženije razlike, što pokazuje da razlike u okolišnim uvjetima među lokalitetima ne moraju nužno biti praćene podjednako izraženom diferencijacijom tjelesnih proporcija. Dodatno, za morfometrijsku izdvojenost Vira vjerojatno važniji lokalni okolišni, populacijski ili otočni čimbenici nego sama pripadnost pojedinom taksonomskom ili filogenetskom sklopu.

Spol je imao značajan učinak na sve analizirane mjere tijela nakon kontrole za SVL. Mužjaci su imali relativno dulje repove, što je očekivan obrazac kod poskoka i drugih zmija zbog smještaja hemipenisa i pripadajuće muskulature (Fornasiero i sur. 2007, King 1989, Lillywhite 2014, Pough i sur. 2016, Rivas i Burghardt 2001, Tomović i sur. 2002). Ženke su imale veće SVL-korigirane vrijednosti TW, BW i BH, što upućuje na robusnije tijelo pri istoj vrijednosti SVL-a. Takav obrazac pokazuje da se spolni dimorfizam ne očituje samo u duljini repa, nego i u robusnosti tijela. Veće SVL-korigirane vrijednosti TW, BW i BH kod ženki u skladu su s funkcionalnim očekivanjima povezanim s reproduktivnom ulogom ženki, osobito s prostorom i energetskeim zahtjevima razvoja mladih (Čubrić i sur. 2023, Fornasiero i sur. 2007, Speybroeck i sur. 2016, Tomović i sur. 2002). Veća robusnost ženki može biti povezana s reproduktivnim ulaganjima, osobito s prostorom i energetskeim zahtjevima razvoja mladih, dok se veća ukupna veličina mužjaka kod nekih zmija često povezuje sa spolnom selekcijom i borbama mužjaka tijekom sezone parenja (Lillywhite 2014, Rivas i Burghardt 2001, Shine 1978). Međutim, ti obrasci nisu univerzalni: relativni doprinos fekunditetne selekcije kod ženki i spolne selekcije kod mužjaka može varirati među vrstama i populacijama, pa se kod europskih ljutica bilježe različiti smjerovi i intenzitet spolnog dimorfizma (Čubrić i sur. 2023, De Smedt 2006, Forsman 1991a, Tomović i sur. 2010).

5.1.2 Morfometrija glave

Morfometrija glave pokazala je izraženije međupopulacijske razlike od mjera tijela. Prema deskriptivnoj statistici, jedinke iz Like imale su u prosjeku najveće vrijednosti većine mjera glave po skoro svim mjerama, dok su jedinke s Vira većinom imale manje apsolutne vrijednosti. Međutim, taj obrazac odražava barem dijelom razlike u ukupnoj veličini tijela, jer su jedinke iz Like u prosjeku veće, a jedinke s Vira manje – obrazac koji je uočen i kod drugih otočnih populacija gmazova (Meik i sur. 2010, Sparkman i sur. 2018).

Nakon kontrole za SVL obrazac je drukčiji: virske jedinke imaju veće SVL-korigirane vrijednosti većine analiziranih mjera glave, odnosno veće dimenzije glave pri istoj vrijednosti SVL-a. Taj je obrazac posebno izražen za HL, HW, HHH, HHE, ML, MW i SH, gdje su značajne razlike uglavnom utvrđene između Vira i obje kopnene populacije. Za ISO je obrazac drukčiji jer su najniže vrijednosti utvrđene u Lici, dok se Bizek i Vir nisu statistički značajno razlikovali. Za IN *post hoc* usporedbe nisu pokazale statistički značajne razlike između populacija, pa se ta mjera ne može tumačiti kao dio istog međupopulacijskog obrasca.

Veća SVL-korigirana veličina glave u virskoj populaciji može upućivati na trofički uvjetovanu morfološku diferencijaciju, osobito ako se populacije razlikuju u veličinskoj strukturi dostupnog ili konzumiranog plijena. Kod riđovke (*V. berus*) pokazano je da relativna veličina glave povezana s veličinom dominantnog plijena te određuje najveću veličinu plijena koju zmija može progutati u odnosu na vlastitu veličinu tijela (Forsman 1991b, Forsman i Lindell 1993). Slično tome, kod zmija se veličina i oblik glave često razmatraju u kontekstu prehrane ekologije i ograničenja gutanja plijena (Ammresh i sur. 2023, Meik i sur. 2010, Wüster i sur. 2005). Međutim, u ovom istraživanju podaci o prehrani i veličini plijena nisu dovoljni za izravno testiranje te hipoteze, pa se trofičko objašnjenje treba navesti kao mogućnost, a ne kao zaključak.

Međutim, kod zmija otrovnica, kod kojih je sustav za trovanje funkcionalno i biomehanički povezan s morfologijom lubanje, veća relativna veličina glave ne mora nužno biti povezana s trofičkom ekologijom. Takav obrazac može biti povezan i s većim ili izmijenjenim značajkama sustava za trovanje, uključujući žlijezde za proizvodnju i pohranu venoma, otrovnjake, ovojnicu otrovnjaka te miškulaturu uključenu u kontrolu

izbacivanja venoma (Lillywhite 2014, Pough i sur. 2016, Young i sur. 2001, Young i Kardong 2007). Stoga veće SVL-korigirane dimenzije glave u virskoj populaciji najvjerojatnije odražavaju funkcionalnu morfološku diferencijaciju, ali se ona ne mora svoditi na jedan mehanizam (Wüster i sur. 2005). Trofička ekologija, veličina dostupnog plijena i obilježja sustava za trovanje predstavljaju komplementarna, a ne međusobno isključiva objašnjenja. U tom smislu, rezultati pokazuju da se virska populacija razlikuje u morfologiji glave, dok bi podaci o veličini plijena, prehrani (vidi i **5.8 Prehrana**) i komponentama sustava za trovanje omogućili preciznije određivanje funkcionalne pozadine tog obrasca.

5.1.3 SMI

Obrasci dobiveni za SMI pokazuju razlike u masi korigiranoj na veličinu tijela. Budući da SMI standardizira tjelesnu masu u odnosu na duljinu tijela, više vrijednosti mogu upućivati na veću količinu energetske rezervi ili općenito robusniju tjelesnu kondiciju jedinki, ali ih ne treba automatski izjednačiti s jednim fiziološkim mehanizmom (Čubrić i sur. 2023, Peig i Green 2009). U ovom istraživanju populacija i spol imali su statistički značajan učinak na SMI, dok interakcija populacije i spola nije bila značajna. U svim istraživanim populacijama ženke su u prosjeku imale veću masu i vrijednosti SMI-a od mužjaka, pri čemu je razlika između spolova unutar iste populacije bila statistički značajna samo u Lici. Sličan obrazac veće mase ili tjelesne kondicije ženki zabilježen je i kod drugih zmija te se često povezuje s energetske ulaganjem u razmnožavanje, osobito zbog reprodukcije (Bonnet i sur. 1998, Bonnet i Naulleau 1994, Tomović i sur. 2010). Međutim, u ovom istraživanju reproduktivni status nije bio sustavno uključen u analizu SMI-a, pa se takvo objašnjenje može navesti kao moguće, ali ne i kao potvrđen mehanizam.

Više vrijednosti SMI-a u ličkoj populaciji mogu biti povezane s lokalnim razlikama u dostupnosti resursa, duljini sezone aktivnosti, reproduktivnom sastavu uzorka ili razdoblju uzorkovanja. Budući da sezonske promjene mase i reproduktivni status jedinki nisu sustavno uključeni u analizu, nije moguće utvrditi zbog čega je lička populacija imala više vrijednosti SMI-a od ostalih populacija. Međupopulacijske razlike u tjelesnoj masi zabilježene su kod poskoka i drugih zmija, ali se njihov smjer i mogući uzroci razlikuju

ovisno o populaciji, spolu, dobi i lokalnim okolišnim uvjetima (Čubrić i sur. 2023, Mészáros i sur. 2023, Moore i sur. 2005, Valencia-Flores i sur. 2019). Osim toga, tjelesna kondicija zmija može se mijenjati tijekom sezone te ovisiti o nedavnom hranjenju (Bjelica i sur. 2022). Buduća analiza koja bi uključila reproduktivni status, vrijeme od posljednjeg hranjenja i sezonske promjene mase mogla bi razdvojiti relativni doprinos tih čimbenika, ali sadašnji rezultat jasno pokazuje razlike u masi korigiranoj na veličinu tijela među populacijama i spolovima.

5.2 Merističke značajke

Rezultati pokazuju da su merističke značajke poskoka općenito konzervativnije i manje varijabilne od morfometrijskih značajki. Dok se morfometrija može mijenjati tijekom života pod utjecajem rasta, prehrane i drugih okolišnih čimbenika, broj ljsaka određuje se rano tijekom embrionalnog razvoja i ostaje konstantan tijekom života jedinke (Lillywhite 2014). Zbog toga se, unatoč iznimkama, merističke značajke često smatraju stabilnijim pokazateljima razvojnih, populacijskih i filogenetskih obrazaca kod gmazova (Arnold i Ovenden 2004, Fox 1948, Miralles i sur. 2017, Speybroeck i sur. 2016, Taylor i sur. 2012, Tomović i sur. 2008). Ipak, na merističke značajke mogu utjecati i okolišni uvjeti tijekom embrionalnog razvoja, uključujući temperaturu i hidraciju (Fox 1948, Lourdaïs i sur. 2004), što se može odraziti i na pouzdanost ovih značajki za taksonomska pitanja (Freitas i sur. 2020). Unatoč toj razvojnoj konzervativnosti, u ovom su istraživanju utvrđene međupopulacijske razlike u više merističkih značajki, što je u skladu s ranijim istraživanjima poskoka i drugih ljtica (De Smedt 2006, Gentilli i sur. 2006, Tomović 2006). Kod nekih zmija pokazano je da se broj ljsaka može mijenjati duž okolišnih gradijenata te da povećani broj ljsaka može biti povezan sa smanjenjem površine intersticijske kože izložene okolišu, što potencijalno utječe na izmjenu topline i gubitak vode (Malhotra i Thorpe 1997, Sanders i sur. 2004). Međutim, obrasci dobiveni u ovom istraživanju ne upućuju na jednostavan i dosljedan odnos između sušnijih klimatskih uvjeta i povećanja broja svih tipova ljsaka. Naime, virska populacija, koja nastanjuje najsušniji i najtopliji okolišni kontekst među istraživanim populacijama, imala je veći broj suprarostranih ljsaka, ali manji broj trbušnih i podrepnih ljsaka. Stoga se eventualna povezanost

merističkih značajki s okolišnim uvjetima može razmatrati samo za pojedine značajke, a ne kao opći obrazac povećanja broja ljustica u sušnijem okolišu.

Najizraženije međupopulacijske razlike zabilježene su za broj poprečnih redova leđnih ljustica (D), trbušnih ljustica (V) i podrepih ljustica (SC). Lička populacija ima više poprečnih redova leđnih ljustica od bizečke i virske, dok se virska populacija izdvaja manjim brojem trbušnih i podrepih ljustica. Zanimljivo je da je kod dijela jedinki u sve tri populacije zabilježen paran broj **poprečnih** redova (D = 22), što odstupa od uobičajenih literaturnih navoda za podvrstu *V. a. ammodytes* (Boulenger 1913, De Smedt 2006, Kreiner 2007). S obzirom na to da odstupanja od 21 reda u ovom istraživanju nisu posljedica greške u brojanju ili uključivanja poluljustica (vidi **3.2.2 Bilježenje podataka i mjerenja**), ovaj nalaz upućuje na lokalne nepravilnosti ili razvojna odstupanja. Takvo odstupanje najčešće je zabilježeno u ličkoj populaciji, u kojoj je ujedno zabilježen i najveći broj jedinki s 23 reda (D). Broj (V) i (SC) često je povezan s proporcijama tijela, budući da veći broj trbušnih ljustica može pratiti dulje tijelo, a veći broj podrepih ljustica dulji rep (Lindell 1994, Tomović i sur. 2002), te s kretanjem i interakcijom s podlogom (Kelley i sur. 1997). U ovom istraživanju virski poskoci imaju manje vrijednosti (V) i (SC), što je u skladu s njihovim manjim apsolutnim dimenzijama tijela i kraćim repovima u odnosu na kontinentalne populacije. Istodobno, u ANCOVA modelima SVL je imao statistički značajan učinak na (V) i (SC), pri čemu je za (V) odnos bio pozitivan. To znači da su, nakon kontrole za populaciju i spol, jedinke s većim vrijednostima SVL-a imale veći broj (V). Budući da se broj ljustica određuje rano tijekom razvoja i ne mijenja se tijekom postembrionalnog rasta (Fox 1948, Lillywhite 2014, Lourdais i sur. 2004), taj odnos ne treba tumačiti kao posljedicu rasta jedinke, nego kao povezanost razvojno određenog merističkog obrasca i tjelesne veličine. Veći broj (V) stoga može biti povezan s većom aksijalnom segmentacijom i potencijalno većom ostvarenom ili mogućom duljinom tijela, ali rezultati ne dokazuju izravan uzročni učinak broja trbušnih ljustica na rast.

Spolni dimorfizam posebno je izražen u broju podrepih ljustica, pri čemu mužjaci imaju više (SC) od ženki u svim istraživanim populacijama. Takav obrazac široko je rasprostranjen kod zmija i vezan je uz ranije spomenute međuspolne razlike u duljini repova (Fornasiero i sur. 2007, King 1989, Lillywhite 2014, Pough i sur. 2016, Rivas i Burghardt 2001, Tomović i sur. 2002). Mužjaci su također imali više trbušnih ljustica, dok

su ženke imale nešto više nadusnih i podusnih ljusaka. Međutim, spolne razlike u ljuskama glave bile su slabije izražene od razlika u (V) i (SC), što upućuje na veću razvojnu konzervativnost tih značajki.

Okoočne, nadusne i podusne ljuske pokazivale su relativno usku varijabilnost i visoku bilateralnu simetriju. Prosječne vrijednosti lijevog i desnog profila bile su vrlo slične, a odstupanja su uglavnom iznosila jednu ljusku. Takva stabilnost može upućivati na snažnu razvojnu kanaliziranost ovih značajki (Üveges i sur. 2012). Istovremeno, pojedine statistički značajne razlike među populacijama i spolovima pokazuju da ni ljuske glave nisu potpuno nepromjenjive te da mogu odražavati suptilne razvojne, genetske ili ekološko-populacijske razlike. Slični obrasci ograničene, ali prisutne međupopulacijske varijabilnosti opisani su i kod drugih ljutica (Gentili i sur. 2006, Martínez-Freiría i Brito 2013, Sanders i sur. 2004).

Virsku populaciju dodatno se izdvaja većim brojem suprarostranih ljusaka u odnosu na bizečku i ličku populaciju. Statistički značajan učinak SVL-a u modelu ne odražava postembrionalnu promjenu broja ljusaka, nego povezanost između razvojno određenog merističkog obrasca i ostvarene veličine tijela. Budući da se broj ljusaka ne mijenja tijekom rasta, značajan učinak SVL-a ne može se objasniti jednostavnim ontogenetskim povećanjem broja suprarostranih ljusaka. Osim toga, upravo populacija s najmanjim prosječnim apsolutnim dimenzijama tijela pokazuje najveći broj suprarostranih ljusaka. To upućuje na to da povezanost između SVL-a i broja suprarostranih ljusaka vjerojatno ne odražava individualni razvojni potencijal, nego kovarijaciju na razini jedinki i/ili populacija, potencijalno povezanu s genetskim, okolišnim ili razvojnim čimbenicima specifičnima za virsku populaciju (Malhotra i Thorpe 1997, Sanders i sur. 2004, Üveges i sur. 2012). Veći broj suprarostranih ljusaka mogao bi biti povezan i s okolišnim uvjetima karakterističnima za sušu mediteransku klimu (Sanders i sur. 2004). Budući da isti obrazac nije prisutan kod svih merističkih značajki, veći broj suprarostranih ljusaka u virskoj populaciji najprikladnije je tumačiti kao specifičnu populacijsku razliku, a ne kao dio općeg povećanja broja ljusaka u sušem okolišu.

5.3 Ledna cik-cak šara

5.3.1 Metodološki pristup i validacija modela

Model za prepoznavanje i procjenu površine cik-cak šare pokazao je visoku razinu podudarnosti s ručnom metodom, uz minimalnu sustavnu pogrešku i uske granice slaganja, što potvrđuje njegovu primjenjivost za ovu svrhu. Uočena slabija podudarnost između metoda kod mužjaka s Vira najvjerojatnije je posljedica vrlo malog uzorka ($n = 4$) korištenog za usporedbu, što povećava osjetljivost regresijskih procjena na pojedinačne vrijednosti. U takvim uvjetima i manja odstupanja između metoda mogu rezultirati značajnim promjenama nagiba regresijskog pravca. Dodatno, ova odstupanja mogu djelomično odražavati i ograničenu zastupljenost takvih jedinki u skupu za treniranje modela. Budući da uspješnost modela prepoznavanja cik-cak šare ovisi o reprezentativnosti ulaznih podataka, uključivanje većeg broja jedinki s atipičnim ili slabije kontrastnim šarama moglo bi potencijalno unaprijediti performanse modela u takvim slučajevima. To je osobito važno za obrasce s niskim kontrastom, kod kojih model u većoj mjeri ovisi o prostornoj strukturi i rasporedu elemenata nego o samom intenzitetu signala (Long i sur. 2015, Ronneberger i sur. 2015, Zhang i sur. 2021). Zbog malog broja jedinki u toj usporedbi ($n = 4$), ovaj nalaz prvenstveno ukazuje na smjer mogućeg poboljšanja modela, a ne na sustavno ograničenje njegove primjene.

Nagibi $< 1,00$ u nekim podskupinama dodatno upućuju na blagu tendenciju modela da smanjuje raspon procijenjenih vrijednosti površine cik-cak šare u odnosu na ručnu procjenu. Unatoč tome, ukupni rezultati ukazuju na robusnost modela i njegovu sposobnost primjene na heterogenim terenskim podacima.

Budući da kontrast šare tijekom presvlačenja može biti smanjen, očekivano je da to utječe na uspješnost automatskog prepoznavanja. U skladu s time, utvrđen je statistički značajan utjecaj varijable „Opaque”, što potvrđuje osjetljivost modela na promjene kontrasta. Međutim, isključivanje tih jedinki nije bitno promijenilo opće obrasce u podacima, što upućuje na stabilnost modelnih procjena i potvrđuje njihovu primjenjivost u realnim terenskim uvjetima, gdje se takve varijacije ne mogu uvijek izbjeći. Time ovaj model predstavlja koristan alat za ubrzavanje i automatizaciju procesa dobivanja površine cik-cak šare u odnosu na površinu tijela poskoka.

5.3.2 Međupopulacijska varijabilnost cik-cak šare

Rezultati ovog istraživanja pokazuju da se istraživane populacije ne razlikuju samo u pojedinačnim obilježjima cik-cak šare, nego u cjelokupnoj kombinaciji njezinih kvantitativnih i kvalitativnih značajki. Jedinke iz Bizeka i Like općenito imaju jasnije definiranu, kontrastniju i geometrijski razvedeniju šaru, dok se jedinke s Vira izdvajaju svjetlijom, slabije kontrastnom i pojednostavljenijom šarom, uz značajno manji broj oscilacija nakon kontrole utjecaja SVL-a. Takav obrazac upućuje na populacijsku diferencijaciju cik-cak šare koja se ne može svesti samo na jedan parametar, primjerice površinu ili širinu, nego odražava kombinaciju geometrije, kontrasta, svjetline i relativne zastupljenosti šare na tijelu.

Lička populacija dodatno se izdvaja većom širinom cik-cak šare i većim apsolutnim brojem ljusaka unutar šare. To upućuje na to da je šara u toj populaciji prostorno izraženija, odnosno da zauzima veći broj poprečnih redova ljusaka unutar standardiziranog segmenta. Međutim, veći broj ljusaka unutar šare ne treba automatski tumačiti kao veći relativni udio ljusaka unutar šare, jer je kod ličkih jedinki ujedno češće izbrojano više poprečnih redova leđnih ljusaka (**Prilog 7**). Drugim riječima, šira šara u Lici može djelomično odražavati i širi meristički okvir unutar kojeg je šara smještena, a ne nužno proporcionalno veće relativno pokrivanje tijela šarom.

Ovakvi rezultati ne podupiru pretpostavku da se međupopulacijska varijabilnost cik-cak šare može objasniti isključivo termoregulacijskim zahtjevima. Iako se u nekim istraživanjima melanistična obojenost ljutica povezuje s hladnijim okolišima i potencijalnim termoregulacijskim prednostima (Martínez-Freiría i sur. 2017), to nije izravno usporedivo s površinom ili širinom cik-cak šare. Stoga se dobiveni obrasci vjerojatnije odnose na lokalnu prilagodbu vizualnoj strukturi okoliša, odnosno na ravnotežu između prikrivanja i signalizacije.

U tom smislu, rezultati su u skladu s tumačenjem da cik-cak šara ima višestruku funkciju. Prema Santos i sur. (2014), varijabilnost šare kod europskih ljutica može odražavati lokalne uvjete podloge i vidljivosti, a ne samo klimatske čimbenike. Eksperimentalna istraživanja dodatno pokazuju da cik-cak šara može istodobno smanjivati vjerojatnost uočavanja i djelovati kao upozoravajući signal, ovisno o udaljenosti, kontekstu

promatranja i fazi predatorskog slijeda (Niskanen i Mappes 2005, Valkonen i sur. 2011, 2020). U tom okviru, slabije kontrastna i manje razvedena šara virskih jedinki može predstavljati drukčiji kompromis između kriptičnosti i signalizacije u mediteranskom mozaičnom okolišu, obilježenom izraženijim kontrastima svjetla i sjene te drukčijom teksturom vegetacije. Slična interpretacija predložena je i za ljutice roda *Montivipera*, kod kojih se varijabilnost leđnog uzorka tumači kao ravnoteža između apsorpcije topline i smanjene uočljivosti u okolišu (Martínez-Freiría i sur. 2017, Rajabizadeh i sur. 2015). Takvo tumačenje u skladu je sa širim konceptima disruptivne obojenosti i usklađenosti uzorka s vizualnom strukturom okoliša, prema kojima podudarnost između uzorka i pozadine može značajno smanjiti vjerojatnost uočavanja (Merilaita i sur. 2017, Stevens i Merilaita 2009).

5.3.3 Spolni dimorfizam cik-cak šare

Sukladno očekivanju da postoje međuspolne razlike u cik-cak šari, spol se pokazao kao najvažniji prediktor relativne površine cik-cak šare. Mužjaci u Bizeku i Lici imaju značajno veći relativni udio ljustaka u cik-cak šari od ženki, dok ta razlika izostaje u virskoj populaciji. Ovakav obrazac upućuje na postojanje spolnog dimorfizma koji nije dosljedan među populacijama, već ovisi o lokalnim uvjetima.

Prisustvo bijelog obruba, koje je gotovo isključivo prisutno kod mužjaka, predstavlja dodatnu dimenziju spolnog dimorfizma cik-cak šare. Takva struktura može povećati uočljivost jedinke, ali istovremeno i pojačavati upozoravajući signal šare kroz povećan kontrast između boje šare i temeljne boje tijela. To je u skladu s eksperimentalnim rezultatima koji upućuju na obrambenu i signalnu ulogu kontrastnih uzoraka kod europskih ljutica (npr. Valkonen i sur. 2011, Wüster i sur. 2004). U tom kontekstu, izraženiji kontrast i prisutnost obruba kod mužjaka mogli bi odražavati drukčiji kompromis između kriptičnosti i signalizacije nego kod ženki, koje zadržavaju diskretniji izgled (Martínez-Freiría i sur. 2017, Valkonen i sur. 2020).

5.3.4 Funkcionalno značenje varijabilnosti cik-cak šare

U širem evolucijskom kontekstu, funkcija cik-cak šare ne mora biti jednodimenzionalna: isti uzorak može istodobno doprinositi prikrivanju na većoj udaljenosti, upozoravanju pri bližem kontaktu, te otežavati predatoru procjenu oblika ili gibanja tijela (Barnett i Cuthill 2014, Niskanen i Mappes 2005, Santos i sur. 2014, Valkonen i sur. 2011, 2020). Dobiveni rezultati ukazuju da različite značajke cik-cak šare ne reagiraju jednako na iste selekcijske pritiske. Broj oscilacija, širina i kontrasti šare izraženije se razlikuju među populacijama, dok su relativna površina šare, zastupljenost ljusaka unutar šare i bijeli obrub snažnije povezani sa spolom. Takav obrazac upućuje na to da cik-cak šara kod poskoka predstavlja složen fenotipski sustav u kojem različite morfološke značajke mogu imati različite funkcionalne uloge. U skladu s time, varijabilnost šare vjerojatno odražava istodobno djelovanje više selekcijskih pritisaka, uključujući lokalne okolišne uvjete, kriptičnost, signalizaciju i morfološka ograničenja, čija se relativna važnost može razlikovati među populacijama i spolovima (Martínez-Freiría i sur. 2017, Rajabizadeh i sur. 2015, Santos i sur. 2014).

5.4 Odabir mikrostaništa

Razdioba nalaza po mikrostaništima pokazuje da poskoci koriste relativno širok spektar dostupnih struktura, ali pritom učestalije se nalaze u određenom tipu struktura. Najčešći nalazi u sve tri populacije bila su otvorene ili djelomično otvorene strukture s kombinacijom vegetacije i kamenja. Takav obrazac u skladu je s poznatim termofilnim i heliotermnim karakterom poskoka (Arnold i Ovenden 2004, De Smedt 2006, Dyugmedzhiev i sur. 2021, 2024, Speybroeck i sur. 2016). Slična važnost prostorne heterogenosti, zaklona i vegetacijske strukture zabilježena je i kod drugih vrsta gmazova, kod kojih mikrostanište ne predstavlja samo fizičku podlogu, već funkcionalni prostor koji omogućuje zadovoljavanje više ekoloških potreba (Block i Morrison 1998, Row i Blouin-Demers 2006, Shine i Fitzgerald 1996, Wasko i Sasa 2012).

Izostanak nalaza u pojedinim dostupnim mikrostanišnim kategorijama vjerojatno nije posljedica samo njihove prisutnosti ili odsutnosti na istraživanim lokacijama. Iako su neke kategorije bile dostupne samo lokalno ili u manjem opsegu, dio nekorištenih

kategorija bio je prisutan na više lokacija, a u nekim slučajevima i na svim istraživanim područjima. To upućuje na to da sama prisutnost određene strukture nije dovoljna za njezino korištenje. Za zmiје i druge gmazove važna je funkcionalna vrijednost mikrostaništa, koja proizlazi iz kombinacije više svojstava. Ona mogu uključivati strukturalnu složenost, dostupnost zaklona, mikroklimatske uvjete, dostupnost plijena i mogućnost izbjegavanja predatora (Mebert i sur. 2015, Shine i Fitzgerald 1996, Wasko i Sasa 2012). Nekorištene kategorije vjerojatno u lokalnom kontekstu nisu pružale optimalnu kombinaciju funkcionalnih svojstava za poskoke. Stoga izostanak nalaza u pojedinim kategorijama ponajprije upućuje na njihovu manju funkcionalnu prikladnost u danom lokalnom kontekstu, a ne na njihovu apsolutnu neprikladnost za vrstu (Dyugmedzhiev i sur. 2024, Row i Blouin-Demers 2006, Shine i Fitzgerald 1996, Wasko i Sasa 2012).

Značajne razlike u korištenju mikrostaništa među populacijama dodatno ukazuju na važnost lokalnog okolišnog konteksta. Korištenje staništa i mikrostaništa kod gmazova može se razlikovati među populacijama iste vrste, ovisno o lokalnoj dostupnosti struktura, prostornoj raspodjeli resursa, vegetacijskom pokrovu i sezonskim uvjetima (Block i Morrison 1998, Grbac i Brnin 2006, Mebert i sur. 2015, Shine i Fitzgerald 1996). Kod poskoka su interpopulacijske i sezonske razlike u korištenju staništa i mikrostaništa zabilježene i u novijim istraživanjima, pri čemu se vrsta najčešće povezivala s kamenitim ili stjenovitim strukturama djelomično obraslima vegetacijom, ali uz razlike među populacijama i sezonama (Dyugmedzhiev i sur. 2024). Sličan obrazac vidljiv je i u ovom istraživanju: opća povezanost nalaza s otvorenijim i strukturno heterogenim mikrostaništima bila je zajednička svim populacijama, ali su se populacije razlikovale u relativnoj učestalosti pojedinih kategorija. To sugerira da poskoci na različitim lokacijama mogu koristiti funkcionalno slična, ali strukturno različito izražena mikrostaništa, ovisno o lokalnoj kombinaciji dostupnih stanišnih elemenata. Primjerice, hrpe kamenja i građevinskog otpada od betonskih blokova, cigli i crijepova razlikuju se prema podrijetlu i sastavu, ali obje pružaju sličnu mrežu pukotina i zaklona, pa su u analizi tretirane kao funkcionalno usporediva mikrostaništa.

Izostanak značajnih razlika među spolovima sugerira da mužjaci i ženke u pravilu koriste slične tipove mikrostaništa, barem na razini primijenjene kategorizacije. To ne znači da

spolne razlike u prostornom ponašanju nisu moguće. Kod zmija i drugih gmazova spolovi se mogu razlikovati u kretanju, veličini areala, aktivnosti, sezonskoj aktivnosti i ponašanju povezanom s reprodukcijom (Dyugmedzhiev i sur. 2025a, 2025b, Lourdais i sur. 2017, Shine 2005). Međutim, takve se razlike ne moraju nužno odraziti na razini široko definiranih kategorija mikrostaništa, osobito ako oba spola ovise o sličnim osnovnim resursima, poput zaklona, termalno povoljnim mjestima i prikladnim položajima za lov plijena iz zasjede. Stoga se u ovom istraživanju razlike u zastupljenosti pojedinih kategorija mikrostaništa mogu tumačiti prije kao odraz lokalne dostupnosti i prostorne distribucije mikrostaništa nego kao dokaz spolno specifičnih preferencija.

5.5 Varijabilnost staništa

Statistički značajne međupopulacijske razlike stanišno-okolišnog profila upućuje na to da su razlike među istraživanim populacijama prvenstveno povezane s lokalnim okolišnim i stanišnim kontekstom. Razlike su bile izražene i u kontinuiranim okolišnim varijablama, i u kategoričkim varijablama stanišno-okolišnog profila, no kategoričke su objašnjavale veći udio varijance. To sugerira da međupopulacijske razlike nisu posljedica samo mikroklimatskih uvjeta u trenutku nalaza, već i šireg stanišnog okvira u kojem su jedinke nalažene. Učinak spola te interakcije populacije i spola nisu bili statistički značajni za većinu analiziranih varijabli. Značajan učinak spola utvrđen je samo za vlažnost zraka i makrostanište. Takav rezultat upućuje na to da su razlike među populacijama u većini stanišno-okolišnih varijabli prvenstveno povezane s lokalitetom, a ne sa spolno različitim korištenjem okolišnih uvjeta.

Među kontinuiranim varijablama, populacije su se razlikovale u relativnoj vlažnosti zraka, atmosferskom tlaku i brzini vjetra, dok se TA60 cm nije značajno razlikovala među populacijama. Premda pojedinačne Tukeyjeve usporedbe relativne vlažnosti zraka nisu bile statistički značajne, vrijednosti za Bizek – Lika ($p = 0,051$) i Bizek – Vir ($p = 0,081$) mogu upućivati na slabiji obrazac međupopulacijskih razlika koji zbog varijabilnosti unutar skupina i ograničene statističke snage nije jasno potvrđen. Izostanak razlika u TA60 može upućivati na to da su jedinke, neovisno o lokalitetu, najčešće nalažene unutar sličnog raspona općih termalnih uvjeta zraka. To je u skladu s analizom temperaturnog okoliša

(vidi **4.7 Temperatura tijela u prirodi**) i upućuje na to da su jedinke na različitim lokalitetima bile nalažene pri relativno sličnim neposrednim termalnim uvjetima, osobito s obzirom na prostorno bliske temperature poput TA5 ili TS. Takav obrazac može odražavati ponašajno korištenje termalno povoljnih mikrostaništa, ali i veliku prostorno-vremensku varijabilnost neposrednih temperatura, koja može prikriti šire razlike među lokalitetima (Hertz i sur. 1993, Huey 1982). Razlike u atmosferskom tlaku ponajprije opisuju geografski i vremenski kontekst nalaza među lokalitetima. Za razliku od vjetra, vlage ili neposrednih temperatura, atmosferski tlak u ovom istraživanju ima slabije izravno ekološko značenje za odabir staništa, ali pridonosi opisu ukupnog okolišnog profila nalaza. Slično tome, ni u istraživanju drugih vrsta zmija atmosferski tlak nije se pokazao važnim čimbenikom u objašnjenju aktivnosti jedinki (Brown i Shine 2002).

Vjetar je prepoznat kao jedan od univerzalnih prediktora terenskih tjelesnih temperatura za gmazove (Bovo i sur. 2012, Butler i sur. 2005, Campbell i Norman 1998, Maia-Carneiro i Rocha 2025, Ortega i sur. 2017, Whitaker i Shine 1999). Brzina vjetra bila je značajno niža u Bizeku nego u Lici i na Viru, što je u skladu s razlikama u otvorenosti staništa: šumovitiji i zaklonjeniji Bizek pruža drukčije uvjete od otvorenijih ličkih travnjaka i mediteranskog otočnog staništa na Viru. Vjetar može mijenjati termalni i hidrološki kontekst cjelovitog trodimenzionalnog prostora u kojem bi se zmija mogla naći, jer utječe na konvekcijsko hlađenje, isušivanje i učinkovitost bihevioralne termoregulacije (Campbell i Norman 1998, Clarke 2017, Stevenson 1985). Istraživanja na gmazovima pokazuju da vjetar može promijeniti odabrane temperature, smanjiti temperaturu mikrostaništa i utjecati na aktivnost jedinki (Maia-Carneiro i Rocha 2025, Virens i Cree 2022). Stoga razlike u brzini vjetra ne treba promatrati samo kao meteorološku pozadinu, nego i kao dio lokalne stanišne varijabilnosti koja može utjecati na dostupnost funkcionalno povoljnih mikrostaništa.

Najizraženije razlike među populacijama odnosile su se na makrostanište. Nalazi u Bizeku bili su gotovo u cijelosti vezani uz šumu, u Lici pretežno uz livadu, a na Viru uz grmlje. Takva raspodjela u velikoj mjeri odražava razlike među mikrostaništima na kojima su jedinke zabilježene i upućuje na to da populacije koriste različite stanišne komplekse. Budući da dostupnost pojedinih tipova staništa nije sustavno kvantificirana (vidi **3.1 Lokacije i populacije istraživanja; Slika 5**), rezultati najizravnije opisuju razlike u zabilježenom

korištenju staništa. U tom okviru, oni pokazuju da su jedinke iz različitih populacija nalažene u različitim stanišnim matricama, dok bi procjena preferencije zahtijevala istodobnu kvantifikaciju dostupnih staništa. Kod gmazova stanišni odabir općenito treba promatrati kao rezultat odnosa između fizioloških potreba, dostupnosti stanišnih struktura, vegetacijskog sklopa i ponašanja, a ne samo kao reakciju na pojedinačne okolišne varijable (Lillywhite 2014, Pough i sur. 2016). Kod poskoka su interpopulacijske i sezonske razlike u korištenju staništa i mikrostaništa zabilježene i u drugim istraživanjima, uz čestu povezanost vrste s kamenitim i stjenovitim strukturama djelomično obraslima zeljastom ili grmolikom vegetacijom (Dyugmedzhiev i sur. 2024).

Iako su mužjaci u svim populacijama dosljedno nalaženi na mjestima niže vrijednosti relativne vlažnosti zraka nego ženke, ovaj trend nije statistički značajan – moguće radi visoke varijabilnosti unutar grupa ili ograničenih veličina uzoraka. No, ekološka važnost ovakvog obrasca s aspekta ponašanja i ranije raspravljenog korištenja mikrostaništa zahtjeva pomnije razmatranje, pogotovo jer je isti trend uočen i tijekom ranijeg istraživanja (Zadravec 2014, Zadravec i sur. 2015a). Oba spola trebaju više vlage tijekom procesa mijenjanja kože (Lillywhite 2014), no to je relativno kratkotrajni proces kojem je odrasla jedinka izložena tri do četiri puta godišnje, svaki put po 7 – 10 dana. Dugotrajniji uzrok mogao bi biti vezan uz gravidnost – za razvoj mladih potrebno je puno vode (Lourdais i sur. 2017, Schuett i sur. 2013). Kod talijanske ljutice *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758) pokazano je da gravidnost povećava evaporativni gubitak vode i može utjecati na odabir vlažnijih mikrostaništa (Lourdais i sur. 2017), a razvoj embrija u viviparnih zmija povezan je s prijenosom vode na embrije i osjetljivošću reproduktivnih ženki na dostupnost vode (Dezetter i sur. 2021, Lourdais i sur. 2015). Taj obrazac dobro se uklapa u pretpostavku da dio razlika u vlažnosti može biti povezan s reproduktivnim stanjem ženki, osobito graviditetom i povećanim zahtjevima za vodom tijekom razvoja embrija. Budući da gravidnost nije analizirana kao zaseban čimbenik, ovu poveznicu treba promatrati kao biološki utemeljeno objašnjenje uočenog obrasca, a ne kao zasebno testiran učinak.

Ponašanje pri nalazu također se razlikovalo među populacijama. Sunčanje je bilo najčešće zabilježeno ponašanje u svim populacijama, ali je njegov udio bio najveći u Lici i Bizeku, a niži na Viru, gdje je zabilježen veći udio jedinki u kretanju i mirovanju. Taj obrazac može odražavati razlike u strukturi staništa, osunčanosti i termalnom okolišu, te

dostupnosti zaklona, budući da gmazovi ponašajno reguliraju tjelesnu temperaturu korištenjem osunčanih i zasjenjenih mjesta, zaklona i različitih mikrostaništa (Huey 1982, Peterson 1987, Stevenson 1985). Međutim, razlike u ponašanju pri nalazu mogu odražavati i razlike u uočljivosti jedinki u pojedinim makrostaništima, jer je uočavanje jedinki u herpetološkim terenskim istraživanjima često nepotpuno i ovisi o uvjetima opažanja, aktivnosti životinje, strukturi staništa i intenzitetu pretraživanja (Durso i sur. 2011, Mazerolle i sur. 2007). Ponašanje pri nalazu stoga najizravnije opisuje stanje jedinke u trenutku opažanja. Takvi podaci nisu zamjena za kontinuirano praćenje dnevne aktivnosti, ali su vrijedni jer povezuju ponašanje jedinki s lokalnim stanišnim uvjetima i vjerojatnošću uočavanja. No i dalje je potrebna pažnja u interpretaciji ovih rezultata, zbog mnogih čimbenika koji utječu na aktivnost i ponašanje, te ograničenog skupa podataka.

Ukupno gledano, rezultati ove cjeline nadopunjuju rezultate o odabiru mikrostaništa (vidi **4.4 Odabir mikrostaništa**) te ukazuju na to da se međupopulacijske razlike očituju i u širem stanišno-okolišnom profilu nalaza. Stoga se stanišna varijabilnost među populacijama može tumačiti kao važan dio ekološke varijabilnosti istraživanih populacija, pri čemu lokalna struktura staništa, mikroklimatski uvjeti i ponašanje jedinki zajedno oblikuju okolnosti u kojima su jedinke nalažene.

5.6 Dnevna aktivnost

Dnevna aktivnost poskoka u ovom istraživanju procijenjena je na temelju vremena nalaza jedinki, uz standardizaciju broja nalaza prema stvarnom vremenskom rasporedu i intenzitetu lovnog napora. Takav pristup omogućuje opreznije tumačenje obrazaca aktivnosti jer uzima u obzir činjenicu da terensko pretraživanje nije bilo jednako raspoređeno među populacijama niti tijekom dana. Unatoč tim razlikama, vrijeme dana ostalo je statistički značajan prediktor stope nalaza, što upućuje na postojanje stvarnog dnevnog obrasca aktivnosti, a ne samo na posljedicu rasporeda terenskog rada. Ipak, rezultate treba tumačiti kao promjene u stopi nalaza tijekom dana, koja osim aktivnosti jedinki ovisi i o njihovoj izloženosti i uočljivosti, a ne kao potpun prikaz aktivnosti čitavih populacija.

Populacija je bila statistički značajan prediktor stope nalaza u oba modela, što pokazuje da se razlike među populacijama zadržavaju i nakon standardizacije prema lovnom naporu. Model koji dopušta različite dnevne krivulje po populacijama pokazao je jasan dnevni obrazac za Bizek i Vir, dok je za Liku taj obrazac bio slabije izražen. Predviđene krivulje upućuju na razlike u položaju i izraženosti dnevnih vrhunaca: na Viru je najizraženija stopa nalaza procijenjena u ranijem dijelu jutra, u Bizeku nešto kasnije tijekom jutra, dok je u Lici procijenjen širi jutarnji vrhunac i slabije povećanje stope nalaza kasnije tijekom dana. Takvi rezultati upućuju na populacijsku varijabilnost dnevne dinamike nalaza, ali ne predstavljaju izravne usporedbe pojedinih parova populacija.

Populacijska varijabilnost dnevne aktivnosti očekivana je s obzirom na razlike u klimatskim uvjetima, strukturi staništa, dostupnosti zaklona i plijena te sezonskom i reproduktivnom kontekstu aktivnosti. Obrasci aktivnosti zmija općenito ovise o međudjelovanju termoregulacijskih zahtjeva, dostupnosti resursa, reproduktivnog stanja i lokalnih meteoroloških uvjeta (Brown i Shine 2002, Dyugmedzhiev i sur. 2022, Stevenson 1985). Za poskoka su ranija istraživanja također pokazala da se dnevna i sezonska aktivnost mogu razlikovati među dobnim, spolnim i reproduktivnim skupinama te ovisno o okolišnim uvjetima (Crnobrnja-Isailović i sur. 2007, Dyugmedzhiev i sur. 2022). Razmjerno malen udio objašnjenog odstupanja u modelima pritom ne poništava utvrđene obrasce, nego upućuje na to da vrijeme dana, populacija i spol objašnjavaju samo dio varijabilnosti nalaza.

Zaključak o učinku spola bio je manje jednoznačan. U prvom modelu, koji je uključivao interakciju populacije i spola, nisu utvrđeni značajan opći učinak spola ni njegova interakcija s populacijom. U drugom modelu, koji je uključivao populacijski specifične vremenske krivulje, ali zajednički učinak spola za sve populacije, procijenjena stopa nalaza mužjaka bila je niža od stope nalaza ženki. Taj rezultat ne pokazuje da se oblik dnevne aktivnosti razlikovao među spolovima, jer model nije uključivao spolno specifične glatke funkcije vremena dana. Stoga se spolni učinak u ovom dijelu analize treba tumačiti oprezno.

Predviđene krivulje stope nalaza upućuju na izraženiju jutarnju aktivnost i slabiju poslijepodnevnu ili večernju sastavnicu aktivnosti, osobito na Viru. Smanjenje stope nalaza tijekom najtoplijeg dijela dana vjerojatno je povezano s ponašajnom termoregulacijom, odnosno smanjenjem površinske aktivnosti i povlačenjem u zaklon pri visokim temperaturama i jakim sunčevom zračenju. Takav je obrazac u skladu s općim ponašanjem ektotermnih životinja, kod kojih se aktivnost i korištenje zaklona mijenjaju radi održavanja pogodne tjelesne temperature i izbjegavanja pregrijavanja (Kearney i sur. 2009, Stevenson 1985). Sličan bimodalan obrazac aktivnosti tijekom toplih dana opisan je i kod drugih zmija, primjerice kod istočne smeđe zmije, *Pseudonaja textilis* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854), gdje su jedinke bile aktivnije ujutro i kasnije poslijepodne, a manje aktivne tijekom najtoplijeg dijela dana (Whitaker i Shine 2002). Tijekom istraživanja zabilježena su samo dva noćna nalaza poskoka, oba na otoku Viru. Jedna je jedinka mirovala sklopčana unutar grma, vjerojatno u zasjedi, dok se druga kretala po vrhu suhozida bez vegetacijskog zaklona. Ti nalazi dokumentiraju da se aktivnost poskoka na Viru povremeno može protegnuti u večernje i noćne sate. Takva su opažanja u skladu s literaturom u kojoj se noćna aktivnost poskoka uglavnom opisuje kao povremena i povezana s toplim noćima (Bannikov i sur. 1971, Bruno 1967, De Smedt 2006, Karaman 1939, Kreiner 2007, Mushelishvili 1970, Schreiber 1912, Speybroeck i sur. 2016, Street 1979), premda novija istraživanja upućuju na to da bi mogla biti češća nego što se ranije smatralo i pojavljivati se i tijekom hladnijih noći (Zadravec i Koren 2017). Noćni nalazi nisu zabilježeni u Lici i Bizeku, a za Bizek izostanak takvih nalaza odgovara i rezultatima prethodnih istraživanja na istoj lokaciji (Zadravec 2014, Zadravec i sur. 2015a). Budući da noćno uzorkovanje nije bilo jednako intenzivno u svim populacijama, ovi nalazi ne omogućuju kvantitativnu usporedbu učestalosti noćne aktivnosti među lokalitetima, nego dokumentiraju njezinu prisutnost na Viru.

5.7 Temperatura tijela u prirodi

U ovom istraživanju TC nije se statistički značajno razlikovala među populacijama ni među spolovima, niti je bila značajno povezana sa SVL-om. Takav rezultat upućuje na relativnu sličnost terenskih tjelesnih temperatura među istraživanim populacijama,

unatoč tome što se one nalaze u različitim stanišnim i klimatskim uvjetima. Istodobno, multivarijatna analiza pokazala je da se ukupni temperaturni profil, definiran kombinacijom TC, TS, TA5 i TA60, razlikuje među populacijama. Budući da naknadne univarijatne analize nisu pokazale statistički značajne razlike ni za jednu pojedinačnu temperaturnu varijablu, taj se rezultat može tumačiti kao slaba ili raspodijeljena razlika u kombinaciji temperaturnih uvjeta pod kojima su jedinke zabilježene u ovom skupu podataka, a ne kao jasna razlika u pojedinačnoj mjeri temperature.

Izostanak značajnih razlika u TC među populacijama osobito je važan u kontekstu termoregulacije. S obzirom na razlike među istraživanim lokalitetima, sličnost TC može odražavati korištenje odgovarajućih mikroklimatskih i mikrostanišnih uvjeta unutar svakog lokaliteta umjesto podudarnost širih okolišnih uvjeta među lokalitetima. Takvo tumačenje u skladu je s očekivanjem da zmije ponašanjem, odnosno izborom mikrostaništa, položajem tijela i vremenom aktivnosti, mogu ublažiti razlike u dostupnim temperaturnim uvjetima (Blouin-Demers i Weatherhead 2002, Dyugmedzhiev i sur. 2021, Huey i Stevenson 1979, Muñoz i Losos 2018, Stevenson 1985). Sličan obrazac zabilježen je i kod poskoka, kod kojega su mikrostanište i doba dana pokazali lokacijski specifičnu važnost u objašnjenju TC (Dyugmedzhiev i sur. 2021).

Među mjerenim temperaturnim varijablama, TC je bila najsnažnije povezana s TA5. Ovi rezultati upućuju na to da je neposredni prizemni temperaturni kontekst ključan za objašnjenje terenske tjelesne temperature ove vrste. Veza između tjelesne i okolišne temperature dobro je poznata u termalnoj biologiji zmija i drugih ektoterma općenito, ali okolišna temperatura sama po sebi ne opisuje svu varijaciju tjelesne temperature (Huey i Stevenson 1979, Lillywhite 2014, Peterson i sur. 1993). Zbog toga je potrebno sagledati i utjecaj drugih okolišnih čimbenika.

Od preostalih okolišnih temperatura, TS je imala slabiji, ali statistički značajan učinak, dok TA60 nije značajno objašnjavala dodatnu varijaciju u TC nakon uključivanja TA5, TS, populacije, spola i SVL-a u model. S obzirom na prvenstveno prizemni način života poskoka (De Smedt 2006, Kreiner 2007, Speybroeck i sur. 2016) te položaj tijela zmije tijekom aktivnosti (Lillywhite 2014), ovaj rezultat upućuje na to da temperatura zraka neposredno iznad podloge bolje opisuje temperaturne uvjete kojima je tijelo jedinke izloženo nego temperatura zraka na 60 cm iznad tla. Slabiji, ali značajan učinak TS

pokazuje da je i temperatura podloge značajna, ali da sama po sebi ne objašnjava TC jednako dobro kao TA5.

Utjecaj veličine tijela na termalnu biologiju i termoregulaciju zabilježen je kod brojnih vrsta gmazova, uključujući i ljutice (Mizsei i sur. 2024, Olalla-Tárraga i sur. 2006, Radovics i sur. 2024). Međutim, u ovom istraživanju SVL nije objašnjavao značajan dio varijacije TC nakon uključivanja neposrednih temperaturnih varijabli, populacije i spola. Takav obrazac upućuje na to da veličina tijela kod poskoka može imati kontekstualan i populacijski specifičan odnos s termalnim stanjem, ali da u ovom skupu podataka nije bila opći prediktor TC.

Za razliku od SVL-a, spol nije pokazao dosljedan samostalan učinak na TC. Takav rezultat upućuje na to da mužjaci i ženke, barem u ovdje analiziranom skupu podataka, uglavnom ostvaruju slične terenske tjelesne temperature. To je u skladu s dijelom literature prema kojem se preferirani rasponi tjelesne temperature mužjaka i ženki ne moraju značajno razlikovati (Čubrić i Crnobrnja-Isailović 2022, Dyugmedzhiev i sur. 2021), iako se razlike mogu javiti u specifičnim fiziološkim stanjima, osobito tijekom graviditeta. Primjerice, Blouin-Demers i Weatherhead (2001) nisu utvrdili značajne razlike u preferiranim tjelesnim temperaturama mužjaka, negravidnih ženki i gravidnih ženki kod crne štakorašice (*P. obsoletus*), ali su gravidne ženke u prirodi održavale više tjelesne temperature i učinkovitije iskorištavale dostupne temperaturne uvjete, osobito tijekom dana i prije polaganja jaja. Povišena tjelesna temperatura gravidnih ženki poskoka zabilježena je u drugom istraživanju (Dyugmedzhiev i sur. 2021), no u ovom istraživanju graviditet nije bilo moguće pouzdano analizirati kao zaseban čimbenik jer je broj gravidnih ženki bio vrlo malen i jer su bile zastupljene u samo dvije od tri istraživane populacije (Bizak: 2, Lika: 5). Sličnost TC među spolovima i populacijama ne mora značiti da jedinke u svim skupinama koriste iste termoregulacijske mehanizme. Takvo tumačenje podupiru i rezultati ovog doktorskog rada: iako je ukupni temperaturni profil razlikovao populacije, TC se nije razlikovala među populacijama ni spolovima, a najjači prediktor TC bila je TA5. Takav obrazac uklapa se u širi koncept prema kojem različite populacije gmazova mogu postići slične tjelesne temperature unatoč različitim okolišnim uvjetima, bilo aktivnim odabirom mikrostaništa, promjenama vremena aktivnosti ili drugim oblicima bihevioralne termoregulacije (Čubrić i Crnobrnja-Isailović 2022, Fierro-Estrada i sur.

2019, Muñoz i Losos 2018, Rodríguez-Serrano i sur. 2009, Vilaj 2012). Sličnost TC među populacijama i spolovima stoga najviše podupire tumačenje da poskoci mogu ostvarivati slične tjelesne temperature kroz različite lokalne kombinacije mikrostaništa, vremena aktivnosti i neposrednih temperaturnih uvjeta. Usporedba s operativnim temperaturama omogućila bi izravnije razdvajanje aktivne termoregulacije od dostupnosti sličnih mikroklimatskih uvjeta na mjestima nalaza (Zadravec i sur. 2026). Zbog toga bi za izravnije testiranje tog pitanja bila potrebna usporedba terenski izmjerenih tjelesnih temperatura s operativnim temperaturama dostupnima jedinkama u pojedinim mikrostaništima.

5.8 Prehrana

Statistički značajna razlika među populacijama u vjerojatnosti prisutnosti hrane u želucu pokazuje da se populacije razlikuju u recentnom hranjenju. Budući da hrana u želucu odražava relativno kratak vremenski interval nakon hranjenja, ovaj rezultat najizravnije opisuje kratkoročnu prehrambenu dinamiku, a ne ukupnu dugoročnu učestalost hranjenja. Na takvu procjenu mogu utjecati vrijeme proteklo od hranjenja, brzina probave, veličina obroka i osjetljivost metode pregleda, osobito kada se prehrana procjenjuje palpacijom ili bez poticanja povraćanja/ispiranja želuca (Cruz 2013, Durso i sur. 2022, Fitch 1988). U ovom istraživanju udio jedinki s izmetom bio je razmjerno sličan među populacijama (31,6 – 35,4 %), dok je udio jedinki s hranom u želucu bio najniži u Lici (31,6 %), a viši u Bizeku (36,9 %) i na Viru (36,7 %). Kombinacija niže prisutnosti hrane u želucu i slične prisutnosti izmeta upućuje na to da se lička populacija nije razlikovala po tragovima prethodnog hranjenja, nego po recentnosti hranjenja ili brzini prehrambenog obrta. Takav obrazac može odražavati lokalne razlike u dostupnosti plijena, sezonskoj dinamici hranjenja ili oportunističkom korištenju dostupnih resursa, što je u skladu s time da prehrana zmija često pokazuje izraženu međupopulacijsku varijabilnost (Luiselli 2006).

Velik udio nedeterminiranog plijena u sadržaju želuca očekivan je rezultat u istraživanjima prehrane zmija, budući da stupanj probave često onemogućuje pouzdanu identifikaciju plijena (npr. Durso i sur. 2022, Fitch 1988). U istraživanjima poput ovog, gdje povraćanje nije poticano niti su se provodila ispiranja želuca, precizna determinacija plijena u većini

slučajeva nije moguća, osim u iznimnim slučajevima kada jedinka spontano povraća. Dodatno, uočavanje plijena u želucu temeljila se na palpaciji i vizualnoj procjeni, što može imati ograničenu osjetljivost, osobito kod manjih obroka ili obroka u uznapređovalom stupnju probave (Cruz 2013, Fitch 1988). U tom kontekstu, analiza izmeta predstavlja važnu komplementarnu metodu, jer omogućuje pouzdaniju determinaciju barem na razini šire skupine plijena, iako ni ona ne daje potpun uvid u količinu, masu ili točan broj konzumiranih jedinki.

Prevladavanje malih sisavaca u prehrani, osobito u kontinentalnim populacijama, u skladu je s općim obrascem prehrane ljutica umjerenog pojasa, kod kojih mali endotermni plijen često čini važan ili dominantan dio prehrane odraslih jedinki (Anđelković i sur. 2021, Bagnoli i Cattaneo 2008, Canova i Gentilli 2008, Luiselli 1996). Rezultati za bizečku populaciju dodatno potvrđuju rezultate ranijih istraživanja na istoj populaciji (Zadravec 2014, Zadravec i sur. 2015a). Izostanak ptičjeg plijena tijekom ovog istraživanja zanimljiv je, jer su ptice zabilježene kao povremena sastavnica prehrane poskoka (npr. Bagnoli i Cattaneo 2008). Taj izostanak može odražavati lokalne razlike u dostupnosti plijena, ili preferencijama jedinki, ali i ograničenje metode uzorkovanja, s obzirom na to da su precizno determinirani sadržaji želuca bili rijetki.

Sastav plijena utvrđen analizom izmeta značajno se razlikovao među populacijama, dok razlike između spolova nisu bile statistički značajne. Pritom se Vir izdvajao od Bizeka i Like, dok između dviju kontinentalnih populacija nije utvrđena značajna razlika. Takav obrazac vjerojatno odražava lokalne razlike u dostupnosti i strukturi zajednice potencijalnog plijena. Prehrana zmija često pokazuje izraženu međupopulacijsku varijabilnost povezanu s lokalnim okolišnim uvjetima, dostupnošću plijena i razlikama u stanišnoj strukturi (Capizzi i sur. 2008, Luiselli 2006, Luiselli i sur. 2007, Rugiero i Luiselli 1995). Kod predatorskih zmija, koje plijen love iz zasjede, dostupnost plijena može utjecati ne samo na sastav prehrane, nego i na prostornu ekologiju, izbor staništa i obrasce traženja plijena (Wasko i Sasa 2012)

Veća raznolikost plijena u uzorcima s Vira, uključujući nalaze gmazova i striga, može upućivati na izraženiju prehrambenu oportunističnost otočne populacije. Otočne populacije često su izložene drukčijim zajednicama plijena i potencijalno ograničenim resursima nego kontinentalne populacije, što može dovesti do širenja prehrambene niše

ili većeg oslanjanja na alternativne tipove plijena (Filippi i sur. 2003, Luiselli 2006). Slični obrasci prehrane fleksibilnosti i lokalne prilagodbe prehrane zabilježeni su i u drugim otočnim ili prostorno izoliranim populacijama gmazova (npr. Herrel i sur. 2008, Taverne i sur. 2019), iako takve usporedbe treba promatrati prvenstveno kao širi ekološki kontekst, a ne kao izravnu analogiju s poskokom. Budući da su zaključci temeljeni na ograničenom broju uzoraka izmeta i malom broju precizno determiniranih želučanih sadržaja, ovaj obrazac treba tumačiti kao indikaciju prehrane fleksibilnosti, a ne kao potpun opis prehrane niše virske populacije.

Hranjenje strigama vrste *Scolopendra cingulata* zabilježeno je i u ranijim istraživanjima poskoka, iako takav plijen može predstavljati rizik za samu zmiju (Arsovski i sur. 2014, Plettenberg Laing 2020, Tomović i sur. 2019). U ovom istraživanju takav je plijen zabilježen isključivo u otočnoj populaciji s Vira, i to i u povraćenom sadržaju želuca i u uzorcima izmeta. Budući da ostaci beskralježnjaka u izmetu potječu isključivo od striga vrste *S. cingulata*, ovaj nalaz dodatno podupire pretpostavku da se virska populacija oslanja na različite tipove plijena u većoj mjeri od preostale dvije. Prema dostupnim podacima, ovo predstavlja prvi dokumentirani nalaz hranjenja poskoka strigom u Hrvatskoj.

Ukupno gledano, rezultati upućuju na to da se prehrana poskoka u istraživanim populacijama temelji prvenstveno na malim sisavcima, ali uz izraženu međupopulacijsku varijabilnost. Kontinentalne populacije Bizek i Lika pokazuju očekivani obrazac dominacije malih sisavaca, dok se otočna populacija s Vira izdvaja većom raznolikošću zabilježenog plijena i većim udjelom alternativnih skupina plijena. Osim u sastavu prehrane, populacije su se razlikovale i u recentnom hranjenju, pri čemu je vjerojatnost prisutnosti hrane u želucu bila niža u Lici nego u Bizeku i na Viru. Taj rezultat ne predstavlja izravnu mjeru ukupne količine unesene hrane, ali može upućivati na rjeđe hranjenje, drukčiju dinamiku probave ili uža vremenska razdoblja pogodna za hranjenje i postprandijalnu termoregulaciju u hladnijem okolišu Like. Slične tjelesne temperature među populacijama ne isključuju takvu mogućnost jer ne pokazuju koliko su često ni koliko dugo jedinkama bile dostupne povoljne termalne prilike. U kombinaciji s većim tjelesnim dimenzijama ličkih jedinki, ovaj obrazac otvara mogućnost drukčijeg kolanja energije među populacijama, ali tu povezanost na temelju prikupljenih podataka nije moguće izravno provjeriti. Metodološka ograničenja analize želučanog sadržaja najviše

utječu na preciznost procjene učestalosti hranjenja, ali ne mijenjaju glavni obrazac: prehrana poskoka u istraživanim populacijama temelji se prvenstveno na malim sisavcima, dok se virska populacija izdvaja većom raznolikošću zabilježenog plijena i većim udjelom alternativnih skupina.

6 Zaključak

Rezultati ove disertacije pokazuju da se istraživane populacije poskoka razlikuju u više ekoloških i fenotipskih značajki, unatoč pripadnosti istoj široj genetskoj skupini. Razlike nisu bile jednako izražene u svim analiziranim skupinama podataka: najjasniji populacijski obrasci utvrđeni su u korištenju mikrostaništa, sastavu prehrane, dijelu merističkih značajki, SMI-u te pojedinim SVL-korigiranim morfometrijskim varijablama, dok su tjelesna temperatura u prirodi i dio vremenskih obrazaca aktivnosti pokazivali veće preklapanje među populacijama.

Morfometrijski rezultati pokazuju da poskoci iz istraživanih populacija pokazuju kombinaciju spolnog dimorfizma i međupopulacijske varijabilnosti. Deskriptivno, jedinke iz Like bile su u prosjeku najveće, a jedinke s Vira najmanje, ali nakon kontrole za SVL pokazalo se da se populacije ne razlikuju samo u apsolutnoj veličini tijela, nego i u proporcijama. Virske jedinke osobito su se izdvajale većim SVL-korigiranim vrijednostima većine mjera glave, što upućuje na populacijski specifičan morfometrijski obrazac. Spolni dimorfizam bio je izražen prvenstveno u relativnoj duljini repa i robusnosti tijela: mužjaci su imali relativno dulje repove, dok su ženke imale veće vrijednosti širine i visine tijela pri istoj vrijednosti SVL-a. SMI se također razlikovao među populacijama i spolovima, pri čemu su najviše vrijednosti imale jedinke iz Like, a najniže jedinke s Vira. Ti rezultati podupiru zaključak da su morfometrijske značajke i tjelesna kondicija povezane i sa spolom i s populacijskom pripadnošću, ali da se apsolutne dimenzije i SVL-korigirane proporcije moraju tumačiti odvojeno.

Merističke značajke pokazale su konzervativniji obrazac od morfometrijskih, ali nisu bile potpuno ujednačene među populacijama. Najizraženije razlike utvrđene su za broj poprečnih redova leđnih ljusta, trbušnih ljusta, podrepnih ljusta i suprarostranih ljusta. Lička populacija imala je veći broj poprečnih redova leđnih ljusta, dok se virska populacija izdvajala manjim brojem trbušnih i podrepnih ljusta, ali većim brojem suprarostranih ljusta. Spolni dimorfizam bio je osobito izražen u broju podrepnih ljusta, pri čemu su mužjaci imali veće vrijednosti od ženki. Učinci SVL-a na pojedine merističke varijable upućuju na povezanost razvojno određenih merističkih obrazaca s veličinom tijela, ali ne na promjenu broja ljusta tijekom rasta. Time meristički rezultati

podupiru hipotezu o fenotipskim razlikama među populacijama i spolovima, ali pokazuju da su ti obrasci varijabilni među različitim tipovima ljsaka.

Korištenje mikrostaništa značajno se razlikovalo među populacijama, dok spolne razlike nisu bile statistički potvrđene. Poskoci su u svim populacijama najčešće nalaženi u otvorenim ili djelomično otvorenim strukturama s kombinacijom kamenja i vegetacije, ali su se populacije razlikovale u relativnoj učestalosti nalaza na pojedinim kategorijama. Ti rezultati upućuju na populacijski specifično korištenje mikrostaništa, vjerojatno povezano s lokalnom dostupnošću stanišnih struktura i njihovom funkcionalnom vrijednošću. Budući da dostupnost mikrostaništa nije kvantificirana kao zasebna varijabla, rezultate treba tumačiti kao razlike u korištenju, a ne kao izravan dokaz preferencije.

Vremenska razdioba nalaza razlikovala se među populacijama, ali su krivulje aktivnosti pokazivale umjereno do visoko preklapanje. To upućuje na to da populacije ne pokazuju potpuno odvojene dnevne ritmove, nego se razlikuju u relativnom rasporedu nalaza unutar pretežno dnevnog obrasca aktivnosti. Ukupna usporedba spolova pokazala je statističku razliku, ali uz visoko preklapanje, a razlike među spolovima unutar pojedinih populacija nisu bile značajne. Stoga rezultati ne podupiru zaključak o dosljedno različitoj dnevnoj aktivnosti mužjaka i ženki unutar populacija. Budući da su analize temeljene na vremenima nalaza, a ne na kontinuiranom praćenju jedinki, obrasce dnevne aktivnosti treba tumačiti kao indeks aktivnosti koji može biti pod utjecajem lovnog napora i vjerojatnosti uočavanja.

Kloakalna temperatura nije se statistički značajno razlikovala među populacijama ni među spolovima, niti je bila značajno povezana sa SVL-om. Istodobno, multivarijatni temperaturni profil, definiran kombinacijom TC, TS, TA5 i TA60, razlikovao se među populacijama, iako nijedna pojedinačna temperaturna varijabla nije pokazala značajne univarijatne razlike. TC je bila najsnažnije povezana s temperaturom zraka neposredno iznad podloge, što potvrđuje važnost neposrednog prizemnog termalnog okoliša za tjelesnu temperaturu poskoka. GAM analiza pokazala je značajan zajednički nelinearni odnos između doba dana i TC, ali nije poduprla jasno različite dnevne obrasce TC među populacijama i spolovima. Ovi rezultati upućuju na relativnu stabilnost terenskih tjelesnih temperatura među populacijama i spolovima, unatoč razlikama u okolišnom kontekstu,

ali bez operativnih temperatura ne može se izravno dokazati stupanj aktivne termoregulacijske konvergencije.

Prehrana poskoka u istraživanim populacijama temeljila se prvenstveno na malim sisavcima, osobito u kontinentalnim populacijama. Prisutnost hrane u želucu razlikovala se među populacijama, s manjim izgledima za nalaz hrane u želucu kod jedinki iz Like, ali se prisutnost izmeta nije značajno razlikovala. Zbog toga razlike u prisutnosti hrane u želucu treba tumačiti kao kratkoročni pokazatelj trenutka hranjenja ili uočavanja plijena, a ne kao dokaz razlika u ukupnoj učestalosti hranjenja. Sastav plijena utvrđen analizom izmeta značajno se razlikovao među populacijama: Vir se razlikovao od Bizeka i Like, dok se dvije kontinentalne populacije nisu međusobno razlikovale. Virska populacija pokazala je veću raznolikost zabilježenog plijena, uključujući gmazove i strige, što upućuje na šire korištenje dostupnih prehrambenih resursa, ali taj obrazac treba tumačiti oprezno zbog ograničenog broja uzoraka.

Rezultati općenito podupiru glavne hipoteze disertacije, ali ne jednako snažno u svim njihovim dijelovima. Populacijska pripadnost pokazala se važnim izvorom varijabilnosti u većini ekoloških i fenotipskih značajki, dok su spolne razlike bile izraženije u fenotipskim nego u ekološkim značajkama. Stoga su hipoteze najbolje podržane u dijelu koji se odnosi na međupopulacijsku varijabilnost, dok je potpora spolnim razlikama ovisila o analiziranoj skupini značajki. Time rezultati pokazuju da i unutar iste genetske skupine poskoka mogu postojati mjerljive ekološke i fenotipske razlike, vjerojatno povezane s lokalnim okolišnim uvjetima, dostupnošću resursa i populacijski specifičnim obrascima korištenja prostora.

7 Popis literature

- Abadi, M., Barham, P., Chen, J., Chen, Z., Davis, A., Dean, J., Devin, M., Ghemawat, S., Irving, G., Isard, M., Kudlur, M., Levenberg, J., Monga, R., Moore, S., Murray, D. G., Steiner, B., Tucker, P., Vasudevan, V., Warden, P., Wicke, M., Yu, Y., Zheng, X. (2016). TensorFlow: A system for large-scale machine learning. URL: <https://arxiv.org/abs/1605.08695>.
- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* **1**: 95-111.
- Allen, W. L., Baddeley, R., Scott-Samuel, N. E., Cuthill, I. C. (2013). The evolution and function of pattern diversity in snakes. *Behavioral Ecology* **24**: 1237-1250.
- Ammresh, Sherratt, E., Thomson, V. A., Lee, M. S. Y., Dunstan, N., Allen, L., Abraham, J., Palci, A. (2023). Island Tiger Snakes (*Notechis scutatus*) Gain a 'Head Start' in Life: How Both Phenotypic Plasticity and Evolution Underlie Skull Shape Differences. *Evolutionary Biology*.
- Andrén, C., Nilson, G. (1981). Reproductive success and risk of predation in normal and melanistic colour morphs of the adder, *Vipera berus*. *Biological Journal of the Linnean Society* **15**: 235-246.
- Andelković, M., Nikolić, S., Tomović, L. (2021). Reproductive characteristics, diet composition and fat reserves of nose-horned vipers (*Vipera ammodytes*). *Herpetological Journal* **31**: 151-161.
- Anonimus (1992). Direktiva Vijeća 92/43/EEC od 21. svibnja 1992. o očuvanju prirodnih staništa i divlje faune i flore. Službeni list Europskih zajednica **L**: 7-50.
- Anonimus (2013). Pravilnik o strogo zaštićenim vrstama. Narodne novine **2013**.
- Anonimus (2016). Pravilnik o izmjenama i dopunama Pravilnika o strogo zaštićenim vrstama. Narodne novine **2016**.
- Aragón, P., Fitze, P. S. (2014). Geographical and Temporal Body Size Variation in a Reptile: Roles of Sex, Ecology, Phylogeny and Ecology Structured in Phylogeny. *PLoS ONE* **9**: e104026.
- Arnold, N., Ovenden, D. (2004). *Reptiles and Amphibians of Britain and Europe*. Harper Collins Publishers, London.
- Arnold, S. J. (1988). Quantitative Genetics and Selection in Natural Populations: Microevolution of Vertebral Numbers in the Garter Snake *Tamnophis elegans*. *Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics*. Second International Conference on Quantitative Genetics, Sinauer Associates, Inc., 619-638.
- Arsovski, D., Ajtić, R., Golubović, A., Trajčeska, I., Đorđević, S., Anđeleković, M., Bonnet, X., Tomović, L. (2014). Two fangs good, a hundred legs better: juvenile viper devoured by an adult centipede it had ingested. *Ecologica Montenegrina* **1**: 6-8.
- Bagnoli, C., Cattaneo, A. (2008). Note sulla biologia di *Vipera ammodytes* (L.) in alcune località del Friuli (Italia NE). *Bolletino della Società Naturalisti „Silvia Zenari“* **32**: 103-119.
- Bakken, G. S. (1992). Measurement and Application of Operative and Standard Operative Temperatures in Ecology. *American Zoologist* **32**: 194-216.
- Bannikov, A. G., Darevsky, I. S., Rustamov, A. K. (1971). *Amphibians and reptiles of the USSR*. Izdatelstvo Mysl, Moscow.

- Bardi, A., Papini, P., Quaglino, E., Biondi, E., Topić, J., Milović, M., Pandža, M., Kaligarić, M., Oriolo, G., Roland, V., Barina, A., Kirin, T. (2016). Karta prirodnih i poluprirodnih ne-šumskih kopnenih i slatkovodnih staništa Republike Hrvatske. URL: <https://www.bioportal.hr/node/36>.
- Barnett, J. B., Cuthill, I. C. (2014). Distance-dependent defensive coloration. *Current Biology* **24**: R1157-R1158.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**: 1-48.
- Bechtel, H. B. (1978). Color and Pattern in Snakes (Reptilia, Serpentes). *Journal of Herpetology* **12**: 521-532.
- Benítez-López, A., Santini, L., Gallego-Zamorano, J., Milá, B., Walkden, P., Huijbregts, M. A. J., Tobias, J. A. (2021). The island rule explains consistent patterns of body size evolution in terrestrial vertebrates. *Nature Ecology & Evolution* **5**: 768-786.
- Bennett, S., Duarte, C. M., Marbà, N., Wernberg, T. (2019). Integrating within-species variation in thermal physiology into climate change ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **374**: 20180550.
- Biella, H.-J. (1983). Die Sandotter *Vipera ammodytes*. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt.
- BioAtlas (2025). Vrsta: *Vipera ammodytes* (Poskok). BioAtlas - Atlas bioraznolikosti Hrvatske. URL: <https://species-bioatlas.bioportal.hr/species/2444308>, pristupljeno 1. 3. 2025.
- Bjelica, V., Arsovski, D., Anđelković, M., Maričić, M., Lakušić, M., Avramović, S., Tomović, L. (2022). Preliminary overview of body condition variation among dice snake populations from transboundary Lake Prespa. *Macedonian Journal of Ecology and Environment* **24**: 17-25.
- Bland, J. M., Altman, D. G. (1986). Statistical methods for assessing agreement between two methods of clinical measurement. *Lancet* **1**: 307-310.
- Block, W. M., Morrison, M. L. (1998). Habitat Relationships of Amphibians and Reptiles in California Oak Woodlands. *Journal of Herpetology* **32**: 51-60.
- Blouin-Demers, G., Bjorgan, L. P. G., Weatherhead, P. J. (2007). Changes in Habitat Use and Movement Patterns with Body Size in Black Ratsnakes (*Elaphe obsoleta*). *Herpetologica* **63**: 421-429.
- Blouin-Demers, G., Nadeau, P. (2005). The Cost-Benefit Model of Thermoregulation Does Not Predict Lizard Thermoregulatory Behavior. *Ecology* **86**: 560-566.
- Blouin-Demers, G., Weatherhead, P. J. (2001). Thermal Ecology of Black Rat Snakes (*Elaphe obsoleta*) in a Thermally Challenging Environment. *Ecology* **82**: 3025-3043.
- Blouin-Demers, G., Weatherhead, P. J. (2002). Habitat-specific behavioural thermoregulation by black rat snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*). *Oikos* **97**: 59-68.
- Böhm, M., Collen, B., Baillie, J. E. M., Bowles, P., Chanson, J., Cox, N., Hammerson, G., Hoffmann, M., Livingstone, S. R., Ram, M., Rhodin, A. G. J., Stuart, S. N., van Dijk, P. P., Young, B. E., Afuang, L. E., Aghasyan, A., García, A., Aguilar, C., Ajtic, R., Akarsu, F., Alencar, L. R. V., Allison, A., Ananjeva, N., Anderson, S., Andrén, C., Ariano-Sánchez, D., Arredondo, J. C., Auliya, M., Austin, C. C., Avci, A., Baker, P. J., Barreto-Lima, A. F., Barrio-Amorós, C. L., Basu, D., Bates, M. F., Batistella, A., Bauer, A., Bennett, D., Böhme, W., Broadley, D., Brown, R., Burgess, J., Captain, A., Carreira, S., Castañeda, M. del R., Castro, F., Catenazzi, A., Cedeño-Vázquez, J. R., Chapple, D. G., Cheylan, M., Cisneros-Heredia, D. F., Cogalniceanu, D., Cogger,

- H., Corti, C., Costa, G. C., Couper, P. J., Courtney, T., Crnobrnja-Isailovic, J., Crochet, P.-A., Crother, B., Cruz, F., Daltry, J. C., Daniels, R. J. R., Das, I., de Silva, A., Diesmos, A. C., Dirksen, L., Doan, T. M., Dodd, C. K., Doody, J. S., Dorcas, M. E., Duarte de Barros Filho, J., Egan, V. T., El Mouden, E. H., Embert, D., Espinoza, R. E., Fallabrino, A., Feng, X., Feng, Z.-J., Fitzgerald, L., Flores-Villela, O., França, F. G. R., Frost, D., Gadsden, H., Gamble, T., Ganesh, S. R., Garcia, M. A., García-Pérez, J. E., Gatus, J., Gaulke, M., Geniez, P., Georges, A., Gerlach, J., Goldberg, S., Gonzalez, J.-C. T., Gower, D. J., Grant, T., Greenbaum, E., Grieco, C., Guo, P., Hamilton, A. M., Hare, K., Hedges, S. B., Heideman, N., Hilton-Taylor, C., Hitchmough, R., Hollingsworth, B., Hutchinson, M., Ineich, I., Iverson, J., Jaksic, F. M., Jenkins, R., Joger, U., Jose, R., Kaska, Y., Kaya, U., Keogh, J. S., Köhler, G., Kuchling, G., Kumlutaş, Y., Kwet, A., La Marca, E., Lamar, W., Lane, A., Lardner, B., Latta, C., Latta, G., Lau, M., Lavin, P., Lawson, D., LeBreton, M., Lehr, E., Limpus, D., Lipczynski, N., Lobo, A. S., López-Luna, M. A., Luiselli, L., Lukoschek, V., Lundberg, M., Lymberakis, P., Macey, R., Magnusson, W. E., Mahler, D. L., Malhotra, A., Mariaux, J., Maritz, B., Marques, O. A. V., Márquez, R., Martins, M., Masterson, G., Mateo, J. A., Mathew, R., Mathews, N., Mayer, G., McCranie, J. R., Measey, G. J., Mendoza-Quijano, F., Menegon, M., Métrailler, S., Milton, D. A., Montgomery, C., Morato, S. A. A., Mott, T., Muñoz-Alonso, A., Murphy, J., Nguyen, T. Q., Nilson, G., Nogueira, C., Núñez, H., Orlov, N., Ota, H., Ottenwalder, J., Papenfuss, T., Pasachnik, S., Passos, P., Pauwels, O. S. G., Pérez-Buitrago, N., Pérez-Mellado, V., Pianka, E. R., Pleguezuelos, J., Pollock, C., Ponce-Campos, P., Powell, R., Pupin, F., Quintero Díaz, G. E., Radder, R., Ramer, J., Rasmussen, A. R., Raxworthy, C., Reynolds, R., Richman, N., Rico, E. L., Riservato, E., Rivas, G., da Rocha, P. L. B., Rödel, M.-O., Rodríguez Schettino, L., Roosenburg, W. M., Ross, J. P., Sadek, R., Sanders, K., Santos-Barrera, G., Schleich, H. H., Schmidt, B. R., Schmitz, A., Sharifi, M., Shea, G., Shi, H.-T., Shine, R., Sindaco, R., Slimani, T., Somaweera, R., Spawls, S., Stafford, P., Stuebing, R., Sweet, S., Sy, E., Temple, H. J., Tognelli, M. F., Tolley, K., Tolson, P. J., Tuniyev, B., Tuniyev, S., Üzümlü, N., van Buurt, G., Van Sluys, M., Velasco, A., Vences, M., Veselý, M., Vinke, S., Vinke, T., Vogel, G., Vogrin, M., Vogt, R. C., Wearn, O. R., Werner, Y. L., Whiting, M. J., Wiewandt, T., Wilkinson, J., Wilson, B., Wren, S., Zamin, T., Zhou, K., Zug, G. (2013). The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation* **157**: 372-385.
- Bonnet, X., Naulleau, G. (1994). Use of a body condition index (BCI) for the study of the reproduction in snakes. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Serie III, Sciences de la vie* **317**: 34-41.
- Bonnet, X., Shine, R., Naulleau, G., Vacher-Vallas, M. (1998). Sexual dimorphism in snakes: different reproductive roles favour different body plans. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **265**: 179-183.
- Boulenger, G. A. (1913). *The Snakes Of Europe*. Methuen & Co. Ltd., London.
- Bovo, R., Marques, O., Andrade, D. (2012). When Basking Is Not an Option: Thermoregulation of a Viperid Snake Endemic to a Small Island in the South Atlantic of Brazil. *Copeia* **2012**: 408-418.
- Box, G. E. P., Cox, D. R. (1964). An Analysis of Transformations. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* **26**: 211-252.
- Brecko, J., Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Herrel, A., Grbac, I., Van Damme, R. (2008). Functional and ecological relevance of intraspecific variation in body size and

- shape in the lizard *Podarcis melisellensis* (Lacertidae). Biological Journal of the Linnean Society **94**: 251-264.
- Bridle, J. R., Vines, T. H. (2007). Limits to evolution at range margins: when and why does adaptation fail? Trends in Ecology & Evolution **22**: 140-147.
- Brito, J., Santos, X., Pleguezuelos, J., Fahd, S., Llorente, G., Parellada, X. (2006). Morphological variability of the Lataste's viper (*Vipera latastei*) and the Atlas dwarf viper (*Vipera monticola*): patterns of biogeographical distribution and taxonomy. Amphibia-Reptilia **27**: 219-240.
- Broadley, D. G. (1965). The Dowling system of counting ventrals in snakes. The Journal of the Herpetological Association of Africa **1**: 11-11.
- Bronikowski, A. M., Arnold, S. J. (1999). The evolutionary ecology of life history variation in the garter snake *Tamnophis elegans*. Ecology **80**: 2314-2325.
- Brown, G. P., Shine, R. (2002). Influence of weather conditions on activity of tropical snakes. Austral Ecology **27**: 596-605.
- Brown, J. H. (1984). On the Relationship between Abundance and Distribution of Species. The American Naturalist **124**: 255-279.
- Bruno, S. (1967). Sulla *Vipera ammodytes* (Linnaeus, 1758) in Italia. Memorie del Museo Civico di Storia Naturale di Verona **15**: 289-336.
- Butler, H., Malone, B., Clemann, N. (2005). Activity patterns and habitat preferences of translocated and resident tiger snakes (*Notechis scutatus*) in a suburban landscape. Wildlife Research **32**: 157-163.
- Campbell, G. S., Norman, J. M. (1998). An Introduction to Environmental Biophysics. Springer, New York, NY.
- Canova, L., Gentilli, A. (2008). Diet of the asp viper *Vipera aspis* in woodland habitats of the Po plain (NW Italy). Acta Herpetologica **3**: 175-178.
- Capizzi, D., Capula, M., Rugiero, L., Luiselli, L. (2008). Dietary patterns of two sympatric Mediterranean snakes (*Hierophis viridiflavus* and *Zamenis longissimus*) along a gradient of habitat alteration. Herpetological Journal **18**: 141-146.
- Carbajal-Márquez, R. A., Cedeño-Vázquez, J. R., González-Solís, D., Martins, M. (2020). Diet and Feeding Ecology of *Crotalus tzabcan* (Serpentes: Viperidae). South American Journal of Herpetology **2020**: 9-19.
- Catenazzi, A., Carrillo, J., Donnelly, M. A. (2005). Seasonal and Geographic Eurythermy in a Coastal Peruvian Lizard. Copeia **2005**: 713-723.
- Cattaneo, A. (2021). Variabilità di *Vipera ammodytes* (Linnaeus, 1758) (Reptilia Viperidae) in alcune isole egee, con descrizione di *Vipera ammodytes buchholzi* subsp. nova. Il Naturalista siciliano Serie IV **45**: 119-152.
- Channell, R., Lomolino, M. V. (2000). Dynamic biogeography and conservation of endangered species. Nature **403**: 84-86.
- Clarke, A. (2017). Principles of Thermal Ecology: Temperature, Energy, and Life. Oxford University Press.
- Crane, A. L., Greene, B. D. (2008). The Effect of Reproductive Condition on Thermoregulation in Female *Agkistrodon piscivorus* Near the Northwestern Range Limit. Herpetologica **64**: 156-167.
- Creer, D. A. (2005). Correlations between Ontogenetic Change in Color Pattern and Antipredator Behavior in the Racer, *Coluber constrictor*. Ethology **111**: 287-300.
- Crnobrnja-Isailović, J., Ajtić, R., Tomović, L. (2007). Activity patterns of the sand viper (*Vipera ammodytes*) from the central Balkans. Amphibia-Reptilia **28**: 582-589.

- Cruz, M. A. (2013). Effectiveness of manual palpation in the Northern Water Snake, *Nerodia sipedon sipedon*, as a method to extract gut contents for dietary studies. Magistarski rad. Marshall University.
- Cuthill, I. C., Stevens, M., Sheppard, J., Maddocks, T., Párraga, C. A., Troscianko, T. S. (2005). Disruptive coloration and background pattern matching. *Nature* **434**: 72-74.
- Čubrić, T., Bonnet, X., Crnobrnja-Isailović, J. (2023). Body size and body condition in the nose-horned viper (*Vipera ammodytes*): effects of sex and populations. *Herpetozoa* **36**: 53-58.
- Čubrić, T., Crnobrnja-Isailović, J. (2022). Limited body temperature variation in the *Vipera ammodytes* (Linnaeus, 1758) during six years study. Program & Book of abstracts. Oral presentation, 21st European Congress of Herpetology, Belgrade.
- Čubrić, T., Stamenković, G., Ilić, M., Crnobrnja-Isailović, J. (2019). Contribution to the phylogeography of the nose-horned viper (*Vipera ammodytes*, Linnaeus, 1758) in the Central Balkan Peninsula. *Archives of Biological Sciences* **71**: 463-468.
- De Smedt, J. (2006). The vipers of Europe. JDS, Halblech.
- Delhey, K. (2019). A review of Gloger's rule, an ecogeographical rule of colour: definitions, interpretations and evidence. *Biological Reviews* **94**: 1294-1316.
- Dezetter, M., Le Galliard, J. F., Guiller, G., Guillon, M., Leroux-Coyau, M., Meylan, S., Brischoux, F., Angelier, F., Lourdais, O. (2021). Water deprivation compromises maternal physiology and reproductive success in a cold and wet adapted snake *Vipera berus*. *Conservation Physiology* **9**: coab071.
- DGU (2018). Digitalni ortofoto 2017/18 - WMS (registrirani korisnici). Državna geodetska uprava. Registri NIPP-a. URL: <https://geoportal.nipp.hr/geonetwork/srv/hrv/catalog.search#/metadata/d25d21bb-c725-4ba3-aed3-24605ccb6a27>, pristupljeno 11. 12. 2024.
- DGU (2020). Digitalni ortofoto 2019/20 - WMS (registrirani korisnici). Državna geodetska uprava. Registri NIPP-a. URL: <https://registri.nipp.hr/izvori/view.php?id=979>, pristupljeno 11. 12. 2024.
- DGU (2022). Digitalni ortofoto 2021/22 - WMS servis za registrirane korisnike (WMS). Državna geodetska uprava. Registri NIPP-a. URL: <https://registri.nipp.hr/izvori/view.php?id=1569>, pristupljeno 11. 12. 2024.
- Di Nicola, M. R., Pontara, A., Kass, G. E. N., Kramer, N. I., Avella, I., Pampena, R., Mercuri, S. R., Dorne, J. L. C. M., Paolino, G. (2021). Vipers of Major clinical relevance in Europe: Taxonomy, venom composition, toxicology and clinical management of human bites. *Toxicology* **453**: 152724.
- Durso, A. M., Kieran, T. J., Glenn, T. C., Mullin, S. J. (2022). Comparison of Three Methods for Measuring Dietary Composition of Plains Hog-nosed Snakes. *Herpetologica* **78**: 119-132.
- Durso, A. M., Willson, J. D., Winne, C. T. (2011). Needles in haystacks: Estimating detection probability and occupancy of rare and cryptic snakes. *Biological Conservation*, Ecoregional-scale monitoring within conservation areas, in a rapidly changing climate **144**: 1508-1515.
- Duvall, D., Schuett, G. W., Arnold, S. J. (1993). Ecology and evolution of snake mating systems. U: Seigel, R.A., Collins, J.T. (ur.), *Snakes: Ecology and Behavior*. McGraw Hill.

- DUZS (2014). Vježba "Horvati 2013". Državna uprava za zaštitu i spašavanje. URL: <http://www.duzs.hr/news.aspx?newsID=19802&pageID=203>, pristupljeno 28. 7. 2014.
- Dyugmedzhiev, A., Andonov, K., Popgeorgiev, G., Naumov, B., Kornilev, Y. V. (2020). Crepuscular and nocturnal activity of the Nose-horned viper, *Vipera ammodytes* (Linnaeus, 1758) is more common than previously reported. *Herpetozoa* **33**: 165-169.
- Dyugmedzhiev, A., Naumov, B., Tzankov, N. (2021). Thermal ecology of the Nose-Horned Viper (*Vipera ammodytes* (Linnaeus, 1758)) under natural conditions. *North-Western Journal of Zoology* **17**: 44-56.
- Dyugmedzhiev, A., Naumov, B., Tzankov, N. (2022). Sex- and age-related variations in seasonal and circadian activity of the Nose-horned Viper *Vipera ammodytes* (Linnaeus, 1758). *Belgian Journal of Zoology* **152**: 139-156.
- Dyugmedzhiev, A., Naumov, B., Tzankov, N. (2025a). Age and reproductive status determine spatial niche utilization in *Vipera ammodytes* (Linnaeus, 1758). *Belgian Journal of Zoology* **155**: 15-30.
- Dyugmedzhiev, A., Slavchev, M., Stanchev, N., Hristova-Nikolova, I., Nikolov, B. (2025b). Arboreal behaviours of the nose-horned viper *Vipera ammodytes*, with links to video evidence. *The Herpetological Bulletin* **173**: 1-6.
- Dyugmedzhiev, A. V., Naumov, B. Y., Tzankov, N. D. (2024). Interpopulation and seasonal variations in habitat and microhabitat use of *Vipera ammodytes*. *Acta Herpetologica* **19**: 81-95.
- Dzialowski, E. M. (2005). Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. *Journal of Thermal Biology* **30**: 317-334.
- Eckert, C. G., Samis, K. E., Loughheed, S. C. (2008). Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology* **17**: 1170-1188.
- EEA (2017). Biogeographical regions in Europe. European Environmental Agency. URL: <https://www.eea.europa.eu/en/analysis/maps-and-charts/biogeographical-regions-in-europe-2>, pristupljeno 30. 10. 2024.
- Endler, J. A. (1978). A Predator's View of Animal Color Patterns. U: Hecht, M.K., Steere, W.C., Wallace, B. (ur.), *Evolutionary Biology*. Springer US, Boston, MA, 319-364.
- Esri Inc. (2026). ArcGIS Pro.
- Faričić, J., Mirošević, L. (2014). Artificial peninsulas and pseudo-islands of Croatia. *Annales Series Historia et Sociologia* **24**: 113-128.
- Fierro-Estrada, N., González, Y. G. G., Miles, D. B., Gómez, M. M., García, A., Salgado-Ugarte, I. H., Cruz, F. R. M. de la (2019). Thermoregulation of the lizard *Barisia imbricata* at altitudinal extremes. *Amphibia-Reptilia* **40**: 349-360.
- Filippi, E., Capula, M., Luiselli, L. (2003). Dietary shifts in the Western Whip Snake *Coluber viridiflavus* LACÉPÈDE, 1789, of the small Mediterranean island of Ustica (Squamata: Serpentes: Colubridae). *Herpetozoa* **16**: 61-66.
- Fitch, H. S. (1988). Collecting and Life-History Techniques. U: Seiel, R.A., Collins, J.T., Novak, S.S. (ur.), *Life History of Snakes Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. Macmillan Publishing Company, New York, 716-717.
- Fornasiero, S., Bonnet, X., Dendi, F., Zuffi, M. (2016). Growth, longevity and age at maturity in the European whip snakes, *Hierophis viridiflavus* and *H. carbonarius*. *Acta Herpetologica* **11**: 135-149.

- Fornasiero, S., Corti, C., Luiselli, L., Zuffi, M. A. L. (2007). Sexual size dimorphism, morphometry and phenotypic variation in the Whip snake *Hierophis viridiflavus* from a central mediterranean area. *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)* **62**: 73-85.
- Forsman, A. (1991a). Variation in Sexual Size Dimorphism and Maximum Body Size Among Adder Populations: Effects of Prey Size. *Journal of Animal Ecology* **60**: 253-267.
- Forsman, A. (1991b). Adaptive variation in head size in *Vipera berus* L. populations. *Biological Journal of the Linnean Society* **43**: 281-296.
- Forsman, A. (1995). Heating rates and body temperature variation in melanistic and zigzag *Vipera berus*: does colour make a difference? *Annales Zoologici Fennici* **32**: 365-374.
- Forsman, A. (2015). Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species. *Heredity* **115**: 276-284.
- Forsman, A., Lindell, L. E. (1993). The advantage of a big head: swallowing performance in adders, *Vipera berus*. *Functional Ecology* **7**: 183-189.
- Fox, J., Monette, G. (1992). Generalized Collinearity Diagnostics. *Journal of the American Statistical Association* **87**: 178-183.
- Fox, J., Weisberg, S. (2019). An R Companion to Applied Regression. URL: <https://www.john-fox.ca/Companion/>.
- Fox, W. (1948). Effect of Temperature on Development of Scutellation in the Garter Snake, *Thamnophis elegans atratus*. *Copeia* **1948**: 252-262.
- Freitas, I., Ursenbacher, S., Mebert, K., Zinenko, O., Schweiger, S., Wüster, W., Brito, J. C., Crnobrnja-Isailović, J., Halpern, B., Fahd, S., Santos, X., Pleguezuelos, J. M., Joger, U., Orlov, N., Mizsei, E., Lourdais, O., Zuffi, M. A. L., Strugariu, A., Zamfirescu, Ș. R., Martínez-Solano, Í., Velo-Antón, G., Kaliontzopoulou, A., Martínez-Freiría, F. (2020). Evaluating taxonomic inflation: towards evidence-based species delimitation in Eurasian vipers (Serpentes: Viperinae). *Amphibia-Reptilia* **41**: 285-311.
- GBIF.org (2026). *Vipera ammodytes* – GBIF Occurrence Download. URL: <https://api.gbif.org/v1/occurrence/download/request/0002594-260430073515954.zip>.
- Gentilli, A., Scali, S., Sacchi, R. (2006). Morphometric differences between extant and extinct Italian populations of the adder, *Vipera berus* (Linnaeus, 1758). *Acta Herpetologica* **1**: 65-71.
- Giavarina, D. (2015). Understanding Bland Altman analysis. *Biochemia Medica* **25**: 141-151.
- Glavaš, O. J., Počanić, P., Lovrić, V., Derežanin, L., Tadić, Z., Lisičić, D. (2020). Morphological and ecological divergence in two populations of European glass lizard, *Pseudopus apodus* (Squamata: Anguidae). *Zoological Research* **41**: 172-181.
- Goldenberg, J., Bisschop, K., D'Alba, L., Shawkey, M. D. (2022). The link between body size, colouration and thermoregulation and their integration into ecogeographical rules: a critical appraisal in light of climate change. *Oikos* **2022**: e09152.
- Gould, S. J. (1966). Allometry and Size in Ontogeny and Phylogeny. *Biological Reviews* **41**: 587-638.
- Grbac, I., Brnin, K. (2006). Habitat use of sympatric populations of *Podarcis sicula* and *P. melisellensis* on a small Adriatic island. *Periodicum Biologorum* **108**: 177-182.

- Green, A. J. (2001). Mass/Length Residuals: Measures of Body Condition or Generators of Spurious Results? *Ecology* **82**: 1473-1483.
- Herrel, A., Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Backeljau, T., Breugelmans, K., Grbac, I., Van Damme, R., Irschick, D. J. (2008). Rapid large-scale evolutionary divergence in morphology and performance associated with exploitation of a different dietary resource **105**: 4792-4795.
- Hertz, P. E., Huey, R. B., Stevenson, R. D. (1993). Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist* **142**: 796-818.
- Hoffmann, A. A., Sgrò, C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* **470**: 479-485.
- Huey, R. B. (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. U: Gans, C., Pough, F.C. (ur.), *Biology of the Reptilia, Physiology C*. Academic Press, London, 25-91.
- Huey, R. B., Kearney, M. R., Krockenberger, A., Holtum, J. A. M., Jess, M., Williams, S. E. (2012). Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **367**: 1665-1679.
- Huey, R. B., Slatkin, M. (1976). Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* **51**: 363-384.
- Huey, R. B., Stevenson, R. D. (1979). Integrating Thermal Physiology and Ecology of Ectotherms: A Discussion of Approaches. *American Zoologist* **19**: 357-366.
- iNaturalist community (2026). Observations of *Vipera ammodytes* from the Black Sea coast and the Caucasus observed between 2005–2026. URL: <https://www.inaturalist.org>.
- Itescu, Y., Foufopoulos, J., Schwarz, R., Lymberakis, P., Slavenko, A., Gavrilidi, I.-A., Meiri, S., Pafilis, P. (2021). The Island of Extremes: Giants and Dwarfs on a Small Remote Island. *Russian Journal of Herpetology* **28**: 225-230.
- Itescu, Y., Schwarz, R., Donihue, C. M., Slavenko, A., Roussos, S. A., Sagonas, K., Valakos, E. D., Foufopoulos, J., Pafilis, P., Meiri, S. (2018). Inconsistent patterns of body size evolution in co-occurring island reptiles. *Global Ecology and Biogeography* 1-13.
- Jelić, D., Ajtić, R., Sterijovski, B., Crnobrnja-Isailović, J., Lelo, S., Tomović, L. (2013). Distribution of the genus *Vipera* in the western and central Balkans (Squamata: Serpentes: Viperidae). *Herpetozoa* **25**: 109-132.
- Jelić, D., Kuljerić, M., Koren, T., Treer, D., Šalamon, D., Lončar, M., Podnar Lešić, M., Janev Hutinec, B., Bogdanović, T., Mekinić, S., Jelić, K. (2012). Crvena knjiga vodozemaca i gmazova Hrvatske. Ministarstvo zaštite okoliša i prirode, Državni zavod za zaštitu prirode, Republika Hrvatska.
- Jelić, D., Kuljerić, M., Koren, T., Treer, D., Šalamon, D., Lončar, M., Podnar Lešić, M., Janev Hutinec, B., Bogdanović, T., Mekinić, S., Jelić, K. (2015). Crvena knjiga vodozemaca i gmazova Hrvatske. Državni zavod za zaštitu prirode, Ministarstvo zaštite okoliša i prirode, Hrvatsko herpetološko društvo – Hyla, Zagreb.
- Jelić, D., Marchand, M. A., Zadavec, M., Koren, T. (2009). Rasprostranjenost, zaštita i morfološka raznolikost ridovke (*Vipera berus* Linnaeus 1758) (Ophidia: Viperidae) u Hrvatskoj. presentation, Hrvatski biološki kongres (10 ; 2009 ; Osijek), Osijek.
- Kahlina, Z. (2014). Kamenolom Bizek. URL: <http://zkahlina.ca/cro/?p=5771>, pristupljeno 28. 7. 2014.

- Karaman, S. (1939). Über die Verbreitung der Reptilien in Jugoslawien. *Annales Musei Serbiae Meridionalis, Skoplje* **1**: 1-20.
- Kawecki, T. J., Ebert, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* **7**: 1225-1241.
- Kearney, M., Porter, W. (2009). Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters* **12**: 334-350.
- Kearney, M., Shine, R., Porter, W. P. (2009). The potential for behavioral thermoregulation to buffer "cold-blooded" animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**: 3835-3840.
- Kelley, K. C., Arnold, S. J., Gladstone, J. (1997). The effects of substrate and vertebral number on locomotion in the garter snake *Thamnophis elegans*. *Functional Ecology* **11**: 189-198.
- King, C., Meik, J. M. (2023). Factors Influencing Activity and Detection of Species in a Cross Timbers Snake Assemblage. *Diversity* **15**.
- King, R. B. (1989). Sexual dimorphism in snake tail length: sexual selection, natural selection, or morphological constraint? *Biological Journal of the Linnean Society* **38**: 133-154.
- King, R. B. (1997). Variation in Brown Snake (*Storeria dekayi*) Morphology and Scalation: Sex, Family, and Microgeographic Differences. *Journal of Herpetology* **31**: 335.
- Kingma, D. P., Ba, J. (2014). Adam: A Method for Stochastic Optimization. URL: <https://arxiv.org/abs/1412.6980>.
- Kolanek, A., Bury, S., Turniak, E., Szymanowski, M. (2019). Age-Dependent Utilization of Shelters and Habitat in Two Reptile Species with Contrasting Intraspecific Interactions. *Animals : an Open Access Journal from MDPI* **9**: 995.
- Kramer, E. (1961). Variation, Sexualdimorphismus, Wachstum und Taxionomie von *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) und *Vipera kaznakovi* Nikolskij, 1909. *Revue suisse de zoologie* **68**: 627-725.
- Kranželić, D. (2019). Morfometrijske i merističke značajke populacija žute poljarice, *Dolichophis caspius* (Gmelin, 1789), u Hrvatskoj. Diplomski rad. Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet, Zagreb.
- Kravchuk, L., Watson, C. (2020). Corn Snakes Can Behaviorally Enhance Crypsis by Choosing Complex Backgrounds and Substrate. *Animal Behavior and Cognition* **7**: 39-48.
- Krecsák, L., Bauer, A. M., Tomović, L., Schweiger, S., Westerström, A. (2025). A valid neotype designation for *Vipera illyrica* LAURENTI, 1768. *Salamandra* **61**: 362-363.
- Krecsák, L., Bauer, A. M., Westerström, A., Wahlgren, R., Tomović, L., Stille, B., Åhlander, E. (2024). Assessment of the Linnaean type material of the Nose-horned viper, *Vipera ammodytes* (Linnaeus, 1758). *Zootaxa* **5537**: 24-48.
- Kreiner, G. (2007). The Snakes of Europe: all species from west of the Caucasus Mountains. Edition Chimaira, Frankfurt am Main.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., Christensen, R. H. B. (2017). lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software* **82**: 1-26.
- Kwet, A. (2009). European Reptile and Amphibian Guide, 2. ed. New Holland Publishers Ltd., London.
- Lee, J. L., Thompson, A., Mulcahy, D. G. (2016). Relationships between Numbers of Vertebrae, Scale Counts, and Body Size, with Implications for Taxonomy in Nightsnakes (Genus: *Hypsiglena*). *Journal of Herpetology* **50**: 616-620.

- Lenth, R. (2025). emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. URL: <https://rvlenth.github.io/emmeans/>.
- Lesica, P., Allendorf, F. W. (1995). When Are Peripheral Populations Valuable for Conservation? *Conservation Biology* **9**: 753-760.
- Lillywhite, H. B. (2014). How snakes work: structure, function and behavior of the world's snakes. Oxford University Press, Oxford; New York.
- Lindell, L. E. (1994). The Evolution of Vertebral Number and Body Size in Snakes. *Functional Ecology* **8**: 708-719.
- Long, J., Shelhamer, E., Darrell, T. (2015). Fully convolutional networks for semantic segmentation. 2015 IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR). 2015 IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR), IEEE, Boston, MA, USA, 3431-3440. URL: <http://ieeexplore.ieee.org/document/7298965/>.
- Lourdais, O., Dupoué, A., Guillon, M., Guiller, G., Michaud, B., DeNardo, D. F. (2017). Hydric „Costs“ of Reproduction: Pregnancy Increases Evaporative Water Loss in the Snake *Vipera aspis*. *Physiological and biochemical zoology: PBZ* **90**: 663-672.
- Lourdais, O., Lorion, S., Dupoué, A., Wright, C., DeNardo, D. F. (2015). Embryonic water uptake during pregnancy is stage- and fecundity-dependent in the snake *Vipera aspis*. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A, Molecular & Integrative Physiology* **189**: 102-106.
- Lourdais, O., Shine, R., Bonnet, X., Guillon, M., Naulleau, G. (2004). Climate affects embryonic development in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos* **104**: 551-560.
- Lozić, S., Radoš, D. (2016). Klimatske značajke otoka Vira. U: Magaš, D. (ur.), Otok Vir. Sveučilište u Zadru, Općina Vir, Zadar, 61-78.
- Luiselli, L. (1996). Food Habits of an Alpine Population of the Sand Viper (*Vipera ammodytes*). *Journal of Herpetology* **30**: 92-94.
- Luiselli, L. (2006). Broad geographic, taxonomic and ecological patterns of interpopulation variation in the dietary habits of snakes. *Web Ecology* **6**: 2-16.
- Luiselli, L., Capizzi, D., Filippi, E., Anibaldi, C., Rugiero, L., Capula, M. (2007). Comparative Diets of Three Populations of an Aquatic Snake (*Natrix tessellata*, Colubridae) from Mediterranean Streams with Different Hydric Regimes. *Copeia* **2007**: 426-435.
- Lukšić, B., Bradarić, N., Prgomet, S. (2006). Venomous Snakebites in Southern Croatia. *Collegium Antropologicum* **30**: 191-197.
- Lukšić, B., Čulić, V., Stričević, L., Brizić, I., Poljak, N. K., Tadić, Z. (2010). Infant death after nose-horned viper (*Vipera ammodytes ammodytes*) bite in Croatia: A case report. *Toxicon* **56**: 1506-1509.
- Lukšić, B., Karabuv, S. (2018). Ugrizi zmija otrovnica u dječjoj dobi. *Paediatrica Croatica* **62**: 273-283.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Royle, J. A., Langtimm, C. A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* **83**: 2248-2255.
- Maia-Carneiro, T., Rocha, C. F. D. (2025). Wind Decreases Microhabitat and Body Temperature in Populations of Endangered Brazilian Sand Lizards. *Herpetological Conservation and Biology* **20**: 12-18.
- Malhotra, A., Thorpe, R. S. (1997). Microgeographic Variation in Scalation of *Anolis oculatus* (Dominica, West Indies): A Multivariate Analysis. *Herpetologica* **53**: 49-62.

- Manjarrez, J., Pacheco-Tinoco, M., Venegas-Barrera, C. S. (2017). Intraspecific variation in the diet of the Mexican garter snake *Thamnophis eques*. *PeerJ* **5**: e4036.
- Mappes, J., Marples, N., Endler, J. (2005). The complex business of survival by aposematism. *Trends in Ecology & Evolution* **20**: 598-603.
- Maričić, A., Briševac, Z., Hrženjak, P., Jezidžić, H. (2023). Natural building stone in the construction and renovation of the Zagreb Cathedral. *Rudarsko-geološko-naftni zbornik* **38**: 29-42.
- Martínez-Freiría, F., Brito, J. C. (2013). Integrating classical and spatial multivariate analyses for assessing morphological variability in the endemic Iberian viper *Vipera seoanei*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **51**: 122-131.
- Martínez-Freiría, F., Pérez i de Lanuza, G., Pimenta, A. A., Pinto, T., Santos, X. (2017). Aposematism and crypsis are not enough to explain dorsal polymorphism in the Iberian adder. *Acta Oecologica* **85**: 165-173.
- Mazerolle, M. J., Bailey, L. L., Kendall, W. L., Andrew Royle, J., Converse, S. J., Nichols, J. D. (2007). Making Great Leaps Forward: Accounting for Detectability in Herpetological Field Studies. *Journal of Herpetology* **41**: 672-689.
- McCain, C., Szewczyk, T., Bracy Knight, K. (2016). Population variability complicates the accurate detection of climate change responses. *Global Change Biology* **22**: 2081-2093.
- Mebert, K., Jagar, T., Griželj, R., Cafuta, V., Luiselli, L., Ostanek, E., Golay, P., Dubey, S., Golay, J., Ursenbacher, S. (2015). The dynamics of coexistence: habitat sharing versus segregation patterns among three sympatric montane vipers. *Biological Journal of the Linnean Society* **116**: 364-376.
- Medvednica.info (2025). Kamenolom „Bizek“. URL: <http://www.medvednica.info/2010/10/kamenolom-bizek.html>, pristupljeno 5. 4. 2025.
- Meik, J. M., Lawing, A. M., Pires-daSilva, A. (2010). Body Size Evolution in Insular Speckled Rattlesnakes (Viperidae: *Crotalus mitchellii*). *PLOS One* **5**: e9524.
- Meiri, S. (2007). Size evolution in island lizards. *Global Ecology and Biogeography* **16**: 702-708.
- Merilä, J., Hendry, A. P. (2014). Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evolutionary Applications* **7**: 1-14.
- Merilaita, S., Scott-Samuel, N. E., Cuthill, I. C. (2017). How camouflage works. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **372**: 20160341.
- Mészáros, B., Bürgés, J., Tamás, M., Gál, B., Bohus, A., Schmera, D. (2023). Effects of the urban environment on the developmental stability, size and body condition of dice snakes (*Natrix tessellata*) living in artificial lakeside habitats. *Ecological Indicators* **156**: 111117.
- Milletari, F., Navab, N., Ahmadi, S.-A. (2016). V-Net: Fully Convolutional Neural Networks for Volumetric Medical Image Segmentation. 2016 Fourth International Conference on 3D Vision (3DV). 2016 Fourth International Conference on 3D Vision (3DV), 565-571.
- Miralles, A., Macleod, A., Rodríguez, A., Ibáñez, A., Jiménez-Uzcategui, G., Quezada, G., Vences, M., Steinfartz, S. (2017). Shedding light on the Imps of Darkness: an

- integrative taxonomic revision of the Galápagos marine iguanas (genus *Amblyrhynchus*). *Zoological Journal of the Linnean Society* **181**: 678-710.
- Mizsei, E., Radovics, D., Rák, G., Budai, M., Bancsik, B., Szabolcs, M., Sos, T., Lengyel, S. (2024). Alpine viper in changing climate: thermal ecology and prospects of a cold-adapted reptile in the warming Mediterranean. *Scientific Reports* **14**: 18988.
- Moon, B. R., Penning, D. A., Segall, M., Herrel, A. (2019). Chapter 14. Feeding in Snakes: Form, Function, and Evolution of the Feeding System *Feeding in Vertebrates: Evolution, Morphology, Behavior, Biomechanics*. Springer, 527-574.
- Moore, I. T., Greene, M. J., Lerner, D. T., Asher, C. E., Krohmer, R. W., Hess, D. L., Whittier, J., Mason, R. T. (2005). Physiological evidence for reproductive suppression in the introduced population of brown tree snakes (*Boiga irregularis*) on Guam. *Biological Conservation* **121**: 91-98.
- Moravec, J. (2003). Some notes on the population of dwarfed *Emys orbicularis* from Pag (Croatia). *Časopis Národního muzea, Řada přírodovědná* **172**: 55-60.
- Mulder, J. (2017). A review of the distribution of *Vipera ammodytes transcaucasiana* Boulenger, 1913 (Serpentes: Viperidae) in Turkey. *Biharean Biologist* **11**: 23-26.
- Muñoz, M. M., Losos, J. B. (2018). Thermoregulatory Behavior Simultaneously Promotes and Forestalls Evolution in a Tropical Lizard. *The American Naturalist* **191**: E15-E26.
- Mushelishvili, T. A. (1970). *Presmykayushchiesya vostochnoi Gruzii*. Mecniereba, Tbilisi.
- Najbar, B., Najbar, A., Sapikowski, G., Kolenda, K., Skawiński, T. (2022). Developmental anomalies in the smooth snake, *Coronella austriaca* Laurenti, 1768 (Squamata, Colubridae) from Poland. *Herpetozoa* **35**: 115-120.
- Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M. D., Richards, C. L., Valladares, F., van Kleunen, M. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* **15**: 684-692.
- Niskanen, M., Mappes, J. (2005). Significance of the dorsal zigzag pattern of *Vipera latastei gaditana* against avian predators. *Journal of Animal Ecology* **74**: 1091-1101.
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Borman, T., Carvalho, G., Chirico, M., Caceres, M. D., Durand, S., Evangelista, H. B. A., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M. O., Lahti, L., McGlinn, D., Ouellette, M.-H., Cunha, E. R., Smith, T., Stier, A., Braak, C. J. F. T., Weedon, J. (2025). *vegan: Community Ecology Package*. URL: <https://vegandevs.github.io/vegan/>.
- Olalla-Tárraga, M. Á., Rodríguez, M. Á., Hawkins, B. A. (2006). Broad-scale patterns of body size in squamate reptiles of Europe and North America. *Journal of Biogeography* **33**: 781-793.
- Ortega, Z., Mencía, A., Pérez-Mellado, V. (2017). Wind constraints on the thermoregulation of high mountain lizards. *International Journal of Biometeorology* **61**: 565-573.
- Palci, A., Lee, M. S. Y., Crowe-Riddell, J. M., Sherratt, E. (2023). Shape and Size Variation in Elapid Snake Fangs and the Effects of Phylogeny and Diet. *Evolutionary Biology* **50**: 476-487.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **37**: 637-669.

- Pauls, S. U., Nowak, C., Bálint, M., Pfenninger, M. (2013). The impact of global climate change on genetic diversity within populations and species. *Molecular Ecology* **22**: 925-946.
- Pearson, K. (1895). VII. Note on regression and inheritance in the case of two parents. *Proceedings of the Royal Society of London* **58**: 240-242.
- Peig, J., Green, A. J. (2009). New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* **118**: 1883-1891.
- Perić, M. (2016). Litofacijesi područja Podsusedsko Dolje-Bizek-Ivanec Bistranski na Medvednici. Diplomski rad. Sveučilište u Zagrebu, Rudarsko-geološko-naftni fakultet, Zagreb.
- Peterson, C. R. (1987). Daily Variation in the Body Temperatures of Free-Ranging Garter Snakes. *Ecology* **68**: 160-169.
- Peterson, C. R., Gibson, A. R., Dorcas, M. E. (1993). Snake thermal ecology: the causes and consequences of body-temperature variation. U: Seigel, R.A., Collins, J.T. (ur.), *Snakes - ecology and behavior*. 241-314.
- Petračić (2014). U središtu grada Petrinje - viđen poskok. *Večernji.hr*. URL: <https://www.vecernji.hr/vijesti/u-sredistu-grada-petrinje-viden-poskok-938397>, pristupljeno 6. 10. 2020.
- Plasinger, I., Righetti, D., Di Cerbo, A. R. (2015). La Vipera dal corno (*Vipera ammodytes* Linnaeus, 1758) in Alto Adige. Atti X Congresso Nazionale della Societas Herpetologica Italica. X Congresso Nazionale della Societas Herpetologica Italica, Ianieri Edizioni, Genova, 271-278.
- Plettenberg Laing, A. (2020). Observations on the diet of the nose-horned viper (*Vipera ammodytes*) in Greece. *Herpetological Bulletin* **153**: 37-39.
- Plummer, M. V. (1991). Patterns of Feces Production in Free-Living Green Snakes, *Opheodrys aestivus*. *Journal of Herpetology* **25**: 222.
- Posit team (2025). RStudio: Integrated Development Environment for R. URL: <http://www.posit.co/>.
- Pough, F. H., Andrews, R. M., Crump, M. L., Savitzky, A. H., Wells, K. D., Brandley, M. C. (2016). *Herpetology*, 4. ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- PP Medvednica (2014). Kamenolomi. Park prirode Medvednica. URL: http://www.pp-medvednica.hr/Medvednica_hr/Medvednica_priroda_geologija2.htm, pristupljeno 28. 7. 2014.
- R Core Team (2024). R: The R Project for Statistical Computing. URL: <https://www.r-project.org/>, pristupljeno 11. 12. 2024.
- R Core Team (2025). R: A Language and Environment for Statistical Computing. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Radovics, D., Sos, T., Mebert, K., Üveges, B., Budai, M., Rák, G., Szabolcs, M., Lengyel, S., Mizsei, E. (2024). Voluntary thermal maximum of grassland vipers (*Vipera* spp.): environmental drivers and local adaptation. *Zoological Journal of the Linnean Society* **201**: 159-168.
- Rajabizadeh, M., Adriaens, D., Kaboli, M., Sarafriz, J., Ahmadi, M. (2015). Dorsal colour pattern variation in Eurasian mountain vipers (genus *Montivipera*): A trade-off between thermoregulation and crypsis. *Zoologischer Anzeiger* **257**: 1-9.
- Rivas, J. A., Burghardt, G. M. (2001). Understanding sexual size dimorphism in snakes: wearing the snake's shoes. *Animal Behaviour* **62**: F1-F6.

- Rodgers, J. L., Nicewander, W. A. (1988). Thirteen Ways to Look at the Correlation Coefficient. *The American Statistician* **42**: 59.
- Rodríguez-Serrano, E., Navas, C. A., Bozinovic, F. (2009). The comparative field body temperature among *Liolaemus* lizards: Testing the static and the labile hypotheses. *Journal of Thermal Biology* **34**: 306-309.
- Roll, U., Feldman, A., Novosolov, M., Allison, A., Bauer, A. M., Bernard, R., Böhm, M., Castro-Herrera, F., Chirio, L., Collen, B., Colli, G. R., Dabool, L., Das, I., Doan, T. M., Grismer, L. L., Hoogmoed, M., Itescu, Y., Kraus, F., LeBreton, M., Lewin, A., Martins, M., Maza, E., Meirte, D., Nagy, Z. T., de C. Nogueira, C., Pauwels, O. S. G., Pincheira-Donoso, D., Powney, G. D., Sindaco, R., Tallowin, O. J. S., Torres-Carvajal, O., Trape, J.-F., Vidan, E., Uetz, P., Wagner, P., Wang, Y., Orme, C. D. L., Grenyer, R., Meiri, S. (2017). The global distribution of tetrapods reveals a need for targeted reptile conservation. *Nature Ecology & Evolution* **1**: 1677-1682.
- Ronneberger, O., Fischer, P., Brox, T. (2015). U-Net: Convolutional Networks for Biomedical Image Segmentation. U: Navab, N., Hornegger, J., Wells, W.M., Frangi, A.F. (ur.), *Medical Image Computing and Computer-Assisted Intervention – MICCAI 2015, Lecture Notes in Computer Science*. Springer International Publishing, Cham, 234-241.
- Row, J. R., Blouin-Demers, G. (2006). Thermal quality influences effectiveness of thermoregulation, habitat use, and behaviour in milk snakes. *Oecologia* **148**: 1-11.
- Rugiero, L., Luiselli, L. (1995). Food habits of the snake *Coluber viridiflavus* in relation to prey availability. *Amphibia-Reptilia* **16**: 407-411.
- Sanders, K. L., Malhotra, A., Thorpe, R. S. (2004). Ecological diversification in a group of Indomalayan pitvipers (*Trimeresurus*): convergence in taxonomically important traits has implications for species identification. *Journal of Evolutionary Biology* **17**: 721-731.
- Santos, X., Vidal-García, M., Brito, J. C., Fahd, S., Llorente, G. A., Martínez-Freiría, F., Parellada, X., Pleguezuelos, J. M., Sillero, N. (2014). Phylogeographic and environmental correlates support the cryptic function of the zigzag pattern in a European viper. *Evolutionary Ecology* **28**: 611-626.
- Schreiber, E. (1912). *Herpetologia europaea. Eine systematische Bearbeitung der Amphibien und Reptilien welche bisher in Europa aufgefunden sind*, 2nd ed. Fischer, Jena.
- Schuett, G. W., Repp, R. A., Amarello, M., Smith, C. F. (2013). Unlike most vipers, female rattlesnakes (*Crotalus atrox*) continue to hunt and feed throughout pregnancy. *Journal of Zoology* **289**: 101-110.
- Schwarzkopf, L., Shine, R. (1991). Thermal biology of reproduction in viviparous skinks, *Eulamprus tympanum*: why do gravid females bask more? *Oecologia* **88**: 562-569.
- Sexton, J. P., McIntyre, P. J., Angert, A. L., Rice, K. J. (2009). Evolution and Ecology of Species Range Limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **40**: 415-436.
- Shine, R. (1978). Sexual Size Dimorphism and Male Combat in Snakes. *Oecologia* **33**: 269-277.
- Shine, R. (1987). Intraspecific variation in thermoregulation, movements and habitat use by Australian blacksnakes, *Pseudechis porphyriacus* (Elapidae). *Journal of Herpetology* **21**: 165-177.

- Shine, R. (1991). Intersexual Dietary Divergence and the Evolution of Sexual Dimorphism in Snakes. *The American Naturalist* **138**: 103-122.
- Shine, R. (1994). Allometric Patterns in the Ecology of Australian Snakes. *Copeia* **1994**: 851-867.
- Shine, R. (2005). Life-History Evolution in Reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **36**: 23-46.
- Shine, R., Fitzgerald, M. (1996). Large snakes in a mosaic rural landscape: the ecology of carpet pythons *Morelia spilota* (Serpentes: Pythonidae) in coastal eastern Australia. *Biological Conservation* **76**: 113-122.
- Shine, R., Madsen, T. (1994). Sexual Dichromatism in Snakes of the Genus *Vipera*: A Review and a New Evolutionary Hypothesis. *Journal of Herpetology* **28**: 114-117.
- Slavenko, A., Feldman, A., Allison, A., Bauer, A. M., Böhm, M., Chirio, L., Colli, G. R., Das, I., Doan, T. M., LeBreton, M., Martins, M., Meirte, D., Nagy, Z. T., Nogueira, C. D. C., Pauwels, O. S. G., Pincheira-Donoso, D., Roll, U., Wagner, P., Wang, Y., Meiri, S. (2019). Global patterns of body size evolution in squamate reptiles are not driven by climate. *Global Ecology and Biogeography* **28**: 471-483.
- Sparkman, A. M., Clark, A. D., Brummett, L. J., Chism, K. R., Combrink, L. L., Kabey, N. M., Schwartz, T. S. (2018). Convergence in reduced body size, head size, and blood glucose in three island reptiles. *Ecology and Evolution* **8**: 6169-6182.
- Spaseni, P., Sahlean, T. C., Gherghel, I., Zamfirescu, Ștefan R., Petreanu, I. C., Melenciuc, R., Alistar, C. F., Gavril, V. D., Strugariu, A. (2024). *Natrix natrix* after dark: citizen science sheds light on the common grass snake's nightlife. *PeerJ* **12**: e17168.
- Spellerberg, I. F. (1977). Marking live snakes for identification of individuals in population studies. *Journal of Applied Ecology* **14**: 137-138.
- Sperry, J. H., Ward, M. P., Weatherhead, P. J. (2013). Effects of Temperature, Moon Phase, and Prey on Nocturnal Activity in Ratsnakes: An Automated Telemetry Study. *Journal of Herpetology* **47**: 105-111.
- Speybroeck, J., Beukema, W., Bok, B., Voort, J. van der, Velikov, I. (2016). Field guide to the amphibians and reptiles of Britain and Europe. Bloomsbury Publishing Plc, London.
- Stevens, M., Merilaita, S. (2009). Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **364**: 423-427.
- Stevenson, R. D. (1985). The Relative Importance of Behavioral and Physiological Adjustments Controlling Body Temperature in Terrestrial Ectotherms. *The American Naturalist* **126**: 362-386.
- Stevenson, R. D., Woods, W. A., Jr (2006). Condition indices for conservation: new uses for evolving tools. *Integrative and Comparative Biology* **46**: 1169-1190.
- Street, D. (1979). The reptiles of Northern and Central Europe. B. T. Batsford Ltd., London.
- Sule, D. (Ur.) (2023). Gljive, lišajevi, flora i fauna otoka Šolte. Kulturno-informativni centar otoka Šolte, Grohote.
- Sun, L., Shine, R., Debi, Z., Zhengren, T. (2001). Biotic and abiotic influences on activity patterns of insular pit-vipers (*Gloydus shedaoensis*, Viperidae) from north-eastern China. *Biological Conservation* **97**: 387-398.
- Šoltić, V. (2017). Reproductivna biologija poskoka (*Vipera ammodytes* Linnaeus 1758). Diplomski rad. Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Odjel za biologiju, Osijek.

- Taverne, M., Fabre, A.-C., King-Gillies, N., Krajnović, M., Lisičić, D., Martin, L., Michal, L., Petricioli, D., Štambuk, A., Tadić, Z., Vigliotti, C., Wehrle, B. A., Herrel, A. (2019). Diet variability among insular populations of *Podarcis* lizards reveals diverse strategies to face resource-limited environments. *Ecology and Evolution* **9**: 12408-12420.
- Taylor, H. L., Cole, C. J., Manning, G. J., Cordes, J. E., Walker, J. M. (2012). Comparative Meristic Variability in Whiptail Lizards (Teiidae, *Aspidoscelis*): Samples of Parthenogenetic *A. tessellata* Versus Samples of Sexually Reproducing *A. sexlineata*, *A. marmorata*, and *A. gularis septemvittata*. *American Museum Novitates* **3744**: 1-24.
- Thanou, E., Jablonski, D., Kornilios, P. (2023). Genome-wide single nucleotide polymorphisms reveal recurrent waves of speciation in niche-pockets, in Europe's most venomous snake. *Molecular Ecology* **32**: 3624-3640.
- The GIMP Development Team (2026). GNU Image Manipulation Program (GIMP). URL: <https://gimp.org/>.
- Tingley, R., Meiri, S., Chapple, D. G. (2016). Addressing knowledge gaps in reptile conservation. *Biological Conservation, Advancing reptile conservation: Addressing knowledge gaps and mitigating key drivers of extinction risk* **204**: 1-5.
- Tomović, L. (2006). Systematics of the Nose-horned viper (*Vipera ammodytes*, Linnaeus, 1758). *Herpetological Journal* **16**: 191-201.
- Tomović, L., Arsovski, D., Golubović, A., Nikolić, S., Anđelković, M., Sterijovski, B., Ajtić, R., Crnobrnja Isailović, J., Bonnet, X. (2019). Population characteristics of the nose-horned viper (*Vipera ammodytes*) on Golem Grad Island (North Macedonia). oral presentation, XX European Congress of Herpetology, Milan.
- Tomović, L., Carretero, M. A., Ajtić, R., Crnobrnja-Isailović, J. (2008). Evidence for post-natal instability of head scalation in the meadow viper (*Vipera ursinii*) - patterns and taxonomic implications. *Amphibia-Reptilia* **29**: 61-70.
- Tomović, L. M., Crnobrnja-Isailović, J. M., Ajtić, R. D., Aleksić, I. D., Djordjević, S. Z. (2010). When do meadow vipers (*Vipera ursinii*) become sexually dimorphic? – ontogenetic patterns of sexual size dimorphisms. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **48**: 279-282.
- Tomović, L., Radojčić, J., Džukić, G., Kalezić, M. L. (2002). Sexual dimorphism of the sand viper (*Vipera ammodytes* L.) from the central part of Balkan peninsula. *Russian Journal of Herpetology* **9**: 69-76.
- Tullberg, B. S., Merilaita, S., Wiklund, C. (2005). Aposematism and crypsis combined as a result of distance dependence: functional versatility of the colour pattern in the swallowtail butterfly larva. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **272**: 1315-1321.
- Udyawer, V., Read, M., Hamann, M., Simpfendorfer, C. A., Heupel, M. R. (2015). Effects of environmental variables on the movement and space use of coastal sea snakes over multiple temporal scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **473**: 26-34.
- Uetz, P., Freed, P., Aguilar, R., Reyes, F., Kuder, J., Hošek, J. (2026). The Reptile Database. URL: <http://www.reptile-database.org/>, pristupljeno 21. 4. 2026.
- Ursenbacher, S., Schweiger, S., Tomović, L., Crnobrnja-Isailović, J., Fumagalli, L., Mayer, W. (2008). Molecular phylogeography of the nose-horned viper (*Vipera ammodytes*, Linnaeus (1758)): Evidence for high genetic diversity and multiple

- refugia in the Balkan peninsula. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **46**: 1116-1128.
- Üveges, B., Halpern, B., Péchy, T., Posta, J., Komlósi, I. (2012). Characteristics and heritability analysis of head scales of the Hungarian meadow viper (*Vipera ursinii rakosiensis*, Méhely 1893). *Amphibia-Reptilia* **33**: 393-400.
- Valencia-Flores, E., Venegas-Barrera, C. S., Fajardo, V., Manjarrez, J. (2019). Microgeographic variation in body condition of three Mexican garter snakes in central Mexico. *PeerJ* **7**: e6601.
- Valkonen, J. K., Niskanen, M., Björklund, M., Mappes, J. (2011). Disruption or aposematism? Significance of dorsal zigzag pattern of European vipers. *Evolutionary Ecology* **25**: 1047-1063.
- Valkonen, J. K., Vakkila, A., Pesari, S., Tuominen, L., Mappes, J. (2020). Protective coloration of European vipers throughout the predation sequence. *Animal Behaviour* **164**: 99-104.
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araujo, M., Balaguer, L., Benito-Garzon, M., Cornwell, W. K., Gianoli, E., van Kleunen, M., Naya, D. E., Nicotra, A. B., Poorter, H., Zavala, M. A. (2014). The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters* **17**: 1351-1364.
- Venables, W. N., Ripley, B. D., Venables, W. N. (2002). Modern applied statistics with S, 4th ed ed., Statistics and computing. Springer, New York.
- Vilaj, I. (2012). Ridovka, *Vipera berus* (Squamata, Viperidae) u Hrvatskoj: populacijska ekologija, odabir mikrostaništa i termoregulacija. Diplomski rad. Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet, Zagreb.
- Virens, E., Cree, A. (2022). Wind of change: a diurnal skink thermoregulates between cooler set-points and for an increased amount of time in the presence of wind. *Journal of Experimental Biology* **225**: jeb244038.
- Volynchik, S. (2012). Morphological Variability in *Vipera palaestinae* along an Environmental Gradient. *Asian Herpetological Research* **3**: 227-239.
- VPHR (2025). Vatrogasni portal - Vijesti: DUZS: Održava se terenska vježba zaštite i spašavanja "HORVATI 2013". Vatrogasni portal Hrvatske. URL: <https://www.vatrogasni-portal.com/news.php?readmore=7196>, pristupljeno 5. 4. 2025.
- Wasko, D. K., Sasa, M. (2012). Food resources influence spatial ecology, habitat selection, and foraging behavior in an ambush-hunting snake (Viperidae: *Bothrops asper*): an experimental study. *Zoology* **115**: 179-187.
- Webb, J. K., Shine, R. (1998). Ecological characteristics of a threatened snake species, *Hoplocephalus bungaroides* (Serpentes, Elapidae). *Animal Conservation* **1**: 185-193.
- Wei, T., Simko, V. (2024). R package „corrplot“: Visualization of a Correlation Matrix. URL: <https://github.com/taiyun/corrplot>.
- West-Eberhard, M. J. (2003). Developmental plasticity and evolution. Oxford University Press, Oxford ; New York.
- Whitaker, P. B., Shine, R. (1999). When, where and why do people encounter Australian brownsnakes (*Pseudonaja textilis* : Elapidae)? *Wildlife Research* **26**: 675.

- Whitaker, P. B., Shine, R. (2002). Thermal biology and activity patterns of the eastern brown snake (*Pseudonaja textilis*): a radiotelemetric study. *Herpetologica* **58**: 436-452.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York.
- Wilson, D., Heinsohn, R., Endler, J. A. (2007). The adaptive significance of ontogenetic colour change in a tropical python. *Biology Letters* **3**: 40-43.
- Wood, S. N. (2011). Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)* **73**: 3-36.
- Wood, S. N. (2017). *Generalized Additive Models: An Introduction with R*, Second Edition, 2. ed. Chapman and Hall/CRC, New York.
- Wüster, W., Allum, C. S. E., Bjargardottir, I. B., Bailey, K. L., Dawson, K. J., Guenioui, J., Lewis, J., McGurk, J., Moore, A. G., Niskanen, M., Pollard, C. P. (2004). Do aposematism and Batesian mimicry require bright colours? A test, using European viper markings. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **271**: 2495-2499.
- Wüster, W., Böhme, W., Denzer, W., Kaiser, H. (2025). Nomenclatural historians are kindly requested to respect the intent of the *Code*: “Nomenclatural parsimony” and the case of the Nose-horned Viper, *Vipera ammodytes* (Linnaeus, 1758). *Zootaxa* **5696**: 385-397.
- Wüster, W., Duarte, M. R., Da Graça Salomão, M. (2005). Morphological correlates of incipient arboreality and ornithophagy in island pitvipers, and the phylogenetic position of *Bothrops insularis*. *Journal of Zoology* **266**: 1-10.
- Young, B. A., Blair, M., Zahn, K., Marvin, J. (2001). Mechanics of venom expulsion in *Crotalus*, with special reference to the role of the fang sheath. *Anatomical Record* **264**: 415-426.
- Young, B. A., Kardong, K. V. (2007). Mechanisms controlling venom expulsion in the western diamondback rattlesnake, *Crotalus atrox*. *Journal of Experimental Zoology. Part A, Ecological Genetics and Physiology* **307**: 18-27.
- Zadravec, M. (2014). *Biologija poskoka Vipera ammodytes* (Linnaeus, 1758) u kamenolomu Bizek. Diplomski rad. Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet, Zagreb.
- Zadravec, M. (2025). *Zmije Hrvatske. Usmeno izlaganje, Projekt Zelena knjižnica za zeleni Zagreb*, Knjižnica Knežija, Zagreb.
- Zadravec, M. (2026). Intervencije za hvatanje i izmještanje zmija u Hrvatskoj (2018. – 2025.) | Snake rescue calls in Croatia (2018–2025). Oral presentation, Maksimalno na strani prirode. Stručno-znanstvena konferencija o periurbanoj prirodi 2026., Zagreb. URL: <https://youtu.be/aofYuxdlvro?si=bQg1ffm6wpiH766N>.
- Zadravec, M., Cesarec, R., Tadić, Z. (2015a). Biology of the Nose-horned viper in the Bizek quarry. Oral presentation, 12. Croatian Biological Congress, Sv. Martin na Muri.
- Zadravec, M., Cesarec, R., Tadić, Z. (2015b). Reptiles and amphibians of the Bizek quarry. poster, 12. Croatian Biological Congress, Sv. Martin na Muri.
- Zadravec, M., Gambiroža, P. (2019). Prvo izvješće o stanju očuvanosti vrsta vodozemaca i gmazova u Republici Hrvatskoj. Zagreb, 77.
- Zadravec, M., Koren, T. (2017). Further evidence of nocturnal activity of *Vipera ammodytes* (Linnaeus, 1758). *Herpetozoa* **30**: 107-108.

- Zadravec, Mladen, Cesarec, R., Smutni, B., Zadravec, Mario, Gojak, T., Glogoški, M., Lisičić, D. (2026). Predictors of Body Temperature in Nose-Horned Viper (*Vipera ammodytes*) Across Different Populations. *Animals* **16**.
- Zhang, C., Bengio, S., Hardt, M., Recht, B., Vinyals, O. (2021). Understanding deep learning (still) requires rethinking generalization. *Communications of the ACM* **64**: 107-115.
- ZZOP MZOZT (2025). Izvješće RH o provedbi mjera poduzetih sukladno Direktivi o staništima i utjecaju tih mjera na stanje očuvanosti vrsta i stanišnih tipova od EU interesa za razdoblje 2019. – 2024. Zavod za zaštitu okoliša i prirode, Ministarstvo zaštite okoliša i zelene tranzicije, Zagreb, 3.

8 Prilozi

Prilog 1. Kategorije mikrostaništa na 1 × 1 m kvadratu centriranom oko mjesta nalaza poskoka, njihovi opisi, prisutnost na istraživanim područjima (da/ne) te grupiranje za potrebe analiza.

Kategorija	Opis	Bizek	Lika	Vir	Grupa za analizu
Otvorena zeljasta vegetacija	Područje zeljaste vegetacije koje ne tvori gust vegetacijski pokrov i nema drugih elemenata poput grmlja ili stijena.	da	da	da	Otvorena zeljasta vegetacija
Otvorena zeljasta vegetacija s kamenjem	Kombinacija zeljaste vegetacije koja ne tvori gusti vegetacijski pokrov i kamenja/stijena.	da	da	da	Otvorena zeljasta vegetacija s kamenjem
Otvorena zeljasta vegetacija s grmljem	Kombinacija zeljaste vegetacije koja ne tvori gusti vegetacijski pokrov i grmlja.	da	da	da	Otvorena zeljasta vegetacija s grmljem
Otvorena zeljasta vegetacija s kamenjem i grmljem	Kombinacija zeljaste vegetacije koja ne tvori gusti vegetacijski pokrov, kamenja/stijena i grmlja.	da	da	da	Otvorena zeljasta vegetacija s kamenjem i grmljem
Kamenje bez vegetacijskog pokrova	Golo kamenje ili stijene koje nisu prekrivene vegetacijskim pokrovom. Vegetacijskim pokrovom smatrani su samo dijelovi vegetacije koji izravno prekrivaju kamenje.	da	da	da	Kamenje/građevinski otpad bez vegetacijskog pokrova
Kamenje s rijetkim vegetacijskim pokrovom	Kamenje ili stijene koje je barem djelomično zaklonjeno rijetkim vegetacijskim pokrovom, neovisno je li vegetacija zeljasta i/ili drvenasta.	da	da	da	Kamenje/građevinski otpad s rijetkim vegetacijskim pokrovom
Kamenje s gustim vegetacijskim pokrovom	Kamenje ili stijene koje je barem djelomično zaklonjeno gustim vegetacijskim pokrovom, neovisno je li vegetacija zeljasta i/ili drvenasta.	da	da	da	Kamenje/građevinski otpad s gustim vegetacijskim pokrovom
Otvoreno grmlje	Grmovita vegetacija kroz koju je moguće vizualno pregledati teren bez pomicanja grana.	da	da	da	Otvoreno grmlje
Gusto grmlje	Grmovita vegetacija kroz koju nije moguće vizualno pregledati teren bez pomicanja grana.	da	da	da	Gusto grmlje
Poljoprivredno zemljište	Obradiva poljoprivredna površina, npr. polje na kojem je zasađen kukuruz. Ova kategorija mikrostaništa ne obuhvaća stanišne strukture poput košarica ili pašnjaka, koje su pokrivene kategorijama otvorene zeljaste vegetacije.	da	ne	ne	Poljoprivredno zemljište
Građevinski otpad bez vegetacijskog pokrova	Odbačeni građevinski otpad poput crijepova, betonskih blokova, krovni ploča itd., bez vegetacijskog pokrova.	da	ne	da	Kamenje/građevinski otpad bez vegetacijskog pokrova
Građevinski otpad s rijetkim vegetacijskim pokrovom	Odbačeni građevinski otpad poput crijepova, betonskih blokova, krovni ploča itd., s rijetkim vegetacijskim pokrovom, neovisno je li vegetacija zeljasta ili drvenasta.	da	ne	da	Kamenje/građevinski otpad s rijetkim vegetacijskim pokrovom
Građevinski otpad s gustim vegetacijskim pokrovom	Odbačeni građevinski otpad poput crijepova, betonskih blokova, krovni ploča itd., s gustim vegetacijskim pokrovom, neovisno je li vegetacija zeljasta ili drvenasta.	da	ne	da	Kamenje/građevinski otpad s gustim vegetacijskim pokrovom
Drugi otpad bez vegetacijskog pokrova	Drugi tip odbačenog otpada, bez vegetacijskog pokrova.	da	ne	da	Kamenje/građevinski otpad bez vegetacijskog pokrova

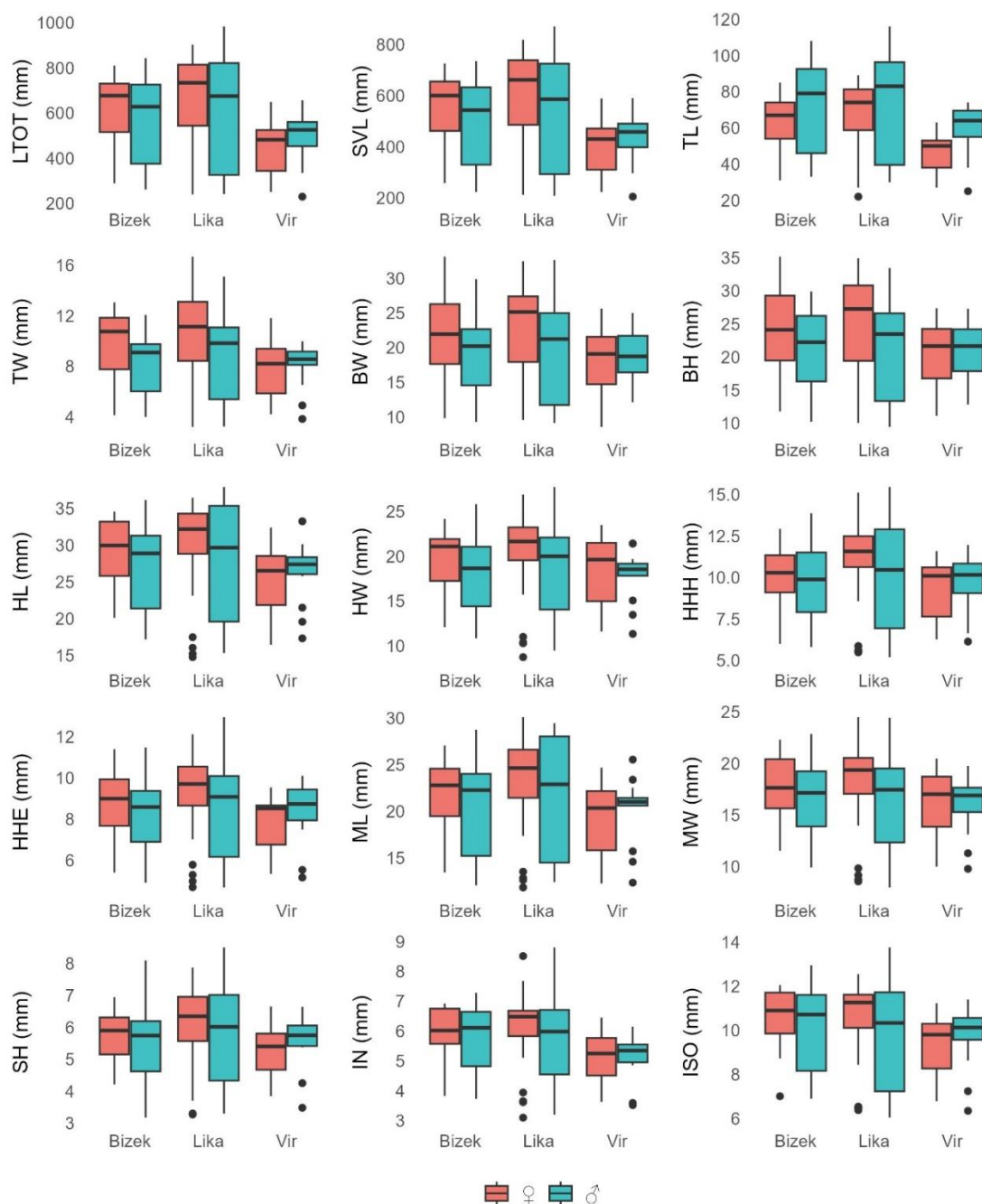
Kategorija	Opis	Bizek	Lika	Vir	Grupa za analizu
Drugi otpad s rijetkim vegetacijskim pokrovom	Drugi tip odbačenog otpada, s rijetkim vegetacijskim pokrovom, neovisno je li vegetacija zeljasta ili drvenasta.	da	ne	da	Kamenje/građevinski otpad s rijetkim vegetacijskim pokrovom
Drugi otpad s gustim vegetacijskim pokrovom	Drugi tip odbačenog otpada, s gustim vegetacijskim pokrovom, neovisno je li vegetacija zeljasta ili drvenasta.	da	ne	da	Kamenje/građevinski otpad s gustim vegetacijskim pokrovom
Hrpa granja bez vegetacijskog pokrova	Hrpa odrezanog granja nastala odlaganjem ostataka nakon sječe drveća, bez vegetacijskog pokrova.	da	da	da	Hrpa granja bez vegetacijskog pokrova
Hrpa granja s rijetkim vegetacijskim pokrovom	Hrpa odrezanog granja nastala odlaganjem ostataka nakon sječe drveća, s rijetkim vegetacijskim pokrovom.	da	da	da	Hrpa granja s rijetkim vegetacijskim pokrovom
Hrpa granja s gustim vegetacijskim pokrovom	Hrpa odrezanog granja nastala odlaganjem ostataka nakon sječe drveća, s gustim vegetacijskim pokrovom.	da	ne	da	Hrpa granja s gustim vegetacijskim pokrovom
Unutar otvorene šume (visina stabla < 5 m)	Otvorena šuma visine stabla manje od 5 m, gdje je moguće s lakoćom vizualno pretraživati pokriveni teren bez razmicanja grana.	da	da	da	Unutar otvorene šume (visina stabla < 5 m)
Unutar otvorene šume (visina stabla > 5 m)	Otvorena šuma visine stabla veće od 5 m, gdje je moguće s lakoćom vizualno pretraživati pokriveni teren bez razmicanja grana.	da	da	da	Unutar otvorene šume (visina stabla > 5 m)
Rub šume	Bilo koji rubni dio između šumske i zeljaste vegetacije, a koji nema grmolike vegetacije.	da	da	da	Rub šume/grmlja
Rub grmlja	Bilo koji rubni dio između grmolike i zeljaste vegetacije.	da	da	da	Rub šume/grmlja
Čistine	Područja zeljaste vegetacije unutar dijelova šume ili šikare, a koja su nastala uklanjanjem drvenaste vegetacije.	da	ne	ne	Čistine
Rub litice bez vegetacijskog pokrova	Rubni dio litice koji obuhvaća dio vrha i dio vertikalne stranice, bez vegetacijskog pokrova.	da	ne	ne	Litica bez vegetacijskog pokrova
Rub litice s rijetkim vegetacijskim pokrovom	Rubni dio litice koji obuhvaća dio vrha i dio vertikalne stranice, s rijetkim vegetacijskim pokrovom, neovisno je li zeljast i/ili drvenast.	da	ne	ne	Litica s rijetkim vegetacijskim pokrovom
Rub litice s gustim vegetacijskim pokrovom	Rubni dio litice koji obuhvaća dio vrha i dio vertikalne stranice, s gustim vegetacijskim pokrovom, neovisno je li zeljast i/ili drvenast.	da	ne	ne	Litica s gustim vegetacijskim pokrovom
Lice litice bez vegetacijskog pokrova	Vertikalno lice litice, bez vegetacijskog pokrova.	da	ne	ne	Litica bez vegetacijskog pokrova
Lice litice s rijetkim vegetacijskim pokrovom	Vertikalno lice litice, s rijetkim vegetacijskim pokrovom.	da	ne	ne	Litica s rijetkim vegetacijskim pokrovom
Lice litice s gustim vegetacijskim pokrovom	Vertikalno lice litice, s gustim vegetacijskim pokrovom.	da	ne	ne	Litica s gustim vegetacijskim pokrovom
Izvor	Izvorišni dio vodotoka, neovisno o vegetacijskom pokrovu.	da	ne	ne	Unutar vodenog tijela (potok/lokva)
Potok	Samo korito vodotoka, neovisno o vegetacijskom pokrovu te je li vodotok povremen ili stalan.	da	ne	ne	Unutar vodenog tijela (potok/lokva)

Kategorija	Opis	Bizek	Lika	Vir	Grupa za analizu
Obala potoka	Samo obalni dio vodotoka, neovisno o vegetacijskom pokrovu te je li vodotok povremen ili stalan.	da	ne	ne	Na obali vodenog tijela
Obala lokve	Obalni dio lokve, neovisno o vegetacijskom pokrovu.	da	da	ne	Na obali vodenog tijela
Unutar lokve	Unutar same lokve, neovisno o vegetacijskom pokrovu.	da	da	ne	Unutar vodenog tijela (potok/lokva)
Navrh suhozida bez vegetacijskog pokrova	Vršni dio suhozida, bez vegetacijskog pokrova.	ne	ne	da	Kamenje/građevinski otpad bez vegetacijskog pokrova
Navrh suhozida s rijetkim vegetacijskim pokrovom	Vršni dio suhozida, s rijetkim vegetacijskim pokrovom, neovisno je li zeljast i/ili drvenast.	ne	ne	da	Kamenje/građevinski otpad s rijetkim vegetacijskim pokrovom
Navrh suhozida s gustim vegetacijskim pokrovom	Vršni dio suhozida, s gustim vegetacijskim pokrovom, neovisno je li zeljast i/ili drvenast.	ne	ne	da	Kamenje/građevinski otpad s gustim vegetacijskim pokrovom
Lice suhozida bez vegetacijskog pokrova	Bočna (vertikalna) strana suhozida, bez vegetacijskog pokrova.	ne	ne	da	Kamenje/građevinski otpad bez vegetacijskog pokrova
Lice suhozida s rijetkim vegetacijskim pokrovom	Bočna (vertikalna) strana suhozida, s rijetkim vegetacijskim pokrovom, neovisno je li zeljast i/ili drvenast.	ne	ne	da	Kamenje/građevinski otpad s rijetkim vegetacijskim pokrovom
Lice suhozida s gustim vegetacijskim pokrovom	Bočna (vertikalna) strana suhozida, s gustim vegetacijskim pokrovom, neovisno je li zeljast i/ili drvenast.	ne	ne	da	Kamenje/građevinski otpad s gustim vegetacijskim pokrovom
Podnožje suhozida bez vegetacijskog pokrova	Podnožje suhozida, bez vegetacijskog pokrova.	ne	ne	da	Kamenje/građevinski otpad bez vegetacijskog pokrova
Podnožje suhozida s rijetkim vegetacijskim pokrovom	Podnožje suhozida, s rijetkim vegetacijskim pokrovom, neovisno je li zeljast i/ili drvenast.	ne	ne	da	Kamenje/građevinski otpad s rijetkim vegetacijskim pokrovom
Podnožje suhozida s gustim vegetacijskim pokrovom	Podnožje suhozida, s gustim vegetacijskim pokrovom, neovisno je li zeljast i/ili drvenast.	ne	ne	da	Kamenje/građevinski otpad s gustim vegetacijskim pokrovom
Unutar grma (otvoreno iznutra, gusto po rubu)	Unutrašnjost grma koji u svojoj unutrašnjosti ima rijedak i rahli sloj granja, ali je po obodu prisutan gusti splet granja i lišća, zbog kojih je otežano ili nemoguće vidjeti unutrašnji dio grma bez pomicanja grana.	ne	ne	da	Unutar grma (otvoreno iznutra, gusto po rubu)
Unutar stabla (otvoreno iznutra, gusto po rubu)	Unutrašnjost stabla koje u svojoj unutrašnjosti ima rijedak i rahli sloj granja, ali je po obodu prisutan gusti splet granja i lišća, zbog kojih je otežano ili nemoguće vidjeti unutrašnji dio stabla bez pomicanja grana.	ne	ne	da	Unutar stabla (otvoreno iznutra, gusto po rubu)
U podnožju solitarnog stabla	Područje neposredno uz bazu solitarnog stabla.	da	da	da	Unutar stabla (otvoreno iznutra, gusto po rubu)
Na rubu solitarnog stabla	Rubni dio krošnje solitarnog stabla, u slučajevima kada je krošnja nisko pri tlu.	da	da	da	Na rubu solitarnog stabla
Na grani solitarnog stabla	Označava pronalazak zmiije na grani solitarnog stabla, na nekoj visini iznad tla.	da	da	da	Unutar stabla (otvoreno iznutra, gusto po rubu)

Kategorija	Opis	Bizek	Lika	Vir	Grupa za analizu
Zemljani put	Zemljani i/ili makadamski put. Može biti u potpunosti bez vegetacijskog pokrova, ali i djelomično s rijetkim ili gustim vegetacijskim pokrovom.	da	da	da	Zemljani put

Prilog 2. Dekriptivna statistika morfometrijskih varijabli za oba spola i sve tri istraživane populacije, bez podataka za ponovno uhvaćene jedinke. Vrijednosti za sve mjere su u milimetrima. Pop – populacija, Var – varijabla, N – broj mjerenja u pojedinoj skupini, Min – najmanja vrijednost, Max – najveća vrijednost, SV – srednja vrijednost. Kratice varijabli odgovaraju onima u **Tablici 2.**

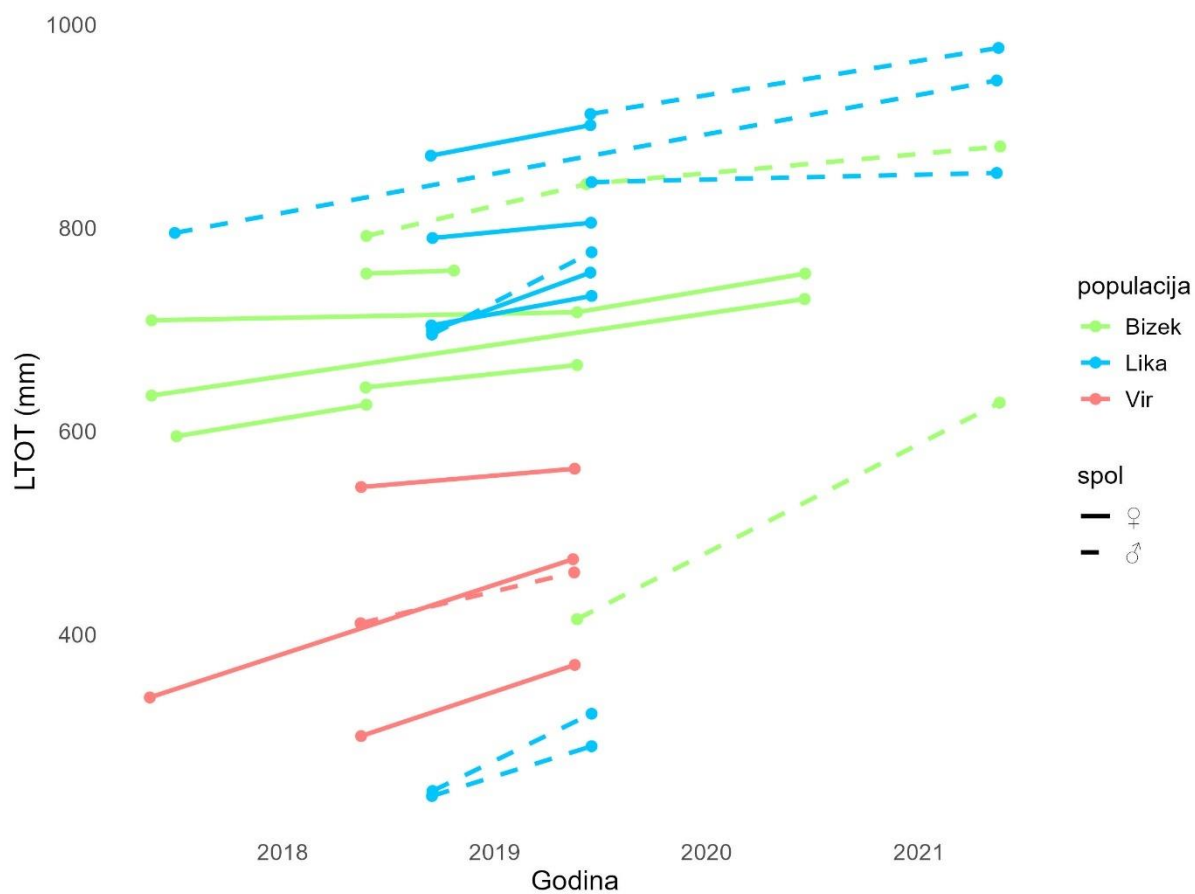
Pop	Var	♀					♂				
		N	Min	Max	SV	Medijan	N	Min	Max	SV	Medijan
Bizak	LTOT	22	289,00	810,00	631,05	679,00	27	262,00	843,00	573,30	628,00
	SVL	22	258,00	725,00	566,27	605,00	27	224,00	735,00	500,81	543,00
	TL	22	31,00	85,00	64,77	68,50	27	33,00	108,00	72,48	79,00
	TW	23	4,14	13,30	10,00	10,75	28	4,01	12,06	8,29	9,12
	BW	23	9,78	33,14	22,61	21,93	28	9,25	29,88	19,14	20,59
	BH	23	11,78	35,16	24,47	24,22	28	10,24	29,91	21,13	22,34
	HL	23	20,11	34,59	29,35	30,00	28	17,18	36,17	27,21	29,00
	HW	23	12,08	24,15	19,91	21,08	28	10,85	25,79	18,16	18,77
	HHH	23	6,00	12,93	10,31	10,38	28	5,80	13,87	9,79	10,18
	HHE	23	5,41	11,40	8,89	9,00	28	4,92	11,48	8,26	8,61
	ML	23	13,42	27,05	22,07	22,78	28	12,03	28,76	20,80	22,29
	MW	23	11,53	22,29	17,89	17,94	28	9,91	22,84	16,29	17,15
	SH	23	4,21	6,94	5,76	5,90	28	3,17	8,15	5,60	5,78
Lika	IN	23	3,83	7,11	6,01	6,05	28	3,73	7,28	5,85	6,13
	ISO	22	7,01	12,05	10,59	10,82	28	6,90	12,95	10,30	10,82
	LTOT	29	240,00	902,00	670,17	725,00	25	137,00	983,00	590,12	655,00
	SVL	29	212,00	818,00	603,93	651,00	25	118,00	870,00	517,84	572,00
	TL	29	22,00	89,00	66,24	74,00	25	19,00	116,00	72,28	83,00
	TW	29	3,22	16,66	10,53	11,40	24	3,25	15,09	8,72	9,83
	BW	29	9,53	32,48	23,05	25,13	24	9,10	32,66	19,79	21,24
	BH	29	10,06	34,92	25,31	26,86	24	9,45	33,44	21,15	23,46
	HL	29	14,76	36,47	29,84	31,98	24	15,32	37,94	27,49	29,69
	HW	29	8,75	26,86	20,33	21,64	24	9,49	27,71	18,20	19,99
	HHH	29	5,48	15,11	10,96	11,53	24	5,19	15,46	10,05	10,46
	HHE	29	4,70	12,12	9,31	9,73	24	4,69	12,95	8,58	9,09
	ML	29	11,81	30,10	23,27	24,69	24	12,39	29,46	21,45	22,88
Vir	MW	29	8,56	24,47	18,25	19,47	24	7,98	24,41	16,33	17,44
	SH	29	3,27	7,87	6,07	6,32	24	3,30	8,50	5,70	6,02
	IN	29	3,10	8,51	6,17	6,47	24	3,20	8,80	5,78	5,98
	ISO	29	6,38	12,55	10,51	11,26	24	6,04	13,76	9,80	10,34
	LTOT	34	251,00	649,00	452,65	485,00	14	230,00	657,00	493,43	525,50
	SVL	34	223,00	589,00	406,24	433,00	14	205,00	590,00	433,79	458,00
	TL	34	27,00	63,00	46,41	50,00	14	25,00	74,00	59,64	64,00
	TW	34	4,21	11,81	7,99	8,32	15	3,85	9,98	7,89	8,48
	BW	34	8,53	25,64	18,42	19,29	15	10,23	25,01	17,93	18,07
	BH	34	11,14	27,37	20,66	21,75	15	11,52	27,29	20,02	21,51
	HL	34	16,47	32,40	25,39	26,79	15	17,32	33,26	25,79	27,35
	HW	33	11,62	23,47	18,19	19,62	15	11,34	21,41	17,49	18,52
	HHH	34	6,26	12,17	9,45	10,23	15	6,13	11,96	9,58	10,09
	HHE	34	5,34	9,73	7,91	8,53	15	5,17	10,10	8,21	8,70
	ML	34	12,23	24,67	19,31	20,39	15	12,32	25,54	19,65	20,93
	MW	33	9,99	20,47	16,07	17,02	15	9,78	19,75	15,72	16,73
	SH	34	3,84	6,65	5,30	5,41	15	3,48	6,64	5,46	5,70
	IN	34	3,63	6,45	5,16	5,26	15	3,52	6,15	5,05	5,29
	ISO	34	6,79	11,23	9,38	9,80	15	6,34	11,40	9,53	10,12



Prilog 3. Grafički prikaz rezultata morfometrijskih varijabli za oba spola i sve tri istraživane populacije, bez podataka za ponovno uhvaćene jedinke. Vodoravne crte predstavljaju medijane. Pravokutnici prikazuju interkvartilni raspon (IQR: Q1 – Q3), a vertikalne crte prikazuju najmanju ($-1,5 \times \text{IQR}$) i najveću ($+1,5 \times \text{IQR}$) vrijednost u rasponu podataka. Crne točke predstavljaju stršeće vrijednosti (eng. *outliers*) koje izlaze izvan najmanje i najveće vrijednosti raspona podataka. Kratice varijabli odgovaraju onima u **Tablici 2**.

Prilog 4. Usporedba deskriptivne statistike za varijablu LTOT za oba spola i sve tri istraživane populacije: bez i s uključenim vrijednostima za ponovno uhvaćene jedinke. Sve LTOT vrijednosti su u milimetrima. N – broj mjerenja u pojedinoj skupini, Min – najmanja vrijednost, Max – najveća vrijednost, SV – srednja vrijednost.

Populacija	Spol	Bez ponovno uhvaćenih jedinki					S ponovno uhvaćenim jedinkama				
		N	Min	Max	SV	Medijan	N	Min	Max	SV	Medijan
Bizek	♀	22	289	810	631	679	28	289	810	643	679
	♂	27	262	843	573	628	30	262	880	586	628
Lika	♀	29	240	902	670	725	34	240	902	677	738
	♂	25	137	983	590	655	31	137	983	605	695
Vir	♀	34	251	649	453	485	38	251	649	455	485
	♂	14	230	657	493	526	16	230	657	486	512



Prilog 5. Promjena ukupne duljine tijela (LTOT) ponovno uhvaćenih jedinki poskoka za koje postoji više mjerenja razvrstene po poulacijama i spolu.

Prilog 6. Rezultati *post hoc* usporedbi po parovima s Tukeyjevom prilagodbom za mjere glave. ♀ – ženka, ♂ – mužjak; procjena – razlika srednjih vrijednosti transformiranih vrijednosti analiziranih varijabli za par koji se uspoređuje; SE – standardna pogreška; * – statistički značajan rezultat. Nazivi varijabli odgovaraju kraticama u **Tablici 2**.

Varijabla	Parovi koji se uspoređuju	Procjena	SE	p-vrijednost	
HL	Bizek – Lika	5,080	6,990	0,748	
	Bizek – Vir	-36,350	7,610	< 0,001	*
	Lika – Vir	-41,430	7,620	< 0,001	*
	♀ – ♂	-5,580	5,930	0,349	
HW	Bizek – Lika	3,250	4,060	0,704	
	Bizek – Vir	-23,930	4,420	< 0,001	*
	Lika – Vir	-27,180	4,430	< 0,001	*
	♀ – ♂	6,760	3,450	0,052	
HHH	Bizek – Lika	-0,411	0,423	0,596	
	Bizek – Vir	-2,762	0,461	< 0,001	*
	Lika – Vir	-2,351	0,461	< 0,001	*
	♀ – ♂	-0,442	0,359	0,220	
HHE	Bizek – Lika	-0,110	0,258	0,906	
	Bizek – Vir	-1,450	0,281	< 0,001	*
	Lika – Vir	-1,340	0,281	< 0,001	*
	♀ – ♂	-0,266	0,219	0,226	
ML	Bizek – Lika	-2,020	1,540	0,391	
	Bizek – Vir	-8,880	1,670	< 0,001	*
	Lika – Vir	-6,860	1,680	< 0,001	*
	♀ – ♂	-1,730	1,310	0,188	
MW	Bizek – Lika	1,620	2,140	0,730	
	Bizek – Vir	-10,270	2,330	< 0,001	*
	Lika – Vir	-11,890	2,330	< 0,001	*
	♀ – ♂	2,740	1,810	0,133	
SH	Bizek – Lika	-0,112	0,168	0,783	
	Bizek – Vir	-0,863	0,183	< 0,001	*
	Lika – Vir	-0,750	0,183	< 0,001	*
	♀ – ♂	-0,225	0,143	0,118	
ISO	Bizek – Lika	5,280	0,943	< 0,001	*
	Bizek – Vir	-2,340	1,027	0,062	
	Lika – Vir	-7,620	1,027	< 0,001	*
	♀ – ♂	-1,930	0,800	0,017	*
IN	Bizek ♀ – Lika ♀	0,008	0,175	1,000	
	Bizek ♀ – Vir ♀	-0,261	0,176	0,678	
	Bizek ♀ – Bizek ♂	-0,361	0,177	0,326	
	Bizek ♀ – Lika ♂	-0,077	0,181	0,998	
	Bizek ♀ – Vir ♂	0,031	0,213	1,000	
	Lika ♀ – Vir ♀	-0,268	0,168	0,599	
	Lika ♀ – Bizek ♂	-0,369	0,166	0,236	
	Lika ♀ – Lika ♂	-0,085	0,170	0,996	
	Lika ♀ – Vir ♂	0,024	0,205	1,000	
	Vir ♀ – Bizek ♂	-0,101	0,160	0,989	
	Vir ♀ – Lika ♂	0,184	0,167	0,882	
	Vir ♀ – Vir ♂	0,292	0,193	0,657	
	Bizek ♂ – Lika ♂	0,284	0,170	0,553	
	Bizek ♂ – Vir ♂	0,393	0,200	0,371	
	Lika ♂ – Vir ♂	0,109	0,206	0,995	

Prilog 7. Deskriptivna statistika merističkih varijabli za oba spola i sve tri istraživane populacije, bez podataka za ponovno uhvaćene jedinke. N – broj podataka u pojedinoj skupini, Min – najmanja vrijednost, Max – najveća vrijednost, SV – srednja vrijednost. Kratice varijabli odgovaraju onima u **Tablici 2.**

Varijabla	Populacija	Spol	N	Min	Max	SV	Medijan
(D)	Bizek	♀	21	21	22	21	21
		♂	27	21	23	21	21
	Lika	♀	29	21	23	22	23
		♂	24	21	23	22	23
	Vir	♀	34	21	23	21	21
		♂	14	21	23	21	21
(V)	Bizek	♀	22	152	159	155	155
		♂	27	152	167	156	155
	Lika	♀	29	132	166	154	155
		♂	24	147	169	156	156
	Vir	♀	34	134	157	146	145
		♂	14	142	162	149	149
(SC)	Bizek	♀	22	28	36	31	31
		♂	27	32	40	37	37
	Lika	♀	29	24	34	31	32
		♂	24	35	43	39	39
	Vir	♀	34	26	35	29	29
		♂	14	26	38	33	34
(CL)	Bizek	♀	22	10	13	11	11
		♂	26	9	13	11	11
	Lika	♀	29	10	13	11	11
		♂	24	8	13	11	11
	Vir	♀	34	9	12	11	11
		♂	14	10	13	11	11
(CR)	Bizek	♀	22	10	14	12	12
		♂	26	10	13	11	11
	Lika	♀	29	10	13	11	11
		♂	24	9	13	11	11
	Vir	♀	34	9	12	11	11
		♂	14	10	13	11	11
(SLL)	Bizek	♀	22	9	10	10	10
		♂	26	8	11	9	9
	Lika	♀	29	8	11	10	10
		♂	24	9	12	10	9
	Vir	♀	34	9	11	10	9
		♂	14	9	10	9	9
(SLR)	Bizek	♀	22	9	11	10	10
		♂	26	8	11	9	9
	Lika	♀	29	8	10	10	10
		♂	24	9	11	10	10
	Vir	♀	34	9	11	10	10
		♂	14	8	10	9	9
(ILL)	Bizek	♀	22	11	12	11	11
		♂	26	10	13	11	11

Varijabla	Populacija	Spol	N	Min	Max	SV	Medijan
	Lika	♀	29	10	13	12	12
		♂	24	10	14	12	12
	Vir	♀	34	11	13	12	12
		♂	14	10	12	11	11
(ILR)	Bizek	♀	22	9	13	11	11
		♂	26	10	13	11	11
	Lika	♀	29	10	13	12	12
		♂	24	10	13	12	12
	Vir	♀	34	11	13	12	12
		♂	14	10	12	11	12
Suprarostalia	Bizek	♀	22	1	2	1	1
		♂	27	1	3	1	1
	Lika	♀	29	1	2	1	1
		♂	24	1	2	1	1
	Vir	♀	34	1	3	2	2
		♂	14	1	2	2	2

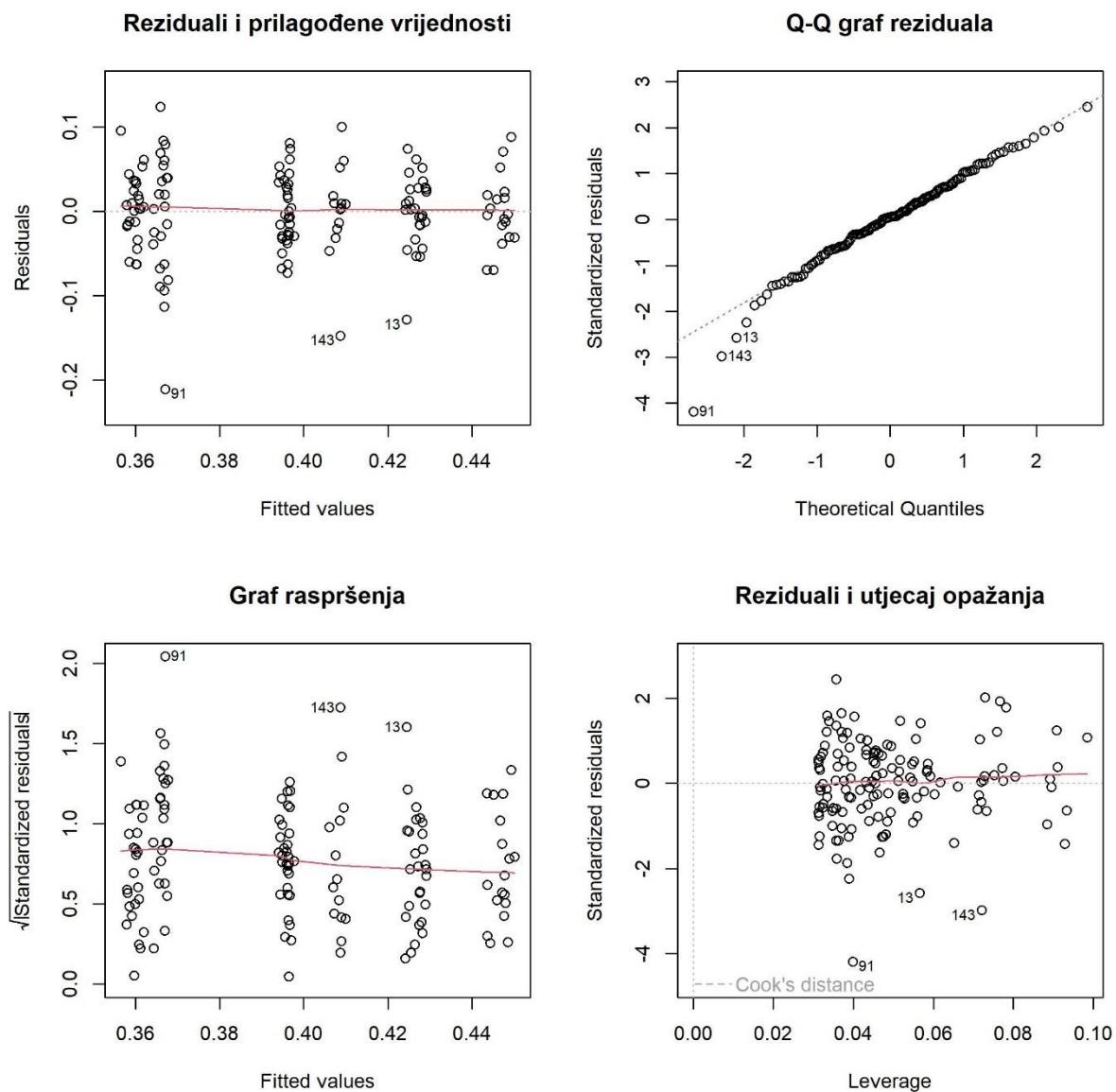
Prilog 8. Rezultati *post hoc* usporedbi po parovima s Tukeyevom prilagodbom za sve kombinacije populacije i spola, za merističke varijable. ♀ – ženka, ♂ – mužjak; procjena – razlika srednjih vrijednosti transformiranih vrijednosti analiziranih varijabli za par koji se uspoređuje; SE – standardna pogreška; * – statistički značajan rezultat. Nazivi varijabli odgovaraju kraticama u **Tablici 2.**

Varijabla	Parovi koji se uspoređuju	Procjena	SE	p-vrijednost	
(D)	Bizek – Lika	-1,105	0,152	< 0,001	*
	Bizek – Vir	-0,273	0,169	0,242	
	Lika – Vir	0,832	0,17	< 0,001	*
	♀ – ♂	-0,0859	0,13	0,509	
	Bizek ♀ – Lika ♀	-1,1406	0,217	< 0,001	*
	Bizek ♀ – Vir ♀	-0,3674	0,219	0,549	
	Bizek ♀ – Bizek ♂	-0,1726	0,222	0,971	
	Bizek ♀ – Lika ♂	-1,2422	0,227	< 0,001	*
	Bizek ♀ – Vir ♂	-0,351	0,266	0,774	
	Lika ♀ – Vir ♀	0,7732	0,207	0,004	*
	Lika ♀ – Bizek ♂	0,9681	0,206	< 0,001	*
	Lika ♀ – Lika ♂	-0,1015	0,211	0,997	
	Lika ♀ – Vir ♂	0,7897	0,255	0,028	*
	Vir ♀ – Bizek ♂	0,1948	0,199	0,923	
	Vir ♀ – Lika ♂	-0,8748	0,208	< 0,001	*
	Vir ♀ – Vir ♂	0,0164	0,241	1,000	
	Bizek ♂ – Lika ♂	-1,0696	0,213	< 0,001	*
	Bizek ♂ – Vir ♂	-0,1784	0,251	0,980	
	Lika ♂ – Vir ♂	0,8912	0,258	0,009	*
(V)	Bizek – Lika	0,302	0,837	0,931	
	Bizek – Vir	7,812	0,929	< 0,001	*
	Lika – Vir	7,51	0,937	< 0,001	*
	♀ – ♂	-2,04	0,715	0,005	*
	Bizek ♀ – Lika ♀	0,917	1,19	0,972	
	Bizek ♀ – Vir ♀	8,792	1,2	< 0,001	*
	Bizek ♀ – Bizek ♂	-0,976	1,21	0,966	
	Bizek ♀ – Lika ♂	-1,288	1,24	0,903	
	Bizek ♀ – Vir ♂	5,856	1,46	0,001	*
	Lika ♀ – Vir ♀	7,876	1,14	< 0,001	*
	Lika ♀ – Bizek ♂	-1,893	1,14	0,561	
	Lika ♀ – Lika ♂	-2,205	1,16	0,411	
	Lika ♀ – Vir ♂	4,939	1,41	0,008	*
	Vir ♀ – Bizek ♂	-9,769	1,1	< 0,001	*
	Vir ♀ – Lika ♂	-10,081	1,15	< 0,001	*
	Vir ♀ – Vir ♂	-2,937	1,33	0,241	
	Bizek ♂ – Lika ♂	-0,312	1,18	1,000	
	Bizek ♂ – Vir ♂	6,832	1,39	< 0,001	*
	Lika ♂ – Vir ♂	7,144	1,42	< 0,001	*
(SC)	Bizek – Lika	-1,1	0,447	0,040	*
	Bizek – Vir	2,94	0,496	< 0,001	*
	Lika – Vir	4,04	0,501	< 0,001	*
	♀ – ♂	-5,88	0,382	< 0,001	*
	Bizek ♀ – Lika ♀	0,142	0,633	1,000	
	Bizek ♀ – Vir ♀	2,299	0,639	0,006	*
	Bizek ♀ – Bizek ♂	-5,481	0,646	< 0,001	*
	Bizek ♀ – Lika ♂	-7,817	0,661	< 0,001	*

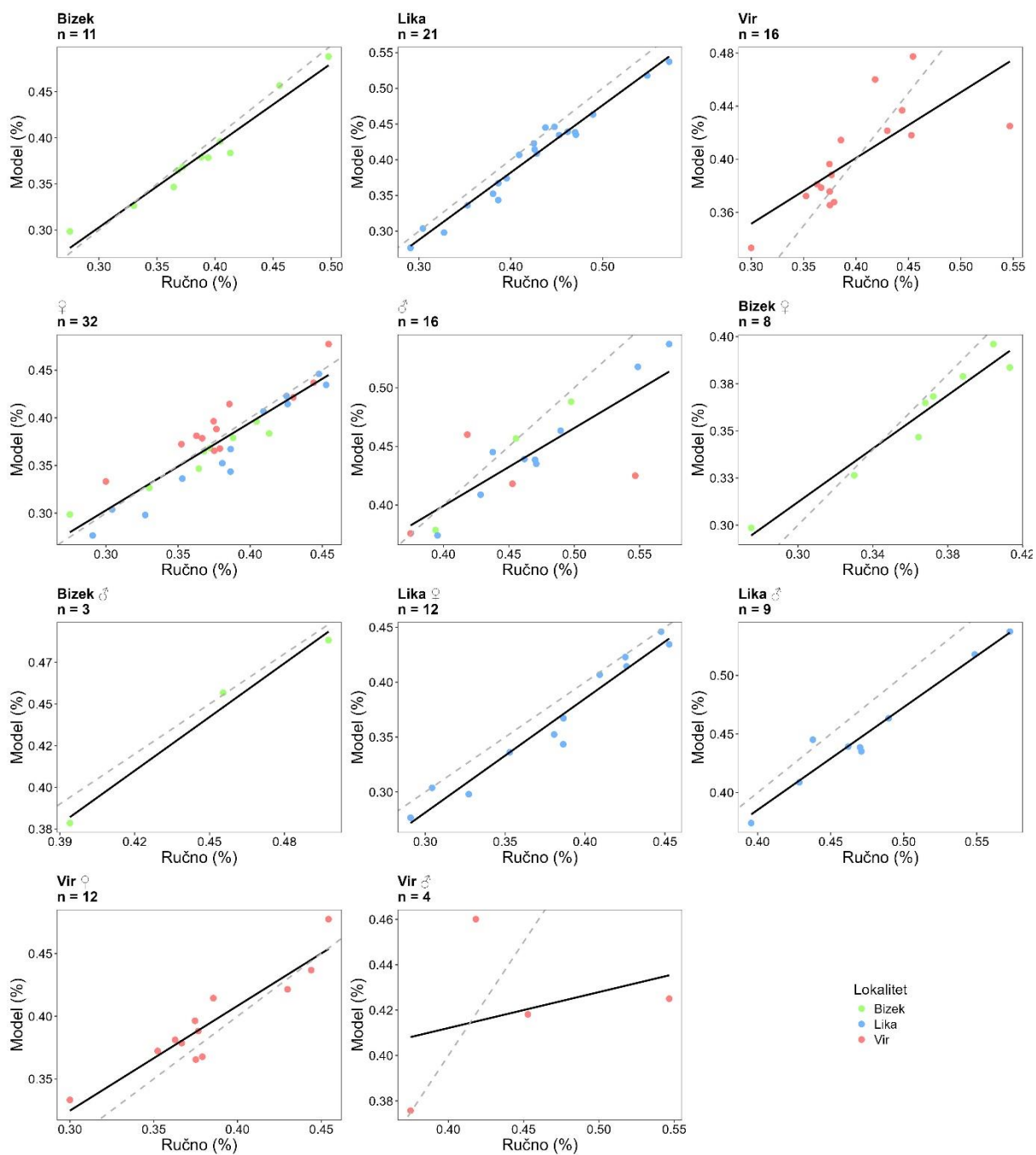
Varijabla	Parovi koji se uspoređuju	Procjena	SE	p-vrijednost	
	Bizek ♀ – Vir ♂	-1,897	0,78	0,152	
	Lika ♀ – Vir ♀	2,157	0,61	0,007	*
	Lika ♀ – Bizek ♂	-5,624	0,609	< 0,001	*
	Lika ♀ – Lika ♂	-7,96	0,622	< 0,001	*
	Lika ♀ – Vir ♂	-2,039	0,753	0,080	
	Vir ♀ – Bizek ♂	-7,78	0,586	< 0,001	*
	Vir ♀ – Lika ♂	-10,116	0,614	< 0,001	*
	Vir ♀ – Vir ♂	-4,196	0,71	< 0,001	*
	Bizek ♂ – Lika ♂	-2,336	0,628	0,004	*
	Bizek ♂ – Vir ♂	3,584	0,74	< 0,001	*
	Lika ♂ – Vir ♂	5,92	0,76	< 0,001	*
(CL)	Bizek – Lika	0,0738	0,192	0,922	
	Bizek – Vir	0,2765	0,213	0,397	
	Lika – Vir	0,2027	0,214	0,611	
	♀ – ♂	0,039	0,164	0,812	
	Bizek ♀ – Lika ♀	0,2	0,271	0,977	
	Bizek ♀ – Vir ♀	0,2662	0,273	0,925	
	Bizek ♀ – Bizek ♂	0,1162	0,279	0,998	
	Bizek ♀ – Lika ♂	0,0639	0,282	1,000	
	Bizek ♀ – Vir ♂	0,4031	0,333	0,831	
	Lika ♀ – Vir ♀	0,0662	0,26	1,000	
	Lika ♀ – Bizek ♂	-0,0838	0,263	1,000	
	Lika ♀ – Lika ♂	-0,1361	0,266	0,996	
	Lika ♀ – Vir ♂	0,2031	0,322	0,989	
	Vir ♀ – Bizek ♂	-0,1499	0,253	0,991	
	Vir ♀ – Lika ♂	-0,2023	0,262	0,972	
	Vir ♀ – Vir ♂	0,137	0,303	0,998	
	Bizek ♂ – Lika ♂	-0,0523	0,271	1,000	
	Bizek ♂ – Vir ♂	0,2869	0,318	0,945	
	Lika ♂ – Vir ♂	0,3392	0,325	0,902	
	Bizek – Lika	0,427	0,175	0,041	*
	Bizek – Vir	0,59	0,194	0,008	*
	Lika – Vir	0,163	0,195	0,681	
	♀ – ♂	0,104	0,149	0,487	
	Bizek ♀ – Lika ♀	0,8096	0,246	0,016	*
	Bizek ♀ – Vir ♀	0,9264	0,249	0,004	*
	Bizek ♀ – Bizek ♂	0,5831	0,254	0,202	
	Bizek ♀ – Lika ♂	0,6276	0,257	0,149	
	Bizek ♀ – Vir ♂	0,8371	0,303	0,070	
	Lika ♀ – Vir ♀	0,1168	0,237	0,996	
	Lika ♀ – Bizek ♂	-0,2265	0,24	0,934	
	Lika ♀ – Lika ♂	-0,182	0,242	0,975	
	Lika ♀ – Vir ♂	0,0274	0,293	1,000	
	Vir ♀ – Bizek ♂	-0,3433	0,23	0,671	
	Vir ♀ – Lika ♂	-0,2988	0,239	0,811	
	Vir ♀ – Vir ♂	-0,0894	0,276	1,000	
	Bizek ♂ – Lika ♂	0,0445	0,247	1,000	
	Bizek ♂ – Vir ♂	0,2539	0,29	0,952	
	Lika ♂ – Vir ♂	0,2094	0,296	0,981	
(SLL)	Bizek – Lika	-0,2085	0,126	0,224	
	Bizek – Vir	0,0401	0,139	0,955	
	Lika – Vir	0,2485	0,14	0,181	
	♀ – ♂	0,255	0,107	0,019	*
	Bizek ♀ – Lika ♀	-0,13895	0,177	0,970	
	Bizek ♀ – Vir ♀	0,08666	0,179	0,997	
	Bizek ♀ – Bizek ♂	0,33251	0,182	0,454	

Varijabla	Parovi koji se uspoređuju	Procjena	SE	p-vrijednost	
	Bizek ♀ – Lika ♂	0,0545	0,185	1,000	
	Bizek ♀ – Vir ♂	0,32599	0,218	0,667	
	Lika ♀ – Vir ♀	0,22561	0,17	0,771	
	Lika ♀ – Bizek ♂	0,47145	0,172	0,074	
	Lika ♀ – Lika ♂	0,19345	0,174	0,876	
	Lika ♀ – Vir ♂	0,46494	0,211	0,241	
	Vir ♀ – Bizek ♂	0,24585	0,165	0,674	
	Vir ♀ – Lika ♂	-0,03216	0,172	1,000	
	Vir ♀ – Vir ♂	0,23933	0,199	0,834	
	Bizek ♂ – Lika ♂	-0,27801	0,177	0,620	
	Bizek ♂ – Vir ♂	-0,00652	0,208	1,000	
	Lika ♂ – Vir ♂	0,27149	0,213	0,797	
(SLR)	Bizek – Lika	-0,0772	0,122	0,804	
	Bizek – Vir	0,0484	0,136	0,932	
	Lika – Vir	0,1256	0,136	0,628	
	♀ – ♂	0,283	0,104	0,008	*
	Bizek ♀ – Lika ♀	0,12562	0,173	0,978	
	Bizek ♀ – Vir ♀	-0,00437	0,174	1,000	
	Bizek ♀ – Bizek ♂	0,3826	0,178	0,267	
	Bizek ♀ – Lika ♂	0,1026	0,18	0,993	
	Bizek ♀ – Vir ♂	0,48381	0,212	0,210	
	Lika ♀ – Vir ♀	-0,12999	0,166	0,970	
	Lika ♀ – Bizek ♂	0,25698	0,168	0,645	
	Lika ♀ – Lika ♂	-0,02302	0,17	1,000	
	Lika ♀ – Vir ♂	0,35819	0,205	0,505	
	Vir ♀ – Bizek ♂	0,38697	0,161	0,164	
	Vir ♀ – Lika ♂	0,10697	0,167	0,988	
	Vir ♀ – Vir ♂	0,48818	0,194	0,125	
	Bizek ♂ – Lika ♂	-0,28	0,173	0,586	
	Bizek ♂ – Vir ♂	0,10121	0,203	0,996	
	Lika ♂ – Vir ♂	0,38121	0,207	0,444	
(ILL)	Bizek – Lika	-0,468	0,149	0,006	*
	Bizek – Vir	-0,199	0,165	0,450	
	Lika – Vir	0,268	0,166	0,241	
	♀ – ♂	0,23	0,127	0,072	
	Bizek ♀ – Lika ♀	-0,3777	0,21	0,468	
	Bizek ♀ – Vir ♀	-0,4424	0,212	0,298	
	Bizek ♀ – Bizek ♂	0,1278	0,216	0,991	
	Bizek ♀ – Lika ♂	-0,4301	0,219	0,367	
	Bizek ♀ – Vir ♂	0,1717	0,258	0,985	
	Lika ♀ – Vir ♀	-0,0648	0,202	1,000	
	Lika ♀ – Bizek ♂	0,5055	0,204	0,137	
	Lika ♀ – Lika ♂	-0,0524	0,206	1,000	
	Lika ♀ – Vir ♂	0,5493	0,249	0,243	
	Vir ♀ – Bizek ♂	0,5702	0,196	0,047	*
	Vir ♀ – Lika ♂	0,0123	0,203	1,000	
	Vir ♀ – Vir ♂	0,6141	0,235	0,101	
	Bizek ♂ – Lika ♂	-0,5579	0,21	0,090	
	Bizek ♂ – Vir ♂	0,0439	0,246	1,000	
	Lika ♂ – Vir ♂	0,6018	0,252	0,167	
(ILR)	Bizek – Lika	-0,3346	0,152	0,074	
	Bizek – Vir	-0,3625	0,168	0,082	
	Lika – Vir	-0,0279	0,169	0,985	
	♀ – ♂	0,278	0,129	0,033	*
	Bizek ♀ – Lika ♀	-0,3158	0,214	0,680	
	Bizek ♀ – Vir ♀	-0,5286	0,216	0,147	

Varijabla	Parovi koji se uspoređuju	Procjena	SE	p-vrijednost
	Bizek ♀ – Bizek ♂	0,1798	0,22	0,964
	Bizek ♀ – Lika ♂	-0,1735	0,223	0,971
	Bizek ♀ – Vir ♂	-0,0166	0,263	1,000
	Lika ♀ – Vir ♀	-0,2128	0,206	0,906
	Lika ♀ – Bizek ♂	0,4957	0,208	0,169
	Lika ♀ – Lika ♂	0,1423	0,21	0,984
	Lika ♀ – Vir ♂	0,2992	0,254	0,848
	Vir ♀ – Bizek ♂	0,7084	0,2	0,007 *
	Vir ♀ – Lika ♂	0,3551	0,207	0,526
	Vir ♀ – Vir ♂	0,512	0,24	0,276
	Bizek ♂ – Lika ♂	-0,3533	0,214	0,567
	Bizek ♂ – Vir ♂	-0,1964	0,251	0,970
	Lika ♂ – Vir ♂	0,1569	0,257	0,990
Suprarostalia	Bizek – Lika	-0,103	0,104	0,588
	Bizek – Vir	-0,407	0,116	0,002 *
	Lika – Vir	-0,304	0,117	0,027 *
	♀ – ♂	-0,08	0,089	0,370
	Bizek ♀ – Lika ♀	-0,1122	0,148	0,974
	Bizek ♀ – Vir ♀	-0,4086	0,149	0,073
	Bizek ♀ – Bizek ♂	-0,0875	0,151	0,992
	Bizek ♀ – Lika ♂	-0,1805	0,154	0,849
	Bizek ♀ – Vir ♂	-0,4927	0,182	0,079
	Lika ♀ – Vir ♀	-0,2965	0,142	0,300
	Lika ♀ – Bizek ♂	0,0246	0,142	1,000
	Lika ♀ – Lika ♂	-0,0683	0,145	0,997
	Lika ♀ – Vir ♂	-0,3805	0,176	0,260
	Vir ♀ – Bizek ♂	0,3211	0,137	0,182
	Vir ♀ – Lika ♂	0,2281	0,143	0,603
	Vir ♀ – Vir ♂	-0,0841	0,166	0,996
	Bizek ♂ – Lika ♂	-0,0929	0,146	0,988
	Bizek ♂ – Vir ♂	-0,4052	0,172	0,182
	Lika ♂ – Vir ♂	-0,3122	0,177	0,493



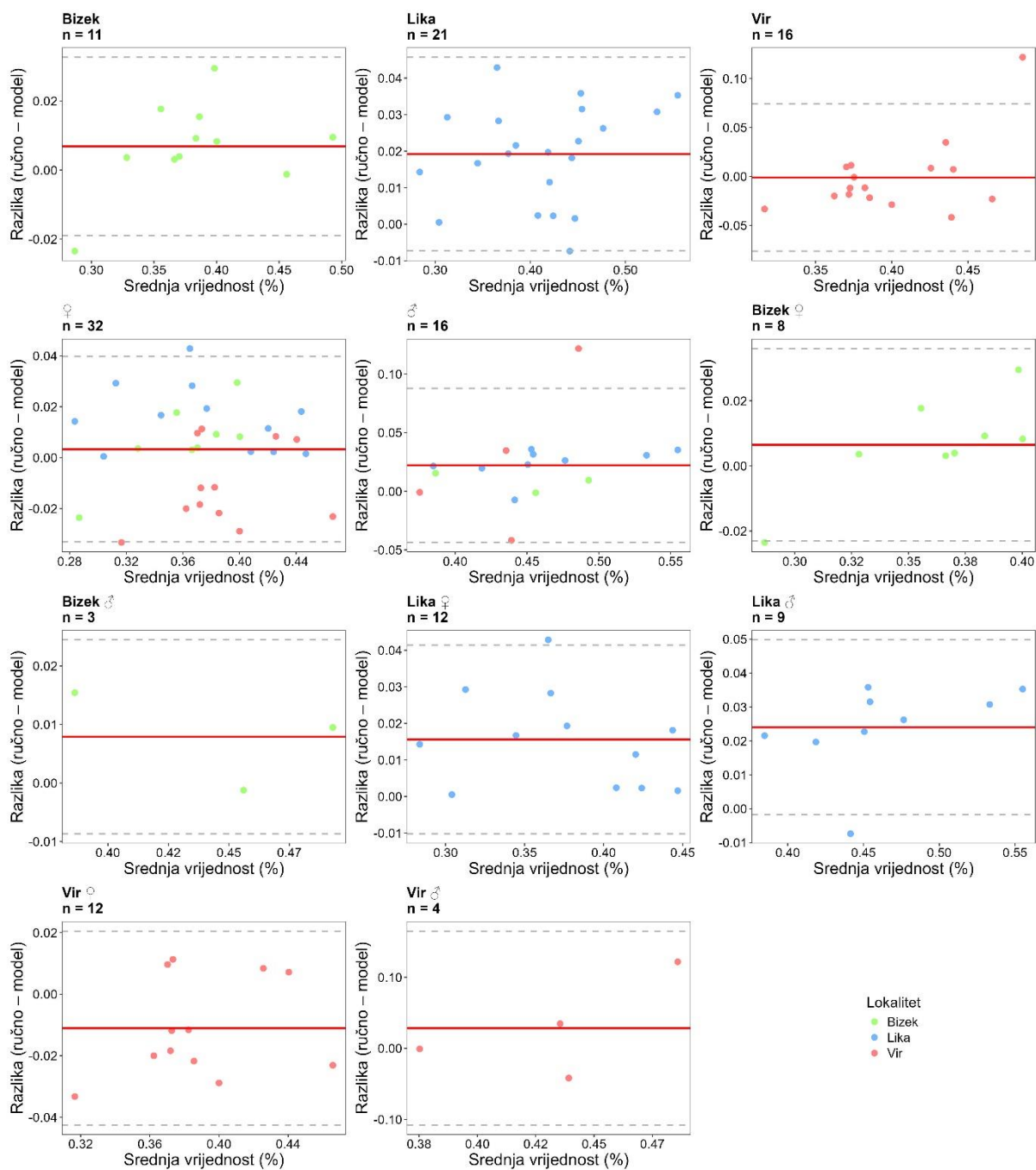
Prilog 9. Rezultati provjere pretpostavki linearnog modela za usporedbu relativnih površina cik-cak šare među populacijama i spolovima (Shapiro-Wilk test: $W = 0,974$, $p = 0,009$).



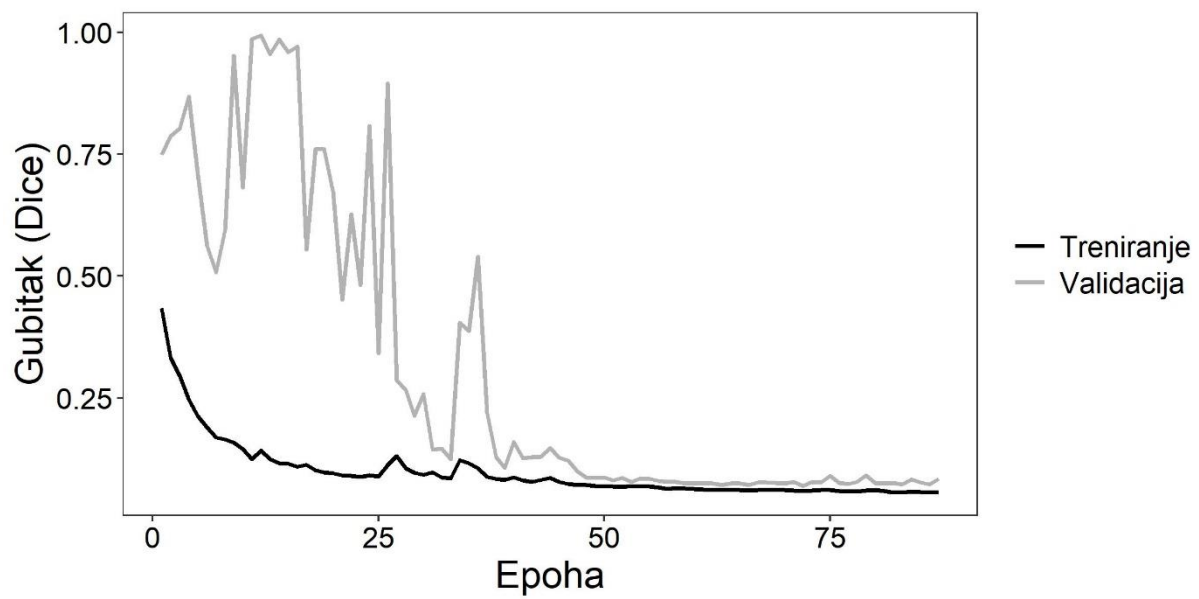
Prilog 10. Usporedba ručne izolacije i modelne procjene površine cik-cak šare po populacijama i spolovima. Prikazani su regresijski odnosi između metoda za svaku skupinu, uz naznačen teorijski odnos 1 : 1 (isprekidana siva linija) i regresijski pravac (crna linija). Broj jedinki (n) u svakoj skupini označen je uz naslov panela.

Prilog 11. Rezultati linearne regresije između ručne i modelne procjene površine cik-cak šare po podskupinama (n = 48).

Skupina	Korelacijski koeficijent	Presjek y-osi	Nagib pravca
sve jedinke zajedno	0,917	0,072	0,799
Bizek	0,977	0,036	0,889
Lika	0,982	0,005	0,942
Vir	0,741	0,203	0,495
♀ skupno	0,921	0,027	0,920
♂ skupno	0,812	0,134	0,664
Bizek ♀	0,971	0,099	0,709
Bizek ♂	0,991	-0,041	1,073
Lika ♀	0,974	-0,030	1,038
Lika ♂	0,975	0,035	0,876
Vir ♀	0,925	0,074	0,836
Vir ♂	0,334	0,349	0,158



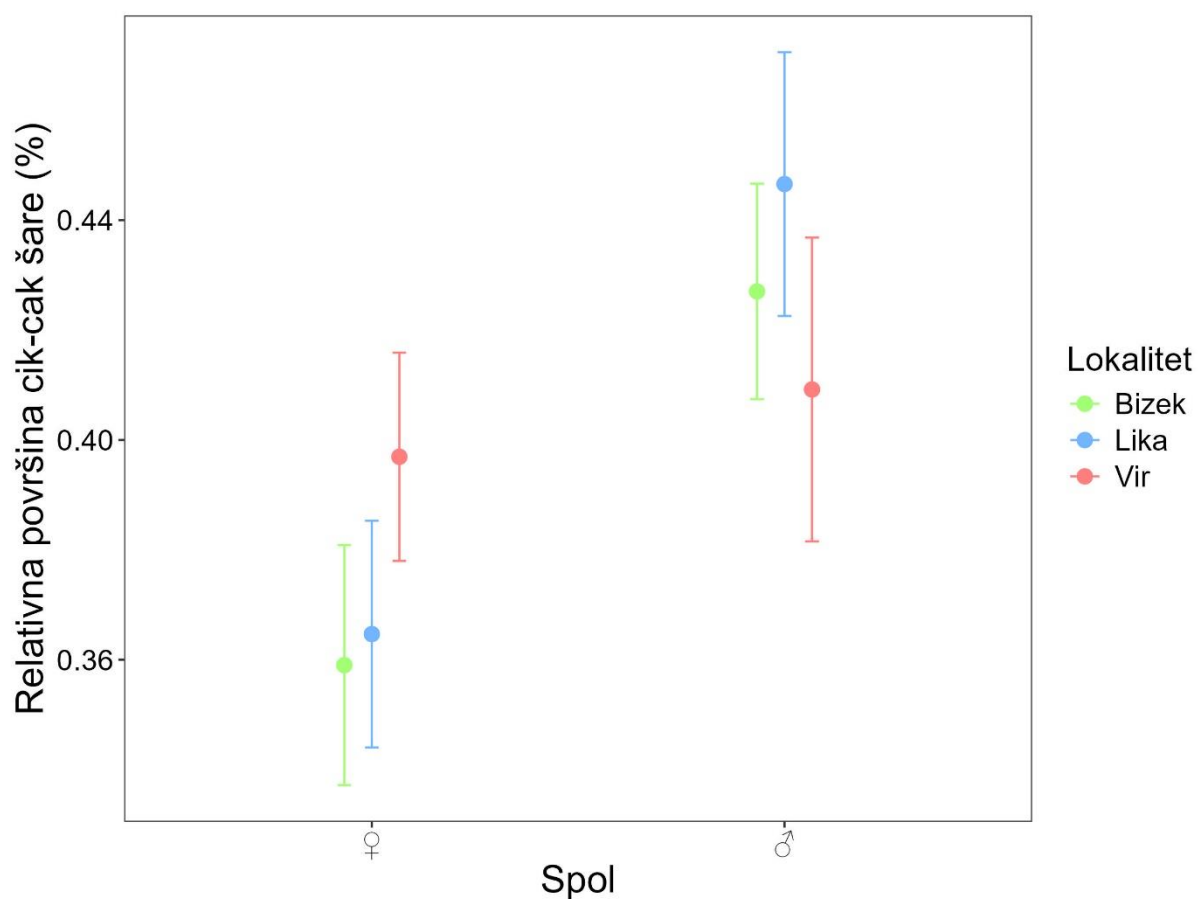
Prilog 12. Bland-Altmanov prikaz usporedbe ručne izolacije i modelne procjene površine cik-cak šare po populacijama i spolovima. Prikazane su razlike između metoda u odnosu na njihovu srednju vrijednost, uz naznačenu srednju vrijednost razlike (crvena linija) i 95 %-tne granice slaganja (eng. *limits of agreement*; srednja vrijednost $\pm$ 1,96 standardne devijacije; isprekidane sive linije). Većina opažanja nalazi se unutar 95 %-tnih granica slaganja, uz tek manji broj odstupanja izvan granica slaganja.



Prilog 13. Gubitak (Dice koeficijenti) po epohama za model procjene površine cik-cak šare. Prikazan je tijek učenja modela na skupu za treniranje i validacijskom skupu, uz postupnu stabilizaciju i smanjenje razlika između njih.

Prilog 14. Rezultati emmeans usporedbi po parovima s Tukeyjevom prilagodbom za razlike među spolovima unutar pojedine populacije te razlike među spolovima između populacija. * – statistički značajan rezultat.

Razmatrani par	Populacija	Procjena	SE	p-vrijednost
♀ – ♂	Bizek	-0,068	0,015	< 0,001 *
♀ – ♂	Lika	-0,082	0,016	< 0,001 *
♀ – ♂	Vir	-0,012	0,016	0,459
Spol				
Bizek – Lika	♀	-0,006	0,015	0,923
Bizek – Vir	♀	-0,038	0,015	0,032 *
Lika – Vir	♀	-0,032	0,015	0,083
Bizek – Lika	♂	-0,020	0,016	0,429
Bizek – Vir	♂	0,018	0,017	0,548
Lika – Vir	♂	0,037	0,019	0,114



Prilog 15. Procijenjene srednje vrijednosti relativne površine cik-cak šare ($\pm 95\%$ interval pouzdanosti) po lokalitetima i spolovima. Mušjaci imaju veće vrijednosti od ženki u populacijama Bizek i Lika, dok razlika nije uočena na lokalitetu Vir. Razlike između populacija izraženije su kod ženki nego kod mužjaka.

Prilog 16. Deskriptivna statistika za varijable segmenata cik-cak šare, po populacijama i spolovima. n – broj jedinki, SD – standardna devijacija, Min – najmanja vrijednost, Max – najveća vrijednost, IQR – interkvartilni raspon.

Varijabla	Populacija	Spol	Segment	n	Srednja vrijednost	SD	Medijan	Min	Max	IQR
širina	Bizak	♀	prednji	12	10,250	1,055	11	8	11	1,250
			srednji	12	10,167	1,030	11	9	11	2,000
			stražnji	12	8,083	0,900	8	7	9	2,000
		♂	prednji	13	11,000	0,707	11	9	12	0,000
			srednji	13	10,000	0,816	10	9	11	2,000
			stražnji	13	8,385	0,870	9	7	9	1,000
	Lika	♀	prednji	12	10,250	1,055	11	8	11	1,250
			srednji	12	10,833	0,389	11	10	11	0,000
			stražnji	12	8,750	0,452	9	8	9	0,250
		♂	prednji	10	10,900	0,316	11	10	11	0,000
			srednji	10	11,100	0,568	11	10	12	0,000
			stražnji	10	9,000	0,000	9	9	9	0,000
	Vir	♀	prednji	19	9,211	1,084	9	7	11	1,000
			srednji	20	9,600	1,046	9	7	11	1,250
			stražnji	20	7,750	0,910	8	6	9	1,250
broj ljsaka unutar cik- cak šare	Bizak	♀	prednji	12	53,708	6,301	54,5	41,5	61,5	8,875
			srednji	12	48,583	7,925	48,0	31,0	60,5	9,500
			stražnji	12	34,375	5,082	35,8	24,5	41,5	4,250
		♂	prednji	13	65,519	7,003	66,5	52,5	74,5	6,000
			srednji	13	56,385	7,534	57,0	41,0	69,0	9,000
			stražnji	13	41,538	6,951	41,5	28,5	55,5	7,000
	Lika	♀	prednji	12	61,167	8,830	61,5	45,0	80,0	7,625
			srednji	12	58,458	5,374	59,8	48,5	66,5	5,000
			stražnji	12	44,292	4,076	45,0	37,5	50,5	4,625
		♂	prednji	10	71,875	4,912	72,8	62,5	78,0	7,188
			srednji	10	67,350	3,801	66,0	61,5	73,5	5,000
			stražnji	10	49,900	4,195	49,0	45,5	58,0	6,125
	Vir	♀	prednji	20	55,275	16,378	56,8	0,0	76,5	12,000
			srednji	20	57,225	6,062	56,5	49,0	70,5	9,125
			stražnji	20	42,988	7,883	42,0	32,5	59,0	9,813
		♂	prednji	13	59,481	12,377	62,0	29,0	76,5	8,500
			srednji	13	57,269	8,604	53,0	49,0	72,5	13,000
			stražnji	13	40,115	9,412	35,5	31,5	63,0	12,500
relativni udio	Bizak	♀	prednji	12	0,508	0,074	0,499	0,425	0,700	0,078
			srednji	12	0,454	0,053	0,463	0,333	0,522	0,055

Varijabla	Populacija	Spol	Segment	n	Srednja vrijednost	SD	Medijan	Min	Max	IQR
		♂	stražnji	12	0,404	0,034	0,415	0,331	0,447	0,047
			prednji	13	0,575	0,061	0,601	0,453	0,638	0,074
			srednji	13	0,535	0,054	0,534	0,432	0,617	0,079
		♀	stražnji	13	0,476	0,076	0,456	0,372	0,608	0,083
			prednji	12	0,573	0,090	0,547	0,391	0,702	0,130
			srednji	12	0,513	0,045	0,517	0,418	0,574	0,045
	Lika	♀	stražnji	12	0,487	0,036	0,492	0,404	0,540	0,014
			prednji	10	0,629	0,034	0,617	0,581	0,690	0,042
			srednji	10	0,577	0,036	0,572	0,524	0,629	0,039
		♂	stražnji	10	0,529	0,045	0,521	0,484	0,617	0,060
			prednji	19	0,611	0,094	0,601	0,429	0,805	0,113
			srednji	20	0,574	0,062	0,585	0,462	0,676	0,070
	Vir	♀	stražnji	20	0,534	0,072	0,514	0,411	0,694	0,109
			prednji	13	0,598	0,109	0,614	0,392	0,814	0,076
			srednji	13	0,564	0,055	0,564	0,471	0,662	0,076
		♂	stražnji	13	0,499	0,065	0,480	0,394	0,628	0,082
			srednji	13	0,499	0,065	0,480	0,394	0,628	0,082
broj oscilacija unutar segmenta	Bizak	♀	prednji	12	2,425	0,302	2,4	2,0	3,0	0,375
			srednji	12	2,617	0,282	2,5	2,2	3,2	0,325
			stražnji	12	2,542	0,392	2,6	2,0	3,0	0,550
		♂	prednji	13	2,385	0,385	2,2	2,0	3,0	0,300
			srednji	13	2,546	0,336	2,5	2,0	3,0	0,400
			stražnji	13	2,646	0,384	2,6	2,2	3,5	0,500
	Lika	♀	prednji	12	2,308	0,350	2,2	2,0	3,0	0,525
			srednji	12	2,550	0,250	2,5	2,2	3,0	0,400
			stražnji	12	2,458	0,380	2,5	2,0	3,0	0,650
		♂	prednji	10	2,390	0,288	2,5	2,0	2,8	0,475
			srednji	10	2,720	0,266	2,8	2,2	3,0	0,425
			stražnji	10	2,570	0,347	2,6	2,0	3,0	0,525
	Vir	♀	prednji	19	1,863	0,311	1,9	1,4	2,5	0,450
			srednji	20	2,278	0,305	2,2	1,8	3,0	0,500
			stražnji	20	2,270	0,287	2,2	2,0	3,0	0,500
		♂	prednji	13	1,938	0,236	2,0	1,5	2,2	0,300
			srednji	13	2,254	0,378	2,2	1,4	3,0	0,500
			stražnji	13	2,254	0,296	2,0	2,0	2,8	0,500

Prilog 17. Dekompozicija PERMANOVA analize na kontinuirane, kategoričke i kombinirane stanišno-okolišne varijable. Prikazani su udjeli objašnjene varijance (R^2) i p-vrijednosti za SVL (Box-Cox transformiranu), populaciju, spol i interakciju populacije i spola.

* – statistički značajan rezultat.

Sastavnica	Varijabla	R^2	p-vrijednost	
samo kontinuirane	SVL_boxcox	0,003	0,497	
	Populacija	0,126	0,001	*
	Spol	0,007	0,257	
	Interakcija populacije i spola	0,001	0,950	
samo kategoričke	SVL_boxcox	0,059	0,001	*
	Populacija	0,231	0,001	*
	Spol	0,002	0,772	
	Interakcija populacije i spola	0,012	0,125	
objedinjeno	SVL_boxcox	0,046	0,001	*
	Populacija	0,207	0,001	*
	Spol	0,003	0,584	
	Interakcija populacije i spola	0,010	0,287	

Prilog 18. Pregled lovnog napora te vremena početka i završetka uzorkovanja za svaku populaciju, prikazano po datumima uzorkovanja. Sva vremena su u vremenskoj zoni UTC+2.

Populacija	Godina	Datum	Broj istraživača	Početak hvatanja	Kraj hvatanja	Vrijeme hvatanja	Decimalni sati hvatanja	Ukupni lovni napor
Bizek	2017	20.05.2017.	2	11:33	20:10	8:37	8,62	17,23
		21.05.2017.	2	11:13	13:46	2:33	2,55	5,10
			02.07.2017.	4	7:50	18:21	10:31	10,52
	2018	24.05.2018.	2	9:13	14:06	4:53	4,88	9,77
		25.05.2018.	4	8:53	21:00	12:07	12,12	48,47
		26.05.2018.	3	6:48	13:50	7:02	7,03	21,10
		23.10.2018.	3	9:27	17:09	7:42	7,70	23,10
		24.10.2018.	4	9:53	13:18	3:25	3,42	13,67
		2019	23.05.2019.	3	7:46	20:15	12:29	12,48
	24.05.2019.		3	10:13	19:48	9:35	9,58	28,75
	25.05.2019.		2	9:12	13:40	4:28	4,47	8,93
	08.06.2019.		3	7:41	13:30	5:49	5,82	17,45
	29.06.2019.		2	6:54	9:00	2:06	2,10	4,20
	29.06.2019.		2	19:00	20:00	1:00	1,00	2,00
			30.06.2019.	3	8:55	9:17	0:22	0,37
	2020	18.06.2020.	2	7:42	19:24	11:42	11,70	23,40
		19.06.2020.	2	7:58	13:15	5:17	5,28	10,57
			20.06.2020.	2	7:48	8:54	1:06	1,10
	2021	20.05.2021.	2	10:41	17:51	7:10	7,17	14,33
		21.05.2021.	2	9:16	16:26	7:10	7,17	14,33
		22.05.2021.	5	8:36	20:50	12:14	12,23	61,17
			29.05.2021.	7	7:47	18:59	11:12	11,20
	Ukupno Bizek							
Lika	2017	17.05.2017.	2	19:52	20:37	0:45	0,75	1,50
		18.05.2017.	2	9:04	19:45	10:41	10,68	21,37
		19.05.2017.	2	7:48	16:49	9:01	9,02	18,03
		28.06.2017.	2	20:20	21:00	0:40	0,67	1,33
		29.06.2017.	2	9:06	21:27	12:21	12,35	24,70
		30.06.2017.	2	7:15	11:21	4:06	4,10	8,20
	2018	17.05.2018.	4	19:19	22:06	2:47	2,78	11,13
		13.09.2018.	2	10:06	19:23	9:17	9,28	18,57
		14.09.2018.	2	9:10	19:22	10:12	10,20	20,40
		15.09.2018.	2	9:42	19:32	9:50	9,83	19,67
		16.09.2018.	2	7:58	16:30	8:32	8,53	17,07
	2019	15.06.2019.	2	16:06	19:58	3:52	3,87	7,73
		16.06.2019.	2	7:48	17:32	9:44	9,73	19,47
		17.06.2019.	2	9:40	22:11	12:31	12,52	25,03
		18.06.2019.	2	16:03	18:36	2:33	2,55	5,10
		19.06.2019.	2	8:10	15:48	7:38	7,63	15,27
		20.06.2019.	2	7:32	19:17	11:45	11,75	23,50

Populacija	Godina	Datum	Broj istraživača	Početak hvatanja	Kraj hvatanja	Vrijeme hvatanja	Decimalni sati hvatanja	Ukupni lovni napor
		21.06.2019.	2	6:47	10:02	3:15	3,25	6,50
	2020	23.06.2020.	2	10:23	12:01	1:38	1,63	3,27
		23.06.2020.	2	17:09	19:53	2:44	2,73	5,47
		24.06.2020.	2	8:02	12:32	4:30	4,50	9,00
		25.06.2020.	2	10:41	19:15	8:34	8,57	17,13
		26.06.2020.	2	8:18	17:38	9:20	9,33	18,67
		27.06.2020.	2	8:24	14:11	5:47	5,78	11,57
	2021	15.05.2021.	6	10:19	20:14	9:55	9,92	59,50
		16.05.2021.	6	9:50	11:24	1:34	1,57	9,40
		18.05.2021.	2	9:58	18:15	8:17	8,28	16,57
Ukupno Lika								415,13
Vir	2017	17.05.2017.	2	9:51	15:40	5:49	5,82	11,63
		27.06.2017.	2	10:40	22:05	11:25	11,42	22,83
		28.06.2017.	2	7:29	11:15	3:46	3,77	7,53
	2018	14.05.2018.	3	18:10	19:24	1:14	1,23	3,70
		15.05.2018.	3	7:51	19:26	11:35	11,58	34,75
		16.05.2018.	3	9:01	23:00	13:59	13,98	41,95
		17.05.2018.	4	10:52	13:13	2:21	2,35	9,40
	2019	16.05.2019.	3	13:52	21:38	7:46	7,77	23,30
		17.05.2019.	4	9:02	17:46	8:44	8,73	34,93
		17.05.2019.	4	19:17	20:17	1:00	1,00	4,00
		18.05.2019.	4	8:33	17:10	8:37	8,62	34,47
		19.05.2019.	4	7:15	14:19	7:04	7,07	28,27
		20.05.2019.	3	10:10	20:19	10:09	10,15	30,45
		21.05.2019.	3	10:03	16:46	6:43	6,72	20,15
		22.05.2019.	3	7:22	9:45	2:23	2,38	7,15
		22.05.2019.	3	11:50	13:20	1:30	1,50	4,50
		31.05.2019.	3	13:34	16:15	2:41	2,68	8,05
		31.05.2019.	3	22:30	23:00	0:30	0,50	1,50
		01.06.2019.	3	7:38	9:23	1:45	1,75	5,25
		01.06.2019.	3	14:25	20:22	5:57	5,95	17,85
		02.06.2019.	3	7:27	20:13	12:46	12,77	38,30
		03.06.2019.	3	7:36	20:08	12:32	12,53	37,60
		04.06.2019.	3	7:23	20:41	13:18	13,30	39,90
		05.06.2019.	3	8:16	11:53	3:37	3,62	10,85
	2020	11.06.2020.	3	10:32	19:55	9:23	9,38	28,15
		12.06.2020.	3	7:53	19:53	12:00	12,00	36,00
		13.06.2020.	3	7:24	19:28	12:04	12,07	36,20
		14.06.2020.	3	7:56	11:18	3:22	3,37	10,10
		14.06.2020.	3	16:22	18:47	2:25	2,42	7,25
		15.06.2020.	3	8:07	13:19	5:12	5,20	15,60
		15.06.2020.	3	18:22	19:43	1:21	1,35	4,05
	2021	09.05.2021.	2	11:00	20:30	9:30	9,50	19,00
		10.05.2021.	2	8:24	20:12	11:48	11,80	23,60
		11.05.2021.	2	8:42	15:24	6:42	6,70	13,40

Populacija	Godina	Datum	Broj istraživača	Početak hvatanja	Kraj hvatanja	Vrijeme hvatanja	Decimalni sati hvatanja	Ukupni lovni napor
		12.05.2021.	2	8:29	19:48	11:19	11,32	22,63
Ukupno Vir								694,30

Prilog 19. Detaljni rezultati analize dnevne aktivnosti poskoka (*Vipera ammodytes*) standardizirane prema lovnom naporu. Rekonstrukcijom lovnog napora obuhvaćeni su svi zabilježeni intervali terenskog rada (N = 84), pri čemu je ukupni rekonstruirani lovni napor iznosio 1594,2 čovjek-sata. Svih 202 nalaza poskoka uspješno je pridruženo odgovarajućim vremenskim intervalima. Analiza je primarno provedena s vremenskim intervalima od 60 minuta, a zatim ponovljena s intervalima od 30 minuta radi provjere osjetljivosti rezultata na odabranu vremensku rezoluciju. Glavni rezultati prikazani su u poglavlju **4.6 Dnevna aktivnost**, dok su u ovom prilogu prikazani detaljni rezultati drugog modela, koji je uključivao opću i populacijski specifične glatke funkcije vremena dana. Masno otisnute p-vrijednosti statistički su značajne. Populacijski specifični glatki članovi za **60-minutni interval**: Bizek edf = 1,61, $\chi^2 = 7,53$, **p = 0,005**; Lika edf $\approx 0,00$, $\chi^2 = 0,001$, p = 0,052; Vir edf = 2,67, $\chi^2 = 12,83$, **p < 0,001**; te za **30-minutni interval**: Bizek edf = 1,62, $\chi^2 = 7,17$, **p = 0,006**; Lika edf $\approx 0,00$, $\chi^2 = 0,001$, p = 0,094; Vir edf = 2,63, $\chi^2 = 12,41$, **p = 0,001**.

Interval	Objašnjeno odstupanje (%)	Prilagođeni R ²	Omjer disperzije	Opći učinak vremena dana	Učinak populacije	Učinak spola
60 min	11,40	0,024	1,202	edf = 4,00 $\chi^2 = 14,07$ p = 0,001	$\chi^2 = 21,85$ df = 2 p < 0,001	$\chi^2 = 5,67$ df = 1 p = 0,017
30 min	8,90	0,010	1,212	edf = 3,80 $\chi^2 = 39,17$ p = 0,002	$\chi^2 = 23,86$ df = 2 p < 0,001	$\chi^2 = 5,67$ df = 1 p = 0,017

Prilog 20. Rezultati univarijatnih ANCOVA za učinak populacije, spola, interakcije populacije i SVL-a za sve mjerene temperature. Kratice varijabli odgovaraju onima u **Tablici 1 i 2.**

Temperatura	Varijabla	Stupnjevi slobode	F vrijednost	p-vrijednost
TC	Populacija	2, 133	0,268	0,765
	Spol	1, 133	0,358	0,551
	SVL	1, 133	0,291	0,591
	Interakcija populacije i spola	2, 133	1,884	0,156
TS	Populacija	2, 133	0,557	0,574
	Spol	1, 133	0,069	0,793
	SVL	1, 133	0,098	0,754
	Interakcija populacije i spola	2, 133	1,278	0,282
TA5	Populacija	2, 133	0,896	0,411
	Spol	1, 133	0,301	0,584
	SVL	1, 133	1,382	0,242
	Interakcija populacije i spola	2, 133	1,148	0,320
TA60	Populacija	2, 133	1,156	0,318
	Spol	1, 133	0,682	0,410
	SVL	1, 133	0,860	0,356
	Interakcija populacije i spola	2, 133	2,352	0,099

9 Životopis autora

Mladen Zadravec rođen je 2. lipnja 1989. godine u Zagrebu. Preddiplomski studij biologije završio je 2012., a diplomski studij eksperimentalne biologije, modul zoologija, 2014. godine na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu. Diplomski rad izradio je na temu biologije poskoka (*Vipera ammodytes*) u kamenolomu Bizek. Od 2015. godine profesionalno djeluje u području zaštite prirode, najprije kroz Hrvatsko herpetološko društvo – Hyla i Udrugu Hyla, a zatim u Hrvatskoj agenciji za okoliš i prirodu, Ministarstvu zaštite okoliša i energetike, Ministarstvu gospodarstva i održivog razvoja te Ministarstvu zaštite okoliša i zelene tranzicije. U stručnom radu bavi se ponajprije herpetofaunom, terenskim istraživanjima, praćenjem stanja vrsta i stanišnih tipova, obradom prostornih i bioloških podataka te razvojem i primjenom programa monitoringa. Sudjelovao je u brojnim stručnim i istraživačkim projektima, uključujući inventarizacije i monitoringe herpetofaune, kornjaša, leptira, vretenaca i biljnih vrsta, a više je projekata i vodio. Autor je ili koautor više znanstvenih i stručnih radova, knjiga i poglavlja, kongresnih priopćenja te popularno-znanstvenih tekstova. Održao je brojna predavanja i radionice iz područja herpetologije, zaštite prirode, terenskog rada, GIS-a i upravljanja biološkim podacima. Posebno iskustvo ima u radu sa zmijama, uključujući otrovnice, kao i u edukaciji javnosti o sigurnom postupanju sa zmijama.

Publikacije:

1. Koren T., **Zadravec M.** (2010) First record of *Brenthis ino* (Rottemburg, 1775) (Lepidoptera; Nymphalidae) around Zagreb, Croatia. *Natura Croatica*, Vol. 19, No. 1, p. 239–244.
2. Lauš B., **Zadravec M.** (2011) Observations on copulating pairs of *Zamenis longissimus* (Laurenti, 1768), *Podarcis siculus* (Rafinesque, 1810), *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) and *Podarcis melisellensis* (Braun, 1877) in Croatia. *HYLA – Herpetološki bilten*, Vol. 2011, No. 2, p. 43–46.
3. Štih A., **Zadravec M.**, Hlavati D., Koren T. (2011) First data on dragonfly (Insecta, Odonata) fauna in the Vugrovec area, Zagreb and the first checklist of the dragonflies of Zagreb. *Entomologia Croatica*, Vol. 15, No. 1-4, p. 223–235.
4. **Zadravec M.**, Lauš B. (2011) Melanism variations in *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) and *Zamenis longissimus* (Laurenti, 1768) in Croatia. *HYLA – Herpetološki bilten*, Vol. 2011, No. 2, p. 39–42.
5. Koren T., Hlavati D., Rojko I., **Zadravec M.** (2012) First checklist of Ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) of Croatia along with new faunistical records. *Acta entomologica serbica* Vol. 17, No. 1-2, p. 107–122.

6. Sučić I., Trapp B., **Zadravec M.**, Šukalo G., Jelić D. (2012) Yellow spotted belly in Fire Salamander, *Slamandra salamandra* (Linnaeus, 1758). HYL A – Herpetološki bilten, Vol. 2012, No. 2, p. 47–48.
7. Koren T., **Zadravec M.**, Štih A., Hlavati D. (2013) Butterfly fauna (Hesperoidea & Papilionoidea) of a rural part of Zagreb City, Croatia. *Natura Croatica*, Vol. 22, No. 2, p. 253–264.
8. **Zadravec M.**, Borovečki-Voska Lj., Šincek D. (2013) Ponovni nalaz vrste *Orchis simia* Lam. i hibridne svojte *Orchys* x *hybrida* Boenn. ex. Rchb. (Orchidaceae) na Medvednici. *Glasnik Hrvatskog botaničkog društva*, Vol. 1, No. 2, p. 17–18.
9. Zadravec V., **Zadravec M.**, Zadravec M. (2014) Orchids of Vejalnica and Krč (Medvednica). *Glasnik Hrvatskog botaničkog društva* Vol. 2, 4–12.
10. Štih A., Koren, T., **Zadravec, M.** (2015) The Balkan Terrapin - secretive resident of southern Croatia. *Croatian Herpetological Society – Hyla*. Kopko d.o.o., Zagreb.
11. Zadravec, V., **Zadravec, M.**, Zadravec, M. (2015) New finds of *Orchis simia* Lam. and *Orchis* x *beyrichii* A.Kern. (Orchidaceae) at eastern Medvednica (near Zagreb, Croatia). *Glasnik Hrvatskog botaničkog društva* 3, 29–33.
12. **Zadravec, M.**, Koren, T. (2016) Pregled faune zlatice (Coleoptera: Chrysomelidae) otoka Šolte. *Baščina* 25, 27–32.
13. Koren, T., **Zadravec, M.** (2016) New or interesting records of seven moth species (Noctuidae & Geometridae) for the fauna of Bosnia and Herzegovina. *Acta Entomologica Slovenica* 24, 201–208.
14. **Zadravec, M.**, Koren, T. (2016) First record of *Cortodera flavimana* (Waltl, 1838) (Coleoptera: Cerambycidae) in Croatia. *Natura Croatica* 25, 315–320.
15. **Zadravec, M.**, Koren, T. (2017) Further evidence of nocturnal activity of *Vipera ammodytes* (Linnaeus, 1758). *Herpetozoa* 30, 107–108.
16. Koren, T., **Zadravec, M.**, Lauš, B., 2017. On the discovery of *Arytrura musculus* (Menetries, 1859) (Lepidoptera: Erebiidae) in Croatia. *Periodicum biologorum* 119, 295–298. <https://doi.org/10.18054/pb.v119i4.4740>
17. **Zadravec, M.**, Golub, A., 2018. Longer than the longest – two record-breaking specimens of *Anguis fragilis* from north-western Croatia. *Zeitschrift für Feldherpetologie* 25, 105–107.
18. Koren, T., **Zadravec, M.**, 2018. Three grass moths (Lepidoptera: Crambidae) new to the fauna of Croatia. *Natura Croatica : Periodicum Musei Historiae Naturalis Croatici* 27, 239–242. <https://doi.org/10.20302/NC.2018.27.14>
19. Koren, T., Štih, A., Burić, I., Koller, K., Lauš, B., **Zadravec, M.**, 2018. The current distribution of pond slider *Trachemys scripta* (Reptilia: Emydidae) in Croatia. *Natura Sloveniae* 20, 33–44.
20. Koren, T., **Zadravec, M.**, Štih, A., Burić, I., Lauš, B., 2018. The rediscovered Lepidoptera collection of Vanda Kochansky-Devidé. *Acta Entomologica Slovenica* 26, 63–74.
21. Cesarec, R., **Zadravec, M.**, 2018. First record of the erythronotus color morph in *Lacerta agilis bosnica* SCHREIBER, 1912, from Croatia. *Herpetozoa* 31, 101–102.
22. **Zadravec, M.**, Koren, T., Lauš, B., Burić, I., Horvatić, B., 2019. Preliminary data on the beetle (Coleoptera) fauna of Turopoljski Lug forest. *Šumarski list* 143, 145–154. <https://doi.org/10.31298/sl.143.3-4.4>

23. Zadravec, V., **Zadravec, Mladen**, Jugovic, J., Zadravec, Mario, 2019. *Anemone sylvestris* (Ranunculaceae) in eastern Prigorje (Zagreb, Croatia). Glasnik Hrvatskog botaničkog društva 7, 1–14.
24. **Zadravec, M.**, 2019. A viper in the city – a record of *Vipera berus bosniensis* (Boettger, 1889) in Zagreb (Serpentes: Viperidae). Natura Croatica : Periodicum Musei Historiae Naturalis Croatici 28, 167–171. <https://doi.org/10.20302/NC.2019.28.15>
25. **Zadravec, M.**, Horvatić, B., Prpić, P., 2019. The Balkans invaded – first record of *Ophraella communa* LeSage, 1986 (Coleoptera: Chrysomelidae) in Croatia. BioInvasions Records 8, 521–529.
26. Lauš, B., **Zadravec, M.**, Horvatić, B., Bračić, M., Koren, T., 2020. *Capnodis porosa* (Klug, 1829) (Coleoptera: Buprestidae) – new species for the beetle fauna of Croatia. Natura Sloveniae 22, 79–81.
27. **Zadravec, M.**, Šarić, T., 2022. Two new findings of dicephalic snakes from Croatia. Natura Sloveniae 24, 59–60.
28. Horvatić, B., Koren, T., **Zadravec, M.**, Durbešić, P., Brigić, A., 2023. Catalogue of the entomological collection of the Division of Zoology of the Faculty of Science in Zagreb, collection of family Coccinellidae (Insecta: Coleoptera). Natura Croatica : Periodicum Musei Historiae Naturalis Croatici 32, 199–211. <https://doi.org/10.20302/NC.2023.32.14>
29. **Zadravec, M.**, 2023. Kratki pregled kornjaša Šolte, in: Sule, D. (Ed.), Gljive, lišajevi, flora i fauna otoka Šolte. Kulturno-informativni centar otoka Šolte, Grohote, pp. 301–324.
30. Gomboc, S., Volkovitsh, M.G., **Zadravec, M.**, Sule, D., Kirichenko, N., 2025. Contribution to the buprestid fauna of Šolta island (Croatia, Dalmatia): new records and additional data on known species. Baščina 34, 291–306.
31. **Zadravec, Mladen**, Cesarec, R., Smutni, B., Zadravec, Mario, Gojak, T., Glogoški, M., Lisičić, D., 2026. Predictors of Body Temperature in Nose-Horned Viper (*Vipera ammodytes*) Across Different Populations. Animals 16. <https://doi.org/10.3390/ani16081239>