

ЗБОРНИК СА НАУЧНОГ СКУПА ПОВОДОМ
ПЕДЕСЕТ ГОДИНА ОД СМРТИ
АКАДЕМИКА МИЛУТИНА РАДОВАНОВИЋА

SERBIAN ACADEMY OF SCIENCES AND ARTS

SCIENTIFIC MEETINGS

Book CLXXIX

DEPARTMENT OF CHEMICAL AND BIOLOGICAL SCIENCES

Book 15

PROCEEDINGS OF THE SCIENTIFIC
CONFERENCE HELD ON THE OCCASION
OF MARKING THE 50th ANNIVERSARY
SINCE THE DEATH OF ACADEMICIAN
MILUTIN RADOVANOVIĆ

Accepted at the VIII meeting of the Department of Chemical and Biological
Sciences on December 21, 2018

Editor

Academicians

Radmila Petanović

Dragoslav Marinković

BELGRADE 2019

СРПСКА АКАДЕМИЈА НАУКА И УМЕТНОСИ

НАУЧНИ СКУПОВИ

Књига CLXXIX

ОДЕЉЕЊЕ ХЕМИЈСКИХ И БИОЛОШКИХ НАУКА

Књига 15

ЗБОРНИК СА НАУЧНОГ
СКУПА ПОВОДОМ ПЕДЕСЕТ
ГОДИНА ОД СМРТИ
АКАДЕМИКА МИЛУТИНА
РАДОВАНОВИЋА

Примљено на VIII скупу Одељења хемијских и биолошких наука
од 21. децембра 2018. године

Уредници
академици

РАДМИЛА ПЕТАНОВИЋ
ДРАГОСЛАВ МАРИНКОВИЋ

БЕОГРАД 2019

Издаје
Српска академија наука и уметности
Београд, Кнеза Михаила 35

Лектор и коректор
Тања Рончевић

Превод резимеа
Аутори

Технички уредник
Никола Стевановић

Тираж 400 примерака

Штампа
ЈП Службени гласник

ОРГАНИЗАЦИОНИ ОДБОР

Академик Радмила Петановић, председник

Академик Драгослав Маринковић

Проф. др Жељко Томановић

Проф. др Ана Ивановић

Др Георг Џукић

Вера Батина, секретар

БИОЛОГИЈА ОСТРВСКИХ ПОПУЛАЦИЈА ЛАЦЕРТИДНИХ ГУШТЕРА

АЛЕКСАНДАР УРОШЕВИЋ*

С а ж е т а к. – Острвска станишта дуго су била препозната као места на којима је могуће посматрати процесе специјације под утицајем специфичних животних услова и природне изолације. Велики део истраживања Милутина Радовановића био је везан управо за острвске популације двеју морфолошки и еколошки јако сличних врста, крашког гуштера и италијанског зидног гуштера. Током свог дугогодишњег рада, Милутин Радовановић је систематизовао дотадашња сазнања о овим животињама, разрешио таксономски статус појединих форми и на основу морфолошких карактера описао већи број подврста. Интензивно се бавио феноменима морфолошке варијабилности, острвског меланизма, затим патуљастих и гигантских острвских форми, преласка на хербиворну исхрану, компетитивног искључивања и пасивног антропогеног насељавања гуштера на острвима. На основу својих резултата износио је претпоставке о начину и правцима насељавања источне обале Јадрана овим двама врстама гуштера као и о рапидној еволуцији која се одиграла на геолошки релативно младим јадранским острвима. Иако новије молекуларне студије преиспитују валидност многих подврста на основу релативно мале генетичке дистанце, једна од најзначајнијих Радовановићевих претпоставки – она о јако брзој морфолошкој еволуцији острвских форми, у потпуности је потврђена каснијим експерименталним студијама.

Кључне речи: Милутин Радовановић, острва, гуштери, варијабилност, еволуција

УВОД

„Посматрано из даљине, ово острво улива осећај нечега тајанственог и мистичног. Оно подсећа на описе из Дантеовог *Пакла*. Да је Хомер у своје време посетио ово тајанствено острвце, он би га несумњиво опевао у својој *Одисеји*. Као оронеле зидине неког чаробног вилинског града штрче кршевите суре стене на плавој пучини, запљускиване са свих страна морским таласима“. [1]

До краја прве половине XX века, фауна бивше Југославије била је слабо позната. У фаунистичком смислу, то је био један од најслабије проучених крајева Европе, а највећи број исцрпнијих и обимнијих студија био је резултат рада страних научника. Током свог радног века, Милутин Радовановић

* Институт за биолошка истраживања „Синиша Станковић“ Универзитета у Београду,
e-mail: aurosevic@ibiss.bg.ac.rs

најинтензивније је радио на непосредном проучавању фауне водоземаца и гмизаваца бивше Југославије, за коју је истицао да је „у зоогеографском смислу богата и привлачна као ниједан други крај Европе и ретко који предео света“.¹ При том је нарочиту пажњу поклањао специфичним стаништима са јединственим склопом животних услова – пећинама, високопланинским глечерским језерима и малим, изолованим острвима у Јадранском мору (слика 1). Та станишта препознао је као највреднија пажње јер их по правилу насељавају оригинални, ендемични животни облици. Такође обраћао је пуно пажње на значај морфолошке варијабилности у контексту прилагођавања на одређене, врло специфичне, срединске услове и начин живота. Напомињао је како врсте гуштера које су морфолошки изузетно сличне могу насељавати географски јако удаљена станишта и показивати читав низ разлика у начину живота, избору станишта, типу репродукције, исхране, избегавању предатора и сл.

„У сваком случају, ова ситна острвца претстављају природне огледне станице на којима се може пратити формирање нових животињских облика под утицајем специјалних животних услова и природне изолације“ [1]

Острвска станишта представљају природне лабораторије у којима је могуће посматрати еволуцију *in vivo*. Услед изолације постају упадљиви ефекти инбридинга и генетичког дрефта. Специфичност и стохастички карактер срединских услова у малим, изолованим стаништима могу довести до појаве јединствених адаптација током релативно кратких периода. Посматрано у том контексту, источна обала Јадранског мора показала се као изузетно важна за студије еволуционе биологије гуштера – дуж ње је раштркано преко 1000 острва, острваца и шкоља различите величине и сложености станишта – од малих хриди која једва извирују из мора до огромних острва попут Цреса, Крка и Хвара која заузимају површине од више стотина квадратних километара. Сматра се да су та острва релативно млада и да су изолована од суседног копна нешто мање од 18 000 година. Поменута острва уз суседно копно пружају станиште бројним популацијама лацертидних гуштера, од којих су за ову студију најзначајније врсте крашки гуштер и италијански зидни гуштер. Популације ових гуштера привлачиле су пажњу еволуционих биолога – укључујући и Милутина Радовановића, услед два уочљива феномена.

„Пре свега, на малим острвима јавља се феномен компетитивног искључивања те је у одговарајућем станишту присутна само једна од наведених врста док се на већим острвима могу наћи и обе, али симпатрија се јавља само маргинално. Други феномен је огромна морфолошка диференцијација карактеристична за обе врсте“ [2]

Различите популације крашког и италијанског зидног гуштера показују огромне разлике у величини, боји и шари на основу чега је описано 20 подврста крашког и преко 50 подврста италијанског зидног гуштера, од којих је неке подврсте описао управо Радовановић.



Слика 1. Горе: поглед на острва (с лева на десно): Брусник, Светац, Јабука са острва Бишево (Фото: Жига). Преузето са <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bisevo-Andrija-Brusnik-Jabuka.jpg> / 27. 07. 2018. Доле: Острво Јабука. (Фото: Филип Бундало, 21. 06. 2008). Оригинални опис: „Zaradna strana otoka Jabuke Uslikano tokom ekspedicije „Jabuka 2008“ Udruge pustolova i sportaša iz Velike Gorice“. Преузето са: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Otok_Jabuka_2008.jpeg / 27. 07. 2018.

ЈАДРАНСКИ ГУШТЕРИ И РАДОВАНОВИЋЕВА ИСТРАЖИВАЊА

Крашки гуштер (*Podarcis melisellensis* Braun, 1877) је балкански ендемит. Насељава узак приморски појас уз источну обалу Јадрана, од Монфалконеа у Италији па до северне Албаније. Јужно од Дрима смењује га степски гуштер (*Podarcis tauricus* Pallas, 1814). За време Милутина Радовановића највећи део познатог ареала ове врсте припадао је бившој Југославији, са малим деловима ареала који су припадали Италији и Албанији. „Како се ради о једној од најбројнијих врста херпетофауне на подручју Хрватске обале и њених острва, разумевање биогеографије ове врсте може се сматрати парадигмом разумевања биогеографије источног Јадрана“ [3]

Крашки гуштер насељава станишта од нивоа мора до 1400 м надморске висине. Иако се по правилу налази у кршевитим и каменитим областима, бира станишта на којима има макар мало вегетације у виду траве или жбуња. Живи претежно на тлу, иако се пење на гомиле камења или зидове чини то ређе и мање вешто од зидног гуштера који га смењује на влажнијим, сеновитијим стаништима.

Дужина трупа од врха њушке до отвора клоаке је око 6,5 цм али је чешће још мања. Реп је отприлике двоструко дужи од тела. Глава је кратка и висока. Код типичне форме овог гуштера, боја тела је углавном постојана, са смеђим боковима, зеленим леђима и многобројним црним тачкама и мрљама. Вертебрална пруга је често присутна, најизраженија на задњем делу леђа и сужава се ка напред. Присутне су и светле дорзолатералне линије. Трбух је бео, жут, наранџаст или црвен, обично без маркација (слика 2).

Интраспецијска варијабилност крашког гуштера у величини, боји и фолидози је изузетно велика, у толикој мери да су јако дуго постојала супротстављена мишљења међу херпетолозима о специјској припадности појединих острвских форми. [4] Могу се јавити животиње без икаквих маркација, а често је забележен хипермеланизам као и појаве острвског гигантизма или патуљастих форми. Велики допринос Милутина Радовановића познавању биологије ових гуштера огледа се управо у томе што је систематизовао резултате дотадашњих исцрпних студија и поткрепио их резултатима сопствених теренских истраживања. Одређеном броју форми Радовановић је поклонил посебну пажњу, а значајан број је описао као нове подврсте.

„Између популација које се налазе на међусобно удаљеним мањим острвима запажа се знатна сличност у спољном изгледу, док се међу њима налазе популације сасвим другачијег изгледа. Ове појаве представљају изразит пример конвергенције“ [5]

Варијабилност у величини, боји и шари може се испољити у умереном облику, као код острвске форме *Podarcis melisellensis lissana* (Werner, 1891) са острва Виса и Ластова, јако сличне континенталној форми. Припадници ове подврсте специфични су јер могу бити једнобојни, мрки или зелени или



Слика 2. Крашки гуштер (*Podarcis melisellensis fiumana*), типична форма. Горе: мужјак и женка типичне форме и светлог грла, доле лево: мужјак са жутим грлом и трбухом, доле десно: мужјак са наранџастим грлом и трбухом (Фото: Александар Урошевић)

посути црним мрљама и тачкама. С друге стране, варијабилност у боји се најекстремније испољава у виду острвског меланизма, а варијација у величини кроз присуство гигантских и пагуљастих форми.

Острвски меланизам испољава се у одређеном дијапазону, од уједначено сивомрких животиња, жуто-сивог стомака попут *Podarcis melisellensis kammereri* (Werner, 1891) са Малог Барјака за које се може рећи да су у почетном стадијуму меланизма, до *Podarcis melisellensis pomoënsis* (Braun, 1877) са острва Јабука и *Podarcis melisellensis galvagnii* (Braun, 1877) са Камика који су потпуно црни. Најтипичнија форма ових гуштера је номинотипски *Podarcis melisellensis melisellensis* (Braun, 1877) са острва Брусника (италијански Melisello) код Свеца (Св. Андрија) (слика 3). На црној основи могу се приметити пруге и шаре а вентролатерално се јављају плаве пруге. Код подврсте *Podarcis melisellensis argus* (Schreiber, 1912) са Свеца, која је уједначено шкриљасто црне боје, код мужјака се током сезоне парења јавља црвенкаст прелив а у популацији су уочене и немеланичне (нормалне) јединке. Код јувенилних јединки са Јабукe,



Слика 3. Меланична форма крашког гуштера (*Podarcis melisellensis melisellensis*) са острва Брусник (Фото: Simon Baeckens, фотографија коришћена уз писмену сагласност аутора) Преузето са: <http://www.lacerta.de/AS/Bildarchiv.php?Genus=19&Species=83&Subspecies=154&Kind=1&RegioId=272&Regio=Croatia%20/%20Brusnik%20island/> 26. 07. 2018.

Брусника и Камика примећено је присуство светлих дорзолатералних пруга које касније ишчезну. Присуство ових пруга било је једна од значајних карактеристика која је потврдила да ови гуштери заиста припадају врсти *Podarcis melisellensis* а не *Podarcis siculus*.

Радовановић је претпостављао да узроке меланизма треба тражити у јакој инсолацији и недовољној влажности на овим острвима. Ипак, појава меланизма је свакако комплексна и тешко ју је објаснити само срединским условима – нека острва попут Малог Барјака су састављена од кречњака док су друга, попут Јабукe, вулканског порекла. Меланични гуштери са Свеца насељавају острво које је обрасло густом вегетацијом и има богату фауну, док друге меланичне подврсте насељавају претежно гола, неприступачна острва. Једна од претпоставки била је и да се меланизам јавља услед исхране – на острвима Јабукa, Брусник и Камик као и Светац били су веома бројни црни тврдокрилци а на основу испитивања садржаја желуца утврђено је да се исхрана гуштера на овим острвима и шкољима готово искључиво базира на тим тврдокрилцима. Закључио је како је ова специфична исхрана у највећој мери одговорна за меланизам острвских гуштера, јер ни један од других срединских фактора (топлота, светлост, влажност, боја подлоге, геолошки састав тла) није могао у потпуности да објасни појаву меланизма. Такође, гуштери који живе на острвима на којима се хране разноврснијим инсектима и бескичмењацима по правилу се одликују живљим, светлијим и разноврснијим бојама.

Што се тиче варијације у величини, Радовановић је запазио да су гуштери који живе на ситнијим, голим и кршевитим шкољима, на којима су услови тешки а

храна оскудна (Јабука, Камик, Брусник, Бијелац, Женка, Мала Палагружа, Мали и Велики Рутењак, Свети Андрија код Дубровника, итд.), пропорционално крупнији и снажнији од гуштера који насељавају већа острва са доста вегетације и јако повољним условима (Чиово, Вис, Бишево). Можда најбољи пример патуљасте острвске форме је *Podarcis melisellensis traguriana* (Radovanović, 1959), првобитно описана као *P. m. gracilis* 1951. која насељава искључиво острво Чиово. Ова популација је у толикој мери специфична да ју је Радовановић описао као засебну подврсту. За њу је карактеристично да представља најмање гуштере јадранских острва а и бивше Југославије и Европе уопште, са дужином тела од 140–160 мм, при чему су женке мањег раста и ситније грађе од мужјака. Боја тела је постојана и најчешће тамномрка тамномрка одозго, средином зелена или зеленкаста, а вентрално је наранџасто-црвена код мужјака и сива код женки. Чиово је релативно велико острво чија геолошка старост није велика, тј. у релативно блиској прошлости се одвојило од оближњег копна, од кога се по изгледу и саставу тла не разликује нимало. Ово острво је брежуљкасто и каменито, прекривено бујном вегетацијом, а има људских настамби и агрикултурних површина. Фауна инсеката и других ситних животиња је богата тако да су услови за живот гуштера врло повољни. Јако ситан раст и малу бројност ових животиња Радовановић је објашњавао и великим присуством предатора, пре свега змија (*Hierophis gemonensis* Laurenti, 1768). Обилнија храна и присуство предатора који регулишу бројност гуштера онемогућују да дође до хиперпродукције и конкуренције за храну између јединки исте врсте. У таквим условима, селекција може да фаворизује и ситније, агилније животиње које се лакше скривају од предатора. Насупрот великим острвима, на малим кршевитиом острвима гуштери могу бити јако бројни услед недостатка предатора. Такође, постоји обрнута пропорција између величине острва и величине гуштера који га насељавају, при чему се најкрупније и најснажније форме налазе на острвима на којима су услови живота тешки и храна јако оскудна. Ову појаву Радовановић је објашњавао дејством природне селекције која је нарочито оштра на ситним острвима са недовољно ресурса. Услед велике густине популације и оскудне хране, крупније и снажније индивидуе потискују слабије, одржавају се у животу и остављају потомство. У оваквим специфичним, негостољубивим стаништима обично је присутан мали број животињских врста, али су њихове популације необично густе. Подврста *Podarcis melisellensis gigas* (Wettstein, 1926) са острвца Женка описана је на основу већег раста и тамније боје тела. Иако су просечно већег раста од гуштера са околних острва, најкрупнији примерци ове подврсте достижу до 65 мм од врха њушке до отвора клоаке. „Истинске џинове за своју врсту представљају гуштери са Светог Андрије код Дубровника, *Podarcis melisellensis gigantea* (Radovanović, 1956), чија дужина од врха њушке до клоаке може достићи 74 мм а укупна дужина 219 мм“ [6] *Podarcis melisellensis galvagnii* (Braun, 1877) са Камика и *Podarcis melisellensis pomoënsis* (Braun, 1877) са јабуке такође могу достићи импозантне димензије, до 73 мм од врха њушке до отвора клоаке, а *Podarcis melisellensis melisellensis* (Braun, 1877) не заостаје много, са 70 мм дужине трупа.

Још једну интересантну појаву Радовановић је забележио на шкољу Бијелцу између Сушца и Ластова. Гуштери са тог острва су изузетно крупни и снажне грађе, а услед изражено неповољних услова за живот на том стрмом и стеновитом шкољу ови гуштери су се преорјентисали на хербиворну исхрану, тј. хране се претежно семењем неких травнатих биљака сличних зоби.

Италијански зидни гуштер (*Podarcis siculus* Rafinesque–Schmaltz, 1810) насељава широк простор на подручју централног Средоземља.

„Раширен је и многобројан у Италији, на великим острвима Сицилији, Сардинији и Корзици, дуж северног дела источне обале Јадранског мора као и на многим јадранским острвима. Поред тога, ова јако прилагодљива и компетитивна врста успешно је интродукована на друга места широм Медитерана (Португал, Шпанија, Француска, Црна Гора, Мароко, Либија, Тунис и Турска) као и у Сједињене Америчке Државе. Апенинско полуострво се сматра местом порекла и центром ширења ове врсте“ [7]

Ова енергична, опортунистичка врста прилагодљива је на веома широк спектар станишта. Обично се може наћи на ливадама, око ивица путева и шума на релативно малим надморским висинама. Такође се налази на отвореним пољима, напуштеној земљи, пешчаним динама, виноградима и др. Изузетно се може наћи и до 2000 м надморске висине али најешће је испод 1000 м. Подноси људско присуство боље од већине других малих лацертидних гуштера и често се налази у парковима или баштама. Вештији је пењач од крашког гуштера али се ипак највише држи тла. Изузетан је тркач и преваљује велике раздаљине до заклона када је узнемирен. У недостатку врста гуштера специјализованих на вертикална станишта населиће и литице са ретком вегетацијом или рушевине.

Овај гуштер је дуг до 9 цм од врха њушке до клоаке, али је обично мањи. Глава је висока и издужена, тело робусно. Боја тела је јако варијабилна, код типичне форме горња страна тела је жућкаста, светло смеђа или сиво зелена, са централном уздужном пругом која се састоји од наизменичних светлијих и тамнијих мрља. Код неких јединки јављају се и дорзолатералне светле пруге. Вентрална страна је униформно бела, понекад са жућкастим, зеленкастим или црвенкастим тоном, без икаквих тачака или мрља (слика 4).

Спољашња морфологија ове врсте је екстремно варијабилна, и унутар и између популација. Описане су најмање 52 подврсте, од којих је бар 24 на подручју Хрватске, и највећи број су локални ендемити везани за мања острва. „Може се јавити дорзално мрежаста или тачкаста шара, као и униформно обојене животиње“ [8] Као што је раније наведено, специјска припадност појединих острвских форми, укључујући и знамените црне гуштере са Јабукe, Брусника и Камика, била је предмет спорења између херпетолога, те су их неки аутори придодавали овој врсти. [4]

Копнени део ареала у Истри и Далмацији до Сплита са већином оближњих острва као и Италију до Рима, Апулију, острва Елбу и Корзику насељава подврста *Podarcis siculus campestris* (Betta, 1857) која морфолошки



Слика 4. Горе: Италијански зидни гуштер (*Podarcis siculus campestris*) из копненог дела ареала, лево - типична форма, десно - са атипичном наранџастом бојом трбуха. Доле: Италијански зидни гуштер из Котора, (*Podarcis siculus cattaroi*) лево - женка, десно - мужјак. Пример антропогене популације настале вишеструком интродукцијом и хибридизацијом (Фото: Александар Урошевић)

највише подсећа на типичну форму. Одликује се зеленом или зеленкастом основном бојом са три тамне траке дуж леђа које су обично разбијене у низове мрља а вентрална страна је обично униформно бела. *Podarcis siculus ragusae* (Wettstein, 1931) је изолована форма из Дубровника која морфолошки највише подсећа на номинотипску подврсту. Неке карактеристичније острвске форме су меланична *Podarcis siculus kolombatovići* (Karaman, 1928) која насељава острвца Велика и Мала Клада код Трогира, затим *Podarcis siculus adriatica* (Werner, 1902) која насељава Малу Палагружу и одликује се сиво зеленом или плаво сивом основном бојом са нејасно израженим пругама и мрљама и црним тачкама са вентралне стране. *Podarcis siculus pelagosae* (Bedriaga, 1886) са Велике Палагруже је упадљиво светле боје са зеленкасто жутом или светло зеленом основном и крупним црним мрљама или пругама. Вентрална страна је униформно бела, понегде са црвенкастим тоном. *Podarcis siculus cazzae*

(Schreiber, 1912) се од типичне форме разликује по основној боји тела која је тамномрка, понекад маслинаста или сива а вентрална страна светломрка или оловносива а насељава шкоље Сушац (Италијански Cazza).

Оно што би везано за обе врсте требало споменути као јако карактеристичан феномен је компетитивно искључивање између крашког и италијанског зидног гуштера. Иако на копну и већим острвима обе врсте могу живети у симпатрији али готово никада у синтопији, на мањим острвима присутна је обично искључиво једна форма, при чему је образац дистрибуције изузетно компликован.

„У погледу зоогеографских односа међу двама врстама гуштера, *Podarcis melisellensis* и *P. siculus* не може се утврдити никаква правилност. Ни у једној групи острва није могуће повући неку јасну границу њихова пространства до које допире једна од ових двеју врста, а од које се наставља ареал пространства друге. Ни дубинске линије или изобате не пружају никакво објашњење у том погледу.“ [5]

Једино је на острвима јужно од Сплита као и на копну између Сплита и Дубровника присутан једино крашки гуштер, а изузетак су нека удаљенија острва – Сушац, Копиште, Подкопиште, Бијелац, Велика и Мала Палагружа, Пијаноза и Тремита, за која се претпоставља да су насељена из правца полуострва Гаргано у време кад су та острва била спојена са копном. За нека друга острва, као на подручју Олиба, изнета је претпоставка о пасивном антропогеном преношењу италијанског зидног гуштера на станишта аутохтоно насељена крашким гуштером. Саобраћај рибарских чамаца између тих острва је веома жив, а италијански зидни гуштер се обично може видети непосредно поред обале мора. Гуштери врло вероватно прелазе на оближње пловне објекте на којима има доста инсеката привучених остацима рибе или воћа и тако бивају расејавани са острва на острво. На малим острвима италијански зидни гуштер по правилу потискује ситнијег и мање агресивног крашког гуштера.

Интересантно је да је и копнени део ареала између Сплита и Дубровника, као и Дубровника и Котора, дисконтинуиран – ту се италијански зидни гуштер среће само око великих морских пристаништа, где је могао бити пренет и пасивно, док се у северни део свог ареала у Далмацији највероватније проширио директно из Италије, а то продирање је започело пре више хиљада година, док су многа острва још била спојена са копном. На удаљенија острва највероватније се проширио касније, антропогеним путем. У знатном делу свог ареала, *P. siculus* се највише задржава око људских насеља и постаје ређи и опрезнији како се од насеља удаљава.

Што се тиче синтопије са другим врстама, италијански зидни гуштер поред крашког гуштера из својих станишта потискује и оштроглавог гуштера (*Dalmatolacerta oxycephala* Schlegel, 1839) јер се ни са њим практично никада не налази у синтопији. С друге стране, *P. melisellensis* на неким острвима дели станиште са оштроглавим гуштером. Међусобно се ове две врсте јако добро подносе и међусобно се не нападају.

Коначно, једна од најзначајнијих Радовановићевих претпоставки је била да се на геолошки младим, релативно изолованим острвима одвија процес специјације и да услед изолације и специфичних животних услова промене морфологије гуштера могу наступити релативно брзо. Студијама истраживача који су на Радовановићевим темељима наставили рад на острвским популацијама гуштера користећи молекуларне и експерименталне методе ова претпоставка је у потпуности потврђена.

ИСТРАЖИВАЊА НАКОН РАДОВАНОВИЋА И ЗАКЉУЧЦИ

Радовановићев обиман рад на гуштерима јадранских острва и његови иницијални закључци послужили су као основа за многе касније студије. Још за радног века, велико признање Радовановићевом раду одао је и Ернст Мајр (Ernst Mayr), отац модерне синтезе, који је управо две врсте јадранских гуштера узео у обзир као један од примера брзе специјације и компетитивног искључивања. [9]

Резултати електрофоретских студија показали су да су популације у оквиру крашког и италијанског зидног гуштера генетички сличне, да је било случајева хибридизације и интрогресије у барем једној популацији а да је генетичка варијабилност већа на копну/великим острвима него на малим и изолованим острвима, као да је на мањим острвима, како изолованим тако и ивичним (у близини копна/већих острва) приметан ефекат генетичког дрифта. [2] Каснија молекуларна и филогеографска студија крашког гуштера показала је да постоје три главне кладе: „fiutana“ (копно са околним острвима), која се може поделити на две подгрупе северно и јужно од Неретве, затим „lastovo“ (Ластовски архипелаг) и „melisellensis“ (Архипелаг Виса,) што је било „контрадикторно са ранијом таксономском диференцијацијом на велики број подврста“. [3] На основу резултата молекуларних студија, предложена је таксономска ревизија и синонимизација постојећих подврста са три главне групе. Међутим, у номенклатури се још увек сматрају валидним 20 подврста описаних на основу морфологије. [10] Што се тиче италијанског зидног гуштера, филогеографска студија показала је постојање шест главних еволуционих линија, три које обухватају номинотипску подврсту са сродним популацијама а три које обухватају *Podarcis siculus campestris* заједно са свим подврстама са острва у северном и источном Јадрану. „Данашња дистрибуција италијанског зидног гуштера по свему судећи је последица повлачења у рефугијуме током последње глацијације и касније реколонијације а вишеструке антропогене интродукције су такође играле улогу у ширењу ове врсте“. [7] Популација у Дубровнику је дефинитивно интродукована из Италије и најсроднија је номинотипској подврсти. Најинтересантнији је случај популације у Котору (*P. siculus cattaroi* Tadei, 1950) која је формирана услед две независне интродукције, једне из Дубровника а друге са неких од јадранских острва, и касније хибридизације.

Студија која у потпуности потврђује Радовановићеву претпоставку о рапидној еволуцији острвских форми састојала се у експерименталном пресељавању неколико јединки италијанског зидног гуштера са острва Под Копиште на Под Мрчару (оба припадају Ластовском архипелагу). Након 36 година, италијански зидни гуштер је у потпуности потиснуо иницијално присутну популацију крашког гуштера. С друге стране, успостављена популација италијанског зидног гуштера показала је драстичне промене у морфологији и начину исхране у односу на изворну популацију из које су јединке узете. „Дошло је до рапидне еволуције у морфологији главе, јачини загрижаја и грађи дигестивног тракта“. [11] Те промене биле су пре свега условљене преласком на хербиворију услед јако сиромашног екосистема на острву и недостатка инсеката. Најдрастичнија промена која се јавила била је адаптација – појава цекалног вентила, који није био присутан код изворне популације.

„Острва представљају врло погодна станишта за проучавање специјације или настанка нових промена и разлика међу популацијама једне исте животињске врсте под утицајем изолације, која сачињава један од главних фактора у процесу еволуције и постанка нових облика“. [5] Велики значај и научни допринос Радовановићевих студија на острвским популацијама гуштера највише је у томе што су послужиле као темељ каснијим истраживањима која су, користећи модерне методе недоступне у Радовановићево време, у великој мери потврдила његове претпоставке а у највећој мери ону о рапидном процесу еволуције у острвским стаништима.

РЕФЕРЕНЦЕ

- [1] Милутин Радовановић, *Водоземци и њихови земљишни облици наше земље*, Београд, Научна књига, 1951.
- [2] George C. Gorman, Michael Soule, Suh Yung Yang, EviatarNevo, *Evolutionary genetics of insular Adriatic lizards*. Evolution, 1975, XXIX, pp. 52–71.
- [3] Martina Podnar, Werner Mayer, Nikola Tvrtković, *Mitochondrial phylogeography of the Dalmatian wall lizard, Podarcis melisellensis (Lacertidae)*, Organisms, Diversity & Evolution, 2004, IV, pp. 307–317.
- [4] Milutin Radovanović, *Zur Kenntnis der Herpetofauna des Balkans*. Zoologischer Anzeiger, 1941, CXXXVI, pp. 145–159.
- [5] Милутин Радовановић, *Херпетолошка проучавања на Олибу и околним острвима*, Загреб, природна истраживања ЈАЗУ, 1970, XXXVIII, стр. 59–74.
- [6] Milutin Radovanović, *Rassenbildung bei den Eidechsen auf Adriatischen Inseln*, Wien, Österreichische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, 1956, CX, pp. 1–82.
- [7] Martina Podnar, Werner Mayer, Nikola Tvrtković, *Phylogeography of the Italian wall lizard, Podarcis sicula, as revealed by mitochondrial DNA sequences*, Molecular Evolution, 2005, XIV, pp. 575–588.

- [8] Dušan Jelić, Marija Kuljerić, Toni Koren, Dag Treer, Dragica Šalamon, Mila Lončar, Martina Podnar Lešić, Biljana Janev Hutinec, Tomislav Bogdanović, Stjepan Mekinić, Katja Jelić, *Crvena knjiga vodozemaca i gmazova Hrvatske*, Zagreb, Ministarstvo zaštite okoliša i prirode, Državni zavod za zaštitu prirode, Republika Hrvatska, 2012.
- [9] Ernst Mayr, *Animal Species and Evolution*, Cambridge, *Belknap Press of Harvard University Press*, 1963.
- [10] Peter Uetz, Jakob Hallermann, *Podarcis melisellensis (BRAUN, 1877)*, The Reptile Database, 2018, <http://reptile-database.reptarium.cz/species?genus=Podarcis&species=melisellensis/01.08.2018>.
- [11] Anthony Herrel, Katleen Huyghe, Bieke Vanhooydonck, Thierry Backeljau, Karin Breugelmans, Irena Grbac, Raoul Van Damme, and Duncan J. Irschick, *Rapid large-scale evolutionary divergence in morphology and performance associated with exploitation of a different dietary resource*, PNAS, 2008, CV, pp. 4792–4795.

Aleksandar Urošević

BIOLOGY OF THE ISLAND POPULATIONS OF LACERTID LIZARDS

S u m m a r y

The island habitats have for a long time been recognized as places where processes of speciation under the influences of specific living conditions and isolation can be observed. The large part of Milutin Radovanović's research was focused on the island populations of morphologically and ecologically similar species, Dalmatian wall lizard and Italian wall lizard. During his long-standing work, Milutin Radovanović systematised the existing knowledge base on these animals, resolved taxonomic status of certain island forms and described a number of subspecies based on morphological characters. He intensively studied the phenomena of morphological variability, island melanism, dwarf and giant island forms, switch to herbivory diet, competitive exclusion and passive anthropogenic dispersal of the lizards among islands. Based on his results, he gave assumptions on means and directions of colonization of the Eastern Adriatic coast by these two lizard species and rapid evolution which took place on the geologically relatively young Adriatic islands. Although new molecular studies question validity of many subspecies, based on the relatively small genetic distance, one of the Radovanović's most important assumptions – the one about rapid morphological evolution of the island forms, has been completely confirmed by later experimental studies.

Key words: Milutin Radovanović, islands, lizards, variability, evolution