

УНИВЕРЗИТЕТ У БЕОГРАДУ
БИОЛОШКИ ФАКУЛТЕТ

Богдан Љ. Јовановић

**УТИЦАЈ ВАРИРАЊА СРЕДИНСКИХ
ПАРАМЕТАРА НА СТРУКТУРУ
ПОПУЛАЦИЈЕ ОБИЧНЕ КРАСТАЧЕ (*BUFO*
BUFO)**

докторска дисертација

Београд, 2021

UNIVERSITY OF BELGRADE
FACULTY OF BIOLOGY

Bogdan Lj. Jovanović

**INFLUENCE OF ENVIRONMENTAL
PARAMETERS ON THE COMMON TOAD
(*BUFO BUFO*) POPULATION STRUCTURE**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2021

Ментор:

Др Јелка Црнобрња-Исаиловић, редовни професор и научни саветник,

Универзитет у Нишу, Природно-математички факултет;

Универзитет у Београду, Институт за биолошка истраживања „Синиша Станковић” –
институт од националног значаја за републику Србију

Чланови комисије:

Др Драгана Цветковић, ванредни професор,

Универзитет у Београду, Биолошки факултет

Др Наташа Томашевић-Коларов, виши научни сарадник,

Универзитет у Београду, Институт за биолошка истраживања „Синиша Станковић” –
институт од националног значаја за републику Србију

Датум одбране:

ЗАХВАЛНИЦА

Ова докторска дисертација урађена је у оквиру пројекта 173025 „Еволуција у хетерогеним срединама: Механизми адаптација, биомониторинг и конзервација биодиверзитета” финансираног од министарства просвете, науке и технолошког развоја републике Србије и потпомогнута стипендијом за докторанте (број уговора 1499) и стипендијом за усавршавање доктораната у иностранству истог министарства (ев. број решења 451-03-887/2016-14).

Желим да се захвалим пре свега своме ментору др Јелки Црнобрњи-Исаиловић за сву помоћ у стварању овог доктората и увођењу у струку.

Захвалио бих се и члановима комисије, професорки Драгани Цветковић и др Наташи Томашевић-Коларов, за издвојено време посвећено читању овог доктората, сугестије и исправке.

Захвалан сам и свим колегама и осталим људима у земљи и иностранству који су помогли у теренисању, учењу нових метода и уопште изради ове дисертације, пре свега: професору Дану Когалничану (Dan Cogălniceanu) са Универзитета у Констанци, Румунија и његовој сарадници Флорини Станешку (Florina Stănescu), колегиницама и колегама са Института за биолошка истраживања „Синиша Станковић” – института од националног значаја за Републику Србију, Универзитета у Београду: др Верици Милошевић и др Наташи Несторовић са Одељења за цитологију, др Наташи Лончаревић Васиљковић са Одељења за неуробиологију, др Марији Илић са Одељења за хидробиологију и заштиту вода, као и др Јелени Ћоровић, др Тањи Вуков, др Александру Урошевићу и др Нади Ћосић са Одељења за еволуциону биологију. Захваљујем и свим сарадницама и сарадницима Одељења за еволуциону биологију и Одељења за цитологију на колегијалности.

Захвалио бих се посебно својој мајци јер је значајно помагала при скупљању и записивању података.

Захвалан сам и запосленима у расаднику „Зуце” на разумевању и подршци, а такође и свим расадничким псима који су ми правили друштво и чували ме на терену.

Такође не могу а да не поменем и своје наставнике и професоре из основне школе (професорка Марина Дрндарски) и гимназије (професорка Бранка Богдановић), имао сам среће када је у питању биологија.

Исто тако бих се захвалио сваком професору који је одржао неко занимљиво предавање на факултету јер знам да моја личност не би била иста да сам изабрао неки други пут у животу.

Утицај варирања срединских параметара на структуру популације обичне крастаче (*Bufo bufo*)

Сажетак

Популација обичне крастаче посматрана је у сезони размножавања током пет узастопних година. Одрасле јединке су пребројаване, мерене и узорковане ради одређивања старости (скелетохронологија). Главни циљ је био испитати утицај варирања одабраних метеоролошких параметара на фенологију размножавања популације и промене бројности, ефективне величине, односа полова, узрасне структуре и кондиционог индекса масе јединки унутар адултног дела популације. Проверена је и повезаност између фекундитета женки, њихове старости и величине тела. Фекундитет је претпостављен поређењем са ранијим истраживањима исте популације.

Утврђен је тренд ка повећању просечне дневне температуре ваздуха у периоду пре почетка размножавања, али он није утицао на промену временске динамике сезоне парења. Утврђена је позитивна корелација између зима са више падавина и броја јединки које су учествовале у размножавању. Ефективна величина и узрасна структура популације значајно су се мењали током година, али независно од варирања метеоролошких параметара. Утврђена је слаба негативна корелација између топлијих зима и вредности кондиционог индекса јединки, који је такође значајно варирао током година. Адултних мужјака је било знатно више од адултних женки. Женке су биле веће од мужјака. Индекс полног диморфизма у величини тела је варирао између година. Асортативно укрштање није потврђено. Мужјаци у амплексусу су били крупнији од мужјака без женки, али нису имали већи кондициони индекс масе. Женке веће масе тела имале су већи претпостављени фекундитет, али се он није значајно мењао са старашћу. Утврђене су значајне флукуације структуре и динамике анализиране популације, али је потребно више година посматрања да би се утврдио могући утицај варирања метеоролошких параметара.

Кључне речи: *Bufo bufo*, средински чиниоци, фенологија, величина популације, однос полова, узрасна структура, полни диморфизам, начини укрштања, кондициони индекс, фекундитет

Научна област: Биологија

Ужа научна област: Еволуциона биологија

Influence of environmental parameters on the common toad (*Bufo bufo*) population structure

Abstract

One population of common toads was monitored on the breeding grounds for five consecutive years (2011–2015). Individuals were counted, measured and samples of hind leg toe phalange were taken for age assessment by skeletochronology. The main goal was to analyse the effects of some weather parameters on reproductive phenology of this population. Change of effective and census population size, sex ratio, age structure and body mass condition index (BMCI), as well as relations among female fecundity, age, and body size, were also analysed in adult part of this population over time. Female fecundity was calculated regarding body mass, derived by comparison with earlier study.

The trend was found toward increase of average daily air temperature in period before start of the breeding season, but it didn't have impact on change in temporal dynamics of the breeding season. Positive correlation was found between winters with more precipitation and reproductive population size. Effective population size and age structure significantly varied along years, but independently from variation of weather parameters. Weak negative correlation was found between warmer winters and BMCI. BMCI also varied significantly along years. Females were larger than males. Index of sexual dimorphism in body size varied along years. Assortative mating was not confirmed. Males recorded in amplexus were bigger than solitary males, but generally didn't differ in BMCI. Heavier females also had higher projected fecundity, and it didn't change with age. Significant fluctuations of structure and dynamics were recorded in this population, but more years of monitoring are required to check possible impact of variation of weather parameters.

Key words: *Bufo bufo*, weather parameters, reproductive phenology, adult population size, sex ratio, age structure, sexual size dimorphism, assortative mating, body mass condition index, female fecundity

Scientific field: Biology

Scientific subfield: Evolutionary biology

САДРЖАЈ

1. УВОД	1
1.1. Водоземци као угрожена група кичмењака	1
1.2. Климатске промене и фенологија размножавања водоземаца	2
1.2.1. Специфичности „експлозивног“ размножавања код безрепих водоземаца	2
1.3. Промене структуре локалне популације код водоземаца	3
1.3.1. Смањење цензусне и ефективне величине популације	3
1.3.2. Однос полова у популацији	5
1.3.3. Узрасна структура популације	5
1.4. Значај величине тела и разлике између полова у величини тела код безрепих водоземаца	6
1.5. Репродуктивни успех мужјака у односу на величину тела и старост	9
1.5.1. Величина тела и сексуална селекција	10
1.5.2. Неслучајно укрштање код безрепих водоземаца	10
1.6. Кондициони индекс масе тела	11
1.7. Однос фекундитета, старости и величине тела женке	12
2. ЦИЉЕВИ	15
3. МАТЕРИЈАЛ И МЕТОДЕ	16
3.1. Објекат истраживања	16
3.2. Подручје истраживања	18
3.3. Теренске процедуре	19
3.3.1. Прикупљање података о репродуктивној фенологији	19
3.3.2. Прикупљање података о популационој структури	20
3.3.3. Прикупљање података о морфометријским одликама, кондиционом индексу масе тела, полном диморфизму у величини тела и узрасној структури	20
3.4. Одређивање старости скелетохролошком методом	21
3.5. Статистичке процедуре	21
3.5.1. Анализа дејства срединских параметара на фенологију размножавања	21
3.5.2. Анализа дејства срединских параметара на популационе и узрасне параметре	22

3.5.2.1. Ефективна величина популације	22
3.5.2.2. Однос полова и узрасна структура адултног дела популације	23
3.5.3. Анализа морфометријских параметара и полног диморфизма у величини тела адултних јединки	23
3.5.4. Анализа неслучајног укрштања	24
3.5.5. Утицај срединских параметара на кондициони индекс масе тела адултних јединки	25
3.5.6. Анализа повезаности фекундитета, старости и величине тела женке	26
4. РЕЗУЛТАТИ	28
4.1. Утицај срединских параметара на варирање фенолошких параметара	28
4.2. Утицај срединских параметара на варирање популационих и узрасних параметара	35
4.3. Варирање морфометријских параметара адултних јединки и полно диморфизам	43
4.4. Морфометријске разлике у успешности мужјака (неслучајно укрштање)	54
4.5. Варирање кондиционог индекса масе тела адултних јединки са срединским параметрима	68
4.6. Утицај морфометријских и узрасних параметара на фекундитет женке	76
5. ДИСКУСИЈА	81
5.1. Утицај срединских параметара на варирање фенолошких параметара	81
5.2. Утицај срединских параметара на варирање популационих и узрасних параметара	84
5.2.1. Ефективна величина популације и однос полова	84
5.2.1.1. Узроци и последице поремећеног односа полова код жаба	86
5.2.1.2. Ефективна величина популације и трендови опадања бројности крастаче у Европи	88
5.2.2. Величина популације и варирање срединских параметара	91
5.2.3. Узрасна структура и варирање срединских параметара	93
5.3. Варирање морфометријских параметара адултних јединки и полно диморфизам	94
5.4. Морфометријске разлике у успешности мужјака (неслучајно укрштање)	96
5.5. Варирање кондиционог индекса масе тела адултних јединки са срединским параметрима	99
5.6. Утицај морфометријских и узрасних параметара на фекундитет женке	100

6. ЗАКЉУЧЦИ	104
7. ЛИТЕРАТУРА	107
8. ПРИЛОЗИ	125

1. УВОД

1.1. Водоземци као угрожена група кичмењака

Водоземци су глобално најугроженија група кичмењака (Bishop и сар. 2012). Измена, уништење, фрагментација или деградација станишта доводе до знатног смањења величине и бројности популација многих врста водоземаца. Докази о опадању бројности популација водоземаца појављују се у истраживањима из целог света (Alford & Richards 1999; Carey и сар. 1999; Houlahan и сар. 2000; Carey и сар. 2001; Carey & Alexander 2003; Bonardi & Ficetola 2012; Petrovan & Schmidt 2016; Kyek и сар. 2017). Ове промене, у неким случајевима, резултирају изумирањем врста (Pounds & Crump 1994; Pounds и сар. 1999; Carey & Alexander 2003). Тренд ка смањењу бројности популација водоземаца је први пут препознат као проблем светског нивоа 1989. године (Blaustein & Wake 1990; Blaustein и сар. 1994; Kiesecker 2011). По скорашњим проценама, 41% свих врста водоземаца је угрожено (IUCN 2018). Предвиђања за европски континент сугеришу да ће се највеће опадање бројности водоземаца догодити на Иберијском полуострву, у јужној Француској, Италији и на простору Источне Европе, док се повећање бројности очекује у северним деловима Централне Европе (Araújo и сар. 2006).

Осетљивост водоземаца на промене у животној средини је последица њихове сложене животне историје (Duellman & Trueb 1994). Локалне флукуације срединских чинилаца могу да доведу до значајног смањења бројности популација водоземаца или чак до изумирања појединих врста (Parmesan & Yohe 2003; Pounds и сар. 2006). Бављење угроженим врстама јесте у жижи интересовања конзервационих биолога (види у: Stuart и сар. 2004), али трајну пажњу је потребно усмерити и на широко распрострањене врсте у опадању (Gaston & Fuller 2008; Petrovan & Schmidt 2016), поготово ако се стабилност екосистема угрожава смањењем величине њихових популација. Занемаривање распрострањених врста може довести до локалних изумирања уколико се не предузму мере заштите конкретних популација и врста (Kamp и сар. 2015; Petrovan & Schmidt 2016). Постоје барем два разлога зашто је неопходно обратити пажњу и на ове врсте: први би био да су оне важни чиниоци многих локалних животних средина (Hocking & Vabbitt 2014). Затим, иако их сматрамо за прилагодљиве, не знамо да ли су те врсте до сада биле изложене овако великим и брзим еколошким флукуацијама и да ли имају потенцијал да их преживе? Када се средински чиниоци (нпр. климатски параметри) мењају у смеру неповољном за опстанак неке врсте, долази до њеног прилагођавања на новонастале услове или се ареал врсте помера или она изумире.

Постоје многобројни налази који говоре у прилог томе да су један од релативно нових чинилаца ризика за опстанак водоземаца климатске промене (Hoffmann и сар. 2010). Утврђен је утицај ових промена на фенологију (Henle и сар. 2008), кондициони индекс масе репродуктивно активних јединки (Wells 2007) и њихов репродуктивни успех (Henle и сар. 2008). Негативни ефекти климатских и других промена животне средине на популације водоземаца могу се, на нивоу појединачне популације, такође сагледати кроз промене њене структуре (смањење величине и ефективне величине популације, промене односа полова, узрасне структуре), а и репродуктивног система. У оквиру предела умереног климатског појаса, најугроженије су оне врсте код којих

репродуктивни период обухвата рано пролеће (Møller 1994; Reading & Clarke 1999; Henle и сар. 2008; Voituron & Lengagne 2008).

1.2. Климатске промене и фенологија размножавања водоземаца

Показано је да климатске промене могу да утичу на фенологију размножавања која представља један аспект екологије водоземаца (Arnfield и сар. 2012; While & Uller 2014; Benard 2015; Ficetola & Maiorano 2016; Kyek и сар. 2017). *Hynobius tokyoensis* (Kusano & Inoue 2008), *Lissotriton helveticus*, *L. vulgaris* (Beebee 1995; Chadwick и сар. 2006), *Triturus cristatus* (Beebee 1995), *Rana ornativentris*, *Rhacophorus arboreus* (Kusano & Inoue 2008), *Pseudacris crucifer*, *R. sylvatica*, *R. catesbeiana* (сада *Pelophylax catesbeianus*), *Hyla versicolor* (Gibbs & Breisch 2001), *R. temporaria* (Carroll и сар. 2009), *R. kl. esculenta* (сада *P. kl. esculentus*), *Bufo calamita* (Beebee 1995) су неке од врста за које могу да се нађу подаци о промени почетка сезоне размножавања. Нагле флукуације временских образаца, као што је изненадна ниска температура која изазива смрзавање, могу да имају утицај на врсте које се размножавају рано током године: услед оваквог догађаја, исход размножавања је угрожен и очекиван је и пораст стопе смртности целе популације (Reading & Clarke 1999; Henle и сар. 2008; Voituron & Lengagne 2008; While & Uller 2014). Иако је до сада пажња истраживача углавном била посвећена врстама које су веома угрожене, новија истраживања показују значај проучавања последица које варирање климе изазива у популацијама широко распрострањених врста водоземаца (Gaston & Fuller 2007; 2008; Petrovan & Schmidt 2016; Kyek и сар. 2017).

У истраживањима рађеним на обичној крастачи – једној од најраспрострањенијих врста водоземаца у Европи – добијени су резултати који сугеришу да, у појединим деловима ареала врсте, веће средње дневне температуре ваздуха у периоду који претходи сезони размножавања могу да изазову ранији почетак исте (Reading 1998, 2007; Carey & Alexander 2003; Henle и сар. 2008). Нема много информација о утицају других метеоролошких фактора, као ни о променама осталих фенолошких догађаја током сезоне размножавања: време доласка првог мужјака у репродуктивни центар, формирање првог репродуктивног пара, време када последњи мужјак напушта репродуктивни центар, врхунац репродуктивне активности, трајање репродуктивног периода итд. Испитивање односа између варирања времена када се одигравају различити догађаји током сезоне размножавања или њиховог трајања и варирања метеоролошких фактора помаже одређивању интензитета осетљивости врсте на обрасце временских флукуација. Фенолошке промене могу да доведу до промена репродуктивне стратегије преко промене дужине трајања репродуктивног периода, као и до промене неких или свих компоненти адаптивне вредности које су, истовремено, и компоненте животне историје (Henle и сар. 2008).

1.2.1. Специфичности „експлозивног“ размножавања код безрепих водоземаца

Безрепи водоземци који се размножавају у привременим воденим стаништима, као и они који настајују сушне регионе или шумовите тропске и умерене регионе често се одликују „експлозивним“ или „стихијским“ размножавањем (Duellman & Trueb 1994). У умереном климатском појасу, парење се код таквих врста одиграва у кратком временском периоду и претежно у пролеће. У пределима са дужим периодима без падавина током године, размножавање траје само током кратког периода када има воде. „Експлозивно“ размножавање започиње чим се формирају привремене баре, а

заједно са брзим развићем омогућава већу стопу преживљавања потомства: релативно брзо после формирања тих бара у њих се досељавају и предатори, али и баре брзо пресуше, па развиће мора бити брзо.

Код врста са „експлозивним“ размножавањем ресурси су концентрисани у простору и времену, и долази до директне конкуренције између мужјака. Предност је бити брз и први уочити женку. Јединке врста са „експлозивним“ размножавањем често се не хране током размножавања већ троше залихе претходно депоноване енергије. Женке „експлозивних“ врста немају велику могућност да бирају партнера, за разлику од врста са „продуженим“ размножавањем где су мужјаци успешни онолико колико су привлачни супротном полу. Код врста са „експлозивним“ размножавањем мужјак је утолико успешнији уколико пре пронађе женку (Vitt & Caldwell 2009). Међутим, присутна је и такозвана „пиратска стратегија“ - док је пар у амплексусу и тражи одговарајуће место за полагање јаја, прати их један или више мужјака и, када женка испусти клупче, један од „пиратских“ мужјака га хвата и посипа спермом. Могуће је да ова стратегија повећава адаптивну вредност и мужјацима и женкама. Јаја женки ће бити оплођена од стране више мужјака и тиме се повећава генетичка разноврсност потомства, док такозвани „пиратски“ мужјаци (они који прате пар и хватају јаја) имају прилику да се репродукују у ситуацији када постоји мањак женки. Мужјаци брзо мењају стратегије - од „пиратске“ до уобичајене (Vitt & Caldwell 2009).

Код врста са „експлозивним“ размножавањем мужјаци активно траже женке, али, ако им то не успе, често покушавају да преотму женку из амплексуса (Wells 1977). Како се до сада показало, стратегија активне потраге за женком и стратегија преотимања женке могу да се повежу и са ситуацијом када сезона парења траје знатно дуже од „експлозивне“, али женки има много мање у односу на мужјаке (Davies & Halliday 1977; Wogel и сар. 2005). Мужјаци врста са „експлозивним“ размножавањем групишу се у великом броју у репродуктивном центру. Често се окупља више мужјака него женки (код неких врста одређени део женки паузира сезону размножавања). Код већине врста мужјаци се крећу свуда по репродуктивном центру, мада постоје врсте где мужјаци само чекају на једном месту. Ово понекада ствара утисак територијалности (Wells 1977). Мужјаци неких врста прво се оглашавају па онда траже женке и тако наизменично. Ако је густина репродуктивне популације релативно мала, мужјаци могу да одаберу одређено место са кога ће се оглашавати. Тада женка бира и директна конкуренција између мужјака је смањена. Када је густина репродуктивне популације велика, мужјаци активно трагају за женкама (Wells 1977). Неки мужјаци се окупљају око једног који дозива и покушавају да пресретну женку која прилази. Код свих врста са „експлозивним“ размножавањем долази до изразите конкуренције између мужјака за женке које само кратки временски период бораве у бари (Vitt & Caldwell 2009).

1.3. Промене структуре локалне популације код водоземаца

1.3.1. Смањење цензусне и ефективне величине популације

Још тридесетих година прошлог века Рајт (Wright 1931) је истакао разлику између величине популације изражене као број јединки и „ефективне“ величине репродуктивне популације (како наводи Merrell 1968). Ефективна величина популације је заправо квантификација утицаја генетичке случајности (генетички дрифт) на одређену популацију (Caballero 1994). Ефективном величином популације је

дефинисана стопа губитка генетичке варијабилности због повећања укрштања у сродству унутар популације (Caballero 1994; Frankham 1995; Schmeller & Merilä 2007). Стварна величина популације и ефективна величина популације би имале исту вредност када би следећи услови били испуњени: популација има велику бројност; однос полова је 1:1; укрштање је случајно; сви чланови популације генетички доприносе следећој генерацији и постоји случајна расподела броја потомака. Оваква ситуација обично се не јавља у природи (Merrell 1968).

На ефективну величину популације значајно утичу: неједнак однос полова, варијанса у броју потомака и промене у величини популације током генерација (Frankham 1995 и референце тамо). Мала вредност ефективне величине популације значи да популација може лако да изгуби генетичку варијабилност због ефекта генетичке случајности (Nunney & Elam 1994). Смањена ефективна величина популације може да повећа ризик за изумирање популације (Broquet и сар. 2009) због повећања стопе штетних мутација (Lande 1995) и смањења стопе фиксације корисних алела (Whitlock & Bürger 2004), из чега следи ограничавање еволуционог потенцијала популације и смањење њене могућности да се „супротстави” променама у животној средини (види у Broquet и сар. 2009). Код врста које се размножавају више пута у току живота (итеропарне врсте) може доћи до смањења ефекта генетичке случајности јер се исте јединке размножавају током више сезона (Broquet и сар. 2009). Варирање у бројности потомака повећава варијансу успеха у размножавању и тиме се смањује ефективна величина популације (Crow & Morton 1955; Nunney & Elam 1994). Полигини репродуктивни систем има мању ефективну величину популације од моногиног (Nunney & Elam 1994) јер се повећава варирање у успеху при размножавању код мужјака (Bateman 1948; Broquet и сар. 2009). Са повећањем дужине живота полно зрелих јединки, ефективна величина популације се приближава стварном броју јединки у популацији. Поремећен однос полова утиче на ефективну величину популације а може да се јави ако различити број мужјака и женки достигне полну зрелост током неке године и/или је стопа преживљавања адултних јединки различита зависно од пола. Када је однос полова одређен стопом преживљавања адултних јединки онда се смањује утицај промена у односу полова на ефективну величину популације (Nunney & Elam 1994).

Како је бројност популације (величина популације добијена из цензуса јединки) најчешћи демографски податак који истраживачи забележе проучавајући је, веома је важно утврдити однос између те вредности и процењене ефективне величине популације. Овај однос (N_e/N) се сматра за врло важан параметар у еволуционој генетици и при управљању дивљим врстама (енгл. „wildlife management”). На пример, неки аутори вредност овог параметра од 0,2 сматрају критичном вредношћу – популација окарактерисана мањом ефективном величином спада у угрожене (Mace & Lande 1991). Такође, процене овога односа користе се за постављање најмање вијабилне величине популације (Nunney & Campbell 1993; Frankham 1995). Променљиве које највише утичу на тај однос су исте оне које највише утичу на ефективну величину популације (Frankham 1995). За врсте које имају велики фекундитет очекује се да имају мањи однос N_e/N , јер се јавља велика варијација у броју потомака између родитељских парова, а вероватно и веће флукуације у величини популације током генерација. Такође, врсте које се размножавају полигамно би требало да имају мањи однос N_e/N од моногамних, због неједнаког броја јединки различитих полова који учествују у размножавању (Frankham 1995).

У својим истраживањима у којима је упоредио податке о величинама популација различитих врста биљака и животиња Frankham (1995) је утврдио да су пет најзначајнијих фактора који утичу на однос N_e/N (почев од најзначајнијег): флукуације у величини популације, варијације у броју потомака, начин на који се рачуна N (број адултних јединки, број адултних јединки које учествују у размножавању или укупан број адултних и јувенилних јединки), таксономске групе (анализирани подаци за више врста инсекта, мекушаца, риба, водоземаца, гмизаваца, птица, сисара и различитих биљака) и неједнак однос полова. Висок или низак фекундитет није показао значајан утицај, као ни преклапање генерација, мада је очекивано да ова два параметра имају утицаја на популације неких таксона.

1.3.2. Однос полова у популацији

Однос полова адултних јединки је кључни параметар у популационој и еволуционој биологији врсте (Madsen & Loman 2010). Од њега зависе интер- и интрасексуална конкуренција, као и демографски параметри као што је, између осталих, стопа раста популације (Emlen & Oring 1977; Madsen & Loman 2010). Многи фактори могу да утичу на појаву неједнаког односа полова. Утицаји се могу јавити у било ком животном стадијуму: различит однос полова у леглу при рођењу, различита стопа преживљавања полова код младих или адултних јединки, различито доба достизања полне зрелости код адултних јединки различитих полова, као и различите стопе миграција и покретљивости (Székely и сар. 2014). Неједнак однос полова унутар млађих узрасних ступњева може да покрене процесе који директно могу да утичу даље на варирање односа полова међу адултним јединкама (Székely и сар. 2014).

Код већине врста безрепих водоземаца мужјаци су бројнији пол у укупном броју јединки које учествују у појединачном репродуктивном догађају (*Bufo bufo* – Reading & Clarke 1983; Loman & Madsen 1986; Hemelaar 1988; Arntzen 1999; Tomašević и сар. 2008; Madsen & Loman 2010; *Hyla arborea* – Friedl & Klump 1997; *Rana sylvatica* – Howard 1980; Berven 1981; Guttman и сар. 1991; *R. temporaria* – Elmberg 1990). Разлози за појаву оваквог обрасца учесталости полова су различити: често мужјаци долазе раније на место за размножавање и остају ту дуже од женки (Davies & Halliday 1979; Reading & Clarke 1983; Madsen & Loman 2010), а код многих врста водоземаца (нпр. даждевњака) женке чешће од мужјака пропусте сезону размножавања (Bailey и сар. 2004; Madsen & Loman 2010), женке могу имати већи морталитет или мужјаци многих врста раније стичу полну зрелост (Madsen & Loman 2010).

1.3.3. Узрасна структура популације

Узрасна структура, као једно од својстава популационе структуре, посредно пружа информацију о два компонента адаптивне вредности – добу достизања полне зрелости и добу прве репродукције. Оба параметра одражавају адаптивну стратегију популације јер, по теорији, размножавање јединки у млађој животној доби повећава адаптивну вредност популације због тога што више доприноси расту популације (Futuyma 2013). Међутим, понекад је енергетски сувише захтевно да се улаже у репродукцију рано у животу, јер се тиме повећава вероватноћа умирања, успорава се раст и самим тим смањује и фекундитет (веће тело женке значи већи могући број јаја код многих организама који нису вивипарни). Самоодржавање и улагање у раст је у овом случају и улагање у већи фекундитет касније у животу (Futuyma 2013).

Животни циклус већине водоземаца се састоји од стадијума јајета, ларве, јувенилне јединке и адултне јединке (Vitt & Caldwell 2009). Водоземци имају сложен животни циклус због великих морфолошких, физиолошких и етолошких промена које се дешавају током метаморфозе, као и због преласка из водене у копнену средину (Vitt & Caldwell 2009). Јаја и ларве водоземаца су најчешће изложени високој стопи предаторства. Убрзан раст је адаптивна стратегија која омогућава веће преживљавање у случајевима повећаног броја предатора, велике густине ларви и/или смањене количине хране. Стопа предаторства је веома висока и касније, током метаморфозе и у раним етапама живота на копну. За врсте које се размножавају у привременим барама које често пресуше, масовно угинуће у стадијуму ларве је чест фактор ризика па је брз раст и развиће честа појава код тих врста (Vitt & Caldwell 2009). Такође, раст је убрзан у популацијама које насељавају хладније крајеве због кратког периода активности у току године (Hemelaar 1988; Merilä и сар. 2000; Laurila и сар. 2001; Eaton и сар. 2005).

Стопа раста водоземаца се успорава после достизања полне зрелости (Hemelaar 1988). Стога је предност одложеног размножавања повезана са продуженим растом и постизањем веће величине тела, што је карактеристично за женке многих врста водоземаца (Томашевић и сар. 2008). Женке безрепих водоземаца код већине врста сазревају касније него мужјаци (*B. bufo* – Gibbons & McCarthy 1984; Reading 1991; Svetković и сар. 2007; Томашевић и сар. 2008; Svetković и сар. 2009; Madsen & Loman 2010; *R. sylvatica* – Berven 1990; *R. temporaria* – Miaud и сар. 1999). Дужи живот не мора обавезно да значи и дужи репродуктивни период, али како веће женке могу да уложе више енергије у потомство у поређењу са мањим, то им дужи живот аутоматски повећава адаптивну вредност (Gibbons & McCarthy 1986; Castellano и сар. 2004; Sinsch и сар. 2007). Разне анализе су показале да код неких врста безрепих водоземаца женке имају мање годишње стопе преживљавања од мужјака (*R. temporaria* – (Elmberg 1990); *H. arborea* – (Friedl & Klump 1997)) што може да буде још један од разлога за неједнак однос полова (Madsen & Loman 2010). Како би се популација такве једне врсте правилно описала и уочили сви трендови, поготово ако постоји опасност од смањења и изумирања, потребно је бележити однос полова и промене истог кроз време. Разлика у узрасној структури женки и мужјака (разлике у старости и расту између полова) такође може допринети појави разлике у величини тела између полова (Woolbright 1983; Monnet & Cherry 2002; Bell & Zamudio 2012; Liao и сар. 2013).

Водоземци имају релативно кратак животни век због високог репродуктивног улагања. Многи репати и безрепи водоземци производе легла, која обухватају велики део њихове телесне масе и у која је уложено много енергије (Vitt & Caldwell 2009). Узрасна структура популације, ако је познато доба прве репродукције код оба пола, тако одражава и интензитет репродуктивног улагања јединки.

1.4. Значај величине тела и разлике између полова у величини тела код безрепих водоземаца

Величина тела је једна од главних особина животне историје јединке (уз брзину развића, узрасно-специфично преживљавање, доба прве репродукције, узрасно-специфични фекундитет, дуговечност) - низа функционално повезаних карактеристика које утичу на преживљавање и репродуктивни потенцијал јединке (Vitt & Caldwell 2009). Под животном историјом се подразумева читав живот организма, од рођења до смрти (Braendle и сар. 2011) и она обухвата обрасце раста, сазревања, размножавања,

преживљавања и морталитета који се углавном разликују између старосних група или развојних ступњева. Природна селекција делује у правцу фаворизовања оптималног обрасца животне историје, односно достизања максималне адаптивне вредности у одређеној животној средини (Braendle и сар. 2011). Компоненте животне историје неког организма уједно су и компоненте његове адаптивне вредности и самим тим ове особине доприносе повећању вероватноће преживљавања и размножавања јединке у датој средини (Futuyma 2013).

На основу општих поставки о постојећим репродуктивним стратегијама безрепих водоземаца, очекује се да селекција унутар мушког пола фаворизује крупније јединке. Код врста са експлозивним размножавањем, крупнији мужјаци имају већу вероватноћу да нађу женку; код врста са продуженим размножавањем, већи територијални мужјаци ће лакше отерати супарнике; код врста где мужјаци привлаче женке оглашавањем, женке бирају онога са нижом фреквенцијом оглашавања, што је позитивно корелисано са величином тела. Код већине врста је утврђена преференција женки за веће мужјаци (Táranó & Herrera 2003); без обзира на то да ли им је размножавање експлозивно или није, већи мужјаци су успешнији (Davies & Halliday 1979; Wells 1979; Howard 1980; Berven 1981; Woolbright 1983). Већи мужјаци такође имају веће тестисе тако да вероватно имају више ресурса, па могу да оплоде већи број јаја (Halliday & Verrell 1988). Аутори наводе као разлог предности великог мужјака над мањим код жаба и бољу способност држања за женку током амплексуса (Wilbur и сар. 1978). Такође, клоака „премалог“ мужјака често није у правилном положају према клоаки женке (Licht 1976; Wilbur и сар. 1978; Shine 1979). С друге стране, ако је мужјак „превелик“ може да омета женку у дисању и пливању (Wilbur и сар. 1978).

Код врста где су мужјаци територијални, очекивало би се да су карактеристике територија битније од генетичког квалитета мужјака јер омогућавају тренутно преживљавање потомака. Ипак, раздвајање генетичког квалитета мужјака и квалитета територије коју заузима је тешко, с обзиром на то да се претпоставља међусобна повезаност ове две особине. Већи мужјаци обично и заузимају боље територије баш зато што су компетитивнији. То је оно што женке виде и према чему се одређују. Многа истраживања показују да већи мужјаци остварују позитиван ефекат на потомство, али тај ефекат се најчешће огледа у само једној особини и варира од врсте до врсте (Howard и сар. 1994). Већи мужјаци имају крупније потомке што обезбеђује предност њиховим мушким потомцима (предност при размножавању синова), али и женским (утврђено је да број и величина јаја могу бити у позитивној корелацији са дужином женке) (Wilbur и сар. 1978). Има назнака да величина тела мужјака има утицаја на успех у преживљавању ларви (Woodward и сар. 1988; Mitchell 1990; Howard и сар. 1994). Већи мужјаци могу бити привлачнији женкама и из разлога што величина одражава већу стопу раста (Wilbur и сар. 1978). Бржи раст је предност у ларвеној фази (Wilbur & Collins 1973; Wilbur 1976) јер омогућава да се брзо пређе у наредни стадијум, што је селективна предност због ограничених ресурса у случају веће густине ларви у воденом станишту (Wilbur и сар. 1978).

Код врста са експлозивним размножавањем већи мужјаци заиста често побеђују мање супарнике у агресивним сусретима (Davies & Halliday 1979) тако што их раздвоје од женки (Davies & Halliday 1977; Wells 1979; Berven 1981; Woolbright 1983). И код врста са продуженим размножавањем јављају се слични окршаји када мужјаци избаце супарнике са својих територија (Wells 1978; Woolbright 1983). Међутим, постоји хипотеза за врсте са експлозивним размножавањем по којој није само величина тела

оно што даје предност мужјаку при размножавању, већ корелација исте са дужином предњих екстремитета, јер би дужи предњи екстремитети требало да омогуће мужјаку да се боље држи за женку (Howard & Kluge 1985). Дужина предњих екстремитета јесте показала значај код неких врста, нпр. код *Bufo marinus* (сада *Rhinella marina*) и *B. (Anaxyrus) terrestris* (Lee 1986). Студија на девет врста жаба је показала да су предњи екстремитети мужјака дужи у односу на женке, а посебно се истиче дужина хумеруса (Petrović и сар. 2017). У популацији обичне крастаче утврђена је позитивна дирекциона селекција за дужину екстремитета код мужјака (Cvetković и сар. 2007).

Код женки безрепих водоземаца веће тело је повезано са већим фекундитетом (Gibbons & McCarthy 1986) и често са већим потомством. Претпоставља се да су женке већи пол код већине врста водоземаца, јер се фекундитет женки повећава са повећањем величине тела више него што се успех мужјака при размножавању повећава са повећањем тела (Crump 1974; Shine 1979). Осим наведеног, мужјаци би нпр. могли да имају већи морталитет, па да због тога не доживљавају да порасту до величине женки (Shine 1979). Мужјаци најчешће имају велику потрошњу енергије током сезоне размножавања – бране територију, такмиче се међусобно, дозивају (женке привлаче мужјаци који се оглашавају чешће и дуже и сложеније, што је енергетски захтевно). Такође, током сезоне размножавања, мужјаци имају мање времена да траже храну. Код врста где мужјаци достигну полну зрелост раније од женки, период јачег телесног раста је краћи, и они би могли остати мањи јер се након достизања полне зрелости успорава раст (Vitt & Caldwell 2009). Monnet & Cherry (2002) наводе да се полни диморфизам у величини тела може објаснити разликама у старости јединки јер понекад, код неких врста жаба где су женке мањи пол, мужјаци су углавном ти који касније стичу полну зрелост када се раст успорава због улагања енергије у размножавање. С друге стране, женка више енергије улаже у размножавање од мужјака (Liao и сар. 2013).

Модел Woolbright-а (1983) који се бави разликама у величини тела између полова је дошао до следећих закључака:

– Код врста са експлозивним размножавањем, због кратког периода и сталног присуства женки у станишту за размножавање, као и чињенице да женке немају времена да бирају, не очекује се да постоји селективно фаворизовање већих мужјака. Не очекује се да утрошак енергије буде велики за мужјака јер је време за размножавање кратко. Селективни притисак који доводи до повећања броја већих женки очекује се због повећања фекундитета што би, у овом случају, требало највише да утиче на разлику у величини тела међу половима.

– Код врста са дужим периодом размножавања женке су присутне током дужег временског периода и асинхроније пристижу у водено станиште где ће се парити, те се повећава селективни притисак који доводи до предности већих мужјака. Сматра се да, у овом случају, енергетска ограничења нису значајан фактор који доводи до преовладавања већих мужјака у популацији (сезона не траје довољно дуго да потпуно исцрпи мужјаке).

– Код веома дугачке сезоне размножавања, енергетска ограничења мужјака постају израженија, док ефекат сексуалне селекције остаје приближно исти, те се очекује да мужјаци буду мањи пол (Woolbright 1983).

За разлику у величини тела међу половима може бити заслужна селекција за фекундитет (доводи до фаворизовања већих женки), сексуална селекција (већи

репродуктивни успех крупнијих мужјака) и/или разлика у узрасној структури женки и мужјака (разлике у старости и расту између полова могу допринети појави разлике у величини тела између полова) (Woolbright 1983; Monnet & Cherry 2002; Bell & Zamudio 2012; Liao и сар. 2013). Еволуција разлике у величини тела између полова може да се интензивира због разлика у њиховом репродуктивном успеху, а у вези са величином тела, што је уочено код свих кичмењака (Shine 1989; Andersson 1994; Lislevand и сар. 2009).

1.5. Репродуктивни успех мужјака у односу на величину тела и старост

У свом раду Howard (1978) наводи да код већине итеропарних животиња варијације у узрасној структури мужјака могу значајно да утичу на избор женке, репродуктивну стратегију мужјака и његов репродуктивни успех. Очекивано је да женке бирају старије и веће мужјаке не само због тога што они контролишу ресурсе већег квалитета који ће обезбедити преживљавање потомства, већ и зато што њихова старост указује на фенотип који добро преживљава све опасности у датој средини. Пошто особине које представљају компоненте преживљавања мужјака имају бар делимично наследну основу, женка тиме бира мужјаке већег генетичког квалитета. Потомство је у овом случају обезбеђено „бољим генима“ (посебно ако је херитабилност пожељних особина мужјака висока), који ће им обезбедити да и сами имају већи репродуктивни успех.

Код безрепих водоземаца очекивао би се снажан селективни притисак на млађе мужјаке да интензивно расту. Међутим, раст је физиолошки ограничен. Чак и максимално улагање енергије у раст млађих мужјака не би им користило, јер би изостало улагање енергије у размножавање (међусобно ограничавање, *енгл.* trade-off). Женке не могу да „процене“ да млади мужјак има добре гене јер могу да виде само фенотип а не и генотип. Ако одабир мужјака од стране женке највише зависи од територије коју он заузима и ресурса на истој, предност ће опет имати старији и већи мужјаци. Младим мужјацима достизање фенотипа „старијег мужјака“ (односно већих телесних димензија) у овом случају не би користило, јер би се нашли у агресивним конфликтима са старијим мужјацима који имају више искуства у борбама. Код полигиних врста долази до велике конкуренције између мужјака и изражена је селекција у корист мужјака који су већи, као и успешнији у сукобима с другим мужјацима, па би и успешност у размножавању зависна од старости требало да буде израженија. Често млађим мужјацима не иде у прилог да се физички обрачунавају са старијима. Осим тога што се повећава вероватноћа да се повреде и/или угину, такође се смањује вероватноћа да дођу до женке (види у: Howard 1978).

Полно зреле јединке се одликују великом варијабилношћу у величини тела. Како се раст од момента достизања полне зрелости успорава, ове разлике ће се пренети и на даљи живот. Јединке које су биле мале величине када су се први пут размножавале, имаће велику вероватноћу да ће остати такве до краја живота. У узрасној групи која је управо стекла полну зрелост и где постоји варијација у величини тела (док је годишња стопа преживљавања отприлике иста за све), мање јединке имају мањи фекундитет током целог живота под условом да је веће тело предност у размножавању. У овом случају природна селекција би деловала на стопу раста пре свега у раном периоду живота. У другом случају, када је величина тела повезана са старењем, и селекција ће деловати на преживљавање адултних јединки (Halliday & Verrell 1988). Ако се

претпостави да постоји знатна разлика у величини мужјака при стицању полне зрелости и касније у животу, и постоји адаптивна предност женки које бирају веће мужјаке, биће фаворизовани они мужјаци који су расли брже рано у животу. Ако је херитабилност стопе раста јувенилних јединки висока, потомство већих мужјака ће такође имати селективну предност.

Треба напоменути да код жаба величина тела није увек корелисана са старошћу и варира у истој популацији током времена. Наиме, код свих врста постоји варирање у величини тела за исти узрасни ступањ – једне године су мужјаци који достигну полну зрелост у просеку већи од оних који сазру следеће године (Acker и сар. 1986; Halliday & Verrell 1988; Jørgensen 1992; Friedl & Klump 1997; Sullivan & Fernandez 1999). Није доказано да величина мужјака мора да буде повезана са старошћу мужјака код врста *Anaxyrus (Bufo) woodhousii* и *A. (Bufo) cognatus* (Leary и сар. 2005). Овакве претпоставке су се показале исправне код врста *Rana catesbeiana* (Howard 1978, 1983, 1984) и *Pelobates fuscus* (Eggert & Guyétant 2003).

1.5.1. Величина тела и сексуална селекција

Сексуална селекција настаје из разлика у успеху при размножавању мужјака и женки и може да се сматра еволуционим процесом различитим од природне селекције (види у: Hunt и сар. 2009). Постоје два облика сексуалне селекције: надметање (компетиција) између јединки истог пола (интрасексуална селекција) и избор најпожељнијег партнера од стране јединки супротног пола (интерсексуална селекција). Јединке истог пола, најчешће мужјаци, такмиче се међусобно те победници освајају највише партнерки (када се говори о жабама најчешће је заузимање и одбрана територије, превласт оглашавањем у заузетим територијама те међусобне борбе и чување женке) (Howard 1978; Wilbur и сар. 1978). Јединке женског пола најчешће бирају међу јединкама супротног пола партнера који је најпожељнији због одређених карактеристика које поседује (Wilbur и сар. 1978). Другим речима, мужјаци имају користи ако су доминантни међу другим мужјацима и/или ако су привлачни женкама (Hunt и сар. 2009). Код различитих врста се јављају различите комбинације ова два модела сексуалне селекције (Wilbur и сар. 1978). У склопу тога, сексуална селекција би требало да фаворизује веће мужјаке. Веће женке могу имати селективну предност код врста где се женке такмиче за партнера (види у: Liao и сар. 2013). Већа просечна величина тела женки у односу на мужјаке указује на њихова већа енергетска улагања у потомство. Женка улаже енергију или у повећан број јаја (максимизиран број потомака) или у повећање величине и хранљивих својстава малог броја јаја (максимизирана величина потомака) (Vitt & Caldwell 2009).

1.5.2. Неслучајно укрштање код безрепих водоземаца

Снажна селекција за величину код једнога пола има ефекат и на други пол, те би тако могла да постоји фенотипска корелација за ову особину између полова (Liao и сар. 2013). Компетиција између мужјака за женке и одабир мужјака од стране женки доводе до неслучајног укрштања, које може бити или зависно од величине (мужјаци у амплексусу су већи од самаца; предност већих мужјака) или асортативно у односу на величину (већи мужјаци су налажени са већим женкама) (Davies & Halliday 1977; Böll & Linsenmair 1998; Gramapurohit & Radder 2012). Динамика размножавања код врста са експлозивним размножавањем често подразумева велику конкуренцију између мужјака и малу могућност избора женке (Wells 1977). У оваквим условима, где се мужјаци међусобно интензивно такмиче, настаје асортативно укрштање. Чак и у оваквој

ситуацији у неким случајевима примећено је да женке бирају веће мужјаке (Lee 1986). Укратко, јединке оба пола траже веће партнере, мужјаци веће женке јер се оне одликују већим фекундитетом (па се очекује да мужјаци који их оплоде имају већи број потомака), а женке веће мужјаке, јер би већи мужјаци требало да имају особине које су битне за квалитет потомства. У случају експлозивног размножавања, највећи мужјаци успевају да се изборе за веће женке, док мањима остају само мање женке (Liao & Lu 2009). У овој борби значајна је не само дужина тела, већ можда и други чиниоци, као нпр. дужина екстремитета. Још једно могуће објашњење је да постоји одређена повезаност између могућности мужјака да се одбрани од напада других мужјака и величине женке са којом је у амплексусу (Liao & Lu 2011). Такође се сматра да асортативно укрштање у односу на величину тела настаје услед налажења партнера чија ће клоака бити на одговарајућој раздаљини да би се постигло најуспешније оплођење – да би био оплођен највећи број јаја које женка избаци (Howard & Kluge 1985; Lüddecke & Gutiérrez 2002). Случајно и неслучајно укрштање могу да се јаве код исте врсте у различитим популацијама. Код исте врсте је забележено и неслучајно укрштање за различите особине мужјака (Howard 1988).

Нема много налаза асортативног укрштања код жаба. Нпр. код врста *B. gargarizans* и *Duttaphrynus melanostictus* присутно је асортативно укрштање у односу на величину тела, иако није уочена повезаност броја оплођених јаја са величином мужјака (Fan и сар. 2013). Код врста *A. americanus* (*B. americanus*) (Kruse 1981; Howard 1988), *B. cognatus* (Krupa 1988), *Hyla cinerea* (Gerhardt и сар. 1987), *H. sarda* (Cadeddu и сар. 2012), *Hyperolius marmoratus* (Grafe 1997), *Phyllomedusa rohdei* (Wogel и сар. 2005), *R. sylvatica* (Howard & Kluge 1985) и *R. temporaria* (Elmberg 1991) није уочено позитивно асортативно укрштање у односу на величину тела.

Однос полова и дужина сезоне размножавања би требало да највише утичу на појаву неслучајних образаца укрштања. Код већине жаба јавља се вишак мужјака у популацији и краткотрајна сезона размножавања (Kovács & Sas 2010; Yu & Xin 2012). Велика бројност јединки која се јавља у кратком временском периоду код врста са експлозивним размножавањем требало би да доведе до снажне конкуренције мужјака за женке и мале могућности женки да бирају (Emlen & Oring 1977; Yu & Xin, 2012). Код таквих врста често је већи мужјак конкуритивно успешнији. Пример је *R. sylvatica* где је забележено да се већи мужјак успешније држи за женку и успешније тера мањег супарника (Howard & Kluge 1985). Асортативно укрштање у односу на дужину тела је утврђено код врста *Tripurion petasatus* (Lee 1986) и *H. elegans* (Bastos & Haddad 1996). Пример за потпуно случајно укрштање када је у питању дужина тела је врста *H. pseudopuma* (Crump & Townsend 1990).

1.6. Кондициони индекс масе тела

Услед брзих промена у животној средини долази до промена у структури и динамици популација, као и еволуционих промена рецентних врста (Stockwell и сар. 2003). У случају када су промене неповољне по врсту јавља се повећан средински стрес и долази до пада бројности и унутар популација исте врсте (Sibly & Hone 2002). Поред тога, смањује се и просечна адаптивна вредност (Ficetola & Maiorano 2016). Величина тела и узраст при достизању полне зрелости (Haugen & Vøllestad 2001), фенологија и раст (Weber & Schmidt 1998), величина легла (O'Steen и сар. 2002) и низ других морфолошких, физиолошких и особина животне историје и понашања су особине које

се најчешће анализирају током истраживања еволуционих промена у популацијама рецентних врста водоземаца.

Једна од лако мерљивих компоненти адаптивне вредности је кондициони индекс масе тела. У литератури је овај параметар повезан са количином енергије коју нека јединка има садржану у унутрашњим залихама (Băncilă и сар. 2010). Он се доводи у везу са општим стањем јединке, те се повезује са аспектима имуног система, фекундитета, преживљавања, репродуктивног успеха уопштено, као и улагања у развој секундарних сексуалних карактеристика (Jakob и сар. 1996; Møller и сар. 1998). Осим тога, кондициони индекс масе тела је показатељ утицаја неких спољашњих чинилаца као што су доступност хране, присуство паразита, квалитет станишта, стресни услови на станишту, могућност одабира партнера, итд. (види у: Băncilă и сар. 2010).

Како су водоземци глобално угрожена група кичмењака, потребно је наћи довољно поуздане методе мерења енергетских резерви које не захтевају жртвовање јединки (Băncilă и сар. 2010) и директно мерење њихових масних залиха (Blackwell 2002). Такве методе се најчешће свде на мерење односа између тежине и дужине тела јединки и често су преузете методе за мерење истог код других група организама. На пример, један од типова кондиционог индекса масе тела је смишљен за људе (Jelliffe & Jelliffe 1979) и израчунава се као разлика масе тела и квадрата висине тела. За водоземце је раније често коришћена модификација, тзв. Фултонов индекс, који се највише примењује код риба (Stevenson & Woods 2006). У скорије време, за водоземце се највише користе индекси који представљају одређене односе тежине и дужине (нпр. Томашевић и сар. 2007), индекс релативне масе (нпр. истраживање Sztatecsny & Schabetsberger 2005) и регресиони кондициони индекс (нпр. Băncilă и сар. 2010).

Када се јединке водоземаца у умереном климатском појасу измере одмах после хибернације, вредност кондиционог индекса зависи од услова у животној средини током прошлогодишњег периода активности, током зимског сна и одмах након буђења (Томашевић и сар. 2007). Кондициони индекс може да буде добар показатељ утицаја који делују у станишту и њихове промене током година као и општег стања и трендова популације.

1.7. Однос фекундитета, старости и величине тела женке

Током репродуктивног периода, женке улажу одређену количину енергије у размножавање и то се назива „репродуктивни напор“ (енгл. „reproductive effort“) (Vitt & Caldwell 2009). Репродуктивни напор се састоји од две компоненте: количине енергије коју улаже женка и начина на који се та енергија распоређује у односу на појединачног потомка. Количина енергије коју јединка утроши за размножавање током свог живота назива се „репродуктивна вредност“ (енгл. „reproductive value“) и она је највећа на почетку адулног доба, а затим опада са сваким успешним чином размножавања. Код организама који се размножавају више пута током живота, очекује се да природна селекција фаворизује репродуктивни напор који је специфичан за узраст јединке и који максимизира репродуктивну вредност за сваку старосну категорију у репродуктивној фази живота. Репродуктивни напор можемо да дефинишемо као цену узајамног ограничавања (енгл. „trade-off“) између улагања у репродукцију и последица које оно има на будући фекундитет и преживљавање. Следствено томе, врсте које улажу много енергије у репродукцију рано у животу (висок репродуктивни напор током сваке

репродуктивне епизоде) требало би да имају релативно кратак живот за разлику од врста које улажу мало у репродукцију (низак репродуктивни напор током сваке репродуктивне епизоде) и које би требало да имају дужи животни век. Због тога су узрасно-специфични фекундитет и узрасно-специфична величина тела такође компоненте животне историје организма, а узрасна структура популације у комбинацији са добом достизања полне зрелости одражава постојећу репродуктивну стратегију.

Постоји веома велика разноврсност у репродуктивним карактеристикама водоземаца, где може да се уброји разноврсност у величини јаја, фекундитету, старост када је размножавање могуће, учесталости размножавања и доба стицања полне зрелости (види у: Gibbons & McCarthy 1986). Велика разноврсност се може наћи између популација исте врсте, као и између јединки у оквиру исте популације.

Код врста са неограниченим растом, веће тело је често повезано са већим репродуктивним учинком (Reiss 1991; Heino & Kaitala 1999; Camargo и сар. 2008; Green 2015), те долази до узајамног ограничавања између репродукције, преживљавања и раста (види у: Green 2015). У овом случају женка ће следити једну од две стратегије: одлагање сазревања и убрзан раст, чиме се постиже већа величина тела а што ће условити веће легло или смањен раст и стога мања величина тела што подразумева мало легло, а чиме се постиже рана репродукција (Monnet & Cherry 2002; Cadeddu & Castellano 2012; Green 2015).

Безрепи водоземци имају неограничен раст, а код већине врста до сада је утврђена позитивна корелација између величине женке и фекундитета, што подразумева бржи раст и одложу репродукцију (Halliday & Verrell 1988; Castellano и сар. 2004; Wells 2007). У радовима се најчешће наводи позитивна корелација величине тела женке са неколико параметара репродукције: запремина легла (Kuramoto 1978; Flemming 1994; Morrison & Hero 2003); величина легла (број јаја) (Gibbons & McCarthy 1986; Kusano & Hayashi 2002; Green 2015); више мањих јаја (види у: Gibbons & McCarthy 1986); фекундитет (Davies & Halliday 1977; Banks & Beebee 1986; Gibbons & McCarthy 1986; Reading 1986; Cherry & Francillon-Vieillot 1992); величина јаја (Salthe 1969).

Величина тела код женки жаба је корелисана са величином легла више него са старашћу (Cherry & Francillonvieillot 1992; Kellner & Green 1995), што може да доведе у питање ефикасност стратегије одлагања репродукције у корист дужег периода јувенилног раста (Green 2015). Запремина легла је производ величине јаја и броја произведених јаја (Duellman 1992). Веће женке жаба улажу више репродуктивног напора од мањих (Gibbons & McCarthy 1986). Постоје истраживања на водоземцима код којих је нађено да старије женке производе већа јаја (Semlitsch 1985), или већа јаја али мања легла (Gibbons & McCarthy 1986). Код водоземаца је познато да већа јаја садрже веће ембрионе (види у: Kaplan 1980). Како наводе Gibbons & McCarthy (1986), из већих јаја се излежу веће ларве, те почетна величина касније може бити предност због вероватноће повећања брзине развића у условима исушивања, као и веће вероватноће за преживљавање касније преко зиме (Gibbons & McCarthy 1986). Ово потврђује и Brockelman (1975) који је у својим истраживањима дошао до закључка да потомство из већих легала показује слабију компетитивну способност, као и висок степен смртности који је проистекао из мањег улагања родитељских ресурса у потомке.

Предатори или неповољно окружење су неки од фактора који могу да утичу на морталитет и тако фаворизују селекцију за већа легла. Како постоји ограничење у

количини енергије коју могу да уложе родитељи, велика легла би требало да садрже мања јаја (види у: Morrison & Hero 2003). Врсте које производе већа јаја ће производити мањи број јаја због енергетских ограничења (Crump 1984; Morrison & Hero 2003). Све се ово додатно компликује постојањем велике варијабилности у оквиру јединке (интраиндивидуалне) у величини јаја које производи (Jørgensen 1992; Kaplan & King 1997; Castellano и сар. 2004). Мања јаја могу да имају предност над већим јер могу да се развијају брже (McLaren & Cooley 1972; Kuramoto 1975). Узајамно ограничавање између величине јаја и величине легла за одређену запремину легла утиче на адаптивну вредност и мајке и потомства (види Morrison & Hero 2003).

Kuramoto (1978) је направио обимно истраживање где је поредио тежину женки, тежину легла, величину легла и тежину јаја. Параметри су мерени на 12 врста јапанских водоземаца, испитане су корелације унутар и између врста, и, за различите комбинације променљивих, утврђене су позитивне, негативне или одсуство корелација, при чему аутор напомиње да не треба заборавити да корелације између фекундитета и величине тела женке могу бити последица и додатних индиректних односа. Позитивне корелације утврђене су: за величину легла – са величином тела женке и, код неких врста, са тежином тела женке; за тежину легла – са величином легла и тежином тела женке; за величину јаја – са тежином јаја (унутар врсте); за тежину јаја – са тежином женке код неких врста. Негативне корелације утврђене су између величине легла и величине јаја, што потврђују и друга истраживања (Duellman & Trueb 1994; Jørgensen 1992; Castellano и сар. 2004), а одсуство корелација забележено је за однос тежине јаја са величином и тежином легла.

2. ЦИЉЕВИ

Предмет ове дисертације је испитивање утицаја варирања одабраних срединских параметара на структуру популације обичне крастаче (*Bufo bufo*) у периоду од 2011. до 2015. године. Анализирано је варирање одабраних компоненти адаптивне вредности (фекундитет и узрасно-специфични фекундитет женки, кондициони индекс масе јединки и величина тела), елемената структуре локалне популације (ефективна величина, полна и узрасна структура репродуктивно активног дела популације) и фенолошких параметара (почетак и крај, врхунац и дужина трајања репродуктивног периода) током репродуктивне сезоне и упоређено са варирањем просечне, најмање и највеће вредности дневне температуре, влажности ваздуха и количине падавина. Такође, анализирана је разлика у величини тела између мужјака у амплексусу и солитарних мужјака да би се утврдило да ли постоје разлике које би могле указати на деловање сексуалне селекције за величину тела код мужјака и/или асортативно укрштање.

У складу са тиме, главни циљеви ове докторске дисертације су:

1. Тестирање утицаја срединских параметара на варирање одабраних фенолошких параметара током узастопних репродуктивних сезона (година) у истој репродуктивној популацији обичне крастаче.

2. Тестирање корелације између ефективне величине анализираних популације, односа полова и узрасне структуре репродуктивно активних јединки исте популације и одабраних срединских параметара током узастопних година истраживања.

3. Утврђивање опсега варирања одабраних морфолошких параметара који описују величину тела и екстремитета, као и сексуалног диморфизма у величини тела код адултних јединки.

4. Утврђивање разлика између величине тела мужјака различитог репродуктивног статуса и односа између величине тела мужјака и женки у амплексусу у анализираној популацији.

5. Утврђивање разлика у просечном кондиционом индексу масе тела адултних јединки анализираних популације између узастопних година и односа варирања кондиционог индекса тих јединки са варирањем одабраних срединских параметара.

6. Анализа повезаности између реализованог фекундитета, старости и величине тела женки.

3. МАТЕРИЈАЛ И МЕТОДЕ

3.1. Објекат истраживања

Обична европска крастача (*Bufo bufo* Linnaeus 1758) припада породици Bufonidae која се састоји од 590 врста распоређених у 50 родова (<http://amphibiaweb.org>). Pramuk (2006) наводи 471 врсту из 33 рода што указује како се, развојем методолошких поступака, за кратко време мења број признатих врста. Осим тога, битна је и концепција врсте коју аутори примењују те је временом долазило и до смањења и до повећања броја врста. Bufonidae насељавају скоро целу планету, осим Аустралијско–Ново Гвинејског платоа, Мадагаскара и Антарктика (Pramuk и сар. 2008). Bufonidae су монофилетска породица и поседују многе синапоморфне карактеристике као што су Бидеров орган, паротидне жлезде и недостатак зуба у вилицама. По садашњим молекуларним подацима (Pramuk и сар. 2008) породица Bufonidae је настала у касној креди (пре око 88 000 000 година). Ширење ареала ове породице је почело са простора Јужне Америке из које су у Европу прешли само једанпут у току свог постојања. Није сигуран пут којим су населили Европу, мада Van Vosxlaer и сар. (2010) наводе претпоставке о одређеним копненим мостовима између континената. Насељавање Европе је трајало од касне креде до касног плиоцена. Најстарији фосил у оквиру групе Bufonidae је датиран на период пре 57 000 000 година (Báez & Gasparini 1979).

Врсте рода *Bufo* се могу наћи на свим континентима осим Аустралије и Антарктика (Duellman 1999). До сада није нађена синапоморфна особина која би потврдила монофилију рода *Bufo* (Pramuk 2006). Најстарији фосил за који се сматра да припада роду *Bufo* је датиран на период пре 55 000 000 година и нађен је у Бразилу (Báez & Nicoli 2004; Pramuk и сар. 2008).

Врста *Bufo bufo* је широко распрострањена у Европи и северној и западној Азији (Русија и Казахстан те Турска, Сирија и Либан). Европско распрострањење обичне крастаче обухвата територију од Скандинавије на северу (Норвешка, Шведска; у Финској, поједине популације насељавају подручја и иза границе поларног круга), преко целе Европе и европског дела Русије (осим североисточних и јужних степских делова) до крајњег југа Европе. Није присутна на Криму. На западу европског копна није присутна на Иберијском полуострву, у југозападној Француској и острву Џерси у оквиру Каналских острва на територији Велике Британије, док се источна граница распрострањења протеже дубоко у Азију до Алтајских Планина и Бајкалског језера на југоистоку. Ове врсте нема ни на неким европским острвима (нпр. Ирска, Корзика, Сардинија, Малта, Крит, Балеарска острва итд. – Borkin & Veith 1997) (Слика 1).



Слика 1. Ареал врсте обичне крастаче (*Bufo bufo*) (из: Ilić 2020)

Bufo bufo припада групи најраспрострањенијих врста водоземаца у Европи (Sillero и сар. 2014). Адултне јединке су ноћне животиње, које током дана мирују у влажним склоништима (рупе у земљи, испод камења итд.) а увече излазе како би се храниле разним инсектима, глистама, пужевицама голаћима... (Radovanović 1951). Скорија упоредна анализа исхране обичне крастаче сугерише да је она опортунистички предатор али са ограниченим могућностима улова различитих врста плена (Crnobrnja-Isailović и сар. 2012). Кожа садржи многобројне брадавице и жлезде, које луче велике количине секрета када је животиња у опасности. *Bufo bufo* је највећа аутохтона врста жабе у Европи (Radovanović 1951).

У јужним деловима свог ареала обична европска крастача насељава станишта до висине од 3000 метара изнад нивоа мора, док се висина смањује како се иде ка северу (Agasyan и сар. 2009). У источним деловима свог распрострањења врста се налази у равницама и на планинама. *Bufo bufo* је распрострањена у Украјинским Карпатима од нивоа мора до 2000 метара надморске висине. У Алпима је забележена и на 2300 метара надморске висине, а на Иберијском полуострву је распрострањена од 0 до 2500 метара надморске висине (Borkin & Veith 1997).

То је широко распрострањена и прилагодљива врста која претежно насељава шумске екосистеме у распону од тајги до листопадних шума. Може се наћи и на отвореним ливадама, у парковима, пољима, баштама и насељима. Најчешћа је у влажним пределима са гушћом вегетацијом, а избегава велике отворене области. Размножавање и ларвено развиће претежно се одвија у плитким стајаћим или благо проточним водама са воденом вегетацијом, укључујући и споре делове токова река и потока. Присутна је и у многим модификованим стаништима (Agasyan и сар. 2009 <http://www.iucnredlist.org/details/54596/0>). Подврста *Bufo bufo verrucosissimus* показује склоност и ка размножавању у текућицама са бржим протоком воде (Borkin & Veith 1997).

Обична европска крастача се размножава рано током године и насељава широк спектар станишта (Borkin & Veith 1997). У истраживањима је до сада показано да је окидач за почетак сезоне размножавања повећање средње дневне температуре (Reading & Clarke 1983) и продужавање трајања обданице (Reading 1998). Сезона размножавања код ове врсте траје кратко – од неколико дана до две недеље (Wells 1977; Davies & Halliday 1979; Hemelaar 1983; Sinsch 1988; Reading 1998; Sztatecsny & Schabetsberger 2005; Hettuey и сар. 2009). Обично сезона почиње у периоду од почетка фебруара до средине марта (Reading & Clarke 1983; Reading 1998; Voituron & Lengagne

2008). У неким деловима Европе размножавање може да потраје и дуже, до 48 дана, и догађа се у периоду март–мај (Kovář & Brabec 2007a).

Обична крастача није угрожена у већини европских држава које насељава (Agasyan и сар. 2009), али је у појединим подручјима потврђено знатно смањење бројности (Petrovan & Schmidt 2016). У Србији је такође једна од најраспрострањенијих врста безрепих водоземаца (Vukov и сар. 2013; Kalezić и сар. 2015).

С обзиром на могућу улогу обичне крастаче у бројним локалним екосистемима, неопходно је утврдити утицај флукутирања метеоролошких параметара на опсег и правац промена вредности популационих параметара и особина животне историје у овом делу њеног ареала распрострањења. Наиме, дугорочна студија рађена у западном делу ареала доказала је утицај варирања срединске температуре на репродуктивну активност и дужину развића ларвених стадијума, као њихове импликације на опстанак локалних популација (Reading 2003). У случају *B. bufo*, показано је да, у неким деловима ареала врсте, пораст средње дневне температуре ваздуха у периоду који претходи репродуктивној сезони изазива њен ранији почетак (Reading 1998, 2007; Carey & Alexander 2003; Henle и сар. 2008). Нема много информација о утицају других метеоролошких фактора. Такође, ни промене осталих параметара репродуктивне фенологије током сезоне размножавања (нпр. време доласка првог мужјака у репродуктивни центар, формирање првог репродуктивног пара, време када последњи мужјак напушта репродуктивни центар, врхунац репродуктивне активности, трајање репродуктивног периода) нису много истражене. Утврђивање корелација између фенолошких и метеоролошких параметара може да доведе до бољег увида у степен осетљивости популације на обрасце метеоролошких флукуација и установи евентуалне трендове ка временском померању сезоне размножавања.

3.2. Подручје истраживања

Материјал за израду ове докторске дисертације обухвата морфометријске, репродуктивно фенолошке и податке о структури адултног дела једне локалне популације обичне крастаче у околини Београда (планина Авала) прикупљене током репродуктивне сезоне ове врсте у периоду од 2011. до 2015. године у оквиру пројекта основних истраживања бр. 173025 „Еволуција у хетерогеним срединама: Механизми адаптација, биомониторинг и конзервација биодиверзитета”. За одређене анализе коришћени су и подаци о истој популацији прикупљани током пројектног периода од 2001. до 2005. године у оквиру пројекта основних истраживања бр. 1725 „Еволуција у хетерогеним срединама”.

Популација крастача је праћена током сезоне размножавања. Станиште за размножавање је стална бара која се налази близу села Зуце у подножју Авале, београдска општина Вождовац (44°40'55.9" северно, 20°33'7.4" источно, надморска висина 240m), централна Србија (Томашевић и сар. 2008; Svetković и сар. 2009). Бара се налази близу заштићеног природног добра, вештачког је порекла и настала је пре педесетак година. Два потока се уливају у бару док један отиче. Лети отока често пресуши. Бара је елипсоидног облика, димензија око 70 × 35 метара или 2420 метара квадратних. Највећа дубина је око 2 метра. Бара се налази у листопадној храстовој шуми – термофилна заједница храста *Quercetum frainetto-cerris* (Ćorović & Crnobrnja-Isailović 2018). На станишту је присутно и жбуње купина у неким деловима обалске

зоне. У плићаку су неравномерно заступљене биљке углавном рода *Typha* (рогози) које у неким деловима густо расту, док их у другим нема уопште. У бари има и много ситне рибе коју су локални спортски риболовци донели још када је бара настала. По наводима локалног становништва, доношење примерака различитих врста риба у бару је настављено током година. Данас тамо живе углавном шаранске рибе и цверглани (*Ameiurus nebulosus*). Од врста водоземаца, готово сваког пролећа забележена је појава обичног даждевњака (*Salamandra salamandra*). За крастаче (*Bufo bufo*) и шумске жабе (*Rana dalmatina*) ово је место за размножавање сваког пролећа. Такође, зелене жабе (*Pelophylax esculentus complex*) су веома заступљене током активног дела године. Жутотрби мукач (*Bombina variegata*) и гаталинка (*Hyla arborea*) су ретко виђани. Људска активност најчешће се своди на посете рибара и становника села Зуце, повремено саобраћај по шумском земљаном путу око 15 метара од баре, и гомилање смећа у непосредној околини као и у самој бари. Најближе домаћинство је на око 300 метара од баре, а главни сеоски асфалтни пут је 530 метара удаљен од ње. На овом путу није пронађено много згажених водоземаца, па се претпоставља да дотични пут не прелази преко њихове миграторне руте. Најближе пољопривредно земљиште је удаљено 590 метара од баре. Током година повремено су примећени трагови могућег хемијског загађења баре; најчешће се срећу беле пенасте издужене површине или неки вид уљастог прелива у неким њеним деловима.

3.3. Теренске процедуре

3.3.1. Прикупљање података о репродуктивној фенологији

Истраживања динамике фенологије размножавања обичне крастаче су вршена спорадично од 2001. до 2003. године у склопу посматрања диверзитета врста водоземаца на простору баре коју наведена популација користи за размножавање. Године 2003. истраживања су прекинута због логистичких ограничења да би била настављена 2011. године. Посете простору за размножавање су почињале почетком марта. Посматрање је било најинтензивније у 2015. години, када се са посетама започело већ од јануара. Могућа активност жаба је проверавана једном недељно. Од дана када би се први мужјаци појавили у води, обилазак баре је спровођен свакодневно. Приликом сваке посете, кретањем у смеру казаљки на часовнику око баре од увек исте почетне тачке, проверавало се да ли у води има обичних крастача. Посете би постајале ређе када би се приметило да број јединки нагло опада, али не би биле прекинуте све док и последњи мужјак не напусти станиште за размножавање.

Следећи фенолошки параметри бележени су током поменутих година: први дан када су мужјаци примећени на станишту за размножавање (почетак сезоне размножавања); први дан када су примећени амплексуси; дан када је врхунац активности (највећи број јединки на станишту за размножавање); последњи дан у низу када су мужјаци примећени (последњи дан сезоне размножавања) и укупно трајање сезоне размножавања изражено кроз број дана трајања сезоне размножавања током неке године. Фенолошки параметри, тј. догађаји током сезоне размножавања, представљени су бројем дана током којих се догађају, а према редном броју дана у години.

Пратећи процедуру Reading-а (1998), метеоролошки параметар који је посматран је средња дневна температура али, ради проширења истраживања, додате су још и

средња дневна влажност ваздуха и средња дневна количина падавина (преципитација). Овакви сирови подаци су прерађени на следећи начин: израчунате су просечне, минималне и максималне вредности средњих дневних вредности температуре ваздуха, влажности ваздуха и преципитације за период од 40 дана пре почетка сезоне размножавања (Reading 1998). Кумулативна вредност средње количине падавина је такође израчуната за исти период. Главни циљеви истраживања били су: 1) утврдити да ли има промене у фенологији размножавања обичне крастаче током одабраног узастопног низа година (2011 – 2015) и да ли има промене у вредностима одабраних метеоролошких параметара током година (2011 – 2015); 2) утврдити постоји ли повезаност варирања метеоролошких параметара и параметара фенологије размножавања обичне крастаче (2011 – 2015).

Метеоролошки подаци су преузети од Републичког хидрометеоролошког завода Србије за метеоролошку станицу Кошутњак (<http://www.hidmet.gov.rs>).

3.3.2. Прикупљање података о популационој структури

Приликом сваког обиласка барем у сезони размножавања обичне крастаче вршен је попис уочених адултних јединки, при чему би се оне одвајале по полу и статусу (солитарне или у амплексусу). На овај начин, бројност адултног дела популације може да се одреди као највећи број јединки виђен у центру за размножавање током сваке сезоне размножавања. Претпостављено је да нема прескакања сезоне размножавања од стране одређених полно зрелих јединки. Исти подаци су такође корисни јер омогућавају да се током година одреди и прати однос полова у популацији. Овај популациони параметар је одређен као однос између највећег броја забележених одраслих мужјака и највећег броја забележених одраслих женки на станишту за размножавање за сваку сезону (Lodé 2009). Испитан је могући утицај већ наведених метеоролошких параметара на бројност популације. Израчунате су средње вредности метеоролошких података за период од три зимска месеца (децембар, јануар и фебруар). За анализирање су одабрани подаци из зимског периода зато што је критичан за преживљавање јединки жаба. Током овог периода траје стање хибернације код водоземаца из умереног климатског поднебља, а од квалитета хибернације ће зависити стање организма јединки на почетку следеће сезоне размножавања (Reading & Clarke 1995; Reading 2007). Адултне јединке оба пола су узорковане неинвазивним методама (прикупљање меретривом или ручно), ради утврђивања узрасне структуре популације. Узоркованим јединкама је одстрањивана вршна фаланга најдужег прста једног задњег екстремитета и конзервирана у 96% етанолу. Фаланге су подвргнуте скелетохронолошкој анализи (Castanet & Smirina 1990) ради утврђивања старости, односно процене узрасне структуре репродуктивног дела популације.

3.3.3. Прикупљање података о морфометријским одликама, кондиционом индексу масе тела, полном диморфизму у величини тела и узрасној структури

Узорковане јединке су мерене *in situ*, након чега су враћане у репродуктивни центар. Мерене су им дужина и маса тела (код оба пола) и дужина предњих и задњих екстремитета (мужјаци). Јединке су мерене нонијусом са прецизношћу од 0,01mm. Дужина тела је мерена као растојање од врха њушке до клоаке (енг. "Snout-vent length" - SVL). Предњи екстремитети (енг. "Upper Leg Length" - ULL) су мерени из два дела (укупну дужину чине збир дужина надлактице (лат. "Humerus" - H) и подлактице (лат. "radioulna + carpus + metacarpus + phalanges" - m)) док су задњи (енг. "Hind Leg Length" - HLL) мерени у целости, лаганим развлачењем у прав положај. Маса тела је мерена вагом

са прецизношћу од 1g. Године 2012. мерења нису могла да се изврше због недостатка логистичке подршке.

3.4. Одређивање старости скелетохронолошким методом

Одређивање старости адултних јединки рађено је применом скелетохронолошке методе по Castanet & Smirina (1990).

Одређен број костију је обрађен у лабораторији професора Дана Когалничану (Dan Cogălniceanu), Универзитет Овидијус (Universitatea „Ovidius” din Constanța), Констанца, Румунија, док је други део урађен у лабораторији Института за биолошка истраживања „Синиша Станковић” – Институт од националног значаја за Републику Србију, Универзитет у Београду. Одређене разлике постоје у целокупном процесу и материјалу који је коришћен, па је детаљан опис процедуре са варијантама примењеним у обе лабораторије приложен у Додатку дисертације.

3.5. Статистичке процедуре

Истраживања популације обичне крастаче су трајала пет узастопних година, како је дефинисано циљевима ове студије. Фенолошки, метеоролошки и популациони параметри су сакупљени за укупан период истраживања (од 2011. до 2015.). Морфометријски параметри су познати за период од четири године (не постоје подаци из 2012. године). Подаци о узрасној структури популације су познати за период од три године (од 2013. до 2015.). Зависно од карактеристика података биране су параметарске или непараметарске статистичке методе. Параметарске методе које су коришћене су: линеарна регресија, корелациона анализа, анализа варијансе (ANOVA), факторска анализа варијансе (факторска ANOVA), Tukey HSD тест и анализа коваријансе (ANCOVA). Непараметарске методе које су коришћене су: Кендалов коефицијент ранг корелације тау, Mann–Whitney и Kruskal–Wallis тест.

3.5.1. Анализа дејства срединских параметара на фенологију размножавања

За анализу фенолошких параметара, као и за метеоролошке параметре за период од 40 дана пре почетка сезоне размножавања урађена је описна (дескриптивна) статистика. Приказан је број посматраних година, аритметичка средина (средња вредност даље у тексту), најмања и највећа вредност фенолошких или метеоролошких параметара и стандардна одступања.

Сваки од параметара је тестиран на нормалну расподелу, како за укупан период истраживања, тако и за сваку годину појединачно.

Средње вредности метеоролошких параметара су израчунате за укупан период од пет година и то за сваки дан од 40. дана пре почетка сезоне размножавања до почетка сезоне размножавања.

Пошто су ове променљиве имале нормалну расподелу измерених вредности, извршена је регресиона анализа средњих вредности метеоролошких параметара за исти број дана у наведених 40 дана пре почетка сезоне размножавања и броја дана од

један до 40. Ово је урађено како би се испитали могући трендови метеоролошких параметара у периоду пре почетка сезоне размножавања.

На исти начин анализе су урађене и за период од седам дана пре почетка сезоне размножавања ради провере могућих трендова, као и за вредности количине падавина у периоду од 14 дана пре почетка сезоне размножавања.

Промене фенолошких и метеоролошких параметара током периода од пет година испитане су применом линеарне регресије. Међусобни односи фенолошких и метеоролошких параметара су испитани применом Кендаловог коефицијента ранг корелације тау.

3.5.2. Анализа дејства срединских параметара на популационе и узрастне параметре

3.5.2.1. Ефективна величина популације

У овом раду ефективна величина популације је рачуната на више начина. Први начин је подразумевао примену једначине ефективне величине популације коју је осмислио Wright (1938): $Ne = (4 * Nm * Nf) / (Nm + Nf)$; Nm = највећи број забележених мужјака у току репродуктивног периода; Nf = број примећених женки у току репродуктивног периода. Пошто је однос полова током сваке године био доста померен на страну мужјака, други начин на који је рачуната ефективна величина популације је као двоструки број женки (Berven & Grudzien 1990).

Утицај неједнаког односа полова на ефективну величину популације може да се прикаже следећом формулом: $Ne = (4 * Nf * Nm) / (Nf + Nm)$ (у тумачењу Frankham 1995 и референци тамо), где је **Ne** ефективна величина популације, **Nf** број биолошких мајки у популацији, а **Nm** број биолошких очева у популацији.

Пошто су уочене флукуације величине адултног дела популације из године у годину, ефективна величина популације рачуната је и по формули коју је такође осмислио Wright (1938) и која је подразумевала рачунање хармонијске средине за целокупни период истраживања: $No = t / \sum(1 / Nei)$, Nei = ефективна величина популације у одређеној години.

Постоје подаци који указују да у оквиру ове врсте долази повремено да ситуације у којој више од једног мужјака успе да оплоди јаја која полаже женка. Како Szatecsny и сар. (2006) наводе, ово се дешава у 22% – 30% случајева. Због тога је претпостављена учесталост оваквих догађаја од 26% за популацију из Зуца, пошто није примећен велики број амплексуса са више мужјака. Највећи број примећених мужјака за сваку годину истраживања је повећан за 26%, док број женки није мењан. Нови број мужјака је затим изражен целим бројем. Ове нове вредности за оба пола су додате у класичну формулу за ефективну величину популације (Wright 1938).

Још један значајан популациони параметар је однос између укупне величине адултног дела популације и ефективне величине популације (**Ne/N**) (Mace & Lande 1991; Nunney & Campbell 1993; Frankham 1995). Овај параметар је рачунат на више начина, применом ефективне величине популације израчунате коришћењем различитих формула. Такође је израчунат и однос ова два параметра за укупан период посматрања, као количник већ добијене укупне ефективне величине популације и пребројане величине адултног дела популације за укупан период посматрања. Овај

параметар је рачунат применом различитих начина израчунавања вредности ефективне величине популације описаних у претходном тексту.

Дескриптивна статистика је урађена за сваки од горе наведених популационих параметара. Приказане су средња, најмања и највећа вредност популационих параметара, и стандардно одступање.

Корелације између популационих и метеоролошких параметара израчунате су преко Кендаловог коефицијента ранг корелације тау. Јављање тренда ка порасту или смањењу популационих параметара током периода истраживања је испитано линеарном регресијом. Описна статистика је приказана за узрасну структуру адултног дела популације по годинама и за укупан период истраживања.

3.5.2.2. Однос полова и узрасна структура адултног дела популације

Јединке различитих полова су анализиране одвојено, а затим скупа. Приказане су средња, најмања и највећа вредност узрасних параметара и стандардно одступање. Број јединки одређених година је такође приказан одвојено по половима. Узрасна структура је тестирана у погледу нормалности расподеле. Пошто је утврђено одступање од нормалне расподеле, примењени су непараметарски тестови (Mann–Whitney или Kruskal–Wallis) како би се упоредиле разлике у старости између полова и година као и тест вишеструког поређења (Multiple Comparisons test (2-tailed)) како би се утврдило између којих година постоје разлике, као и да ли се јављају између полова.

Јављање тренда ка повећању или смањењу старости јединки током периода истраживања је испитано помоћу линеарне регресије. Израчунат је Кендалов коефицијент корелације између метеоролошких параметара са једне стране и старости јединки и популационих параметара. Коришћене су вредности метеоролошких параметара за зимски период, као што је наведено раније.

3.5.3. Анализа морфометријских параметара и полног диморфизма у величини тела адултних јединки

Добијене мере тежине и дужине тела и екстремитета су преконтролисане како би се утврдиле вредности које сувише одступају од осталих (превише мале или велике) те могу бити производ грешке особе која мери или записује величине променљивих. Како би се то урадило примењен је нормални обострани тест за детектовање вредности које одступају. Овај тест детектује све вредности које су више од три стандардна одступања веће или мање од средње вредности. Након тога је рађена линеарна регресиона анализа за сваки пар морфометријских параметара. На основу највећег добијеног коефицијента детерминације одређује се регресиона једначина и њеном применом добијене су нове вредности параметара које су коришћене у наредним анализама.

Описна статистика је урађена за мужјаке и женке посебно, за целокупни период истраживања и за сваку годину појединачно. Приказан је број ухваћених јединки, средња, најмања и највећа вредност морфометријских параметара и стандардна одступања.

Морфометријски параметри су затим тестирани на нормалну расподелу за сваку годину узорковања и за целокупни период истраживања, посебно за мужјаке и женке.

Факторска анализа варијансе (ANOVA) је коришћена за процену разлика дужине тела између полова и година, испитано је присуство полног диморфизма у популацији током целокупног времена истраживања и за сваку годину појединачно. Вредности су претходно логаритмоване. Затим је примењен Tukey HSD тест како би се утврдило којих година су се средње вредности дужине тела разликовале.

Применом анализе коваријансе (ANCOVA) са дужином тела као коваријатом и годинама и полом као категоричким променљивима (факторима), тестиране су промене тежине тела (зависна променљива). Tukey HSD тест је примењен како би се утврдило којих година су се средње вредности тежине тела разликовале. Све вредности су претходно логаритмоване.

Користећи индекс полног диморфизма: $I = Lf / Lm - 1$, где је **Lf** средња дужина женке, а **Lm** је средња дужина мужјака (Lovich & Gibbons 1992), квантификована је такође разлика између полова у дужини тела. Приказане су и разлике у величини између полова за исте временске периоде.

Постојање трендова ка повећању или смањењу индекса полног диморфизма и разлике у величини између полова током периода истраживања је испитано помоћу линеарне регресије.

На исти начин је испитано и јављање тренда ка повећању или смањењу вредности морфометријских параметара женки током периода истраживања.

Такође, посебно за мужјаке је урађена ANCOVA за морфометријске параметре екстремитета (дужина надлактице, подлактице, предњих и задњих екстремитета) са дужином тела као коваријатом и годинама као категоричком променљивом (фактором).

Додатни Tukey HSD тест је урађен како би се утврдило између којих година се разликују параметри. Како дужина надлактице није испољавала нормалну расподелу, чак и када се логаритмује, примењен је метод рангирања исте (standard competition ranking) и тек онда је добијена нормална расподела.

Постојање тренда ка повећању или смањењу морфометријских параметара мужјака током периода истраживања испитано је помоћу линеарне регресионе анализе.

3.5.4. Анализа неслучајног укрштања

У зависности од стања у коме су били при хватању, мужјаци су подељени у две категорије (статус): мужјаци ухваћени у амплексусу са женком („успешни мужјаци“ надаље у тексту) и мужјаци ухваћени у потрази за женком („слободни мужјаци“ надаље у тексту).

Описна статистика је урађена посебно за слободне и успешне мужјаке и то за целокупни период истраживања и за сваку појединачну годину.

Факторска ANOVA је примењена да би се проверило постоје ли разлике у дужини тела мужјака где су променљиве статус и година сматране факторима. Tukey HSD тест је затим примењен како би се утврдило у ком случају (којих година и/или између којих статуса) постоје разлике.

Како би се испитало да ли постоје разлике у морфометријским параметрима између мужјака различитих статуса (слободни или успешни) и између различитих година урађена је ANCOVA за морфометријске параметре (тежина тела, дужина надлактице, подлактице, предњих и задњих екстремитета) са дужином тела као коваријатом, те статусом и годинама као категоричком променљивом (фактором). Tukey HSD тестови су затим примењени како би се утврдило којих година и у којим статусима су се средње вредности морфометријских параметара мужјака значајно разликовале.

Постојање тренда ка повећању или смањењу вредности морфометријских параметара мужјака током периода истраживања засебно за сваки статус испитано је линеарном регресионом анализом.

Како би се утврдило да ли постоји асортативно укрштање, урађена је линеарна регресиона анализа логаритмованих вредности дужине тела женки на логаритмоване вредности дужине тела мужјака са којима су нађене у пару.

3.5.5. Утицај срединских параметара на кондициони индекс масе тела адултних јединки

Кондициони индекс масе тела је рачунат засебно за сваки пол по методи Szatecsny & Schabetsberger (2005): $Wr_{\text{(кондициони индекс)}} = 100 * (W/Ws)$, где **W** представља измерену тежину јединке. Да би се добио **Ws** потребно је урадити линеарну регресиону анализу логаритмованих вредности тежине јединке на логаритмовану дужину јединке. Из регресионе анализе се добију очекиване вредности тежине на основу унетих дужина тела јединки. Те вредности се затим антилогаритмују, па потом помноже вредношћу суме квадрата стандардне грешке која је израчуната овом формулом: $Exp(S^2/2)$ (Baskerville 1972). На тај начин се добија **Ws** за сваку јединку и могућност да се одреди кондициони индекс масе тела.

Вредности кондиционог индекса масе тела за целокупни период истраживања, али и за појединачне године, код женки и мужјака засебно, приказане су описном статистиком (број јединки, средња, најмања и највећа вредност кондиционог индекса масе тела и стандардна одступања).

Кондициони индекси масе тела су затим тестирани у погледу нормалности расподеле за сваку годину узорковања (2011, 2013, 2014 и 2015), као и за целокупни период истраживања, посебно за мужјаке и женке.

Методом ANOVA је утврђено да ли има значајних разлика у вредностима кондиционих индекса масе тела између година. Анализе су урађене посебно за оба пола. Tukey HSD тест је затим примењен како би се утврдило којих година су се средње вредности кондиционих индекса масе тела разликовале.

Мужјаци су затим подељени у две групе, по статусу у ком су нађени, на слободне и успешне. За сваку групу понаособ је рађена описна статистика по годинама, као и међусобно поређење мужјака различитих статуса за целокупни период истраживања. Кондициони индекси масе тела раздвојених група су поново тестирани на нормалну расподелу за сваку годину узорковања и за целокупни период истраживања.

Методом факторска ANOVA испитано је постојање разлике у кондиционом индексу масе тела између мужјака када су фактори били статус и година. Tukey HSD

тест је затим примењен како би се утврдило између којих година и/или статуса су се средње вредности кондиционог индекса масе тела разликовале.

Постојање тренда ка повећању или смањењу вредности кондиционог индекса масе тела током година засебно за сваки пол испитано је помоћу линеарне регресионе анализе. Испитивање је урађено на исти начин и посебно за оба статуса мужјака.

Кендаловим коефицијентом корелације испитани су, посебно за оба пола, међусобни односи вредности кондиционог индекса масе тела (средње, најмање и највеће вредности и варијансе) и метеоролошких параметара. Анализа је поновљена посебно и за различите статусе мужјака.

3.5.6. Анализа повезаности фекундитета, старости и величине тела женке

На основу узорка положених јаја од 25 женки обичне крастаче са истог локалитета прикупљеног током репродуктивне сезоне 2005. године одређен је опсег вредности реализованог фекундитета и линеарном регресионом анализом тестиран је однос између параметара који описују величину тела женке (дужина тела, маса тела) и њеног реализованог фекундитета. Пошто су добијени регресиони коефицијенти потврдили постојање корелације између ова два параметра, они су коришћени за утврђивање претпостављеног реализованог фекундитета женки измерених у периоду од 2011. до 2015. године, а на основу њихове дужине и масе тела.

Описна статистика претпостављених реализованих фекундитета је представљена за сваку годину и за целокупни период. Приказане су средње, најмање и највеће вредности претпостављеног реализованог фекундитета и стандардна одступања.

Променљиве: старост и претпостављени реализовани фекундитет, тестиране су на постојање нормалне расподеле.

ANOVA је коришћена за процену разлике између претпостављених реализованих фекундитета женки различитих година. Tukey HSD тест је затим примењен како би се утврдило између којих година постоје разлике.

Постојање тренда ка повећању или смањењу претпостављеног реализованог фекундитета током периода истраживања испитано је помоћу линеарне регресионе анализе.

Како би се испитало да ли постоје разлике у претпостављеном реализованом фекундитету женки различите старости, исте су подељене по годинама. Како су само пет женки биле узраста три године, због малог узорка ово годиште је изузето из анализа. Исто је учињено и са једном једином женком за коју је утврђено да има девет година, те су анализиране женке узраста од четири до седам година. Ниједна женка није имала осам година.

Претпостављени реализовани фекундитет и старост женки тестирани су на нормалну расподелу. Како нормална расподела није била утврђена, примењен је непараметарски Kruskal–Wallis тест да би се утврдиле разлике у претпостављеном реализованом фекундитету између женки различите старости.

Применом линеарне регресионе анализе проверено је да ли се јављају трендови у повећању или смањењу најмањих, средњих и највећих вредности претпостављеног реализованог фекундитета са порастом узраста анализираних женки.

Током интерпретације свих анализа у овој студији којима су обухваћене узастопне године истраживања, код процене статистичке значајности резултата узета је у обзир и Бонферонијева корекција. Статистички значајни резултати су наглашени подебљаним фонтом. У случају да применом Бонферонијеве корекције вредност падне испод прага значајности, резултат је наглашен подебљаним–искошеним фонтом.

Статистичке анализе су рађене у програму STATISTICA верзија 8.0.

Истраживања су одобрена од стране ресорног министарства за заштиту животне средине што потврђује документација приложена уз пријаву теме: Дозволе Министарства животне средине и просторног планирања Републике Србије бр. 353-01-29/2011-03 у 2011. години, Министарства животне средине, рударства и просторног планирања Републике Србије бр. 353-01-505/2012-03 у 2012. години, Министарства енергетике, развоја и заштите природе бр. 353-01-54/2013-08 у 2013. години, бр. 353-01-312/2014-08 у 2014. години и бр. 353-01-42/2014 у 2015. години.

4. РЕЗУЛТАТИ

4.1. Утицај срединских параметара на варирање фенолошких параметара

Почетак и крај сезоне размножавања представљени су у табели 1 као редни број дана од почетка године (01. јануар). Такође су приказани и бројеви дана када су примећени први амплексуси и највећи број јединки.

Табела 1. Дани бројани од почетка године (01. јануар) када су примећени битни догађаји у оквиру фенологије размножавања обичне крастаче.

Година	Дан почетка сезоне размножавања	Дан када је забележен први амплексус	Дан када је забележен највећи број јединки	Последњи дан сезоне размножавања	Дужина трајања сезоне размножавања
2011.	71	74	82	88	17
2012.	73	75	81	111	38
2013.	66	67	72	82	16
2014.	61	64	73	92	31
2015.	79	81	85	95	16

Метеоролошки параметри за период од 40 дана пре сезоне размножавања обичне крастаче су по годинама приказани у табели 2.

Табела 2. Метеоролошки параметри за период од 40 дана пре почетка сезоне размножавања обичне крастаче.

Година	Температура (°C)			Влажност ваздуха (%)			Падавине (mm)			
	Просечна ± стандардно одступање	Најмања	Највећа	Просечна ± стандардно одступање	Најмања	Највећа	Просечна ± стандардно одступање	Најмања	Највећа	Збирно
2011.	0,72±3,89	-7,60	9,20	76,10±12,08	47,60	93,60	1,46±3,59	0,00	17,70	58,40
2012.	-0,42±6,73	-12,10	9,80	70,71±11,78	51,20	93,90	1,56±3,38	0,00	14,40	62,30
2013.	4,53±3,42	-2,30	12,30	74,82±12,89	47,80	94,90	1,55±2,97	0,00	15,40	62,00
2014.	5,63±5,89	-5,90	16,90	72,61±11,11	45,00	93,10	1,05±2,36	0,00	8,90	64,00
2015.	5,30±3,45	-1,70	10,90	72,66±14,30	47,60	95,70	2,56±6,25	0,00	32,00	102,20

Резултати за посматрани период показују да је просечна сезона размножавања локалне популације обичне крастаче трајала око 24 дана (табела 3). Сезона је најкраће трајала 2013. и 2015. године – 16 дана, док је 2012. године трајала најдуже – 38 дана.

Просечан дан када сезона размножавања за популацију крастаче почиње био је 11. март (70. дан у години). Најранији почетак сезоне размножавања био је 02.03.2014. (61. дан у години), док је сезона најкасније почела 20.03.2015. (79. дан у години) (табела 3).

Први амплексус је бележен у просеку 72. дана (13. март). Најраније је забележен 64. дана (05.03.2014.), док је најкасније забележен 81. дана (22.03.2015.) (табела 3).

Врхунац активности у сезони размножавања дешавао се, у просеку, 79. дана (20. март). Најраније је врхунац активности забележен 72. дана (13.03.2013.), а најкасније 85. дана (26.03.2015.) (табела 3).

Последњи узастопни дан када је адултни мужјак обичне крастаче уочен (крај сезоне размножавања) је у просеку био 94. дан (04. април). Сезона се најраније завршила 82. дана (23.03.2013.), док је као најкаснији крај репродуктивне сезоне забележен 111. дана (20.04.2012.) (Табела 3).

На основу ових података, просечно трајање сезоне размножавања током анализираниог периода обухватало је дане од 11. марта до 04. априла.

Табела 3. Описна статистика за дане у години када су се одиграли неки од фенолошких догађаја за период истраживања од пет година (2011. – 2015.).

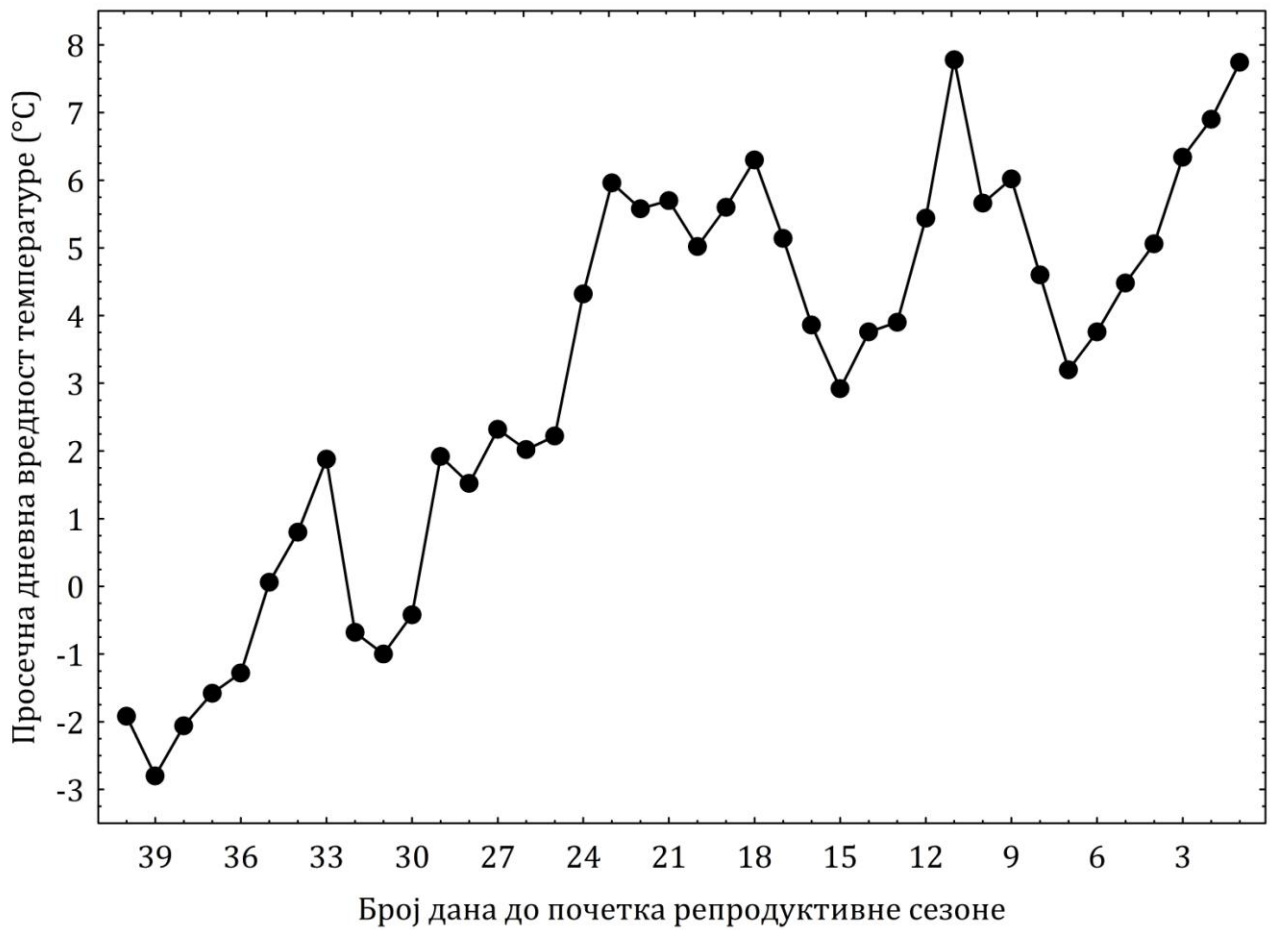
	Дан почетка сезоне размножавања	Дан када је забележен први амплексус	Дан када је забележен највећи број јединки	Последњи дан сезоне размножавања	Дужина трајања сезоне размножавања
Средња Вредност ± стандардно одступање	70±6,86	72±6,76	79±5,77	94±10,88	24±10,26
Најмања вредност	61	64	72	82	16
Највећа вредност	79	81	85	111	38

Посматрано за свих пет година, просечна температура ваздуха у периоду од 40 дана пре почетка сезоне размножавања варирала је од -5,92°C до 11,82°C са средњом вредношћу од 3,15°C. Просечна влажност ваздуха је варирала од 47,84% до 94,24% са средњом вредношћу од 73,38%. Просечна вредност количине падавина варирала је од 0mm до 17,68mm са средњом вредношћу од 1,63mm, док је средња вредност збирне количине падавина за период од 40 дана пре почетка сезоне размножавања износила 69,78mm (Табела 4).

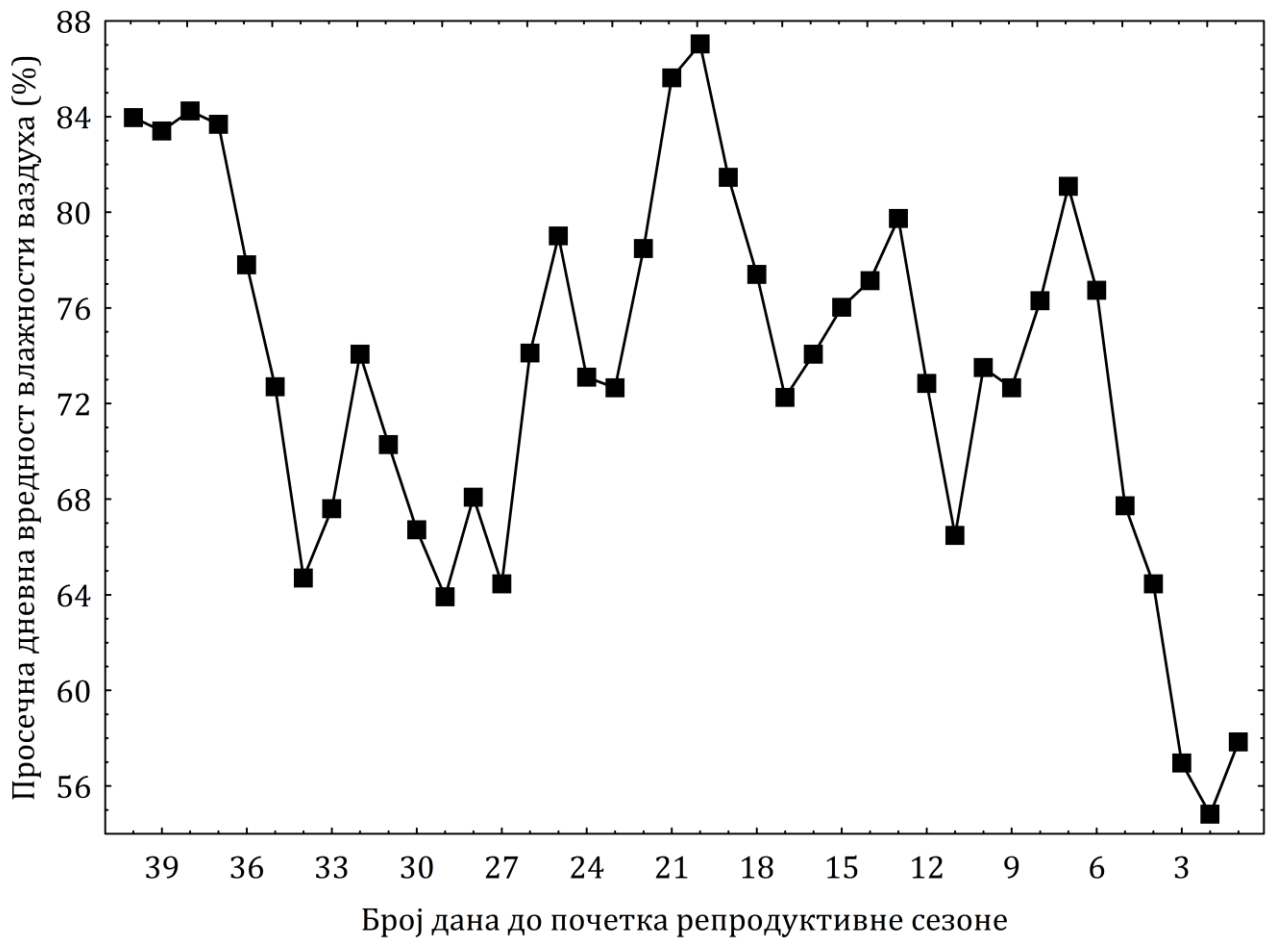
Табела 4. Описна статистика вредности метеоролошких параметара за период истраживања од пет година.

	Температура (°C)			Влажност ваздуха (%)			Падавине (mm)			
	Просечна	Најмања	Највећа	Просечна	Најмања	Највећа	Просечна	Најмања	Највећа	Збирно
Средња Вредност ± стандардно одступање	3,15 ± 2,80	-5,92 ± 4,24	11,82 ± 3,08	73,38 ± 2,10	47,84 ± 2,21	94,24 ± 1,05	1,63 ± 0,56	0,00 ± 0,00	17,68 ± 8,63	69,78 ± 18,24
Најмања вредност	-0,42	-12,10	9,20	70,71	45,00	93,10	1,05	0,00	8,90	58,40
Највећа вредност	5,63	-1,70	16,90	76,10	51,20	95,70	2,56	0,00	32,00	102,20

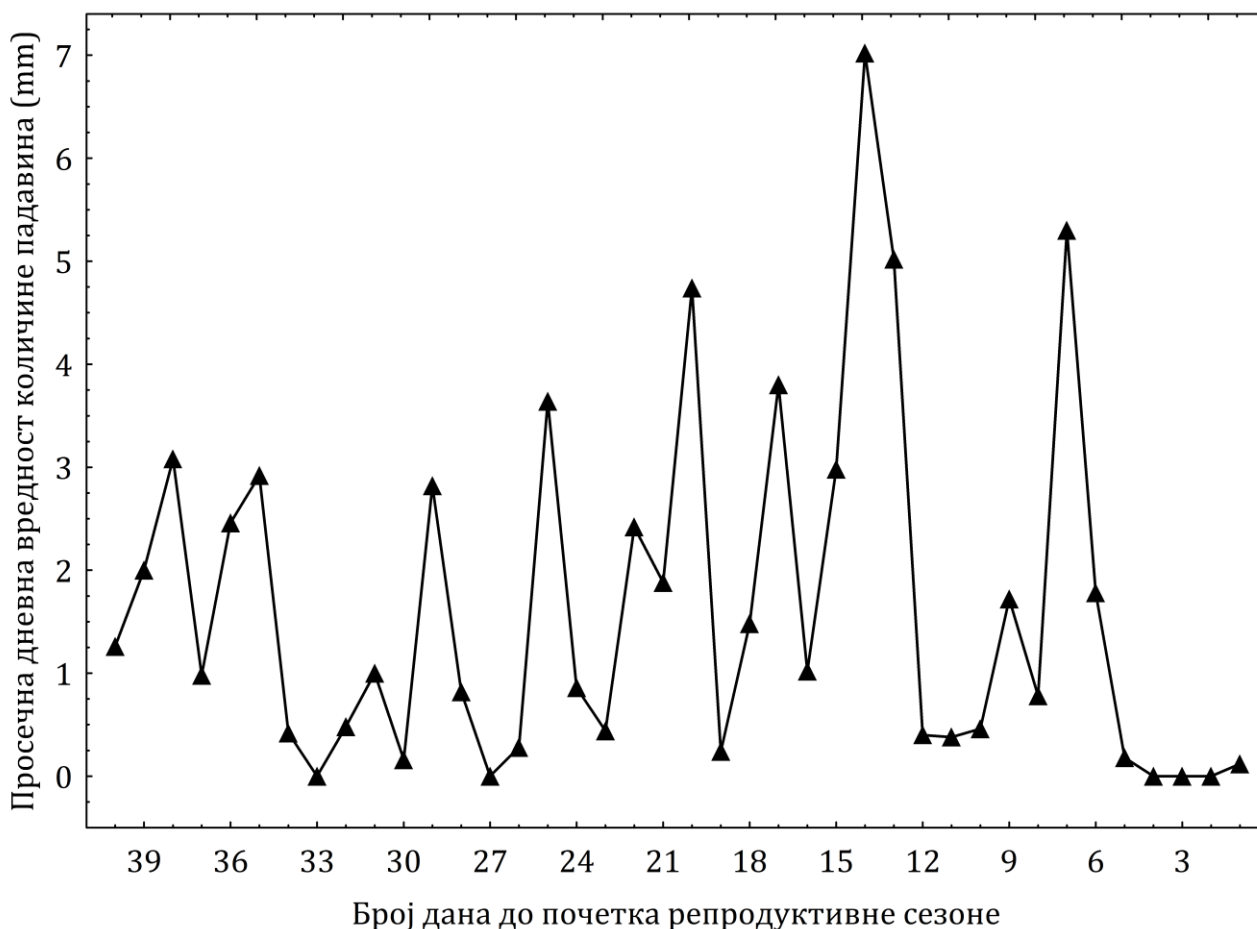
Резултати регресионе анализе показују да су се средње вредности просечне дневне температуре ваздуха, израчунате за пет узастопних година, повећавале од 40-ог до првог дана пре почетка репродуктивне сезоне (парцијална корелација = -0,84; $t = -9,58$; $p = \mathbf{0,00}$) док су средње вредности просечне влажности ваздуха за исти период показале тренд опадања, мада је статистичка значајност мала а применом Бонферонијеве корекције вредности падају испод прага значајности (парцијална корелација = 0,37; $t = 2,45$; $p = \mathbf{0,02}$). Средња вредност просечне количине падавина за исти период није се значајно повећавала или смањивала током 40 дана пре почетка сезоне размножавања (Слике 2, 3 и 4).



Слика 2. Средње вредности просечне дневне температуре ваздуха по дану рачунате за период од 2011. до 2015. и приказане за сваки дан у периоду од 40 дана пре почетка сезоне размножавања.



Слика 3. Средње вредности просечне дневне влажности ваздуха по дану рачунате за период од 2011. до 2015. и приказане за сваки дан у периоду од 40 дана пре почетка сезоне размножавања.

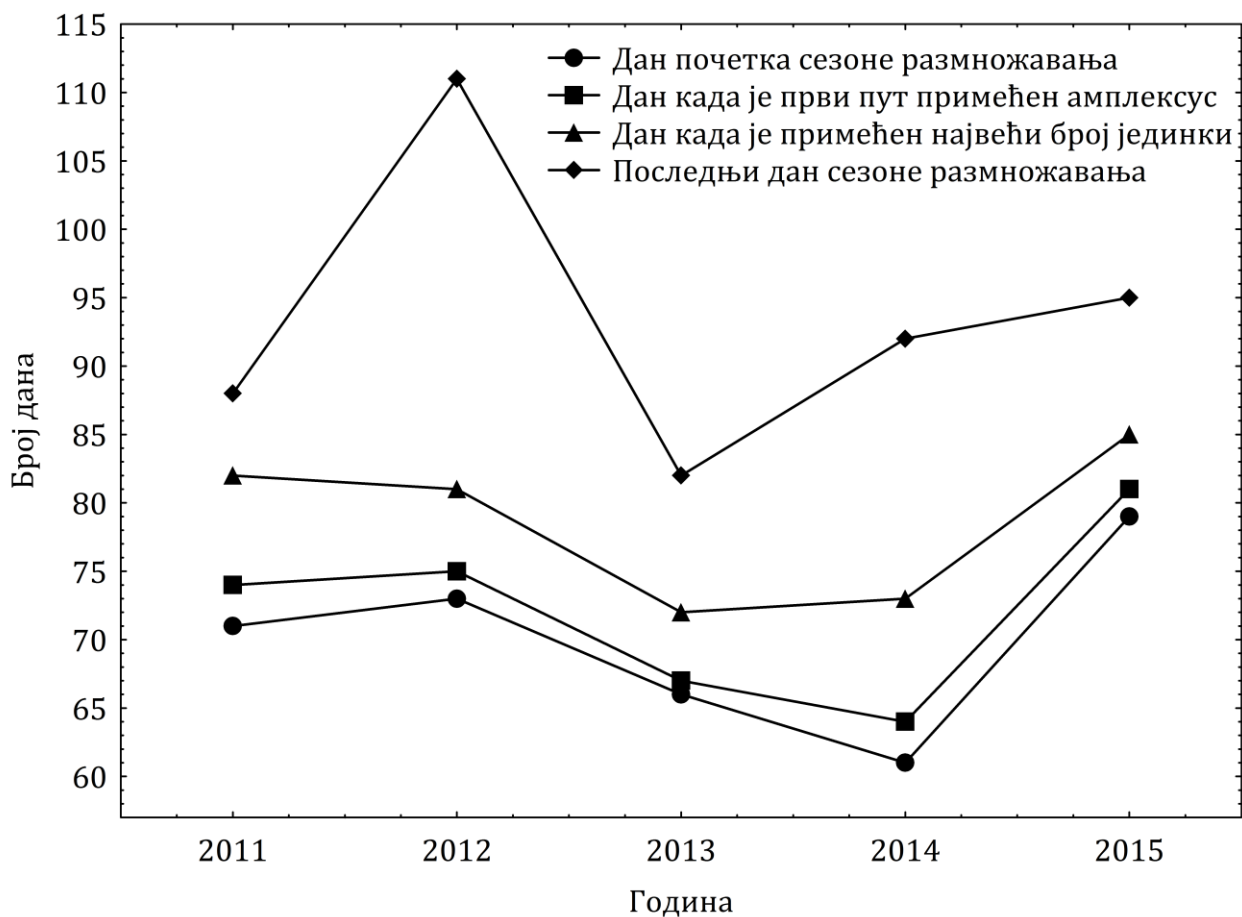


Слика 4. Средње вредности просечне дневне количине падавина по дану рачунате за период од 2011. до 2015. и приказане за сваки дан у периоду од 40 дана пре почетка сезоне размножавања.

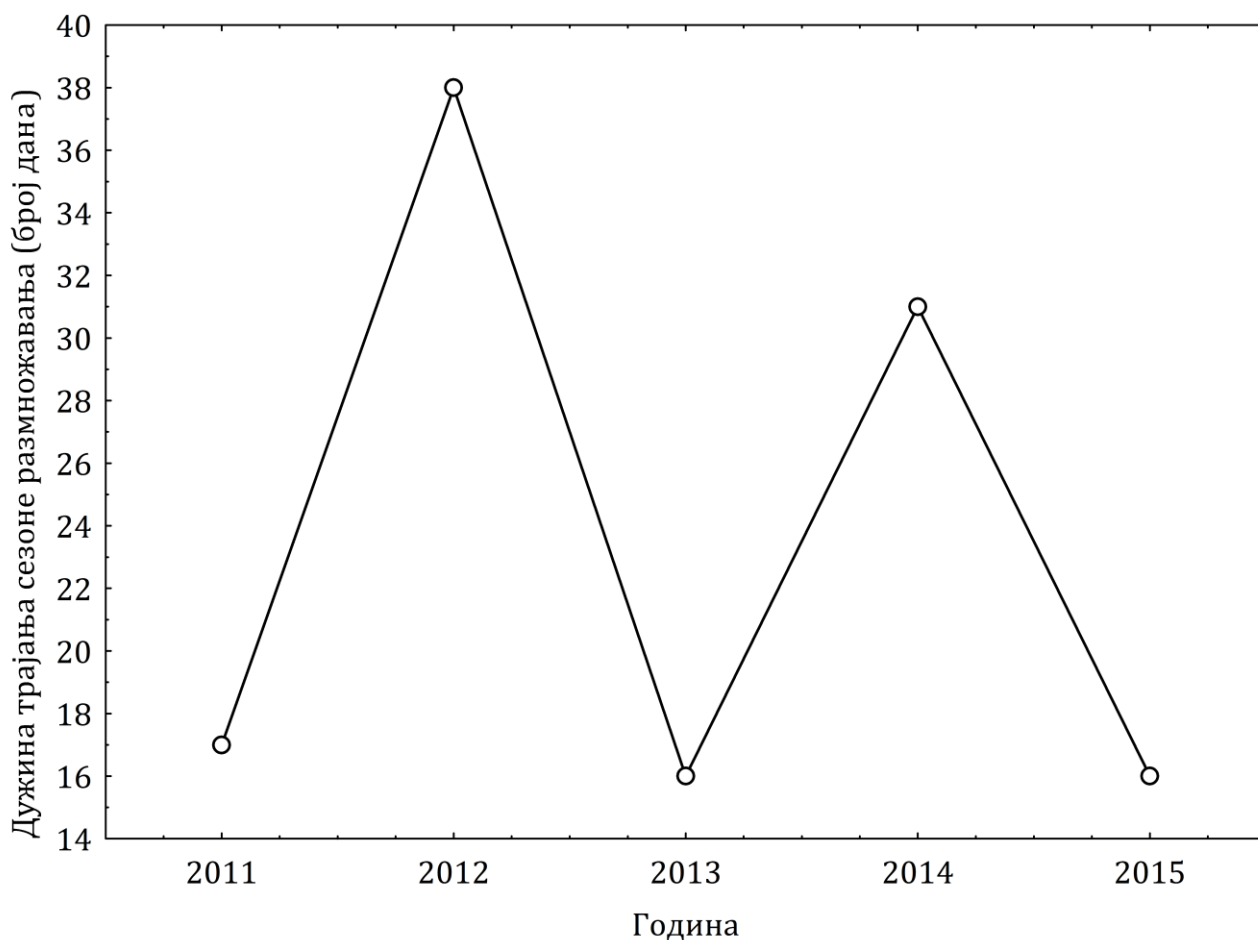
На сликама 2, 3 и 4 може да се примети да је недеља која претходи размножавању била сувља и топлија, а такође је и количина падавина била веома ниска. Резултати регресионе анализе показују да су се средње вредности просечне дневне температуре ваздуха, израчунате за пет узастопних година, повећавале од седмог до првог дана пре почетка репродуктивне сезоне (парцијална корелација = -0,99; $t = -21,95$; $p = 0,00$) док су средње вредности просечне влажности ваздуха за исти период показале тренд опадања (парцијална корелација = 0,94; $t = 6,34$; $p = 0,00$).

Ако се посматра период од 14 дана пре почетка репродуктивне сезоне, количина падавина показала је слаб тренд ка опадању (парцијална корелација = 0,58; $t = 2,46$; $p = 0,03$; применом Бонферонијеве корекције уочена разлика губи статистичку значајност).

Значајне промене фенологије размножавања обичне крастаче нису примећене током наведених година истраживања. Једино су репродуктивне сезоне 2013. и 2015. године трајале исти број дана. Нису нађени трендови ка ранијем или каснијем почетку фаза фенологије размножавања, нити ка скраћењу или продужењу трајања сезоне (Слике 5 и 6).



Слика 5. Динамика појаве одређених фенолошких параметара током сваке године истраживања.



Слика 6. Промена дужине сезоне размножавања током периода истраживања.

Применом линеарне регресионе анализе нису нађени значајни трендови повећања или смањења средњих вредности најмањих, највећих и просечних вредности метеоролошких параметара током периода истраживања.

Применом Кендаловог коефицијента корелације нису нађене значајне корелације између средњих вредности најмањих, највећих и просечних вредности метеоролошких параметара за сваку годину и фенолошких параметара за сваку годину.

4.2. Утицај срединских параметара на варирање популационих и узрасних параметара

Просечна цензусна величина репродуктивно активног дела популације за укупан период од пет узастопних година износила је 877 јединки. Најмањи број јединки забележен је 2014. године (566 јединки), док их је највећи број забележен 2012. године (1158 јединки). Највећи број мужјака пратио је исти тренд (551 јединки 2014. године – 1034 јединки 2012. године, просек 809 јединки). Женки је током сваке године било много мање (око 96 јединки у просеку). Најмање их је примећено 2014. године (59 јединки), док их је највише примећено 2013. године (170 јединки). Вредности ефективне величине популације биле су највеће у годинама када су женке најбројније и обрнуто (Табела 5; Слика 7). Ефективне величине популације израчунате на основу

Рајтове (Wright 1938) формуле, посматрано по годинама или за читав период истраживања, нису велике. Однос између ефективне и цензусне величине популације био је најмањи 2015., а највећи 2013. године. Однос полова је био значајно померен на страну мужјака, аритметичка средина броја мужјака на једну женку, рачуната за средње вредности из пет година истраживања је 9,8 мужјака на једну женку, док је неких година вредност овог параметра достигала и 14 према један. Најмања вредност односа полова била је 2013. године, и то четири према један.

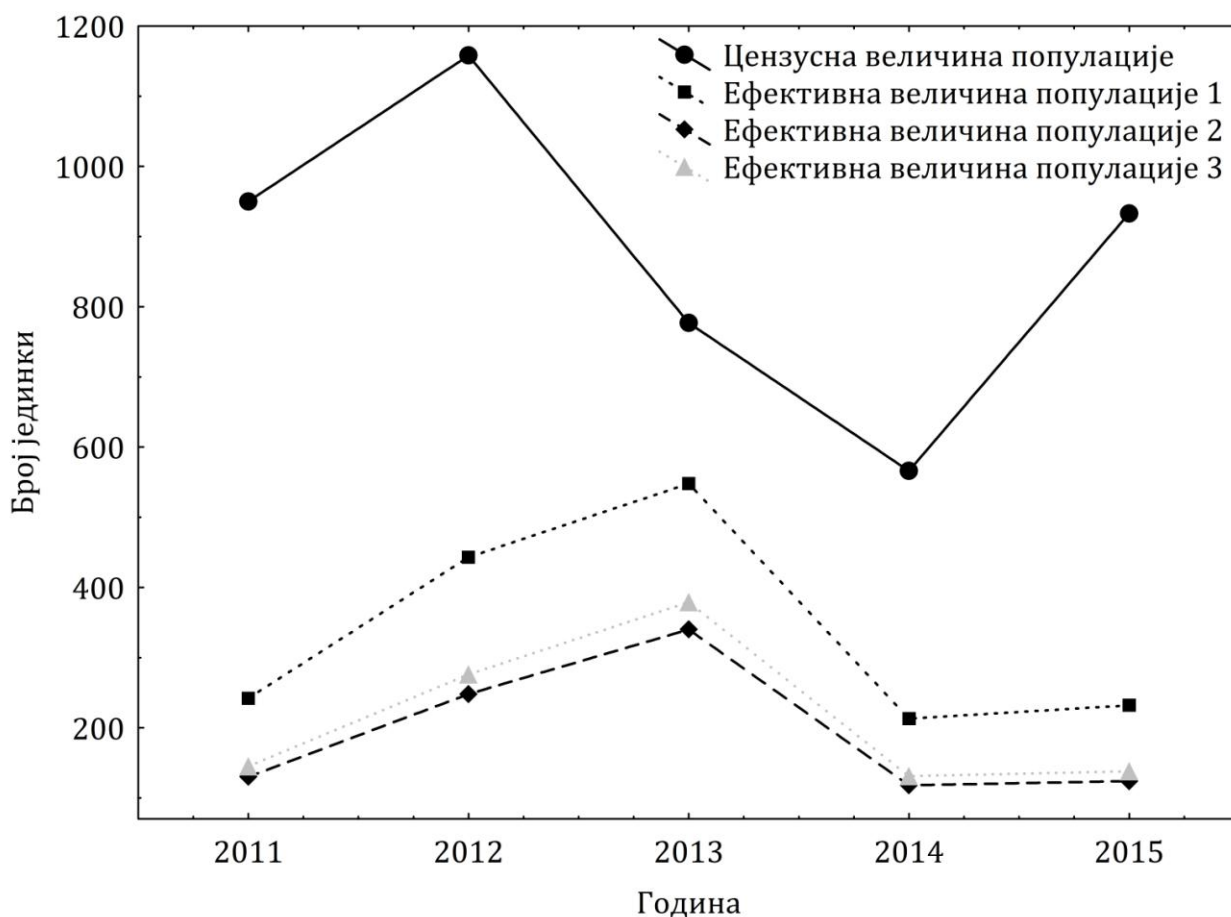
Табела 5. Популациони параметри обичне крастаче кроз године и описна статистика истих.

Година	N	N _{mmax}	N _{fmax}	SR	N _{em1}	N _{em2}	N _{em1} /N	N _{em2} /N	N _{mp}	N _{ep}	N _{ep} /N
2011.	950	885	65	14:1	242	130	0,25	0,14	82	145	0,15
2012.	1158	1034	124	8:1	443	248	0,38	0,21	156	276	0,24
2013.	777	706	170	4:1	548	340	0,63	0,39	214	379	0,43
2014.	566	551	59	9:1	213	118	0,35	0,19	74	131	0,21
2015.	933	871	62	14:1	232	124	0,25	0,13	78	138	0,15
Средња вредност за укупан период ± стандардно одступање	876,80 ± 220,31	809,40 ± 185,35	96,00 ± 49,36	9,8:1	290,37* ± 150,97	160,23* ± 98,72	0,33**	0,18**	120,80 ± 62,15	178,33* ± 110,11	0,20**
Најмања вредност за укупан период	566	551	59	4:1	213	118	0,25	0,13	74	131	0,15
Највећа вредност за укупан период	1158	1034	170	14:1	548	340	0,63	0,39	214	379	0,43

N = цензусна величина репродуктивно активног дела популације; N_{mmax} = највећи број мужјака примећен током неког дана; N_{fmax} = највећи број женки примећен током неког дана; SR = однос полова приказан као број мужјака/број женки; N_{em1} = ефективна величина популације рачуната по Рајтовој (Wright 1938) формули; N_{em2} = ефективна величина рачуната као двоструки број женки; N_{mp} = број успешних мужјака увећан за 20%; N_{ep} = ефективна величина популације рачуната по Рајтовој формули када се рачуна вишеструко очинство.

*приказане хармонијске средине

**рачунато као хармонијска средина одговарајуће средње ефективне величине популације за укупан период истраживања / средња вредност цензусне величине популације за укупан период истраживања.



Слика 7. Промене цензусне и ефективних величина популације током година истраживања.

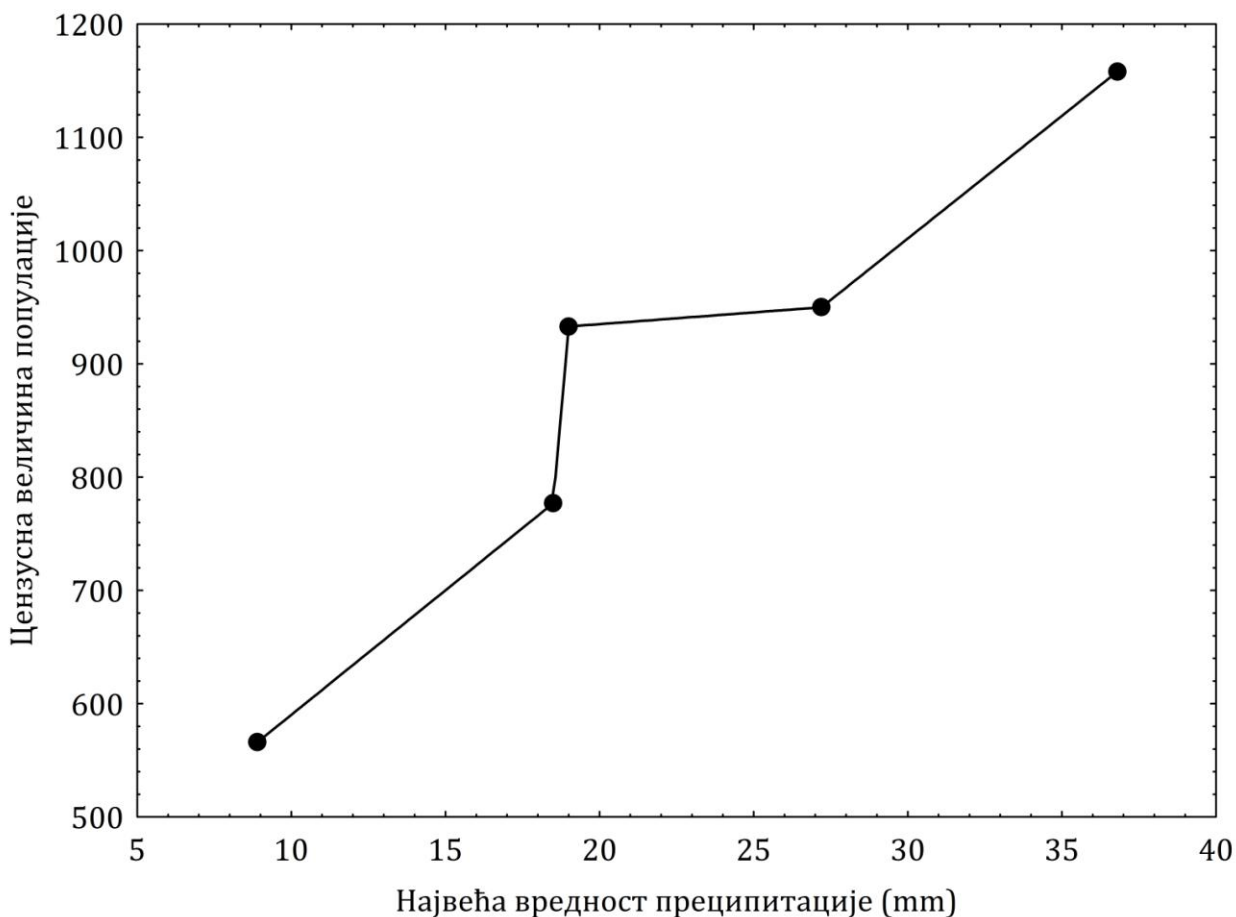
Ефективне величине популација су мерене на више начина: 1 = по Рајтовој формули; 2 = двоструки број женки; 3 = вишеструко очинство

Метеоролошки параметри за зимски период (децембар, јануар, фебруар) су приказани у табели 6.

Табела 6. Метеоролошки параметри за зимски период (месеци децембар, јануар и фебруар).

Година	Температура (°C)			Влажност ваздуха (%)			Падавине (mm)			
	Просечна± стандардно одступање	Најмања	Највећа	Просечна± стандардно одступање	Најмања	Највећа	Просечна± стандардно одступање	Најмања	Највећа	Збирно
2011.	1.69±5.59	-8,10	16,60	80,01±9.77	56,30	95,90	1,83±4.31	0,00	27,20	164,80
2012.	1,65±6.21	-12,10	14,90	76,01±10.87	52,10	98,00	2,16±5.14	0,00	36,80	196,70
2013.	3,25±3.72	-4,80	13,30	78,31±10.75	47,80	94,90	2,06±3.82	0,00	18,50	185,40
2014.	5,36±4.89	-5,90	16,90	75,62±11.78	45,00	98,20	0,58±1.70	0,00	8,90	51,90
2015.	4,17±4.32	-9,20	11,20	76,94±11.92	49,60	97,60	2,01±3.67	0,00	19,00	144,60

Применом линеарне регресионе анализе нису нађени значајни трендови повећања или смањења вредности популационих параметара током периода истраживања. Од метеоролошких параметара само је највећа количина падавина током зимских месеци који су претходили сезони размножавања била позитивно корелисана са цензусном величином популације и највећим бројем забележених мужјака у сезони размножавања (у оба случаја добијени су следећи резултати: Кендал тау = 1,00; Z = 2,45; $p = 0,01$) (Слика 8).

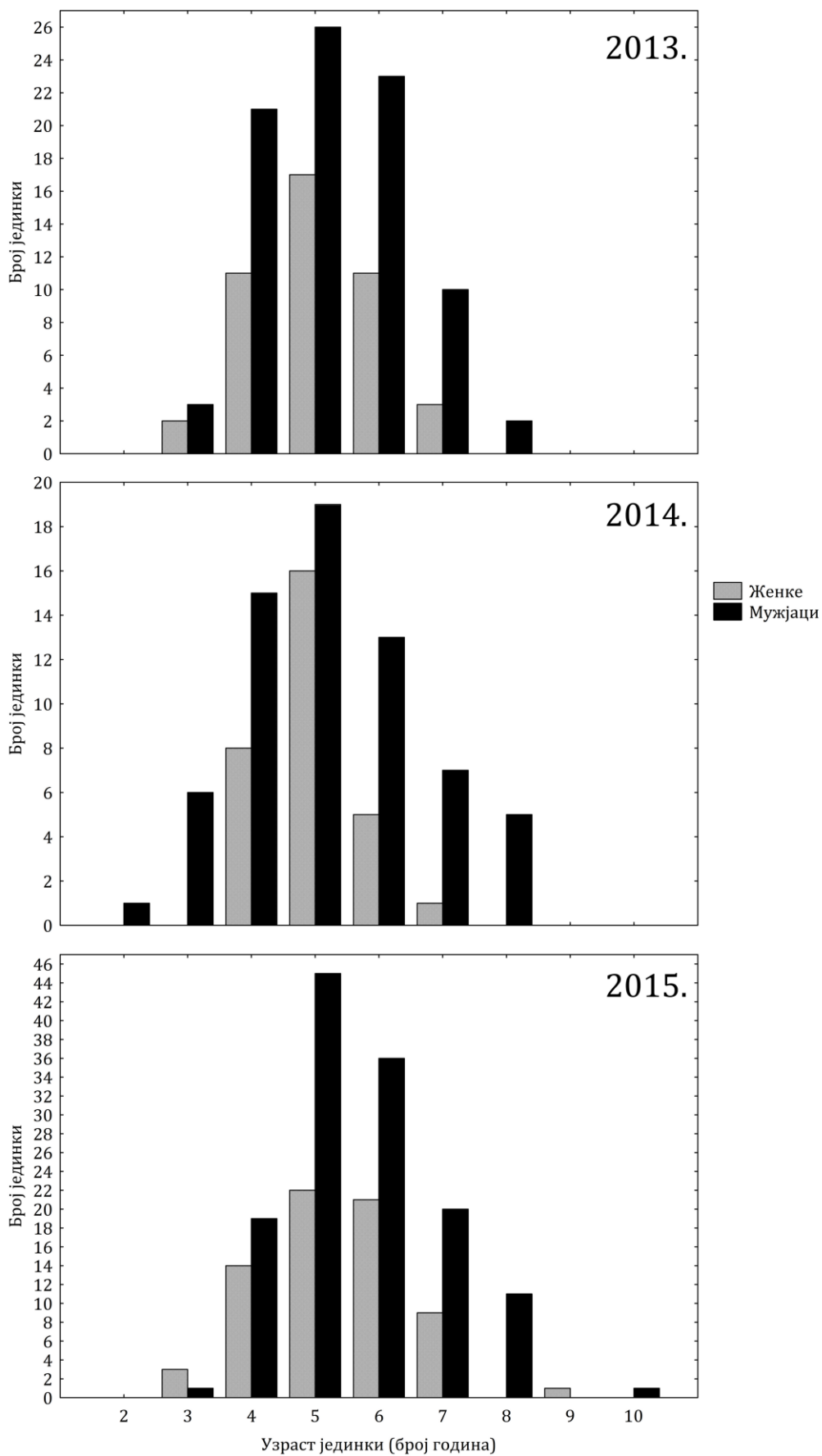


Слика 8. Варирање највећих вредности количине падавина током децембра, јануара и фебруара са вредностима цензусне величине популације.

Просечна старост јединки у репродуктивно активном делу популације у оквиру периода од 2013. до 2015. била је пет година за оба пола (женке: $5,17 \pm 1,04$; мужјаци: $5,44 \pm 1,27$). Најмлађе јединке су имале две, а најстарије десет година. Није примећена женка млађа од три године нити старија од девет година (Табела 7, Слика 9).

Табела 7. Описна статистика узрасне структуре популације обичне крастаче из године у годину и за укупан период, од 2013. до 2015. Приказан је и број јединки одређене старости.

Година	2013.	2014.	2015.	Укупан период
Описна статистика узрасне структуре свих јединки у популацији				
Број јединки	129	95	203	427
Средња вредност старости јединке ± стандардно одступање	5,19 ± 1,09	5,09 ± 1,25	5,57 ± 1,21	5,35 ± 1,20
Најмања вредност старости јединке – највећа вредност старости јединке	3–8	2–8	3–10	2–10
Описна статистика узрасне структуре женки у популацији				
Број јединки	44	30	70	144
Средња вредност старости јединке	5,05 ± 0,99	4,97 ± 0,76	5,33 ± 1,15	5,17 ± 1,04
Најмања вредност старости јединке – највећа вредност старости јединке	3–7	4–7	3–9	3–9
Описна статистика узрасне структуре мужјака у популацији				
Број јединки	85	65	133	283
Средња вредност старости јединке	5,26 ± 1,14	5,15 ± 1,42	5,70 ± 1,22	5,44 ± 1,27
Најмања вредност старости јединке – највећа вредност старости јединке	3–8	2–8	3–10	2–10



Слика 9. Узрасна структура полно зрелих јединки у популацији по годинама истраживања.

Применом непараметарске статистике (Mann–Whitney теста, за поређење између полова и Kruskal–Wallis теста, за поређење између година) утврђене су значајне разлике у узрасној структури између различитих година (Табела 8), док су разлике у узрасној структури између мужјака и женки биле на граници статистичке значајности ($p = 0,04$; применом Бонферонијеве корекције уочена разлика губи статистичку значајност).

Табела 8. Резултати Kruskal–Wallis теста за разлику у старости јединки по годинама (2013 – 2015).

	Н	Df	P
Све јединке	12,81	2	0,00
Женке	3,32	2	0,19
Мужјаци	9,56	2	0,01

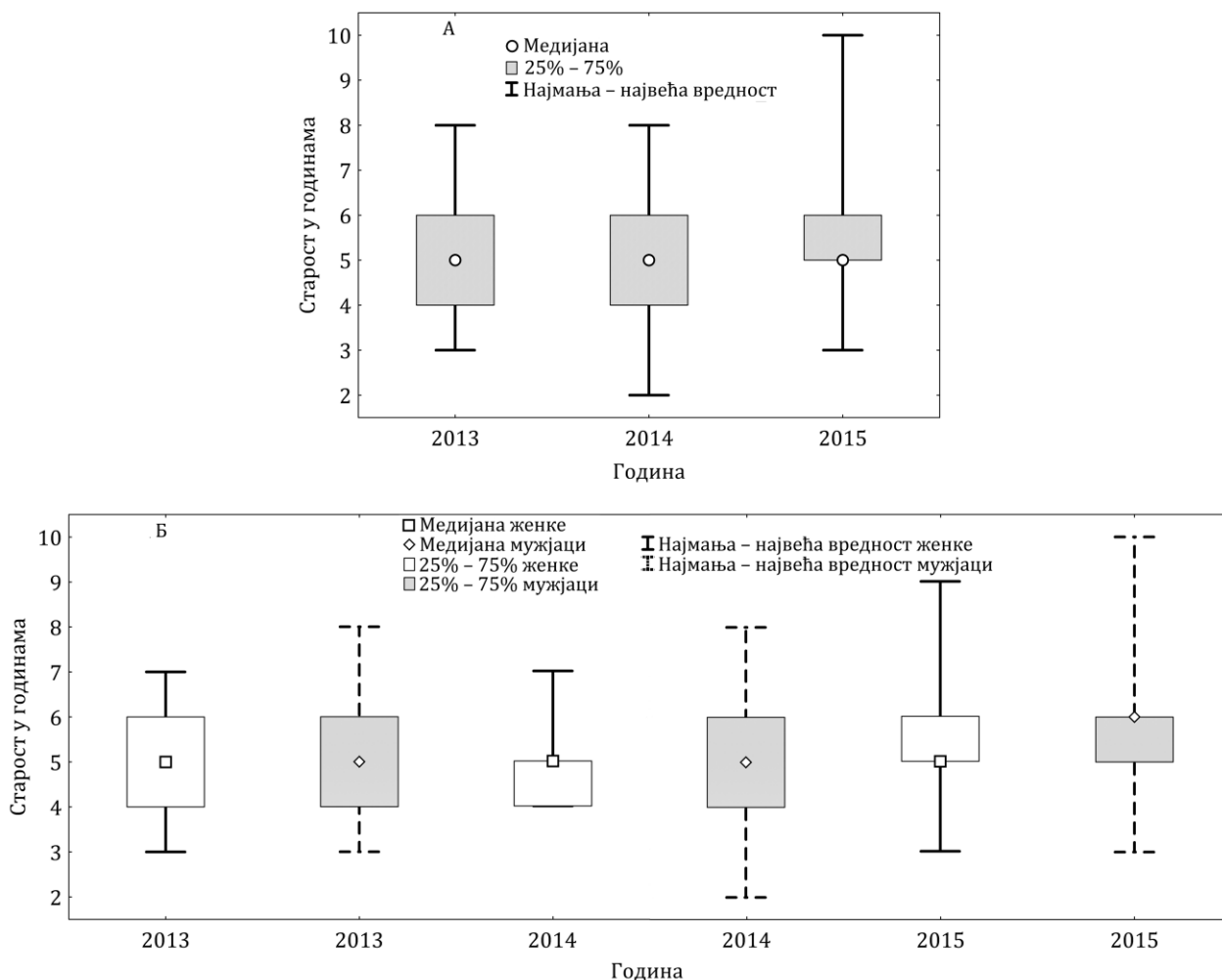
Применом теста вишеструког поређења уочавају се значајне разлике између појединих година у укупном узорку и код мужјака (Табела 9 и Слика 10).

Табела 9. Разлике у старости јединки између одређених година приказане за све јединке репродуктивно активног дела популације и одвојено по половима.

Све јединке репродуктивно активног дела популације	2013.	2014.
2013.		
2014.	1,00	
2015.	0,03	0,01
Женке	2013.	2014.
2013.		
2014.	1,00	
2015.	0,63	0,35
Мужјаци	2013.	2014.
2013.		
2014.	1,00	
2015.	0,07	0,02

Применом линеарне регресионе анализе нису нађени трендови ка порасту или опадању просечне, најмање и највеће вредности старости јединки током периода истраживања.

Применом непараметарске статистике (Кендалов коефицијент корелације) нису утврђене корелације између просечне, најмање и највеће старости јединки, и односа полова, величина популације или метеоролошких параметара.



Слика 10. Разлике у старости јединки током година. А) Укупна популација; Б) Женке и мужјаци посебно.

4.3. Варирање морфометријских параметара адултних јединки и полни диморфизам

Просечан мужјак у популацији из Зуца, посматрано за укупан период истраживања, био је тежак $54,8 \pm 7,59g$ и дугачак $76,31 \pm 4,44mm$. Дужина надлактице била је $17,63 \pm 3,29mm$, подлактице $37,51 \pm 2,33mm$, предњих екстремитета укупно $55,13 \pm 4,33mm$, а задњих екстремитета $96,01 \pm 5,06mm$. Најмању тежину је имао слободни мужјак из 2013. док је најтежи био успешни мужјак из исте године. Најмањи мужјак је био слободан и нађен године 2014. Највећи мужјак је био успешан и нађен је 2014. Најкраће надлактице је имао слободни мужјак из 2015. године, а најдуже успешни мужјак из 2011. године. Најкраће подлактице је имао слободни мужјак из 2014. године, а најдуже успешни мужјак из 2011. године. Најкраће предње екстремитете је имао слободни мужјак из 2015. године, а најдуже успешни мужјак из 2011. године. Најкраће

задње екстремитете је имао слободни мужјак из 2015. године, а најдуже такође слободан мужјак из 2014. године (Табела 10).

Табела 10. Морфометријски параметри мужјака популације обичне крастаче из околине Зуца за укупан период од четири године (2011, 2013, 2014 и 2015).

Морфометријски параметар	Број јединки	Средња вредност ± стандардно одступање	Најмања вредност	Највећа вредност
Тежина (g)	414	54,80±7,59	37,00	81,00
Дужине (mm)				
SVL (mm)	413	76,31±4,44	66,02	91,22
H (mm)	407	17,63±3,29	11,43	26,11
m (mm)	408	37,51±2,33	30,45	43,64
ULL (mm)	407	55,13±4,33	43,46	69,75
HLL (mm)	398	96,01±5,06	82,78	111,72

Просечна женка из ове популације током укупног периода истраживања била је тешка 162,88±31,15 и дугачка 100,43±5,94mm. Најлакша женка је измерена 2011. године. Најтежа је измерена 2015. године. Најкраћа женка је измерена 2014. године. Најдужа је измерена 2015. године (Табела 11).

Табела 11. Морфометријски параметри женки популације обичне крастаче из околине Зуца за укупан период од 4 године (2011, 2013, 2014 и 2015).

Морфометријски параметар	Број јединки	Средња вредност ± стандардно одступање	Најмања вредност	Највећа вредност
Тежина (g)	172	162,88±31,15	81,00	238,00
SVL (mm)	184	100,43±5,94	84,92	116,26

У укупном узорку измерених јединки женке су биле крупније од мужјака, што је карактеристично за ову врсту. Слични резултати добијени су израчунавањем вредности за сваку годину истраживања понаособ (Табеле 12 – 19).

Табела 12. Морфометријски параметри мужјака популације обичне крастаче из околине Зуца за годину 2011.

Морфометријски параметар	Број јединки	Средња вредност ± стандардно одступање	Најмања вредност	Највећа вредност
Тежина (g)	73	54,57±7,83	40,00	79,00
Дужине (mm)				
SVL (mm)	73	76,42±4,23	67,90	86,02
H (mm)	67	21,08±1,86	17,34	26,11
m (mm)	67	37,36±2,40	33,02	43,64
ULL (mm)	67	58,44±3,40	51,71	69,75
HLL (mm)	66	95,02±5,08	84,74	106,61

Табела 13. Морфометријски параметри женки популације обичне крастаче из околине Зуца за годину 2011.

Морфометријски параметар	Број јединки	Средња вредност ± стандардно одступање	Најмања вредност	Највећа вредност
Тежина (g)	24	147,73±36,04	81,00	208,00
SVL (mm)	24	98,73±4,78	90,09	107,09

Табела 14. Морфометријски параметри мужјака популације обичне крастаче из околине Зуца за годину 2013.

Морфометријски параметар	Број јединки	Средња вредност ± стандардно одступање	Најмања вредност	Највећа вредност
Тежина (g)	100	52,83±7,77	37,00	81,00
Дужине (mm)				
SVL (mm)	100	76,80±4,33	68,49	90,48
H (mm)	100	20,51±1,93	16,48	24,40
m (mm)	100	37,65±2,22	31,86	43,45
ULL (mm)	100	58,16±3,58	50,36	66,74
HLL (mm)	100	95,54±4,93	83,05	105,71

Табела 15. Морфометријски параметри женки популације обичне крастаче из околине Зуца за годину 2013.

Морфометријски параметар	Број јединки	Средња вредност ± стандардно одступање	Најмања вредност	Највећа вредност
Тежина (g)	49	147,62±28,93	100,00	228,00
SVL (mm)	49	98,93±5,53	85,21	113,24

Табела 16. Морфометријски параметри мужјака популације обичне крастаче из околине Зуца за годину 2014.

Морфометријски параметар	Број јединки	Средња вредност ± стандардно одступање	Најмања вредност	Највећа вредност
Тежина (g)	81	55,46±6,13	40,00	68,00
Дужине (mm)				
SVL (mm)	81	77,62±4,41	66,02	91,22
H (mm)	80	16,97±1,98	11,94	21,52
m (mm)	81	37,23±2,76	30,45	42,16
ULL (mm)	80	54,15±3,88	43,54	62,90
HLL (mm)	78	98,40±5,63	84,16	111,72

Табела 17. Морфометријски параметри женки популације обичне крастаче из околине Зуца за годину 2014.

Морфометријски параметар	Број јединки	Средња вредност ± стандардно одступање	Најмања вредност	Највећа вредност
Тежина (g)	20	162,85±29,99	105,00	215,00
SVL (mm)	31	98,87±5,47	84,92	108,58

Табела 18. Морфометријски параметри мужјака популације обичне крастаче из околине Зуца за годину 2015.

Морфометријски параметар	Број јединки	Средња вредност ± стандардно одступање	Најмања вредност	Највећа вредност
Тежина (g)	160	55,80±7,85	38,00	75,20
Дужине (mm)				
SVL (mm)	159	75,29±4,43	66,32	87,26
H (mm)	160	14,71±1,72	11,43	20,06
m (mm)	160	37,64±2,11	31,68	42,75
ULL (mm)	160	52,35±2,98	43,46	60,53
HLL (mm)	154	95,52±4,49	82,78	107,01

Табела 19. Морфометријски параметри женки популације обичне крастаче из околине Зуца за годину 2015.

Морфометријски параметар	Број јединки	Средња вредност ± стандардно одступање	Најмања вредност	Највећа вредност
Тежина (g)	79	176,94±24,34	123,00	238,00
SVL (mm)	80	102,47±6,13	91,12	116,26

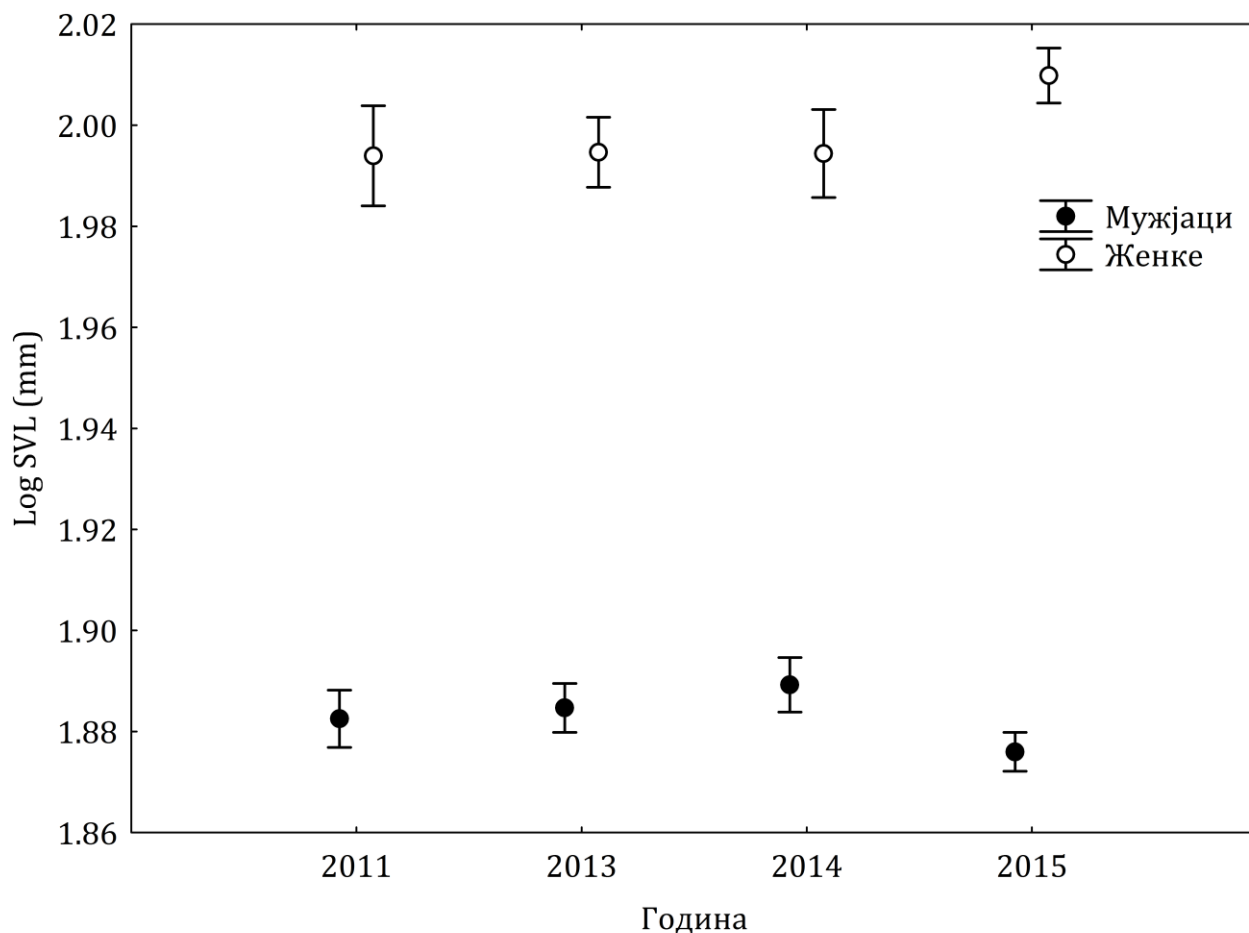
Када се примени факторска ANOVA са годинама и полом као категоричким променљивима, разлике у дужини тела између полова су статистички значајне, а присутна је и интеракција фактора година и пола, док између самих година нема значајних промена (Табела 20).

Табела 20. Резултати факторске ANOVA-е за дужину тела (SVL) са годином и полом као факторима, и интеракцијом година × пол. Вредности су логаритмоване.

	SS	Df	MS	F	p
Година	0,00	3,00	0,00	1,00	0,46
Пол	1,42	1,00	1,42	2324,00	0,00
Година × пол	0,02	3,00	0,01	11,00	0,00
Грешка	0,36	589,00	0,00		

Даљом анализом Tukey HSD тестом разлике између полова су очигледне, док разлике између година постоје између мужјака из 2014. и 2015. године. Између женки

из 2013. и 2015. се уочава разлика али је статистичка значајност слабија. Применом Бонферијеве корекције уочена разлика губи статистичку значајност (Слика 11).



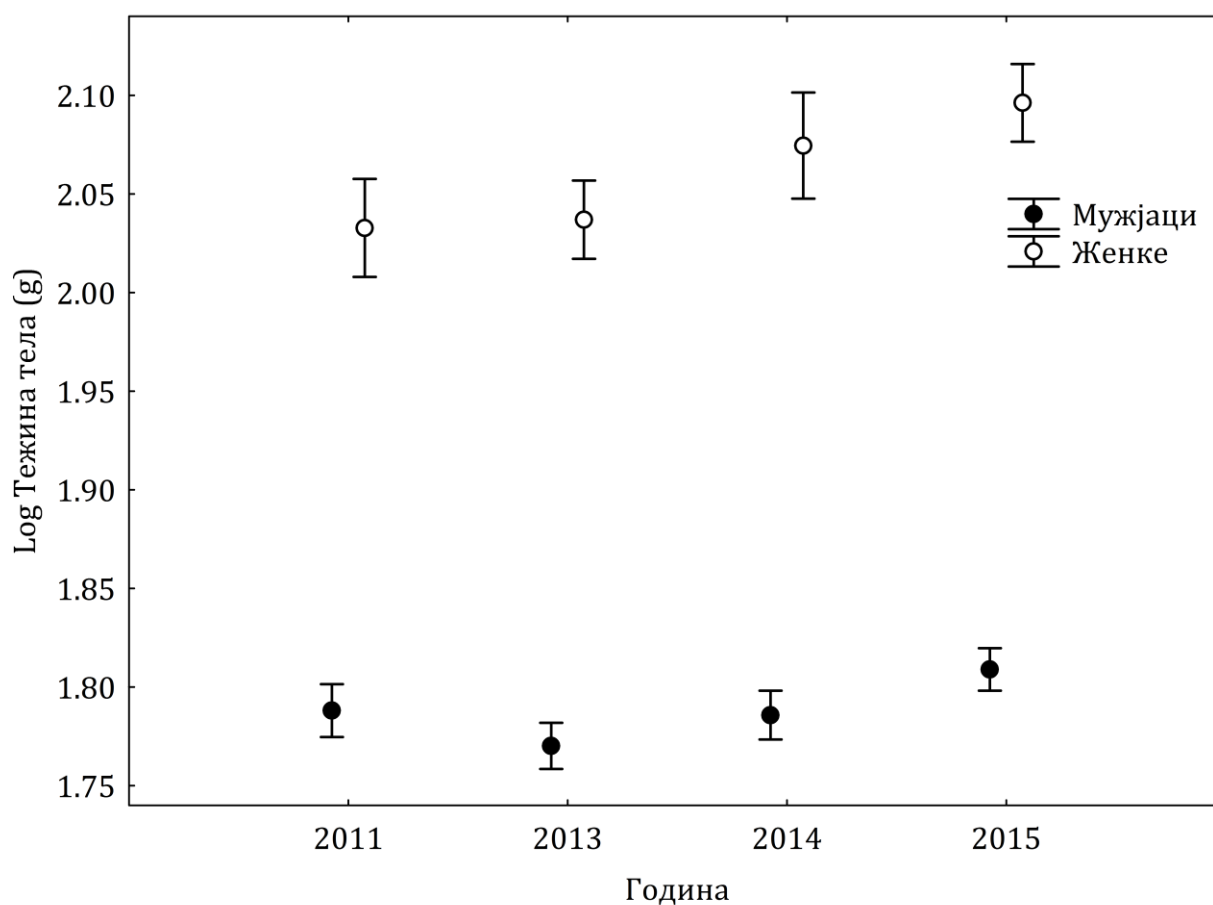
Слика 11. Варирање дужина тела мужјака и женки приказана по годинама истраживања. Тачке представљају средњу вредност а хоризонталне цртице интервал поверења од 95%.

Када се примени ANCOVA са дужином тела као коваријатом и годинама и полом као категоријским променљивима, уочава се значајно варирање релативне тежине током година, значајна разлика у релативној тежини између полова и значајан утицај интеракција пола и година на варирање релативне тежине (Табела 21; Слика 12).

Табела 21. Резултати ANCOVA за тежину тела са годином и полом као факторима и дужином тела као коваријатом. Приказана је и интеракција година × пол. Вредности су логаритмоване.

	SS	Df	MS	F	p
Log SVL	0,90	1,00	0,90	329,20	0,00
Година	0,23	3,00	0,08	27,72	0,00
Пол	1,51	1,00	1,51	554,59	0,00
Година × пол	0,03	3,00	0,01	3,58	0,01
Грешка	1,57	576,00	0,00		

Даљом анализом Tukey HSD тестом женке из 2015. године се разликују од оних из 2011. и 2013. Мужјаци из 2015. се разликују од оних из 2013. Женке из 2014. се разликују од оних из 2011. и 2013. али је статистичка значајност мала. Применом Бонферонијеве корекције уочене разлике губе статистичку значајност (Слика 12).



Слика 12. Варирање тежине тела мужјака и женки по годинама истраживања.

Просечна вредност индекса полног диморфизма за укупан период истраживања је 0,32, док је разлика у просечној величини била 24,14 mm. Промена индекса полног диморфизма током година приказана је у Табели 22.

Табела 22. Вредности индекса полног диморфизма и разлика у просечним дужинама тела током година.

Година	Вредност индекса полног диморфизма	Разлике у просечним дужинама тела између полова (mm)
2011.	0,29	22,31
2013.	0,29	22,13
2014.	0,27	21,25
2015.	0,36	27,18

Применом линеарне регресионе анализе нису нађени значајни трендови повећања или смањења индекса полног диморфизма или разлике у просечним вредностима величине тела током година.

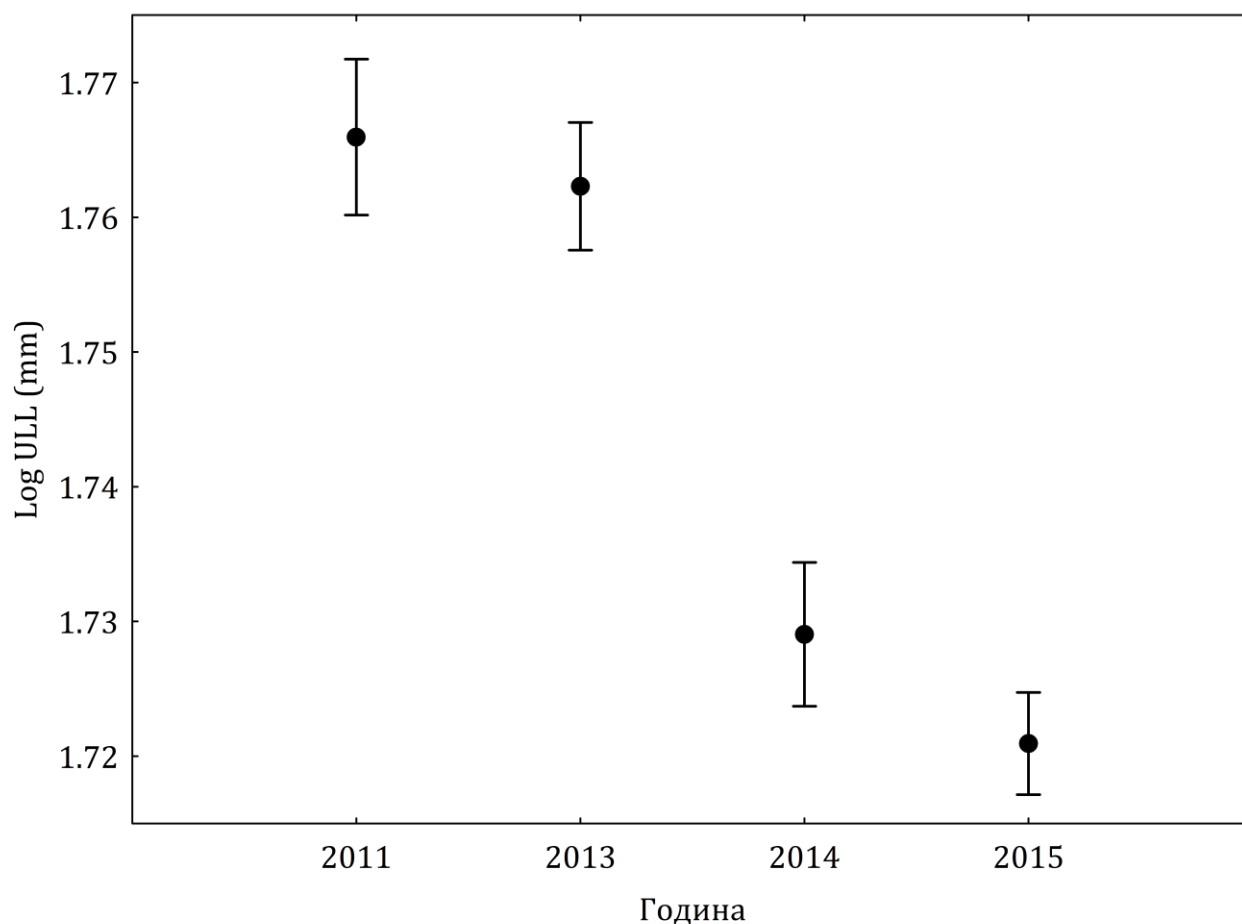
Резултати регресионе анализе показују да су се вредности минималне тежине женки повећавале током година истраживања, мада статистичка значајност није велика (парцијална корелација = 0,98; $t = 7,04$; $p = 0,02$).

Када се примени ANCOVA са дужином тела мужјака као коваријатом и годинама као категоријом променљивом, уочава се значајно варирање дужине предњих екстремитета мужјака између година (Табела 23; Слика 13).

Табела 23. Резултати ANCOVA за дужину предњих екстремитета (ULL) мужјака са годином као фактором и дужином тела као коваријатом. Вредности су логаритмоване.

	SS	Df	MS	F	p
SVL (mm)	0,06	1,00	0,06	98,62	0,00
Година	0,16	3,00	0,05	92,65	0,00
Грешка	0,23	401,00	0,00		

Даљом анализом Tukey HSD тестом показане су значајне разлике између свих парова година, осим 2011. и 2013.



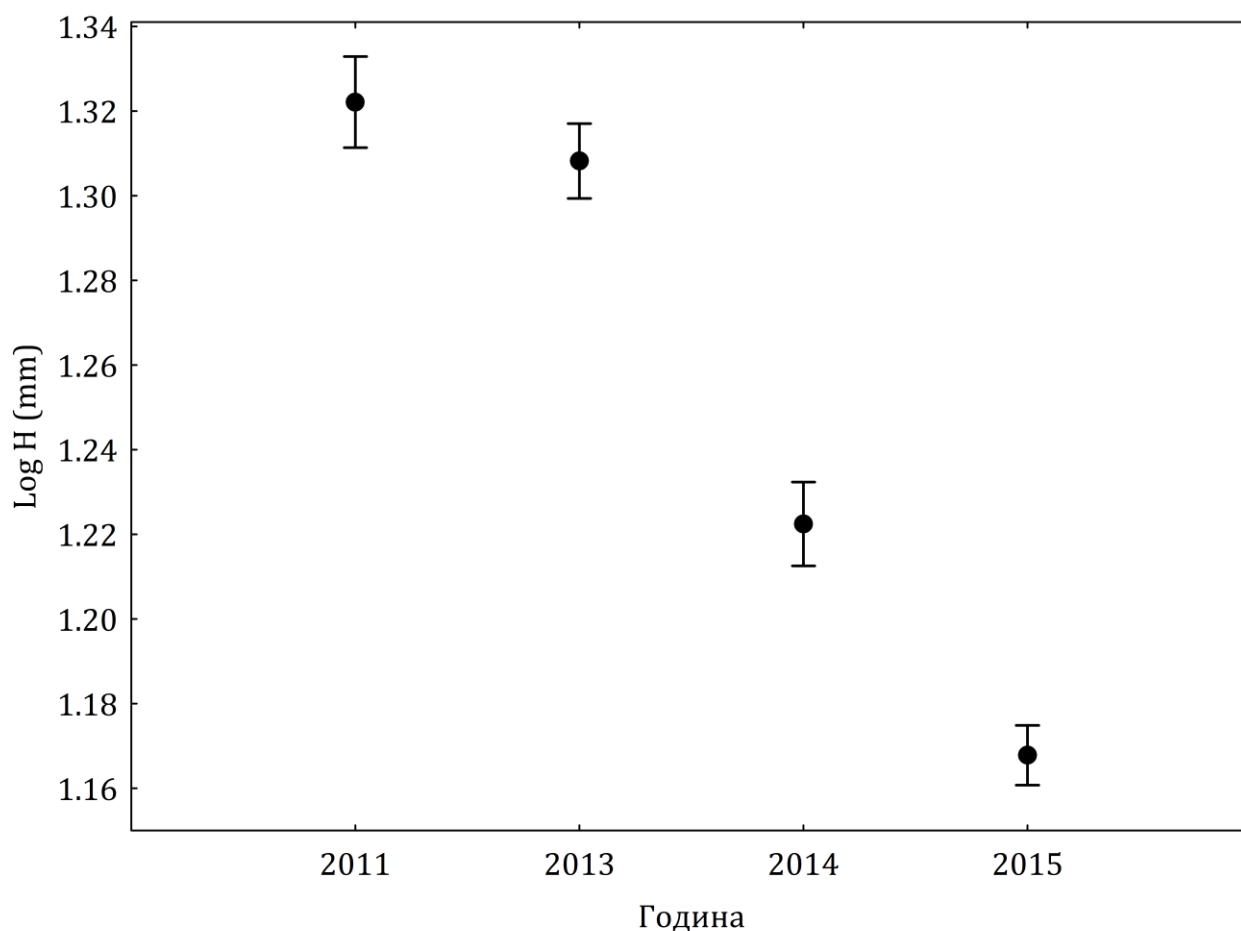
Слика 13. Варирање дужине предњег екстремитета код мужјака по годинама истраживања.

Када се примени ANCOVA са дужином тела мужјака као коваријатом и годинама као категоричком променљивом (фактором), уочава се значајно варирање дужине надлактице мужјака између година (Табела 24; Слика 14).

Табела 24. Резултати ANCOVA-е за дужину надлактице (H) мужјака са годином као фактором и дужином тела као коваријатом.

	SS	Df	MS	F	p
SVL (mm)	0,08	1,00	0,08	40,06	0,00
Година	1,75	3,00	0,58	291,20	0,00
Грешка	0,80	401,00	0,00		

Даљом анализом Tukey HSD тестом показане су значајне разлике између свих парова година, осим 2011. и 2013.



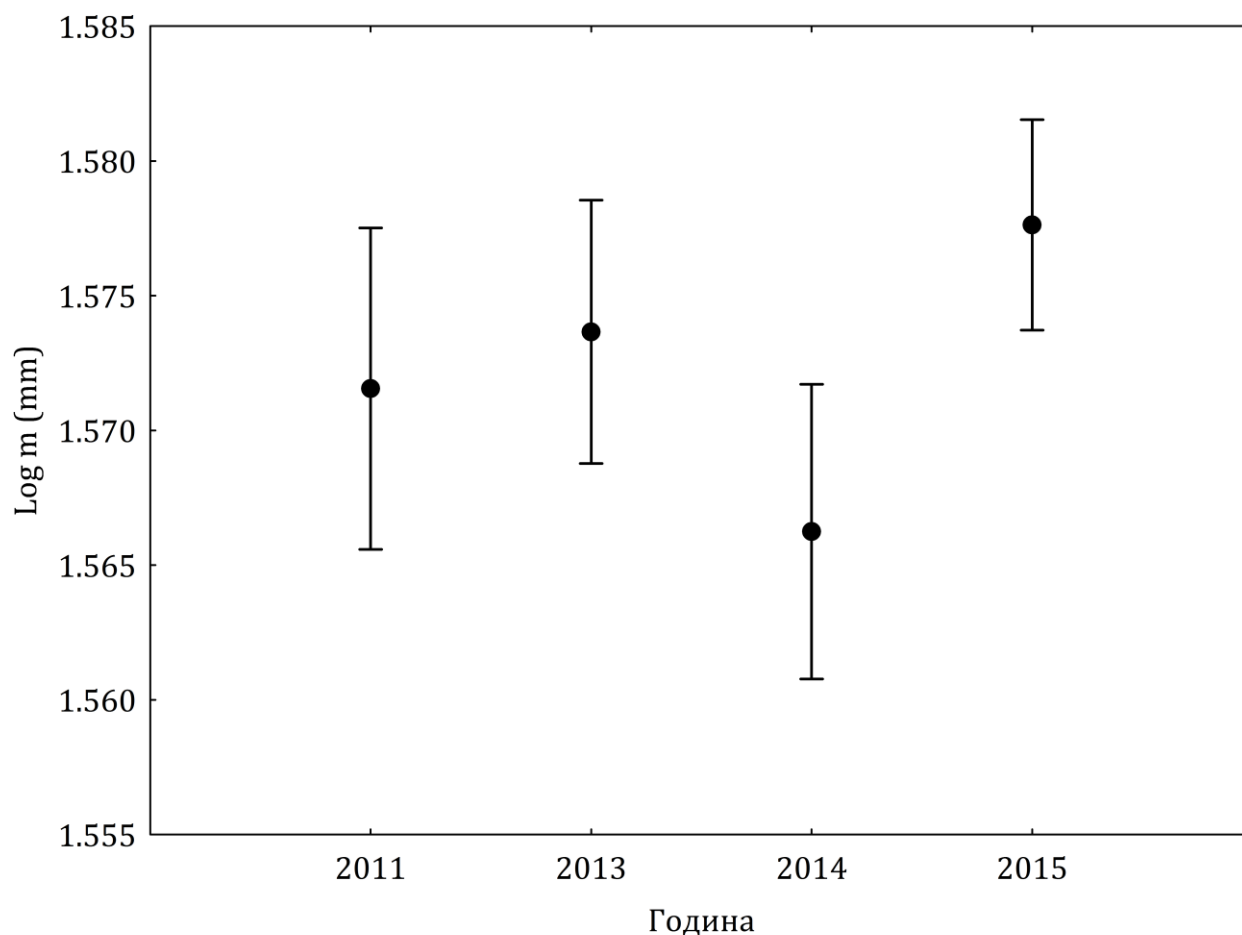
Слика 14. Варирање дужине надлактице мужјака по годинама истраживања.

Када се примени ANCOVA са дужином тела мужјака као коваријатом и годинама као категоричком променљивом, уочавају се значајне разлике у дужини подлактице мужјака између година (Табела 25; Слика 15).

Табела 25. Резултати ANCOVA за дужину подлактице (m) мужјака са годином као фактором и дужином тела као коваријатом. Вредности су логаритмоване.

	SS	Df	MS	F	p
SVL (mm)	0,05	1,00	0,05	81,22	0,00
Година	0,01	3,00	0,00	3,78	0,01
Грешка	0,25	402,00	0,00		

Даљом анализом Tukey HSD тестом нису нађене значајне разлике.



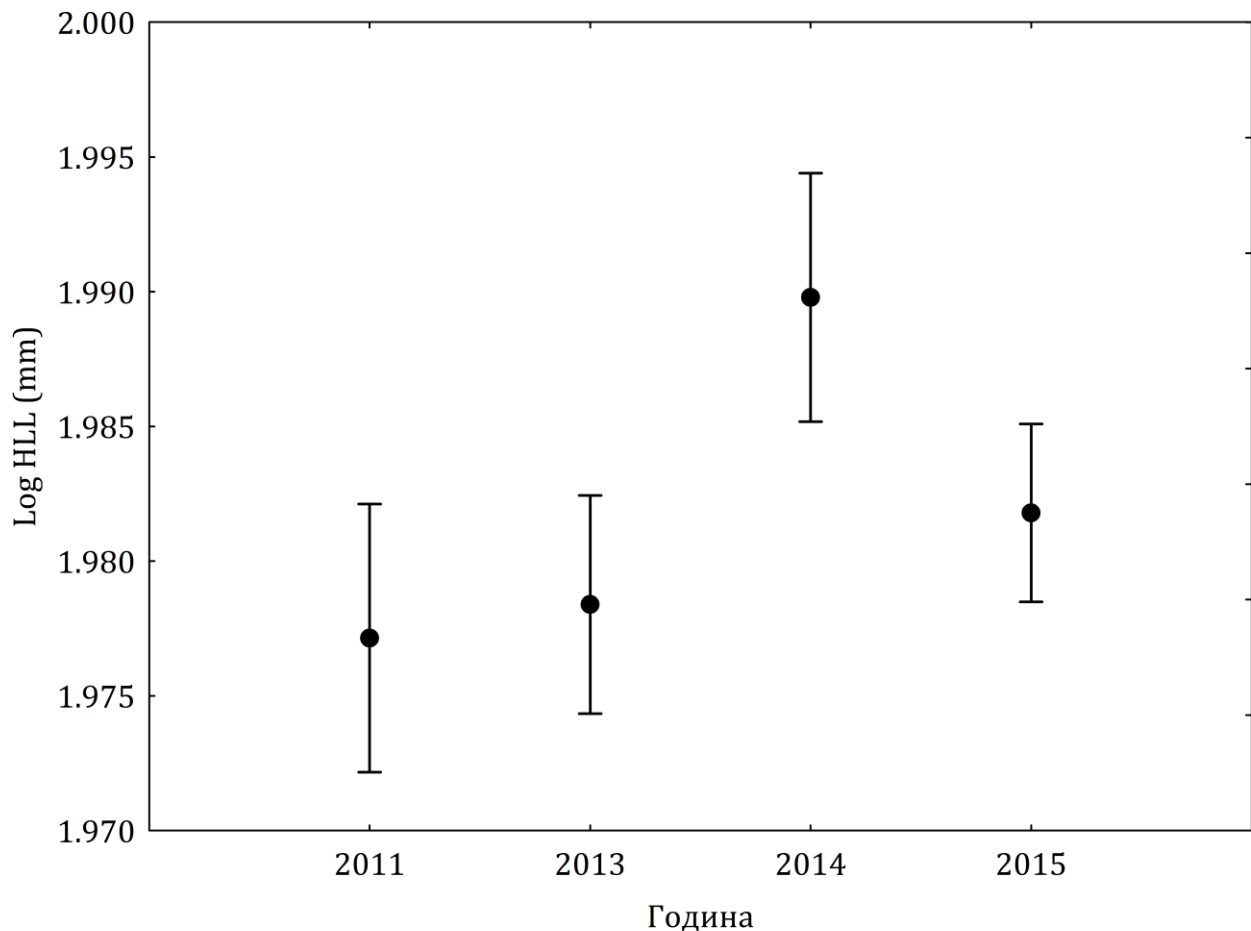
Слика 15. Варирање дужине подлактице мужјака по годинама истраживања.

Када се примени ANCOVA са дужином тела мужјака као коваријатом и годинама као категоричком променљивом, уочава се значајно варирање дужине задњих екстремитета између година (Табела 26; Слика 16).

Табела 26. Резултати ANCOVA за дужину задњих екстремитета (HLL) мужјака са годином као фактором и дужином тела као коваријатом.

	SS	Df	MS	F	P
SVL (mm)	0,03	1,00	0,03	78,89	0,00
Година	0,01	3,00	0,00	5,94	0,00
Грешка	0,17	392,00	0,00		

Даљом анализом Tukey HSD тестом утврђене су значајне разлике у дужини задњих екстремитета мужјака између мужјака из 2014. године и осталих.



Слика 16. Варирање дужине задњег екстремитета мужјака по годинама истраживања.

Резултати регресионе анализе показују да су се највеће вредности дужине надлактица и предњих екстремитета мужјака смањивале током периода истраживања, мада статистичка значајност није велика (предњи екстремитети: парцијална корелација = -0,98; $t = -7,20$; $p = \mathbf{0,02}$; надлактице: парцијална корелација = -0,97; $t = -5,66$; $p = \mathbf{0,03}$). Трендови се могу приметити на сликама 13 и 14. Варијанса у дужини тела мужјака показује тренд ка повећању током периода истраживања (парцијална корелација = 0,99; $t = 10,06$; $p = \mathbf{0,01}$).

4.4. Морфометријске разлике у успешности мужјака (неслучајно укрштање)

Када се посматра укупан период истраживања, уочава се да су успешни мужјаци били тежи и дужи од слободних мужјака, са такође дужим предњим екстремитетима, али са у просеку краћим задњим екстремитетима (Табела 38). Резултати различити од предходно наведеног могу да се примете ако се упоређују слободни и успешни мужјаци из појединачне године. Значајност разлика између параметара такође је варијала између година истраживања (Табела 27 – 31).

Табела 27. Морфометријски параметри слободних и успешних мужјака популације обичне крастаче из околине Зуца за укупан период од 4 године (2011., 2013., 2014. и 2015).

Морфометријски параметар	Статус	Број јединки	Средња вредност ± стандардно одступање	Најмања вредност	Највећа вредност
Тежина (g)	Слободни	230	54,20±7,00	37,00	75,00
	Успешни	184	55,55±8,22	38,00	81,00
Дужине (mm)					
SVL (mm)	Слободни	230	75,46±4,37	66,02	86,02
	Успешни	183	77,38±4,32	68,75	91,22
Н (mm)	Слободни	224	17,51±3,59	11,43	25,95
	Успешни	183	17,76±2,89	11,78	26,11
m (mm)	Слободни	224	37,44±2,50	30,45	43,45
	Успешни	184	37,61±2,09	30,94	43,64
ULL (mm)	Слободни	224	54,95±4,71	43,46	67,34
	Успешни	183	55,36±3,81	46,02	69,75
HLL (mm)	Слободни	219	96,19±5,41	82,78	111,72
	Успешни	179	95,78±4,61	82,92	107,01

Табела 28. Морфометријски параметри слободних и успешних мужјака популације обичне крастаче из околине Зуца за 2011. годину.

Морфометријски параметар	Статус	Број јединки	Средња вредност ± стандардно одступање	Најмања вредност	Највећа вредност
Тежина (g)	Слободни	50	54,86±7,13	45,00	73,00
	Успешни	23	53,93±9,32	40,00	79,00
Дужине (mm)					
SVL (mm)	Слободни	50	76,41±4,34	67,90	86,02
	Успешни	23	76,43±4,08	70,12	85,32
Н (mm)	Слободни	44	21,02±1,91	17,34	25,95
	Успешни	23	21,19±1,81	17,96	26,11
m (mm)	Слободни	44	37,39±2,42	33,54	42,96
	Успешни	23	37,30±2,43	33,02	43,64
ULL (mm)	Слободни	44	58,40±3,25	51,75	67,34
	Успешни	23	58,50±3,75	51,71	69,75
HLL (mm)	Слободни	43	94,97±4,77	84,74	103,63
	Успешни	23	95,11±5,74	84,94	106,61

Табела 29. Морфометријски параметри слободних и успешних мужјака популације обичне крастаче из околине Зуца за 2013. годину.

Морфометријски параметар	Статус	Број јединки	Средња вредност ± стандардно одступање	Најмања вредност	Највећа вредност
Тежина (g)	Слободни	50	51,10±6,10	37,00	64,00
	Успешни	50	54,55±8,87	40,00	81,00
Дужине (mm)					
SVL (mm)	Слободни	50	75,13±4,02	68,49	84,48
	Успешни	50	78,48±4,00	69,61	90,48
Н (mm)	Слободни	50	20,97±1,81	16,48	24,40
	Успешни	50	20,05±1,96	16,73	23,44
m (mm)	Слободни	50	37,85±2,55	31,86	43,45
	Успешни	50	37,45±1,84	33,12	42,08
ULL (mm)	Слободни	50	58,82±3,81	50,36	66,74
	Успешни	50	57,50±3,25	50,99	65,50
HLL (mm)	Слободни	50	94,83±5,43	83,05	105,71
	Успешни	50	96,25±4,31	87,50	103,46

Табела 30 Морфометријски параметри слободних и успешних мужјака популације обичне крастаче из околине Зуца за 2014. годину.

Морфометријски параметар	Статус	Број јединки	Средња вредност ± стандардно одступање	Најмања вредност	Највећа вредност
Тежина (g)	Слободни	50	55,22±6,18	40,00	68,00
	Успешни	31	55,85±6,14	40,00	66,00
Дужине (mm)					
SVL (mm)	Слободни	50	77,60±4,26	66,02	85,60
	Успешни	31	77,65±4,72	68,75	91,22
H (mm)	Слободни	50	16,65±2,30	11,94	21,52
	Успешни	30	17,51±1,14	15,66	20,18
m (mm)	Слободни	50	36,66±2,72	30,45	41,83
	Успешни	31	38,13±2,63	30,94	42,16
ULL (mm)	Слободни	50	53,31±3,99	43,54	62,90
	Успешни	30	55,57±3,27	46,98	60,99
HLL (mm)	Слободни	50	99,38±5,72	84,16	111,72
	Успешни	28	96,64±5,12	86,54	106,96

Табела 31. Морфометријски параметри слободних и успешних мужјака популације обичне крастаче из околине Зуца за 2015. годину.

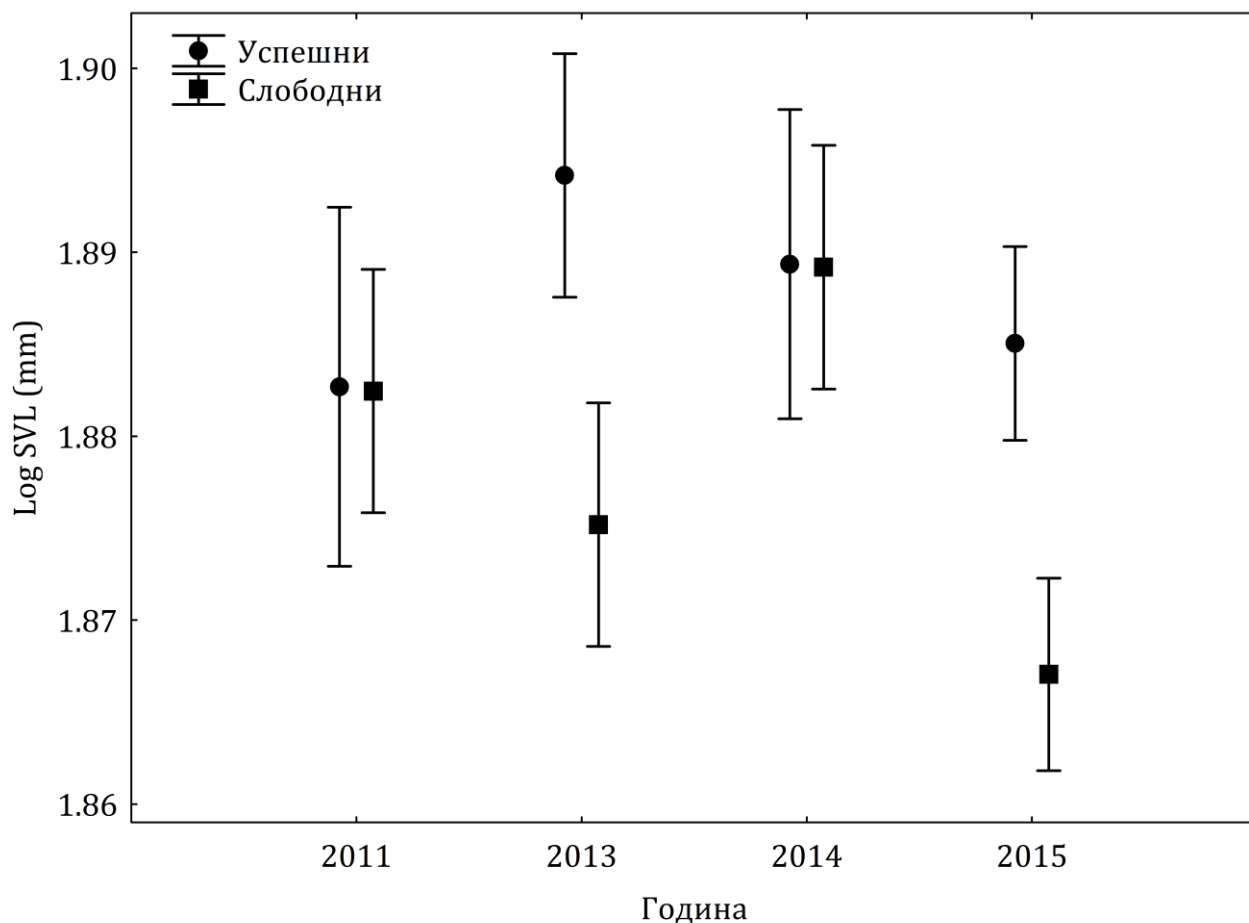
Морфометријски параметар	Статус	Број јединки	Средња вредност ± стандардно одступање	Најмања крајност	Највећа крајност
Тежина (g)	Слободни	80	55,08±7,48	40,00	75,00
	Успешни	80	56,52±8,18	38,00	75,20
Дужине (mm)					
SVL (mm)	Слободни	80	73,73±3,97	66,32	84,94
	Успешни	79	76,87±4,34	69,20	87,26
H (mm)	Слободни	80	13,97±1,24	11,43	16,91
	Успешни	80	15,44±1,82	11,78	20,06
m (mm)	Слободни	80	37,69±2,32	31,68	42,75
	Успешни	80	37,59±1,90	32,22	41,28
ULL (mm)	Слободни	80	51,66±3,03	43,46	58,77
	Успешни	80	53,03±2,78	46,02	60,53
HLL (mm)	Слободни	76	95,69±4,77	82,78	104,88
	Успешни	78	95,36±4,23	82,92	107,01

Анализе факторске ANOVA–е за дужину тела мужјака, када се као фактори користе године и статус (слободан или успешан) показују да су постојале разлике између слободних и успешних мужјака, као и разлике у интеракцији фактора статус мужјака и године (Табела 32; Слика 17).

Табела 32. Резултати факторске ANOVA-е за дужину тела слободних и успешних мужјака са годином и статусом (слободан или успешан) као факторима и интеракцијом година × статус. Вредности су логаритмоване.

	SS	Df	MS	F	p
Година	0,01	3,00	0,00	6,00	0,00
Статус	0,01	1,00	0,01	14,00	0,00
Година × статус	0,01	3,00	0,00	4,00	0,00
Грешка	0,23	405,00	0,00		

Даљом анализом Tukey HSD тестом разлике између успешних и слободних мужјака нађене су у 2013. и 2015. години. Слободни мужјаци из 2015. се разликују од свих осталих осим од успешних из 2011. и слободних из 2013.



Слика 17. Разлике у дужини тела између слободних и успешних мужјака по годинама истраживања.

Анализа коваријансе (ANCOVA) са дужином тела мужјака као коваријатом и годинама и статусом као категоријским променљивима - факторима показала је да се тежина тела није разликовала између мужјака различитих статуса, али да је варијала значајно између година (Табела 33).

Табела 33. Резултати ANCOVA за тежину тела слободних и успешних мужјака са годином и статусом (слободан или успешан) као факторима и дужином тела као коваријатом. Приказана је и интеракција година × статус. Вредности су логаритмоване.

	SS	Df	MS	F	p
SVL (mm)	0,46	1,00	0,46	200,35	0,00
Година	0,09	3,00	0,03	12,40	0,00
Статус	0,00	1,00	0,00	0,92	0,34
Година × статус	0,01	3,00	0,00	0,75	0,52
Грешка	0,94	404,00	0,00		

Даљом анализом Tukey HSD тестом потврђено је одсуство разлика у тежини тела између мужјака различитих статуса исте године, али и постојање значајних разлика у тежини тела између слободних мужјака из 2013. и успешних из 2015. Мала статистички значајна разлика се јавља између слободних мужјака из 2013. и 2015. као и слободних мужјака из 2013. и обе категорије из 2014. Слабија вредност статистичке значајности се јавља и између слободних мужјака 2011. и 2013. Применом Бонферонијеве корекције уочена разлика губи статистичку значајност.

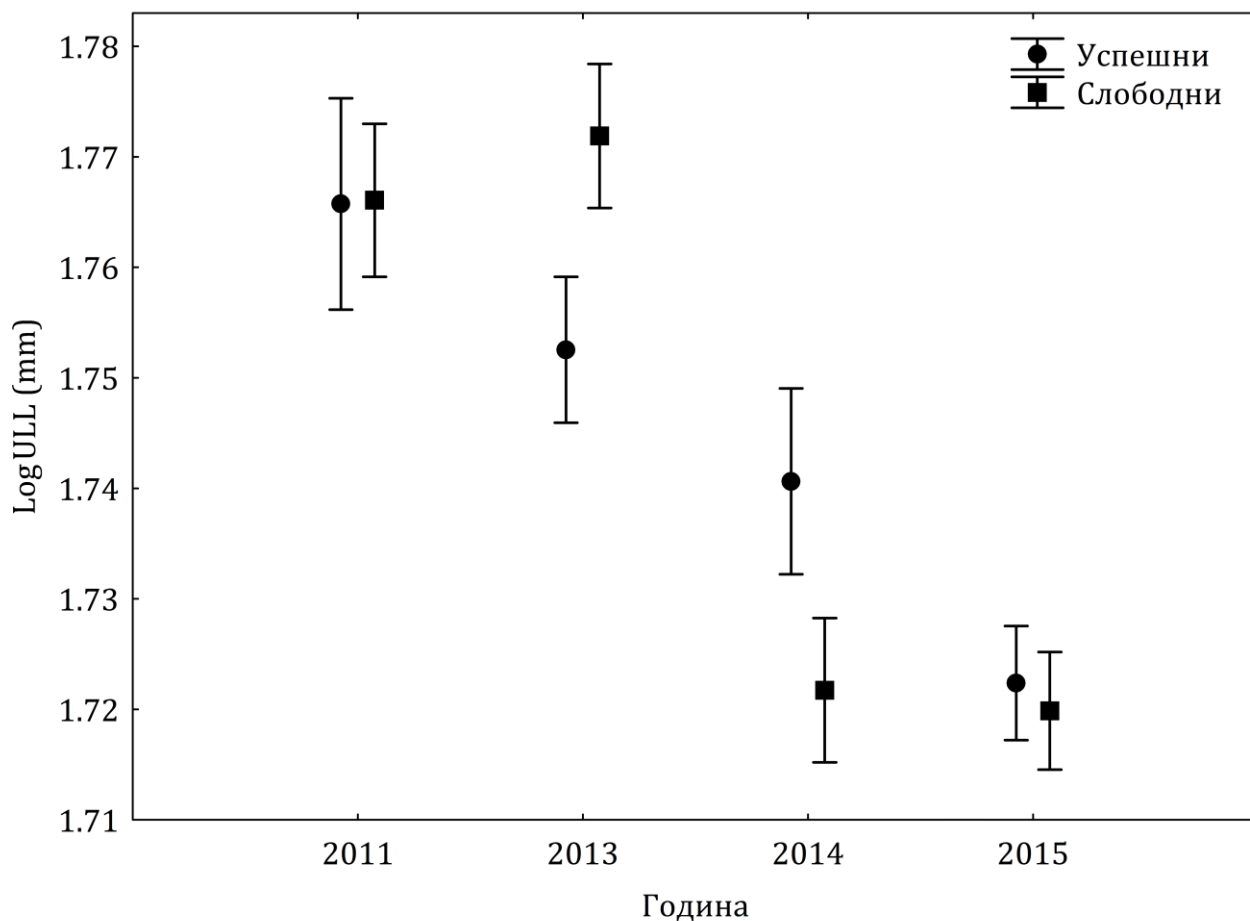
Дужина предњих екстремитета показала је значајне разлике између година и у интеракцији фактора година и статус мужјака (Табела 34; Слика 18).

Табела 34. Резултати ANCOVA за дужину предњих екстремитета (mm) слободних и успешних мужјака са годином и статусом (слободан или успешан) као факторима и дужином тела као коваријатом. Приказана је и интеракција година × статус. Вредности су логаритмоване.

	SS	Df	MS	F	p
SVL (mm)	0,06	1,00	0,06	108,39	0,00
Година	0,15	3,00	0,05	92,24	0,00
Статус	0,00	1,00	0,00	0,03	0,86
Година × статус	0,02	3,00	0,00	9,83	0,00
Грешка	0,22	397,00	0,00		

Даљом анализом Tukey HSD тестом разлике између мужјака различитих статуса налазимо у 2014. и 2015. години. Када се примени Бонферонијеве корекција, разлика између статуса не постоји за 2015. Успешни мужјаци из 2014. и 2015. године се међусобно разликују, а исто важи и за слободне. Код слободних мужјака, применом Бонферонијеве корекције уочена разлика губи статистичку значајност. Успешни мужјаци из 2014. се разликују од свих група осим од успешних из 2013. Слободни мужјаци из 2014. године се разликују од свих осталих група осим успешних из 2015. Применом Бонферонијеве корекције уочена разлика губи статистичку значајност када

се пореде слободни мужјаци из 2014. и 2015. Успешни мужјаци из 2015. се разликују од свих осталих група осим већ поменути сличности са слободним мужјацима из 2014. Слободни мужјаци из 2015. се разликују од свих осталих група.



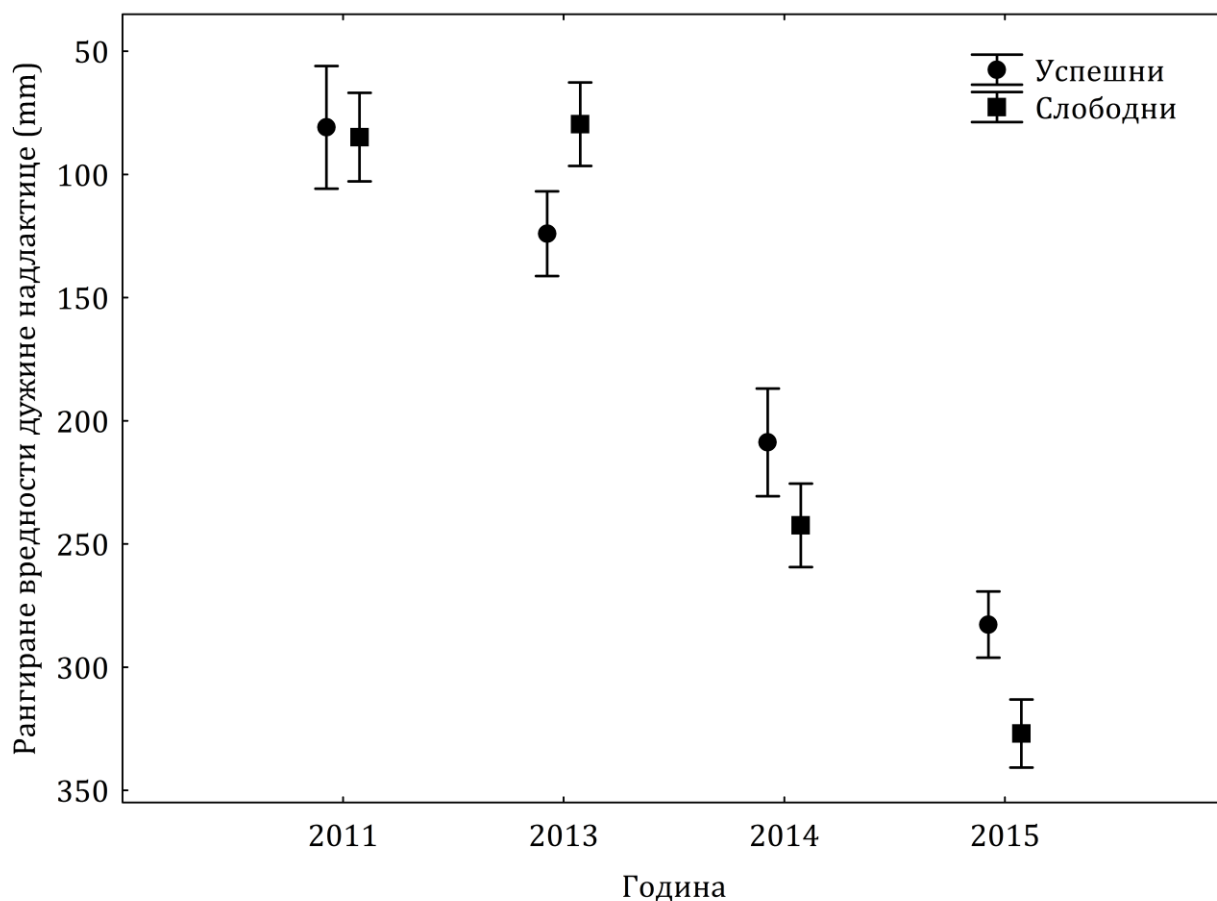
Слика 18. Варирања дужине предњих екстремитета мужјака различитог статуса по годинама истраживања (дужина тела као коваријат).

Релативна дужина надлактице није варијала значајно између мужјака различитих статуса у оквиру исте године. Међутим, постојале су значајне разлике између мужјака различитих статуса из различитих година (Табела 35; Слика 19).

Табела 35. Резултати ANCOVA за дужину надлактице (mm) слободних и успешних мужјака са годином и статусом (слободан или успешан) као факторима и дужином тела као коваријатом. Приказана је и интеракција година × статус. Вредности дужине тела су логаритмоване а вредности дужине надлактица су рангиране због одсуства нормалне расподеле.

	SS	Df	MS	F	p
SVL (mm)	119760,00	1,00	119760,00	32,51	0,00
Година	3530415,00	3,00	1176805,00	319,50	0,00
Статус	7340,00	1,00	7340,00	1,99	0,16
Година × статус	130319,00	3,00	43440,00	11,79	0,00
Грешка	1462260,00	397,00	3683,00		

Даљом анализом Tukey HSD тестом значајне разлике између мужјака различитог статуса нађене су само у 2015. години. Мужјаци оба статуса из 2014. су међусобно слични али се разликују од свих осталих група. Мужјаци оба статуса из 2015. године се разликују од свих осталих.



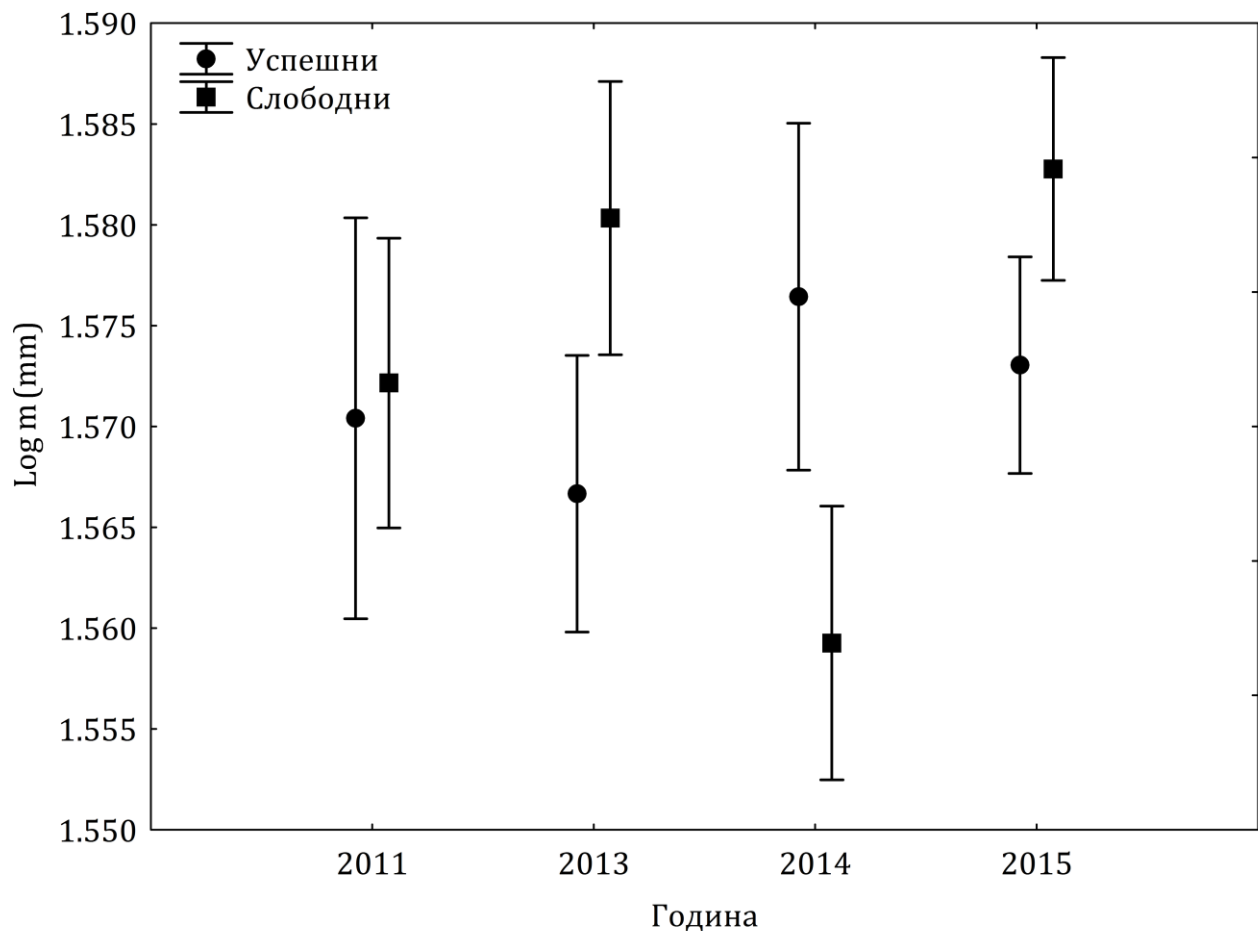
Слика 19. Дужина надлактице код мужјака различитог статуса у појединим годинама (дужина тела као коваријат).

Када се примени ANCOVA са дужином тела као коваријатом и годинама и статусом (слободан или успешан) као категоријским променљивима, уочава се варирање дужине подлактица мужјака током година и значајан утицај интеракција статуса и година на варирање дужине подлактица (Табела 36, Слика 20). Применом Бонферијевог корекције уочене разлике између година губе статистичку значајност.

Табела 36. Резултати ANCOVA за дужину подлактице (mm) слободних и успешних мужјака са годином и статусом (слободан или успешан) као факторима и дужином тела као коваријатом. Приказана је и интеракција година × статус. Вредности су логаритмоване.

	SS	Df	MS	F	p
SVL (mm)	0,06	1,00	0,06	97,32	0,00
Година	0,01	3,00	0,00	3,15	0,02
Статус	0,00	1,00	0,00	0,57	0,45
Година × статус	0,01	3,00	0,00	6,80	0,00
Грешка	0,23	398,00	0,00		

Даљом анализом Tukey HSD тестом утврђене су разлике између мужјака различитих статуса у 2014. години. Применом Бонферонијеве корекције уочена разлика губи статистичку значајност.



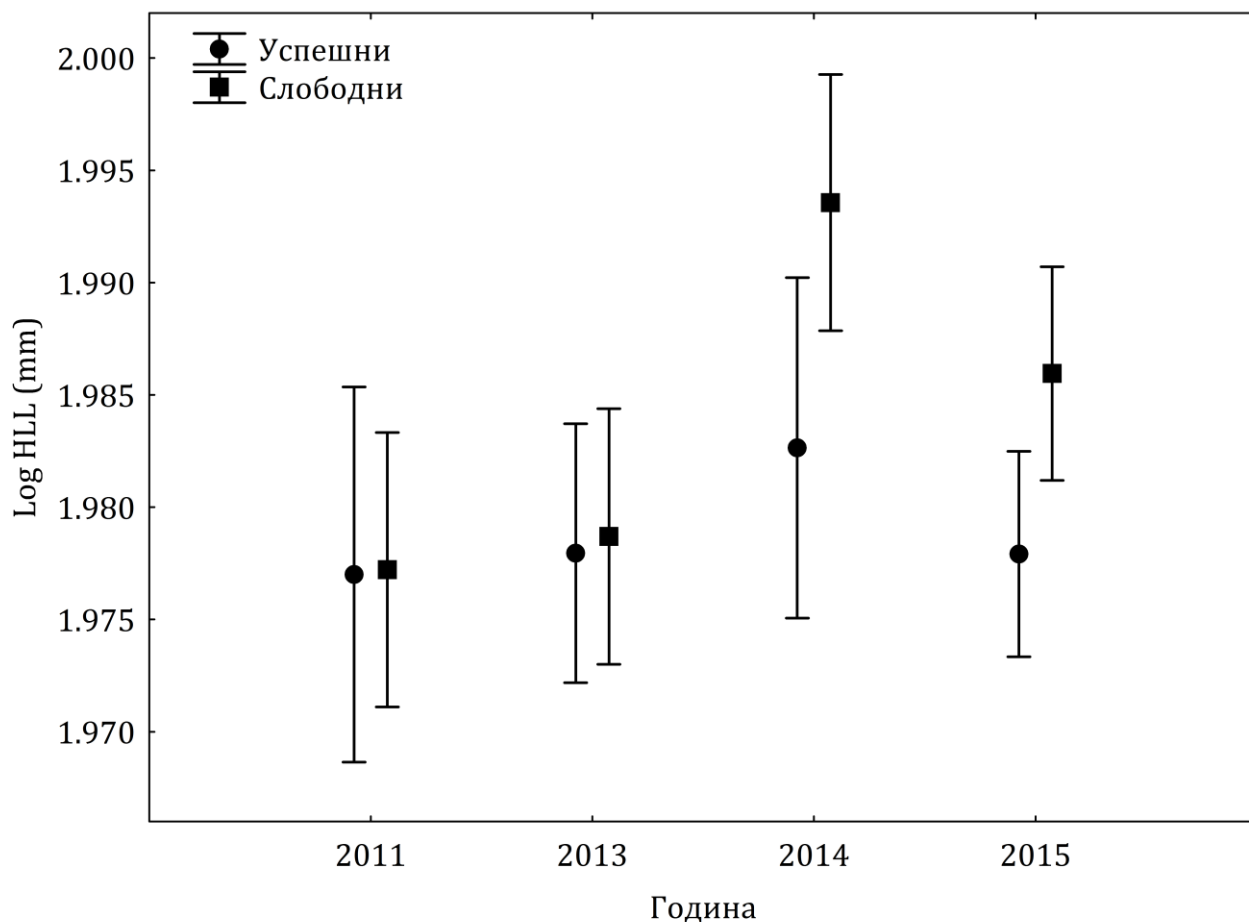
Слика 20. Дужина подлактице код мужјака различитог статуса из године у годину (дужина тела као коваријат).

Дужина задњих екстремитета била је значајно различита између година и између мужјака различитих статуса (Табела 37; Слика 21). Применом Бонферонијеве корекције уочена разлика између статуса губи статистичку значајност.

Табела 37. Резултати ANCOVA за релативну дужину задњих екстремитета (mm) слободних и успешних мужјака са годином и статусом (слободан или успешан) као факторима и дужином тела као коваријатом. Приказана је и интеракција година × статус. Вредности су логаритмоване.

	SS	Df	MS	F	p
SVL (mm)	0,03	1,00	0,03	82,04	0,00
Година	0,00	3,00	0,00	4,26	0,00
Статус	0,00	1,00	0,00	4,92	0,03
Година × статус	0,00	3,00	0,00	1,41	0,24
Грешка	0,16	388,00	0,00		

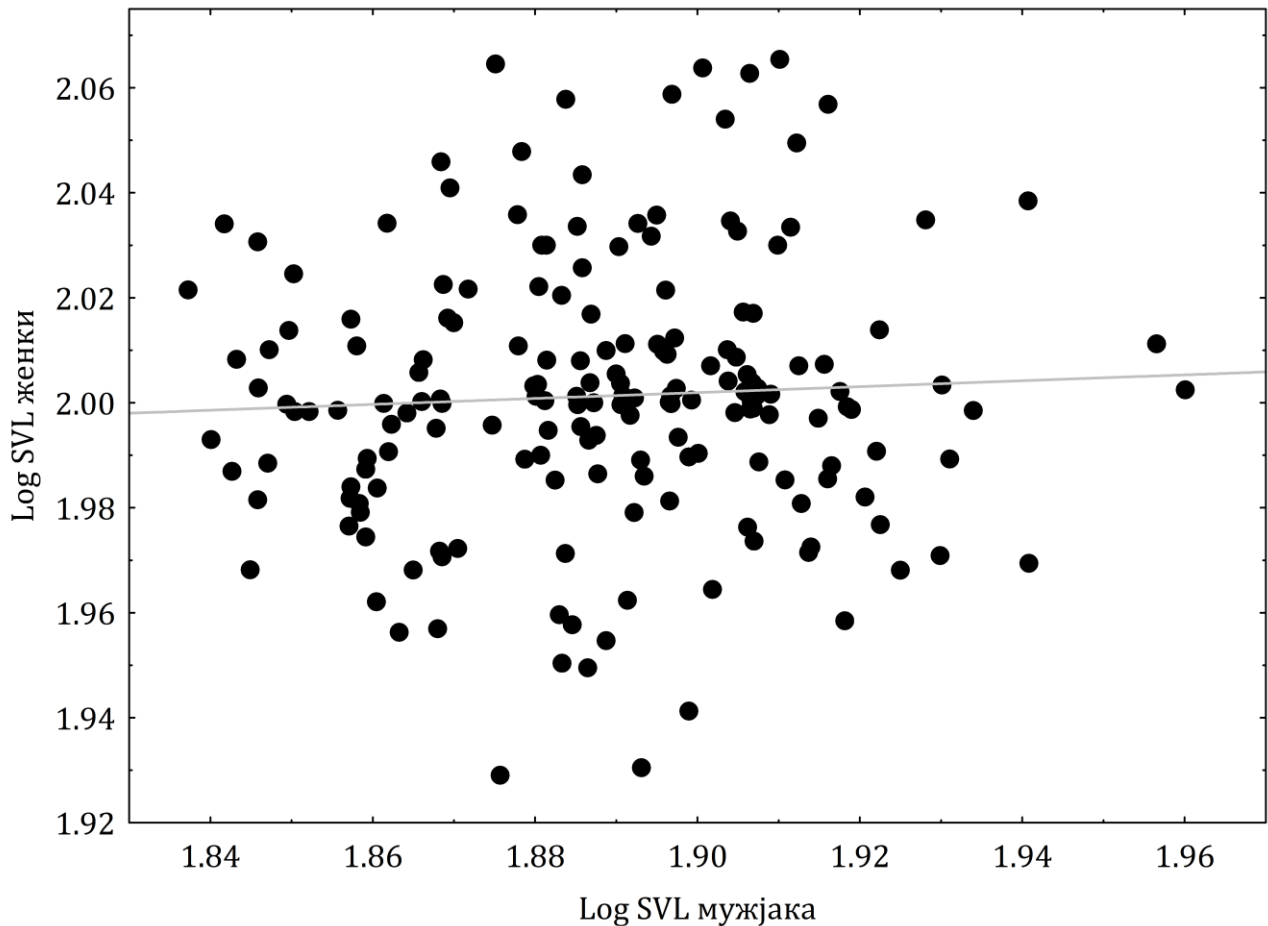
Даљом анализом Tukey HSD тестом утврђене су разлике између слободних мужјака из 2014. године и свих осталих мужјака, осим успешних мужјака из исте године. Применом Бонферонијеве корекције уочена разлика између слободних мужјака из 2014. и успешних из 2013. губи статистичку значајност.



Слика 21. Разлика у дужини задњих екстремитета између слободних и успешних мужјака за цео период истраживања (дужина тела као коваријат).

Резултати регресионих анализа указују на појаву више трендова промене морфометријских параметара само успешних мужјака током периода истраживања, мада статистичка значајност није велика ни у једном резултату. Применом Бонферонијеве корекције уочене разлике губе статистичку значајност. Уочени су трендови ка повећавању средње вредности тежине тела (парцијална корелација = 0,96; $t = 4,80$; $p = 0,04$). Највеће вредности дужине предњих екстремитета успешних мужјака показују тренд ка смањењу (парцијална корелација = -0,96; $t = -6,26$; $p = 0,02$), као и највеће вредности дужине надлактице (парцијална корелација = -0,97; $t = -5,35$; $p = 0,03$) и највеће вредности дужине подлактице (парцијална корелација = -0,96; $t = -4,96$; $p = 0,04$).

Асортативно укрштање у односу на величину тела, која је овде изражена преко стандардне дужине није утврђено током периода истраживања као ни ако се посматра свака година појединачно (за свеукупни период истраживања: парцијална корелација = 0,05; $t = 0,72$; $p = 0,48$; Слика 22). Дужи мужјаци нису налажени у амплексусу са дужим женкама. Дужина женки није зависила од дужине мужјака са којим је нађена у амплексусу. Успешни мужјаци јесу били дужи од слободних, како је већ утврђено.



Слика 22. Линеарна регресија логаритмованих вредности дужине тела женки на логаритмоване вредности дужине тела мужјака. Парови вредности припадају јединкама у истом амплексусу.

4.5. Варирање кондиционог индекса масе тела адултних јединки са срединским параметрима

Кондициони индекс масе женки је био у просеку $100,81 \pm 13,94$. Јединке су у просеку имале најмањи кондициони индекс масе 2013. године, док је највећи био 2015. године (Табела 38).

Табела 38. Кондициони индекс масе женки по годинама истраживања и за укупан период истраживања.

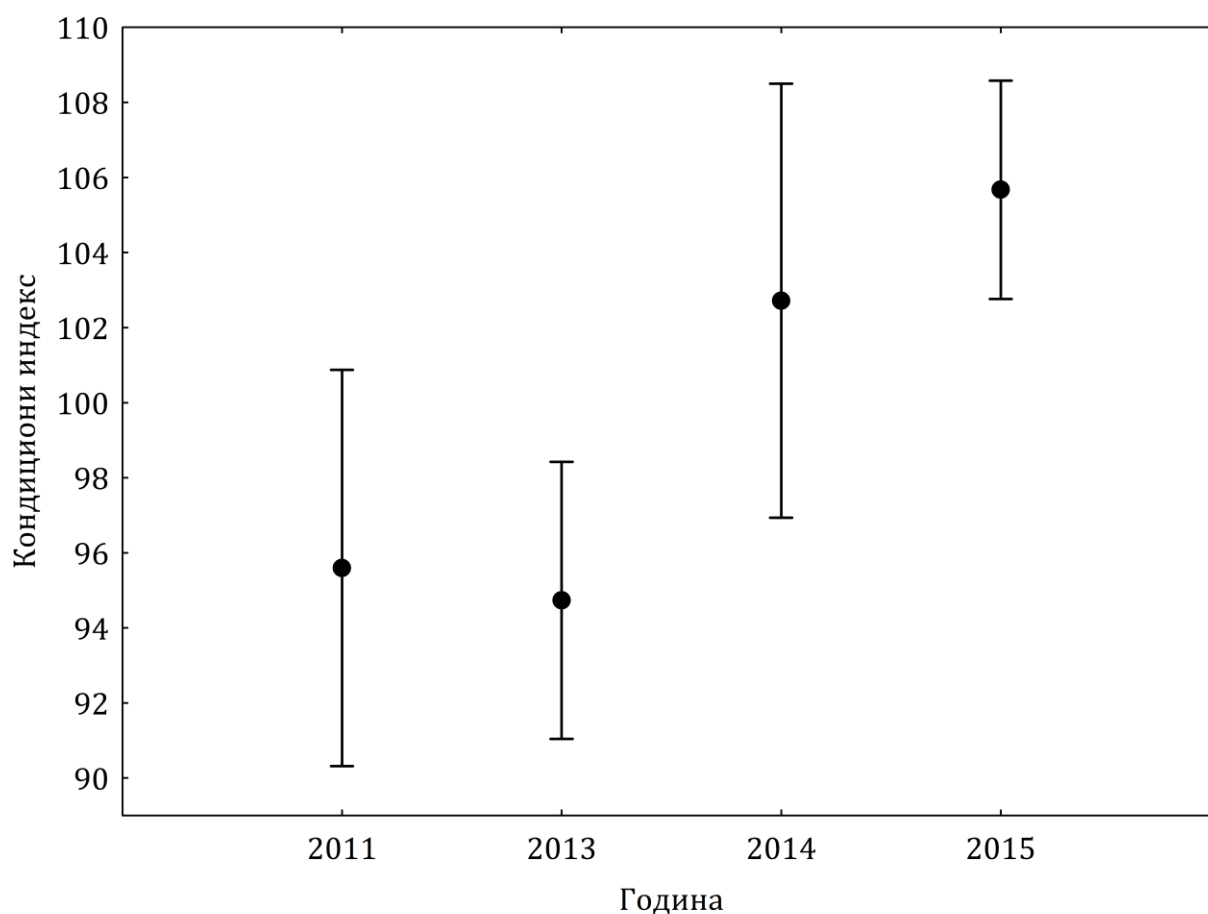
Година	Број јединки	Средња вредност ± стандардно одступање	Најмања вредност	Највећа вредност
2011.	24	95,60±19,73	54,25	135,92
2013.	49	94,73±10,21	73,26	119,82
2014.	20	102,71±11,98	71,28	126,98
2015.	79	105,67±12,47	79,82	149,58
Укупан период	172	100,81±13,94	54,25	149,58

Применом ANOVA-е је потврђено значајно варирање кондиционог индекса масе женки између година (Табела 39, Слика 23).

Табела 39. Резултати ANOVA-е кондиционих индекса масе женки по годинама.

	SS	Df	MS	F	P
Година	4402,00	3,00	1467,00	8,56	0,00
Грешка	28806,00	168,00	171,00		

Даљом анализом Tukey HSD тестом значајне разлике су нађене само између 2011. и 2015. године, као и између 2013. и 2015. године.



Слика 23. Динамика варирања кондиционог индекса масе тела женки по годинама истраживања.

Кондициони индекс масе мужјака је, у просеку, износио $100,53 \pm 11,54$. Најмањи кондициони индекс масе мужјака је забележен 2013. године, а највећи 2015. године (Табела 40).

Табела 40. Кондициони индекс масе мужјака по годинама истраживања и за укупан период истраживања.

Година	Број јединки	Средња вредност \pm стандардно одступање	Најмања вредност	Највећа вредност
2011.	73	$99,74 \pm 10,98$	78,36	151,07
2013.	100	$95,81 \pm 9,68$	72,35	119,25
2014.	81	$99,62 \pm 9,75$	75,13	119,44
2015.	159	$104,34 \pm 12,49$	64,76	138,12
Укупан период	413	$100,53 \pm 11,54$	64,76	151,07

Успешни мужјаци су имали нешто мањи (није било значајне разлике) кондициони индекс масе од слободних, 100,16 наспрам 100,83 у просеку током укупног периода истраживања. У две од четири године слободни мужјаци су имали већи кондициони индекс масе од успешних. Најмањи кондициони индекс масе у просеку је забележен 2013. и код слободних, и код успешних мужјака. Највећи кондициони индекс масе код слободних мужјака као и код успешних забележен је 2015. године (Табела 41).

Табела 41. Кондициони индекси масе тела мужјака различитог статуса по годинама истраживања и за укупан период истраживања.

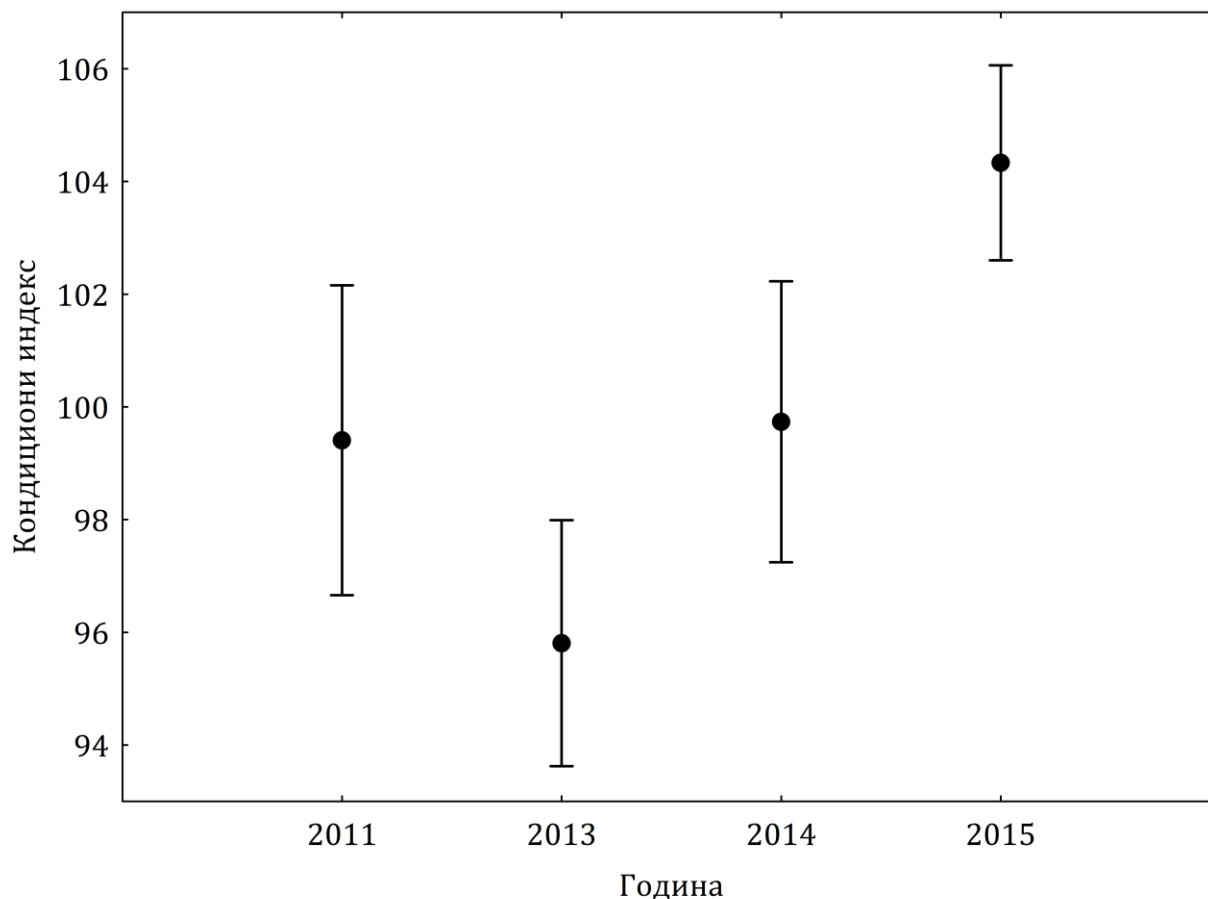
Година	Статус	Број јединки	Средња вредност ± стандардно одступање	Најмања вредност	Највећа вредност
2011.	Слободни	50	100,30±8,82	79,01	120,49
	Успешни	23	98,52±14,82	78,36	151,07
2013.	Слободни	50	95,45±7,39	76,90	107,02
	Успешни	50	96,16±11,59	72,35	119,25
2014.	Слободни	50	99,23±10,10	80,28	117,86
	Успешни	31	100,24±9,28	75,13	119,44
2015.	Слободни	80	105,54±11,81	78,35	138,12
	Успешни	79	103,13±13,10	64,76	131,92
Укупан период	Слободни	230	100,83±10,63	76,90	138,12
	Успешни	183	100,16±12,61	64,76	151,07

Резултати факторске ANOVA-е кондиционих индекса масе где су године и различити статуси мужјака категоричке променљиве показали су постојање значајних разлика само између година. Приказана је и интеракција година × статус (Табела 42, Слика 24).

Табела 42. Резултати факторске ANOVA-е кондиционог индекса масе тела мужјака са годином и различитим статусима као факторима, и интеракцијом година × статус.

	SS	Df	MS	F	P
Година	4654,00	3,00	1551,00	12,59	0,00
Статус	33,00	1,00	33,00	0,27	0,60
Година × статус	238,00	3,00	79,00	0,64	0,59
Грешка	49888,00	405,00	123,00		

Даљом анализом Tukey HSD тестом разлике у кондиционим индексима масе мужјака су нађене између 2015. године и осталих година истраживања. Применом Бонферонијеве корекције уочена разлика између 2011. и 2015. губи статистичку значајност.



Слика 24. Динамика варирања кондиционог индекса масе тела мужјака по годинама истраживања.

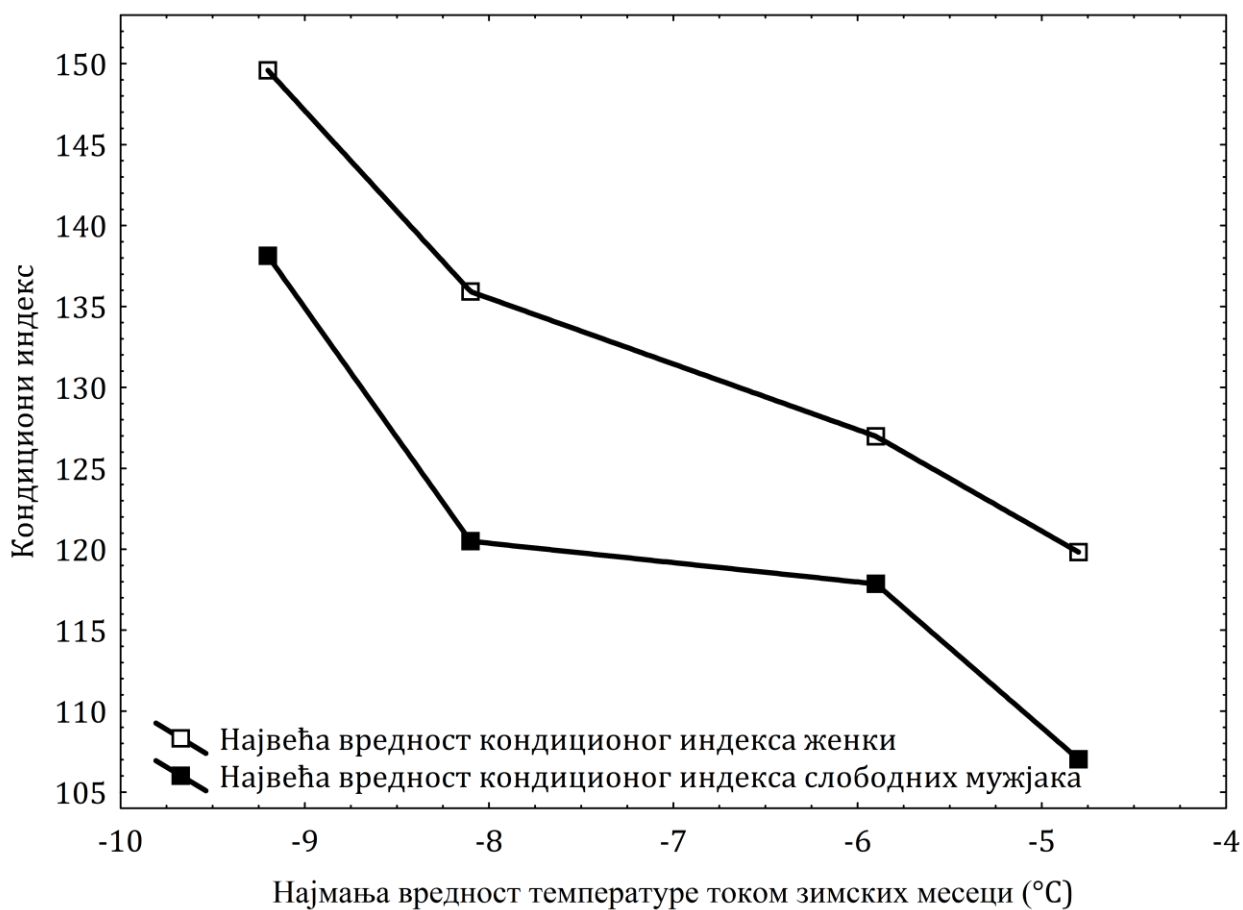
Примена линеарне регресионе анализе није потврдила тренд ка повећању или смањењу вредности кондиционих индекса масе тела током периода истраживања ни код мужјака ни код женки.

Најмања температура током зиме је негативно корелисана са просечним и највећим вредностима кондиционог индекса масе мужјака као и са варијансом вредности кондиционог индекса масе мужјака и највећом вредности кондиционог индекса масе женки. Такође, варијанса вредности кондиционог индекса масе мужјака у амплексусу је позитивно корелисана са најмањом вредношћу влажности ваздуха током зиме и највећом вредношћу падавина током зиме. Просечна количина падавина током зиме је негативно корелисана са најмањом вредношћу кондиционог индекса масе слободних мужјака (Табела 43). На сликама 25 – 27 приказане су најупечатљивије корелације чији су резултати представљени у табели 43. На слици 25 приказано је варирање вредности кондиционог индекса масе у односу на варирање минималне температуре током зимских месеци. Одређене вредности кондиционих индекса масе се

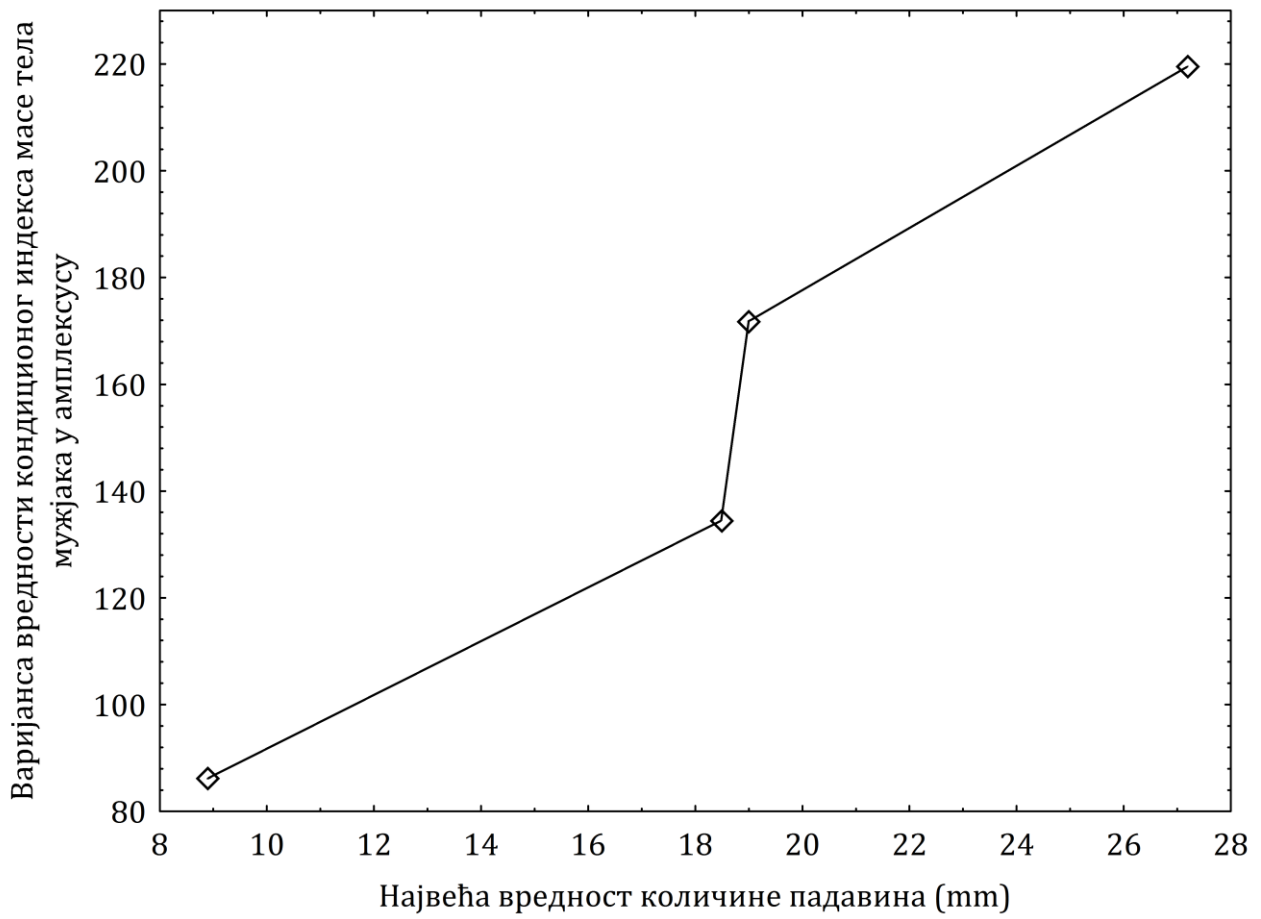
смањују са повећањем вредности минималне температуре током зимских месеци. На слици 26 приказана је корелација варијансе просечне вредности кондиционог индекса масе мужјака у амплексусу са максималном вредношћу количине падавина током зимских месеци. Корелација вредности варијансе средње вредности кондиционог индекса масе мужјака у амплексусу са минималном вредношћу влажности ваздуха током зимских месеци није приказана због корелација између параметара влажности и падавина. На слици 27 приказана је корелација средње вредности количине падавина и минималне вредности кондиционог индекса масе слободног мужјака.

Табела 43. непараметарске корелације између климатских параметара (температура – °C; релативна влажност ваздуха – %; количина падавина – mm) и кондиционог индекса масе мужјака и женки.

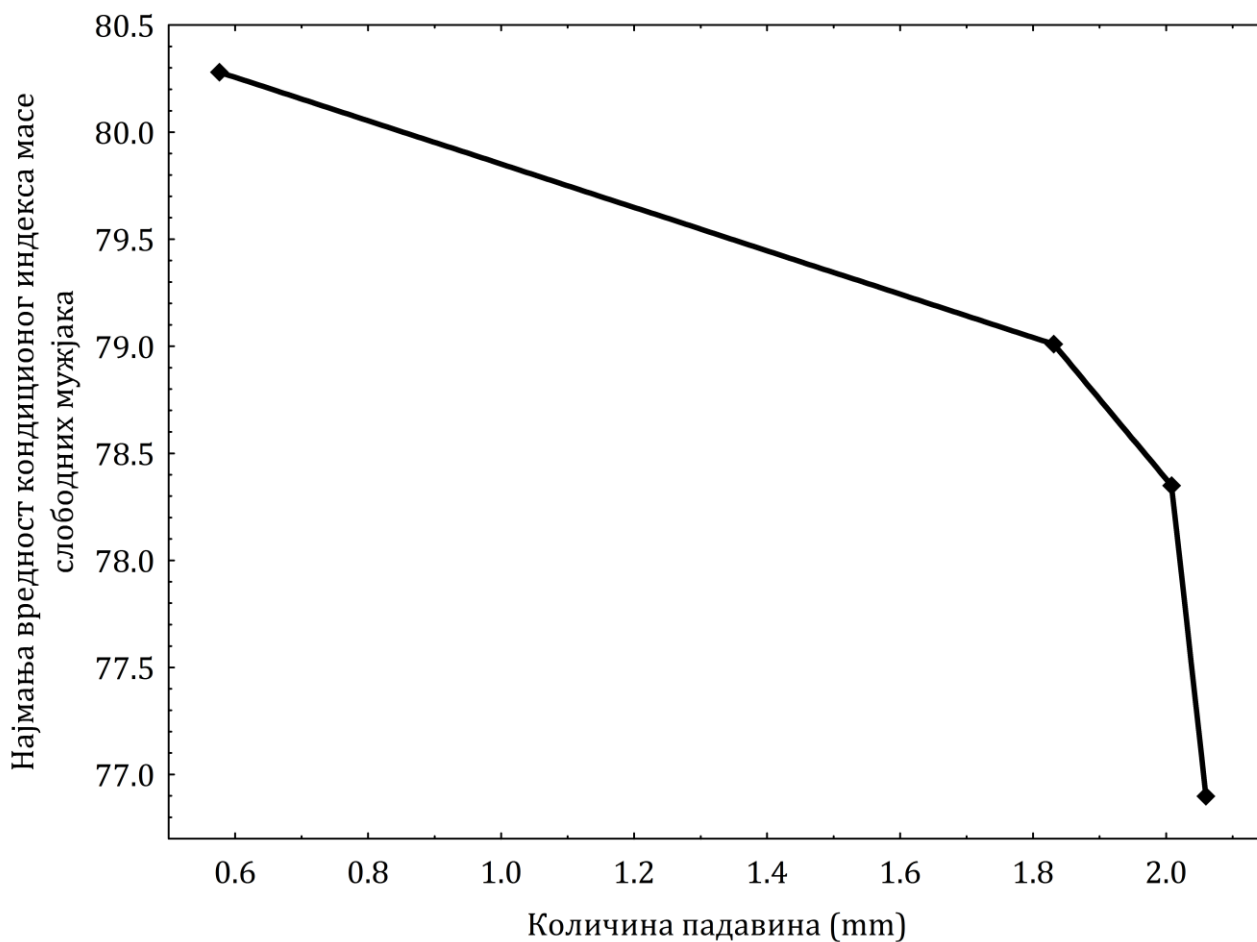
Променљива 1	Променљива 2	Kendall – Tau	Z	P
Најмања вредност температуре	Највећа вредност кондиционог индекса масе женки	-1,00	-2,04	0,04
	Просечна вредност кондиционог индекса масе мужјака			
	Варијанса кондиционог индекса масе мужјака			
	Просечна вредност кондиционог индекса масе слободног мужјака			
	Највећа вредност кондиционог индекса масе слободног мужјака			
Најмања вредност влажности ваздуха	Варијанса просечне вредности кондиционог индекса масе мужјака у амплексусу	1,00	2,04	0,04
Највећа вредност количине падавина				
Средња вредност количине падавина	Најмања вредност кондиционог индекса масе слободног мужјака	-1,00	-2,04	0,04



Слика 25. Негативна корелација најмање вредности зимске температуре и максималне вредности кондиционог индекса масе.



Слика 26. Позитивна корелација највеће вредности количине падавина са варијансом вредности кондиционог индекса масе мужјака у амплексусу.



Слика 27. Негативна корелација средње вредности количине падавина и најмање вредности кондиционог индекса масе слободних мужјака.

4.6. Утицај морфометријских и узрасних параметара на фекундитет женке

Резултати узорка женки из 2005. године показују да је број јаја варирао од 619 до 12822, а просечни остварени фекундитет је износио 4908 јаја по женки (Табела 44).

Табела 44. Вредности тежине, дужине и броја јаја женки узорка из 2005. године са описном статистиком. Вредности броја јаја су приказане као цели бројеви.

Редни број женке	Тежина женке	Дужина женке	Број јаја
1	148,00	93,32	9012
2	158,00	86,67	6655
3	214,00	100,24	12822
4	172,00	102,90	6009
5	241,50	106,11	9078
6	133,00	96,11	6058
7	135,00	88,83	4279
8	170,00	86,79	2821
9	218,00	101,79	4296
10	208,00	103,15	11833
11	142,00	94,99	2215
12	199,00	107,95	3004
13	106,00	92,00	1806
14	246,00	110,37	7626
15	162,00	96,29	2356
16	208,00	101,87	4698
17	149,00	96,08	1730
18	209,00	104,54	5394
19	184,00	100,77	5120
20	153,00	95,77	1564
21	238,00	107,82	7386
22	181,00	103,43	619
23	119,00	88,37	1912
24	178,00	98,35	3335
25	178,00	101,23	1076
Описна статистика			
Средња вредност ± стандардно одступање	177,98±38,38	98,63±6,75	4908,16±3305,36
Најмања вредност – Највећа вредност	106,00 – 246,00	86,67 – 110,37	619 – 12822

Када је урађена регресија броја јаја на тежину тела женки утврђен је статистички значајан однос ($R = 0,51$, $t = 2,87$, $p = 0,01$). Формула регресионе једначине је:

$$\text{број јаја} = -2968,08 + 44,25 * \text{тежина женке.}$$

За дужину тела статистичка значајност није добијена.

Када се поменута једначина примени на тежине женки из узорка 2011. – 2015. добијају се процене реализованог фекундитета женки које су приказане описном статистиком (Табела 45, Слика 28).

Табела 45. Описна статистика претпостављеног реализованог фекундитета женки из године у годину и за укупан период.

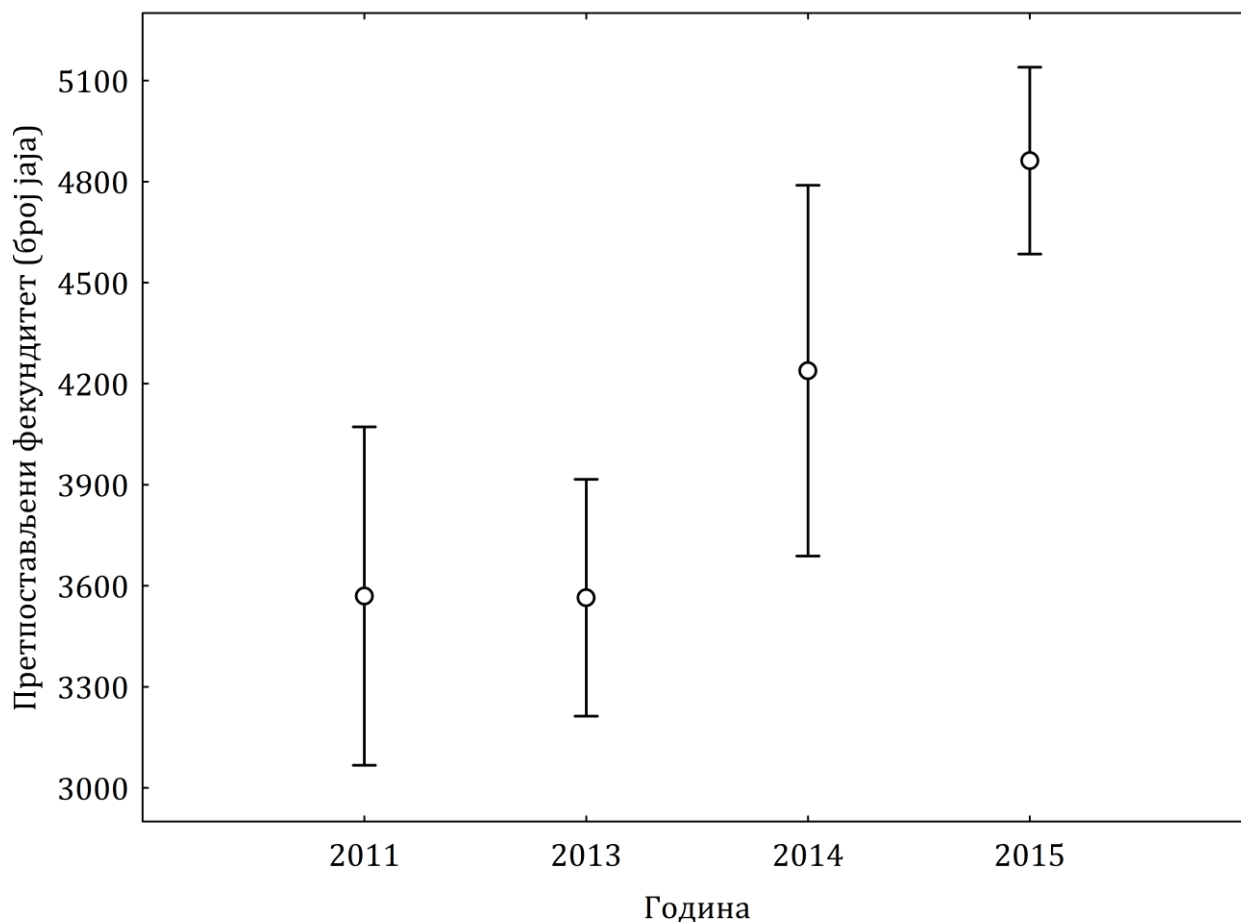
Година	Број јединки	Средња вредност ± стандардно одступање	Најмања вредност	Највећа вредност
2011.	24	3569,46±1594,80	616	6237
2013.	49	3564,73±1280,22	1457	7122
2014.	20	4238,61±1327,24	1678	6546
2015.	79	4862,34±1077,31	2475	7564
Укупан период	172	4239,74±1378,40	616	7564

Када се примени ANOVA, значајне промене се примећују током година (Табела 46).

Табела 46. Резултати ANOVA претпостављеног реализованог фекундитета између година.

	SS	Df	MS	F	p
Година	63731150,00	3,00	21243720,00	13,67	0,00
Грешка	261164700,00	168,00	1554552,00		

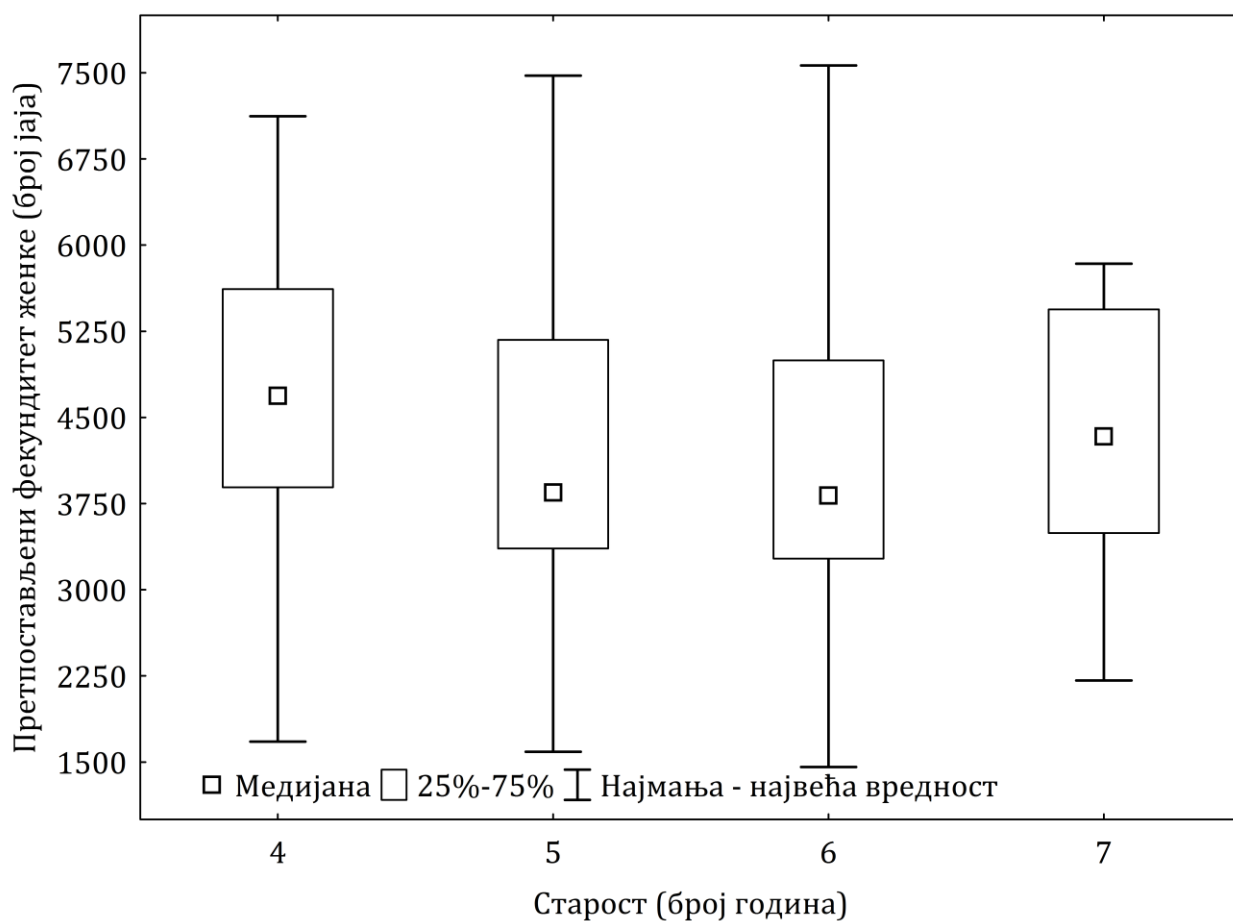
Даљом анализом Tukey HSD тестом разлике налазимо између 2015. и 2011. и 2015. и 2013. године.



Слика 28. На графику је представљено варирање претпостављеног реализованог фекундитета женки по годинама.

Резултати регресионе анализе показују да су се најмање вредности фекундитета повећавале током година истраживања, мада статистичка значајност није велика (парцијална корелација = 0,98; $t = 7,04$; $p = 0,02$).

Применом непараметарског Kruskal-Wallis теста нису утврђене разлике у претпостављеном оствареном фекундитету између женки старости од четири до седам година ($N = 6,38$; $p = 0,10$; Слика 29).



Слика 29. На графику су представљене разлике у претпостављеном оствареном фекундитету женки различите старости.

Примена линеарне регресионе анализе није потврдила тренд ка повећању или смањењу средњих вредности претпостављеног реализованог фекундитета са повећањем старости женки.

5. ДИСКУСИЈА

5.1. Утицај срединских параметара на варирање фенолошких параметара

Током пет узастопних година, од 2011. до 2015. године, сезона размножавања обичне крастаче из околине Зуца трајала је дуже од две недеље и увек је почињала у марту. Врхунац репродуктивне активности такође је бележен током марта, али се завршетак сезоне често дешавао у априлу. Приближно у исто време почиње и размножавање крастаче у Чешкој, Велсу и централној Енглеској, у Скандинавији тек крајем априла, а у јужној Енглеској већ у фебруару (види у: Kovář & Brabec 2007a). До сада је обично навођено нешто краће трајање сезоне размножавања, од пар дана до две недеље у западним деловима ареала распрострањења (Davies & Halliday 1979; Hemelaar 1983; Sinsch 1988; Reading 1998; Sztatecsny & Schabetsberger 2005; Hettyey и сар. 2009). У неким деловима Европе (нпр. Чешка, Велс и јужна Енглеска) сезона размножавања обичне крастаче може да траје знатно дуже, те се доводи у питање до сада прихваћено становиште да се ова врста увек експлозивно размножава (види у: Kovář & Brabec 2007a). Анализа репродуктивне фенологије обичне крастаче из околине Зуца која је обухватила период од 2001. до 2003. године и период од 2011. до 2017. године показала је да постоји тренд ка продужењу репродуктивне сезоне анализираних популација током наредних деценија због повезаности са претходно утврђеним дугорочним трендом смањења локалне просечне влажности ваздуха (Јовановић и сар. 2020).

Ово истраживање које обухвата пет узастопних година бележења података није утврдило да сезона размножавања обичне крастаче из околине Зуца показује тренд померања ка ранијем или каснијем периоду у току године. У својим истраживањима која покривају више врста и дуг временски период, While & Uller (2014) су добили резултате који указују на значајна померања у фенологији водоземаца ка ранијем датуму размножавања, а све у вези са климатским променама (шест дана по декади у протеклих 50 година). Постоје многи изузеци од овог општег тренда. Популације исте врсте могу да се разликују по томе што је код једне видљиво померање ка ранијем почетку сезоне размножавања током година, а код неке друге ка каснијем. Популације са већих географских ширина показују израженији тренд ка ранијем почетку сезоне размножавања (While & Uller 2014). До сада публикована дуготрајна праћења динамике репродуктивне фенологије обичне крастаче углавном нису утврдила тренд ка временском померању сезоне размножавања (Reading 2003; Prodon и сар. 2017). Ако се посматрају краћи временски периоди, трендови могу да се уоче, али ово је заправо последица дуготрајнијих осцилација (Reading 2003). Тренд ка ранијем почетку сезоне размножавања утврђен је у популацијама из Велике Британије (Sparks и сар. 2007) и Пољске (Тружановски и сар. 2003). Arnfield и сар. (2012) наводе да се фенологија размножавања обичне крастаче помера ка каснијем датуму у периоду од 12 година.

Ранији почетак сезоне размножавања може имати велики утицај на динамику неке популације, односно требало би да резултира ранијим сазревањем јединки. Како Altwegg & Reyer (2003) наводе, јединке зелених жаба које су раније сазреле имале су већу стопу преживљавања и бржи раст. Ако би се овакав случај јавио код обичне крастаче, раније размножавање би могло да буде предност.

У оквиру анализираних временског периода од 2011. до 2015. године, средња вредност просечне дневне температуре ваздуха на подручју Београда са околином

показала је тренд ка порасту у периоду од 40 дана пре почетка сезоне размножавања, док је средња вредност просечне дневне влажности ваздуха показала нешто слабији супротан тренд (додатни проблем за тумачење је то што применом Бонферонијеве корекције уочена разлика губи статистичку значајност). Када се посматра период од седам дана пре почетка сезоне размножавања уочавају се трендови пораста средње вредности просечне дневне температуре и смањења средње вредности просечне дневне влажности ваздуха. Средња вредност просечне дневне количине падавина показала је слаб тренд опадања када се посматра период од 14 дана пре почетка сезоне размножавања. Примена Бонферонијеве корекције изазива додатне компликације у разумевању јер се статистичка значајност губи. Дакле, ако се сагледа метеоролошка ситуација пре почетка сезоне размножавања (просечне вредности одабраних метеоролошких параметара по дану за читав период од пет година) може се закључити да сезона размножавања неће почети док просечна дневна температура не постане већа од нуле, док просечна дневна релативна влажност ваздуха не опадне испод 65%, а док се просечна дневна количина падавина не смањи на вредности испод 0,5mm током неколико дана пре почетка сезоне размножавања. Слични резултати постоје у литератури. Тако Green и сар. (2016) наводе да је буђење из сна *Anaxyrus fowleri* изазвано вишом температуром и малом количином кише непосредно пре. Слично наводе Arnfield и сар. (2012) за обичну крастачу у Британији: више јединки мигрира када су дани топли, тј. почетак миграције креће раније у „топлим“ годинама; међутим, ефекти температура или падавина из претходних месеци нису утврђени.

Резултати који сугеришу да је количина падавина у периоду који претходи сезони размножавања важна, нису уобичајени за дату врсту и умерени климатски појас. Најчешће је температура препозната као главни покретач фенолошких промена код водоземаца, поготово ранијег почетка сезоне размножавања (Ficetola & Maiorano 2016; Sheridan и сар. 2018). Код америчке врсте из умереног појаса, *Rana sylvatica*, на датум почетка размножавања утицала је највећа зимска дневна температура, али не и количина падавина (Benard 2015). Blaustein и сар. (2001) наводе да се код неких врста северноамеричких водоземаца јавља повезаност између температура у периоду од месец-два пре почетка сезоне размножавања и датума почетка размножавања. Loman (2016) наводи да се *R. temporaria* у јужној Шведској раније размножава када је март топлији. Виша средња температура ваздуха у фебруару је имала утицај и на ранији почетак сезоне размножавања код популације *R. dalmatina* из Румуније (Hartel 2008). Beebee (1995) наводи високу корелацију између дана када су прва јаја положена и просечне вредности минималне температуре у марту и априлу, као и максималне температуре у марту за врсту *Bufo calamita*. Reading (1998, 2003) је навео да средња дневна температура у периоду од 40 дана пре почетка сезоне размножавања обичних крастача утиче на дан њиховог главног пристизања у бару за размножавање у Британији. Просечна температура за период од јануара до марта је такође имала утицај на време када ће започети размножавање крастаче на локалитету у Пољској (Tryjanowski и сар. 2003), као и за врхунац миграција у Британији (Sparks и сар. 2007). Ове две студије сугеришу да неке популације обичне крастаче у Британији показују већу осетљивост на температуру, као и ранији почетак сезоне размножавања када се упореде са онима у Пољској, што је вероватно последица различите климе (океанска и континентална) иако су надморска висина и географска ширина сличне (Sparks и сар. 2007); наиме, популације крастача у Пољској су током зиме под утицајем нижих температура.

У досадашњим истраживањима екологије обичне крастаче, падавине углавном нису показивале утицај на њену репродуктивну фенологију (Gittins и сар. 1980; Reading 1998; Arnfield и сар. 2012). У случају врста умереног појаса, утицај веће количине падавина (киша) на ранији почетак сезоне размножавања потврђен је код три врсте до сада: *Gastrophryne carolinensis*, *Pseudacris ornata* (Todd и сар. 2010) и *A. fowleri* (Green и сар. 2016). У случају *G. carolinensis*, утврђена је корелација између ранијег доласка јединки у репродуктивни центар и веће количине падавина (кише) током периода у коме се одвија сезона размножавања. Код *A. talpoideum*, утврђена је корелација између веће количине падавина у периоду пре почетка сезоне размножавања и самог почетка сезоне размножавања.

Резултати досадашњих истраживања указују на то да температура и количина падавина имају различит утицај на водоземце. Међутим, одговор једне популације на промене у спољашњој средини зависи и од станишта које она насељава. Фенологија популације која насељава топлије и сувље станиште требало би да буде превасходно повезана са количином падавина у односу на популацију која насељава влажније и хладније станиште, где би температура требало да има већи утицај на њену фенологију од количине падавина (Ficetola & Maiorano 2016).

Очекује се да ће климатске промене изменити средње вредности и варијансе температуре као и количину доступне воде, што је веома значајно за водоземце. Највећи проблем би изазвало очекивано повећање учесталости и интензитета екстремних метеоролошких појава као што су високе температуре и суше (Muths и сар. 2017). Промене температурног обрасца могу да поремете уобичајене циклусе у животу водоземаца: почетак и трајање зимског сна. Оне такође могу да утичу на способност налажења хране. Све ово може да изазове смањење бројности популације (Blaustein & Wake 1995; Blaustein и сар. 2001; Jovanović и сар. 2020).

У оквиру неке заједнице, промене фенологија могу да имају другачији ефекат на различите врсте што може да има утицаја на њихове међусобне односе, поготово код врста које су повезане међусобним интеракцијама. Неусаглашеност фенологија врста које су повезане снажним интеракцијама може да изазове последице код једне или обе врсте као што су смањење бројности популације или смањење њене просечне адаптивне вредности. Климатске промене могу да појачају негативне ефекте неких већ постојећих чинилаца који делују на водоземце, као што су УВ зрачење, загађење, смањење површине станишта, или патогени (Ficetola & Maiorano 2016).

Утицај светских климатских трендова који су неповољни по неку врсту може да буде донекле ублажен на локалном нивоу ако је животна средина у очуваном стању. Због овога појединачна локална популација може да буде отпорнија на глобалне климатске трендове од осталих популација исте врсте (Muths и сар. 2017). У својим опсежним истраживањима на водоземцима умерене климатске зоне Muths и сар. (2017) су открили различите реакције унутар и између врста на климатске промене. Ово може да нагласи значај локалних истраживања и истог таквог приступа за било који вид примене конзервационе биологије. Јавља се потреба да се дубље истраже локални географски, абиотички и биотички чиниоци и начини на које различити степени њиховог значаја на различитим местима посредују у деловању климатских промена на неку одређену, локалну популацију. Овакви закључци би могли да објасне степен разлике који се јавља од популације до популације у различитим географским регионима које насељава иста врста. Ово доводи у питање ефикасност глобалног

(централизованог) приступа у конзервацији, јер начин на који делују климатске промене није исти у свакој средини. Такође, варијабилност која се јавља у одговору на климатске промене популација исте и различитих врста указује на ниво способности одређене врсте да се прилагоди на локалне услове и опстане у променљивој средини (Muths и сар. 2017).

5.2. Утицај срединских параметара на варирање популационих и узрасних параметра

5.2.1. Ефективна величина популације и однос полова

Ефективна величина популације из околине Зуца значајно је варирала између година истраживања, при чему знатно мањи број женки не изазива само поремећен однос полова већ може имати негативан утицај на опстанак популације. Reading & Clarke (1995) наводе да је величина популације крастаче варирала од 2715 до 3629 јединки из Енглеске током седам година посматрања. Wagner (2013) наводи да је величина популација обичне крастаче у Немачкој варирала од 38 јединки (просек за две године посматрања) до 1832 јединки (просек за пет година посматрања). На основу истраживања на локалитетима у Аустрији Куек и сар. (2017) наводе широке границе бројности јединки од само четири (средњи број јединки за четири године посматрања) до 8581 (средњи број јединки за десет година посматрања) у просеку по години и локалитету. За још прецизније поређење, у Табели 47 представљен је број полно зрелих мужјака и женки и однос полова у популацијама обичне крастаче из различитих делова Европе.

Табела 47. Број полно зрелих мужјака и женки и однос полова у популацијама обичне крастаче из различитих делова Европе.

Локалитет или област	Држава	Год*	Однос полова (број мужјака на једну женку)	Број мужјака	Број женки	Референца
централна Норвешка	Норвешка	1	2,48	208	84	Hemelaar (1988)
јужна Шведска (1)	Шведска	4	4,45	258	58	Reading и сар. (1991)
			3,64	204	56	
			5,97	209	35	
јужна Шведска (2)			3,5	161	46	
			4,97	159	32	
			4,84	150	31	
јужна			7,3	73	10	

Шведска (3)			11	33	3	
			1	5	5	
јужна Шведска (4)			7,61	175	23	
јужна Шведска (5)			3,56	96	27	
Морид		5	4,07	484	119	Madsen & Loman (2010)
			4,36	379	87	
			6,31	574	91	
			/	/	172	
			/	/	152	
јужни Дорсет (1)		3	1,90	502	264	Reading и сар. (1991)
			3,16	903	286	
			3,38	687	203	
			2,60	317	122	
јужни Дорсет (2)			2,21	161	73	
јужни Дорсет (3)			2,19	204	93	
јужни Дорсет (4)						
Лестершир		1	1,42	891	626	Arntzen (1999)
јужни Дорсет		19	3,91	583	149	Reading (2001)
Пелс		1	/	1000	/	Brede & Beebee (2006)
Вајтлендс			/	852	/	
источна Холандија	Холандија	1	5,75	1178	205	Hemelaar (1988)
Северна Рајна – Вестфалија	Немачка	1	1,99	777	391	
централна Швајцарска	Швајцарска	1	2,41	82	34	
Сливница	Словенија	1	3,92	1772	452	Vogrin & Miklič (2005)
Зуце	Србија	5	14	885	65	Ова дисертација

			8	1034	124	
			4	706	170	
			9	551	59	
			14	871	62	
		7	17	139	8	Jovanović & Crnobrnja-Isailović (2019): дисертација +2016 +2017
			44	264	6	

* Број година мониторинга

5.2.1.1. Узроци и последице поремећеног односа полова код жаба

Како се може видети из табеле 47 однос полова код врсте *B. bufo* је често прилично померен на страну мужјака и они долазе први у репродуктивни центар (Hels & Buchwald 2001; Tomašević и сар. 2008). Постоје још многи радови где се наводи однос полова код ове врсте и најчешће је мужјака од дупло до пет пута више од женки (Davies & Halliday 1979; Wisniewski и сар. 1980; Gittins 1983a; Reading и сар. 1991) али некада и до осам или девет пута више (Scribner и сар. 2001; Brede & Beebee 2006). У појединим замкама за жабе постављеним око репродуктивног станишта Arntzen (1999) је забележио да је однос полова ухваћених јединки био један према један или чак да је женки било више.

Однос полова из популација Зуце и Трешња у ранијим истраживањима је варирао од 2 : 1 до 9 : 1 за мужјаке (Tomašević и сар. 2008). Резултати овог истраживања указују на још већу бројност мужјака у односу на женке у односу на ранија истраживања исте популације, са просечним односом полова 10 : 1, а највећим 14 : 1 у периоду од 2011. до 2015. године. Међутим, наставак мониторинга ове популације показао је још већи отклон од идеалног односа полова, утврдивши вредност од 44 : 1 у 2017. години (Jovanović & Crnobrnja-Isailović 2019).

Како наводе Madsen & Loman (2010), веома је честа појава да у популацијама жаба има више мужјака него женки и да овај однос варира из године у годину, што је забележено нпр. код *Rana temporaria* (Elmberg 1990), *R. sylvatica* (Guttman и сар. 1991), или *Hyla arborea* (Friedl & Klump 1997).

Као могући разлог оваквог бројног односа полова где мужјака има више, наводи се неучествовање јединки у размножавању сваке године (Madsen & Loman 2010 и референце тамо). Frétey и сар. (2004) су навели да мужјаци из француске популације крастаче понекада „прескоче“ сезону размножавања. Када су у питању популације крастаче на северу Европе (Шведска), „прескакање“ сезоне чине женке и то тако да се размножавају сваке друге године (Hemelaar 1988). Још један разлог за вишак мужјака би могао бити већа стопа смртности женки (Madsen & Loman 2010 и референце тамо). У Зуцама су налажене полу-поједене женке (али и мужјаци) током сезоне размножавања. Процене смртности током зиме би биле тешке за утврђивање. Мужјаци жаба често стичу полну зрелост у млађем старосном добу од женки што исто може да допринесе њиховој већој бројности на месту за размножавање (Hemelaar 1988; Reading 1991;

Arntzen 1999; Madsen & Loman 2010). У литератури се може наћи и један занимљив могући разлог за померен однос бројности полова, а то је да женке мењају баре за размножавање чешће од мужјака (Arntzen 1999 и референце тамо). Старост и време стицања полне зрелости у популацији из Зуца ће бити поменуто касније. Није познато да у Зуцама постоји још нека бара у близини, па промена места за размножавање као узрок смањеног броја женки такође не делује вероватно.

Највероватнијим разлогом „прескакања“ сезоне код женки Madsen & Loman (2010) сматрају то што женке које насељавају хладније крајеве не могу увек током кратког топлог периода године да обезбеде довољне енергетске залихе које би уложиле у размножавање (Nemelaar 1988). Управо због тога што женке улажу више енергије у размножавање од мужјака, „прескакање“ сезоне размножавања, али и појаве веће стопе смртности код женки, могу да се протумаче као нужни производи таквог стања.

За сада нема доказа за могућност „прескакања“ сезоне размножавања у популацији из околине Зуца. Овај локалитет се не налази у хладном поднебљу и вероватно је најјужнија популација која је истражена до сада, те не постоји кратак летњи период и јединке имају довољно времена да прикупе адекватну количину „енергетских резерви“ пред зиму. Могући разлог за „прескакање“ сезоне вероватно не би био хладна, већ можда блага зима. Благе зиме имају неповољан утицај на крастаче (Reading & Clarke 1995; Reading 2007), доводе до мање величине тела код женки (Reading 2007), те самим тим и до мањег броја произведених и оплођених јаја. Међутим, није утврђена повезаност варирања метеоролошких фактора и односа полова у популацији из Зуца.

У различитим истраживањима обичне крастаче, показује се разлика у стопи преживљавања између мужјака и женки током година (нпр. Gittins 1983б; Madsen & Loman 2010). Претпоставља се да би узрок могли бити неки од метеоролошких чинилаца, као, на пример, у популацији из Зуца, благе зиме за могућу већу стопу смртности женки у односу на мужјаке.

Већи број мужјака у популацији би требало да има за последице повећање интрасексуалне конкуренције за приступ женкама, као и већу могућност женке да бира партнера за размножавање (Parker 1983; Howard & Kluge 1985). Постоји истраживање које показује како већа бројност мужјака у популацији *Crinia georgiana* (Byrne & Roberts 1999) повећава стопу смртности женки. Иако је очекивано да већи број мужјака у популацији повећава могућност женке да бира, успех при размножавању женке је под оваквим околностима управо био најмањи у француској популацији *R. dalmatina* (Lodé 2009). То сугерише да је избор женки био ограничен због великог и агресивног надметања мужјака око њих. Овакво понашање може и директно да угрози женке, јер не само да смањује њихову могућност избора, већ их присиљава на размножавање. Ниво конкуренције мужјака за женку би требало да буде висок у Зуцама. Није примећена могућност женки да бирају; напротив, некада је виђено да се више од једног мужјака ухвати за исту женку, а тај број је у неким случајевима био и до десетак мужјака, те су налажене и убијене женке. Постоји могућност да мужјаци својим агресивним деловањем још додатно смањују број женки. Очекује се да овакво понашање постаје све грубље са смањењем броја женки, те се ствара могућност појаве позитивне повратне спреге са врло неповољним резултатом. Иако постоје тврдње да више мужјака значи више оплодње, Lodé (2009) је добио супротне резултате код француске популације *R. dalmatina*. Што је било више мужјака у односу на женке, мањи је био успех при

размножавању. Бројност мужјака *R. dalmatina* није имала утицај на број клупчади јаја и потомака, што показује да неједнак однос полова може само да повећава утицај сексуалне селекције, јер се у случају већег броја мужјака они интензивније међусобно такмиче око малобројних женки. Када су женке биле у већини, по истраживању Lodé (2009) успех у размножавању се није побољшао (територијални мужјаци настоје да спрече да се женка поново размножава). Аутор такође наводи да је у популацији где има више мужјака у односу на женке преживљавање потомства смањено. Једна од тема будућих истраживања била би да се утврди успешност оплодње у популацији из околине Зуца. Неједнак однос бројности полова утиче на процене ефективне величине популације тако што их смањује (Frankham 1995 и референце тамо).

5.2.1.2. Ефективна величина популације и трендови опадања бројности крастаче у Европи

Ако се резултати из табеле 47 пореде са онима добијеним анализом популације из околине Зуца, стање бројности мужјака ове популације у периоду од 2011. до 2015. није било забрињавајуће, док је женки било релативно мало и њихова бројност слична оној забележеној у популацијама из хладнијих предела у оквиру ареала врсте. У периоду истраживања, ефективна величина популације из околине Зуца није се смањивала на мање од 50 јединки, тако да се ова популација по одређеним критеријумима (Mace & Lande 1991) не би могла сврстати у такве којима прети ризик од скорог изумирања. Међутим, како ове вредности нису биле веће од 500 јединки, популација би могла да спада у ризичне за изумирање у дужем временском периоду због повећане шансе укрштања у сродству (види у: Nunney & Campbell 1993).

Односи ефективне и цензусне величине популације у Зуцама су у неким годинама биле испод вредности од 0,2 што се по Мејс-Ландеовом критеријуму сматра као угроженост (Mace & Lande 1991).

У свом раду Scribner и сар. (1997) дају преглед односа N_e/N код различитих врста жаба: код *Rana pipiens* 0,01–0,67 (Merrell 1968); код *Bufo marinus* 0,02 – 0,09 (Easteal & Floyd 1986); код *R. sylvatica* 0,44 (0.21 – 0.81) (Berven & Grudzien 1990). Постоје и резултати за *B. calamita*: 0,02–0,19 (Rowe & Beebe 2004). Што се тиче популација обичне крастаче, резултати из Британије су следећи: 0,007– 0,012, коришћењем генетичких техника (енг. „temporal shifts at DNA markers”) Scribner и сар. (1997).

Nunney & Elam (1994) наводе да је теоријски очекивана вредност односа ефективне и цензусне величине популације опште гледано код неке врсте око 0,5. Nei & Tajima (1981) су навели да је очекивано да, код малих животиња, однос ефективне и цензусне величине популације буде највише 0,1, а потврду за тако нешто износи Nunney (1993). Однос ефективне и цензусне величине популације је највиши у случају популација код којих нема много флукуација и требало би да износи од 0,5 до 1 (Nunney & Elam 1994; Nunney 1995). У методолошком раду на 192 објављене процене односа ефективне и цензусне величине популације за 102 врсте различитих организама (биљке, инсекти, мекушци, водоземци, гмизавци, птице и сисари), Frankham (1995) је дошао до следећих закључака:

– Однос ефективне и цензусне величине популације је често под утицајем одређених чинилаца који смањују његову вредност.

– Чинилац који највише утиче су флукуације величине популације, затим ту је и варијанса броја потомака (енгл. „family size”) (варијанса успеха у размножавању), начин на који се рачуна цензусна величина популације (број адултних јединки, број адултних јединки које учествују у размножавању или укупан број адултних и јувенилних јединки), која таксономска група се посматра и неједнак однос бројности полова.

– Статистичка значајност је била гранична у случају утицаја различитих таксономских група на N_e/N однос (нпр. биљке су имале нижи N_e/N однос од животиња, а птице нижи у поређењу са осталим животињама) те аутор сматра да су потребна додатна истраживања да би се ово потврдило.

– Занемаривањем неких од наведених фактора јавља се опасност од прецењених N_e/N вредности.

– Фекундитет, преклапање генерација и системи размножавања (полигамно или моногамно), као компоненте животне историје, нису показали утицај на однос ефективне и цензусне величине популације. Аутор је очекивао да ће врсте са великим фекундитетом имати смањен N_e/N однос у поређењу са врстама са малим фекундитетом, због великих варијанси у броју потомака између родитељских парова и веће флукуације у бројности популације током генерација. Код полигамних врста аутор је очекивао да ће вредности N_e/N односа бити ниже у односу на моногамне због неједнаког односа бројности полова. Иако није нашао статистички значајне ефекте, аутор предлаже даља истраживања са конкретнијим подацима о животним историјама од оних које је сам имао.

У свом раду, аутор само процене које садрже ефекте неједнаког односа полова, варијансе броја потомака и флукуације у величини популације назива свеобухватним проценама.

Својим радом Frankham (1995) доводи у питање Мејс–Ландеов критеријум угрожености врсте, наводећи да однос ефективне и цензусне величине популације знатно варира између популација различитих таксона мада је средња вредност најчешће око 0,1 у такозваним свеобухватним истраживањима (она која узимају у обзир већ поменуте факторе који утичу на процену величине популације). За водоземце, у његовом раду се наводе вредности од 0,1 до 0,67. У случају флукуација величине популације током различитих година овај однос може да се смањи до 0,1 (Frankham 1995). Schmeller & Merilä (2007) наводе да је однос ефективне и цензусне величине популације у њиховим истраживањима био од 0,23 до 1,67, што су високе вредности за популације *R. temporaria* из Финске. У литератури су наведене још неке високе вредности односа ова два параметра за неке врсте; нпр. највећа споменута вредност за врсту *R. sylvatica* је 0,82 у раду Berven & Grudzien (1990) или 0,73 за *R. temporaria* (Brede & Beebee 2006).

За обичну крастачу Brede & Beebee (2006) наводе ниске вредности односа ефективне и цензусне величине популације које се могу објаснити великом бројношћу мужјака у популацији у односу на женке, као и варијансе у успеху при размножавању код мужјака. У вези са тиме, резултати добијени за популацију из Зуца сугеришу да је њена величина изнад критичне вредности на који год начин да је рачуната ефективна величина популације и однос ефективне и цензусне величине популације.

У свом раду Schmeller & Merilä (2007) наводе да ниједна процена ефективне величине популације није довољно прецизна због многих чинилаца који су већ поменути и који се често занемарују у истраживањима и придодату списку и укрштање у сродству. Појава укрштања у сродству типична је за издвојене популације и негативно утиче на пуноглавце обичне крастаче тако што смањује њихову вероватноћу преживљавања, смањујући тиме и цензусну величину популације (Brede & Beebe 2006). Као што је већ речено, временске флукуације величине популације се сматрају за чинилац који највише утиче на процену ефективне величине популације (Frankham 1995; Schmeller & Merilä 2007). Занемаривање ове чињенице може довести до лоше процене величине популације (Schmeller & Merilä 2007). Прецизно измерена ефективна величина популације, под условом да је могућа, дала би значајан увид у стање и динамику популације, као и у вероватноћу преживљавања исте, те би тиме олакшала конзервациону процену (Schmeller & Merilä 2007). Смањен број јединки популације из Зуца заиста забрињава због повећања могућности укрштања у сродству, јер већина потомака потиче од малог броја женки. Дужи временски период праћења ове популације је потребан за преиспитивање флукуирајуће стабилности која је примећена за ових неколико година истраживања.

Током периода који покрива истраживање на популацији обичних крастача у Зуцама (од 2011. до 2015.) није утврђен статистички значајан тренд ка опадању или повећању бројности. Међутим, ако се узму у обзир и подаци о броју репродуктивно активних мужјака и женки у истој популацији у годинама после 2015., указује се тренд пада бројности (Jovanović & Crnobrnja-Isailović 2019). Потребно је продужити мониторинг да би се раздвојили ефекти флукуација од дуготрајног смањења величине популације.

Резултати истраживања до сада често показују тренд ка опадању бројности популација обичне крастаче из различитих разлога мада ситуација није једнолична па има и закључака о порасту бројности. Сооке (1972) наводи опадање бројности обичне крастаче током шездесетих година двадесетог века у Великој Британији и као разлог претпоставља губитак станишта. Истраживање Carrier & Beebe (2003) је рађено на локалитетима у Енглеској, Шкотској и Велсу, у периоду од 15 последњих година двадесетог века. Смањење бројности јединки је утврђено у 30% испитаних градских и 39% сеоских популација (осам градских и 68 сеоских локалитета). Увећање бројности је примећено у 26% градских и 23% сеоских популација (седам градских и 40 сеоских локалитета). Стабилна бројност је нађена код 44% градских и 38% сеоских популација (12 градских и 67 сеоских локалитета). Ауторски закључак је да бројност популација крастаче опада на подручју централне, источне и југоисточне Енглеске. Они сматрају да опадање није само привид изазван сталним флукуацијама у бројности јединки у популацијама. Kovář & Grabec (2007) су навели да је бројност популација обичне крастаче у Чешкој опадала током пет година истраживања. У Италији, 21 од 30 популација обичне крастаче показало је тренд ка опадању бројности јединки, а само три ка порасту током 15 година истраживања (Bonardi & Ficetola 2012).

Фактори који се најчешће наводе као узрочници опадања бројности популација крастача су: гљивичне инфективне болести, страдање на путевима, фрагментација и губитак станишта, загађење и климатске промене (Ficetola & De Bernardi 2004; Reading 2007; Bonardi & Ficetola 2012). Сви ови чиниоци могу да имају заједничке ефекте, па су потребна додатна истраживања да би се утврдило на који тачно начин сваки од њих делује и каква је њихова повезаност (Bonardi & Ficetola 2012). Ширењем Београда,

фрагментација и губитак станишта су се сигурно појачали у последњих 100 година. Назнаке болести нису до сада примећене у популацији из Зуца, као ни страдање на путевима. Загађење би, на жалост, могао да буде један од фактора угрожености јер је много смећа примећено на станишту, како око, тако и у самој бари (Јовановић & Crnobrnja-Isailović 2019).

Постоји модел по коме су популације водоземаца најчешће у стању опадања бројности да би се у неким годинама, када велики број јединки ступи у размножавање, број нагло повећао (Pechmann & Wilbur 1994). Meyer и сар. (1998) наводе овај модел као применљив на популације *R. temporaria* из Швајцарске на којима су вршили истраживање. Овакав тренд ка сталном опадању бројности може дати утисак да је популација у опасности од изумирања (Meyer и сар. 1998). Потребно је посматрање динамике одређене популације током дугог временског периода како би трендови могли поуздано да се утврде и разликују од флукуација (Meyer и сар. 1998). Слично наводе Beebe & Griffiths (2005), као случај у коме се водоземци размножавају сваке године и имају променљив успех при размножавању. Дакле, бројност популација ће временом лагано да опада, али ће долазити до изненадних скокова бројности током неких година, након чега ће поново уследити дужи период опадања. То за резултат, и поред флукуација, има дуготрајну стабилност популације. Тако посматрано, мале ефективне величине популације водоземаца (мање од 100 јединки) не изгледају као превелик проблем. С друге стране, честа смањења бројности чине популације осетљивим на губитак генетичке разноврсности јер се појачава утицај генетичког дрифта и испољавају се последице укрштања у сродству (Beebe & Griffiths 2005 и референце тамо). Са конзервационог аспекта треба обратити пажњу на ову слабост популација водоземаца. У сваком случају, популације обичне крастаче уопштено показују тренд опадања бројности на многим локалитетима у Европи, што значи да је наставак посматрања њихове динамике на локалном нивоу веома битан. Такође, поједине конзервационе мере би требало да почну да се примењују и на популације ове врсте (Salazar и сар. 2016).

5.2.2. Величина популације и варирање срединских параметара

Ficetola & Maiorano (2016) наводе да у годинама са мало падавина долази до смањења бројности јединки у популацијама водоземаца, а број репродуктивно активних адултних јединки обичне крастаче у Зуцама управо се повећавао са повећањем највеће дневне количине падавина током месеци претходне зиме. Истовремено, нису утврђене корелације ефективне величине популације са варирањем локалних вредности метеоролошких параметара.

У студији из Румуније која се бави могућим ефектима климатских промена на живи свет у будућности наведена је претпоставка да ће доћи до значајног пада заступљености обичне крастаче у наредних 40 година (Popescu и сар. 2013). Wagner (2013) наводи да су популације обичне крастаче стабилне у Немачкој. Опадање бројности популација обичне крастаче је запажено и у Швајцарској (39 година посматрања) и Уједињеном Краљевству (29 година посматрања), а од средине осамдесетих година двадесетог века чак и у срединама где су примењиване конзервационе акције за ову врсту од стране добровољаца (Petrovan & Schmidt 2016). Густе мреже путева присутне у обе земље су наведене као могућ јак неповољан утицај и изазивач смртних исхода и уситњавања станишта те смањења популације, мада се прави разлог опадања бројности још увек не зна. Кук & сар. (2017) пријављују

стабилност у смислу бројности популација крастача у Аустрији за период од 21 године (од 1995. до 2015.), чак и у пределу са густом мрежом путева, иако су показали да се смењују периоди раста и оштрих падова бројности између одређених година.

Као што је већ напоменуто, Ficetola & Maiorano (2016) су у свом обимном раду који садржи анализе више од 50 врста са пет континената навели да температура и падавине имају супротно дејство на популације водоземаца. Док је температура имала највећи утицај на фенологију, количина падавина је највише утицала на динамику популације. Популације су биле мањих величина оних година када је забележено мање падавина због веће смртности јединки. Semlitsch и сар. (1996) наводе да је киша чинилац животне средине који утиче на сезону размножавања и тиме на величину популација водоземаца. Падавине су показале значајан утицај и на популацију у Зуцама. Резултати сугеришу да јединке боље преживљавају зиму која обилује падавинама. Дубљи снег има ефекат изолације од хладноће, изазивајући вишу температуру земљишта, те се тиме успорава продирање мраза дубље у тло (Isard & Schaetzel 1995; Hardy и сар. 2001). Може се претпоставити да је, током зимског периода, снег значајнији од кише. Повољно дејство кумулативне количине падавина у јесен и зиму је забележено код неких врста водоземаца (Cayuela и сар. 2014; Benard 2015; Combes и сар. 2018). Величина популација *R. temporaria* није била под значајним утицајем количине падавина у периоду пре почетка сезоне размножавања. Количина падавина током активне сезоне пре периода хибернације показивала је позитивну корелацију са величином једне репродуктивне популације (Meyer и сар. 1998). Код врсте *Hemissus marmoratus* сувље време је имало утицај на већу смртност одраслих јединки (Grafe и сар. 2004). Исти временски услови су утицали на мањи успех при размножавању јединки *B. calamita* (Banks и сар. 1994), док су код обичне крастаче доводили до неповољнијих вредности кондиционог индекса (Reading 2007).

У својим обимним истраживањима на водоземцима умерене климатске зоне Muths и сар. (2017) добијају да су смањено преживљавање и учествовање у размножавању повезани са параметрима зимског времена. Преживљавање би требало да буде смањено у случају дуже зиме и оштре зиме, али и већег броја топлих дана током хибернације. У популацији из Зуца нису утврђене корелације популационих параметара са температуром ваздуха, али би топли дани током зиме могли да значе топлење снега, што за последицу може да има смањење изолације скровишта у којима жабе проводе зимски сан.

Утицај више јесење и зимске најниже и највише температуре на водоземце може бити повољан код неких врста као што је шумска жаба (Combes и сар. 2018) или неповољан као код обичне крастаче (Reading & Clarke 1995; Reading 2007). Anholt и сар. (2003) су навели да повећање најниже температуре у периоду од новембра до марта има неповољно дејство на преживљавање зелених жаба, *R. lessonae* & *R. esculenta* (по новијој номенклатури *Phelophylax lessonae* & *P. kl. esculentus*). Благе зиме изазивају слабији зимски сан и смањење енергије која одржава организам, као што је до сада показано у истраживањима. Међутим, нађени су и обрнути трендови (Scherer и сар. 2008).

Nemelaar (1988) поставља смислено питање да ли су саме климатске промене одговорне за изумирање/опадање бројности неких популација водоземаца или оне само појачавају ефекте других штетних чинилаца?

5.2.3. Узрасна структура и варирање срединских параметара

Старосна структура популације обичне крастаче у Зуцама у ранијим истраживањима је била слична код оба пола и није се много мењала током година (2001. – 2003.): највећи број јединки је имао пет година (Томашевић и сар. 2008), што се није променило ни у садашњем истраживању. У ранијим истраживањима (Томашевић и сар. 2008) најмлађи мужјаци који су учествовали у размножавању су имали три, док су женке биле старе четири године. Занимљиво је да су у садашњем истраживању нађене женке које су почеле да се размножавају са три године, што је за годину дана раније од предходног налаза. Ово показује да су женке почеле да достижу доба прве репродукције једну годину раније, те сада почињу репродуктивно активни део живота при истој старости од три године као и већина мужјака, што је необичан резултат за ову врсту. За читав период садашњег истраживања примећен је један мужјак старости две године који је учествовао у размножавању. Мали број мужјака (два) је имао десет година у предходном истраживању што се није много променило у садашњем истраживању (само један мужјак је имао десет година). Женке у предходном истраживању су живеле годину дана мање од мужјака, највише девет година и то је објашњено већим степеном смртности женки током сезоне размножавања услед велике конкуренције мужјака за женке (Томашевић и сар. 2008). У садашњем истраживању, најстарија женка је такође имала девет година.

Постоји истраживање које обухвата 13 популација обичне крастаче са једним од циљева да се утврди има ли правила у варирању параметара старости јединки када се пореде популације из различитих делова Европе (Cvetković и сар. 2009). Резултати показују да јединке из популација које насељавају северније или пределе на већим надморским висинама имају краћи активни период током године, што за последицу има касније сазревање и већу просечну старост јединки. Занимљиво је да повећањем надморске висине расте дуговечност јединки, док географска ширина нема такав утицај. Дужина репродуктивно активног дела живота није показала никакве трендове између популација са различитих географских ширина и надморских висина. Пол је имао утицај на најмању старост репродуктивно способних јединки, што потврђује да женке сазревају годину дана касније (Cvetković и сар. 2009 и референце тамо). Позивајући се на табелу 1 из поменутог рада може да се примети да зависно од географског положаја популације, мужјаци стичу полну зрелост са најмање две а највише шест година, док је опсег за женке од три до осам година. Просечан животни век јединки европских популација ове врсте се процењује у опсегу од 3,4 до 8,5 година за мужјаке и од 4,4 до десет година за женке. Дуговечност се процењује у опсегу од пет до 12 година за мужјаке и шест до 15 година за женке.

Резултати истраживања о дуговечности популације из Зуца у периоду од 2011. до 2015. се уклапају у закључке рада Cvetković и сар. (2009), иако делује да женке сада живе мало краће (док је средња вредност за популацију из Зуца током периода 2001. – 2003. била 5,9 година, ово истраживање је показало да средња вредност за укупни период истраживања износи 5,17 година). Да би јединке крастаче полно сазреле, потребно је да прође одређен број година и за то време јединке интензивно расту. Јединка не може да постане полно зрела док не достигне одређену величину. Која је то величина зависи од фактора спољашње средине, од генотипа и интеракција генотип - средина. Женкама треба више времена да постигну ту најмању величину која је неопходна за достизање полне зрелости. Ово се огледа у повећаној старости при уласку у репродуктивно активни део живота у односу на мужјаке. Због тога, женке дуже расту

од мужјака док не достигну полну зрелост, јер нема улагања у развој репродуктивних особина (Hemelaar 1988; Tomašević и сар. 2008). Веће тело женке вероватно одражава и већи фекундитет (Gibbons & McCarthy 1986; Tomašević и сар. 2008). Да ли ово значи да женке из Зуца које су постале репродуктивно активне при млађем узрасту сада смањују просечни фекундитет популације? Да би женка порасла до одређене величине за годину дана краће време, она или има бољу исхрану или више улаже у раст него у преживљавање или се величина неопходна за достизање полне зрелости смањила, што опет значи и мање тело и мањи фекундитет. Смањени фекундитет женки, уз смањење дужине живота, свакако има негативни утицај на даљи опстанак популације.

Мужјаци могу да стекну полну зрелост годину дана раније од женки, али у популацији из околине Зуца, код оба пола утврђено је стицање полне зрелости са три године. Мужјаци су у просеку живели дуже, мада је та разлика била мала. Најбројније су биле узрасне класе од четири до шест година. Просек старости узоркованих мужјака био је већи 2015. године него осталих година истраживања. Просечна старост јединки се није мењала током посматраног периода и ниједан метеоролошки чинилац није деловао на њу.

5.3. Варирање морфометријских параметара адултних јединки и полни диморфизам

У истраживаној популацији обичне крастаче из Зуца женке су биле дуже и теже од мужјака, што је и било очекивано, с обзиром на то да је код ове врсте полни диморфизам у величини тела веома изражен и женке су значајно веће од мужјака (Höglund & Säterberg 1989; Cvetković и сар. 2005). Осим већег фекундитета, веће тело женке може бити корисно и за заштиту од превеликог броја мужјака који би могли да је ухвате, а некада и угуше (амплексус од стране више мужјака) (Sztatecsny и сар. 2006). У роду *Vufo*, полни диморфизам у величини тела може да буде присутан или не (Sinsch и сар. 2001; Monnet & Cherry 2002). Нпр. код врсте *B. calamita*, јединке исте старости су и сличне величине, без обзира на пол.

Cvetković и сар. (2009) су упоређујући постојеће податке из 13 европских популација обичне крастаче (Gittins и сар. 1980, 1982; Hemelaar 1988; Kuhn 1994; Frétey & Le Garff 1996; Schabetsberger и сар. 2000), 11 из литературе и сопствене податке из две популације (Зуце и Трешња) дошли до резултата који показују да просечна величина тела женки варира од 64,7 до 96,3 mm, док су мужјаци увек мањи са варирањем од 52,8 до 72,4 mm (табела 1 из наведеног рада). Један од главних циљева овога истраживања је био да се утврди да ли се величина тела јединки повећава од топлијих ка хладнијим климатским појасевима, тј. да ли важи Бергманово правило. Закључак је да се тело одраслих јединки смањује са повећањем географске ширине (обрнуто Бергманово правило), док надморска висина није показала значајан ефекат. Показано је да величина тела није зависна од старости јединке али расте са повећањем просечне температуре током активног дела године. Индекс полног диморфизма је варирао од 0,161 до 0,380 и није се мењао значајно са повећањем географске ширине, надморске висине, просечне температуре током активног периода године или дужине трајања активног периода.

У претходним истраживањима у Зуцама просечна дужина женки је била 96,3 mm, а мужјака 70,4 mm; женке измерене у оближњој популацији са Трешње су биле 92,8 mm

дугачке, док је просечна дужина мужјака била 67,2 mm (Cvetković и сар. 2009). У ранијим истраживањима популација из Зуца и Трешње (Cvetković и сар. 2003) измерена је нешто већа просечна дужина тела женки, 119,3 mm (од 60,3 mm до 164 mm) док је дужина тела мужјака била нешто мања, 41,4 mm (од 25,2 mm до 65,5 mm). Средња вредност тежине тела женки је била 94,1 g (од 76,5 g до 112,8 g) а мужјака 69,2 g (од 60,4 g до 84,4 g). Утврђен је и велики полни диморфизам у величини тела. Нису уочене значајне разлике у величини тела између различитих година истраживања (Томашевић и сар. 2008), али се популација из Зуца разликовала од оближње са Трешње у односу на величину тела мужјака. Године 2001. средња вредност дужине тела женки је била 97 mm (од 89,9 mm до 104,5 mm), док су мужјаци били у просеку 73,2 mm дугачки (од 63,1 mm до 84,4 mm); године 2002. средња вредност дужине тела женки је била 95,3 mm (од 84,4 mm до 111,9 mm), док су мужјаци били у просеку дугачки 68,2 mm (од 60,4 mm до 72,8 mm); године 2003. средња вредност дужине тела женки је била 96,5 mm (од 78,3 mm до 110,1 mm), док су мужјаци били у просеку дугачки 70,4 mm (од 63,9 mm до 77,6 mm).

Резултати садашњег истраживања из Зуца сугеришу да су женке нешто теже и веће од оних из претходних истраживања, док мужјаци делују дужи али лакши, ипак заједно резултати свих ових истраживања потврђују закључак рада Cvetković и сар. (2009), да за обичну крастачу важи обрнуто Бергманово правило. Даље праћење ових параметара је потребно за конкретније закључке о трендовима промена дужина и тежина у популацији. Повећање тежине женки је било присутно у популацији током година овог истраживања (ако се примени Бонферонијева корекција долази до губитка статистичке значајности и тиме се разлике доводе у питање). Како водоземци имају неограничени раст, ово може да значи и да временом расте удео старијих јединки, што је забрињавајуће јер указује на смањен број младих женки. Није било значајних промена у вредностима индекса полног диморфизма током периода посматрања, што показује да је ова карактеристика тј. разлика у величини између полова веома битна. Неки аутори сматрају да је то због тога што су у амплексусу узајамни положаји клоака репродуктивног пара битни за ефективно оплођење (Davies & Halliday 1977). Највеће вредности дужина надлактица и предњих екстремитета мужјака показале су тренд ка смањењу током година истраживања (разлике нестају применом Бонферонијеве корекције што компликује тумачење резултата). Да ли мужјаци са краћим предњим екстремитетима имају предност при размножавању у случају када се примећује све већа тежина женки или је неки аспект преживљавања у питању? У претходном истраживању исте популације (2001. – 2003.) добијени су линеарни селекциони диференцијали који указују на значајну укупну дирекциону селекцију за дуже екстремитете код мужјака, али не и за укупну дужину тела (Cvetković и сар. 2007). У садашњем истраживању резултати су показали повећање варијансе дужине тела (SVL) мужјака током година истраживања што може да значи да слаби интензитет селекције за одређене димензије тела.

Често је величина тела животиња мања у стаништима под људским утицајем (Orton и сар. 2014). Како показује истраживање, метаморфозирани јединке крастаче су мање када се бара налази у близини обрађиваног земљишта; претпоставља се да одређени пестициди и разне агроиндустријске хемикалије доспевају са поља у बारे, загађујући их (Orton & Routledge 2011). Бара у Зуцама је на око пола километра од обрадивог земљишта, али јединке спадају у веће ако се погледа табела 1 из рада Cvetković и сар. (2009), где су приказане дужине тела из више европских популација. Ако претпоставимо да би смањена величина тела, услед вероватног загађења, требало

да има негативан ефекат на популацију јер су мање јединке лакши плен за предаторе, имају слабије шансе да преживе и да се размноже (Orton и сар. 2014 и референце тамо), онда би повећање величине тела адултних јединки могло да буде резултат прилагођености на погоршане услове живота.

Ако се пореде са резултатима других истраживања из различитих делова Европе, анализиране јединке обичне крастаче из Зуца имају веће тело од севернијих популација без обзира ког су пола што иде у прилог закључку да ова врста следи обрнуто Бергманово правило (Cvetković и сар. 2009). Занимљиво је да је у претходном истраживању исте популације утврђена дирекциона селекција ка већем телу код женки (Cvetković и сар. 2007). Повезане особине код водоземаца као што су старост и величина при стицању полне зрелости и величина тела одраслих јединки могле би бити последица деловања многих чинилаца: генетичких као и срединских разлика, трајања активног годишњег периода, квалитета и доступности хране, метеоролошких чинилаца и многих других (Томашевић и сар. 2008). Трајање сезоне размножавања у јужнијим крајевима би могло да омогући дужи период исхране и краћи период зимског сна што би могло да објасни повећање величине тела. Популација из Зуца има један од најдужих годишњих активних периода у Европи, чак 30 недеља (Cvetković и сар. 2009). Све то значи да јединке проводе у зимском сну само око четири и по месеца годишње, што им омогућава седам и по месеци за појачани раст.

5.4. Морфометријске разлике у успешности мужјака (неслучајно укрштање)

У популацији обичне крастаче из Зуца већи мужјаци су били успешнији у налажењу женки (ако се посматра читав период истраживања заједно, а мужјаци поделе само по статусу). Међутим, однос величине тела успешних и слободних мужјака веома је варирао током година истраживања. У појединим годинама успешни мужјаци чак нису ни били већи. Уочено је повећање релативне тежине успешних мужјака током година истраживања. Додатни проблем за тумачење је то што применом Бонферонијеве корекције уочене разлике губе статистичку значајност, што намеће питање да ли временом тежи мужјаци постају успешнији при размножавању? Једно објашњење је могућност постојања тренда само као одраза краткорочног осциловања тежине тела, док би друго објашњење било да се заиста тежим мужјацима повећава шанса да се успешно паре током времена. Да ли и тежина тела има неку предност при држању за женку или при сукобу с ривалима? Тежи мужјаци би могли боље да пријањају уз женку и тиме би били тежи за збацивање од стране супарника. До сада су тежи мужјаци, како је већ наведено, били неуспешнији (Höglund & Saterberg 1989).

Код различитих врста буфонида, као и код осталих жаба, величина тела или делова тела мужјака може да има предност у размножавању. Такође је битно да разлике у величини тела између полова буду што оптималније како би се обезбедило боље држање мужјака за женку (Wilbur и сар. 1978) и такав положај клоака који доприноси бољем оплођењу (Howard & Kluge 1985). Женке *Bufo woodhousei* су чешће бирале мужјаке са таквом фреквенцијом гласа која је корелисана са већом дужином тела (Fairchild 1981). Дуже мужјаке су бирале и женке *B. americanus* (Wilbur и сар. 1978) и такви су били успешнији у у међусобној борби код исте врсте (Howard 1988; Howard и сар. 1994). Још један од разлога за предност већих мужјака код *Anaxyrus americanus* (*B. americanus*) би могла бити боља успешност амплексуса. Само једне године током истраживања Howard и сар. (1994) код исте врсте примећено је и асортативно

укрштање. У раду (Lee 2001) наведено је да су они мужјаци врсте *Rhinella marina* (*B. marinus*) који су налажени у амплексусу били значајно дужи од слободних.

Ипак, постоје и истраживања где нису добијени овакви резултати. У истраживању на врсти *Incilius valliceps* (раније *B. valliceps*), Lee & Salzburg (1989) нису утврдили да су дужи мужјаци успешнији као ни појаву асортативног укрштања. Такође, у истраживањима на *Sclerophrys pardalis* (*B. pardalis*) која су трајала три сезоне размножавања, није нађена повезаност успеха мужјака при размножавању и њихове дужине или тежине (Cherry & Francillonvieillot 1992).

И код осталих врста жаба које не спадају у буфониде нађена је предност већих мужјака. За врсту *Hyla labialis* (Lüddecke & Gutiérrez 2002) је утврђено да величина тела мужјака има значаја за успешније оплођење (дужи мужјаци оплоде више јаја). Већи мужјаци *Rana sylvatica* су успешнији, јер лакше остају прикачени за женке и успешније одстрањују супарнике са женки (Howard & Kluge 1985). Код врсте *R. catesbeiana* Howard (1978) је нашао да женке преферирају веће мужјаке (Shine 1979).

Код неких врста предност већих мужјака при размножавању изостаје или се јавља само понекада. Истраживања на *Pseudacris crucifer* показала су да величина тела мужјака нема значаја у избору женке (Forester & Czarrowsky 1985; Forester & Lykens 1986; Howard и сар. 1994). За *Scaphiopus couchii* неслучајан избор мужјака је примећен код само једне од четири посматране популације (Woodward 1982) и ни код једне у истраживању Sullivan & Sullivan (1985). Код врсте *Spea multiplicata*, једна од две популације у истраживању Woodward (1982) и ниједна од три популације у истраживањима Sullivan & Sullivan (1985) нису имале појаву изражене предности већих мужјака (Howard и сар. 1994).

Резултати истраживања често потврђују успешност већих мужјака код врста са кратком сезоном размножавања (изражено је надметање између мужјака за женку, где онај већи често отера мањег), али код врста са продуженим временом размножавања теже је извести икакав прецизан закључак у вези са овом особином (Wells 2007 и референце тамо).

Ако се сагледа целокупан период истраживања популације у Зуцама (2011.–2015.), слободни мужјаци су имали дуже задње ноге (тумачење је другачије када се примени Бонферонијева корекција и изгуби се статистичка значајност), али то се не уочава ако се године гледају засебно. Дуже надлактице код успешних мужјака се могу приметити само 2015. године. Слични су резултати добијени и за дужину подлактица и укупну дужину предњих екстремитета. Током година, код успешних мужјака уочен је тренд ка смањењу дужине предњих екстремитета, било да се посматрају као целина или из делова (надлактице и подлактице). Статистичка значајност се губи коришћењем Бонферонијеве корекције па се тумачење резултата компликује.

Занимљиво је да се за неке врсте (нпр. *A. americanus* - раније *B. americanus*) наводи да дужина предњих ногу има значаја за успех у размножавању само при већим густинама популација (Howard 1988). Код врсте *S. gutturalis* (*B. gutturalis*) успешнији су били дужи мужјаци мање тежине и са краћим предњим ногама (Telford & Van Sickle 1989). У другом истраживању врсте *R. marina* (*B. marinus*), мужјаци који су имали дуже предње ноге боље су држали женке током амплексуса и у већој мери побеђивали своје супарнике (Liao и сар. 2012; Arantes и сар. 2015). Такође, Lee (1986) је показао да између врста *R. marina* (*B. marinus*) и *A. terrestris* (*B. terrestris*) постоји разлика у деловима

екстремитета који су дужи: успешни мужјаци врсте *A. terrestris* (*B. terrestris*) су имали дужи палац од слободних и самим тим дуже ноге, док су код врсте *R. marina* (*B. marinus*) дуже биле подлактице успешних мужјака. Међутим, у популацији обичне крастаче из Шведске дужина предњих ногу мужјака није имала утицај на њихову успешност размножавања (Höglund & Saterberg 1989).

У популацији из Зуца није утврђено асортативно укрштање ни у ком периоду, иако је сезона размножавања у појединим годинама релативно дуго трајала, што је супротно изнетој тези да је размножавање у почетку хаотично да би после одређеног временског периода постало асортативно (Höglund 1989). Постоје истраживања на обичним крастачама где је утврђено само случајно укрштање (Robertson & Höglund 1987), али њихова посматрања су трајала два до три дана. Höglund (1989) у својим истраживањима је утврдио да је у почетку сезоне размножавања присутно случајно укрштање, након чега се јавља ситуација да су већи мужјаци успешнији. По његовим резултатима, потребно је три до десет дана да би дошло до асортативног укрштања. Arntzen (1999) је утврдио различите начине укрштања у истој популацији обичне крастаче. Тако, на пример, парови који су ухваћени на огради око центра за размножавања нису показивали асортативност у погледу величине тела, док је асортативно укрштање примећено код парова из замки у којима је број мужјака и женки био отприлике исти. У случају вишка мужјака, где би неки остали неспарени, тренд ка асортативном укрштању је нестајао, али су већи мужјаци били успешнији. Höglund (1989) је претпоставио да избор женке у популацији обичне крастаче највероватније не постоји, а да су оба начина укрштања била последица међусобног такмичења мужјака. Вишак мужјака у популацији из Зуца вероватно је углавном доводио до тога да су већи мужјаци чешће налажени у амплексусу. Код популације обичне крастаче из Словеније, услед јаке конкуренције мужјака за женке, уочено је асортативно укрштање (Vogrin & Miklič 2005). Асортативно укрштање је примећено и код популације обичне крастаче из Енглеске (Davies & Halliday 1977), где су, такође, већи мужјаци били и успешнији.

Код врста рода *Bufo* и сродних родова уобичајено је да већи мужјаци имају предност при размножавању (Howard 1988; Howard & Young 1998; Lee & Park 2009; Yu & Xin 2012). Већи се мужјаци лакше држе за женку и одстрањују супарнике код врсте *R. marina* (*B. marinus*) (Bowcock и сар. 2013), као и код врсте *B. andrewsi* где могућност женке да бира партнера није примећена (Liao & Lu 2011). Већи мужјаци врсте *A. quercicus* (*B. quercicus*) били су успешнији при размножавању, али није нађено асортативно укрштање (Wilbur и сар. 1978). Код неких врста забележено је и асортативно укрштање, нпр. *B. stejnegeri* (Lee & Park 2009). Неслучајни обрасци укрштања се често појављују само у појединим популацијама одређених врста. У неким истраживањима на врсти *B. americanus* добијена је предност већих мужјака (Licht 1976; Gatz 1981), а у неким не (Wilbur и сар. 1978; Kruse 1981; Sullivan 1992; Howard и сар. 1994). Преференца за већег мужјака од стране женке *B. americanus* такође је закључак неких истраживања (Howard 1988; Howard и сар. 1994), док у неким другим таква преференца није забележена (Sullivan 1992). Код врсте *A. woodhousii* (*B. woodhousii*), предност великих мужјака је била примећена у неким популацијама (Woodward 1982), док у другим није (Sullivan 1987, 1989; Mitchell 1990; Howard и сар. 1994). У једној популацији *B. gargarizans* успешни мужјаци су били приметно већи од слободних, а утврђено је и асортативно укрштање (Yu & Xin 2012).

5.5. Варирање кондиционог индекса масе тела адултних јединки са срединским параметрима

Средња, најмања и највећа вредност кондиционог индекса масе тела женки су биле међусобно сличније 2013. године него 2011. што сугерише ужи опсег преживљавања. Претпоставка је да су женке са малим вредностима кондиционог индекса масе тела угинуле током зиме док оних у одличном стању није ни било. Све ово сугерише да су у 2013. години, али вероватно и током 2012., услови за женке обичне крастаче у Зуцама били неповољнији у односу на друге године истраживања. Следеће, 2014. године, средња и највећа вредност кондиционог индекса су биле нешто веће, док је најмања вредност била нешто мања у односу на друге године истраживања, што се може протумачити уопштено бољим стањем у животној средини јер су и слабије јединке преживеле. Године 2015. средња вредност је била слична оној из 2014. године, али су забележене веома високе минималне и максималне вредности кондиционог индекса масе. Дакле, постојала је барем једна женка у одличном стању, али питање је да ли јединке лошег кондиционог стања нису уочене, или су угинуле па зато нису могле бити примећене? У годинама када су зимски услови неповољнији, женке ће морати више енергије да улажу у своје преживљавање, што значи да ће мање енергије преостати за размножавање.

Највећа и средња вредност кондиционог индекса слободних мужјака опада са порастом најмање вредности температуре ваздуха, док се тако нешто у случају успешних мужјака не уочава. Сличан однос се добија и са порастом средње вредности количине падавина, где најмања вредност кондиционог индекса слободних мужјака опада. Тумачење резултата се мења коришћењем Бонферонијеве корекције јер разлике губе статистичку значајност. У овом истраживању успешни мужјаци нису обавезно били и бољег кондиционог стања. И код женки су се јављале веће вредности кондиционог индекса после хладнијих зима. Температуре ваздуха током зимског периода су имале највећи утицај на кондициони индекс масе тела јединки популације обичне крастаче из Зуца (Томашевић и сар. 2007). Веће температуре током периода пре почетка сезоне размножавања, као и током укупног зимског периода, изгледа имају негативан утицај на кондициони индекс масе жаба које су у том периоду у зимском сну. Овај негативан утицај вероватно се своди на појачан метаболизам и веће сагоревање енергетских залиха (Ryser 1989; Reading & Clarke 1995). Слично су закључили и Томашевић и сар. (2007), јер су највеће вредности кондиционог индекса масе забележене након оштре зиме 2003. године. Reading & Clarke (1995) наводе да је свих година њихових истраживања осим једне, кондициони индекс масе био виши када је температура у периоду од месец дана пре почетка сезоне размножавања била нижа. Многим женкама обичне крастаче из Велике Британије количине енергије које сакупе током годишњег периода активности нису биле довољне за преживљавање зимског сна у условима благих зима јер су преживеле женке имале мањи кондициони индекс масе (Reading 2007). Међутим, мора да се помене и да топле зиме могу да имају благотворно дејство на одређене врсте водоземаца (Scherer и сар. 2008).

Разлике у кондиционом индексу масе између мужјака различитог статуса (успешан или слободан) нису забележене, али су неки од метеоролошких параметара ипак показали различито дејство на мужјаке различитих статуса. Више снега (веће количине падавина) током зиме би требало да повећава изолациони потенцијал скровишта у односу на неповољну температуру и тиме би се омогућило преживљавање и оних мужјака који имају ниске вредности кондиционог индекса масе тела.

Већа влажност и количина падавина су позитивно деловали и на успешне мужјаке, вероватно побољшавајући изолациони потенцијал скровишта и тако ублажавајући негативни утицај неадекватне температуре.

Година 2015. се статистички разликује од других из периода истраживања популације обичне крастаче из Зуца, јер су тада и мужјаци и женке имали веће средње вредности кондиционог индекса масе. Међутим, нису примећени трендови ка смањењу или повећању овог индекса током година, већ само флукуације. Reading & Clarke (1995) наводе да су кондициони индекси масе оба пола обичне крастаче варирали током 11 година истраживања (1983–1993). Вредности кондиционих индекса масе су опадале током тог периода, али се повремено примећивао нагли пораст вредности кондиционог индекса, и то на, отприлике, три до четири године. Као разлоге за варирање кондиционог индекса масе Reading & Clarke (1995) наводе недостатак плена, сушу, температуру током активног периода и температуру током зимског зна и периода миграције од зимских скровишта крастача до воденог станишта у коме се размножавају, док се сви утицаји своде на потрошњу енергије.

Количину енергије коју поседује, јединка користи током зимског сна за одржавање организма, развој гонада (где женке потроше више енергије од мужјака) и код многих врста одмах након хибернације – током периода размножавања. Резерве енергије су најмање после сезоне размножавања (Pasanen & Koskela 1974) и ови аутори сматрају да јединке *R. temporaria* из Финске највише користе своје енергетске резерве током сезоне размножавања. Они, такође, наводе да су метаболизам и начин трошења енергетских резерви барем делимично под контролом спољашње температуре. Jørgensen (1983) наводи да су, код жаба умереног климатског појаса, вредности кондиционог индекса масе најмање у рано пролеће, а те разлике између година објашњава утицајима из два периода, активног прошлогодишњег и периода од пар недеља пре изласка из зимског сна. Занимљиво је да у Зуцама нису примећене јединке које су угинуле од исцрпљености: све мртве јединке су имале или трагове предатора или физиолошких поремећаја, док су неке женке удавили мужјаци.

5.6. Утицај морфометријских и узрасних параметара на фекундитет женке

Разлике у фекундитету између женки различитог узраста у популацији обичне крастаче из Зуца нису утврђене. Претпостављени фекундитет женки из Зуца био је већи од фекундитета у популацији обичне крастаче из Шведске при експерименталним условима (Robertson & Höglund 1987), а такође и од фекундитета обичних крастача из Енглеске (Banks & Beebe 1986), мада нешто нижи у периоду после 2005. године, тј од 2011. до 2015. године. Претпостављени фекундитет обичних крастача из Зуца се значајно разликовао из године у годину и био је посебно висок 2015. године. Варирање минималног претпостављеног фекундитета током периода истраживања указало је на тренд ка повећању током година истраживања. Бонферонијева корекција мења ситуацију јер се статистичка значајност губи.

Код многих врста водоземаца величина тела женке је повезана са фекундитетом, тако да веће женке имају и већи фекундитет (Woolbright 1983). На основу истраживања на врсти *Rana temporaria* (Gibbons & McCarthy 1986) изведени су следећи закључци: при било којој величини тела повећање броја јаја је праћено смањењем њихове величине, без обзира на старост јединки; дужина тела и величина клупчади је позитивно

корелисана, и постоји веза између дужине тела и пречника јаја; варијабилност тежине клупчади се повећава са повећањем дужине тела; није нађена статистичка значајност између старости јединке и величине клупчета, али је старост женки била значајно повезана са величином јаја, те су старије женке производиле већа јаја; независно од старости, веће женке су производиле више јаја од мањих; старије женке, независно од величине тела, производиле су значајно мање већих јаја; постојање негативне корелације између броја и величине јаја при било којој дужини тела претпоставља снажан ограничавајући фактор за тоталну тежину клупчади па би, у поменутој студији, око 77% варијације у тежини клупчади могло бити описано варијацијом у дужини тела.

Код *R. temporaria* (Gibbons & McCarthy 1986) и *Hyla crucifer* (Lykens & Forester 1987), величина јединки је била корелисана са старошћу, али различитим интензитетом код сваке врсте. Величина тела женке је била корелисана са старошћу женке и код афричке буфонице *Bufo pentoni* и жабе *R. erythaea* (Brown & Alcalá 1970). Међутим, постоје и случајеви где није нађена корелација између дужине главе и трупа и старости, као код женки *B. pardalis* (Cherry & Francillonvieillot 1992).

У истраживању Howard & Kluge 1985 на врсти *R. sylvatica*, код женки се репродуктивни успех повећавао са повећањем величине тела. Варирање репродуктивног успеха женке било је повезано са варирањем запремине јаја које носи, која је пак зависила од величине женке. Велика повезаност између величине јаја и дужине тела женке, као и између величине клупчади и дужине тела женки, утврђена је и код врсте *Anaxyrus americanus* (*B. americanus*) (Wilbur и сар. 1978 и референце тамо). Код *B. americanus* (Acker и сар. 1986), корелација у величини женке и старости није пронађена. Код врсте *B. calamita* утврђено је да, када се ефекат величине тела женке или ефекат старости изолује, однос између величине јаја и броја јаја постаје незначајан (Tejedo 1992a). Када су се анализе вршиле само на већим женкама, добијале су се значајне позитивне парцијалне корелације (Tejedo 1992a). При томе, у тој студији није забележено узајамно ограничавање (енгл. „trade-off”) између броја потомака и величине јаја, већ је само величина новоизлежених јединки била зависна од величине јаја (такође и у: Tejedo & Regues 1992). Tejedo (1992b) изводи неколико закључака о фекундитету женки:

- Број јаја, величина јаја и тежина легла су се повећавали са повећањем дужине тела и тежине тела женке.
- Тежина легла је била корелисана и са бројем јаја и са величином јаја.
- Фекундитет, величина јаја и тежина легла смањивали су се са повећањем старости јединке.
- Величина тела је имала значајно позитиван ефекат на број јаја и тежину легла при било којој старости.
- Старост женке је имала негативан ефекат на тежину легла.

Слична коваријација репродуктивних параметара је нађена и код осталих популација *B. calamita* (Tejedo 1992b).

У студији Castellano и сар. (2004), маса легла *B. viridis* показала је велику индивидуалну варијабилност која је углавном била изазвана варијабилношћу броја јаја по леглу, а не толико масе индивидуалних јаја унутар легла. И у овом случају веће

женке су производиле већа легла, па је закључено да је величина тела женке најважнија фенотипска особина која утиче на њен репродуктивни напор и да веће женке улажу више у репродукцију од мањих. Старије, веће женке би требало да улажу више у репродукцију, а мање у раст и преживљавање од млађих јединки. Код неких других врста жаба, величина тела је често позитивно корелисана са старашћу, мада је статистичка значајност мала (Halliday & Verrel 1988; Castellano и сар. 1999), што може да значи повећање репродуктивног напора са старењем.

Велика разлика у репродуктивном напору између женки је вероватно проузрокована варијабилношћу броја, а не величине јаја (Castellano и сар. 2004), а велика варијабилност величине легла примећена је и код других популација исте врсте (Jørgensen 1984; Castellano и сар. 2004): популација зелене крастаче из Израела је имала негативну корелацију између броја и величине јаја у леглу (Castellano и сар. 2004). Сличне негативне корелације су примећене и код *R. temporaria* (Gibbons & McCarthy 1986) и *R. sylvatica* (Berven 1988), где је варијабилност у величини легла била корелисана са старашћу, тако да су старије јединке имале мањи број јаја веће масе у клупку од млађих.

Корелација између фекундитета и величине тела утврђена је код обичне крастаче из енглеских популација (Davies & Halliday 1977; Banks & Beebe 1986; Reading 1986), као и у популацији из Шведске (Robertson & Höglund 1987). Оваква корелација није пронађена у популацији обичне крастаче из Зуца 2005. године, што обухвата предмет ове студије. Међутим, корелација између фекундитета и дужине тела женке је нађена у предходним истраживањима у популацији из Зуца (Cvetković и сар. 2003; Томашевић и сар. 2008). Ово је објашњено деловањем селекције за повећање фекундитета путем повећања величине тела (Томашевић и сар. 2008). У истраживању Cvetković и сар. (2007) такође је утврђен селективни притисак за веће тело женки у популацији из Зуца.

У енглеској популацији обичне крастаче утврђене су високе корелације између не само дужине, већ и тежине тела и броја јаја, мада је број јаја знатно варирао између јединки сличне дужине и тежине (Reading 1986). Оваква повезаност између тежине и фекундитета је пронађена и у популацији из Зуца 2005. године. Следи закључак да постоји могућност да женка уложи додатну енергију у производњу већег броја јаја, а не већих јаја (Reading 1986); овим варирањем у количини енергије коју поседује одређена женка се објашњавају велике разлике у фекундитету између јединки сличне или исте дужине и тежине.

Разлике у фекундитету утврђене су и између различитих популација обичне крастаче; тако Banks & Beebe (1986) наводе да популација из јужне Енглеске има мањи фекундитет од оне из Камбрије када су у питању јединке мање величине, док су обичне крастаче из Велса имале још нижи фекундитет.

Разлике које се јављају у броју јаја, а не могу да се објасне варирањем у величини тела женке, приписују се генетичким разликама између јединки, различитим односима величине и тежине јединке, и варирању еколошких, понајвише метеоролошких чинилаца током година (Bruce 1969; Kuramoto 1978). Фекундитет се смањивао са повећањем старости женки у популацији *R. temporaria*, иако је претпоставка да су старије јединке и веће због раста који код ових организама траје читав живот (веће тело значи већи фекундитет) (Gibbons & McCarthy 1986). Tejedo (19926) је дошао до следећих резултата у истраживању на женкама *B. calamita*: веће женке улажу више ресурса у размножавање од мањих и то се огледа у већој маси њихових клупчади јаја.

Старије женке улажу мање ресурса од млађих и производе клупчад мање масе. Дакле, клупчад највеће масе би требало да производе младе али крупне женке.

Мониторинг обичне крастаче чији су ово пионирски резултати, колико је аутору познато, први је и, за сада, једини дуготрајни мониторинг водоземаца у Србији. Дугогодишњим праћењем популације скупљају се подаци који немају само локални, већ и шири значај, како би се уочили популациони трендови, константно процењивала угроженост и планирале евентуалне конзервационе мере у будућности. Мала бројност полно зрелих женки у популацији изазива губитак генетичке разноврсности услед јачег утицаја генетичког дрифта и испољавања последица укрштања у сродству. Такође, мали број женки значи и мањи број потомака. Овакви резултати сугеришу да популација на локалитету Зуце ипак није у најбољем стању, што са резултатима других истраживања ове врсте из Европе све чешће указује на тренд ка смањењу бројности популација ове врсте. Статус неугрожености обичне крастаче као широко распрострањене врсте би могао да се доведе у питање. Самим смањењем или изумирањем популација широко распрострањених врста нарушава се функционисање животних заједница. Све ово наглашава значај очувања локалних станишта без обзира да ли су заштићена. Наставак и ширење мониторинга на више популација крастаче су потребни, као и посматрање осталих врста како водоземаца тако и осталих организама на подручју Србије.

6. ЗАКЉУЧЦИ

Након пет узастопних година бележења варирања параметара репродуктивне фенологије, елемената популационе структуре, величине тела репродуктивно активних мужјака и женки, нивоа сексуалног диморфизма у величини тела адултних јединки, затим разлика у величини тела мужјака различитог репродуктивног статуса, асортативног укрштања јединки у односу на величину тела, и односа између старости, величине тела и фекундитета женки у локалној популацији обичне крастаче (*Bufo bufo*) из околине Београда (село Зуце у подножју планине Авале), као и поређења тог варирања са варирањем локалних метеоролошких фактора, изведени су следећи закључци:

- Од 2011. до 2015. године, сезона размножавања обичне крастаче из околине Зуца трајала је дуже од две недеље и увек је почињала у марту. Врхунац репродуктивне активности такође је бележен током марта, али се завршетак сезоне често дешавао у априлу. У оквиру пет узастопних година, сезона размножавања у испитиваној популацији није показала тренд померања ка ранијем или каснијем периоду у току године. У оквиру анализираних временског периода, средња дневна температура на подручју Београда са околином показала је тренд ка повећању током периода од 40 дана пре почетка сезоне размножавања, док је средња вредност влажности ваздуха показала супротан тренд. Када се примени Бонферонијева корекција тренд за средњу влажност ваздуха се губи. У периоду од седам дана пре почетка сезоне размножавања примећен је значајан постепен пораст температуре уз значајно постепено смањење количине влаге у ваздуху. Количина падавина показала је тренд ка опадању када се посматра период од 14 дана пре почетка сезоне размножавања. Ово сугерише да је потребно неколико сушнијих дана непосредно пре почетка да би сезона заиста и кренула. Када се примени Бонферонијева корекција вредност пада испод прага значајности и тренд се губи.

- Током периода од пет узастопних година који је обухватио ово истраживање утврђене су флукуације бројности адултног дела популације али не и статистички значајан тренд ка опадању или повећању бројности. Назнаке болести нису биле примећене као ни страдање на путевима. Загађење станишта би, на жалост, могао да буде један од фактора угрожености у наредном периоду. Утврђена је већа бројност адултног дела популације, а тиме и мужјака, у годинама окарактерисаним већом максималном количином падавина током зимских месеци који су претходили сезони размножавања. Када се примени Бонферонијева корекција вредност пада испод прага значајности и тренд се губи.

- Ефективна величина популације је током свих година истраживања највише била условљена бројем женки, којих је било мање од мужјака, што не изазива само поремећен однос полова, већ може имати негативан утицај на опстанак популације. Односи ефективне и цензусне величине популације су у појединим годинама били испод вредности од 0,2 што се по „Мејс–Ландеовом критеријуму” сматра као угроженост. У току пет година истраживања нису утврђене корелације између варирања ефективне величине популације и одабраних метеоролошких параметара, а литературни подаци показују да је потребан дужи временски период посматрања ове популације да би се проверили добијени резултати.

- Резултати ове дисертације указују на већу бројност адултних мужјака у популацији обичне крастаче из Зуца у односу на женке. Вишак мужјака у популацији би

требало да доведе до повећања интрасексуалне конкуренције за приступ женкама, као и веће могућности женки да бирају партнера за размножавање. Могуће је да мужјаци својим агресивним понашањем у току сезоне парења још додатно смањују број женки. Може се очекивати да овакво понашање постаје све грубље са смањењем броја женки, те се ствара могућност појаве позитивне повратне спреге са врло неповољним резултатом. Варирања односа полова из године у годину нису била корелисана са варирањем метеоролошких параметара.

- Резултати истраживања у периоду од 2011. до 2015. показали су да оба пола, достижу полну зрелост са најмање три године. Мужјаци су у просеку живели дуже, мада је та разлика нестајала применом Бонферонијеве корекције. Највише јединки у анализираној популацији било је у старосној групи од четири до шест година. Уочена је стабилност у старости јединки током посматраног периода и чини се да варирање метеоролошких параметара није значајно утицало на узрасну структуру адултног дела популације.

- У испитиваној популацији женке су биле дуже и теже од мужјака, што је и било очекивано, с обзиром на то да је код ове врсте полни диморфизам у величини тела веома изражен. На основу поређења са литературним подацима, величина тела јединки из Зуца била је већа од оних у севернијим деловима ареала. Није било значајних промена у вредностима индекса полног диморфизма током периода посматрања, што показује да је ова карактеристика тј. разлика у величини између полова веома битна због правилног положаја клоака јединки у амплексусу. Уочен је тренд ка повећању најмање тежине тела женки. Када се примени Бонферонијева корекција вредност пада испод прага значајности и тренд се губи. Релативне дужине надлактица и предњих екстремитета мужјака показале су тренд ка смањењу током година истраживања. Када се примени Бонферонијева корекција вредност такође пада испод прага значајности и тренд се губи. Такође, резултати су сугерисали повећање варијансе дужине тела (SVL) мужјака током година истраживања.

- У испитиваној популацији већи мужјаци су били успешнији у формирању амплексуса (означени као „успешни мужјаци“) ако се посматра читав период истраживања заједно, а мужјаци поделе само по статусу. Међутим, однос величине тела успешних и мужјака који нису успели да нађу женку (названих „слободни мужјаци“) веома је варирао током година истраживања. У неким годинама истраживања успешни мужјаци су имали дуже надлактице од слободних, док је некада ситуација била обрнута или се те разлике нису уочавале. Разлика није било ни када се сагледа укупан период истраживања. Слични су резултати добијени и за дужину подлактица и предњих ногу. Ако се сагледа целокупан период истраживања, слободни мужјаци су имали дуже задње ноге, али не сваке године. Применом Бонферонијеве корекције вредност пада испод прага значајности. Средње вредности тежине тела успешних мужјака показале су тренд ка порасту током периода истраживања, док су максималне вредности дужине предњих екстремитета, надлактица и подлактица показале тренд ка опадању. Када се примени Бонферонијева корекција вредности падају испод прага значајности.

- У популацији обичне крастаче из Зуца није утврђено асортативно укрштање, иако је сезона размножавања у појединим годинама релативно дуго трајала, што је супротно изнетој тези да је размножавање у почетку хаотично да би после одређеног временског периода постало асортативно.

▪ Током истраживања нису примећени трендови ка смањењу или повећању кондиционог индекса масе адултних јединки, већ само флукуације. Кондициони индекс масе је значајно варирао између година код оба пола, али није био значајно различит између између мужјака различитих статуса. Успешни мужјаци нису обавезно били и бољег кондиционог стања. Утврђене су корелације мале статистичке значајности између варирања метеоролошких параметара и кондиционих индекса масе адултних јединки обичне крастаче из Зуца. Кондициони индекс масе тела јединки је бољи оних година када су вредности минималне температуре ниже а код мужјака се примећује и слаб тренд повећања минималне вредности кондиционог индекса када је средња вредност количина падавина нижа. Применом Бонферонијеве корекције вредности падају испод прага значајности.

▪ Нису утврђене значајне разлике у процењеном фекундитету између женки различитог узраста. Такође, претпостављени фекундитет се значајно разликовао из године у годину. Варирање минималног претпостављеног фекундитета током периода истраживања указало је на могућност постојања тренда ка повећању током година истраживања.

7. ЛИТЕРАТУРА

- Acker PM, Kruse KC & Krehbiel EB (1986). Aging *Bufo americanus* by skeletochronology. *Journal of Herpetology* 20(4): 570–574.
- Agasyan A, Avisi A, Tuniyev B, Crnobrnja-Isailović J, Lymberakis P, Andrén C, Cogălniceanu D, Wilkinson J, Ananjeva N, Üzümlü N, Orlov N, Podloucky R, Tuniyev S & Kaya U (2009). *Bufo bufo*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: T54596A11159939.
- Alford RA & Richards SJ (1999). Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annual review of Ecology and Systematics* 30(1): 133–165.
- Altwegg R & Reyer HU (2003). Patterns of natural selection on size at metamorphosis in water frogs. *Evolution* 57(4): 872–882.
- AmphibiaWeb. 2019. <<http://amphibiaweb.org>> University of California, Berkeley, CA, USA.
- Andersson MB (1994). *Sexual selection*. Princeton University Press. Princeton.
- Anholt BR, Hotz H, Guex GD & Semlitsch RD (2003). Overwinter survival of *Rana lessonae* and its hemiclinal associate *Rana esculenta*. *Ecology* 84(2): 391–397.
- Arantes ÍDC, Vasconcellos MM, Boas TC, Veludo LB & Colli GR (2015). Sexual dimorphism, growth, and longevity of two toad species (Anura, Bufonidae) in a Neotropical Savanna. *Copeia* 103(2): 329–342.
- Araújo MB, Thuiller W & Pearson RG (2006). Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33: 1712–1728.
- Arnfield H, Grant R, Monk C & Uller T (2012). Factors influencing the timing of spring migration in common toads (*Bufo bufo*). *Journal of Zoology* 288(2): 112–118.
- Arntzen JW (1999). Sexual selection and male mate choice in the common toad, *Bufo bufo*. *Ethology Ecology & Evolution* 11(4): 407–414.
- Báez AM & Gasparini ZB (1979). The South American herpetofauna: an evaluation of the fossil record. In: *The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal, Monograph No.7*, 129–155. Duellman WE (ed). Museum of Natural History, University of Kansas. Lawrence.
- Báez AM & Nicoli L (2004). Bufonid toads from the late Oligocene beds of Salla, Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24(1): 73–79.
- Bailey LL, Simons TR & Pollock KH (2004). Estimating detection probability parameters for plethodon salamanders using the robust capture-recapture design. *The Journal of Wildlife Management* 68 (1): 1–13.
- Băncilă RI, Hartel T, Plăiașu R, Smets J & Cogălniceanu D (2010). Comparing three body condition indices in amphibians: a case study of yellow-bellied toad *Bombina variegata*. *Amphibia-Reptilia* 31(4): 558–562.
- Banks B & Beebee TJC (1986). A comparison of the fecundities of two species of toad (*Bufo bufo* and *B. calamita*) from different habitat types in Britain. *Journal of Zoology* 208(3): 325–337.

- Banks B, Beebee TJ & Cooke AS (1994). Conservation of the natterjack toad *Bufo calamita* in Britain over the period 1970–1990 in relation to site protection and other factors. *Biological Conservation* 67(2): 111–118.
- Baskerville GL (1972). Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forest Research* 2(1): 49–53.
- Bastos RP & Haddad CF (1996). Breeding activity of the neotropical treefrog *Hyla elegans* (Anura, Hylidae). *Journal of Herpetology* 355–360.
- Bateman AJ (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2: 349–368.
- Beebee TJ (1995). Amphibian breeding and climate. *Nature* 374(6519): 219–220.
- Beebee TJ & Griffiths RA (2005). The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology? *Biological conservation* 125(3): 271–285.
- Bell RC & Zamudio KR (2012). Sexual dichromatism in frogs: natural selection, sexual selection and unexpected diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279(1748): 4687–4693.
- Benard MF (2015). Warmer winters reduce frog fecundity and shift breeding phenology, which consequently alters larval development and metamorphic timing. *Global Change Biology* 21: 1058–1065.
- Berven KA (1981). Mate choice in the wood frog, *Rana sylvatica*. *Evolution* 35: 707–722.
- Berven KA (1988). Factors affecting variation in reproductive traits within a population of wood frogs (*Rana sylvatica*). *Copeia* 605–615.
- Berven KA (1990). Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*). *Ecology* 71(4): 1599–1608.
- Berven KA & Grudzien TA (1990). Dispersal in the wood frog (*Rana sylvatica*): implications for genetic population structure. *Evolution* 44: 2047–2056.
- Bishop PJ, Angulo A, Lewis JP, Moore RD, Rabb GB & Moreno JG (2012). The Amphibian Extinction Crisis-what will it take to put the action into the Amphibian Conservation Action Plan?. S.A.P.I.E.N.S [Online], 5.2 | 2012, Online since 12 August 2012, connection on 09 January 2020. URL: <http://journals.openedition.org/sapiens/1406>
- Blackwell GL (2002). A potential multivariate index of condition for small mammals. *New Zealand Journal of Zoology* 29: 195–203.
- Blaustein AR & Wake DB (1990). Declining amphibian populations: a global phenomenon? *Trends in Ecology & Evolution* 5: 203–204.
- Blaustein AR & Wake DB (1995). The puzzle of declining amphibian populations. *Scientific American* 272(4): 52–57.
- Blaustein AR, Wake DB & Sousa WP (1994). Amphibian declines: judging stability, persistence, and susceptibility of populations to local and global extinctions. *Conservation biology* 8: 60–71.
- Blaustein AR, Belden LK, Olson DH, Green DM, Root TL & Kiesecker JM (2001). Amphibian breeding and climate change. *Conservation Biology* 15(6): 1804–1809.
- Böll S & Linsenmair KE (1998). Size dependent male reproductive success and size-assortative mating in the Midwife Toad *Alytes obstetricans*. *Amphibia-Reptilia* 19: 75–89.

- Bonardi A & Ficetola GF (2012). Common Toad in Italy: Evidence for a Strong Decline in the Last 10 Years. *FrogLog* 101: 22–23.
- Borkin LJ & Veith M (1997). *Bufo bufo*. In: *Atlas of amphibians and reptiles in Europe*, 118–119. Gasc JP, Cabela A, Crnobrnja-Isailovic J, Dolmen D, Grossenbacher K, Haffner P, Lescure J, Martens H, Martínez Rica JP, Maurin H, Oliveira ME, Sofianidou TS, Veith M & Zuiderwijk A (eds). Societas Europaea Herpetologica: Muséum National d'Histoire Naturelle & Service du Patrimoine Naturel. Paris.
- Bowcock H, Brown GP & Shine R (2013). Sexual selection in cane toads *Rhinella marina*: A male's body size affects his success and his tactics. *Current Zoology* 59(6): 747–753.
- Braendle C, Heyland A & Flatt T (2011). Integrating mechanistic and evolutionary analysis of life history variation. In: *Mechanisms of life history evolution. The genetics and physiology of life history traits and trade-offs*, 3–10. Flatt T & Heyland A (eds). Oxford University Press. New York.
- Brede EG & Beebee TJ (2006). Large variations in the ratio of effective breeding and census population sizes between two species of pond-breeding anurans. *Biological Journal of the Linnean Society* 89(2): 365–372.
- Brockelman WY (1975). Competition, the fitness of offspring, and optimal clutch size. *The American Naturalist* 109(970): 677–699.
- Broquet T, Jaquiéry J & Perrin N (2009). Opportunity for sexual selection and effective population size in the lek-breeding european treefrog (*Hyla arborea*). *Evolution: International Journal of Organic Evolution* 63(3): 674–683.
- Brown WC & Alcala AC (1970). Population ecology of the frog *Rana erythraea* in southern Negros, Philippines. *Copeia* 611–622.
- Bruce RC (1969). Fecundity in primitive plethodontid salamanders. *Evolution* 23(1): 50–54.
- Byrne PG & Roberts JD (1999). Simultaneous mating with multiple males reduces fertilization success in the myobatrachid frog *Crinia georgiana*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 266(1420): 717–721.
- Caballero A (1994). Developments in the prediction of effective population size. *Heredity* 73: 657–667.
- Cadeddu G & Castellano S (2012). Factors affecting variation in the reproductive investment of female treefrogs, *Hyla intermedia*. *Zoology* 115: 372–378.
- Cadeddu G, Giacoma C & Castellano S. (2012). Sexual size dimorphism in the Tyrrhenian tree frog: a life-history perspective. *Journal of Zoology* 286(4): 285–292.
- Camargo A, Sarroca M & Maneyro R. (2008). Reproductive effort and the egg number vs. size trade-off in *Physalaemus* frogs (Anura: Leiuperidae). *Acta oecologica* 34(2): 163–171.
- Carey C & Alexander MA (2003). Climate change and amphibian declines: Is there a link? *Diversity and Distributions* 9: 111–121.
- Carey C, Cohen N & Rollins-Smith L (1999). Amphibian declines: an immunological perspective. *Developmental and Comparative Immunology* 23: 459–472.
- Carey C, Heyer WR, Wilkinson J, Alford RA, Arntzen JW, Halliday T, Hungerford L, Lips KR, Middleton EM, Orchard SA & Rand AS (2001). Amphibian declines and environmental

- change: use of remote-sensing data to identify environmental correlates. *Conservation Biology* 15: 903–913.
- Carrier JA & Beebee TJ (2003). Recent, substantial, and unexplained declines of the common toad *Bufo bufo* in lowland England. *Biological Conservation* 111(3): 395–399.
- Carroll EA, Sparks TH, Collinson N & Beebee TJC (2009). Influence of temperature on the spatial distribution of first spawning dates of the common frog (*Rana temporaria*) in the UK. *Global Change Biology* 15(2): 467–473.
- Castanet J & Smirina EM (1990). Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles. *Annales des sciences naturelles Zoologie* 11: 191–196.
- Castellano S, Cucco M & Giacoma C (2004). Reproductive investment of female green toads (*Bufo viridis*). *Copeia* 2004(3): 659–664.
- Castellano S, Rosso A, Doglio S & Giacoma C. (1999). Body size and calling variation in the green toad (*Bufo viridis*). *Journal of Zoology* 248(1): 83–90.
- Cayuela H, Besnard A, Bonnaire E, Perret H, Rivoalen J, Miaud C & Joly P (2014). To breed or not to breed: past reproductive status and environmental cues drive current breeding decisions in a long-lived amphibian. *Oecologia* 176(1): 107–116.
- Chadwick EA, Slater FM & Ormerod SJ (2006). Inter- and intraspecific differences in climatically mediated phenological change in coexisting *Triturus* species. *Global Change Biology* 12(6): 1069–1078.
- Cherry MI & Francillon-Vieillot H (1992). Body size, age and reproduction in the leopard toad, *Bufo pardalis*. *Journal of Zoology* 228(1): 41–50.
- Combes M, Pinaud D, Barbraud C, Trotignon J & Brischox F (2018). Climatic influences on the breeding biology of the agile frog (*Rana dalmatina*). *The Science of Nature* 105(1–2): 5.
- Cooke AS (1972). Indications of recent changes in status in the British Isles of the frog (*Rana temporaria*) and the toad (*Bufo bufo*). *Journal of Zoology* 167(2): 161–178.
- Crnobrnja-Isailović J, Ćurčić S, Stojadinović D, Tomašević-Kolarov N, Aleksić I & Tomanović Ž (2012). Diet composition and food preferences in adult common toads (*Bufo bufo*) (Amphibia: Anura: Bufonidae). *Journal of Herpetology* 46: 562–567.
- Crow JF & Morton NE (1955). Measurement of gene frequency drift in small populations. *Evolution* 9(2): 202–214.
- Crump ML (1974). Reproductive Strategies in a Tropical Anuran Community. *Miscellaneous publication-University of Kansas, Museum of Natural History* (61): 1–68.
- Crump ML (1984). Intraclutch egg size variability in *Hyla crucifer* (Anura: Hylidae). *Copeia* 1984(2): 302–308.
- Crump ML & Townsend DS (1990). Random mating by size in a neotropical treefrog, *Hyla pseudopuma*. *Herpetologica* 46(4): 383–386.
- Cvetković D, Aleksić I & Crnobrnja-Isailović J (2003). Reproductive traits in common toad *Bufo bufo* from the vicinity of Belgrade. *Archives of Biological Science Belgrade* 55: 25–26.
- Cvetković D, Tomašević N, Aleksić I & Crnobrnja-Isailović J (2005). Assessment of age and intersexual size differences in *Bufo bufo*. *Archives of Biological Science Belgrade* 57: 157–162.

- Cvetković D, Tomašević N, Aleksić I & Crnobrnja-Isailović J (2007). Phenotypic selection in common toad (*Bufo bufo*). *Archives of Biological Science Belgrade* 59(4): 327–334.
- Cvetković D, Tomašević N, Ficetola GF, Crnobrnja-Isailović J & Miaud C (2009). Bergmann's rule in amphibians: combining demographic and ecological parameters to explain body size variation among populations in the common toad *Bufo bufo*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 47: 171–180.
- Ćorović J & Crnobrnja-Isailović J (2018). Aspects of thermal ecology of the meadow lizard (*Darevskia praticola*). *Amphibia-Reptilia* 39: 229–238.
- Davies NB & Halliday TR (1977). Optimal mate selection in the toad *Bufo bufo*. *Nature* 269(5623): 56–58.
- Davies NB & Halliday TR (1979). Competitive mate searching in male Common Toads *Bufo bufo*. *Animal Behaviour* 27: 1253–1267.
- Duellman WE (1992). Reproductive strategies of frogs. *Scientific American* 267(1): 80–87.
- Duellman WE (1999). *Patterns of distribution of amphibians: a global perspective*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore.
- Duellman WE & Trueb L (1994). *Biology of amphibians*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore.
- Easteal S & Floyd RB (1986). The ecological genetics of introduced populations of the giant toad, *Bufo marinus* (Amphibia: Anura): dispersal and neighbourhood size. *Biological Journal of the Linnean Society* 27(1): 17–45.
- Eaton BR, Paszkowski CA, Kristensen K & Hiltz M (2005). Life-history variation among populations of Canadian Toads in Alberta, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 83(11): 1421–1430.
- Eggert C & Guyétant R (2003). Reproductive behaviour of spadefoot toads (*Pelobates fuscus*): daily sex ratios and males' tactics, ages, and physical condition. *Canadian Journal of Zoology* 81(1): 46–51.
- Elmberg J (1990). Long-term survival, length of breeding season, and operational sex ratio in a boreal population of common frogs, *Rana temporaria* L. *Canadian Journal of Zoology* 68: 121–127.
- Elmberg J (1991). Factors affecting male yearly mating success in the common frog, *Rana temporaria*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28(2): 125–131.
- Emlen S & Oring LW (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215–223.
- Fairchild L (1981). Mate selection and behavioral thermoregulation in Fowler's toads. *Science* 212(4497): 950–951.
- Fan XL, Lin ZH & Ji X (2013). Male size does not correlate with fertilization success in two bufonid toads that show size-assortative mating. *Current Zoology* 59(6): 740–746.
- Ficetola GF & De Bernardi F (2004). Amphibians in a human-dominated landscape: the community structure is related to habitat features and isolation. *Biological conservation* 119(2): 219–230.
- Ficetola GF & Maiorano L (2016). Contrasting effects of temperature and precipitation change on amphibian phenology, abundance and performance. *Oecologia* 181(3): 683–693.

- Flemming AF (1994). Male and female reproductive cycles of the viviparous lizard *Mabuya capensis* (Sauria: Scincidae) from South Africa. *Journal of Herpetology* 28: 334–341.
- Forester DC & Czarnowsky R (1985). Sexual selection in the spring peeper, *Hyla crucifer* (Amphibia, Anura): role of the advertisement call. *Behaviour* 92(1–2): 112–127.
- Forester DC & Lykens DV (1986). Significance of satellite males in a population of spring peepers (*Hyla crucifer*). *Copeia* 1986(3): 719–724.
- Frankham R (1995). Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetics Research* 66(2): 95–107.
- Frétey T & Le Garff B (1996). Skeletochronological study in *Bufo bufo* in Brittany. *Serie III, Sciences de la vie* 319(4): 295–299.
- Frétey T, Cam E, Garff BL & Monnat JY (2004). Adult survival and temporary emigration in the common toad. *Canadian Journal of Zoology* 82(6): 859–872.
- Friedl TW & Klump GM (1997). Some aspects of population biology in the European treefrog, *Hyla arborea*. *Herpetologica* 53(3): 321–330.
- Futuyma DJ (2013). *Evolution, third edition*. Sinauer associates.inc. Sunderland.
- Gaston KJ & Fuller RA (2007). Biodiversity and extinction: losing the common and the widespread. *Progress in Physical Geography* 31(2): 213–225.
- Gaston KJ & Fuller RA (2008). Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 23(1): 14–19.
- Gatz Jr AJ (1981). Non-random mating by size in American toads, *Bufo americanus*. *Animal Behaviour* 29(4): 1004–1012.
- Gerhardt HC, Daniel RE, Perrill SA & Schramm S (1987). Mating behaviour and male mating success in the green treefrog. *Animal Behaviour* 35(5): 1490–1503.
- Gibbons MM & McCarthy TK (1984). Growth, maturation and survival of frogs *Rana temporaria* L. *Ecography* 7(4): 419–427.
- Gibbons MM & McCarthy TK (1986). The reproductive output of frogs *Rana temporaria* (L.) with particular reference to body size and age. *Journal of Zoology* 209(4): 579–593.
- Gibbs JP & Breisch AR (2001). Climate warming and calling phenology of frogs near Ithaca, New York, 1900–1999. *Conservation Biology* 15(4): 1175–1178.
- Gittins SP (1983a). The breeding migration of the Common toad (*Bufo bufo*) to a pond in mid-Wales. *Journal of Zoology* 199(4): 555–562.
- Gittins SP (1983b). Population dynamics of the common toad (*Bufo bufo*) at a lake in mid-Wales. *The Journal of Animal Ecology* 52(3): 981–988.
- Gittins SP, Parker AG & Slater FM (1980). Population characteristics of the common toad (*Bufo bufo*) visiting a breeding site in mid-Wales. *The Journal of Animal Ecology* 49: 161–173.
- Gittins SP, Steeds JE & Williams R (1982). Population age structure of the common toad (*Bufo bufo*) at a lake in Mid-Wales determined from annual growth rings in the phalanges. *British Journal of Herpetology* 6: 249–252.
- Grafe TU (1997). Costs and benefits of mate choice in the lek-breeding reed frog, *Hyperolius marmoratus*. *Animal Behaviour* 53(5): 1103–1117.

- Grafe TU, Kaminsky SK, Bitz JH, Lüssow H & Linsenmair KE (2004). Demographic dynamics of the afro-tropical pig-nosed frog, *Hemisus marmoratus*: effects of climate and predation on survival and recruitment. *Oecologia* 141(1): 40–46.
- Gramapurohit NP & Radder RS (2012). Mating pattern, spawning behavior, and sexual size dimorphism in the tropical toad *Bufo melanostictus* (Schn.). *Journal of Herpetology* 46(3): 412–417.
- Green DM (2015). Implications of female body-size variation for the reproductive ecology of an anuran amphibian. *Ethology Ecology & Evolution* 27(2): 173–184.
- Green T, Das E & Green DM (2016). Springtime emergence of overwintering toads, *Anaxyrus fowleri*, in relation to environmental factors. *Copeia* 104(2): 393–401.
- Guttman D, Bramble JE & Sexton OJ (1991). Observations on the breeding immigration of wood frogs *Rana sylvatica* reintroduced in east-central Missouri. *American Midland Naturalist* 125(2): 269–274.
- Halliday TR & Verrell PA (1988). Body size and age in amphibians and reptiles. *Journal of Herpetology* 22(3): 253–265.
- Hardy JP, Groffman PM, Fitzhugh RD, Henry KS, Welman AT, Demers JD, Fahey TJ, Driscoll CT, Tierney GL & Nolan S (2001). Snow depth manipulation and its influence on soil frost and water dynamics in a northern hardwood forest. *Biogeochemistry* 56(2): 151–174.
- Hartel T (2008). Weather conditions, breeding date and population fluctuation in *Rana dalmatina* from central Romania. *The Herpetological Journal* 18(1): 40–44.
- Haugen TO & Vøllestad LA (2001). A century of life-history evolution in grayling. *Genetica* 112(1): 475–491.
- Heino M & Kaitala V (1999). Evolution of resource allocation between growth and reproduction in animals with indeterminate growth. *Journal of Evolutionary Biology* 12(3): 423–429.
- Hels T & Buchwald E (2001). The effect of road kills on amphibian populations. *Biological conservation* 99(3): 331–340.
- Hemelaar A (1983). Age of *Bufo bufo* in amplexus over the spawning period. *Oikos* 40: 1–5.
- Hemelaar A (1988). Age, growth and other population characteristics of *Bufo bufo* from different latitudes and altitudes. *Journal of Herpetology* 22(4): 369–388.
- Henle K, Dick D, Harpke A, Kühn I, Schweiger O & Settele J. (2008). Climate change impacts on European amphibians and reptiles. In: *Biodiversity and climate change: Reports and guidance developed under the Bern Convention Council of Europe Publishing*, 225–305. Strasbourg.
- Hettyey A, Vági B, Hévízi G & Török J (2009). Changes in sperm stores, ejaculate size, fertilization success, and sexual motivation over repeated matings in the common toad, *Bufo bufo* (Anura: Bufonidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 96: 361–371.
- <http://www.hidmet.gov.rs>
- Hocking DJ & Babbitt KJ (2014). Amphibian contributions to ecosystem services. *Herpetological Conservation and Biology* 9(1): 1–17.
- Hoffmann M, Hilton-Taylor C, Angulo A, Böhm M, Brooks TM, Butchart SH, Carpenter KE, Chanson J, Collen B, Cox NA, Darwall WRT, Dulvy NK, Harrison LR, Katariya V, Pollock

CM, Quader S, Richman NI, Rodrigues ASL, Tognelli MF, Vié J-C, Aguiar JM, Allen DJ, Allen GR, Amori G, Ananjeva NB, Andreone F, Andrew P, Ortiz ALA, Baillie JEM, Baldi R, Bell BD, Biju SD, Bird JP, Black-Decima P, Blanc JJ, Bolaños F, Bolivar GW, Burfield IJ, Burton JA, Capper DR, Castro F, Catullo G, Cavanagh RD, Channing A, Chao NL, Chenery AM, Chiozza F, Clausnitzer V, Collar NJ, Collett LC, Collette BB, Cortez Fernandez CF, Craig MT, Crosby MJ, Cumberlidge N, Cuttelod A, Derocher AE, Diesmos AC, Donaldson JS, Duckworth JW, Dutson G, Dutta SK, Emslie RH, Farjon A, Fowler S, Freyhof J, Garshelis DL, Gerlach J, Gower DJ, Grant TD, Hammerson GA, Harris RB, Heaney LR, Hedges SB, Hero J-M, Hughes B, Hussain SA, Icochea MJ, Inger RF, Ishii N, Iskandar DT, Jenkins RKB, Kaneko Y, Kottelat M, Kovacs KM, Kuzmin SL, La Marca E, Lamoreux JF, Lau MWN, Lavilla EO, Leus K, Lewison RL, Lichtenstein G, Livingstone SR, Lukoschek V, Mallon DP, McGowan PJK, McIvor A, Moehlman PD, Molur S, Alonso AM, Musick JA, Nowell K, Nussbaum RA, Olech W, Orlov NL, Papenfuss TJ, Parra-Olea G, Perrin WF, Polidoro BA, Pourkazemi M, Racey PA, Ragle JS, Ram M, Rathbun G, Reynolds RP, Rhodin AGJ, Richards SJ, Rodríguez LO, Ron SR, Rondinini C, Rylands AB, Sadovy de Mitcheson Y, Sanciangco JC, Sanders KL, Santos-Barrera G, Schipper J, Self-Sullivan C, Shi Y, Shoemaker A, Short FT, Sillero-Zubiri C, Silvano DL, Smith KG, Smith AT, Snoeks J, Stattersfield AJ, Symes AJ, Taber AB, Talukdar BK, Temple HJ, Timmins R, Tobias JA, Tsytsulina K, Tweddle D, Ubeda C, Valenti SV, van Dijk PP, Veiga LM, Veloso A, Wege DC, Wilkinson M, Williamson EA, Xie F, Young BE, Akçakaya HR, Bennun L, Blackburn TM, Boitani L, Dublin HT, da Fonseca GAB, Gascon C, Lacher Jr TE, Mace GM, Mainka SA, McNeely JA, Mittermeier RA, McGregor Reid G, Rodriguez JP Rosenberg AA, Samways MJ, Smart J & Stein BA (2010). The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science* 330(6010): 1503–1509.

- Höglund J (1989). Pairing and spawning patterns in the common toad, *Bufo bufo*: the effects of sex ratios and the time available for male-male competition. *Animal Behaviour* 38(3): 423–429.
- Höglund J & Säterberg L (1989). Sexual selection in common toads: correlates with age and body size. *Journal of Evolutionary Biology* 2(5): 367–372.
- Houlahan JE, Findlay CS, Schmidt BR, Meyer AH & Kuzmin SL (2000). Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* 404: 752–755.
- Howard RD (1978). The evolution of mating strategies in bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Evolution* 32(4): 850–871.
- Howard RD (1980). Mating behaviour and mating success in woodfrogs *Rana sylvatica*. *Animal Behaviour* 28(3): 705–716.
- Howard RD (1983). Sexual selection and variation in reproductive success in a long-lived organism. *The American Naturalist* 122(3): 301–325.
- Howard RD (1984). Alternative mating behaviors of young male bullfrogs. *American Zoologist* 24(2): 397–406.
- Howard RD (1988). Sexual selection on male body size and mating behaviour in American toads, *Bufo americanus*. *Animal behaviour* 36(6): 1796–1808.
- Howard RD & Kluge AG (1985). Proximate mechanisms of sexual selection in wood frogs. *Evolution* 39(2): 260–277.
- Howard RD & Young JR (1998). Individual variation in male vocal traits and female mating preferences in *Bufo americanus*. *Animal Behaviour* 55(5): 1165–1179.

- Howard RD, Whiteman HH & Schueller TI (1994). Sexual selection in American toads: a test of a good-genes hypothesis. *Evolution* 48(4): 1286–1300.
- Hunt J, Breuker CJ, Sadowski JA & Moore AJ (2009). Male–male competition, female mate choice and their interaction: determining total sexual selection. *Journal of evolutionary biology* 22(1): 13–26.
- Ilić M (2020). Morfološka diferencijacija larvenih stadijuma odabranih vrsta žaba rodova *Rana* i *Bufo* na području Srbije. Doktorska disertacija. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu.
- Isard SA & Schaetzel RJ (1995). Estimating soil temperatures and frost in the lake effect snowbelt region, Michigan, USA. *Cold Regions Science and Technology* 23(4): 317–332.
- IUCN (2018). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2018–1. <http://www.iucnredlist.org> [Downloaded on 05 July 2018]
- Jakob EM, Marshall SD & Uetz GW (1996). Estimating fitness a comparison of body condition indices. *Oikos* 77: 61–67.
- Jelliffe DB & Jelliffe EF (1979). Underappreciated pioneers. Quetelet: man and index. *The American Journal of Clinical Nutrition* 32(12): 2519–2521.
- Jørgensen CB (1983). Pattern of growth in a temperate zone anuran (*Bufo viridis* Laur.). *Journal of Experimental Zoology* 227(3): 433–439.
- Jørgensen CB (1984). Ovarian functional patterns in Baltic and Mediterranean populations of a temperate zone anuran, the toad *Bufo viridis*. *Oikos* 43: 309–321.
- Jørgensen CB (1992). Growth and reproduction. In: *Environmental physiology of the amphibians*, 439–466. Feder ME & Burggren WW (eds). University of Chicago Press. Chicago.
- Jovanović B & Crnobrnja-Isailović J (2019) Fluctuations in population abundance in two anurans from Central Serbia. *Herpetozoa* 32: 65–71.
- Jovanović B, Kessler EJ, Ilić M, Ćorović J, Tomašević-Kolarov N, Phillips CA & Crnobrnja-Isailović J (2020). Possible implications of weather variation on reproductive phenology of European common toad in southeastern Europe. *Turkish Journal of Zoology* 44: 44–50.
- Kalezić M, Tomović Lj & Džukić G (2015). *Red book of fauna of Serbia I: Amphibians*. University of Belgrade Faculty of Biology and Institute for Nature Conservation of Serbia. Belgrade.
- Kamp J, Opperl S, Ananin AA, Durnev YA, Gashev SN, Hölzel N, Mishchenko AL, Pessa J, Smirenski SM, Strelnikov EG, Timonen S, Wolanska K & Chan S (2015). Global population collapse in a superabundant migratory bird and illegal trapping in China. *Conservation biology* 29(6): 1684–1694.
- Kaplan RH (1980). The implications of ovum size variability for offspring fitness and clutch size within several populations of salamanders (*Ambystoma*). *Evolution* 34(1): 51–64.
- Kaplan RH & King EG (1997). Egg size is a developmentally plastic trait: evidence from long term studies in the frog *Bombina orientalis*. *Herpetologica* 53: 149–165.
- Kellner A & Green DM (1995). Age structure and age at maturity in Fowler's toads, *Bufo woodhousii fowleri*, at their northern range limit. *Journal of Herpetology* 29(3): 485–489.
- Kiesecker JM (2011). Global stressors and the global decline of amphibians: tipping the stress immunocompetency axis. *Ecological research* 26(5): 897–908.

- Kovács ÉH & Sas I (2010). Aspects of breeding activity of *Bufo viridis* in an urban habitat: a case study in Oradea, Romania. *Biharean Biologist* 4(1): 73–77.
- Kovář R & Brabec M (2007a). Reproduction strategy of *Bufo bufo* (Amphibia: Anura) in the Strnady breeding pond, Czech Republic. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 71(3–4): 173–192.
- Kovář R & Brabec M (2007b). Demography of *Bufo bufo* (Amphibia: Anura) in the Strnady breeding pond, Czech Republic. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 71: 159–172.
- Krupa JJ (1988). Fertilization efficiency in the Great Plains toad (*Bufo cognatus*). *Copeia* 1988(3): 800–802.
- Kruse KC (1981). Mating success, fertilization potential, and male body size in the American toad *Bufo americanus*. *Herpetologica* 37: 228–233.
- Kuhn J (1994). Lebensgeschichte und Demographie von Erdkrötenweibchen *Bufo bufo bufo* (L.). *Zeitschrift für Feldherpetologie* 1: 3–87.
- Kuramoto M (1975). Embryonic temperature adaptation in development rate of frogs. *Physiological Zoology* 48(4): 360–366.
- Kuramoto M (1978). Correlations of quantitative parameters of fecundity in amphibians. *Evolution* 32: 287–296.
- Kusano T & Hayashi T (2002). Female Size-specific Clutch Parameters of Two Closely Related Stream-breeding Frogs, *Rana sakuraii* and *R. tagoi tagoi*. *Current herpetology* 21(2): 75–86.
- Kusano T & Inoue M (2008). Long-term trends toward earlier breeding of Japanese amphibians. *Journal of Herpetology* 42(4): 608–614.
- Kyek M, Kaufmann PH & Lindner R (2017). Differing long term trends for two common amphibian species (*Bufo bufo* and *Rana temporaria*) in alpine landscapes of Salzburg, Austria. *PloS one* 12(11): e0187148.
- Lande R (1995). Mutation and conservation. *Conservation biology* 9(4): 782–791.
- Laurila A, Pakkasmaa S & Merilä J (2001). Influence of seasonal time constraints on growth and development of common frog tadpoles: a photoperiod experiment. *Oikos* 95: 451–460.
- Leary CJ, Fox DJ, Shepard DB & Garcia AM (2005). Body size, age, growth and alternative mating tactics in toads: satellite males are smaller but not younger than calling males. *Animal Behaviour* 70(3): 663–671.
- Lee JC (1986). Is the large-male mating advantage in anurans an epiphenomenon? *Oecologia* 69(2): 207–212.
- Lee JC (2001). Evolution of a secondary sexual dimorphism in the toad, *Bufo marinus*. *Copeia* 107(4): 928–935.
- Lee JC & Salzburg MA (1989). Mating success and pairing patterns in *Bufo valliceps* (Anura: Bufonidae). *The Southwestern Naturalist* 34(1): 155–157.
- Lee JH & Park D (2009). Effects of body size, operational sex ratio, and age on pairing by the Asian toad, *Bufo stejnegeri*. *Zoological Studies* 48(3): 334–332.

- Liao WB & Lu X (2009). Sex recognition by male Andrew's toad *Bufo andrewsi* in a subtropical montane region. *Behavioural processes* 82(1): 100–103.
- Liao WB & Lu X (2011). Variation in body size, age and growth in the Omei treefrog (*Rhacophorus omeimontis*) along an altitudinal gradient in western China. *Ethology Ecology & Evolution* 23(3): 248–261.
- Liao WB, Wu QG & Barrett K (2012). Evolution of sexual dimorphism in the forelimb muscles of Andrew's toad (*Bufo andrewsi*) in response to putative sexual selection. *Animal Biology* 62(1): 83–93.
- Liao WB, Zeng Y, Zhou CQ & Jehle R (2013). Sexual size dimorphism in anurans fails to obey Rensch's rule. *Frontiers in zoology* 10(1): 10.
- Licht LE (1976). Sexual selection in toads (*Bufo americanus*). *Canadian Journal of Zoology* 54(8): 1277–1284.
- Lislevand T, Figuerola J & Szekely T (2009). Evolution of sexual size dimorphism in grouse and allies (Aves: Phasianidae) in relation to mating competition, fecundity demands and resource division. *Journal of evolutionary biology* 22(9): 1895–1905.
- Lodé T (2009). For a few males more: do changes in sex ratio predict reproductive success and offspring survival? *Evolutionary Ecology Research* 11: 95–107.
- Loman J (2016). Breeding phenology in *Rana temporaria*. Local variation is due to pond temperature and population size. *Ecology and evolution* 6(17): 6202–6209.
- Loman J & Madsen T (1986). Reproductive tactics of large and small male toads *Bufo bufo*. *Oikos* 46(1): 57–61.
- Lovich JE & Gibbons JW (1992). A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth, Development & Aging* 56: 269–281.
- Lüddecke H & Gutiérrez G (2002). Mating pattern and hatching success in a population of the Andean frog *Hyla labialis*. *Amphibia-Reptilia* 23(3): 281–292.
- Lykens DV & Forester DC (1987). Age structure in the spring peeper: do males advertise longevity? *Herpetologica* 43: 216–223.
- Mace GM & Lande R (1991). Assessing extinction threats: Towards a reevaluation of IUCN threatened species categories. *Conservation Biology* 5(2): 148–157.
- Madsen T & Loman J (2010). Sex ratio of breeding Common toads (*Bufo bufo*) – influence of survival and skipped breeding. *Amphibia-Reptilia* 31(4): 509–524.
- McLaren IA & Cooley JM (1972). Temperature adaptation of embryonic development rate among frogs. *Physiological Zoology* 45(3): 223–228.
- Merilä J, Laurila A, Laugen AT, Raesaenen K & Pakkala M (2000). Plasticity in age and size at metamorphosis in *Rana temporaria* — comparison of high and low latitude populations. *Ecography* 23: 457–465.
- Merrell DJ (1968). A comparison of the estimated size and the "effective size" of breeding populations of the leopard frog, *Rana pipiens*. *Evolution* 22(2): 274–283.
- Meyer AH, Schmidt BR & Grossenbacher K (1998). Analysis of three amphibian populations with quarter-century long time-series. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 265(1395): 523–528.

- Miaud C, Guyétant R & Elmberg J (1999). Variations in life-history traits in the common frog *Rana temporaria* (Amphibia: Anura): a literature review and new data from the French Alps. *Journal of Zoology* 249(1): 61–73.
- Mitchell SL (1990). The mating system genetically affects offspring performance in Woodhouse's toad (*Bufo woodhousei*). *Evolution* 44(3): 502–519.
- Møller AP (1994). Phenotype-dependent arrival time and its consequences in a migratory bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35(2): 115–122.
- Møller AP, Christe P, Erritzøe J & Mavarez J (1998). Condition, disease and immune defence. *Oikos* 83: 301–306.
- Monnet JM & Cherry MI (2002). Sexual size dimorphism in anurans. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 269(1507): 2301–2307.
- Morrison C & Hero JM (2003). Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *Journal of Animal Ecology* 72(2): 270–279.
- Muths E, Chambert T, Schmidt BR, Miller DAW, Hossack BR, Joly P, Grolet O, Green DM, Pilliod DS, Cheylan M, Fisher RN, McCaffery RM, Adams MJ, Palen WJ, Arntzen JW, Garwood J, Fellers G, Thirion J-M, Besnard A & Campbell Grant EH (2017). Heterogeneous responses of temperate-zone amphibian populations to climate change complicates conservation planning. *Scientific reports* 7(1): 17102.
- Nei M & Tajima F (1981). Genetic drift and estimation of effective population size. *Genetics* 98(3): 625–640.
- Nunney L (1993). The influence of mating system and overlapping generations on effective population size. *Evolution* 47(5): 1329–1341.
- Nunney L (1995). Measuring the ratio of effective population size to adult numbers using genetic and ecological data. *Evolution* 49(2): 389–392.
- Nunney L & Campbell KA (1993). Assessing Minimum Viable Population Size: Demography Meets Population Genetics. *Tree* 8(7): 234–239.
- Nunney L & Elam DR (1994). Estimating the effective population size of conserved populations. *Conservation Biology* 8: 175–184.
- O'Steen S, Cullum AJ & Bennett AF (2002). Rapid evolution of escape ability in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution* 56(4): 776–784.
- Orton F & Routledge E (2011). Agricultural intensity in ovo affects growth, metamorphic development and sexual differentiation in the Common toad (*Bufo bufo*). *Ecotoxicology* 20(4): 901–911.
- Orton F, Baynes A, Clare F, Duffus AL, Larroze S, Scholze M & Garner TW (2014). Body size, nuptial pad size and hormone levels: potential non-destructive biomarkers of reproductive health in wild toads (*Bufo bufo*). *Ecotoxicology* 23(7): 1359–1365.
- Parker GA (1983). Mate quality and mating decisions. In: *Mate Choice*, 141–166. Bateson P (ed). Cambridge University Press. Cambridge.
- Parmesan C & Yohe G (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421(6918): 37–42.

- Pasanen S & Koskela P (1974). Seasonal and age variation in the metabolism of the common frog, *Rana temporaria* L. in northern Finland. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 47(2): 635–654.
- Pechmann JH & Wilbur HM (1994). Putting declining amphibian populations in perspective: natural fluctuations and human impacts. *Herpetologica* 50(1): 65–84.
- Petrovan SO & Schmidt BR (2016). Volunteer conservation action data reveals large-scale and long-term negative population trends of a widespread amphibian, the common toad (*Bufo bufo*). *PLoS One* 11: e0161943.
- Petrović TG, Vukov TD & Kolarov NT (2017). Sexual dimorphism in size and shape of traits related to locomotion in nine anuran species from Serbia and Montenegro. *Folia Zoologica* 66(1): 11–21.
- Popescu VD, Rozyłowicz L, Cogălniceanu D, Niculae IM & Cucu AL (2013). Moving into protected areas? Setting conservation priorities for Romanian reptiles and amphibians at risk from climate change. *PloS one* 8(11): e79330.
- Pounds JA & Crump ML (1994). Amphibian declines and climate disturbance: the case of the golden toad and the harlequin frog. *Conservation Biology* 8(1): 72–85.
- Pounds JA, Fogden MP & Campbell JH (1999). Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398(6728): 611–615.
- Pounds JA, Bustamante MR, Coloma LA, Consuegra JA, Fogden MP, Foster PN, La Marca E, Masters KL, Merino-Viteri A, Puschendorf R, Ron SR, Sánchez-Azofeifa GA, Still CJ & Young BE (2006). Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* 439(7073): 161–167.
- Pramuk JB (2006). Phylogeny of South American *Bufo* (Anura: Bufonidae) inferred from combined evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 146: 407–452.
- Pramuk JB, Robertson T, Sites Jr JW & Noonan BP (2008). Around the world in 10 million years: biogeography of the nearly cosmopolitan true toads (Anura: Bufonidae). *Global Ecology and Biogeography* 17(1): 72–83.
- Prodon R, Geniez P, Cheylan M, Devers F, Chuine I & Besnard A (2017). A reversal of the shift towards earlier spring phenology in several Mediterranean reptiles and amphibians during the 1998–2013 warming slowdown. *Global change biology* 23(12): 5481–5491.
- Radovanović M (1951). *Vodozemci i gmizavci naše zemlje*. Izdavačko Preduzeće Narodne Republike Srbije. Beograd.
- Reading CJ (1986). Egg production in the common toad, *Bufo bufo*. *Journal of Zoology* 208(1): 99–107.
- Reading CJ (1991). The relationship between body length, age and sexual maturity in the common toad, *Bufo bufo*. *Ecography* 14(4): 245–249.
- Reading CJ (1998). The effect of winter temperatures on the timing of breeding activity in the Common toad *Bufo bufo*. *Copeia* 4: 469–475.
- Reading CJ (2001). Non-random pairing with respect to past breeding experience in the common toad (*Bufo bufo*). *Journal of Zoology* 255(4): 511–518.

- Reading CJ (2003). The effects of variation in climatic temperature (1980–2001) on breeding activity and tadpole stage duration in the common toad, *Bufo bufo*. *Science of Total Environment* 310: 231–236.
- Reading CJ (2007). Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body condition and survivorship. *Oecologia* 151(1): 125–131.
- Reading CJ & Clarke RT (1983). Male breeding behaviour and mate acquisition in the common toad, *Bufo bufo*. *Journal of Zoology* 201: 237–246.
- Reading CJ & Clarke RT (1995). The effects of density, rainfall and environmental temperature on body condition and fecundity in the common toad, *Bufo bufo*. *Oecologia* 102(4): 453–459.
- Reading CJ & Clarke RT (1999). Impacts of climate and density on the duration of the tadpole stage of the common toad *Bufo bufo*. *Oecologia* 121(3): 310–315.
- Reading CJ, Loman J & Madsen T (1991). Breeding pond fidelity in the common toad, *Bufo bufo*. *Journal of Zoology* 225(2): 201–211.
- Reiss MJ (1991). *The allometry of growth and reproduction*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Robertson JG & Höglund J (1987). Random mating by size in a population of common toads (*Bufo bufo*). *Amphibia-Reptilia* 8(4): 321–330.
- Rowe G & Beebee TJC (2004). Reconciling genetic and demographic estimators of effective population size in the anuran amphibian *Bufo calamita*. *Conservation Genetics* 5(3): 287–298.
- Ryser J (1989). Weight loss, reproductive output, and the cost of reproduction in the common frog, *Rana temporaria*. *Oecologia* 78(2): 264–268.
- Salazar RD, Montgomery RA, Thresher SE & Macdonald DW (2016). Mapping the relative probability of common toad occurrence in terrestrial lowland farm habitat in the United Kingdom. *PloS one* 11(2): e0148269.
- Salthe SN (1969). Reproductive modes and the number and sizes of ova in the urodeles. *American Midland Naturalist* 81(2): 467–490.
- Schabetsberger R, Langer H, Jersabek CD & Goldschmid A (2000). On age structure and longevity in two populations of *Bufo bufo* (Linnaeus 1758) at high altitude breeding sites in Austria. *Herpetozoa* 13: 187–191.
- Scherer RD, Muths E & Lambert BA (2008). Effects of weather on survival in populations of boreal toads in Colorado. *Journal of Herpetology* 42(3): 508–518.
- Schmeller DS & Merilä J (2007). Demographic and genetic estimates of effective population and breeding size in the amphibian *Rana temporaria*. *Conservation Biology* 21(1): 142–151.
- Scribner KT, Arntzen JW & Burke T (1997). Effective number of breeding adults in *Bufo bufo* estimated from age-specific variation at minisatellite loci. *Molecular Ecology* 6(8): 701–712.
- Scribner KT, Arntzen JW, Cruddace N, Oldham RS & Burke T (2001). Environmental correlates of toad abundance and population genetic diversity. *Biological Conservation* 98(2): 201–210.

- Semlitsch RD (1985). Reproductive strategy of a facultatively paedomorphic salamander *Ambystoma talpoideum*. *Oecologia* 65(3): 305–313.
- Semlitsch RD, Scott DE, Pechmann JHK & Gibbons JW (1996). Structure and dynamics of an amphibian community: evidence from a 16-year study of a natural pond. In: *Long-term studies of vertebrate communities*, 217–248. Smallwood JCM (ed). Academic. San Diego.
- Sheridan JA, Caruso NM, Apodaca JJ & Rissler LJ (2018). Shifts in frog size and phenology: Testing predictions of climate change on a widespread anuran using data from prior to rapid climate warming. *Ecology and evolution* 8(2): 1316–1327.
- Shine R (1979). Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia* 1979(2): 297–306.
- Shine R (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology* 64(4): 419–461.
- Sibly RM & Hone J (2002). Population growth rate and its determinants: an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 357(1425): 1153–1170.
- Sillero N, Campos J, Bonardi A, Corti C, Creemers R, Crochet P, Crnobrnja-Isailović J, Denoël M, Ficetola GF, Gonçalves J, Kuzmin S, Lymberakis P, de Pous P, Rodríguez A, Sindaco R, Speybroeck J, Toxopeus B, Vieites DR & Vences M. (2014). Updated distribution and biogeography of amphibians and reptiles of Europe. *Amphibia-Reptilia* 35: 1–31.
- Sinsch U (1988). Seasonal changes in the migratory behaviour of the toad *Bufo bufo*: direction and magnitude of movements. *Oecologia* 76(3): 390–398.
- Sinsch U, Di Tada IE & Martino AL (2001). Longevity, demography and sex-specific growth of the Pampa de Achala Toad, *Bufo achalensis* CEI, 1972. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 36(2): 95–104.
- Sinsch U, Leskovar C, Drobig A, König A & Grosse WR (2007). Life-history traits in green toad (*Bufo viridis*) populations: indicators of habitat quality. *Canadian journal of zoology* 85(5): 665–673.
- Sparks T, Tryjanowski P, Cooke A, Crick H & Kuzniak S (2007). Vertebrate phenology at similar latitudes: temperature responses differ between Poland and the United Kingdom. *Climate Research* 34(2): 93–98.
- StatSoft Inc. (2007). STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com.
- Stevenson RD & Woods Jr WA (2006). Condition indices for conservation: new uses for evolving tools. *Integrative and comparative biology* 46(6): 1169–1190.
- Stockwell CA, Hendry AP & Kinnison MT (2003). Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 18(2): 94–101.
- Stuart SN, Chanson JS, Cox NA, Young BE, Rodrigues AS, Fischman DL & Waller RW (2004). Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306(5702): 1783–1786.
- Sullivan BK (1987). Sexual selection in Woodhouse's toad (*Bufo woodhousei*). III. Seasonal variation in male mating success. *Animal Behaviour* 35(3): 912–919.

- Sullivan BK (1989). Mating system variation in Woodhouse's toad (*Bufo woodhousii*). *Ethology* 83(1): 60–68.
- Sullivan BK (1992). Sexual selection and calling behavior in the American toad (*Bufo americanus*). *Copeia* 1992(1): 1–7.
- Sullivan BK & Fernandez PJ (1999). Breeding activity, estimated age-structure, and growth in sonoran desert anurans. *Herpetologica* 55: 334–343.
- Sullivan BK & Sullivan EA (1985). Variation in advertisement calls and male mating success of *Scaphiopus bombifrons*, *S. couchi* and *S. multiplicatus* (Pelobatidae). *The Southwestern Naturalist* 349–355.
- Székely T, Weissing FJ & Komdeur J (2014). Adult sex ratio variation: implications for breeding system evolution. *Journal of evolutionary biology* 27(8): 1500–1512.
- Sztatecsny M & Schabetsberger R (2005). Into thin air: Vertical migration, body condition, and quality of terrestrial habitats of alpine common toads, *Bufo bufo*. *Canadian Journal of Zoology* 83: 788–796.
- Sztatecsny M, Jehle R, Burke T & Hödl W (2006): Female polyandry under male harassment: the case of the common toad (*Bufo bufo*). *Journal of Zoology* 270: 517–522.
- Tárano Z & Herrera EA (2003). Female preferences for call traits and male mating success in the Neotropical frog *Physalaemus enesevae*. *Ethology* 109(2): 121–134.
- Tejedo M (1992a). Absence of the trade-off between the size and number of offspring in the natterjack toad (*Bufo calamita*). *Oecologia* 90(2): 294–296.
- Tejedo M (1992b). Effects of body size and timing of reproduction on reproductive success in female natterjack toads (*Bufo calamita*). *Journal of Zoology* 228(4): 545–555.
- Tejedo M & Reques R (1992). Effects of egg size and density on metamorphic traits in tadpoles of the natterjack toad (*Bufo calamita*). *Journal of Herpetology* 26(2): 146–152.
- Telford SR & Van Sickle J (1989). Sexual selection in an African toad (*Bufo gutturalis*): the roles of morphology, amplexus displacement and chorus participation. *Behaviour* 110(1-4): 62–75.
- Todd BD, Scott DE, Pechmann JH & Gibbons JW (2010). Climate change correlates with rapid delays and advancements in reproductive timing in an amphibian community. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278(1715): 2191–2197.
- Tomašević N, Cvetković D, Aleksić I & Crnobrnja-Isailović JM (2007). Effect of climatic conditions on post-hibernation body condition and reproductive traits of *Bufo bufo* females. *Archives of Biological Sciences* 59(3): 51–52.
- Tomašević N, Cvetković D, Aleksić I, Miaud C & Crnobrnja-Isailović J (2008). Interannual variation in life history traits between neighbouring populations of the widespread amphibian *Bufo bufo*. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 63: 73–83.
- Tryjanowski P, Rybacki M & Sparks T (2003). Changes in the first spawning dates of common frogs and common toads in western Poland in 1978–2002. *Annales Zoologici Fennici* 40(5): 459–464.
- Van Bocxlaer I, Loader SP, Roelants K, Biju SD, Menegon M & Bossuyt F (2010). Gradual Adaptation Toward a Range-Expansion Phenotype Initiated the Global Radiation of Toads. *Science* 327: 679–682.

- Vitt JV & Caldwell JP (2009). *Herpetology*. Elsevier. Amsterdam.
- Vogrin M & Miklič A (2005). Mating patterns of common toad *Bufo bufo* in a Slovenian pond. *Acta Zoologica Sinica* 51(3): 513–515.
- Voituron Y & Lengagne T (2008). Freezing before mating severely affects the fitness of a capital breeder. *Physiological Biochemical Zoology* 81: 204–210.
- Vukov T, Kalezić ML, Tomović L, Krizmanić I, Jović D, Labus N & Džukić G (2013). Amphibians in Serbia: distribution and diversity patterns. *Bulletin of the Natural History Museum* (6): 90–112.
- Wagner N (2013). Bestandstrend der Erdkröte *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) im Saarland (Anura: Bufonidae). *Delattinia* 39: 195–206.
- Weber E & Schmid B (1998). Latitudinal population differentiation in two species of Solidago (Asteraceae) introduced into Europe. *American journal of Botany* 85(8): 1110–1121.
- Wells KD (1977). The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour* 25: 666–693.
- Wells KD (1978). Territoriality in the green frog (*Rana clamitans*): vocalizations and agonistic behaviour. *Animal Behaviour* 26: 1051–1063.
- Wells KD (1979). Reproductive behavior and male mating success in a neotropical toad, *Bufo typhonius*. *Biotropica* 11(4): 301–307.
- Wells KD (2007). *The Ecology and Behavior of Amphibians*. The University of Chicago Press. Chicago.
- While GM & Uller T (2014). Quo vadis amphibia? Global warming and breeding phenology in frogs, toads and salamanders. *Ecography* 37: 921–929.
- Whitlock MC & Bürger R (2004). *Fixation of new mutations in small populations*. International Institute for Applied Systems Analysis. Laxenburg.
- Wilbur HM (1976). Density-dependent aspects of metamorphosis in *Ambystoma* and *Rana sylvatica*. *Ecology* 57(6): 1289–1296.
- Wilbur HM & Collins JP (1973). Ecological aspects of amphibian metamorphosis: nonnormal distributions of competitive ability reflect selection for facultative metamorphosis. *Science* 182(4119): 1305–1314.
- Wilbur HM, Rubenstein DI & Fairchild L (1978). Sexual selection in toads: the roles of female choice and male body size. *Evolution* 32(2): 264–270.
- Wisniewski PJ, Paull LM, Merry DG & Slater FM (1980). Studies on the breeding migration and intramigratory movements of the common toad (*Bufo bufo*) using Panjet dye-marking techniques. *British Journal of Herpetology* 6: 71–74.
- Wogel H, Abrunhosa PA & Pombal JrJP (2005). Breeding behaviour and mating success of *Phyllomedusa rohdei* (Anura, Hylidae) in south-eastern Brazil. *Journal of Natural History* 39(22): 2035–2045.
- Woodward BD (1982). Sexual selection and nonrandom mating patterns in desert anurans (*Bufo woodhousei*, *Scaphiopus couchi*, *S. multiplicatus* and *S. bombifrons*). *Copeia* 1982(2): 351–355.
- Woodward BD, Travis J & Mitchell S (1988). The effects of the mating system on progeny performance in *Hyla crucifer* (Anura: Hylidae). *Evolution* 42(4): 784–794.

- Woolbright LL (1983). Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibia. *The American Naturalist* 121(1): 110–119.
- Wright S (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16(2): 97-159.
- Wright S (1938). Size of population and breeding structure in relation to evolution. *Science* 87: 430–431.
- Yu TL & Xin LU (2012). Mating pattern variability across three Asiatic toad (*Bufo gargarizans gargarizans*) populations. *North-Western Journal of Zoology* 8(2): 241–246.

8. ПРИЛОЗИ

ПРИЛОГ 1

Детаљан опис скелетохронолошке процедуре примењене у обради узорака

У овом прилогу представљен је детаљан опис скелетохронолошке процедуре која је примењена у две лабораторије – лабораторији проф Дана Когалничеануа на Универзитету Овидијус у Констанци, Румунија (ЛАБ 1) и лабораторији Одељења за цитологију Института за биолошка истраживања „Синиша Станковић” – института од националног значаја за републику Србију Универзитета у Београду (ЛАБ 2):

Бочице (епендорф епрувете) у којима су похрањени узорци фаланги у 96% алкохолу постављене су у држаче за бочице. Припремљен је исти број бочица у које је сипана дестилована вода, и исти број бочица у које треба сипати 5% водени раствор азотне киселине (HNO_3). Свака од ових течности сипана је помоћу Пастерове пипете. Маркерима су обележене бочице истим бројевима почевши од свакога реда бочица наново. Узорак (један по један) је извађен пинцетом и потом обрисан да би се одстранио алкохолни раствор са узорака. Узорак је затим стављен у бочицу са дестилованом водом означену истим бројем као што је бочица из које је узет узорак, где је одстојао 10 минута. За даљу обраду фаланги коришћене су: обична пинцета (са правим крацима), пинцета са кривим врхом и скалпел. Узорак је смештен на чврсту подлогу. Кост је обухваћена обичном пинцетом на делу где је прстић исечен. Затим је кожа одстрањена са костију помоћу закривљене пинцете. Скалпел је коришћен као помоћно средство којим се одстрањује део коже који није могао бити одстрањен пинцетом.

Након одстрањивања коже прст је обухваћен кривом пинцетом и скалпелом су пресечени зглобови на месту где се прст савија. Средња фаланга (између 2 зглоба) је похрањена у бочицу са дестилованом водом. Преостали материјал (кожа, други делови прста) је похрањен у алкохолни раствор.

Када су узорци обрађени, свака исечена кост похрањена је у бочице са азотном киселином (HNO_3) означене одговарајућим бројем. Узорци су 10 минута били изложени HNO_3 . Након десет минута узорци су извађени из азотне киселине, осушени на комаду платна и враћени у бочице с дестилованом водом, да би се спречило настајање пукотина услед декалцификације и тако лошији квалитет пресека. Након враћања у бочице са дестилованом водом, сваки узорак је испиран најмање два пута дестилованом водом помоћу Пастерове пипете. Пастерова пипета је употребљена за одстрањивање течности (дестилована вода) којом је испирана унутрашњост бочице.

Варијанта ЛАБ 1: Процена времена држања узорака у азотној киселини вршена је применом следеће методе: фаланге су похрањене у бочице са HNO_3 , бочице су поређане по величини од највеће до најмање, а затим подељене у три групе - мале, средње и велике – у односу на величину похрањеног узорка. Мали узорци су проверавани на 20 минута, средњи на 30 минута, а велики на сат времена. Приликом провере сваки узорак је придржаван пинцетом, кост је савијана жицом. Кост која је била довољно еластична, вађена је из HNO_3 , сушена на папиру и потом враћена у бочицу са дестилованом водом (са бројем који одговара броју бочице са киселином). Кост која није била довољно

еластична враћена је у HNO_3 где је одстајала 20 или 30 или 60 минута, зависно од њене величине, и тако док све кости нису постале довољно еластичне.

Варијанта ЛАБ 2: Азотна киселина је била потентнија те није било потребе држати узорке дуго у раствору.

Раствор сахарозе је сипан у празну бочицу са узорком из које је претходно изливена дестилована вода. Раствор је прављен применом две процедуре. *Варијанта ЛАБ 1* – 5g конзумног шећера помешано је са 40–50ml дестиловане воде; *Варијанта ЛАБ 2* – пет кашика сахарозе помешано је са 0,5l дестиловане воде.

Ради припреме узорака костију за залеђивање коришћени су калупи на којима је написано име врсте чије се кости обрађују (нпр. *Bufo bufo*), шифра узорка (јединствени број), година када је узорак прикупљен и додатни подаци који су од значаја за истраживање.

У један од калупа сипано је неколико капи хематоксилина (Hematoxylin M). *Варијанта ЛАБ 1:* коришћено је посебно удубљено стакло и примењиван Ehrlich Hematoxylin.

Узорак је извађен пинцетом из шећерног раствора и детаљно обрисан. Потом је шећерни раствор сипан у Петријеву шољу. Узорак је био 10 секунди потопљен у хематоксилин. Затим је узорак извађен из раствора и обрисан, вишак боје испран у шећерном раствору из Петријеве шоље, а узорак обрисан. У удубљење у калупу сипан је гел за замрзавање („Tissue tek” или „O.C.T.[™] compound cryo embedding medium”). Кост је постављена тако да стоји усправно у гелу. *Варијанта ЛАБ 1:* Позиционирање је вршено посебном жицом; *Варијанта ЛАБ 2:* Позиционирање је вршено пинцетом.

Спремљени калупи су потом хлађени у криотому „Tehsys CR 3000” на температури од -15 до -20°C (*Варијанта ЛАБ 1*) или у криотому „Leica CM1850” на температури од око -20°C (*Варијанта ЛАБ 2*). За ову фазу и све наредне процедуре биле су неопходне рукавице, а пинцета, скалпел и четкица за чишћење су похрањене у криотому да би се њихова температура смањила на ниво приближан оном на коме су се налазили калупи са узорцима.

Завршетак процедуре хлађења препознаван је на основу преласка гела за замрзавање у чврсто стање када је постајао непрозирно беле боје.

Када би се гел у калупу замрзнуо, узорак је вађен из криотома помоћу пинцете (ако су калупи били метални) или путем притиска (ако су калупи били пластични). Гел за залеђивање је сипан на ваљак за сечење (односно део криотома). Ледени гел са узорком стављан је на ваљак за сечење помоћу пинцете, да би се потом сачекало да се гел заледи и препарат споји са ваљком за сечење. Ваљак за сечење је потом стављан у удубљење са стране. Залепљени гел је склапелом исецан у мању коцкицу, а затим је ваљак за сечење постављан у рупу дршке машине и сечен док нису добијени одговарајући исечци. Потребна дебљина пресека износила је $14\mu\text{m}$. Пресеци из средњег дела кости су сматрани најпогоднијим за скелетохронолошку анализу.

Подаци са калупа уписивани су на мали периферни део микроскопског стакла („superfrost ultra plus[®]”), а други део је прислањан на исечени узорак, који је лепљен за стакло.

После лепљења узорака за микроскопска стакла, приступано је њиховом бојењу. У држаче су стављана микроскопска стакла са узорцима. У прву кивету је сипан 10% раствор „PBS” пуфера у количини 175–200ml, држач са микроскопским стаклима је полако и пажљиво смештан унутра да одстоји десет минута. Затим је држач са микроскопским стаклима оцеђен, држач обрисан али не и микроскопска стакла.

У другу кивету сипана је дестилована вода у количини 175–200ml, затим је држач са микроскопским стаклима поново врло полако и пажљиво остављен 10 минута у води, а потом је поновљен поступак цеђења.

У трећу кивету је сипан хематоксилин у количини 175–200ml, поновљена је предходна процедура, осим што је држач са микроскопским стаклима стајао четири сата у раствору, а потом је поновљен поступак одстрањивања воде.

У другу кивету је поново сипана дестилована вода у количини 175–200ml, и урођен држач са микроскопским стаклима. У *варијанти ЛАБ 1* држач је био остављен три минута у води, а у *варијанти ЛАБ 2* – 10 минута.

За фиксирање пресека костију и добијање слајдова била су потребна покривна стакла (24 пута 50mm) и фиксирајући медијум („Aquatex®” у *варијанти ЛАБ 1*, односно „Mounting medium ab64230” у *варијанти ЛАБ 2*). Фиксатив је сипан у виду линије по средини микроскопског стакла са узорцима и то са стране где су налепљени узорци, водећи рачуна да прекрије све узорке. Потом је та страна покривена покривним стаклом. Балончићи ваздуха који су се накупљали између покривног и микроскопског стакла истиснути су куцкањем оловком по покривном стаклу. Овако припремљени слајдови су одстојали дан или два, а затим је комадом платна отклањан вишак фиксатива.

Припремљени препарати су затим фотографисани фотоапаратом повезаним са микроскопом на увећању 10. У *варијанти ЛАБ 1* коришћен је Olympus CX 31 микроскоп са Olympus E-620 камером, док је у *варијанти ЛАБ 2* коришћен микроскоп Leica DM RB Photomicroscope са DFC 320 CCD камером.

Линије на попречном пресеку кости видљиве на фотографијама настају због успоравања раста што се дешава сваке године током периода зимског мировања и њихов број показује старост (узраст) јединки.

Како би се повећала прецизност тумачења узраста, односно да би се утврдило коју дужину заузима линија првог успореног раста јединке, покупљени су и узорци јувенилних метаморфозираних јединки. За мерење ове дужине примењен је програм „ImageJ”, а јединке обичне крастаче одговарајућег узраста узорковане су из Зуца (Србија) и Мачина (Румунија). На свакој фотографији пресека костију адултних јединки, оне линије чија дужина није улазила у опсег добијених код полно незрелих јединки нису рачунате као линије прве године старости.

БИОГРАФИЈА АУТОРА

Богдан Љ. Јовановић рођен је 29.07.1989. године у Београду где је завршио основну и средњу школу. Основне студије биологије на Биолошком факултету Универзитета у Београду уписао је 2008. године а завршио их је 2012. године, са просечном оценом 8,34. Мастер студије на истом факултету уписао је 2012. а завршио 2013. године са просечном оценом 9,67 и оценом мастер рада 10. Исте године уписује докторске студије на Биолошком факултету Универзитета у Београду, модул Еволуциона биологија. Тренутно је запослен као истраживач сарадник на Институту за биолошка истраживања „Синиша Станковић” – Институту од националног значаја за Републику Србију, Универзитета у Београду, на Одељењу за еволуциону биологију.

Учествовао је у периоду 2014–2019 године на пројекту основних истраживања број 173025 „Еволуција у хетерогеним срединама: механизми адаптација, биомониторинг и конзервација биодиверзитета”, финансираном од стране Министарства просвете, науке и технолошког развоја Републике Србије, прво као стипендиста дотичног Министарства, а затим као запослен на горепоменутом институту (звање истраживач приправник) од 2018 године. У оквиру свог досадашњег рада учествовао је и на успостављању мониторинга водоземаца и гмизаваца на подручју Специјалног резервата природе „Увац“, а тренутно је и учесник COST програма (CA18221) PERIAMAR –“Pesticide Risk Assessment for Amphibians and Reptiles“. Резултате свог досадашњег научно-истраживачког рада објавио је у оквиру једног поглавља у међународној монографији, пет научних радова у међународним и националним часописима и шест саопштења на међународним и националним научним скуповима.