



Πανεπιστήμιο  
Κύπρου

**ΗΘΟΛΟΓΙΑ ΚΑΙ ΟΙΚΟΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑ ΤΟΥ ΕΙΔΟΥΣ**

***Acanthodactylus schreiberi* Boulenger, 1878.**

**ΔΙΔΑΚΤΟΡΙΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ**

**ΠΑΝΤΕΛΗΣ ΣΑΒΒΙΑΔΗΣ**

**2018**



Πανεπιστήμιο  
Κύπρου

ΤΜΗΜΑ ΒΙΟΛΟΓΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ

ΗΘΟΛΟΓΙΑ ΚΑΙ ΟΙΚΟΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑ ΤΟΥ ΕΙΔΟΥΣ

*Acanthodactylus schreiberi* Boulenger, 1878.

ΠΑΝΤΕΛΗΣ ΣΑΒΒΙΑΔΗΣ

Διατριβή η οποία υποβλήθηκε προς απόκτηση διδακτορικού τίτλου  
σπουδών στο Πανεπιστήμιο Κύπρου

Ιούνιος, 2018

ΠΑΝΤΕΛΗΣ ΣΑΒΒΙΔΗΣ

## ΣΕΛΙΔΑ ΕΓΚΥΡΟΤΗΤΑΣ

**Υποψήφιος Διδάκτορας: Παντελής Σαββίδης**

**Τίτλος Διατριβής: Ηθολογία και Οικοφυσιολογία του είδους *Acanthodactylus schreiberi* Boulenger, 1878.**

*Η παρούσα Διδακτορική Διατριβή εκπονήθηκε στο πλαίσιο των σπουδών για απόκτηση Διδακτορικού Διπλώματος στο Τμήμα Βιολογικών Επιστημών και εγκρίθηκε στις ..... από τα μέλη της Εξεταστικής Επιτροπής.*

**Εξεταστική Επιτροπή:**

**Ερευνητικός Σύμβουλος: Δρ. Σπύρος Σφενδουράκης (Αναπληρωτής Καθηγητής)**

Υπογραφή:

**Πρόεδρος Επιτροπής: Δρ. Άννα Παπαδοπούλου (Επίκουρη Καθηγήτρια)**

Υπογραφή:

**Μέλος Επιτροπής: Δρ. Παναγιώτης Παφίλης (Αναπληρωτής Καθηγητής)**

**Μέλος Επιτροπής: Δρ. Alexander Kirschel (Επίκουρος Καθηγητής)**

**Μέλος Επιτροπής: Δρ. Κώστας Σωτηρόπουλος (Επίκουρος Καθηγητής)**

## ΥΠΕΥΘΥΝΗ ΔΗΛΩΣΗ ΥΠΟΨΗΦΙΟΥ ΔΙΔΑΚΤΟΡΑ

Η παρούσα διατριβή υποβάλλεται προς συμπλήρωση των απαιτήσεων για απονομή Διδακτορικού Τίτλου του Πανεπιστημίου Κύπρου. Είναι προϊόν πρωτότυπης εργασίας αποκλειστικά δικής μου, εκτός των περιπτώσεων που ρητώς αναφέρονται μέσω βιβλιογραφικών αναφορών, σημειώσεων ή και άλλων δηλώσεων.

Παντελής Σαββίδης

.....

## ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Η παρούσα διατριβή διερευνά στοιχεία της οικοφυσιολογίας και ηθολογίας της αμμόσαυρας (*Acanthodactylus schreiberi*) στην Κύπρο. Η αμμόσαυρα εξαπλώνεται στην Κύπρο και σε μια μικρή έκταση στη ΝΑ Τουρκία. Εξετάστηκαν πληθυσμοί του είδους με ετερογενή οικολογικά χαρακτηριστικά (π.χ. τύπος υποστρωμάτων, θηρευτική πίεση) ώστε να αποσαφηνιστεί η επίδραση βιοτικών παραγόντων του ενδιαιτήματος στην οικοφυσιολογία και τη συμπεριφορά του. Συγκεκριμένα, μελετήθηκαν τρεις πληθυσμοί, ένας από το Γέρι (χωμάτινο υπόστρωμα με αρκετά καταφύγια και υψηλή θηρευτική πίεση), ένας από τον Αγρό (πετρώδες υπόστρωμα με πολλά καταφύγια) και ένας από το Ακρωτήρι (αμμοθίνες με τα λιγότερα καταφύγια και χαμηλή θηρευτική πίεση).

Μέσω της πραγματοποίησης καταγραφών στο πεδίο εκτιμήθηκαν οι πληθυσμιακές πυκνότητες και οι αμυντικές στρατηγικές (βάσει απόστασης πρόκλησης διαφυγής, ΑΠΔ, και απόστασης απομάκρυνσης, ΑΑ), κάθε πληθυσμού. Επίσης, μέσω εργαστηριακών πειραμάτων αξιολογήθηκαν οι αποκρίσεις στην παρουσία γνωστού και άγνωστου θηρευτή, καθώς και η απόδοση της αυτοτομίας της ουράς. Επιπλέον, στο εργαστήριο αξιολογήθηκε η κινητική επίδοση και η επίδραση των μορφολογικών χαρακτήρων σε διαφορετικά υποστρώματα. Λαμβάνοντας υπόψη την καθοριστική επίδραση της σωματικής θερμοκρασίας στα ερπετά, σε όλα τα πειράματα προηγείτο έλεγχος της θερμοκρασίας περιβάλλοντος ή/και σώματος.

Και οι τρεις πληθυσμοί εμφάνισαν εξαιρετικά υψηλές πληθυσμιακές πυκνότητες, σε σχέση με άλλους πληθυσμούς σαυρών στην Ανατολική Μεσόγειο, με τον πληθυσμό Γερίου και Ακρωτηρίου να παρουσιάζουν τις υψηλότερες και χαμηλότερες τιμές αντίστοιχα. Όλοι οι πληθυσμοί αναγνώρισαν τους δύο θηρευτές ως απειλές υψηλού κινδύνου, με υψηλότερη συχνότητα αποκρίσεων στα ενήλικα. Οι ΑΠΔ και ΑΑ διέφεραν μόνον όταν συνυπολογίστηκε η χρήση καταφυγίων. Τα ενήλικα παρουσίαζαν υψηλότερη εγρήγορση, πιθανόν λόγω πρότερης εμπειρίας, με την διαθεσιμότητα καταφυγίων να διαμορφώνει τις αντιθηρευτικές τους στρατηγικές.

Η απόδοση αυτοτομίας της ουράς φάνηκε να επηρεάζεται από την πίεση θήρευσης αλλά και από την παρουσία συγκεκριμένων σαυροφάγων θηρευτών, ενώ τα ποσοστά αυτοτομίας ήταν υψηλότερα στα ανήλικα άτομα. Οι οντογενετικές διαφορές στον μηχανισμό αυτοτομίας οφείλονται στη συχνότερη έκθεση των ανήλικων σε θηρευτές και στο μικρότερο κόστος που έχει για αυτά.

Η αυτοτομία της ουράς δεν επηρέασε την κινητική επίδοση των ατόμων, επέδρασε όμως αρνητικά στον διποδισμό, ενώ μεταξύ πληθυσμών καταγράφηκαν διαφορετικές στρατηγικές τρεξίματος. Η χρήση των πρόσθιων άκρων κατά το τρέξιμο φαίνεται να εξαρτάται από την παρουσία εμποδίων, ενώ οι άκανθες έχουν ευεργετική επίδραση. Η απώλεια του διποδισμού μετά την αυτοτομία οφείλεται στην πρόσθια μετατόπιση του κέντρου βάρους. Ο διποδισμός φαίνεται ότι σχετίζεται με τις βέλτιστες επιδόσεις ενώ επιτελείται μάλλον ως αποτέλεσμα υψηλής επιτάχυνσης.

Συνοψίζοντας, οι υψηλές πληθυσμιακές πυκνότητες που οδηγούν σε εντονότερο ενδοειδικό ανταγωνισμό φαίνεται να μην επηρεάζουν τις αντιθρευτικές στρατηγικές που ακολουθούν οι σαύρες στο πεδίο. Παρ' όλα αυτά η παρουσία και πυκνότητα καταφυγίων εμφανίζεται ως ο καθοριστικός παράγοντας. Η επίδοση του μηχανισμού αυτοτομίας της ουράς είναι ανάλογη της πληθυσμιακής πυκνότητας σε συνδυασμό με τη θηρευτική ποικιλότητα που εμφανίζεται ανά περιοχή. Επιπλέον, οι διαφορές στα πρότυπα τρεξίματος μεταξύ πληθυσμών ερμηνεύονται βάσει των τύπων υποστρωμάτων από τα οποία προέρχονται, ενώ κατά το τρέξιμο ο διποδισμός φαίνεται να είναι ακούσιο αποτέλεσμα της υψηλής επίδοσης.

## ABSTRACT

The present thesis explores aspects of physiology and ethology of the fringe-toed lizard (*Acanthodactylus schreiberi*) in Cyprus. The fringe-toed lizard is distributed in Cyprus and a small part of the coastal area of SE Turkey. Herein, we focused on populations with different ecological characteristics (i.e. substrate type, predator diversity) in order to be able to explore the role of the respective ecological factors in the physiology and ethology of the species. In particular, we studied 3 populations, one from Geri (hard soil, several shelters and high predator pressure), one from Agros (rocky substrate with many shelters), and one from Akrotiri (sand dunes with the fewest shelters and low predator pressure).

Using field surveys, we estimated population densities and their anti-predator strategies, based on Flight Initiation Distance (FID) and Escape Distance (ED). In the laboratory, we evaluated their responses to known and unknown predators, and the performance of tail autotomy among populations. Moreover, we evaluated sprint performance and the effects of morphological characters on various substrate types.

The recorded population densities were found to be among the highest in comparison to other lizard populations in Eastern Mediterranean, with the highest values to be in Geri and the lowest in Akrotiri. All populations identified the two predators as high risk threats, with higher response frequencies from adults. FIDs and EDs had significant differences only when shelter use was taken into account. In the presence of predators, adults were more alert due to their higher experience, but in the field the crucial factor regulating anti-predator strategies was shelter availability.

Tail autotomy was affected by predator pressure, more specifically by the presence of certain saurophagous predators. Juveniles were less economical in terms of tail shedding cost. Ontogenetic differences in tail autotomy can be attributed to higher exposure to predators by juveniles and to the lower cost they experience from losing their tail.

Sprint performance was not affected by tail autotomy, but had negative effects on bipedalism. Different running strategies were recorded among populations. The use of fore limbs while running seems to be connected to a substrate type with obstacles while fringes can increase performance levels. The loss of bipedal running after autotomy is probably the result of the posterior displacement of the body's center of mass. Bipedal running occurred during best trials, but probably results from surpassing an acceleration threshold and is not a voluntary behavior.



In conclusion, the high intraspecific competition as the result of dense populations, seems to have no impact on the anti-predator strategies. Shelters' density appears to be the main factor driving their strategies in the field. Population density and predator diversity of each population seems to be the determinant factor on the performance of tail autotomy mechanism. The diverse substrate use among populations, reflects the substrate requirements of their home-habitats while bipedalism is most probable to be an indirect result of high acceleration.

## ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Αρχικά, θέλω να ευχαριστήσω τον ερευνητικό μου σύμβουλο και φίλο, αναπληρωτή καθηγητή Δρ. Σ. Σφενδουράκη για την εμπιστοσύνη που μου έδειξε από την πρώτη στιγμή που με δέχτηκε στο εργαστήριο, αλλά και καθ' όλη τη διάρκεια της φοίτησης μου. Με φιλική πάντα διάθεση για συζήτηση, υπήρξε δάσκαλος, τόσο στην επιστήμη της Οικολογίας, όσο και σε άλλα πολυδιάστατα θέματα (πολλές φορές εν αγνοία του). Για την ευκαιρία και την προοπτική που μου έδωσε σε ένα αγαπημένο για εμένα αντικείμενο του είμαι ευγνώμων. Στις συμβουλές, τις υποδείξεις και παροτρύνσεις του, οφείλω το μεγαλύτερο μέρος της σημερινής επιστημονικής μου αντίληψης. Σε ευχαριστώ για όλα!

Ένα μεγάλο ευχαριστώ στον αναπληρωτή καθηγητή Δρ. Π. Παφίλη (Εθνικό & Καποδιστριακό Πανεπιστήμιο Αθηνών), που με πολλή υπομονή με καθοδήγησε στα (θαυμαστά) μονοπάτια της Ερπετολογίας. Πάντα με την ευχάριστη και θετική του παρουσία (ακόμα και διαδικτυακά), η συμβολή με τις γνώσεις και τις συμβουλές του υπήρξε καθοριστική στην ολοκλήρωση όλων των εργασιών της παρούσας διατριβής.

Ως μέλος του εργαστηρίου Οικολογίας και Βιοποικιλότητας τα τελευταία επτά χρόνια (2011 - 2018), οφείλω έναν μεγάλο χαιρετισμό σε όλα τα μέλη και συνεργάτες του εργαστηρίου μας, και ιδιαίτερα στη Μόνικα, τον Αντρέα, την Έμη, τον Γιώργο και την Εύα. Δε θα μπορούσε κανείς να ζητήσει καλύτερους φίλους - συνεργάτες... πολλά γέλια, άπειρες συζητήσεις στο μπαλκόνι και πολλά άλλα, που θα μπορούσαν να μας εξασφαλίσουν βραβείο πιο δεμένου (ή για δέσιμο) εργαστηρίου.

Εν συνεχεία, θα ήθελα να ευχαριστήσω τον Δρ. Σ. Ζώτο για την καθοδήγηση που μου παρείχε κατά τα αρχικά στάδια των εργασιών πεδίου. Επίσης, ευχαριστώ τη Μαρία, την Ελένη και τη Βενετία, οι οποίες στα πλαίσια των διπλωματικών τους εργασιών συνεισέφεραν στην ολοκλήρωση σημαντικού μέρους της διατριβής μου.

Ευχαριστώ όλα τα μέλη της πενταμελούς επιτροπής για τη συμμετοχή τους στην εξέταση και αξιολόγηση της διδακτορικής μου διατριβής. Επίσης ευχαριστώ το Ίδρυμα Α. Γ. Λεβέντη και την Επιτροπή Υποτροφιών Πανεπιστημίου Κύπρου για την παραχώρηση υποτροφιών κατά τα ακαδημαϊκά έτη 2014 - 2015 και 2017 - 2018, αντίστοιχα. Η οικονομική συμβολή τους υπήρξε σημαντική στην ολοκλήρωση της διατριβής μου.

Τέλος, οφείλω την απέραντη ευγνωμοσύνη μου στον πατέρα μου Μένοικο, τη μητέρα μου Σκευή και την αδελφή μου Μαρία, που χωρίς την πολύπλευρη στήριξη και διαχρονική υπομονή τους, τίποτα απ' όλα αυτά δε θα ήταν εφικτό. Σας ευχαριστώ για όλα!

ΠΑΝΤΕΛΗΣ ΣΑΒΒΙΔΗΣ

## ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

### ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1: ΓΕΝΙΚΗ ΕΙΣΑΓΩΓΗ

1.1. Εξελικτικές προσαρμογές οργανισμών	2
1.2. Οι σαύρες ως οργανισμοί - πρότυπα	3
1.3. Ερευνητικοί στόχοι	5
1.3.1. Χαρακτηριστικά περιοχών και οργανισμού μελέτης	5
1.3.2. Αντιθηρευτικές στρατηγικές στις σαύρες	5
1.3.2.1. Ηθολογικές αποκρίσεις σε γνωστό και άγνωστο θηρευτή	5
1.3.2.2. Στρατηγικές διαφυγής από θηρευτές με τρέξιμο	6
1.3.2.3. Απόδοση της αυτοτομίας της ουράς	6
1.3.3. Πρότυπα τρεξίματος στις σαύρες	7
1.3.3.1. Κινητική επίδοση πριν και μετά την αυτοτομία της ουράς	7
1.3.3.2. Κινητική επίδοση και χρήση υποστρωμάτων	7

### ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2: ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ ΠΕΡΙΟΧΩΝ ΚΑΙ ΟΡΓΑΝΙΣΜΟΥ ΜΕΛΕΤΗΣ

2.1. Περιοχές μελέτης	10
2.2. Οργανισμός μελέτης	13
2.2.1. Δειγματοληψίες και συνθήκες διατήρησης των ζώων	18
2.2.2. Πληθυσμιακή πυκνότητα του είδους <i>A. schreiberi</i>	19
2.2.2.1. Μεθοδολογία	19
2.2.2.2. Αποτελέσματα	20
2.2.2.3. Συζήτηση	20

## ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3: ΑΝΤΙΘΗΡΕΥΤΙΚΕΣ ΣΤΡΑΤΗΓΙΚΕΣ ΣΤΙΣ ΣΑΥΡΕΣ

<b>3.1. Αναγνώριση θηρευτών</b>	<b>23</b>
<b>3.1.1. Ηθολογικές αποκρίσεις σε γνωστό και άγνωστο θηρευτή</b>	<b>24</b>
<b>3.1.1.1. Μεθοδολογία</b>	<b>24</b>
<b>3.1.1.2. Αποτελέσματα</b>	<b>26</b>
<b>3.1.1.3. Συζήτηση</b>	<b>33</b>
<b>3.2. Διαφυγή με τρέξιμο</b>	<b>34</b>
<b>3.2.1. Στρατηγικές διαφυγής από θηρευτές με τρέξιμο</b>	<b>36</b>
<b>3.2.1.1. Μεθοδολογία</b>	<b>36</b>
<b>3.2.1.2. Αποτελέσματα</b>	<b>38</b>
<b>3.2.1.3. Συζήτηση</b>	<b>40</b>
<b>3.3. Αυτοτομία ουράς</b>	<b>42</b>
<b>3.3.1. Απόδοση της αυτοτομίας της ουράς</b>	<b>44</b>
<b>3.3.1.1. Μεθοδολογία</b>	<b>44</b>
<b>3.3.1.2. Αποτελέσματα</b>	<b>46</b>
<b>3.3.1.3. Συζήτηση</b>	<b>50</b>
<b>3.4. Σύνοψη αποτελεσμάτων</b>	<b>54</b>

## ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4: ΠΡΟΤΥΠΑ ΤΡΕΞΙΜΑΤΟΣ ΣΤΙΣ ΣΑΥΡΕΣ

<b>4.1. Κινητική επίδοση και η σημασία της</b>	<b>57</b>
<b>4.2. Ειδικές προσαρμογές και επίδραση του υποστρώματος στο τρέξιμο</b>	<b>58</b>
<b>4.2.1. Κινητική επίδοση πριν και μετά την αυτοτομία της ουράς</b>	<b>62</b>
<b>4.2.1.1. Μεθοδολογία</b>	<b>62</b>
<b>4.2.1.2. Αποτελέσματα</b>	<b>65</b>
<b>4.2.1.3. Συζήτηση</b>	<b>71</b>

<b>4.2.2. Κινητική επίδοση και χρήση υποστρωμάτων</b>	<b>73</b>
<b>4.2.2.1. Μεθοδολογία</b>	<b>73</b>
<b>4.2.2.2. Αποτελέσματα</b>	<b>76</b>
<b>4.2.2.3. Συζήτηση</b>	<b>85</b>
<b>4.3. Σύνοψη αποτελεσμάτων</b>	<b>89</b>

## **ΚΕΦΑΛΑΙΟ 5: ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ**

**90**

### **ΠΑΡΑΡΤΗΜΑΤΑ**

<b>Παράρτημα Ι - Συμπληρωματικά Κεφάλαια</b>	<b>96</b>
--	-----------

#### **ΣΥΜΠΛΗΡΩΜΑΤΙΚΟ ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1: ΘΕΡΜΙΚΗ ΒΙΟΛΟΓΙΑ**

<b>Σ1.1. Εξωθερμία</b>	<b>98</b>
<b>Σ1.2. Θερμορύθμιση</b>	<b>99</b>
<b>Σ1.2.1. Θερμικά πρότυπα του είδους</b>	<b>101</b>
<b>Σ1.2.1.1. Μεθοδολογία</b>	<b>101</b>
<b>Σ1.2.1.2. Αποτελέσματα</b>	<b>103</b>
<b>Σ1.2.1.3. Συζήτηση</b>	<b>106</b>

#### **ΣΥΜΠΛΗΡΩΜΑΤΙΚΟ ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2: ΤΡΟΦΙΚΗ ΟΙΚΟΛΟΓΙΑ**

<b>Σ2.1. Διατροφικά πρότυπα στις σαύρες</b>	<b>109</b>
<b>Σ2.1.1. Διατροφικές συνήθειες</b>	<b>111</b>
<b>Σ2.1.1.1. Μεθοδολογία</b>	<b>111</b>
<b>Σ2.1.1.2. Αποτελέσματα</b>	<b>114</b>
<b>Σ2.1.1.3. Συζήτηση</b>	<b>118</b>

<b>Σ2.2. Σημασία της δύναμης δαγκώματος</b>	<b>121</b>
<b>Σ2.2.1. Δύναμη δαγκώματος</b>	<b>123</b>
<b>Σ2.2.1.1. Μεθοδολογία</b>	<b>123</b>
<b>Σ2.2.1.2. Αποτελέσματα</b>	<b>125</b>
<b>Σ2.2.1.3. Συζήτηση</b>	<b>134</b>
<b>Παράρτημα II - Δείγματα πρωτοκόλλων</b>	<b>137</b>
<b>Παράρτημα III - Συμπληρωματικές εικόνες</b>	<b>147</b>
<b>Παράρτημα IV - Δημοσιεύσεις</b>	<b>151</b>
<b>ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ</b>	<b>221</b>

## ΚΑΤΑΛΟΓΟΣ ΕΙΚΟΝΩΝ

Εικόνα 2.1. Περιοχή μελέτης στο Γέρι.	10
Εικόνα 2.2. Περιοχή μελέτης στον Αγρό.	11
Εικόνα 2.3. Περιοχή μελέτης στο Ακρωτήρι.	12
Εικόνα 2.4.α. Ενήλικο αρσενικό άτομο του είδους <i>A. schreiberi</i> από τον πληθυσμό στο Γέρι. β. Άτομο του είδους κατά την προσπάθεια να συλλάβει ένα Ορθόπτερο (ακρίδα).	14
Εικόνα 2.5. Στερεοσκοπική εικόνα των ακάνθων στα δάχτυλα ατόμου <i>A. schreiberi</i> .	15
Εικόνα 2.6. Τα χρωματικά πρότυπα που εμφανίζονται στο κάτω τμήμα της ουράς στα αρσενικά, θηλυκά και ανήλικα άτομα του είδους <i>A. schreiberi</i> .	15
Εικόνα 2.7. Άτομα του είδους κατά τη διάρκεια ζευγαρώματος. Είναι χαρακτηριστικός ο τρόπος με τον οποίο το αρσενικό άτομο δαγκώνει το θηλυκό καθ' όλη τη διάρκεια σύζευξης.	16
Εικόνα 2.8. Παγίδα παρεμβολής με δόλωμα (προνούμφη <i>Tenebrio molitor</i> ).	18
Εικόνα 4.1. α. Το είδος <i>Dolichophis jugularis</i> (μαυρόφιδο) που χρησιμοποιήθηκε ως γνωστός θηρευτής. β. Το είδος <i>Lampropeltis getula</i> (βασιλικό φίδι) που χρησιμοποιήθηκε ως άγνωστος θηρευτής.	25
Εικόνα 4.2. Ποσοστά (%) άθικτων και κομμένων ουρών ανά πληθυσμό.	46
Εικόνα 4.3. Τα ποσοστά αυτοτομίας της ουράς μεταξύ ηλικιακών ομάδων ανά πληθυσμό και οι συχνότητες της οικονομίας αυτοτομίας βάσει της θέσης εφαρμογής πίεσης (δίνονται με τις αποχρώσεις του ροζ).	48
Εικόνα 5.1. Ο διάδρομος που χρησιμοποιήθηκε για την πραγματοποίηση των πειραμάτων κινητικής επίδοσης.	62
Εικόνα 5.2. Μέγιστη ταχύτητα και στιγμιαία επιτάχυνση των τριών ομάδων πριν (μπλε) και μετά (κόκκινο) την αυτοτομία. Με μαύρο χρώμα δίνεται η διακύμανση και στις παρενθέσεις το μέγεθος δείγματος.	66
Εικόνα 5.3. Οι τρεις τύποι τεχνητών υποστρωμάτων που χρησιμοποιήθηκαν στον διάδρομο, ώστε να εξομοιωθούν οι τύποι υποστρωμάτων που αντιστοιχούν στους τύπους	



ενδιατημάτων των υπό μελέτη πληθυσμών. Α. Γέρι - χωμάτινο υπόστρωμα, Β. Αγρός - πετρώδες υπόστρωμα, Γ. Ακρωτήρι - αμμώδες υπόστρωμα.

74

ΠΑΝΤΕΛΗΚΣ ΣΑΒΒΙΔΗΚΣ

## ΚΑΤΑΛΟΓΟΣ ΠΙΝΑΚΩΝ

Πίνακας 2.1. Κατηγορίες θηρευτών από κάθε περιοχή μελέτης.	13
Πίνακας 2.2. Αποτελέσματα της πυκνότητας πληθυσμού ανά περιοχή για τα δύο έτη που πραγματοποιήθηκαν οι μετρήσεις. Οι τιμές αντιστοιχούν σε άτομα / εκτάριο.	20
Πίνακας 3.1. Μέσες τιμές των σωματικών θερμοκρασιών (°C) ανά πληθυσμό μεταξύ δοκιμών για ενήλικα και ανήλικα άτομα. ΧΜ: χημικό σήμα μαυρόφιδου, ΧΒ: χημικό σήμα βασιλικού φιδιού, ΟΜ: οπτικό σήμα μαυρόφιδου, ΟΒ: οπτικό σήμα βασιλικού φιδιού, ΧΟΜ: χημικό και οπτικό σήμα μαυρόφιδου, ΧΟΒ: χημικό και οπτικό σήμα βασιλικού φιδιού.	26
Πίνακας 3.2. Οι σημαντικές διαφορές στη συχνότητα εμφάνισης των αποκρίσεων μεταξύ ηλικιακών ομάδων από τους τρεις πληθυσμούς. Οι συντομεύσεις των ερεθισμάτων δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 3.1.	27
Πίνακας 3.3. Αποτελέσματα one-way MANOVA για τις διαφορές στις αποκρίσεις των ατόμων μεταξύ πληθυσμών. Οι συντομεύσεις δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 3.1.	28
Πίνακας 3.4. Τα αποτελέσματα one-way MANOVA για τις σημαντικές διαφορές για την ένταση των αποκρίσεων μεταξύ ερεθισμάτων. Οι συντομεύσεις δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 3.1.	29
Πίνακας 3.5. Μέσες τιμές των ποσοστών (%) για τις συχνότητες εμφάνισης των αποκρίσεων για κάθε ηλικιακή ομάδα από τους τρεις πληθυσμούς. Οι συντομεύσεις των ερεθισμάτων δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 3.1.	30
Πίνακας 3.6. Μέσοι όροι των τιμών των αποκρίσεων που αξιολογήθηκαν βάσει των ερεθισμάτων από τους τρεις πληθυσμούς. Οι συντομεύσεις των ερεθισμάτων δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 3.1. Οι τιμές δίνονται σε δευτερόλεπτα με εξαίρεση τον αριθμό κινήσεων της γλώσσας.	32
Πίνακας 3.7. Αποτελέσματα πολλαπλής ανάλυσης διακύμανσης (one-way MANOVA) των τιμών ΑΠΔ και ΑΑ μεταξύ των τριών πληθυσμών.	38
Πίνακας 3.8. Αποτελέσματα ανάλυσης διακύμανσης (one-way ANOVA) για τις τιμές ΑΠΔ και ΑΑ μεταξύ πληθυσμών για τα άτομα που χρησιμοποίησαν καταφύγια κατά τη διαφυγή τους.	40

Πίνακας 3.9. Αποτελέσματα της σύγκρισης των επιδόσεων αυτοτομίας μεταξύ πληθυσμών ανά ηλικιακή ομάδα. 49

Πίνακας 4.1. Τα αποτελέσματα της MANOVA για τα κανονικοποιημένα μορφολογικά χαρακτηριστικά μεταξύ των τριών ομάδων. Τ.Α.: τυπική απόκλιση, ΜΚΚ: μήκος κεφαλοκορμού, ΠΑ: μήκος πρόσθιου άκρου, ΟΑ: μήκος οπίσθιου άκρου, ΠΛ: πλάτος λεκάνης, ΑΜΑ: απόσταση μεταξύ άκρων, ΠΠ: μήκος πρόσθιου πέλματος, ΟΠ: μήκος οπίσθιου πέλματος. 67

Πίνακας 4.2. Οι μορφολογικοί χαρακτήρες με σημαντική επίδραση στην κινητική επίδοση των ατόμων για αρσενικά, θηλυκά και ανήλικα. ΠΑΒ: ποσοστό απώλειας βάρους, beta: σταθμισμένος συντελεστής παλινδρόμησης, b: μη σταθμισμένος συντελεστής παλινδρόμησης, i: ποσοστό των μοντέλων όπου κάθε χαρακτήρας εμφανίζεται σημαντικός για κάθε ανάλυση. Οι υπόλοιπες συντομεύσεις δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 4.1. 69

Πίνακας 4.3. Σύγκριση επιδόσεων μεταξύ προσπαθειών στην παρουσία και απουσία διποδισμού πριν την αυτοτομία της ουράς. 70

Πίνακας 4.4. Αποτελέσματα του συντελεστή συσχέτισης Pearson μεταξύ μήκους ακάνθων και μήκους πέλματος. 76

Πίνακας 4.5. Αποτελέσματα one-way ANOVA για τους μορφολογικούς χαρακτήρες μεταξύ φυλετικών ομάδων κάθε πληθυσμού. Τ.Α.: τυπική απόκλιση, ΜΚΚ: μήκος κεφαλοκορμού, Ουρά: μήκος ουράς, ΠΑ: μήκος πρόσθιων άκρων, ΟΑ: μήκος οπίσθιων άκρων, ΠΔ: μήκος πρόσθιου δαχτύλου, ΟΔ: μήκος οπίσθιου δαχτύλου. Οι τιμές μέσω των όρων δίνονται σε cm. 77

Πίνακας 4.6. Αποτελέσματα one-way MANOVA για τους μορφολογικούς χαρακτήρες μεταξύ ομάδων ανά φυλετική ομάδα. Οι συντομεύσεις των χαρακτήρων δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 4.5. 78

Πίνακας 4.7. Μέσες τιμές της κινητικής επίδοσης των φυλετικών ομάδων από κάθε πληθυσμό. Η ταχύτητα δίνεται σε m/s και η επιτάχυνση σε  $m/s^2$ . 79

Πίνακας 4.8. Οι μορφολογικοί χαρακτήρες με σημαντική επίδραση στην κινητική επίδοση των ατόμων από τους τρεις πληθυσμούς. Α. Γέρι, Β. Αγρός και Γ. Ακρωτήρι. beta: σταθμισμένος συντελεστής παλινδρόμησης, b: μη σταθμισμένος συντελεστής παλινδρόμησης, i: ποσοστό των μοντέλων όπου κάθε χαρακτήρας εμφανίζεται σημαντικός

για κάθε ανάλυση. Οι συντομεύσεις των χαρακτήρων δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 4.2.

81

ΠΑΝΤΕΛΗΣ ΣΑΒΒΙΔΗΣ

**ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1:**  
**ΓΕΝΙΚΗ ΕΙΣΑΓΩΓΗ**

ΠΑΝΤΕΛΗΣ ΣΑΒΒΙΔΗΣ

## 1.1. Εξελικτικές προσαρμογές οργανισμών

*«... επειδή από κάθε είδος γεννιούνται πολύ περισσότερα άτομα απ' όσα έχουν τη δυνατότητα να επιζήσουν, κ' επειδή αυτό έχει σαν συνέπεια να καταφεύγουν συχνά στον αγώνα για την ύπαρξη, επόμενο είναι πως αν ένα όν παρουσιάζει μια έστω κ' ελάχιστη παραλλαγή, τέτοια που να το ευνοεί μέσα στις πολύπλοκες και συχνά μεταβαλλόμενες συνθήκες της ζωής, το όν αυτό θα έχει περισσότερες πιθανότητες να επιζήσει και έτσι θα επιλεγεί φυσικά.»*

(Darwin 1859)

Οι οργανισμοί τείνουν να μεταβάλλονται, αναλόγως των προβλημάτων που έχουν να επιλύσουν. Θα μπορούσε κάποιος, απλοποιώντας τους μηχανισμούς και τις διεργασίες που επηρεάζουν αυτές τις μεταβολές στους οργανισμούς, να παρομοιάσει την εξέλιξη των ειδών ως ένα συνεχές παιχνίδι ανταπαντήσεων (βλ. Κεφάλαιο 10, στο Ridley 2004). Παρότι σε κάποιες περιπτώσεις οι αποκρίσεις των οργανισμών σε κάποιο πρόβλημα μπορεί είναι ικανοποιητικές για την επιβίωσή τους, όπως αποδεικνύει η φυσική ιστορία των έμβιων οργανισμών στον πλανήτη μας, στις πλείστες περιπτώσεις οι αποκρίσεις αυτές κρίνονται ανεπαρκείς (May 1988). Ο βαθμός επιτυχίας των οργανισμών κρίνεται από τον βαθμό που οι βιολογικές λειτουργίες τους είναι σε θέση να αντεπεξέλθουν στις προκλήσεις του βιοτικού και αβιοτικού περιβάλλοντός τους, οι οποίες μπορεί να σχετίζονται με: την εκμετάλλευση πόρων (Webb 1984; McElroy et al. 2008; Withers et al. 2016), τον ενδοειδικό και διαειδικό ανταγωνισμό (Olsson & Madsen 1998; Husak et al. 2006a; Svanbäck et al. 2008), την αντιμετώπιση θηρευτών (Losos & Irschick 1996; Caro 2005; Losos et al. 2006; Lagos & Herberstein 2017), την αναπαραγωγή (Olsson & Madsen 1998; Booth et al. 2012) κ.ά..

Οι εξελικτικοί μηχανισμοί επιδρούν στην υπάρχουσα γενετική ποικιλότητα και με βάση αυτή μπορούν να προκύψουν νέοι τύποι οργανισμών που θα ανταποκρίνονται, άλλοτε περισσότερο και άλλοτε λιγότερο, στις ανάγκες των βιοτικών και αβιοτικών συνθηκών που επικρατούν (Bock 1980; Futuyma 2009). Οι επιτυχημένες προσαρμογές είναι αποτέλεσμα της έκφρασης ευνοημένων γονιδίων, που όπως είναι φυσικό οδηγούν στην εμφάνιση συγκεκριμένων φαινοτύπων που καθορίζουν τις μορφολογικές, φυσιολογικές και ηθολογικές ιδιαιτερότητες των οργανισμών (Bock 1980; Garland & Losos 1994). Οι μορφολογικές και ηθολογικές προσαρμογές των οργανισμών επηρεάζουν τις φυσιολογικές επιδόσεις των βιολογικών τους μηχανισμών μέσω των οποίων αλληλεπιδρούν με το βιοτικό και αβιοτικό τους περιβάλλον (Tracy et al. 1982; Garland &

Losos 1994). Η διερεύνηση των προσαρμογών αυτών μπορεί να γίνεται σε μοριακό, βιοχημικό, οργανικό, μορφολογικό ή/και ηθολογικό επίπεδο (Feder et al. 2000). Παρά την πολυεπίπεδη προσέγγιση που μπορούν να έχουν οι εξελικτικές προσαρμογές ως προς τη διερεύνησή τους, η επιλογή των χαρακτήρων που ευνοούνται, σχετίζονται με το αποτέλεσμα και όχι με την προέλευση των εκάστοτε προσαρμογών (Bock 1980; Ridley 2004; Futuyma 2009).

Όπως γίνεται αντιληπτό, τα μορφολογικά χαρακτηριστικά των οργανισμών είναι αυτά που καθορίζουν σε μεγάλο βαθμό τις φυσιολογικές τους δυνατότητες, ενώ θέτουν και το ηθολογικό τους υπόβαθρο (Garland & Carter 1994; Garland & Losos 1994; Feder et al. 2000). Ο σύνδεσμος που προκύπτει μορφολογίας - επίδοσης - αρμοστικότητας, εξαρτάται από τις προσαρμογές που προάγονται αναλόγως των χαρακτηριστικών του ενδιαιτήματος από το οποίο προέρχεται ο κάθε οργανισμός (Arnold 1983; Norton et al. 1995; Powel 2009; Kaliontzopoulou et al. 2010). Ο σύνδεσμος αυτός αποτελεί τον βασικό πυλώνα στον οποίο στηρίζονται πολλές ερευνητικές εργασίες (π.χ. Melville & Swain 2000; Dumont & Herrel 2003; Wroe et al. 2005; McElroy & Bergman 2013; Savvides et al. 2017), που σχετίζονται με τη διερεύνηση της αλληλεπίδρασης των προσαρμογών των οργανισμών με το περιβάλλον τους (Arnold 1983; Domenici & Blake 1997; Christiansen & Wroe 2007; Kaliontzopoulou et al. 2010).

## **1.2. Οι σαύρες ως οργανισμοί - πρότυπα**

Πέραν του προφανούς κέρδους της μελέτης των ίδιων των οργανισμών για την καλύτερη κατανόηση της βιολογίας τους, η διερεύνηση διαφόρων χαρακτηριστικών της οικολογίας των σαυρών μπορεί να δώσει χρήσιμες πληροφορίες στην κατανόηση της γενικότερης οικολογίας όλων των οργανισμών. Για τους λόγους αυτούς, και δεδομένης της σχετικής ευκολίας συλλογής, διατήρησης και χειρισμού τους, υπάρχει πλήθος επιστημονικών δημοσιεύσεων που χρησιμοποιούν είδη σαυρών για την απάντηση ερωτημάτων που καλύπτουν ευρύ φάσμα πεδίων (π.χ. Bulova 1994; Navas 2002; Vanhooydonck et al. 2006; Cooper et al. 2009; Camargo et al. 2010; Ollonen et al. 2018).

Πιο συγκεκριμένα, η σχετικά πρόσφατη στροφή αρκετών ερευνητών προς το πεδίο της εξελικτικής - αναπτυξιακής βιολογίας (Evo - Devo), οδήγησε στην αναζήτηση οργανισμών - πρότυπων που θα επιτρέπουν τη μελέτη τους σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια και ταυτόχρονα εμφανίζουν μεγάλη ποικιλομορφία ως προς τον φαινότυπό τους (Ollonen et al. 2018). Οι σαύρες αποτελούν ιδανικά μοντέλα μελέτης και παρά την προηγούμενη παραγκώνισή τους από το συγκεκριμένο πεδίο, της εξελικτικής -

αναπτυξιακής βιολογίας (κυρίως λόγω ελλιπούς γνώσης σχετικά με τα εμβρυικά τους στάδια), η χρήση τους ολοένα και αυξάνεται, ενώ από αρκετούς ερευνητές θεωρούνται εξαιρετικά πρότυπα για τη μελέτη και κατανόηση της βιολογίας των Σπονδυλωτών γενικότερα (π.χ. Milinkovitch & Tzika 2007; Sanger et al. 2008; Chang et al. 2009; Nomura et al. 2013; Ollonen et al. 2018).

Χάρη στην ετερογένεια που χαρακτηρίζει τα διαφορετικά είδη σαυρών, ως προς τις μορφολογικές, φυσιολογικές και ηθολογικές τους προσαρμογές, έχουν αποτελέσει ένα πολύ χρήσιμο «εργαλείο» για τη διερεύνηση ηθολογικών και οικοφυσιολογικών μηχανισμών (Bonine et al. 2001; Camargo et al. 2010). Επιπλέον, σε πολλές περιπτώσεις οι σαύρες αποτέλεσαν τους οργανισμούς «κλειδιά» μέσω των οποίων οι ερευνητές κατέληξαν στην απάντηση πλήθους εξελικτικών ερωτημάτων σε σχέση με τους μηχανισμούς προσαρμογής των οργανισμών στο βιοτικό και αβιοτικό τους περιβάλλον (π.χ. Losos 1990; Bauwens et al. 1995; Vanhooydonck & Van Damme 1999; Verwaijen et al. 2002; Berger et al. 2007; Vervust et al. 2007).

Επιπρόσθετα, υπάρχει μεγάλος αριθμός οικολογικών ερευνών στις οποίες έχουν χρησιμοποιηθεί δεδομένα που προέκυψαν από διάφορα είδη σαυρών και έχουν δώσει πολύ χρήσιμα συμπεράσματα σχετικά με τη φυλογεωγραφία (Camargo et al. 2010; Poulakakis et al. 2013), την ειδογένεση, τη φυσική επιλογή (Pianka 1970; Sinervo et al. 2008; Sinervo & McAdam 2008), καθώς και στα πρότυπα κατανομής των οργανισμών (Navas 2002; Buckley 2007; Camargo et al. 2010).

Επίσης, με δεδομένη τη θερμική τους εξάρτηση, έχουν αποτελέσει το κατεξοχήν εργαλείο μελέτης των θερμορυθμιστικών μηχανισμών που σχετίζονται με τους εξώθερμους οργανισμούς (Hertz et al. 1993; Vitt & Sartorius 1999; Martin & Huey 2008; Pafilis et al. 2016), αλλά και της εξελικτικής πορείας της ενδοθερμίας σε πτηνά και θηλαστικά (Else & Hulbert 1981; 1985; Bennett et al. 2000; Grigg et al. 2004). Μελετώντας τη θερμική τους βιολογία παρέχουν τη δυνατότητα διερεύνησης των επιπτώσεων και την εξαγωγή προβλέψεων, που σχετίζονται με τις αποκρίσεις των οργανισμών στις παρατηρούμενες κλιματικές αλλαγές (Camargo et al. 2010; Sinervo et al. 2010; Hoffmann & Sgrò et al. 2011).

Τέλος, σε αρκετές περιπτώσεις, η διερεύνηση ορισμένων εντυπωσιακών χαρακτηριστικών τους (π.χ., στήριξη σε κάθετες λείες επιφάνειες, ικανότητα αναγέννησης ιστών), πέραν των πολύτιμων οικολογικών πληροφοριών που παρείχε, οδήγησε και σε καινοτόμες και εξαιρετικά πρωτότυπες ιδέες, οι οποίες μπορούν να έχουν εφαρμογή στην



καθημερινή μας ζωή (π.χ. Hardaker & Gregory 2003; King et al. 2014) ή να επιφυλάσσουν πιθανές μελλοντικές εφαρμογές σε ιατρικές πρακτικές, με τεράστια οφέλη (π.χ. Daniels et al. 2003; Alibardi 2009).

### **1.3. Ερευνητικοί στόχοι**

#### **1.3.1. Χαρακτηριστικά περιοχών και οργανισμού μελέτης**

Στο πλαίσιο της παρούσας εργασίας έγινε προσπάθεια εκτίμησης της πληθυσμιακής πυκνότητας των ενεργών πληθυσμών τριών διαφορετικών περιοχών (Γέρι, Αγρός, Ακρωτήρι) (βλ. Κεφάλαιο 2.). Οι περιοχές αυτές προσφέρουν διαφορετικούς τύπους ενδιαιτημάτων (φρύγανα με χωμάτινο υπόστρωμα, πευκοδάσος με πετρώδες υπόστρωμα, παράκτιες αμμοθίνες). Η εκτίμηση της πυκνότητας των τριών διαφορετικών πληθυσμών προσφέρει πληροφορίες για την πληθυσμιακή πυκνότητα, τουλάχιστον κατά την αντίστοιχη χρονική περίοδο, οι οποίες θα μπορούν να χρησιμοποιηθούν για τη μελλοντική παρακολούθηση των πληθυσμών του είδους. Μέσω της σύγκρισης των δεδομένων από μελλοντικές εκτιμήσεις θα είναι δυνατή η παρακολούθηση της κατάστασης των πληθυσμών αυτών, βοηθώντας έτσι στην παρακολούθηση της πληθυσμιακής τους διακύμανσης, δεδομένου και του ότι το είδος χαρακτηρίζεται ως Κινδυνεύον (IUCN 2017) και άρα είναι πιθανό να χρήζει περισσότερης προσοχής.

Δεδομένης της δυσκολίας ποσοτικοποίησης της θήρευσης, συντάχθηκε κατάλογος όπου συμπεριελήφθηκαν οι βασικοί θηρευτές σαυρών σε κάθε περιοχή. Η λίστα αυτή χρησιμοποιήθηκε σαν δείκτης της ποικιλότητας θηρευτών ανά περιοχή, στις εργασίες που σχετίζονταν με τις αντιθηρευτικές στρατηγικές, ώστε να διευκολυνθεί η αξιολόγηση των ευρημάτων. Παρότι η λίστα θηρευτών δεν αποτελεί ακριβή δείκτη της θηρευτικής πίεσης, η πρακτική αυτή έχει χρησιμοποιηθεί αρκετές φορές στο παρελθόν, σαν η βέλτιστη δυνατή προσέγγιση για τη διερεύνηση της επίδρασης της θήρευσης, όταν πιο άμεσες πρακτικές δεν είναι εφικτές (Chapple & Swain 2004; Losos et al. 2004; Pafilis et al. 2009a, b; Raia et al. 2010; Cooper & Pérez - Mellado 2012; Bateman & Fleming 2014; Brock et al. 2015; Itescu et al. 2017).

#### **1.3.2. Αντιθηρευτικές στρατηγικές στις σαύρες**

##### **1.3.2.1. Ηθολογικές αποκρίσεις σε γνωστό και άγνωστο θηρευτή**

Η αντιθηρευτική συμπεριφορά πολλές φορές είναι ανάλογη του τύπου θηρευτή με τον οποίο ένας οργανισμός έρχεται σε επαφή. Η σωστή αξιολόγηση του κινδύνου εκ μέρους

του θηράματος είναι καίριας σημασίας, καθώς η επολογή της απόκρισης εμπεριέχει κόστος ή κέρδος στο σχετικό ισοζύγιο (βλ. Κεφάλαιο 3.1.).

Με τη χρήση ενός γνωστού (*Dolichophis jugularis*) και ενός άγνωστου (*Lampropeltis getula*) θηρευτή, έγινε προσπάθεια να εντοπιστούν διαφορές στην ένταση και στον τύπο των αντιθηρευτικών αποκρίσεων ατόμων από τους τρεις πληθυσμούς (Γέρι, Αγρός, Ακρωτήρι). Οι πιθανές διαφορές θα οφείλονται στη μη αναγνώριση του άγνωστου θηρευτή ως υψηλού κινδύνου απειλή, καθώς κανένα από τα άτομα δεν θα έχει συναντήσει προηγουμένως βασιλικό φίδι στην Κύπρο. Πραγματοποιήθηκε αξιολόγηση της χημικής και της οπτικής αναγνώρισης του γνωστού και του άγνωστου θηρευτή καθώς και πώς αυτά επηρεάζουν την ένταση ή τον τύπο των αποκρίσεων στους υπό εξέταση πληθυσμούς (Berger et al. 2007). Για την αξιολόγηση των αποκρίσεων συμπληρώθηκε σχετικό ηθόγραμμα που περιλάμβανε συνήθειες αντιθηρευτικές συμπεριφορές στις σαύρες του είδους (βλ. Κεφάλαιο 3.1.1.).

#### **1.3.2.2. Στρατηγικές διαφυγής από θηρευτές με τρέξιμο**

Η θηρευτική πίεση που βιώνουν οι τρεις πληθυσμοί (Γέρι, Αγρός, Ακρωτήρι) είναι πιθανό να διαφέρει, με αποτέλεσμα οι αντιθηρευτικές συμπεριφορές τους να έχουν διαμορφωθεί ανάλογα (βλ. Κεφάλαιο 3.2.). Αξιολογώντας την απόσταση πρόκλησης διαφυγής και την απόσταση απομάκρυνσης, είναι δυνατό να διερευνηθούν οι αντιθηρευτικές στρατηγικές που ακολουθούν τα άτομα κάθε πληθυσμού (Cooper & Wilson 2007; Cooper 2011).

Η θηρευτική πίεση είναι δύσκολο να ποσοτικοποιηθεί, στοιχείο που παραμένει άλυτο πρόβλημα σε αρκετές περιπτώσεις στις οικολογικές έρευνες. Προκειμένου να αξιολογηθούν τα ευρήματα της αντιθηρευτικής συμπεριφοράς χρησιμοποιήθηκε η λίστα με το πλήθος των ειδών που θηρεύουν τον ακανθοδάχτυλο (βλ. Κεφάλαιο 2.). Με αυτό τον τρόπο αξιολογήθηκαν οι αντιθηρευτικές στρατηγικές κάθε πληθυσμού σε σχέση με τη χρήση καταφυγίου, οι διαφορές που εμφανίζουν τα άτομα των διαφορετικών πληθυσμών και τα τυχόν διαφορετικά πρότυπα που ακολουθούν ενήλικα και ανήλικα άτομα.

#### **1.3.2.3. Απόδοση της αυτοτομίας της ουράς**

Η απόδοση της αυτοτομίας (αποκοπή της ουράς και κίνηση αποκομμένου μέλους) μεταξύ των υπό μελέτη πληθυσμών (Γέρι, Αγρός, Ακρωτήρι), είναι πιθανό να διαφέρει ως αποτέλεσμα της διαφορετικής θηρευτικής πίεσης που βιώνουν (βλ. Κεφάλαιο 3.3.). Κατά τη διερεύνηση της απόδοσης της αυτοτομίας της ουράς, πιθανό να εμφανιστούν επιδράσεις οντογενετικών διαφορών μεταξύ των διαφορετικών ομάδων (αρσενικά, θηλυκά, ανήλικα)

αλλά και συμπεριφορικές ή/και φυσιολογικές διαφορές μεταξύ πληθυσμών, οι οποίες να επηρεάζουν τον μηχανισμό αυτοτομίας της ουράς (οικονομία αυτοτομίας, χρόνος κίνησης αποκομμένης ουράς).

Επιπλέον, πραγματοποιήθηκε σύγκριση των ποσοστών κομμένων ουρών στο πεδίο, ώστε να διαπιστωθεί κατά πόσο υπάρχουν μεταξύ των τριών πληθυσμών και πως μπορούν να ερμηνευθούν βάσει των οικολογικών χαρακτηριστικών κάθε πληθυσμού.

### **1.3.3. Πρότυπα τρεξίματος στις σαύρες**

#### **1.3.3.1. Κινητική επίδοση πριν και μετά την αυτοτομία της ουράς**

Η κινητική επίδοση των ατόμων είναι εξαιρετικά σημαντική για τη σύλληψη της τροφής, την περιφρούρηση και την υπεράσπιση των χωροκρατειών, καθώς και τη διαφυγή τους από θηρευτές (βλ. Κεφάλαιο 4.1. και 4.2.). Αξιολογώντας την κινητική επίδοση (μέγιστη ταχύτητα και επιτάχυνση), έγινε προσπάθεια διερεύνησης των μορφολογικών χαρακτήρων που επηρεάζουν την ταχύτητα και την επιτάχυνση ατόμων του *A. schreiberi* από έναν πληθυσμό (Γέρι). Επιπλέον, αναζητήθηκαν διαφορές ανάμεσα σε αρσενικά, θηλυκά και ανήλικα άτομα όσον αφορά την επίδοσή τους και την ικανότητα διποδισμού, καθώς και τους σχετικούς μορφολογικούς χαρακτήρες τους.

Τέλος, δεδομένων των ανατομικών και φυσιολογικών αλλαγών (απώλεια βάρους, μετατόπιση σωματικού κέντρου βάρους κ.ά.), που επιφέρει η αυτοτομία της ουράς στον μηχανισμό κίνησης (π.χ. απώλεια διποδισμού), διερευνήθηκε κατά πόσο η κινητική επίδοση αυξάνεται ή μειώνεται πριν και μετά την αυτοτομία (βλ. Κεφάλαιο 4.2.1.).

Επιπλέον, στόχος ήταν η διερεύνηση της επίδρασης των μικροαρχιτεκτονικών χαρακτηριστικών των ακάνθων (μήκος και αριθμός ακάνθων στο μακρύτερο δάκτυλο), καθώς αυτές είναι πιθανό να αποτελούν καθοριστικό παράγοντα στην κινητική επίδοση. Οι άκανθες στα πέλματα, παρά το γεγονός ότι θεωρούνται προσαρμογή άμεσα συνδεδεμένη με σαύρες που ζουν σε αμμώδη υποστρώματα, είναι πιθανό να έχουν ευεργετική χρήση και σε άλλους τύπους υποστρωμάτων (βλ. Κεφάλαιο 4.2.).

#### **1.3.3.2. Κινητική επίδοση και χρήση υποστρωμάτων**

Στόχος στην παρούσα εργασία είναι η ποσοτικοποίηση της κινητικής επίδοσης (μέγιστη ταχύτητα και επιτάχυνση) αρσενικών και θηλυκών ατόμων από τρεις διαφορετικούς πληθυσμούς και η διερεύνηση της επίδοσής τους πάνω σε τρεις διαφορετικούς τύπους υποστρωμάτων (χώμα, χώμα - πέτρες, άμμος), οι οποίοι αντιστοιχούν στα υποστρώματα

των ενδαιτημάτων που εμφανίζονται στους τρεις πληθυσμούς (Γέρι, Αγρός, Ακρωτήρι). Ο σχεδιασμός της εργασίας έγινε βάσει ευρημάτων προηγούμενης μελέτης σχετικά με την κινητική επίδοση του είδους (βλ. Κεφάλαιο 4.2.1.).

Δόθηκε ιδιαίτερη έμφαση στην επίδραση που έχει η μικροαρχιτεκτονική των ακάνθων του μεγαλύτερου δακτύλου στα πίσω άκρα, καθώς και στην επίδραση και άλλων μορφολογικών χαρακτήρων στην κινητική επίδοση. Με αυτό τον τρόπο εξετάστηκε κατά πόσο άτομα του εκάστοτε πληθυσμού φέρουν κάποιες μορφολογικές, φυσιολογικές ή συμπεριφορικές προσαρμογές που ρυθμίζουν τη χρήση του εκάστοτε υποστρώματος και ευνοούν έτσι την κινητική επίδοση στα αντίστοιχα υποστρώματα. Πραγματοποιήθηκε σύγκριση της επίδοσης των ατόμων μεταξύ πληθυσμών, καθώς και μεταξύ των φύλων ανά πληθυσμό.

## **ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2:**

### **ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ ΠΕΡΙΟΧΩΝ ΚΑΙ ΟΡΓΑΝΙΣΜΟΥ ΜΕΛΕΤΗΣ**

## 2.1. Περιοχές μελέτης

### Γέρι

Κατά τους μήνες Μάρτιο - Αύγουστο για τα έτη 2014 - 2017 πραγματοποιήθηκαν οι δειγματοληψίες σε τοποθεσία κοντά στην περιοχή Γερίου (35°05'50"N, 33°26'21"E και υψόμετρο 183 μέτρων). Η περιοχή φέρει φρύγανα και αραιή θαμνώδη βλάστηση (όπως *Lycium ferocissimum*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymbra capitata*), με χωμάτινο σκληρό υπόστρωμα και κατά τόπους σαθρό χώμα, το οποίο περιορίζεται σε ορισμένα σημεία χωμάτινου δρόμου που διασχίζει την περιοχή καθώς και περιορισμένη παρουσία από πέτρες (Εικόνα 2.1.).



Εικόνα 2.1. Περιοχή μελέτης στο Γέρι

Η ανθρώπινη παρουσία είναι σπάνια και περιορίζεται κυρίως σε γεωργικές δραστηριότητες πλησίον της τοποθεσίας. Στην περιοχή έχει καταγραφεί κατά τη διάρκεια των δειγματοληψιών, αλλά και σύμφωνα με τη βιβλιογραφία (Baier et al. 2013), η παρουσία σαυροφάγων φιδιών (*D. jugularis*, *Malpolon insignitus*, *Hemorrhhis nummifer*, *Macrovipera lebetina*). Επίσης, σύμφωνα με τη βιβλιογραφία (Κουρτελλαρίδης 1997), στην περιοχή συναντούνται είδη πτηνών που τρέφονται με σαύρες, όπως είναι τα

ιερακόμορφα, *Falco naumanni* και *F. tinnunculus* και το κορακόμορφο, *Corvus corone*. Επιπλέον, στην περιοχή έχει καταγραφεί η παρουσία μικρών νυχτόβιων θηλαστικών, όπως οι κόκκινες αλεπούδες (*Vulpes vulpes*), αρουραίοι (*Rattus rattus*) και οικόσιτες γάτες (*Felis catus*), τα οποία μπορούν να συμπεριλάβουν στη διατροφή τους και ερπετά (Νικολάου 2017) (Πίνακας 2.1.).

## Αγρός

Κατά τα έτη 2015 - 2017 πραγματοποιήθηκαν οι δειγματοληψίες σε περιοχή κοντά στον Αγρό (34°56'27"N, 33°00'14"E και υψόμετρο 1348 m). Η περιοχή βρίσκεται στην οροσειρά του Τροόδους (Μαδαρή) και χαρακτηρίζεται από την παρουσία τραχείας πεύκης (*Pinus brutia*) και αραιής μακίας βλάστησης. Το κύριο μέρος του υποστρώματος χαρακτηρίζεται ως χωμάτινο/πετρώδες ενώ σε περιορισμένα σημεία υπήρχε σαθρό χώμα (Εικόνα 2.2.).



Εικόνα 2.2. Περιοχή μελέτης στον Αγρό

Η ανθρώπινη παρουσία κρίνεται εξαιρετικά σπάνια και περιορίζεται σε απλή μετάβαση μέσω αυτοκινήτου από παρακείμενο δρόμο. Δεν παρατηρήθηκε άμεση παρουσία θηρευτών αλλά θεωρείται βέβαιη η έντονη παρουσία αρκετών σαυροφάγων

φιδιών (*D. jugularis*, *Hierophis cypriensis*, *M. insignitus*, *Hemorrhoids nummifer*, *M. lebetina*) (Baier et al. 2013), καθώς και ορισμένων πτηνών που απαντώνται γενικότερα στο δάσος Τροόδους (*Urupa erops*, *C. corax*) (Κουρτελλαρίδης 1997) και μπορούν να τραφούν και με σαύρες. Επίσης, βέβαιη θεωρείται και η παρουσία θηλαστικών (*R. rattus*, *V. vulpes*) που αποτελούν απειλή για το είδος *A. schreiberi* (Νικολάου 2017) (Πίνακας 2.1.).

### **Ακρωτήριο**

Οι δειγματοληψίες στο Ακρωτήριο πραγματοποιήθηκαν κατά τα έτη 2016 και 2017, σε δύο περιοχές (περιοχή Ναυάγιο, 34°36'33"N, 32°55'45"E, και περιοχή Lady's mile, 34°36'24"N, 33°00'16"E, και υψόμετρο 1 - 2 m). Και οι δύο περιοχές αποτελούν παράκτια αμμοθινικά οικοσυστήματα με φρύγανα (Εικόνα 2.3.).

Στην περιοχή Ναυάγιο, η ανθρώπινη παρουσία είναι σπάνια και περιορίζεται σε ελάχιστο αριθμό εποχικών κολυμβητών και περιπόλους των βρετανικών βάσεων. Η παρουσία θηρευτών σχετίζεται κυρίως με αρπακτικά πτηνά (*F. naumanni*, *F. tinnunculus*, *C. corone*) (Κουρτελλαρίδης 1997) και σαυροφάγα φίδια (*D. jugularis*, *H. nummifer*, *M. lebetina*) (Baier et al. 2013).



Εικόνα 2.3. Περιοχή μελέτης στο Ακρωτήριο



Στην περιοχή Lady's mile, η ανθρώπινη παρουσία είναι εντονότερη (περίπολα βρετανικών βάσεων και έντονη παρουσία κολυμβητών στην παρακείμενη παραλία). Η παρουσία θηρευτών στο Lady's mile, περιορίζεται κυρίως σε αρπακτικά πτηνά και σαυροφάγα φίδια (όπως και στην περιοχή Ναυάγιο) (Πίνακας 2.1.).

Πίνακας 2.1. Κατηγορίες θηρευτών από κάθε περιοχή μελέτης.

	Γέρι	Αγρός	Ακρωτήριο
<b>Θηρευτές</b>	Φίδια: 1, 3, 4, 5	Φίδια: 1, 2, 3, 4, 5	Φίδια: 1, 4, 5
	Πτηνά: 1, 2, 5	Πτηνά: 3, 4	Πτηνά: 1, 2, 5
	Θηλαστικά: 1, 2, 3	Θηλαστικά: 2, 3	Θηλαστικά: -
<b>Συνολικός αριθμός</b>	10	9	6

Φίδια: (1) *D. jugularis*; (2) *H. cypriensis*; (3) *M. insignitus*; (4) *H. nummifer*; (5) *M. lebetina*. Πτηνά: (1) *F. naumanni*; (2) *F. tinnunculus*; (3) *U. epops*; (4) *C. corax*; (5) *C. corone*. Θηλαστικά: (1) *F. catus*; (2) *R. rattus*; (3) *V. vulpes*

## 2.2. Οργανισμός μελέτης

Το γένος *Acanthodactylus* Fitzinger, 1834 είναι το μεγαλύτερο στην οικογένεια των Lacertidae και αριθμεί πάνω από 40 διαφορετικά είδη (Uetz 2013). Περιλαμβάνει μικρού έως μεσαίου μεγέθους ημερόβιες και ωοτόκες σαύρες που συναντούνται κυρίως σε ξηρές περιοχές, ακόμη και σε ερήμους. Το γένος εξαπλώνεται στην Ιβηρική Χερσόνησο, τη βόρεια Αφρική, τη μέση και δυτική Ινδία, καθώς επίσης στην Κύπρο και την Αραβική Χερσόνησο (Salvador 1982; Sindaco & Jeremcenko 2008). Το όνομα του γένους προκύπτει από τις χαρακτηριστικές άκανθες που φέρει στην κάτω επιφάνεια των δακτύλων. Οι άκανθες αποτελούνται από υπεραναπτυγμένες φολίδες και αυξάνουν την επιφάνεια επαφής με το υπόστρωμα κατά την κίνηση, μειώνοντας έτσι την ολίσθηση σε ρευστά υποστρώματα (Carothers 1986; Luke 1986).

Το *A. schreiberi* Boulenger, 1878 (Εικόνα 2.4.) είναι το μοναδικό είδος σαύρας στην Κύπρο που συγκαταλέγεται στον Κόκκινο Κατάλογο της IUCN ως Κινδυνεύον (Endangered, EN) (IUCN 2017). Εκτός από την Κύπρο, συναντάται και σε περιορισμένη παράκτια έκταση στη νοτιοανατολική Τουρκία ενώ υπάρχει η πιθανότητα οι κυπριακοί πληθυσμοί να συνιστούν ενδημικό υποείδος, το *A. s. schreiberi* (Yalcinkaya & Gocmen 2012; Tamar et al. 2014). Παρ' όλα αυτά, πρόσφατες βιογεωγραφικές έρευνες έδειξαν πως

η υπόθεση περί ενδημικού υποείδους στην Κύπρο δεν μπορεί να στηριχθεί. Προτάθηκε, όμως, η υπόθεση διασποράς νησιωτικών ατόμων (από την Κύπρο) προς ηπειρωτικές περιοχές (Τουρκία), κάτι που, εάν αποδειχθεί, θα αποτελεί εξαιρετικά σπάνιο φαινόμενο (Franzen 1998; Tamar et al. 2014). Αν και γενικά δεν θεωρείται κοινή η παρουσία του στο νησί, στις περιοχές όπου συναντάται σχηματίζει συνήθως μεγάλους και πυκνούς πληθυσμούς (προσωπική παρατήρηση).



Εικόνα 2.4.α. Ενήλικο αρσενικό άτομο του είδους *A. schreiberi* από τον πληθυσμό στο Γέρι. β. Άτομο του είδους κατά την προσπάθεια να συλλάβει ένα Ορθόπτερο (ακρίδα).

Το είδος προτιμά αμμώδη ενδιαιτήματα, είναι ημερόβιο και τρέφεται με ασπόνδυλα που συλλαμβάνει στο έδαφος ή στον αέρα εκμεταλλευόμενο την εξαιρετικά μεγάλη ταχύτητα και κινητική του ακρίβεια. Φθάνει σε συνολικό μήκος περίπου 240mm, με τα αρσενικά να έχουν μεγαλύτερο μέγεθος κρανίου και κορμού από τα θηλυκά (Baier et al. 2013). Χαρακτηριστικό του είδους, όπως και γενικότερα του γένους *Acanthodactylus*, είναι οι άκανθες που φέρει στα δάχτυλα (Εικόνα 2.5.), οι οποίες θεωρείται ότι του επιτρέπουν να κινείται με εξαιρετικά μεγάλες ταχύτητες, κυρίως σε αμμώδη υποστρώματα, καθώς και οι ετερογενείς χρωματισμοί της κάτω επιφάνειας των ουρών (λευκές στα αρσενικά, κίτρινες στα θηλυκά και κόκκινες στα ανήλικα άτομα) (Εικόνα 2.6.) (Baier et al. 2013). Παρά του γεγονότος ότι γενικά το είδος θεωρείται ότι προτιμά αμμώδη ενδιαιτήματα, έχει καταγραφεί από παράκτιες περιοχές με θίνες μέχρι και σε δασικές εκτάσεις σε υψόμετρα που ανέρχονται πέραν των 1300 μέτρων (Baier et al. 2013; προσωπική παρατήρηση). Σύμφωνα με τον Salvador (1982), το *A. schreiberi* έχει μικρότερες άκανθες στα δάκτυλα από τα άλλα είδη του ίδιου γένους, και αυτό μπορεί να αποδοθεί στην παρουσία του σε διάφορους τύπους ενδιαιτημάτων, πέραν των αμμοθινών, όπου οι μικρότερες άκανθες πιθανό να προσφέρουν περισσότερα πλεονεκτήματα (Baier et al. 2013).



Εικόνα 2.5. Στερεοσκοπική εικόνα των ακάνθων στα δάχτυλα ατόμου *A. schreiberi*.

Επίσης, όπως και τα περισσότερα είδη Lacertidae, έχει την ικανότητα αυτοτομίας της ουράς, της οποίας αποκόπτει τμήμα όταν χρειαστεί, ώστε να διαφεύγει των θηρευτών του (Baier et al. 2013; Savvides et al. 2017). Τα ανήλικα άτομα, λόγω της συχνότερης έκθεσής τους σε θηρευτές εξαιτίας της εντονότερης κινητικότητάς τους (π.χ. αναζήτηση τροφής για γρήγορη σωματική ανάπτυξη) (Nagy 2000; Hawlena et al. 2006; Herczeg et al. 2007), πιθανό να στηρίζονται σε μεγαλύτερο βαθμό στην αυτοτομία της ουράς για την επιβίωσή τους. Στο γεγονός αυτό μπορεί να αποδοθεί και το ότι η ουρά στα ανήλικα άτομα έχει έντονο κόκκινο χρώμα (Εικόνα 2.6.), καθώς με αυτό τον τρόπο μπορούν να προσελκύουν την προσοχή των θηρευτών πιο εύκολα προς αυτή, δίνοντας έτσι την ευκαιρία στα άτομα να διαφεύγουν του κινδύνου. Η προσέλκυση της προσοχής των θηρευτών προς την ουρά, και μακριά από τα ζωτικά όργανα, μπορεί να επιτευχθεί και με έντονες σπασμωδικές κινήσεις (Hawlena 2009).

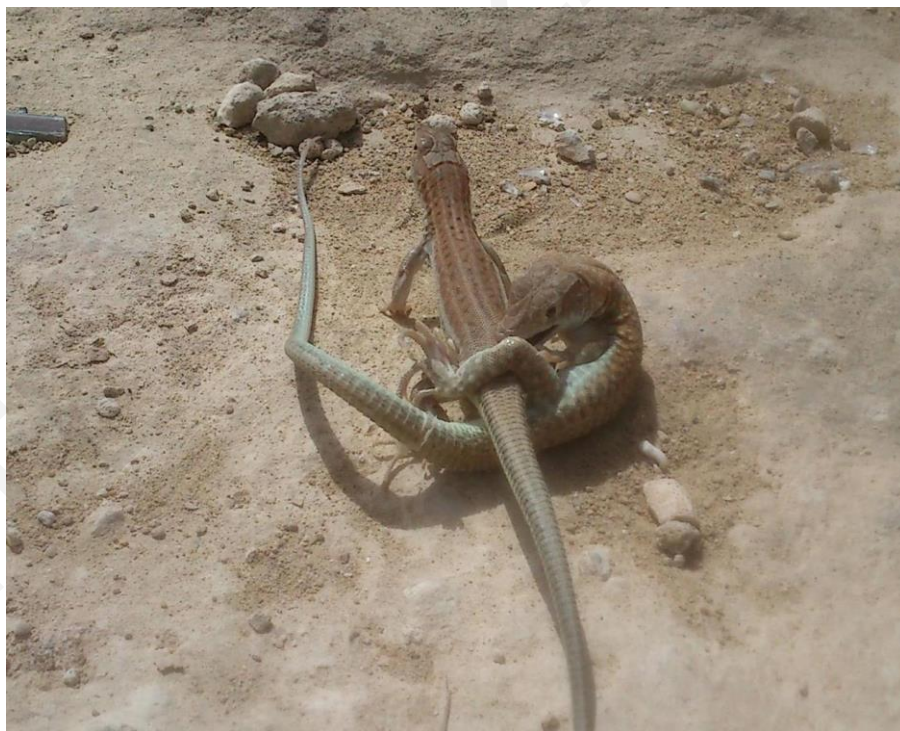
Μια εναλλακτική χρησιμότητα του έντονου κόκκινου χρώματος της ουράς πιθανόν αφορά τη διάκριση των ανήλικων ατόμων από τα ενήλικα, καθώς μπορεί να τα απαλλάσσει από την επιθετική αντιμετώπιση εκ μέρους των κυρίαρχων αρσενικών (Baier et al. 2013).



Εικόνα 2.6. Τα χρωματικά πρότυπα που εμφανίζονται στο κάτω τμήμα της ουράς στα αρσενικά, θηλυκά και ανήλικα άτομα του είδους *A. schreiberi*.

Πρόκειται για χωροκρατικό είδος, με τα ενήλικα αρσενικά άτομα να είναι πολύ επιθετικά μεταξύ τους κατά την υπεράσπιση των χωροκρατειών τους, ενώ έχει παρατηρηθεί έντονη επιθετικότητα και κατά τη σύζευξή τους με θηλυκά άτομα (Εικόνα 2.7.) (Baier 2013; Ζώτος 2014).

Επιπλέον, έχει καταγραφεί ότι τα θηλυκά άτομα, μετά τη σύζευξη, μπορούν να αποθηκεύσουν το σπέρμα του αρσενικού ατόμου για περίοδο έως και 3 μηνών (Zotos et al. 2012). Αυτό τους προσδίδει τη δυνατότητα, μετά τη σύζευξη τους με πολλά αρσενικά, να γονιμοποιηθούν από το πιο «ικανό» αρσενικό, αν λάβουμε υπόψη και τον ανταγωνισμό σπέρματος που θα λάβει χώρα εντός του αναπαραγωγικού συστήματος (Cuellar 1966; Sever & Hamlet 2002). Επίσης, με την ικανότητα αποθήκευσης σπέρματος, το θηλυκό μπορεί να επιλέξει ποιού αρσενικού θα κατακρατήσει το σπέρμα και ποιού θα το αποβάλει, μέχρι να συμβεί η ωορρηξία ώστε να είναι σε θέση να γονιμοποιηθεί (Zotos et al. 2012). Με αυτό τον τρόπο ενισχύεται και παρατείνεται η σεξουαλική επιλογή εκ μέρους του θηλυκού, πέραν της αρχικής επιλογής ενός αρσενικού ατόμου (Cuellar 1966; Sever & Hamlet 2002).



Εικόνα 2.7. Άτομα του είδους κατά τη διάρκεια ζευγαρώματος. Είναι χαρακτηριστικός ο τρόπος με τον οποίο το αρσενικό άτομο δαγκώνει το θηλυκό καθ' όλη τη διάρκεια σύζευξης.

Το είδος *A. schreiberi*, πέραν της σχετικά εύκολης σύλληψης, διατήρησης και χειρισμού του σε εργαστηριακές συνθήκες, συγκεντρώνει οικολογικά, μορφολογικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά (π.χ. κατανομή σε διάφορους τύπους ενδαιτημάτων, κρανιακός διμορφισμός, οντογενετικές διαφορές ουράς, μεγάλη ταχύτητα κίνησης) που προσφέρονται για τη διερεύνηση και απάντηση ηθολογικών και οικοφυσιολογικών ερωτημάτων (π.χ. κινητική επίδοση και εμπλεκόμενα χαρακτηριστικά, απόκριση σε θηρευτές, αποδοτικότητα αυτοτομίας της ουράς κτλ.).

Στο πρόσφατο παρελθόν, πραγματοποιήθηκε εκτεταμένη έρευνα στο πλαίσιο διδακτορικής διατριβής (Ζώτος 2014) σχετικά με την οικολογία ενός πληθυσμού του είδους (οντογενετικές διαφορές φύλων και ηλικιακών ομάδων, πληθυσμιακή πυκνότητα, διατροφικές συνήθειες, θερμικά πρότυπα), διασαφηνίζοντας έτσι αρκετά βασικά βιολογικά χαρακτηριστικά. Πιο συγκεκριμένα, σύμφωνα με τον Ζώτο (2014), υπάρχει φυλετικός διμορφισμός, με τα αρσενικά άτομα να φθάνουν σε μεγαλύτερο σωματικό μέγεθος από τα θηλυκά, λόγω του ταχύτερου ρυθμού ανάπτυξης που τα χαρακτηρίζει. Επίσης, επιβεβαιώθηκαν οι χρωματικές διαφορές μεταξύ αρσενικών, θηλυκών και ανήλικων ατόμων.

Η πληθυσμιακή πυκνότητα του είδους (~130 άτομα ανά εκτάριο) στην περιοχή μελέτης (Ακρωτήρι) ομοιάζει με αυτή ηπειρωτικών πληθυσμών από άλλες μεσογειακές περιοχές, πιθανόν λόγω της πλούσιας βιοποικιλότητας του νησιού και της αυξημένης παρουσίας θηρευτών αλλά και της χωροκρατικής συμπεριφοράς του είδους. Τα ποσοστά κομμένων ουρών ήταν χαμηλά και εμφάνισαν εποχικές διακυμάνσεις ως αποτέλεσμα, αφενός της αυξημένης ικανότητας διαφυγής του είδους και αφετέρου της εποχικής μεταβολής της θηρευτικής πίεσης που παρατηρείται στον πληθυσμό. Το είδος χαρακτηρίστηκε ως ενεργός θηρευτής με προτίμηση σε συναθροιστικά εδαφόβια αρθρόποδα (π.χ. μυρμήγκια) ενώ όσον αφορά τη θερμική βιολογία του χαρακτηρίστηκε ως περιστασιακός θερμορυθμιστής (Ζώτος 2014).

Τα μεγαλύτερα θηλυκά άτομα τείνουν να αναπαράγονται πιο νωρίς εντός της αναπαραγωγικής περιόδου (Ιούνιο έως Αύγουστο) ενώ πραγματοποιούν και περισσότερες ωοαποθέσεις. Επίσης, καταγράφηκε η ικανότητα των θηλυκών ατόμων να κατακρατούν γόνιμο σπέρμα για περίοδο έως και τριών μηνών. Τέλος, επιβεβαιώθηκε η χωροκρατική συμπεριφορά του είδους, με τα άτομα να υπερασπίζονται ορισμένες περιοχές του συνολικού ζωτικού τους χώρου ο οποίος στα αρσενικά άτομα είναι μεγαλύτερος σε

έκταση (102,25 m<sup>2</sup>) από τα θηλυκά (56,76 m<sup>2</sup>). Επιπλέον, παρατηρήθηκε αύξηση της έκτασης των ζωτικών τους χώρων κατά την αναπαραγωγική περίοδο (Ζώτος 2014).

Η παρούσα διδακτορική διατριβή εστιάζει στη διερεύνηση ευρύτερων ηθολογικών και οικοφυσιολογικών ερωτημάτων χρησιμοποιώντας το είδος *A. schreiberi* ως πρότυπο - οργανισμό μελέτης και, φυσικά, στον εμπλουτισμό της υπάρχουσας βιβλιογραφίας για τη βιολογία του είδους.

### 2.2.1. Δειγματοληψίες και συνθήκες διατήρησης των ζώων

Σε όλα τα πειράματα χρησιμοποιήθηκαν άτομα και από τους τρεις πληθυσμούς, με εξαίρεση του Κεφαλαίου 3.2.1., στο οποίο χρησιμοποιήθηκαν μόνο άτομα από τον πληθυσμό Γερίου. Οι δειγματοληψίες πραγματοποιήθηκαν κατά τους μήνες Μάρτιο έως Αύγουστο για όλα τα έτη (2014 - 2017), με τη μέθοδο «ψαρέματος» (χρήση δολώματος σε καλάμι) και με τη χρήση παγίδων παρεμβολής (Εικόνα 2.8.), αναλόγως των αναγκών κάθε πειράματος.



Εικόνα 2.8. Παγίδα παρεμβολής με δόλωμα (προνύμφη *Tenebrio molitor*)

Όλα τα εργαστηριακά πειράματα πραγματοποιήθηκαν σε σταθερές συνθήκες με θερμοκρασία δωματίου 28 - 30 °C. Τα άτομα διατηρούνταν σε μικρά terraria (ανά δύο) (30 x 30 x 30 cm<sup>3</sup>), εφοδιασμένα με λαμπτήρες πυρακτώσεως, στα οποία παρεχόταν τροφή ad libitum (προνύμφες *Tenebrio molitor*, 3 - 4 φορές τη βδομάδα) και καθαρό νερό. Όλες οι σωματικές θερμοκρασίες των ατόμων λήφθηκαν με τη χρήση υδραργυρικού κλοακικού θερμομέτρου (T - 4000, Miller & Weber, Inc., Queens, NY, ακρίβειας +/- 0,1 °C). Όλες οι μορφολογικές μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν με χρήση παχυμέτρου (ακρίβεια +/- 0,05 mm). Δόθηκε ιδιαίτερη προσοχή ώστε κανένα από τα θηλυκά άτομα που μεταφέρθηκαν στο εργαστήριο για τις ανάγκες των πειραμάτων να μην εγκυμονεί καθώς, πέραν του οικολογικού κόστους, η κύηση μπορεί να επηρεάσει τις φυσιολογικές και ηθολογικές τους επιδόσεις και ως εκ τούτου τα αποτελέσματα δεν θα ήταν αντιπροσωπευτικά (Braña 1993;

Olsson et al. 2000; Vanhooydonck et al. 2015). Μετά την ολοκλήρωση των πειραμάτων (στις περιπτώσεις όπου η μεταφορά τους στο εργαστήριο ήταν αναγκαία), τα άτομα επιστρέφονταν στην περιοχή σύλληψής τους.

## **2.2.2. Πληθυσμιακή πυκνότητα του είδους *A. schreiberi***

### **2.2.2.1. Μεθοδολογία**

Για τον υπολογισμό της πληθυσμιακής πυκνότητας πραγματοποιήθηκαν μετρήσεις από τις αρχές προς τα μέσα Αυγούστου, για δύο συναπτά έτη (2016 - 2017). Η περίοδος των καταγραφών που επιλέγηκε περιλαμβάνει την αναπαραγωγική περίοδο του είδους. Όλες οι μετρήσεις έγιναν νωρίς το πρωί (8:00 - 10:00 π.μ.), ούτως ώστε θεωρητικά να αντιστοιχούν στις περιόδους υψηλής δραστηριοποίησης των ατόμων για την εποχή (Νικολάου κ.ά. 2015).

Σε κάθε πληθυσμό χρησιμοποιήθηκαν 5 διατομές μήκους 80 μέτρων, οι οποίες ήταν χωρισμένες σε δύο ζώνες αριστερά και δύο δεξιά (A - εσωτερική ζώνη 0 - 2 m, B - εξωτερική ζώνη 2 - 4 m, βλ. Παράρτημα I, Εικόνα Σ1.), ακολουθώντας τη μεθοδολογία που προτείνει ο Bibby (2002). Ο παρατηρητής κινείτο κατά μήκος της ευθείας και στο μέσο της διατομής, και σημείωνε την παρουσία των ατόμων ανάλογα της θέσης που βρίσκονταν εντός της A ή B ζώνης, καθώς και της κάθετης απόστασης από την ευθεία της διατομής. Για την εκτίμηση της απόστασης χρησιμοποιήθηκε μετρητική ταινία. Πέραν των καταγραφών που προαναφέρθηκαν, καταγράφονταν επίσης και οι θερμοκρασίες για τη χρονική περίοδο που πραγματοποιήθηκαν οι μετρήσεις. Οι καταγραφές πραγματοποιήθηκαν από τον ίδιο ερευνητή και στους τρεις πληθυσμούς και αφορούσαν μόνο ενήλικα άτομα, ώστε η εκτίμηση της πληθυσμιακής πυκνότητας να αφορά μόνο τον ενεργό πληθυσμό κάθε περιοχής.

### **Επεξεργασία δεδομένων και στατιστική ανάλυση**

Η πληθυσμιακή πυκνότητα εκτιμήθηκε χρησιμοποιώντας τον τύπο που αντιστοιχεί στη μεθοδολογία δύο ζωνών, από το εγχειρίδιο του Bibby (2000):

$$D = 10Nk/L$$

όπου στη σταθερά  $k = (1 - \sqrt{1 - p})/w$ ,  $w$  είναι το μήκος της απόστασης από το κέντρο διατομής έως την εσωτερική ζώνη και  $p = N_1/N$ . Το  $D$  είναι η πυκνότητα ανά  $m^2$ ,  $N$  ο συνολικός αριθμός των ατόμων,  $N_1$  ο αριθμός των ατόμων εντός της εσωτερικής ζώνης και  $L$  το μήκος της διατομής. Το αποτέλεσμα που προέκυπτε πολλαπλασιαζόταν με 10000,

ώστε να βρεθεί ο αριθμός ατόμων ανά εκτάριο (ha). Στη συνέχεια, από κάθε πληθυσμό υπολογίστηκε ο μέσος όρος, χρησιμοποιώντας τις εκτιμήσεις για τις πέντε διατομές που πραγματοποιήθηκαν τα δύο έτη.

#### 2.2.2.2. Αποτελέσματα

Οι πληθυσμιακές πυκνότητες και στις τρεις τοποθεσίες εμφάνισαν αρκετά υψηλές τιμές συγκριτικά με αυτές σαυρών της ίδιας οικογένειας στην Ανατολική Μεσόγειο (Πίνακας 2.2.). Πιο συγκεκριμένα στο Γέρι (2108 άτομα / εκτάριο) και τον Αγρό (1243 άτομα / εκτάριο), καταγράφηκαν οι υψηλότερες πυκνότητες που έχουν καταγραφεί ποτέ από νησιωτικό πληθυσμό στην Ανατολική Μεσόγειο (Lymberakis et al. 2016).

Πίνακας 2.2. Αποτελέσματα της πυκνότητας πληθυσμού ανά περιοχή για τα δύο έτη που πραγματοποιήθηκαν οι μετρήσεις. Οι τιμές αντιστοιχούν σε άτομα / εκτάριο.

	2016	2017
<b>Γέρι</b>	2108	1575
<b>Αγρός</b>	1243	1292
<b>Ακρωτήριο</b>	845	1155

#### 2.2.2.3. Συζήτηση

Στην περίπτωση των πληθυσμών που εξετάστηκαν στην παρούσα εργασία καταγράφηκαν και τα δύο έτη πολύ υψηλές πληθυσμιακές πυκνότητες και στους τρεις πληθυσμούς (Πίνακας 2.2.). Οι νησιωτικοί πληθυσμοί σαυρών γενικά εμφανίζουν υψηλότερες πυκνότητες σε σχέση με του ηπειρωτικούς πληθυσμούς, λόγω της παρουσίας μειωμένου αριθμού θηρευτών (Rodda & Dean - Bradley 2002; Pérez-Mellado et al. 2008). Επίσης, η διαθεσιμότητα διατροφικών πόρων αποτελεί επίσης σημαντικό παράγοντα που μπορεί να ρυθμίσει την πυκνότητα των πληθυσμών (Polis & Hurd 1996). Επιπλέον, η απουσία σαυρών με παρόμοια οικολογικά χαρακτηριστικά (με εξαίρεση το είδος *Phoenicolacerta troodica*) (Baier et al. 2013; προσωπική παρατήρηση), μειώνει τον διαειδικό ανταγωνισμό επιτρέποντας έτσι την πρόσβαση σε περισσότερους πόρους που αυξάνουν την πυκνότητα των πληθυσμών (Losos & Ricklefs 2009; Novosolov et al. 2013).

Στην ανατολική Μεσόγειο έχουν καταγραφεί πληθυσμιακές πυκνότητες σε σαύρες της οικογένειας Lacertidae που φτάνουν μέχρι τα 875 άτομα / εκτάριο (Pafilis et al. 2013), ενώ στη δυτική Μεσόγειο οι πληθυσμιακές πυκνότητες σαυρών της ίδιας οικογένειας



φτάνουν ακόμη και τα 8000 άτομα / εκτάριο (Pérez - Mellado et al. 2008). Προηγούμενες έρευνες σε είδη σαυρών του γένους *Acanthodactylus* αφορούν σε ηπειρωτικούς πληθυσμούς και ως εκ τούτου εμφανίζουν χαμηλότερες πληθυσμιακές πυκνότητες 200 - 341 άτομα / εκτάριο (*A. erythrurus*, Ισπανία) (Seva & Escarre 1980) και 26 - 57 άτομα / εκτάριο (*A. scutellatus*, Κουβέιτ) (Al - Hashem 2009). Ο Ζώτος (2014) εκτίμησε την πληθυσμιακή πυκνότητα για το είδος *A. schreiberi* στα ~130 άτομα / εκτάριο για τον πληθυσμό Ακρωτηρίου.

Σύμφωνα με τα αποτελέσματα και οι τρεις πληθυσμοί που εξετάστηκαν εμφάνισαν μέσο όρο που υποδεικνύει την υψηλότερη πληθυσμιακή πυκνότητα σαυρών που έχει καταγραφεί στην Ανατολική Μεσόγειο (Πίνακας 2.2.). Αυτή η παρατήρηση πιθανό να οφείλεται στο γεγονός ότι η Κύπρος συνδυάζει μικρούς αριθμούς θηρευτών (σε σχέση με ηπειρωτικές περιοχές), που χαρακτηρίζει τα νησιά, αλλά ταυτόχρονα ως το μεγαλύτερο νησί της Ανατολικής Μεσογείου, βάσει της σχέσης ποικιλότητας ειδών - έκτασης περιοχής (Preston 1962; Rosenzweig 1995), θα εμφανίζει αυξημένη ποικιλότητα σε αρθρόποδα τα οποία θα μπορούν να υποστηρίξουν διατροφικά πιο πυκνούς πληθυσμούς σε σχέση με τα άλλα νησιά της Ανατολικής Μεσογείου. Οι διαφορές που παρατηρούνται στον πληθυσμό Ακρωτηρίου μεταξύ των πληθυσμιακών πυκνοτήτων στην παρούσα εργασία και αυτής του Ζώτου (2014), πιθανόν να οφείλεται σε εποχικές διακυμάνσεις που εμφανίζουν οι πληθυσμοί των σαυρών. Αυτού του τύπου οι διακυμάνσεις αποτελούν συχνό φαινόμενο στις σαύρες, καθώς οι πυκνότητες εξαρτώνται από αντίστοιχα αστάθμιστους παράγοντες (θήρευση, διαθεσιμότητα πόρων, κλιματικές συνθήκες κτλ.) (Andrews & Wright 1994; Bull 1994; Zug et al. 2001; Pérez - Mellado et al. 2008).

Όπως έχει προαναφερθεί το είδος *A. schreiberi* συγκαταλέγεται στον Κόκκινο Κατάλογο της IUCN ως Κινδυνεύον (Endangered, EN) (IUCN 2017), αλλά δεν υπάρχουν διαθέσιμες πληροφορίες σχετικά με τη γενικότερη εικόνα της κατάστασης των πληθυσμών του. Οι πληροφορίες που αποκομίστηκαν σχετικά με την πληθυσμιακή πυκνότητα, παρότι δεν μπορούν να οδηγήσουν σε τελικά συμπεράσματα ως προς την κατάσταση που βρίσκονται οι πληθυσμοί του είδους στο νησί, μπορούν να αποτελέσουν τη βάση για την παρακολούθησή τους ώστε μέσω μελλοντικών συγκρίσεων, να είναι εφικτή η εξαγωγή ασφαλών συμπερασμάτων σχετικά με το καθεστώς προστασίας που χρήζει το είδος.

### **ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3:**

### **ΑΝΤΙΘΡΕΥΤΙΚΕΣ ΣΤΡΑΤΗΓΙΚΕΣ ΣΤΙΣ ΣΑΥΡΕΣ**

### 3.1. Αναγνώριση θηρευτών

Η θήρευση αποτελεί βασικό μοχλό πίεσης για τους πληθυσμούς και ορίζει σε μεγάλο βαθμό τη φυσική επιλογή και κατά συνέπεια την αρμοστικότητα των ατόμων (Lima & Dill 1990; Shepard 2007; Vitt & Caldwell 2013; Lagos & Herberstein 2017). Η ορθή αξιολόγηση ενός κινδύνου ως προς την παρουσία θηρευτή, καθώς και της επικινδυνότητάς του, μπορεί επίσης να αναλυθεί με όρους ισοζυγίου κόστους - κέρδους (Helfman 1989; McCarthy & Fisher 2000). Πιο συγκεκριμένα, η υπερεκτίμηση ενός κινδύνου είναι πιθανό να οδηγήσει σε παρατεταμένη παραμονή εντός ενός καταφυγίου, με αποτέλεσμα το κόστος να είναι δυσανάλογο του κέρδους που αποκομίζεται (Amo et al. 2004). Αυτό παρατηρείται συχνότερα σε περιπτώσεις στις οποίες τα άτομα στηρίζονται αποκλειστικά σε χημικά ερεθίσματα, λόγω της έμμεσης πληροφορίας που προσφέρουν αυτά και της πιθανότητας να εξακολουθούν να «δηλώνουν» παρουσία του θηρευτή ακόμα και μετά την απομάκρυνσή του (Kats & Dill 1998). Επιπλέον, ο βαθμός επικινδυνότητας ενός δυνητικού θηρευτή και η σωστή αξιολόγηση του κινδύνου αποτελεί επίσης σημαντική παράμετρο στο σχετικό ισοζύγιο (Stapley 2003; Amo et al. 2006). Για παράδειγμα, υπάρχει η πιθανότητα λανθασμένης αναγνώρισης ενός ακίνδυνου είδους ως επικίνδυνου θηρευτή ή το ανάποδο, με αποτέλεσμα οι αντίστοιχες αντιθηρευτικές αποκρίσεις που θα εφαρμοστούν να επιφέρουν αχρείαστο κόστος (Amo et al. 2004, 2006).

Η αξιολόγηση και αναγνώριση ενός πιθανού κινδύνου από τις σαύρες συνήθως πραγματοποιείται με την επεξεργασία οπτικών ή/και χημικών ερεθισμάτων (Dial & Schwenk 1996; Amo et al. 2004, 2006; Durand et al. 2012). Στην περίπτωση των οπτικών ερεθισμάτων, η παρουσία πιθανών θηρευτών αναγνωρίζεται δια μέσου της όρασης και της αναγνώρισης της θέσης και του τύπου θηρευτή (Thoen et al. 1986). Στην περίπτωση χημικών ερεθισμάτων, η αναγνώριση γίνεται δια μέσου της όσφρησης και, ιδιαίτερα στα φίδια και σε αρκετά είδη σαυρών, με τη σύλληψη και επεξεργασία μικροσωματιδίων από τον αέρα μέσω της γλώσσας και του οργάνου του Jacobson (Weldon 1982; Thoen et al. 1986).

Το όργανο του Jacobson είναι υπερανεπτυγμένο οσφρητικό όργανο στα πιο πολλά είδη Φολιδωτών (με εξαίρεση τα Ιγκουάνια), και εντοπίζεται στη ρινοστοματική κοιλότητα (Schwenk 1995; Cooper 1996; Filoramo & Schwenk 2009). Πέραν της χρήσης του για τον εντοπισμό θηρευτών, εξυπηρετεί και στον εντοπισμό θηράματος αλλά και στην αναγνώριση των ατόμων μεταξύ τους (Cooper 1994, 1996). Εξελικτικά, φαίνεται πως η επαφή της γλώσσας με το περιβάλλον, λόγω της αυξημένης και αποτελεσματικής χρήσης της από τα πρώιμα Φολιδωτά, οδήγησε στην επιλογή χαρακτήρων που επέτρεπαν τη

συλλογή και επεξεργασία «χρήσιμων» βιολογικά χημικών μικροσωματιδίων (Cooper 1994). Η αποτελεσματική χρήση του οργάνου του Jacobson επιτυγχάνεται με τη χαρακτηριστική κίνηση της γλώσσας προς τα έξω, μέσω της οποίας συλλέγονται χημικά μικροσωματίδια. Στη συνέχεια, μεταφέρονται εντός της στοματικής κοιλότητας ώστε να έρθουν σε επαφή με το αισθητήριο όργανο και να είναι δυνατή η μεταφορά και επεξεργασία του σήματος, μέσω των νευρώνων, στην αμυγδαλή του εγκεφάλου (Cooper 1994; Schwenk 1995; Filoramo & Schwenk 2009).

Όπως γίνεται αντιληπτό, η σωστή αξιολόγηση και διάκριση των κινδύνων είναι σημαντική στη σχετική επιτυχία των ατόμων (Helfman 1989). Σύμφωνα με την υπόθεση «ευαισθησίας στους κινδύνους», η ακρίβεια των παραμέτρων αυτών αυξάνεται όταν υπάρχει συνδυαστική αξιολόγηση σημάτων (π.χ. ταυτόχρονη επεξεργασία οπτικών και χημικών σημάτων) που σχετίζονται με τους δυνητικούς θηρευτές (Helfman 1989; Amo et al. 2006).

### **3.1.1. Ηθολογικές αποκρίσεις σε γνωστό και άγνωστο θηρευτή**

#### **3.1.1.1. Μεθοδολογία**

Για τις ανάγκες του πειράματος χρησιμοποιήθηκαν άτομα που συλλέχθηκαν κατά το έτος 2016 (Μάιος - Αύγουστος) από τους τρεις υπό μελέτη πληθυσμούς, ενώ τα εργαστηριακά πειράματα που αφορούσαν την απόκριση σε γνωστό και άγνωστο θηρευτή ολοκληρώθηκαν το ίδιο έτος μέχρι τα τέλη Αύγουστου. Η μεθοδολογία που ακολουθήθηκε βασίστηκε σε αυτές των Amo et al. (2004; 2006) και Durand et al. (2012).

Ως γνωστός θηρευτής χρησιμοποιήθηκε το είδος *Dolichophis jugularis* (μαυρόφιδο) (Εικόνα 3.1.α), το οποίο είναι σαυροφάγο και συναντάται και στους τρεις πληθυσμούς, και ως άγνωστος θηρευτής χρησιμοποιήθηκε το επίσης σαυροφάγο είδος *Lampropeltis getula* (βασιλικό φίδι) (Εικόνα 3.1.β), το οποίο είναι είδος της Κεντρικής Αμερικής και δεν συναντάται στην Κύπρο. Τα δύο φίδια παραχωρήθηκαν από ιδιώτη για την περίοδο πραγματοποίησης των πειραμάτων και κρατούνταν σε terraria σε διαφορετικό χώρο από τον χώρο όπου κρατούνταν οι σαύρες, ώστε να μην υπάρξει οποιαδήποτε προηγούμενη αλληλεπίδραση χημικής ή οπτικής αναγνώρισης μεταξύ τους.



Εικόνα 3.1. α. Το είδος *Dolichophis jugularis* (μαυρόφιδο) που χρησιμοποιήθηκε ως γνωστός θηρευτής. β. Το είδος *Lampropeltis getula* (βασιλικό φίδι) που χρησιμοποιήθηκε ως άγνωστος θηρευτής

Για την εκτέλεση των πειραμάτων αρχικά τοποθετούσαμε τη σαύρα σε terrarium (80 x 40 x 40 cm<sup>3</sup>) που ήταν καλυμμένο και από τις τέσσερις πλευρές, ώστε ο περιβάλλον χώρος να μην αποσπά την προσοχή της σαύρας, ενώ έφερε λαμπτήρα (60 W) στο μέσο για την παροχή επαρκούς φωτισμού. Η θερμοκρασία δωματίου κυμαινόταν από 28 έως 30 °C.

Πάνω από το terrarium, τοποθετήθηκε ψηφιακή κινηματογραφική μηχανή, σε σημείο που κάλυπτε όλο το οπτικό πεδίο μέσω της οποίας καταγράφονταν οι αποκρίσεις της σαύρας στα εκάστοτε ερεθίσματα για διάστημα 30 λεπτών. Από τα 30 λεπτά, μόνο τα πρώτα 15 χρησιμοποιήθηκαν στην αξιολόγηση του ηθογράμματος. Τα ερεθίσματα ήταν χημικά (λωρίδα χαρτιού που παρέμεινε στο terrarium του φιδιού για τουλάχιστον δύο ημέρες) και οπτικά (παρουσίαση φιδιού που βρισκόταν αεροστεγώς κλειστό σε εφαπτόμενο terrarium). Στο πείραμα συμμετείχαν συνολικά 70 άτομα από όλους τους πληθυσμούς (Γέρι, 19 ενήλικα και 9 ανήλικα, Αγρός, 10 ενήλικα και 12 ανήλικα, Ακρωτήρι, 10 ενήλικα και 10 ανήλικα) και στο τέλος καταγράφονταν το μήκος κεφαλοκορμού, το βάρος και η σωματική τους θερμοκρασία. Στη συνέχεια αξιολογήθηκαν οι αποκρίσεις κάθε ατόμου με παρατήρηση των κινηματογραφήσεων, βάσει ειδικού ηθογράμματος (βλ. Παράρτημα II, Εικόνα Σ5.).

Οι συνδυασμοί ερεθισμάτων που αξιολογήθηκαν σε όλα τα άτομα των τριών πληθυσμών ήταν: ελέγχου (χαρτί ποτισμένο με νερό και άδειο εφαπτόμενο terrarium), χημικό ερέθισμα, οπτικό ερέθισμα, χημικό και οπτικό ερέθισμα και για τα δύο είδη θηρευτών. Δηλαδή, ελέγχθηκαν συνολικά επτά διαφορετικά σενάρια ανά άτομο. Σημειώνεται ότι κάθε άτομο αρχικά αφηνόταν για πέντε λεπτά να εγκλιματιστεί στο νέο

περιβάλλον και, ακολούθως, τοποθετούσαμε το χημικό ερέθισμα στο ένα άκρο του terrarium φροντίζοντας η σαύρα να βρίσκεται τουλάχιστον στο 2<sup>ο</sup> μέρος του terrarium προς την πλευρά του ερεθίσματος (< 40 cm απόσταση από το ερέθισμα), σύμφωνα με την υπάρχουσα σήμανση. Στις περιπτώσεις οπτικών σημάτων ακολουθήσαμε την ίδια διαδικασία και, ακολούθως, αφαιρούσαμε το συρόμενο κάλυμμα που βρισκόταν στο πλάι ώστε να αποκαλυφθεί το φίδι που βρισκόταν σε επαπτόμενο terrarium.

### **Επεξεργασία δεδομένων και στατιστική ανάλυση**

Αρχικά με τη χρήση του λογισμικού SPSS (IBM SPSS Statistics, V20), πραγματοποιήθηκε έλεγχος κατά πόσο τα δεδομένα έχουν κανονική κατανομή (έλεγχος Shapiro - Wilks) και ομοιογένεια στη διακύμανση των μεταβλητών (έλεγχος Levene). Ακολούθως, όπου απαιτείτο έγινε λογαρίθμιση ( $\log_{10}$ ) των δεδομένων και ελέγχθηκε αν υπάρχουν διαφορές στις σωματικές θερμοκρασίες των ατόμων μεταξύ των 7 διαφορετικών σεναρίων, με χρήση παραμετρικού ελέγχου εξαρτημένων μεταβλητών (paired t test). Στη συνέχεια, με χρήση μονόδρομης πολυπαραγοντικής ανάλυσης της διακύμανσης (one-way MANOVA) ελέγχθηκε εάν υπάρχουν διαφορές στις σωματικές θερμοκρασίες μεταξύ ηλικιακών και πληθυσμιακών ομάδων. Ακολούθησε έλεγχος  $\chi^2$  για να διαπιστωθεί κατά πόσο διαφέρουν οι συχνότητες εμφάνισης των καταγεγραμμένων ηθολογικών αποκρίσεων μεταξύ ηλικιακών και πληθυσμιακών ομάδων. Επίσης, ο ίδιος έλεγχος πραγματοποιήθηκε για να διαπιστωθεί κατά πόσο οι συχνότητες εμφάνισης των αποκρίσεων διαφέρουν μεταξύ των διαφορετικών ερεθισμάτων ανά πληθυσμό. Επιπλέον, με μονόδρομη πολυπαραγοντική ανάλυση της διακύμανσης αξιολογήθηκε κατά πόσο διαφέρει η ένταση των ηθολογικών αποκρίσεων, βάσει της χρονικής τους διάρκειας πληθυσμιακών ομάδων, καθώς και μεταξύ των διαφορετικών ερεθισμάτων.

#### **3.1.1.2. Αποτελέσματα**

Οι σωματικές θερμοκρασίες μεταξύ των δοκιμών δεν εμφάνισαν σημαντικές διαφορές σε κανένα από τους υπό μελέτη πληθυσμούς. Επίσης, μη σημαντικές διαφορές είχαν και οι σωματικές θερμοκρασίες μεταξύ ηλικιακών και πληθυσμιακών ομάδων (Πίνακας 3.1.).

Πίνακας 3.1. Μέσες τιμές των σωματικών θερμοκρασιών (°C) ανά πληθυσμό μεταξύ δοκιμών για ενήλικα και ανήλικα άτομα. ΧΜ: χημικό σήμα μαυρόφιδου, ΧΒ: χημικό σήμα βασιλικού φιδιού, ΟΜ: οπτικό σήμα μαυρόφιδου, ΟΒ: οπτικό σήμα βασιλικού φιδιού, ΧΟΜ: χημικό και οπτικό σήμα μαυρόφιδου, ΧΟΒ: χημικό και οπτικό σήμα βασιλικού φιδιού.

		Δοκιμές						
		Ελέγχου	ΧΜ	ΧΒ	ΟΜ	ΟΒ	ΧΟΜ	ΧΟΒ
Γέρι	Ενήλικα	26,23	26,2	26,53	26,46	26,45	26,33	26,28
	Ανήλικα	26,34	26,23	26,63	26,43	26,23	26,75	26,31
Αγρός	Ενήλικα	26,32	26,12	26,6	26,52	26,44	26,28	26,38
	Ανήλικα	26,1	25,85	26,68	26,233	26,25	26,27	26,28
Ακρωτήριο	Ενήλικα	25,86	26,18	26,23	26,2	26,1	26,28	26
	Ανήλικα	26,16	26,11	26,16	26,22	26,05	26,21	26,18

Εντοπίστηκαν ορισμένες διαφορές στη συχνότητα εμφάνισης των αποκρίσεων μεταξύ ηλικιακών ομάδων των πληθυσμών (Πίνακας 3.2.). Η μόνη σημαντική διαφορά μεταξύ πληθυσμών στη συχνότητα εμφάνισης των αποκρίσεων για τα ενήλικα άτομα, ήταν αυτή της διάρκειας σκαψίματος για το χημικό ερέθισμα του βασιλικού φιδιού ( $\chi^2_{(2)} = 6,757$   $p < 0,05$ ). Οι αντίστοιχες διαφορές για τα ανήλικα άτομα ήταν στην κίνηση γλώσσας για το χημικό ερέθισμα του βασιλικού φιδιού ( $\chi^2_{(2)} = 8,043$   $p < 0,05$ ) και στη διάρκεια τρεξίματος για το ίδιο ερέθισμα ( $\chi^2_{(2)} = 9,136$   $p < 0,05$ ). Σε καμία ηλικιακή ομάδα δεν βρέθηκαν σημαντικές διαφορές στη συχνότητα εμφάνισης των ηθολογικών αποκρίσεων μεταξύ των διαφορετικών ερεθισμάτων.

Πίνακας 3.2. Οι σημαντικές διαφορές στη συχνότητα εμφάνισης των αποκρίσεων μεταξύ ηλικιακών ομάδων από τους τρεις πληθυσμούς. Οι συντομεύσεις των ερεθισμάτων δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 3.1.

Ερέθισμα	Απόκριση	$\chi^2$	p<
<b>Γέρι</b>			
<b>ΧΒ</b>	Κίνηση γλώσσας	7,248	0,01
<b>ΧΒ</b>	Τρέξιμο	4,732	0,05
<b>ΟΒ</b>	Σκάψιμο	5,305	0,05
<b>ΧΟΒ</b>	Κίνηση γλώσσας	6,604	0,05
<b>Αγρός</b>			
<b>ΟΒ</b>	Σκάψιμο	6,418	0,05
<b>Ακρωτήριο</b>			
<b>Ελέγχου</b>	Τρέξιμο	5,495	0,05

Η ένταση των αποκρίσεων στα ερεθίσματα δεν εμφάνισε διαφορές για κανέναν πληθυσμό μεταξύ ηλικιακών ομάδων και έτσι τα δεδομένα ομαδοποιήθηκαν ανά πληθυσμό για την πραγματοποίηση της ανάλυσης που ακολούθησε. Οι σημαντικές διαφορές της ανάλυσης των αποκρίσεων μεταξύ πληθυσμών δίνονται στον Πίνακα 3.3. Επιπλέον, βρέθηκαν ορισμένες διαφορές στην ένταση των αποκρίσεων μεταξύ των διαφορετικών ερεθισμάτων και δίνονται στον Πίνακα 3.4. Οι μέσες τιμές των ποσοστών εμφάνισης των ερεθισμάτων ανά ηλικιακή ομάδα καθώς και οι μέσες τιμές διάρκειας των ερεθισμάτων ανά πληθυσμό δίνονται στους Πίνακες 3.5. και 3.6. αντίστοιχα.

Πίνακας 3.3. Αποτελέσματα one-way MANOVA για τις διαφορές στις αποκρίσεις των ατόμων μεταξύ πληθυσμών. Οι συντομεύσεις δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 3.1.

Ερεθίσμα	Απόκριση	F	p	Post-Hoc Tukey HSD		
				p		
				Γέρι	Αγρός	
				Αγρός	Ακρωτήρι	Ακρωτήρι
Ελέγχου	Διάρκεια τρεξίματος	8,715	<0,01	<0,001	>0,05	<0,05
	Διάρκεια σκαψίματος	3,281	<0,05	>0,05	<0,05	>0,05
XM	Κίνηση γλώσσας	4,021	<0,05	<0,05	>0,05	>0,05
	Διάρκεια σκαψίματος	3,584	<0,05	<0,05	>0,05	>0,05
XOM	Διάρκεια τρεξίματος	5,656	<0,05	>0,05	<0,01	>0,05



Πίνακας 3.4. Τα αποτελέσματα one-way MANOVA για τις σημαντικές διαφορές για την ένταση των αποκρίσεων μεταξύ ερεθισμάτων. Οι συντομεύσεις δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 3.1.

Απόκριση	F	p	Post-Hoc Tukey HSD	
			Ερεθίσματα	p
			<b>Γέρι</b>	
Διάρκεια τρεξίματος	2,754	<0,05	OM - XOM	<0,05
Κίνηση γλώσσας	2,420	<0,05	XB - XOB	
Διάρκεια σκαψίματος	7,122	<0,001	Ελέγχου - XM, XB, OM, OB, XOM, XOB	<0,001
			<b>Αγρός</b>	
			-	
			<b>Ακρωτήριο</b>	
			-	

Πίνακας 3.5. Μέσες τιμές των ποσοστών (%) για τις συχνότητες εμφάνισης των αποκρίσεων για κάθε ηλικιακή ομάδα από τους τρεις πληθυσμούς. Οι συντομεύσεις των ερεθισμάτων δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 3.1.

	<b>Γέρι</b>						
	<b>Ελέγχου</b>	<b>XM</b>	<b>XB</b>	<b>OM</b>	<b>OB</b>	<b>XOM</b>	<b>XOB</b>
<b>Ενήλικα</b>							
Κίνηση ουράς	-	5,3	-	26,3	15,8	21,1	15,8
Τρέξιμο	63,2	84,2	84,2	78,9	84,2	68,4	57,9
Κίνηση γλώσσας	57,9	84,2	84,2	57,9	68,4	68,4	73,7
Σκάψιμο	42,1	36,7	57,9	52,6	42,1	31,6	21,1
<b>Ανήλικα</b>							
Κίνηση ουράς	-	-	3,6	22,2	14,3	11,1	11,1
Τρέξιμο	55,6	55,6	44,4	88,9	55,6	44,4	44,4
Κίνηση γλώσσας	66,7	66,7	33,3	66,7	33,3	44,4	22,2
Σκάψιμο	44,4	32,1	22,2	55,6	-	22,2	22,2
	<b>Αγρός</b>						
<b>Ενήλικα</b>	<b>Ελέγχου</b>	<b>XM</b>	<b>XB</b>	<b>OM</b>	<b>OB</b>	<b>XOM</b>	<b>XOB</b>
Κίνηση ουράς	-	10	-	-	20	20	-
Τρέξιμο	80	80	90	90	90	70	50
Κίνηση γλώσσας	60	90	100	70	60	70	50
Σκάψιμο	20	20	30	30	70	20	20
<b>Ανήλικα</b>							

Κίνηση ουράς	8,3	-	25	25	16,7	8,3	25
Τρέξιμο	100	91,7	100	100	83,3	75	83,3
Κίνηση γλώσσας	83,3	75	91,7	66,7	75	75	66,7
Σκάψιμο	25	8,3	8,3	41,7	16,7	41,7	41,7
<b>Ακρωτήριο</b>							
<b>Ενήλικα</b>	<b>Ελέγχου</b>	<b>XM</b>	<b>XB</b>	<b>OM</b>	<b>OB</b>	<b>XOM</b>	<b>XOB</b>
Κίνηση ουράς	20	-	10	10	-	-	10
Τρέξιμο	40	80	80	60	80	80	70
Κίνηση γλώσσας	60	80	80	90	70	80	50
Σκάψιμο	-	-	10	20	30	40	40
<b>Ανήλικα</b>							
Κίνηση ουράς	10	-	-	-	-	20	20
Τρέξιμο	90	80	80	80	60	70	40
Κίνηση γλώσσας	90	80	70	80	80	90	60
Σκάψιμο	-	30	20	50	30	30	20

Πίνακας 3.6. Μέσοι όροι των τιμών των αποκρίσεων που αξιολογήθηκαν βάσει των ερεθισμάτων από τους τρεις πληθυσμούς. Οι συντομεύσεις των ερεθισμάτων δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 3.1. Οι τιμές δίνονται σε δευτερόλεπτα με εξαίρεση τον αριθμό κινήσεων της γλώσσας.

	Ελέγχου	XM	XB	OM	OB	XOM	XOB
<b>Γέρι</b>							
Κίνηση ουράς	-	0,4	0,07	0,75	0,64	1,36	6,21
Διάρκεια τρεξίματος	5,64	7,6	7	9,3	5,07	4,21	4,78
Κίνηση γλώσσας	3,85	6,78	5,5	2,5	2,9	3,57	2,1
Διάρκεια σκαψίματος	7,8	10,35	14,4	6,46	6	7,71	6,79
<b>Αγρός</b>							
Κίνηση ουράς	0,18	0,1	0,45	1,7	0,36	0,5	0,81
Διάρκεια τρεξίματος	14,1	10,36	9,6	11,5	9	7,9	5,32
Κίνηση γλώσσας	4,45	3	4	2,2	2,31	3,45	1,9
Διάρκεια σκαψίματος	2,81	0,6	7,5	4,14	13,4	8,68	5,3
<b>Ακρωτήριο</b>							
Κίνηση ουράς	0,5	-	0,1	0,1	-	0,45	1,6
Διάρκεια τρεξίματος	7,7	10	9,75	10,6	7,95	10,35	6,7
Κίνηση γλώσσας	3,2	3,05	2,6	2,75	2,85	2,6	1,85
Διάρκεια σκαψίματος	-	2,35	6,2	7,6	6,85	3,75	6,4

### 3.1.1.3. Συζήτηση

Όλες οι συμπεριφορικές αποκρίσεις που αξιολογήθηκαν, εμφανίστηκαν και στους τρεις πληθυσμούς. Παρ' όλα αυτά, δεν ήταν δυνατό να εντοπιστούν διαφορές στις συχνότητες εμφάνισης των αποκρίσεων μεταξύ των διαφορετικών ερεθισμάτων. Η διάκριση των θηρευτών σε υψηλού ή χαμηλού κινδύνου είναι σημαντική για την εξοικονόμηση ενέργειας και χρόνου από τα άτομα (βλ. Κεφάλαιο 3.1.), και αρκετά είδη σαυρών έχουν επιδείξει διαφοροποιημένες αποκρίσεις σε αντίστοιχες δοκιμές, οι οποίες σχετίζονται με το κέρδος που επιφέρει αυτή η διάκριση (Amo et al. 2003, 2004, 2006; Durand et al. 2012).

Η αναγνώριση ενός άγνωστου μεν, αλλά σαυροφάγου θηρευτή, ως χαμηλής επικινδυνότητας θα είχε ως αποτέλεσμα λανθασμένες αποκρίσεις που θα επέφεραν το μέγιστο κόστος (Downes 2001; Ajie et al. 2007; Aubret et al. 2007). Στο γεγονός αυτό πιθανόν οφείλεται η αδυναμία εντοπισμού διαφορετικών αποκρίσεων στη συχνότητα εμφάνισής τους, δηλαδή, λόγω της αναγνώρισης και αντιμετώπισης του βασιλικού φιδιού ως θηρευτή υψηλής επικινδυνότητας. Επιπλέον, στην περίπτωση των υπό εξέταση πληθυσμών, τα περισσότερα φίδια που είναι πιθανό να συναντήσουν οι σαύρες στο πεδίο (με εξαίρεση το *Typhlops vermicularis*), είναι σαυροφάγα (Πίνακας 2.1.). Αυτό είναι δυνατό να οδηγεί στις ίδιες αποκρίσεις απέναντι σε όλους τους τύπους φιδιών λόγω αντίστοιχων εμπειριών (Amo et al. 2006).

Οι αποκρίσεις μεταξύ ηλικιακών ομάδων παρουσίασαν ορισμένες διαφορές στις συχνότητες εμφάνισής τους, κυρίως στον πληθυσμό από το Γέρι (Πίνακας 3.2.). Στην περίπτωση αυτή τα ενήλικα άτομα είχαν υψηλότερα επίπεδα από τα ανήλικα (Πίνακας 3.5.) στις συχνότητες εμφάνισης ορισμένων αποκρίσεων (κίνηση γλώσσας, τρέξιμο και σκάψιμο), σε όλα τα ερεθίσματα του βασιλικού φιδιού (Πίνακας 3.2.). Το ίδιο φαίνεται να ισχύει και στην περίπτωση των ατόμων από τον Αγρό (σκάψιμο), όσον αφορά το οπτικό ερέθισμα του βασιλικού φιδιού (Πίνακας 3.2. και 3.5.). Οι υψηλές συχνότητες αποκρίσεων των ενήλικων σαυρών στην παρουσία θηρευτών είναι κάτι που έχει παρατηρηθεί και σε παλαιότερες έρευνες και έχει αποδοθεί στη μεγαλύτερη εμπειρία των ενήλικων ατόμων σε αντίθεση με τα πιο «ανυποψίαστα» ανήλικα (Van Damme et al. 1995; Whiting et al. 2003). Η συχνότητα τρεξίματος στα ανήλικα άτομα του Ακρωτηρίου ήταν υψηλότερη κατά το ερέθισμα ελέγχου από τα ενήλικα άτομα, κάτι που επίσης υποδεικνύει μεγαλύτερη εμπειρία των ενήλικων ατόμων.

Παρά τη γενικότερη εικόνα των αποτελεσμάτων, από την οποία απουσιάζει κάποιο συγκεκριμένο πρότυπο αποκρίσεων (π.χ. υψηλότερες συχνότητες αποκρίσεων προς τον

γνωστό θηρευτή), πρέπει να σημειωθεί ότι παρόμοια «τυχαία» ευρήματα έχουν καταγραφεί και σε άλλες παρόμοιες έρευνες (Murray et al. 2004; Stapley 2004; Wagner & Zani 2017), λόγω της δυσκολίας πλήρους ελέγχου των μεταβλητών που επηρεάζουν τα πειράματα ηθολογίας. Επίσης, η απουσία καθολικών προτύπων μεταξύ πληθυσμών πιθανόν οφείλεται στις διαφορετικές οικολογικές παραμέτρους (π.χ. θηρευτική πίεση, διαφορετικοί τύποι θηρευτών, τύπος ενδιαιτήματος κτλ.) που επικρατούν στους διαφορετικούς πληθυσμούς και επηρεάζουν τις αντιθηρευτικές στρατηγικές που ακολουθούν (Blumstein & Daniel 2004; Berger et al. 2007; Cooper & Wilson 2007; Pafilis et al. 2009a). Αυτό γίνεται πιο εμφανές αν παρατηρήσουμε ότι, παρότι η ένταση των αποκρίσεων δεν διαφέρει μεταξύ ηλικιακών ομάδων ανά πληθυσμό, εμφανίζονται σημαντικές διαφορές στις αποκρίσεις των ατόμων μεταξύ των διαφορετικών πληθυσμών (Πίνακας 3.3.).

Επιπλέον, η χρήση των ίδιων ατόμων φιδιών για τα ερεθίσματα θηρευτών πιθανό να είχε σαν αποτέλεσμα σε αποκρίσεις που σχετίζονται με χαρακτηριστικά (χημικά ή οπτικά) του συγκεκριμένου ατόμου, και όχι με τις γενικότερες αποκρίσεις των ατόμων απέναντι στο είδος θηρευτή. Παρ' όλα αυτά, μια τέτοια πιθανότητα είναι απομακρυσμένη καθώς τα άτομα που χρησιμοποιήθηκαν οπτικά έφεραν τα τυπικά χαρακτηριστικά των αντίστοιχων ειδών, ενώ δεν υπάρχουν ενδείξεις από προηγούμενες εργασίες ατομικής διάκρισης των σαυροφάγων θηρευτών, καθώς η αξιολόγηση του κινδύνου σχετίζεται με την απειλή βάσει της διατροφικής τους προτίμησης (Amo et al. 2004; Durand et al. 2012).

Παρά το γεγονός ότι εμφανίζονται ορισμένες διαφορές στην ένταση των αποκρίσεων μεταξύ πληθυσμών αλλά και μεταξύ διαφορετικών ερεθισμάτων (Πίνακας 3.3. και 3.4.), με βάση τα υπάρχοντα δεδομένα, δεν μπορεί να δοθεί ερμηνεία που να ακολουθεί κάποιο πρότυπο σύνδεσης της αντιθηρευτικής συμπεριφοράς των ατόμων με τους τύπους των θηρευτών ή με γνωστές διαφορές των οικολογικών χαρακτηριστικών των ενδιαιτημάτων των πληθυσμών. Αυτό πιθανό να οφείλεται σε μεθοδολογικά σφάλματα ή σε απρόβλεπτες οικολογικές μεταβλητές, όπως έχει αναφερθεί προηγουμένως.

### **3.2. Διαφυγή με τρέξιμο**

Όπως έχει προαναφερθεί, η θηρευτική πίεση που βιώνουν οι πληθυσμοί καθορίζει σε μεγάλο βαθμό τις πιθανότητες επιβίωσης και αναπαραγωγής των ατόμων (Vitt & Caldwell 2013; Lagos & Herberstein 2017). Επιπλέον, είναι ένας από τους σημαντικότερους παράγοντες που διαμορφώνουν τη συμπεριφορά των ειδών, η οποία είναι ανάλογη με την πίεση που αυτά δέχονται (Blumstein & Daniel 2004; Losos et al. 2006).

Η επιτυχημένη εφαρμογή αντιθηρευτικών συμπεριφορών προσβλέπει στην αποφυγή ή τη διαφυγή από τους θηρευτές τους, ενώ οι στρατηγικές που ακολουθούν τα διάφορα είδη διαμορφώνονται ανάλογα με τους τύπους των κινδύνων (θηρευτών) που έχουν να αντιμετωπίσουν (Lind & Cresswell 2005). Γενικά, έχει παρατηρηθεί σε διάφορα τάξα ότι το είδος και οι ικανότητες του θηρευτή να εντοπίσει και να συλλάβει ένα θήραμα παίζουν σημαντικό ρόλο στη διαμόρφωση και εφαρμογή των ανάλογων αντιθηρευτικών στρατηγικών. Κάτι αντίστοιχο φαίνεται να ισχύει και στις σαύρες (Langridge et al. 2007; Rundus et al. 2007; Rodríguez - Prieto et al. 2010). Χαρακτηριστικό παράδειγμα της επίδρασης της θηρευτικής πίεσης που βιώνουν οι πληθυσμοί στη διαμόρφωση της οικολογίας τους είναι οι μειωμένες αντιθηρευτικές αποκρίσεις (συμπεριφορικά και φυσιολογικά) που παρατηρούνται σε περιπτώσεις στις οποίες απουσιάζουν ή είναι λιγοστοί οι θηρευτές (π.χ. απομονωμένα νησιά) (Pérez - Mellado et al. 1997; Pafilis et al. 2008a; Brock et al. 2015). Σε αυτές τις καταστάσεις τα άτομα εμφανίζονται λιγότερο «καχύποπτα» ή μπορεί ακόμη και να φθίνουν παντελώς ορισμένες αντιθηρευτικές αποκρίσεις (Magurran 1999; Blumstein & Daniel 2004; Pafilis et al. 2009a, b). Παρ' όλα αυτά, σύμφωνα με την υπόθεση «φαντάσματος των θηρευτών του παρελθόντος», εξειδικευμένες αντιθηρευτικές στρατηγικές μπορούν να εξακολουθήσουν να υφίστανται ακόμη και μετά την εξαφάνιση του αντίστοιχου τύπου θηρευτή, όταν το κόστος διατήρησής τους δεν είναι μεγάλο (Peckarsky & Penton 1988; Byers 1997).

Μια πολύ συχνά χρησιμοποιούμενη στρατηγική που ακολουθούν οι σαύρες για να διαφύγουν από θηρευτές στηρίζεται στην ταχύτατη απομάκρυνσή τους από αυτούς (Cooper et al. 2006; de Barros 2010; Cooper & Martin 2016). Σύμφωνα με τους Hertz et al. (1982), η ικανότητα διαφυγής από έναν θηρευτή εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από τη θερμοκρασία σώματος που έχει το άτομο τη στιγμή της επίθεσης. Δηλαδή, άτομα με χαμηλή θερμοκρασία μπορούν να κινηθούν με μικρότερη ταχύτητα και με λιγότερη ακρίβεια στις κινήσεις τους απ' ό,τι άτομα με υψηλότερη θερμοκρασία σώματος. Στην ίδια έρευνα βρέθηκε πως τα άτομα που αδυνατούσαν να τρέξουν μακριά από τον θηρευτή (λόγω θερμοκρασίας), επέλεξαν να ακολουθήσουν εναλλακτική στρατηγική και παρέμεναν στον χώρο τους κρατώντας επιθετική στάση (ανοιχτό στόμα και απότομες κινήσεις της ουράς), ώστε να αποτρέψουν τον θηρευτή τους. Η επιλογή επιθετικής συμπεριφοράς αντί της προσπάθειας διαφυγής πιθανόν συναντάται σε ορισμένους εξώθερμους οργανισμούς όταν για κάποιον λόγο (π.χ. θερμοκρασία, τραυματισμός) η κινητική ικανότητά τους είναι περιορισμένη (Hertz et al. 1982).

Η θεωρία της διαφυγής (escape theory) αναφέρεται στις καταστάσεις στις οποίες ένα άτομο θα εντοπίσει κάποιον θηρευτή και θα παρακολουθεί/αξιολογεί την προσέγγισή του, μέχρι το σημείο όπου το κέρδος του να παραμείνει στη θέση του, θα είναι μικρότερο από το κέρδος του να προβεί σε απόπειρα διαφυγής (Ydenberg & Dill 1986; Lima 1992; Taraborelli et al. 2003; Cooper & Wilson 2007; Pafilis et al. 2009a). Η απόσταση πρόκλησης διαφυγής (ΑΠΔ) από τον θηρευτή καλείται η ελάχιστη απόσταση στην οποία θα επιτρέψει ένα άτομο να προσεγγίσει ο θηρευτής πριν αυτό αποπειραθεί να διαφύγει, και αποτελεί συνήθη μέτρηση που χρησιμοποιείται στην αξιολόγηση της γενικότερης αντιθηρευτικής συμπεριφοράς των σαυρών (Amo et al. 2006; Cooper & Wilson 2007; Cooper 2011). Επίσης, σε ανάλογο ισοζύγιο κόστους - κέρδους μπορεί να αποδοθεί και η απόσταση την οποία θα διανύσει ένα άτομο μέχρι την πρώτη παύση, μετά την απομάκρυνσή του από τον θηρευτή (απόσταση απομάκρυνσης, ΑΑ) (Cooper & Wilson 2007).

Παρ' όλα αυτά, οι ΑΠΔ και ΑΑ μπορεί να επηρεάζονται από διάφορους παράγοντες, όπως οι θερμοκρασίες σώματος και περιβάλλοντος, η πυκνότητα και η προσβασιμότητα των καταφυγίων (Bulova 1994; Cooper & Wilson 2007), ο τύπος του θηρευτή, καθώς και η γενικότερη θηρευτική πίεση που βιώνει κάποιος πληθυσμός. (Stankowich & Blumstein 2005; Lind & Cresswell 2005; Berger et al. 2007).

Πέραν της επιλογής για ταχύτερη απομάκρυνση προς το πλησιέστερο καταφύγιο, στην παρουσία θηρευτών, ορισμένα είδη σαυρών μπορούν να επιλέξουν να διαφύγουν με προσωρινό κρύψιμο, σκάβοντας στο υπόστρωμα όταν η σύστασή του το επιτρέπει (π.χ. αμμώδες) (Van Damme & Quick 2001). Το σκάψιμο συχνά υποβοηθείται από την παρουσία εξειδικευμένων «εργαλείων», όπως για παράδειγμα οι άκανθες στα δάχτυλα ορισμένων ειδών (Higham 2015). Επιπλέον, σημειώνεται πως, πέραν του τρεξίματος, που αποτελεί τη συχνότερη απόκριση μιας σαύρας στην παρουσία θηρευτή, υπάρχουν και άλλου τύπου αντιθηρευτικές στρατηγικές, όπως για παράδειγμα η τονική ακινησία (Gomes et al. 2004; Torres - Cervantes et al. 2004; Santos et al. 2010; Durso 2011) και η κρύψη (Heatwole 1968; Stuart - Fox et al. 2008).

### **3.2.1. Στρατηγικές διαφυγής από θηρευτές με τρέξιμο**

#### **3.2.1.1. Μεθοδολογία**

Κατά το έτος 2016, μεταξύ Μαΐου και Αύγουστου, πραγματοποιήθηκαν μετρήσεις που αφορούσαν την απόσταση πρόκλησης διαφυγής (ΑΠΔ) και την απόσταση απομάκρυνσης



(AA) στους τρεις υπό μελέτη πληθυσμούς (Γέρι, Αγρός, Ακρωτήρι). Η καταγραφή και αξιολόγηση των ΑΠΔ και ΑΑ βασίστηκε στη μεθοδολογία των Cooper & Wilson (2007) και Cooper et al. (2009), ώστε να είναι δυνατή η αξιολόγηση της συμπεριφοράς διαφυγής ατόμων από τους εν λόγω πληθυσμούς.

Αρχικά, ως απόσταση έναρξης της προσέγγισης για όλα τα άτομα ορίστηκαν τα 6 μέτρα. Η προσέγγιση γινόταν από το πλάι (ποτέ από μπροστά ή πίσω), με σταθερή ταχύτητα (ca. 96 μέτρα ανά λεπτό) αφού πρώτα, επιβεβαιωνόταν πως το άτομο είχε αντιληφθεί την παρουσία του ερευνητή - θηρευτή. Στην περίπτωση που κάποιο άτομο δεν πραγματοποιούσε στάση μετά τη διαφυγή του αλλά κατέφευγε σε καταφύγιο (π.χ. θάμνος, ρωγμή, λαγούμι), σημειωνόταν η απόσταση του καταφυγίου από την αρχική θέση του ατόμου ενώ σημειωνόταν και η επιλογή χρήσης καταφυγίου. Επιπλέον, καταγράφονταν η ηλικιακή ομάδα κάθε ατόμου (ενήλικο ή ανήλικο) καθώς και οι θερμοκρασίες εδάφους στο σημείο του αρχικού εντοπισμού του κάθε ατόμου και οι θερμοκρασίες αέρα (10 cm πάνω από το σημείο εντοπισμού).

Συνολικά καταγράφηκαν ΑΠΔ και ΑΑ για 37 άτομα από το Γέρι (22 ενήλικα, 15 ανήλικα), 22 άτομα από τον Αγρό (12 ενήλικα, 10 ανήλικα) και 37 άτομα από το Ακρωτήρι (23 ενήλικα, 14 ανήλικα). Σημειώνεται ότι τα άτομα από τον Αγρό ήταν πολύ δύσκολο να προσεγγιστούν στα 6 μέτρα χωρίς να απομακρυνθούν, και σε αυτό οφείλεται το μικρότερο δείγμα σε σχέση με τους άλλους πληθυσμούς. Δείγμα του πρωτοκόλλου που χρησιμοποιήθηκε για τη συλλογή των δεδομένων του Κεφαλαίου 3.2.1. δίνεται στο Παράρτημα II (Εικόνα Σ6.).

### **Επεξεργασία δεδομένων και στατιστική ανάλυση**

Αρχικά αξιολογήθηκε κατά πόσο υπάρχει συσχέτιση μεταξύ θερμοκρασιών εδάφους ( $T_g$ ) και αέρα ( $T_a$ ) με τις αντιθηρευτικές επιδόσεις των ατόμων που καταγράφηκαν από κάθε πληθυσμό (ΑΠΔ και ΑΑ), χρησιμοποιώντας τον συντελεστή συσχέτισης Pearson (Pearson product-moment correlation coefficient,  $r$ ).

Αρχικά με τη χρήση του λογισμικού SPSS (IBM SPSS Statistics, V20), πραγματοποιήθηκε έλεγχος κατά πόσο τα δεδομένα έχουν κανονική κατανομή (έλεγχος Shapiro - Wilks) και ομοιογένεια στη διακύμανση των μεταβλητών (έλεγχος Levene). Ακολούθως, όπου απαιτείτο έγινε λογαρίθμιση ( $\log_{10}$ ) και με χρήση μονόδρομης ανάλυσης της διακύμανσης αξιολογήθηκε κατά πόσο εμφανίζονται διαφορές μεταξύ ηλικιακών και πληθυσμιακών ομάδων στις ΑΠΔ και ΑΑ. Ο ίδιος έλεγχος

χρησιμοποιήθηκε διακρίνοντας τα άτομα σε αυτά που χρησιμοποίησαν και σε αυτά που δεν χρησιμοποίησαν καταφύγιο μετά τη διαφυγή τους, τόσο μεταξύ ατόμων από τους ίδιους πληθυσμούς όσο και μεταξύ των διαφορετικών πληθυσμών. Οι διαφορές στη συχνότητα χρήσης καταφυγίου μεταξύ πληθυσμιακών ομάδων αξιολογήθηκαν με τη χρήση του ελέγχου  $\chi^2$ .

### 3.2.1.2. Αποτελέσματα

Σε κανένα πληθυσμό δεν βρέθηκε συσχέτιση της θερμοκρασίας εδάφους ( $T_g$ ) και της θερμοκρασίας αέρα ( $T_a$ ) με τις επιδόσεις των ΑΠΔ και ΑΑ. Δεν βρέθηκε σημαντική στατιστική διαφορά στις επιδόσεις ΑΠΔ και ΑΑ μεταξύ ενήλικων και ανήλικων ατόμων εντός των πληθυσμών (ANOVA: Γέρι, ΑΠΔ,  $F_{(1,35)} = 0,155$   $p > 0,05$ . ΑΑ,  $F_{(1,35)} = 0,840$   $p > 0,05$ ; Αγρός, ΑΠΔ,  $F_{(1,20)} = 2,731$   $p > 0,05$ . ΑΑ,  $F_{(1,20)} = 1,016$   $p > 0,05$ ; Ακρωτήριο, ΑΠΔ,  $F_{(1,35)} = 1,100$   $p > 0,05$ . ΑΑ,  $F_{(1,35)} = 0,470$   $p > 0,05$ ), και έτσι τα δεδομένα ομαδοποιήθηκαν ανά πληθυσμό.

Η πολλαπλή ανάλυση διακύμανσης (one-way MANOVA) έδειξε πως οι τιμές ΑΠΔ των ατόμων από τον πληθυσμό στο Γέρι (2,66 m) διέφεραν σημαντικά από αυτές των πληθυσμών στον Αγρό (3,1 m) και στο Ακρωτήριο (3,04 m). Επίσης, οι τιμές ΑΑ των ατόμων από το Ακρωτήριο (3,51 m) διέφεραν σημαντικά από αυτές των ατόμων από Γέρι (2,04 m) και Αγρό (2,18 m) (Πίνακας 3.7.).

Πίνακας 3.7. Αποτελέσματα πολλαπλής ανάλυσης διακύμανσης (one-way MANOVA) των τιμών ΑΠΔ και ΑΑ μεταξύ των τριών πληθυσμών.

		ΑΠΔ	
F	p	Post Hoc (LSD)	
		p-value	
		Αγρός	Ακρωτήριο
3,683	0,029	Γέρι	0,025
			<b>0,023</b>
			Ακρωτήριο
		Αγρός	0,789

		AA		
F	P	Post Hoc (LSD)		
		p-value		
		Αγρός	Ακρωτήριο	
11,499	<0,001	Γέρι	0,799	<0,001
		Αγρός		<0,001

Τα άτομα από το Γέρι που χρησιμοποίησαν καταφύγια κατά τη διαφυγή τους σημείωσαν σημαντικά μικρότερες τιμές ΑΠΔ (2,4 m) και ΑΑ (1,66 m) σε σχέση με τα άτομα που δεν χρησιμοποίησαν καταφύγια (ΑΠΔ = 3 m, ΑΑ = 2,56 m) (ANOVA: ΑΠΔ,  $F_{(1,35)} = 11,111$   $p = 0,002$ ; ΑΑ,  $F_{(1,35)} = 9,929$   $p = 0,003$ ). Παρότι τα άτομα από τον Αγρό που χρησιμοποίησαν καταφύγια δεν εμφάνισαν σημαντικές διαφορές για τις τιμές ΑΠΔ (2,9 m) σε σχέση με αυτά που δεν χρησιμοποίησαν (3,39 m), οι αντίστοιχες τιμές ΑΑ (1,51 m και 3,14 m) είχαν σημαντικές διαφορές (ANOVA: ΑΠΔ,  $F_{(1,20)} = 2,679$   $p > 0,05$ ; ΑΑ,  $F_{(1,35)} = 12,546$   $p < 0,005$ ).

Δεν βρέθηκε σημαντική διαφορά μεταξύ των ατόμων Ακρωτηρίου είτε χρησιμοποίησαν (ΑΠΔ = 2,99 m και ΑΑ = 3,46 m) είτε δεν χρησιμοποίησαν (ΑΠΔ = 3,16 m και ΑΑ = 3,63 m) καταφύγια κατά τη διαφυγή τους (ANOVA: ΑΠΔ,  $F_{(1,35)} = 0,473$   $p > 0,496$ ; ΑΑ,  $F_{(1,35)} = 0,080$   $p > 0,05$ ).

Τα άτομα που χρησιμοποίησαν καταφύγια μεταξύ των τριών πληθυσμών εμφάνισαν σημαντικές διαφορές στις τιμές ΑΠΔ και ΑΑ, σε αντίθεση με τα άτομα που δεν χρησιμοποίησαν καταφύγια, τα οποία δεν επέδειξαν σημαντικές διαφορές (Πίνακας 3.8.). Η συχνότητα χρήσης των καταφυγίων μεταξύ πληθυσμών δεν εμφάνισε σημαντικές διαφορές (Γέρι - Αγρός:  $\chi^2 = 0,031$   $p > 0,05$ ; Αγρός - Ακρωτήριο:  $\chi^2 = 0,1218$   $p > 0,05$ ; Γέρι - Ακρωτήριο:  $\chi^2 = 2,135$   $p > 0,05$ ).

Πίνακας 3.8. Αποτελέσματα ανάλυσης διακύμανσης (one-way ANOVA) για τις τιμές ΑΠΔ και ΑΑ μεταξύ πληθυσμών για τα άτομα που χρησιμοποίησαν καταφύγια κατά τη διαφυγή τους.

<b>ΑΠΔ</b>				
<b>F</b>	<b>p</b>		<b>Post Hoc (LSD)</b>	
			<b>p-value</b>	
			<b>Αγρός</b>	<b>Ακρωτήριο</b>
4,727	0,01	<b>Γέρι</b>	0,108	<b>0,012</b>
		<b>Αγρός</b>		0,908
<b>ΑΑ</b>				
<b>F</b>	<b>P</b>		<b>Post Hoc (LSD)</b>	
			<b>p-value</b>	
			<b>Αγρός</b>	<b>Ακρωτήριο</b>
16,930	<0,001	<b>Γέρι</b>	0,980	<b>&lt;0,001</b>
		<b>Αγρός</b>		<b>&lt;0,001</b>

### 3.2.1.3. Συζήτηση

Δεδομένης της δυσκολίας ποσοτικοποίησης της θηρευτικής πίεσης, η χρήση καταλόγων της ποικιλότητας θηρευτών κάθε περιοχής, χρησιμοποιείται συχνά ώστε να υπάρχει επαρκής εικόνα της θήρευσης που βιώνουν οι πληθυσμοί. Επιπλέον, είναι δυνατό να εντοπιστούν θηρευτές με ιδιαίτερα χαρακτηριστικά και έτσι να αξιολογηθεί το αντίκτυπο που έχουν στη διαμόρφωση εξειδικευμένων αντιθηρευτικών συμπεριφορών από τα θηράματά τους (Chapple & Swain 2004; Losos et al. 2004; Pafilis et al. 2009a, b; Raia et al. 2010; Cooper & Pérez - Mellado 2012; Bateman & Fleming 2014; Brock et al. 2015;

Itescu et al. 2017). Παρ' όλα αυτά θα πρέπει να σημειωθεί ότι αποτελεί έμμεση πρακτική, κατά την εφαρμογή της οποίας δεν είναι δυνατό να εκτιμηθεί η επίδραση που έχει η συχνότητα παρουσίας (πυκνότητα πληθυσμών) των θηρευτών στους διαφορετικούς πληθυσμούς, όπως και η προτίμηση που επιδεικνύουν στην κατανάλωση του συγκεκριμένου είδους σαύρας.

Η αντιθηρευτική συμπεριφορά των πληθυσμών συχνά εμφανίζει διαφορές μεταξύ ηλικιακών ομάδων. Στην περίπτωση σαυρών του γένους *Acanthodactylus*, αυτό πιθανόν οφείλεται στα υψηλότερα επίπεδα δραστηριότητας που χαρακτηρίζει τα ανήλικα άτομα και άρα τη συχνότερη έκθεσή τους σε θηρευτές, που πιθανόν οδηγούν σε πιο αποδοτικές στρατηγικές (Nagy 2000; Hawlena et al. 2006; Herczeg et al. 2007). Σύμφωνα με τις τιμές απόστασης πρόκλησης διαφυγής (ΑΠΔ) και απόσταση απομάκρυνσης (ΑΑ), σε κανένα πληθυσμό δεν εντοπίστηκαν διαφορές όσον αφορά τη στρατηγική που ακολουθούν κατά τη διαφυγή τους με τρέξιμο οι διαφορετικές ηλικιακές κλάσεις.

Η πρόβλεψη σύμφωνα με τη θεωρία διαφυγής είναι ότι οι τιμές ΑΠΔ και ΑΑ θα αυξάνονται όταν αυξάνεται η θηρευτική πίεση (Ydenberg & Dill 1986; Cooper & Pérez - Mellado 2012). Στην περίπτωση της παρούσας εργασίας φαίνεται να συμβαίνει το αντίθετο (υψηλότερες ΑΠΔ και ΑΑ στον πληθυσμό Ακρωτηρίου όπου υπάρχει η μικρότερη θηρευτική ποικιλότητα). Σύμφωνα με την ποικιλότητα θηρευτών κάθε πληθυσμού (Πίνακας 2.1.), η οποία χρησιμοποιήθηκε ως δείκτης θήρευσης, αυτή δεν φαίνεται να επηρεάζει τη στρατηγική διαφυγής τους, καθώς, παρά τις διαφορές στην ποικιλότητα θηρευτών που εντοπίζονται στους διαφορετικούς πληθυσμούς, οι διαφορές στις τιμές ΑΠΔ και ΑΑ (Πίνακας 3.7.) δεν μπορούν να ερμηνευτούν με βάση τη θήρευση.

Παρ' όλα αυτά, όταν συνυπολογίστηκε στην ανάλυση η χρήση ή μη χρήση καταφυγίου, εντοπίστηκαν σημαντικές διαφορές στις τιμές ΑΠΔ και ΑΑ μεταξύ πληθυσμών μόνο στις περιπτώσεις που τα άτομα χρησιμοποίησαν καταφύγιο μετά τη διαφυγή τους (Πίνακας 3.8.). Στην παρουσία καταφυγίου, οι πληθυσμοί Γερίου και Αγρού είχαν σημαντικά μικρότερες τιμές ΑΠΔ ή/και ΑΑ από τα άτομα που δεν έκαναν χρήση καταφυγίου. Η επίδραση που έχει η δυνατότητα πρόσβασης σε καταφύγιο στις τιμές ΑΠΔ, έχει καταγραφεί από αρκετές παλαιότερες έρευνες (Bulova 1994; Bonenfant & Kramer 1996; Cooper 1998), ενώ το ίδιο ισχύει και στην περίπτωση των ΑΑ, καθώς αυτές αυξάνονται όσο αυξάνεται η απόσταση του πλησιέστερου καταφυγίου (Dill & Houtman 1989; Kramer & Bonenfant 1997; Stankowich & Blumstein 2005).

Στην περίπτωση Ακρωτηρίου, η φύση του ενδιαιτήματος (λιγαστή χαμηλή βλάστηση και καθόλου πέτρες) ευθύνεται για την ένδεια καταφυγίων. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα τη συχνή έκθεση των σαυρών σε θηρευτές, κάτι που τις αναγκάζει να έχουν μεγαλύτερη εγρήγορση (μεγαλύτερες τιμές ΑΠΔ), ενώ αναγκάζονται να τρέξουν μεγαλύτερες αποστάσεις ώστε να έχουν πρόσβαση σε καταφύγιο (διπλάσιες τιμές ΑΑ σε σχέση με τους άλλους πληθυσμούς). Αντιθέτως, τα ενδιαιτήματα Γερίου και Αγρού παρέχουν περισσότερα καταφύγια και εμφανίζουν παρόμοια ποικιλότητα θηρευτών (Πίνακας 2.1.). Αυτό πιθανόν εξηγεί την απουσία διαφορών στις τιμές ΑΠΔ και ΑΑ μεταξύ τους για τα άτομα που χρησιμοποίησαν καταφύγια.

Οι τιμές ΑΠΔ και ΑΑ αντικατοπτρίζουν τα επίπεδα ρίσκου που παίρνουν τα άτομα, τα οποία είναι ανάλογα των προσαρμογών που καθορίζουν τις αντιθηρευτικές τους στρατηγικές (Cooper & Wilson 2007; Samia et al. 2015). Στην παρούσα περίπτωση, η διαθεσιμότητα καταφυγίων φαίνεται να είναι ο σημαντικότερος παράγοντας διαμόρφωσης των στρατηγικών αντιθήρευσης που ακολουθούν τα άτομα των πληθυσμών που εξετάστηκαν.

### **3.3. Αυτοτομία ουράς**

Η αυτοτομία σωματικών μελών, ως μηχανισμός αντιθήρευσης, εμφανίζεται σε αρκετές ομάδες οργανισμών, όπως σε τρωκτικά (McKee & Adler 2002), καρκινοειδή (Smith 1990) και σαύρες (Arnold 1984). Η αυτοτομία της ουράς που αποτελεί μια αποτελεσματική αλλά ακραία στρατηγική και ακολουθείται από αρκετά είδη σαυρών, είναι ο εκούσιος ακρωτηριασμός της κατά τον οποίο "θυσιάζουν" τμήμα της ώστε να δραπετεύσουν από κάποιον θηρευτή (Arnold 1988). Κατά τον μηχανισμό αυτό, αποκόπτεται το τμήμα της ουράς που συλλαμβάνεται από τον θηρευτή και το αποκομμένο μέλος συνεχίζει να κινείται ώστε να επικεντρωθεί η προσοχή του θηρευτή στον χειρισμό του μέλους, δίνοντας την ευκαιρία στο άτομο να δραπετεύσει (Dial & Fitzpatrick 1981, 1983, 1984). Για τον λόγο αυτό συχνά παρατηρούνται έντονοι χρωματισμοί στο άκρο της ουράς, ώστε η προσοχή των θηρευτών να στρέφεται προς αυτό και άρα μακριά από άλλα ζωτικά όργανα (Bateman & Fleming 2009). Παρά το γεγονός ότι η αυτοτομία της ουράς αποτελεί αρκετά αξιόπιστη στρατηγική για τη διαφυγή από θηρευτές, συνήθως χρησιμοποιείται ως ύστατη επιλογή λόγω του σημαντικού κόστους που τη συνοδεύει (Arnold 1984, 1988). Παρά την ικανότητα αναγέννησης του τμήματος που αποκόπτεται, τα άτομα που προβαίνουν σε αυτοτομία έχουν ενεργειακό κόστος, λόγω του ότι η ουρά χρησιμεύει και ως αποθηκευτικός χώρος λιπιδίων (Vitt et al. 1977; Cooper et al. 2004), ενώ είναι πιθανό να

επηρεαστεί αρνητικά και η κοινωνική τους θέση (Pafilis & Valakos 2008; Pafilis et al. 2008b). Η μεταβολή της κοινωνικής θέσης μπορεί να συνδεθεί έμμεσα και με κόστος στην αναπαραγωγή, ως αποτέλεσμα της μειωμένης επιτυχίας στην προσέλκυση ατόμων του αντίθετου φύλου (Martin & Salvador 1993; Salvador et al. 1995). Επιπλέον, υπάρχει πιθανότητα η απώλεια τμήματος της ουράς να επηρεάσει αρνητικά την κινητική τους επίδοση, καθώς θα επηρεαστεί ο μηχανισμός κίνησης λόγω μετατόπισης του σωματικού κέντρου βάρους (Cromie & Chapple 2013; McElroy & Bergmann 2013; Savvides et al. 2017).

Διακρίνονται δύο τρόποι αυτοτομίας μεταξύ των διαφορετικών ειδών σαυρών. Ο πρώτος πραγματοποιείται με τη σύσπαση μυών και την αποκοπή της ουράς σε συγκεκριμένο σημείο εύθραυστων χόνδρινων δομών (cartilaginous stratum) που εντοπίζονται σε κάθε σπόνδυλο. Δηλαδή, η ουρά κόβεται με το σπάσιμο ενός σπονδύλου (ενδοσπονδυλική αυτοτομία, intravertebral autotomy). Ο δεύτερος τρόπος αυτοτομίας αφορά τομή της ουράς σε σημείο μεταξύ δύο σπονδύλων, δηλαδή τον διαχωρισμό του ουραίου τμήματος της σπονδυλικής στήλης (διασπονδυλική αυτοτομία, intervertebral autotomy). Μετά την αυτοτομία της ουράς, αρκετά είδη σαυρών έχουν την ικανότητα αναγέννησης του τμήματος που αποκόπηκε αλλά με διαφορετική δομή, εφόσον οι σπόνδυλοι της αναγεννημένης ουράς αντικαθίστανται από χόνδρινο σωλήνα (Arnold 1984). Γενικότερα, στην προσπάθεια μείωσης του κόστους από την αυτοτομία, η τομή στην ουρά πραγματοποιείται όσο πιο κοντά στο «άρπαγμα» από τον θηρευτή γίνεται (Pérez - Mellado et al. 1997). Η οικονομία της αυτοτομίας είναι σημαντική, δεδομένων των ενεργειακών, κοινωνικών και κινητικών επιπλοκών που μπορεί να επιφέρει η απώλεια της ουράς (Salvador et al. 1995; Cooper et al. 2004; Pafilis et al. 2008a, b; McElroy & Bergmann 2013; Savvides et al. 2017).

Η χαρακτηριστική κίνηση του κομμένου τμήματος, αποσκοπεί στην προσέλκυση της προσοχής του θηρευτή προς αυτό και στη δυσκολία χειρισμού του, ούτως ώστε το άτομο που προέβη σε αυτοτομία να μπορεί να διαφύγει (Congdon et al. 1974; Dial & Fitzpatrick 1981, 1983, 1984). Σε αρκετές περιπτώσεις, η οικονομία στην αποκοπή της ουράς, καθώς και ο χρόνος κίνησης του κομμένου τμήματος, έχει παρατηρηθεί ότι συνδέονται με τη θηρευτική πίεση που βιώνουν οι πληθυσμοί. Δηλαδή, όσο μεγαλύτερη είναι η θηρευτική πίεση τόσο πιο λειτουργικά αποτελεσματικός είναι ο μηχανισμός της αυτοτομίας (Pianka 1970; Turner et al. 1982; Cooper et al. 2004; Pafilis et al. 2008a; 2009b). Σημειώνεται ότι ο τύπος θηρευτή μπορεί να επηρεάσει διαφορετικά την προσαρμογή του μηχανισμού της αυτοτομίας. Για παράδειγμα, ο χρόνος κίνησης της

ουράς μετά την αυτοτομία φαίνεται να αυξάνεται στην παρουσία θηρευτών χωρίς άνω χειριστικά άκρα (φίδια και πτηνά), για τους οποίους ο χειρισμός είναι δυσκολότερος, αυξάνοντας έτσι τις πιθανότητες επιβίωσης του θηράματος (Dial & Fitzpatrick 1983; Dowens & Shine 2001).

Σημειώνεται ότι, σε ορισμένες περιπτώσεις απουσίας οποιασδήποτε θηρευτικής πίεσης, η επίδοση του μηχανισμού της αυτοτομίας μπορεί να μειωθεί ή ακόμη και να χαθεί παντελώς (Magurran 1999; Blumstein & Daniel 2004; Vervust et al. 2007; Pafilis et al. 2009b). Επίσης, εφόσον η ενηλικίωση σημαίνει μείωση των πιθανών κινδύνων, μπορεί να εμφανίζονται οντογενετικές διαφορές στην επίδοση ή ακόμη και πλήρης απώλεια της ικανότητας αυτοτομίας της ουράς (Pafilis & Valakos 2008; Hawlena 2009). Παρά το γεγονός ότι τα ποσοστά αυτοτομίας εντός των πληθυσμών μπορούν να συνδέονται, σε κάποιες περιπτώσεις, με τη θηρευτική πίεση που βιώνουν, πολλές φορές η αυτοτομία σχετίζεται και με τον ενδοειδικό ανταγωνισμό (Darren 2011; Cooper et al. 2015).

### **3.3.1. Απόδοση της αυτοτομίας της ουράς**

#### **3.3.1.1. Μεθοδολογία**

Αρχικά, στα πλαίσια της συλλογής δεδομένων στο πεδίο και στο εργαστήριο για τις ανάγκες πραγματοποίησης όλων των εργασιών, κατά τα έτη 2016 - 2017, καταγράφονταν τα ποσοστά κομμένων (αναγεννημένων ή αποκομμένων) ουρών από τους υπό εξέταση πληθυσμούς (συνολικά, τα σχετικά δεδομένα αφορούν 193 άτομα).

Οι δειγματοληψίες για τις ανάγκες διερεύνησης της απόδοσης της αυτοτομίας της ουράς, πραγματοποιήθηκαν κατά τα έτη 2015 - 2016 (Μάιος - Αύγουστο) στους τρεις πληθυσμούς και ακολούθως τα συλληφθέντα άτομα μεταφέρθηκαν στο εργαστήριο. Συνολικά, για τις ανάγκες του πειράματος χρησιμοποιήθηκαν 90 άτομα (Γέρι: 15 αρσενικά, 9 θηλυκά και 13 ανήλικα, Αγρός: 9 αρσενικά, 7 θηλυκά και 13 ανήλικα, Ακρωτήρι: 9 αρσενικά, 5 θηλυκά και 10 ανήλικα). Όλα τα άτομα που χρησιμοποιήθηκαν είχαν άθικτες ουρές.

Για τη διερεύνηση του μηχανισμού αυτοτομίας της ουράς χρησιμοποιήθηκαν οι μεθοδολογίες των Pérez - Mellado et al. (1997) και Pafilis & Valakos (2008). Αρχικά, όλα τα άτομα αφέθηκαν να θερμορυθμίσουν για μία ώρα (σε ειδικά διαμορφωμένο terrarium) στις επιθυμητές σωματικές τους θερμοκρασίες (Van Damme et al. 1986), καθώς η σωματική τους θερμοκρασία πιθανόν επηρεάζει την αυτοτομική τους επίδοση (Brattstrom 1965; Daniels 1984; Pafilis et al. 2005). Πριν από την εξομοίωση θήρευσης, για όλα τα



άτομα καταγράφηκαν η σωματική θερμοκρασία, το μήκος κεφαλοκορμού, το μήκος ουράς, και το μήκος και βάρος του αποκομμένου τμήματος της ουράς.

Η εξομοίωση θήρευσης (δάγκωμα) πραγματοποιήθηκε με την εφαρμογή σταθερής πίεσης, με χρήση παχύμετρου, σε τρία διαδοχικά σημεία πάνω στην ουρά κάθε ατόμου (2 cm, 4 cm και 6 cm κάτω από την αμάρα), ώστε να εκτιμηθεί αν υπάρχει διαπληθυσμιακή διαφορά στην οικονομία αυτοτομίας της ουράς (Arnold 1988). Η πίεση εφαρμοζόταν για 15 δευτερόλεπτα κάθε φορά και ήταν ίση με το μισό της διαμέτρου της ουράς στο σημείο εφαρμογής της πίεσης. Τα άτομα βρίσκονταν πάνω σε κοκκώδες υπόστρωμα ώστε να μην γλιστρούν πάνω στην επιφάνεια. Η όλη διαδικασία κινηματογραφήθηκε ώστε να μπορεί να εκτιμηθεί η ικανότητα αυτοτομίας, αναγνωρίζοντας τέσσερις κατηγορίες «κόστους» ανάλογα με την απόσταση της τομής από την αμάρα (μηδενικό: χωρίς αυτοτομία, χαμηλό: 6 cm, μεσαίο: 4 cm, υψηλό: 2 cm), καθώς και ο χρόνος κίνησης του αποκομμένου τμήματος της ουράς. Τα δεδομένα για κάθε άτομο αρχειοθετήθηκαν συμπληρώνοντας το πρωτόκολλο που δίνεται στο Παράρτημα II, Εικόνα Σ7.

### **Επεξεργασία δεδομένων και στατιστική ανάλυση**

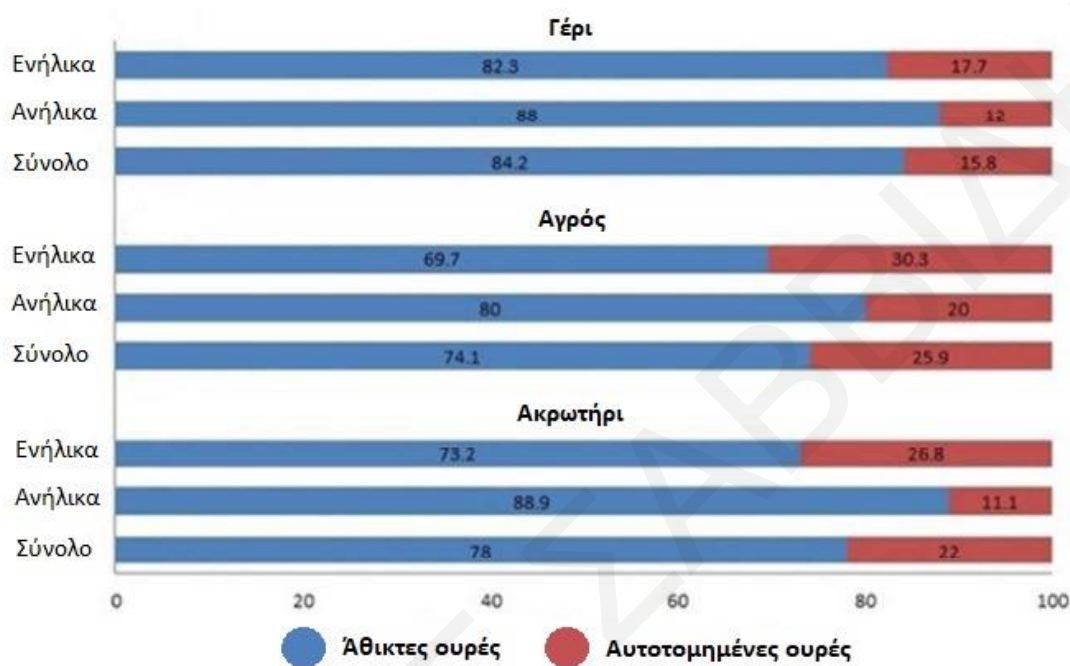
Αρχικά, ο έλεγχος για το κατά πόσο υπάρχουν διαφορές μεταξύ των τριών πληθυσμών στις συχνότητες εμφάνισης κομμένων ουρών, πραγματοποιήθηκε με χρήση του ελέγχου  $\chi^2$ .

Με τη χρήση του λογισμικού SPSS (IBM SPSS Statistics, V20), πραγματοποιήθηκε έλεγχος κατά πόσο τα δεδομένα έχουν κανονική κατανομή (έλεγχος Shapiro - Wilks) και ομοιογένεια στη διακύμανση των μεταβλητών (έλεγχος Levene) και ακολούθησε έλογαρίθμιση των δεδομένων ( $\log_{10}$ ). Με χρήση μονόδρομης ανάλυσης της διακύμανσης ελέγχθηκε κατά πόσο οι επιλεγόμενες σωματικές θερμοκρασίες εμφάνιζαν διαφορές μεταξύ πληθυσμιακών ομάδων. Στη συνέχεια με τον έλεγχο  $\chi^2$  αξιολογήθηκαν οι συχνότητες στην οικονομία αυτοτομίας της ουράς μεταξύ φυλετικών, ηλικιακών και πληθυσμιακών ομάδων. Ακολούθως, χρησιμοποιήθηκε ο μη παραμετρικός έλεγχος Mann - Whitney, λόγω του μικρού δείγματος θηλυκών ατόμων από το Ακρωτήριο, για την αξιολόγηση του χρόνου κίνησης της αποκομμένης ουράς μεταξύ ηλικιακών και φυλετικών ομάδων ανά πληθυσμό.

Οι διαφορές στον χρόνο κίνησης της αποκομμένης ουράς μεταξύ ηλικιακών και πληθυσμιακών ομάδων, πραγματοποιήθηκε μέσω μονόδρομης ανάλυσης της διακύμανσης.

### 3.3.1.2. Αποτελέσματα

Δεν βρέθηκαν σημαντικές διαφορές στις συχνότητες εμφάνισης των κομμένων ουρών στο πεδίο, τόσο μεταξύ ηλικιακών ομάδων, όσο και μεταξύ των διαφορετικών πληθυσμών (Εικόνα 3.2.).

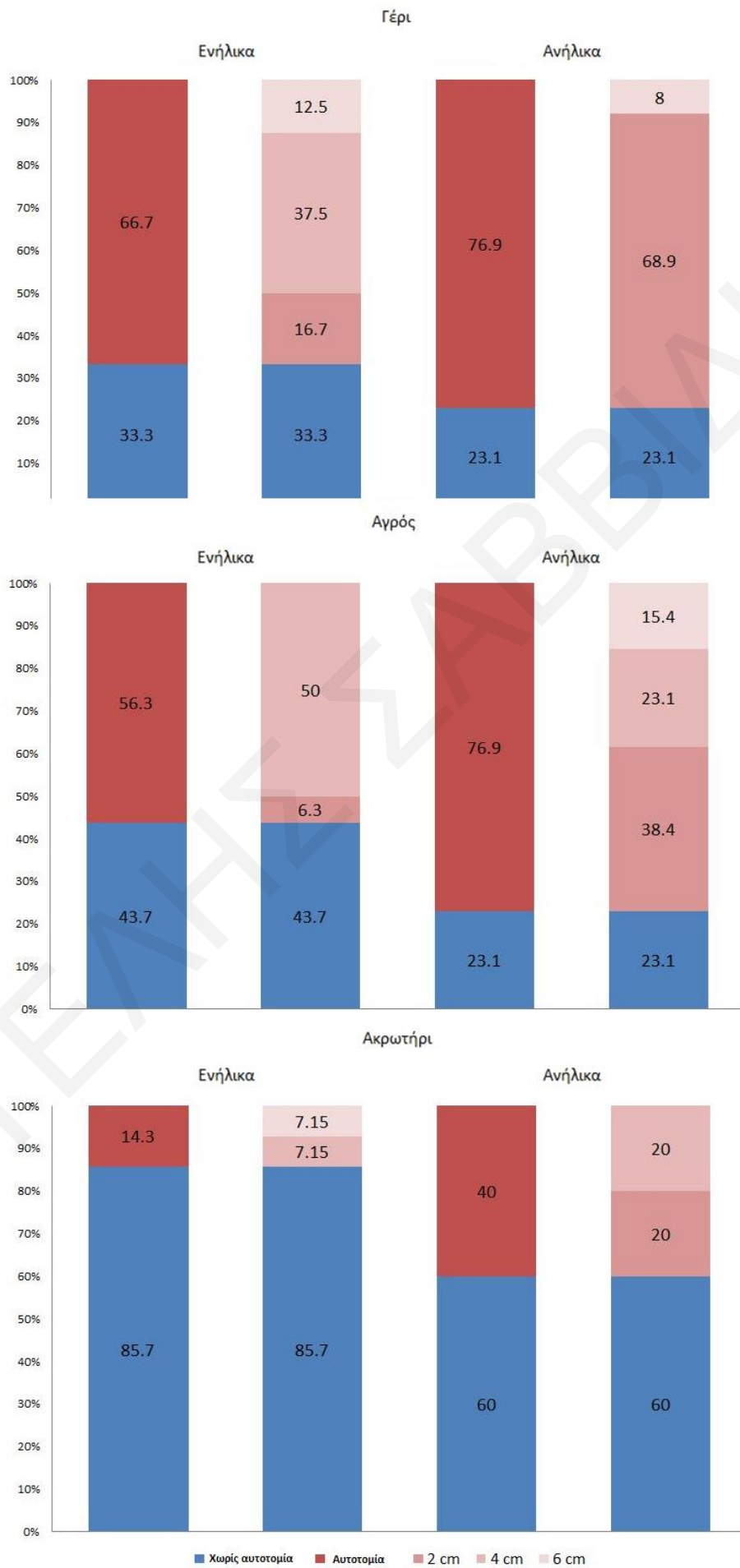


Εικόνα 3.2. Ποσοστά (%) άθικτων και κομμένων ουρών ανά πληθυσμό.

Οι θερμοκρασίες σώματος κατά την εκτέλεση του πειράματος δεν εμφάνισαν σημαντικές διαφορές μεταξύ πληθυσμών οπότε η επίδραση της θερμοκρασίας δεν θα επηρεάζει την επίδοση (ANOVA:  $F_{(2,87)} = 2,726$   $p > 0,05$ ). Τα δεδομένα που αφορούν τον χρόνο κίνησης της αποκομμένης ουράς στα αρσενικά και θηλυκά άτομα κάθε πληθυσμού (Mann-Whitney test: Γέρι  $U = 22$ ,  $p > 0,05$ ; Αγρός  $U = 8$ ,  $p > 0,05$ ; Ακρωτήρι  $U = 1$ ,  $p > 0,05$ ) καθώς και οι συχνότητες αυτοτομίας της ουράς τους (Γέρι: συχνότητα αυτοτομίας,  $\chi^2 = 0,80$ ,  $p > 0,05$ , οικονομία αυτοτομίας,  $\chi^2 = 2,07$ ,  $p > 0,05$ ; Αγρός: συχνότητα αυτοτομίας,  $\chi^2 = 0,004$ ,  $p > 0,05$ , οικονομία αυτοτομίας,  $\chi^2 = 1,415$ ,  $p > 0,05$ ; Ακρωτήρι: συχνότητα αυτοτομίας,  $\chi^2 = 1,593$ ,  $p > 0,05$ , οικονομία αυτοτομίας,  $\chi^2 = 4,497$ ,  $p > 0,05$ ) δεν εμφάνισαν σημαντικές διαφορές επιτρέποντας την ενοποίηση των αντίστοιχων ομάδων κατά την ανάλυση που ακολούθησε.

Τα ενήλικα και ανήλικα άτομα από όλους τους πληθυσμούς πραγματοποίησαν αυτοτομία της ουράς τους σε ίδιες συχνότητες (Γέρι:  $\chi^2 = 0,425$ ,  $p > 0,05$ ; Αγρός:  $\chi^2 = 1,357$ ,  $p > 0,05$ ; Ακρωτήρι:  $\chi^2 = 0,974$ ,  $p > 0,05$ ). Οι συχνότητες οικονομίας της

αυτοτομίας της ουράς (θέση αυτοτομίας στα 2 cm, 4 cm ή 6 cm) μεταξύ ενήλικων και ανήλικων ατόμων, εμφάνισαν σημαντικές διαφορές μόνο για τους πληθυσμούς στο Γέρι και τον Αγρό (Γέρι:  $\chi^2 = 11,985$ ,  $p < 0,01$ ; Αγρός:  $\chi^2 = 8,318$ ,  $p < 0,05$ ; Ακρωτήρι:  $\chi^2 = 2,541$ ,  $p > 0,05$ ) με τα ανήλικα άτομα από αυτούς τους πληθυσμούς να πραγματοποιούν αυτοτομία της ουράς στην πρώτη θέση με μεγαλύτερη προθυμία (Εικόνα 3.3.).



Εικόνα 3.3. Τα ποσοστά αυτοτομίας της ουράς μεταξύ ηλικιακών ομάδων ανά πληθυσμό και οι συχνότητες της οικονομίας αυτοτομίας βάσει της θέσης εφαρμογής πίεσης (δίνονται με τις αποχρώσεις του ροζ).

Η μόνη σημαντική διαφορά στα ενήλικα άτομα μεταξύ των τριών πληθυσμών ήταν στη συχνότητα αυτοτομίας μεταξύ Γερίου - Ακρωτηρίου και Αγρού - Ακρωτηρίου, ενώ όσον αφορά τα ανήλικα άτομα η μόνη διαφορά ήταν στη συχνότητα οικονομίας της αυτοτομίας μεταξύ Γερίου και Ακρωτηρίου (Πίνακας 3.9.).

Πίνακας 3.9. Αποτελέσματα της σύγκρισης των επιδόσεων αυτοτομίας μεταξύ πληθυσμών ανά ηλικιακή ομάδα.

Ενήλικα				
	Αυτοτομία		Οικονομία αυτοτομίας	
	$\chi^2$	p	$\chi^2$	p
Γέρι - Αγρός	0,444	0,505	3,464	0,325
Γέρι - Ακρωτήρι	7,238	<b>0,002</b>	7,566	<b>0,016</b>
Αγρός - Ακρωτήρι	3,772	<b>0,017</b>	7,232	<b>0,034</b>
Ανήλικα				
	Αυτοτομία		Οικονομία αυτοτομίας	
	$\chi^2$	p	$\chi^2$	p
Γέρι - Αγρός	0	1	4,476	0,214
Γέρι - Ακρωτήρι	3,235	0,072	8,203	<b>0,042</b>
Αγρός - Ακρωτήρι	3,235	0,072	4,165	0,244

Ο χρόνος κίνησης της ουράς δεν εμφάνισε διαφορές μεταξύ ηλικιακών ομάδων ανά πληθυσμό (ANOVA: Γέρι,  $F_{(1,34)} = 0,837$ ,  $p > 0,05$ ; Αγρός,  $F_{(1,27)} = 1,142$ ,  $p > 0,05$ ; Ακρωτήρι,  $F_{(1,22)} = 0,645$ ,  $p > 0,05$ ) και τα δεδομένα ενοποιήθηκαν στην ανάλυση που ακολούθησε. Ο χρόνος κίνησης της ουράς εμφάνισε σημαντικές διαφορές μόνο για τα άτομα από το Ακρωτήρι σε σχέση με τον χρόνο από τους άλλους δύο πληθυσμούς

(MANOVA:  $F_{(2,86)} = 6,521$ ,  $p < 0,01$ ; post hoc Tukey HSD test: Γέρι - Αγρός  $p > 0,05$ ; Γέρι - Ακρωτήρι  $p < 0,01$ ; Αγρός - Ακρωτήρι,  $p < 0,05$ ) με τα άτομα από το Ακρωτήρι να εμφανίζουν τον μικρότερο μέσο χρόνο κίνησης (Γέρι = 193,5 s, Αγρός = 212,3 s, Ακρωτήρι = 187,7 s).

### 3.3.1.3. Συζήτηση

Αρχικά, αξίζει να σημειωθεί ότι, παρά τις σημαντικές διαφορές που εντοπίστηκαν μεταξύ πληθυσμών στα ποσοστά αυτοτομίας στο εργαστήριο, δεν συνέβαινε το ίδιο για τα ποσοστά αυτοτομίας στο πεδίο (Εικόνα 3.2.). Αυτές οι διακυμάνσεις μεταξύ πεδίου και εργαστηρίου παρατηρούνται συχνά στα ποσοστά αυτοτομίας της ουράς, λόγω της διαφορετικής εφαρμογής των σχετικών καταγραφών (Pafilis et al. 2009b; Brock et al. 2015). Τα ποσοστά αυτοτομίας πεδίου αντικατοπτρίζουν τόσο την εγγενή ικανότητα αυτοτομίας της ουράς, όσο και εξωγενείς εμπλεκόμενους παράγοντες (θήρευση, ανταγωνισμός κτλ.), ενώ η αυτοτομία στο εργαστήριο περιορίζει τη διερεύνηση μόνο στην εγγενή ικανότητα αυτοτομίας της ουράς (Pafilis et al. 2009b).

Περιπτώσεις όπου έχουν καταγραφεί υψηλές πυκνότητες πληθυσμών έχουν ως αποτέλεσμα τον έντονο ενδοειδικό ανταγωνισμό (Cooper et al. 2015). Όπως έχει καταγραφεί σε προηγούμενες εργασίες τα ποσοστά αυτοτομίας της ουράς συχνά συνδέονται με τα επίπεδα του ενδοειδικού ανταγωνισμού, καθώς και με την αποτελεσματικότητα των θηρευτών και όχι με τη θηρευτική πίεση που βιώνουν (Cooper et al. 2015; Donihue et al. 2016; Itescu et al. 2017). Για αυτό τον λόγο, παρά τη μειωμένη παρουσία θηρευτών στους νησιωτικούς πληθυσμούς, παρατηρούνται αυξημένα ποσοστά κομμένων ουρών σε σχέση με ηπειρωτικούς πληθυσμούς (Itescu et al. 2017). Στην περίπτωση της παρούσας διερεύνησης, παρά τις ιδιαίτερα υψηλές τιμές πληθυσμιακής πυκνότητας που εμφάνισαν και οι τρεις πληθυσμοί (βλ. Κεφάλαιο 2.2.2.2.), τα ποσοστά κομμένων ουρών στο πεδίο κυμαίνονται σε αρκετά χαμηλά επίπεδα (Εικόνα 3.2.) σε σχέση με τα ποσοστά που έχουν καταγραφεί σε ανάλογες έρευνες άλλων σαυρών της οικογένειας Lacertidae (28 - 71 %) (Pafilis et al. 2009a; Kirchhof et al. 2012; Brock et al. 2015), ενώ δεν εμφάνισαν σημαντικές διαφορές μεταξύ ηλικιακών και πληθυσμιακών ομάδων. Επίσης, οι διαφορές στη θηρευτική ποικιλότητα που παρατηρήθηκαν (Πίνακας 2.1.), δεν μπορούν να ερμηνεύσουν τα επίπεδα κομμένων ουρών από κάθε πληθυσμό. Παρ' όλα αυτά υπενθυμίζονται οι περιορισμοί που προκύπτουν στην αξιολόγηση της θηρευτικής πίεσης, έμμεσα, με τη χρήση λίστας θηρευτών κάθε πληθυσμού (βλ. Κεφάλαιο 3.2.1.3.). Σε κάθε περίπτωση, τα ευρήματα της εργασίας του Ζώτου (2014) για τον

πληθυσμό του Ακρωτηρίου (38,1 % για τα ενήλικα και 20,7 % για τα ανήλικα) συμφωνούν με αυτά της παρούσας εργασίας.

Τα μειωμένα παρατηρούμενα ποσοστά κομμένων ουρών πιθανόν να οφείλονται στη φύση των συμπλοκών στα πλαίσια του ενδοειδικού ανταγωνισμού, για το συγκεκριμένο είδος, κατά τις οποίες οι επιθέσεις των ατόμων επικεντρώνονται κυρίως σε άλλα μέρη του σώματος παρά στην ουρά (προσωπική παρατήρηση). Επιπλέον, θα πρέπει να σημειωθεί ότι υπάρχει εκτενής συζήτηση γύρω από τον τρόπο που συνδέονται η θηρευτική πίεση και η αποδοτικότητα των θηρευτών. Η παρουσία κάποιου θηρευτή με υψηλή αποδοτικότητα θα υποδεικνύει εσφαλμένα χαμηλή θηρευτική πίεση, εφόσον τα ευρήματα αποτυχημένων επιθέσεων θα είναι περιορισμένα (π.χ. αναγεννημένες ουρές) (Turner et al. 1982; Medel et al. 1988; Cooper et al. 2004; Bateman & Fleming 2011). Η παρουσία είδους οχιάς (*Macrovipera lebetina*) σε όλους τους πληθυσμούς, που γενικότερα αποτελούν έναν από τους σημαντικότερους θηρευτές σαυρών (Luiselli 1996; Santos et al. 2007), πιθανόν σχετίζεται με τα μειωμένα παρατηρούμενα ποσοστά. Κατά τις επιθέσεις της οχιάς εκχέονται τοξικές ουσίες εντός του οργανισμού, με αποτέλεσμα ακόμη και να διαφύγει το θήραμα τους αρχικά, στη συνέχεια επέρχεται ο θάνατος και η κατανάλωση του (Vitt & Caldwell 2013). Ταυτόχρονα όμως, θα πρέπει να σημειωθεί και η πιθανότητα η έγκαιρη αποκοπή της ουράς να αποτρέψει τη διάχυση των τοξινών στον υπόλοιπο οργανισμό (Pafilis et al. 2009a).

Η θηρευτική ποικιλότητα καθώς και η πυκνότητα των πληθυσμών μπορούν να εξηγήσουν εν μέρει ορισμένες παραμέτρους σχετικά με την απόδοση της αυτοτομίας της ουράς. Παρ' όλα αυτά, η επίδραση της θηρευτικής ποικιλότητας δεν φαίνεται να ακολουθεί κάποιο καθολικό πρότυπο. Για παράδειγμα, τα γενικά ποσοστά αυτοτομίας καθώς και η διάρκεια κίνησης της ουράς είχαν υψηλότερες τιμές, ενώ η οικονομία αυτοτομίας είχε χαμηλότερες τιμές στους πληθυσμούς με την υψηλότερη θήρευση (Πίνακας 2.1., 4.9. και Εικόνα 3.3.).

Γενικά, οι υπό εξέταση πληθυσμοί εμφάνισαν υψηλά ποσοστά αυτοτομίας της ουράς στο εργαστήριο. Όπως έχει προαναφερθεί, η πυκνότητα αλλά και ο τύπος θηρευτών επηρεάζει την ικανότητα αυτοτομίας, όπως επίσης και η ποικιλότητα θηρευτών κάθε περιοχής (Cooper et al. 2004; Bateman & Fleming 2011). Επιπλέον, οι πιο πυκνοί πληθυσμοί έχουν εντονότερο ενδοειδικό ανταγωνισμό που επίσης επηρεάζει στις σαύρες την ικανότητα αυτοτομίας της ουράς (Mougeot et al. 2003; Pafilis et al. 2008; Cooper et al. 2009; Knel 2009; Calsbeek & Cox 2010; Itescu et al. 2017). Αυτό πιθανόν να εξηγεί τις

μεγάλες διαφορές που καταγράφηκαν μεταξύ των ενήλικων ατόμων των περιοχών με τους πιο πυκνούς πληθυσμούς και τους πιο πολλούς θηρευτές (Γέρι και Αγρός) σε σχέση με αυτή με τους λιγότερους θηρευτές και τον πιο αραιό πληθυσμό (Ακρωτήριο) (Πίνακας 2.1., 3.9. και Εικόνα 3.3.). Η απουσία διαφορών μεταξύ αρσενικών και θηλυκών ατόμων από όλους τους πληθυσμούς είναι ένα συχνά παρατηρούμενο φαινόμενο σε σαύρες τις οικογένειας Lacertidae (Pafilis et al. 2017). Παρ' όλα αυτά, το κόστος αυτοτομίας της ουράς στα θηλυκά άτομα ενδέχεται να είναι μεγαλύτερο καθώς η πιθανότητα κύησης σε συνδυασμό με τις ενεργειακές ανάγκες της αναγέννησης της ουράς επιφέρουν επιπλέον επιπτώσεις (μικρότερος αριθμός, μικρότερο μέγεθος ή ακόμη και θάνατος νεογνών) (Dial & Fitzpatrick 1981; Niewiarowski et al. 1997; Chapple et al. 2002; Bateman & Fleming 2009).

Σύμφωνα με τα αποτελέσματα, η οικονομία της αυτοτομίας της ουράς φαίνεται πως επηρεάζεται από την ποικιλότητα θηρευτών κάθε πληθυσμού. Πιο συγκεκριμένα, τόσο τα ενήλικα όσο και τα ανήλικα άτομα από το Γέρι, όπου εμφανίστηκε η υψηλότερη ποικιλότητα θηρευτών, είχαν την τάση να κόβουν την ουρά τους στη θεωρητικά πιο «ακριβή» θέση (2 cm από την αμάρα) τους συχνότερα από τα άτομα με χαμηλότερη ποικιλότητα θηρευτών (Ακρωτήριο), τα οποία έκοβαν την ουρά τους με μεγαλύτερη δυσκολία στην «ακριβότερη» θέση (Πίνακας 3.9. και Εικόνα 3.3.). Τα αποτελέσματα αυτά συμφωνούν με παλαιότερες έρευνες που υποδεικνύουν χαμηλότερα επίπεδα οικονομίας στην αυτοτομία της ουράς σε πληθυσμούς με εντονότερη θηρευτική πίεση (Pérez - Mellado et al. 1997; Cooper et al. 2004). Όσο πιο κοντά στην αμάρα πραγματοποιείται η αυτοτομία της ουράς τόσο περισσότερες αρνητικές επιπλοκές θα έχει στην οικολογία των ατόμων (βλ. Κεφάλαιο 3.3.), και για αυτό τον λόγο, απουσία υψηλής θηρευτικής πίεσης, το κόστος μειώνεται μέσω της αποκοπής μικρότερου τμήματος της ουράς (Cooper et al. 2004; Lovely et al. 2010). Έχουν καταγραφεί περιπτώσεις όπου, στην απουσία θηρευτών οι αντιθηρευτικές στρατηγικές που έχουν υψηλό κόστος χάνονται μέσω αρνητικής επιλογής (Pérez - Mellado et al. 1997; Vervust et al. 2007). Παρά του ότι απουσιάζουν σημαντικές διαφορές, η απόκλιση στις συχνότητες της οικονομίας αυτοτομίας της ουράς που παρατηρείται μεταξύ Γερίου και Αγρού (διπλάσια ποσοστά αυτοτομίας στην «ακριβή» θέση, Εικόνα 3.3.), πληθυσμοί με παρόμοια θηρευτική ποικιλότητα, μπορούν να εξηγηθούν από την παρουσία γάτων στο Γέρι. Οι γάτες είναι ικανότατοι θηρευτές και η παρουσία τους επηρεάζει σε μεγάλο βαθμό τη θηρευτική πίεση που βιώνουν οι εκάστοτε πληθυσμοί (Medina & Nogales 2009; Li et al. 2014). Αυτό πιθανόν να συμβαίνει και στην



περιοχή Γερίου, οδηγώντας έτσι στα χαμηλότερα παρατηρούμενα ποσοστά οικονομίας της αυτοτομίας.

Ο χρόνος κίνησης της ουράς μετά την αυτοτομία κατέχει καθοριστικό ρόλο στον αντιθηρευτικό μηχανισμό, καθώς παρέχει τον χρόνο που χρειάζεται η σαύρα ώστε να διαφύγει. Όσο μεγαλύτερη η διάρκεια κίνησης τόσο πιο δύσκολο θα είναι για τον θηρευτή να καταφέρει να χειριστεί το αποκομμένο τμήμα της ουράς (Arnold 1984; Pafilis et al. 2005). Αυτός είναι και ο λόγος που σε περιοχές με έντονη θηρευτική πίεση παρατηρούνται μεγαλύτεροι χρόνοι κίνησης της ουράς σε σχέση με περιοχές που έχουν λίγους θηρευτές, καθώς αυξάνουν τις πιθανότητες διαφυγής τους (Pérez - Mellado et al. 1997; Cooper et al. 2004; Pafilis et al. 2008; 2009b). Και σε αυτή την περίπτωση, οι πληθυσμοί Γερίου και Αγρού που προέρχονται από τις περιοχές με την πιο υψηλή ποικιλότητα θηρευτών και την υψηλότερη πληθυσμιακή πυκνότητα, εμφάνισαν παρόμοιους χρόνους κίνησης σε αντίθεση με τον πληθυσμό Ακρωτηρίου που διέφερε σημαντικά και είχε μικρότερους χρόνους κίνησης αποκομμένων ουρών. Επίσης, όπως έχει προαναφερθεί, η παρουσία θηρευτών που δεν έχουν άκρα με ικανότητα χειρισμού, όπως φίδια και πτηνά, καθιστά τον χειρισμό της αποκομμένης ουράς ακόμη δυσκολότερη με αποτέλεσμα οι μεγαλύτεροι χρόνοι κίνησης να προσδίδουν επιπλέον πλεονέκτημα στις σαύρες (Dial & Fitzpatrick 1983; Downes & Shine 2001). Αυτό, επίσης μπορεί να εξηγεί τους αυξημένους χρόνους κίνησης της αποκομμένης ουράς στους πληθυσμούς Γερίου και Αγρού, καθώς σύμφωνα με τον Πίνακα 2.1., φιλοξενούν περισσότερα φίδια και πτηνά από ό,τι ο πληθυσμός Ακρωτηρίου. Επιπλέον, οι υψηλότερες τιμές κίνησης καταγράφηκαν από άτομα του Αγρού όπου εμφανίζεται συχνά ο τσαλαπετεινός (*Urupa erops*), ο οποίος θεωρείται εξαιρετικά ικανός θηρευτής σαυρών, αυξάνοντας έτσι τη θηρευτική πίεση στον συγκεκριμένο πληθυσμό (Fournier & Arlettaz 2001; El-Bakary 2011).

Εντοπίστηκαν ορισμένες οντογενετικές διαφορές σχετικά με την οικονομία αυτοτομίας της ουράς, μεταξύ ενήλικων και ανήλικων ατόμων από τους πληθυσμούς Γερίου και Αγρού. Τα ενήλικα άτομα πραγματοποιούσαν αυτοτομία στην πρώτη θέση (2 cm από την αμάρα), με μεγαλύτερη δυσκολία από τα ανήλικα άτομα και στους δύο πληθυσμούς. Υπάρχουν πολλές επιπλοκές της αυτοτομίας της ουράς με μεγαλύτερο αντίκτυπο στα ενήλικα άτομα, όπως η απώλεια της ενεργειακής αποθήκης λεκιθογένεσης, η μείωση της κοινωνικής θέσης, μειονεκτήματα κατά τον ενδοειδικό ανταγωνισμό κ.α. (Dial & Fitzpatrick 1981; Maginnis 2006; Bateman & Fleming 2009). Με αυτό τον τρόπο εξηγείται η τάση των ενήλικων ατόμων, παρότι πραγματοποιούν αυτοτομία στις ίδιες συχνότητες με τα ανήλικα, να «προτιμούν» θέση που είναι πιο οικονομική (Εικόνα 3.3.).

Επιπλέον, η συχνότερη έκθεση των ανήλικων ατόμων σε θηρευτές λόγω των ηθολογικών στρατηγικών του είδους (Halwena 2009), καθώς και το μικρότερο σωματικό τους μέγεθος από τα ενήλικα, τα καθιστούν πιο ευάλωτα σε δυνητικούς θηρευτές (Whiting et al. 1991; Herczeg et al. 2007; Bateman & Fleming 2009). Στο γεγονός αυτό, σε συνδυασμό με το μικρότερο κόστος αυτοτομίας που έχουν τα ανήλικα άτομα, πιθανόν οφείλονται οι οντογενετικές διαφορές που καταγράφηκαν όσον αφορά την οικονομία αυτοτομίας της ουράς.

Στην παρούσα εργασία συμπεριλήφθηκαν οι δύο βασικότεροι παράγοντες που επηρεάζουν τον μηχανισμό αυτοτομίας της ουράς στις σαύρες: η θήρευση και ο ενδοειδικός ανταγωνισμός, ως αποτέλεσμα της υψηλής πληθυσμιακής πυκνότητας. Όπως έχει αναφερθεί και στο Κεφάλαιο 2.2.2., στο πλαίσιο της συζήτησης σχετικά με την επίδραση που έχουν η θήρευση και ο ενδοειδικός ανταγωνισμός, τίθεται το ερώτημα για την έκταση της επίδρασης του ενδοειδικού ανταγωνισμού στον μηχανισμό αυτοτομίας της ουράς, καθώς πρόσφατες έρευνες αποδίδουν πολύ σημαντικές ή ακόμα και τις σημαντικότερες επιδράσεις του ενδοειδικού ανταγωνισμού στα επίπεδα αυτοτομίας ουρών (Pafilis et al. 2008; Pafilis et al. 2009a; Hare & Miller 2010; Donihue et al. 2016; Itescu et al. 2017). Στην παρούσα περίπτωση δεν ήταν εφικτό να διαχωριστούν οι επιδράσεις των δύο αυτών παραγόντων, καθώς είτε εναλλασσόταν η σημαντικότητά τους, είτε εμφανίζονταν να επιδρούν συνδυαστικά.

### **3.4. Σύνοψη αποτελεσμάτων**

Συνοψίζοντας τα αποτελέσματα, και οι τρεις πληθυσμοί επέδειξαν παρόμοιες αποκρίσεις απέναντι στους διαφορετικούς τύπους θηρευτών παρά τις διαφορές που εμφανίζουν μεταξύ τους τόσο στις αντιθηρευτικές στρατηγικές που ακολουθούν στο πεδίο, καθώς και τις διαφορές που εμφάνισαν στην επίδοση του μηχανισμού αυτοτομίας της ουράς τους. Επίσης, ενώ η πληθυσμιακή πυκνότητα και η θηρευτική ποικιλότητα δεν μπορούν να ερμηνεύσουν τις αντιθηρευτικές τους στρατηγικές στο πεδίο (δεδομένης της επίδρασης που βρέθηκε σχετικά με την διαθεσιμότητα καταφυγίων), οι παράγοντες αυτοί φαίνεται να καθορίζουν τις επιδόσεις του μηχανισμού αυτοτομίας της ουράς μεταξύ των πληθυσμών.

Αξιο αναφοράς είναι η διαφοροποίηση των ανήλικων ατόμων από τα ενήλικα (μικρότερης έντασης αποκρίσεις απέναντι στους θηρευτές και συχνότερη αυτοτομία της ουράς με μικρότερη οικονομία). Αυτό μπορεί να αποδοθεί αφενός στην μικρότερη εμπειρία των ανήλικων ατόμων και αφετέρου στη συχνότερη έκθεση τους σε θηρευτές σε συνδυασμό με το μειωμένο κόστος σε περίπτωση απώλειας της ουράς τους. Ο συνδυασμός

αυτός υπογραμμίζει τη σημαντικότητα που έχει η διατήρηση αντιθρεπτικών μηχανισμών υψηλότερης αποδοτικότητας, στην απουσία εμπειρίας, που συνδράμουν στην επιβίωση των αντίστοιχων ανήλικων ατόμων.

ΠΑΝΤΕΛΗΚΣ ΣΑΒΒΙΔΗΚΣ

## **ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4:**

### **ΠΡΟΤΥΠΑ ΤΡΕΞΙΜΑΤΟΣ ΣΤΙΣ ΣΑΥΡΕΣ**

#### 4.1. Κινητική επίδοση (ταχύτητα και επιτάχυνση) και η σημασία της

Τα διάφορα είδη σαυρών εμφανίζουν μεγάλο ρεπερτόριο κινητικών εκδηλώσεων ως αποτέλεσμα των μορφολογικών διαφορών που επηρεάζουν τις κινητικές ικανότητες και επιδόσεις τους (Vanhooydonck et al. 2001). Για παράδειγμα, κάποια τάξα μπορούν να διποδίζουν, να ίπτανται ή να τρέχουν πάνω στο νερό, ενώ σε ορισμένα παρατηρείται η παρουσία εξειδικευμένων «εργαλείων» στα πέλματα (π.χ. δερματικές πτυχώσεις ή άκανθες) που αλληλεπιδρούν ευεργετικά με τα υποστρώματα (Zug 1993; Bonine et al. 2001; Vitt & Caldwell 2013). Γενικά, φαίνεται να υπάρχει εξελικτική συσχέτιση μεταξύ τύπου ενδιαιτήματος (χρήση επιφάνειας υποστρώματος) και μορφολογίας σώματος (κυρίως σωματότυπου και άκρων) (Herrel et al. 2002; Sathe & Husak 2018).

Η κινητική επίδοση και η επαρκής χρήση των εκάστοτε υποστρωμάτων έχουν μεγάλη σημασία για την επιβίωσή τους, καθώς σχετίζονται άμεσα με την αντιθηρευτική τους επιτυχία (Losos & Irschick 1996), τη σύλληψη τροφής (McElroy et al. 2008) και την υπεράσπιση των χωροκρατειών τους κατά τη διάρκεια ενδοειδικών συμπλοκών (Perry et al. 2004; Husak et al. 2006a). Ως γενικός κανόνας, θεωρείται πως τα γρηγορότερα άτομα σαυρών εντός ενός πληθυσμού έχουν και υψηλότερη αρμοστικότητα (Miles 2004). Σε κάθε περίπτωση, πέραν των διαειδικών διαφορών, τα επίπεδα κινητικής επίδοσης μπορεί να διαφέρουν ακόμη και μεταξύ ηλικιακών ή/και φυλετικών ομάδων ως αποτέλεσμα διαφορετικών μορφολογικών, συμπεριφορικών και οικοφυσιολογικών μηχανισμών (Miles 1994, 2004; Herrel et al. 2002; Tulli et al. 2012; Vanhooydonck et al. 2015).

Σημαντικοί παράγοντες της κινητικής επίδοσης είναι η μέγιστη ταχύτητα που μπορεί να επιτύχει ένα άτομο, όπως επίσης και η μέγιστη επιτάχυνση (Huey & Hertz 1984; Jayne & Bennett 1990; Robson & Miles 2000; Miles 2004). Η επίδραση των δύο αυτών παραγόντων δεν διακρίνεται εύκολα, καθώς σε κάποιες περιπτώσεις μπορεί να είναι σημαντικότερη η μέγιστη ταχύτητα ενώ σε άλλες η επιτάχυνση. Για παράδειγμα, όταν τα καταφύγια είναι πολλά, δεν υπάρχει ανάγκη ένα άτομο να ξεπερνά σε ταχύτητα έναν πιθανό θηρευτή αλλά χρειάζεται απλώς να επιταχύνει το συντομότερο προς στο πλησιέστερο καταφύγιο (Huey et al. 1982; Huey & Hertz 1984). Παρά την ανεξάρτητη ευεργετική δράση των δύο αυτών παραγόντων, σε πολλές περιπτώσεις φαίνεται να υπάρχει άμεση συσχέτιση μεταξύ τους, καθώς υψηλότερη επιτάχυνση έχει ως αποτέλεσμα την επίτευξη υψηλότερης μέγιστης ταχύτητας (Vanhooydonck et al. 2005, 2006; Higham et al. 2011).

## 4.2. Ειδικές προσαρμογές και επίδραση του υποστρώματος στο τρέξιμο

Ο σωματότυπος, και συγκεκριμένα, η θέση του κέντρου βάρους του σώματος, φαίνεται να επηρεάζει την κινητική επίδοση (Van Damme & Vanhooydonck 2001; McElroy et al. 2008), όπως επίσης και η μορφολογία (κυρίως το μήκος) της ουράς (McElroy & Bergmann 2013). Επιπλέον, το μήκος των άκρων (Losos & Sinervo 1989; Melville & Swain 2000) και το σωματικό μήκος, πλάτος και βάρος (Losos 1990; Bauer et al. 1996; Van Damme & Vanhooydonck 2001; Bergman & Irschick 2010), φαίνεται να έχουν σημαντική επίδραση στην ικανότητα κίνησης στις σαύρες.

Πολύ σημαντικό ρόλο στην κινητική επίδοση παίζει το μήκος των άκρων, κυρίως των οπίσθιων (Bonine & Garland 1999; Stiller & McBrayer 2013; Sathe & Husak 2015), καθώς από αυτά προέρχεται η προωθητική δύναμη κατά το τρέξιμο (Reilly 1995). Παρ' όλα αυτά, σε ορισμένες περιπτώσεις, την πιο σημαντική επίδραση στην επίδοση φαίνεται να έχει η αναλογία του σχετικού μήκους των οπίσθιων άκρων (αναλογία οπίσθιων/πρόσθιων άκρων) (Vanhooydonck et al. 2001). Γενικότερα, τα είδη που χαρακτηρίζονται ως δρομείς συνήθως έχουν μεγαλύτερο μήκος οπίσθιων άκρων συγκριτικά με άλλα είδη (Stiller & McBrayer 2013; Sathe & Husak 2015). Επίσης, η μυϊκή δομή και λειτουργία των άκρων μπορεί να επηρεάσει σε μεγάλο βαθμό την κινητική επίδοση (Bonine et al. 2001). Για παράδειγμα, στα οπίσθια άκρα των σαυρών εντοπίζεται ο λαγονιοπερονιαίος μυς (*M. iliofibularis*, απαγωγός μυς, κατά την έκταση του μηριαίου οστού με διπλωμένο γόνατο) που αποτελεί βασικό μυ για τη βάδιση και το τρέξιμο (στα θηλαστικά απουσιάζει και φαίνεται να έχει αντικατασταθεί από τον *M. tenuissimus*) (Green 1931; Prejzner-Morawska 1977; Diogo & Molnar 2014). Σε μελέτες σχετικά με την κυτταρική σύσταση του συγκεκριμένου μυός έχει παρατηρηθεί η παρουσία μυϊκών ινών ταχείας σύσπασης (αναερόβιας αναπνοής) σε μεγαλύτερο ποσοστό σε σαύρες - δρομείς (των οικογενειών *Lacertidae* και *Phrynosomatidae*) που βασίζονται στην ταχύτητά τους (Vanhooydonck et al. 2001; Bonine et al. 2005). Η παρουσία μυϊκών ινών βραδείας σύσπασης (αερόβιας ή/και αναερόβιας αναπνοής) φαίνεται να συνδέεται περισσότερο με χαμηλότερες ταχύτητες αλλά με υψηλότερα επίπεδα αντοχής (Bonine et al. 2001, 2005).

Το κέντρο βάρους του σώματος είναι επίσης σημαντικό κατά την κίνηση, καθώς σχετίζεται άμεσα με την ισορροπία και την αποτελεσματική κατανομή της προωθητικής δύναμης κατά το τρέξιμο, επηρεάζοντας έτσι την επίδοση (Van Damme & Vanhooydonck 2001; Foster & Higham 2012; Gillis et al. 2013; Higham et al. 2013). Πιθανή διαταραχή της θέσης του κέντρου βάρους θα μπορούσε να επηρεάσει αρνητικά την επίδοση και την

κινητική ικανότητα λόγω της αλλαγής του κινητικού μηχανισμού που θα επέλθει (Higham et al. 2013; Savvides et al. 2017). Στα είδη που είναι ικανά να επιτυγχάνουν υψηλές επιδόσεις, το σωματικό κέντρο βάρους κατανέμεται συχνά κοντά στα, ή πάνω από τα μυώδη οπίσθια άκρα που, όπως προαναφέρθηκε, δίνουν την κύρια προωθητική δύναμη (Snyder 1954; Russell & Bells 2001; Clemente 2014).

Η ουρά σε πολλά είδη σαυρών αποτελεί σημαντικό μέρος της σωματικής μάζας και σε αρκετές περιπτώσεις χρησιμοποιείται ως εργαλείο ισορροπίας (αντίβαρο), ιδιαίτερα κατά τη διάρκεια του τρεξίματος (Gillis et al. 2009; Libby et al. 2012; McElroy & Bergmann 2013). Το μήκος της έχει βρεθεί ότι επηρεάζει την κινητική επίδοση και μπορεί να καθορίσει και ορισμένες κινητικές τους ικανότητες (μέσω μετατόπισης του σωματικού κέντρου βάρους) (McElroy & Bergmann 2013; Jagnandan et al. 2014). Όπως γίνεται αντιληπτό, σε περίπτωση αυτοτομίας, η απώλεια μέρους της ουράς είναι δυνατό να προκαλέσει μεταβολές στον μηχανισμό κίνησης, επηρεάζοντας έτσι την κινητική επίδοση (Higham et al. 2013; Jagnandan et al. 2014). Οι μεταβολές αυτές μπορούν να έχουν άλλοτε ευεργετικά αποτελέσματα στην επίδοση (λόγω μείωσης σωματικού βάρους και οπισθέλκουσας δύναμης) (Daniels 1983; Brown et al. 1995) άλλοτε αρνητικά αποτελέσματα (κυρίως λόγω μετατόπισης σωματικού κέντρου βάρους) (Punzo 1982; Martin & Avery 1998; Cromie & Chapple 2012) και άλλοτε να μην έχουν επίδραση (Huey et al. 1990; Kelehear & Webb 2006; Savvides et al. 2017). Επιπλέον, σε ορισμένες περιπτώσεις η απώλεια της ουράς μπορεί να προκαλέσει την απώλεια της ικανότητας διποδισμού (κίνηση χρησιμοποιώντας μόνο τα οπίσθια άκρα), πιθανόν λόγω της μετατόπισης του σωματικού κέντρου βάρους προς τα εμπρός και μακριά από τα οπίσθια άκρα (McElroy & Bergmann 2013; Savvides et al. 2017). Η απώλεια του διποδισμού είναι πιθανό να οδηγήσει σε μείωση της κινητικής επίδοσης, καθώς και της ικανότητας αποφυγής φυσικών εμποδίων, επιδρώντας έτσι αρνητικά στις πιθανότητες επιβίωσης των ατόμων (Clemente et al. 2008; Tucker & McBrayer 2012).

Όπως έχει προαναφερθεί, πέραν των βασικών μορφολογικών και συμπεριφορικών προσαρμογών που επηρεάζουν την κινητική επίδοση στις σαύρες, ο τύπος και η χρήση του υποστρώματος έχουν επίσης σημαντική επίδραση στην κινητική τους επίδοση (Tulli et al. 2012; Vanhooydonck et al. 2015; Sathe & Husak 2018). Ο τύπος υποστρώματος (κλαδιά, χαλίκια, άμμος κτλ.) πολλές φορές αποτελεί σημαντικό παράγοντα της εξελικτικής «προώθησης» εξειδικευμένων μορφολογικών και μηχανικών προσαρμογών που εξυπηρετούν την αποτελεσματικότερη χρήση των διαφόρων τύπων υποστρώματος (Vanhooydonck et al. 2006; Korff & McHenry 2011; Vanhooydonck et al. 2015).

Σημειώνεται ότι πολλές φορές οι διαφορετικές οικολογικές ανάγκες (ανάγκη ακριβέστερης χρήσης υποστρώματος, χρήση διαφορετικών τύπων μικροενδιαιτήματος κτλ.) μεταξύ φύλων ή ηλικιακών ομάδων του ίδιου είδους μπορούν να οδηγήσουν σε διαφορετικές ηθολογικές ή/και φυσιολογικές προσαρμογές τρεξίματος που σχετίζονται με τη χρήση διαφορετικών υποστρωμάτων (Herrel et al. 2002; Miles 1994, 2004; Tulli et al. 2012; Vanhooydonck et al. 2015).

Η επίδραση του υποστρώματος, μέσω της φυσικής επιλογής, συνδράμει αναπόφευκτα στην εμφάνιση των διαφόρων «εξειδικευμένων» προσαρμογών (Losos & Sinervo 1989; Herrel et al. 2002; Losos 2011; Vanhooydonck et al. 2015; Sathe & Husak 2018). Ως γενικά παραδείγματα μπορούν να αναφερθούν τα αναλογικά μακρύτερα οπίσθια άκρα ειδών που διαβιούν σε ανοικτούς τύπους ενδιαιτημάτων με μειωμένη παρουσία εμποδίων στα υποστρώματά τους (Vanhooydonck et al. 2001; Herrel et al. 2002). Τα είδη αυτά, είναι γενικά ταχύτερα από άλλα είδη και συχνά εμφανίζουν μικρότερα πρόσθια άκρα λόγω μειωμένης χρήσης τους (στην απουσία εμποδίων) (Pianka 1970; Bonine & Garland 1999; Stiller & Mc Brayer 2013; Sathe & Husak 2015), καθώς και της αρνητικής επίδρασης που μπορούν να έχουν λόγω της εμπλοκής τους με την ελεύθερη κίνηση των οπίσθιων άκρων κατά τη διάρκεια του τρεξίματος (Hildebrand 1985; Losos 1990; Vanhooydonck et al. 2001; Herrel et al. 2002). Επιπλέον, έχει παρατηρηθεί η εξελικτική μετατόπιση του σωματικού κέντρου βάρους τους προς τα μυώδη οπίσθια άκρα, κάτι που σε ορισμένες περιπτώσεις διευκολύνει τον διποδισμό και πιθανόν μέσω αυτού να οδηγήσει στην αύξηση των κινητικών τους επιδόσεων (Snyder 1954; Clemente 2014).

Ο διποδισμός στις σαύρες, που πιθανόν αποτελεί προϊόν εξαρμολογίας (exaptation), δεν είναι ξεκάθαρο αν επιδρά θετικά ή αρνητικά στην κινητική επίδοση (Irschick & Jayne 1999a, b; Clemente 2014). Παρ' όλα αυτά, έχουν καταγραφεί αρκετές περιπτώσεις με ευεργετική επίδραση στην κινητική επίδοση (Snyder 1949, 1962; Clemente et al. 2008), ενώ θεωρείται στρατηγική αύξησης του οπτικού πεδίου των ατόμων, ιδιαίτερα σε ενδιαιτήματα με αυξημένη παρουσία οπτικών παρεμβολών (ανώμαλο έδαφος, φυσικά εμπόδια κτλ.) (Kohlsdorf & Biewener 2006; Tucker & McBrayer 2012). Αδιευκρίνιστο επίσης παραμένει κατά πόσο ο διποδισμός είναι μια εκούσια πρακτική που ακολουθούν οι σαύρες ή ακούσιο αποτέλεσμα της σωματοκινητικής τους μηχανικής, συγκεκριμένα της υπέρβασης ενός ορίου επιτάχυνσης που επιτρέπει τον διποδισμό (Irschick & Jayne 1998; Aerts et al. 2003).



Σε δενδρόβια είδη παρατηρείται μειωμένο μήκος σε όλα τα άκρα, με μικρότερη όμως διαφορά μήκους μεταξύ πρόσθιων και οπίσθιων άκρων, και πεπλατυσμένους κεφαλοκορμούς, χαρακτηριστικά που εξυπηρετούν τη διατήρηση του σωματικού κέντρου βάρους κοντά στο υπόστρωμα, επιτρέποντας έτσι πιο ισορροπημένη κίνηση πάνω σε λεπτά κλαδιά (Losos & Irschick 1996; Herrel et al. 2002). Στα μη αναρριχητικά χερσόβια είδη, σε ενδιαιτήματα που φέρουν αρκετά φυσικά εμπόδια (π.χ. βλάστηση, βράχια) στα υποστρώματά τους, παρατηρούνται μικρά άκρα με επιμηκυμένους κεφαλοκορμούς που τους επιτρέπουν την εύκολη κίνηση διαμέσου αυτών χωρίς παρεμβολές (Vanhooydonck et al. 2000; Herrel et al. 2002). Τα χερσόβια είδη που αναρριχούνται συνήθως έχουν αναλογικά μακρύτερα πρόσθια άκρα, των οποίων η αυξημένη χρήση τα διευκολύνει στην υπέρβαση φυσικών εμποδίων, καθώς και στην αλλαγή κατεύθυνσης και την αποφυγή τους κατά την κίνηση (Hildebrand 1985; Losos 1990; Irschick & Losos 1999; Herrel et al. 2002; Kohlsdorf & Biewener 2006). Σε τέτοιες περιπτώσεις σύνθετων ανώμαλων υποστρωμάτων με φυσικά εμπόδια, η χρήση του διποδισμού, όπως έχει προαναφερθεί, υποβοηθά την αύξηση του οπτικού πεδίου (Kohlsdorf & Biewener 2006; Tucker & McBrayer 2012).

Η μορφολογία των πελμάτων σε σαύρες - δρομείς συχνά εμφανίζει χαρακτηριστικά τα οποία μπορούν να μειώσουν την ολίσθηση στα διάφορα υποστρώματα. Για παράδειγμα, οι κολλητικές επιφάνειες στα πέλματα ειδών της οικογένειας Gekkonidae τους επιτρέπουν να τρέχουν σε κάθετες λείες επιφάνειες (Autumn et al. 2005). Επιπλέον, συχνά συναντώνται άκανθες στα πέλματα σαυρών από διαφορετικές εξελικτικές γραμμές (π.χ. γένη *Acanthodactylus* και *Basiliscus*), με κοινό χαρακτηριστικό τη χρήση «ρευστών» υποστρωμάτων (π.χ. άμμο και νερό). Η παρουσία ακάνθων στα πέλματα σε τέτοια, μη συγγενικά, είδη αποτελεί κλασικό παράδειγμα συγκλίνουσας εξέλιξης και θεωρείται προσαρμογή που επιτρέπει την κίνηση με άνεση και ταχύτητα πάνω στα αντίστοιχα υποστρώματα (Carothers 1986; Luke 1986). Συγκεκριμένα, οι άκανθες θεωρείται πως αυξάνουν την επιφάνεια επαφής με το υπόστρωμα, υποβοηθώντας έτσι το τρέξιμο χωρίς το πέλμα να βουλιάζει στα «ρευστά» υποστρώματα (Salvador 1982; Luke 1986). Παρ' όλα αυτά, πρόσφατες έρευνες αμφισβητούν τη χρήση των ακάνθων ως εξειδικευμένο εργαλείο με ευεργετική επίδραση που περιορίζεται αποκλειστικά σε «ρευστά» υποστρώματα (Irschick & Jayne 1998; Korff & McHenry 2011; Savvides et al. 2017).

Η αποτελεσματικότερη χρήση του εκάστοτε υποστρώματος είναι δυνατό να οδηγήσει σε υψηλότερα επίπεδα αρμοστικότητας μέσω της επιλογής χαρακτήρων «συμβατών» με αυτό, που έχουν ως αποτέλεσμα την αύξηση της κινητικής επίδοσης (Sathe & Husak 2015, 2018). Γενικότερα, τα διάφορα είδη σαυρών τείνουν να προτιμούν

υποστρώματα στα οποία τα οικοφυσιολογικά χαρακτηριστικά τους επιτρέπουν να αποδίδουν στον βέλτιστο δυνατό βαθμό (Williams 1972; Irschick & Losos 1999; Pianka 2017; Sathe & Husak 2018).

#### 4.2.1. Κινητική επίδοση πριν και μετά την αυτοτομία της ουράς

##### 4.2.1.1. Μεθοδολογία

Οι δειγματοληψίες πραγματοποιήθηκαν κατά το έτος 2015 (Μάιος - Ιούλιος) και τα εργαστηριακά πειράματα ολοκληρώθηκαν το ίδιο έτος, στα τέλη Αυγούστου. Συνολικά χρησιμοποιήθηκαν 35 άτομα με άθικτες ουρές (14 αρσενικά, 10 θηλυκά και 11 ανήλικα), των οποίων καταγράφηκαν διάφοροι μορφολογικοί χαρακτήρες που εμπλέκονται στον μηχανισμό κίνησης (βλ. Παράρτημα II, Εικόνα Σ8. και Παράρτημα III, Εικόνα Σ1.). Επιπλέον, καταγράφηκαν ο συνολικός αριθμός των ακάνθων και το μήκος των δυο μακρύτερων ακάνθων του μακρύτερου δακτύλου στο αριστερό οπίσθιο πέλμα έξι ατόμων, ώστε να διαπιστωθεί εάν υπάρχει συσχέτιση μεταξύ αυτών και του μήκους πέλματος.



Εικόνα 5.1. Ο διάδρομος που χρησιμοποιήθηκε για την πραγματοποίηση των πειραμάτων κινητικής επίδοσης

Όλες οι προσπάθειες κινηματογραφήθηκαν με χρήση ψηφιακής κινηματογραφικής μηχανής (Olympus SH-60) σε ρυθμό 240 καρέ ανά δευτερόλεπτο. Στη συνέχεια, οι προσπάθειες κάθε ατόμου αξιολογήθηκαν ως «καλές» ή «κακές», με κριτήριο αν πραγματοποίησαν τουλάχιστον 50 cm συνεχούς τρεξίματος και άνω, ώστε οι εκτιμήσεις MT και ME να αφορούν τη μέγιστη δυνατή τους επίδοση (Losos et al. 2001).

Για τον υπολογισμό της μέγιστης ταχύτητας (MT) και μέγιστης επιτάχυνσης (ME), καθώς και για την αξιολόγηση των εμπλεκόμενων μορφολογικών χαρακτήρων, ακολουθήθηκε μεθοδολογία που βασίστηκε σε προηγούμενες μελέτες (Huey & Hertz 1984; Avery et al. 1987a, b; Irschick & Jayne 1998; Martin & Avery 1998; Kaliontzopoulou et al. 2013; Vanhooydonck et al. 2015). Κάθε άτομο πραγματοποίησε πέντε προσπάθειες τρεξίματος, σε διάδρομο μήκους 2,5 μέτρων και πλάτους 12 cm, ο

οποίος έφερε κοκκώδες υπόστρωμα στη βάση του (Εικόνα 4.2.). Στην πλάτη του διαδρόμου, απέναντι από τη διαφανή πλευρά του (plexiglass), υπήρχαν σημάδια ανά 10 cm, ώστε να είναι δυνατός ο προσδιορισμός της θέσης της σαύρας στον διάδρομο. Η πρόκληση του τρεξίματος ήταν αποτέλεσμα εξομοίωσης θήρευσης από τον ερευνητή, με απαλό χτύπημα στη βάση της ουράς κάθε ατόμου. Πριν από κάθε προσπάθεια τα άτομα θερμορύθμιζαν για μία ώρα, σε ειδικά διαμορφωμένο terrarium, με παγοκύστες στο ένα άκρο και λαμπτήρα πυρακτώσεως (150W) στο άλλο, ώστε να επιτύχουν τις επιθυμητές τους σωματικές θερμοκρασίες (Van Damme et al. 1986), στις οποίες είναι σε θέση να αποδώσουν στο μέγιστο (Irschick & Losos 1998).

Η MT υπολογίστηκε σε μέτρα ανά δευτερόλεπτο (m/s), βάσει των ελάχιστων καρτέ που χρειάστηκαν ώστε να καλυφθεί απόσταση των 20 cm (στηριζόμενοι στην κλίμακα του διαδρόμου) και της αναλογίας χρόνου ανά καρτέ (0,004 δευτερόλεπτα ανά καρτέ) (Avery et al. 1987a, b). Για τον υπολογισμό της ME χρησιμοποιήθηκε αρχικά η εφαρμογή DLT dataviewer3 (Hedrick 2008) στο υπολογιστικό περιβάλλον MATLAB, με το οποίο ψηφιοποιήθηκε η θέση της άκρης του ρύγχους κάθε ατόμου στους x και y άξονες, για κάθε κινηματογραφημένη «καλή» προσπάθεια. Ακολούθως, βάσει της ευκλείδειας απόστασης, υπολογίστηκε η μετατόπιση σε αριθμό εικονοστοιχείων (pixels) και στη συνέχεια μετατράπηκε σε μέτρα, χρησιμοποιώντας τη γνωστή κλίμακα του διαδρόμου. Τα δεδομένα της μετατόπισης στη συνέχεια φιλτραρίστηκαν χρησιμοποιώντας την εφαρμογή του Van Wassenbergh (2007) στο πρόγραμμα Microsoft Excel, όπου υπολογίστηκε αυτόματα η ME σε μέτρα ανά δευτερόλεπτο<sup>2</sup> (m/s<sup>2</sup>), ως η δεύτερη παράγωγος της φιλτραρισμένης μετατόπισης έναντι του χρόνου. Από το σύνολο των «καλών» προσπαθειών κάθε ατόμου επιλέγηκαν οι προσπάθειες με τις υψηλότερες τιμές MT και ME για περαιτέρω ανάλυση.

Η αυτοτομία της ουράς προκλήθηκε ακολουθώντας τη μεθοδολογία των Pérez - Mellado et al. (1997), πραγματοποιώντας τομή της ουράς στα 2 cm κάτω από την αμάρα κάθε ατόμου. Όλα τα άτομα μετά την αυτοτομία αφέθηκαν στα terraria τους για τουλάχιστον τρεις ημέρες, ώστε να ανακάμψουν και να επουλωθεί επαρκώς η πληγή, πριν επαναχρησιμοποιηθούν στα πειράματα κινητικής επίδοσης. Μετά την ολοκλήρωση των διαδικασιών αυτοτομίας της ουράς, επαναλήφθηκαν όλες οι διαδικασίες με την ίδια σειρά ώστε να επανεκτιμηθεί η κινητική τους επίδοση. Κατά την αξιολόγηση των κινηματογραφήσεων για τις βέλτιστες επιδόσεις (σύμφωνα με τις τιμές MT και ME) κάθε ατόμου, σημειωνόταν επίσης και εάν πραγματοποιείτο διποδισμός κατά το τρέξιμο, τόσο πριν όσο και μετά την αυτοτομία της ουράς.

## Επεξεργασία δεδομένων και στατιστική ανάλυση

Αρχικά, για να αφαιρεθεί η επίδραση του σωματικού μεγέθους από τα μορφολογικά χαρακτηριστικά, τα δεδομένα κανονικοποιήθηκαν σύμφωνα με τον τύπο των Leonart et al. (2000):

$$Y_i^* = Y_i(X_m/X_i)^b$$

όπου  $Y_i$  είναι η τιμή του εκάστοτε χαρακτηριστικού κάθε ατόμου,  $X_m$  ο μέσος όρος του μήκους κεφαλοκορμού (ΜΚΚ) κάθε ομάδας,  $X_i$  το ΜΚΚ κάθε ατόμου, και  $b$  η κλίση της γραμμικής παλινδρόμησης των εκάστοτε χαρακτηριστικών προς τα ΜΚΚ κάθε ομάδας.

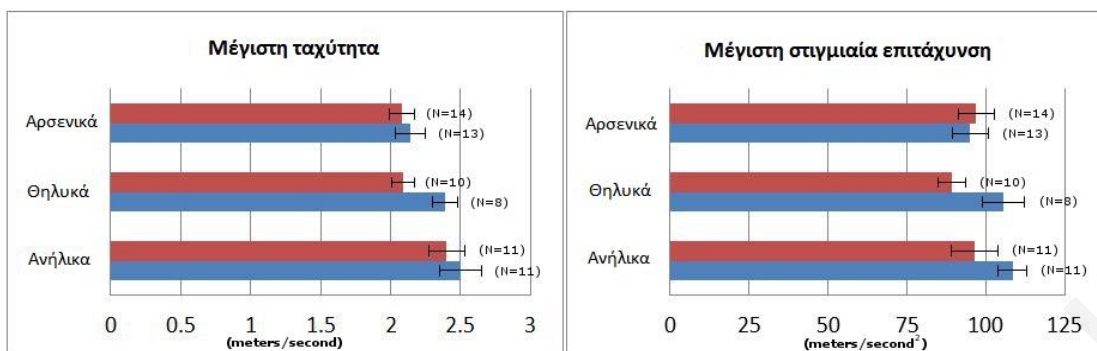
Στη συνέχεια με τη χρήση του λογισμικού SPSS (IBM SPSS Statistics, V20), πραγματοποιήθηκε έλεγχος κατά πόσο τα δεδομένα έχουν κανονική κατανομή (έλεγχος Shapiro - Wilks) και ομοιογένεια στη διακύμανση των μεταβλητών (έλεγχος Levene) και ακολούθησε λογαρίθμιση ( $\log_{10}$ ) των δεδομένων. Ακολούθως, αξιολογήθηκαν οι διαφορές στις σωματικές θερμοκρασίες των ατόμων κατά την επίδοσή τους πριν και μετά την αυτοτομία της ουράς, με χρήση παραμετρικού ελέγχου εξαρτημένων μεταβλητών (paired t test). Επιπλέον, με χρήση μονόδρομης ανάλυσης της διακύμανσης ελέγχθηκε κατά πόσο υπάρχουν διαφορές στις σωματικές θερμοκρασίες των ατόμων μεταξύ φυλετικών και ηλικιακών ομάδων. Στη συνέχεια, ελέγχθηκε κατά πόσο τα κανονικοποιημένα μορφολογικά χαρακτηριστικά, καθώς και η κινητική επίδοση των ατόμων πριν και μετά την αυτοτομία, εμφάνιζαν διαφορές μεταξύ τους, με χρήση μονόδρομης πολυπαραγοντικής ανάλυσης της διακύμανσης. Με παραμετρικό έλεγχο εξαρτημένων μεταβλητών ελέγχθηκε αν οι επιδόσεις του κάθε ατόμου διέφεραν πριν και μετά την αυτοτομία της ουράς, καθώς και μεταξύ προσπαθειών στην παρουσία και απουσία διποδισμού. Για να διαπιστωθεί η επίδραση στην κινητική επίδοση που μπορεί να έχει το σχετικό μήκος της ουράς σε σχέση με το μέγεθος του σώματος, υπολογίστηκε η σχέση μήκους ουράς προς μήκος κεφαλοκορμού και αξιολογήθηκαν οι πιθανές διαφορές στο σχετικό μήκος ουράς μεταξύ των τριών ομάδων με χρήση μονόδρομης ανάλυσης της διακύμανσης. Με μη παραμετρικό συντελεστή συσχέτισης Spearman ( $r_s$ ) ελέγχθηκε εάν υπάρχει συσχέτιση μεταξύ του αριθμού ακάνθων και του μήκους των δύο μεγαλύτερων ακάνθων στο μακρύτερο δάκτυλο του οπίσθιου άκρου με το μήκος του οπίσθιου πέλματος.

Τέλος, αξιολογήθηκε η επίδραση που έχουν οι υπό εξέταση μορφολογικοί χαρακτήρες ακολουθώντας την προσέγγιση συμπερασματολογίας πολλαπλών μοντέλων (multimodel inference approach) που προτάθηκε από τους Burnham & Anderson (2003)

στο λογισμικό πακέτο RStudio (RCore Team V1.1.419). Κατά τη μέθοδο αυτή, αρχικά με γραμμική πολλαπλή παλινδρόμηση αποκλείστηκαν οι ανεξάρτητες μεταβλητές (μορφολογικοί χαρακτήρες) που εμφάνιζαν υψηλή συσχέτιση μεταξύ τους (τιμές VIF > 0,10). Στη συνέχεια, χρησιμοποιώντας τις ανεξάρτητες μεταβλητές που επιλέχθηκαν, έγινε κατάταξη όλων των πιθανών μοντέλων για κάθε εξαρτημένη μεταβλητή (ταχύτητα και επιτάχυνση) βάσει των τιμών AICc (corrected Akaike Information Criterion). Στη συνέχεια, επιλέχθηκαν τα μοντέλα με τιμές  $\Delta AICc > 2$  και ακολούθως αξιολογήθηκε η επίδραση κάθε χαρακτήρα σύμφωνα με τον μέσο συντελεστή συσχέτισής του (averaged coefficient, b) στα εναπομείναντα μοντέλα. Η αξιολόγηση του βαθμού ερμηνείας της επίδοσης από κάθε μοντέλο βασίστηκε στην τιμή του  $R^2$  (Burnham & Anderson 2003, Mammides et al. 2016). Στην ανάλυση παλινδρόμησης, πέραν των μορφολογικών χαρακτήρων, συμπεριλήφθηκε ως ανεξάρτητη μεταβλητή και η ποσοστιαία απώλεια βάρους (ΠΑΒ) κάθε ατόμου για την αξιολόγηση της επίδρασης που μπορεί να έχει στην κινητική επίδοση μετά την αυτοτομία της ουράς.

#### 4.2.1.2. Αποτελέσματα

Η σωματική θερμοκρασία των ατόμων δεν διέφερε πριν και μετά την αυτοτομία (paired t-test;  $N = 35$ ,  $t_{(34)} = -1,32$ ,  $p > 0,05$ ) αλλά ούτε και μεταξύ των ομάδων (ANOVA; θερμοκρασία πριν:  $F_{(2,32)} = 2,586$ ,  $p > 0,05$ ; θερμοκρασία μετά:  $F_{(2,32)} = 0,959$ ,  $p > 0,05$ ). Το μήκος των ακάνθων εμφάνισε σημαντική συσχέτιση με το μήκος του οπίσθιου πέλματος (μήκος 1<sup>ης</sup> άκανθας:  $r_s = 0,955$ ,  $p < 0,005$ , μήκος 2<sup>ης</sup> άκανθας:  $r_s = 0,938$ ,  $p < 0,01$ ). Ο αριθμός των ακάνθων στο μακρύτερο δάκτυλο είχε αρνητική συσχέτιση με το μήκος του οπίσθιου πέλματος ( $r_s = -0,885$ ,  $p < 0,05$ ). Τα μορφολογικά χαρακτηριστικά εμφάνισαν σημαντικές διαφορές ανάμεσα στις ομάδες, εκτός από το πρόσθιο πέλμα και το πλάτος λεκάνης (Πίνακας 4.1.). Η μόνη σημαντική διαφορά μεταξύ ομάδων στην επίδοση ήταν αυτή μεταξύ αρσενικών και ανήλικων ατόμων, με τα τελευταία να έχουν σημαντικά υψηλότερη επίδοση μετά την αυτοτομία (ANOVA:  $F_{(2,32)} = 3,660$ ,  $p < 0,05$ , post hoc Tukey HSD test: αρσενικά - ανήλικα:  $p < 0,05$ ). Οι μέσες τιμές της κινητικής επίδοσης πριν και μετά την αυτοτομία της ουράς δίνονται στην Εικόνα 4.2.



Εικόνα 4.2. Μέγιστη ταχύτητα και στιγμιαία επιτάχυνση των τριών ομάδων πριν (μπλε) και μετά (κόκκινο) την αυτοτομία. Με μαύρο χρώμα δίνεται η διακύμανση και στις παρενθέσεις το μέγεθος δείγματος

Πίνακας 4.1. Τα αποτελέσματα της MANOVA για τα κανονικοποιημένα μορφομετρικά χαρακτηριστικά μεταξύ των τριών ομάδων. Τ.Α.: τυπική απόκλιση, ΜΚΚ: μήκος κεφαλοκορμού, ΠΑ: μήκος πρόσθιου άκρου, ΟΑ: μήκος οπίσθιου άκρου, ΠΛ: πλάτος λεκάνης, ΑΜΑ: απόσταση μεταξύ άκρων, ΠΠ: μήκος πρόσθιου πέλματος, ΟΠ: μήκος οπίσθιου πέλματος.

Χαρακτήρας	Αρσενικά (N=14)			Θηλυκά (N=10)				Ανήλικα (N=11)						
	F <sub>(2,32)</sub>	P<	Post hoc (Tukey HSD)		Post hoc (Tukey HSD)		Post hoc (Tukey HSD)		Post hoc (Tukey HSD)					
			P<	P<	P<	P<	P<	P<						
			Μέσος	Τ.Α.	Θηλυκά	Ανήλικα	Μέσος	Τ.Α.	Αρσενικά	Ανήλικα	Μέσος	Τ.Α.	Αρσενικά	Θηλυκά
ΜΚΚ	29,8	0,001	7,57	0,26	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>	6,90	0,56	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>	5,90	0,53	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>
ΠΑ	524,4	0,001	0,028	0,02	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>	1,752	0,24	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>	0,423	0,02	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>
ΟΑ	1024,4	0,001	0,639	0,63	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>	3,960	0,39	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>	0,215	0,01	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>
ΠΛ	430,7	0,001	0,010	0,007	<b>0,001</b>	0,225	0,405	0,06	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>	0,034	0,006	0,225	<b>0,001</b>
ΑΜΑ	330,3	0,001	0,124	0,12	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>	0,514	0,06	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>	0,311	0,01	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>
ΠΠ	591,7	0,001	0,026	0,002	<b>0,001</b>	0,989	0,738	0,10	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>	0,023	0,002	0,989	<b>0,001</b>
ΟΠ	878,8	0,001	0,329	0,009	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>	1,210	0,10	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>	0,258	0,01	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>

Η επίδοση διέφερε σημαντικά πριν και μετά την αυτοτομία μόνο στα θηλυκά άτομα (paired - t test: ταχύτητα,  $t_{(31)} = 3.172$   $p < 0.05$ ; μέση τιμή πριν από την αυτοτομία = 2,39, T.A. = 0,32; μέση τιμή μετά την αυτοτομία = 2,09, T.A. = 0,39; Επιτάχυνση,  $t_{(31)} = 3,354$   $p < 0,01$ ; μέση τιμή πριν από την αυτοτομία = 105,63, T.A. = 18,3; μέση τιμή μετά την αυτοτομία = 89,22, T.A. = 23,58). Παρά το γεγονός ότι υπήρχε σημαντική μείωση του βάρους μετά την αυτοτομία και στις τρεις ομάδες (αρσενικά:  $t_{(13)} = 12,644$   $p < 0,001$ , μέση τιμή = 1,41, T.A. = 0,41; θηλυκά:  $t_{(9)} = 14,230$   $p < 0,001$ , μέση τιμή = 0,90, T.A. = 0,20; ανήλικα:  $t_{(10)} = 10,844$   $p < 0,001$ , μέση τιμή = 0,76, T.A. = 0,23), αυτή δεν φαίνεται να είχε σημαντική επίδραση στην κινητική επίδοση των ατόμων (με εξαίρεση τα θηλυκά άτομα) (Εικόνα 4.2.). Τα θηλυκά βρέθηκε να έχουν σημαντικά μικρότερη σχέση μήκους ουράς προς μήκους κεφαλοκορμού απ' ό,τι τα αρσενικά και τα ανήλικα (ANOVA:  $F_{(2,33)} = 11,216$ ,  $p < 0,001$ , post hoc Tukey HSD test: αρσενικά - θηλυκά:  $p < 0,001$ , θηλυκά - ανήλικα:  $p < 0,01$ ) (μέση τιμή: αρσενικά = 1,75, T.A. = 0,11; θηλυκά = 1,44, T.A. = 0,20; ανήλικα = 1,69, T.A. = 0,18).

Η κινητική επίδοση πριν και μετά την αυτοτομία βρέθηκε ότι επηρεάζεται από διαφορετικούς μορφολογικούς χαρακτήρες. Τα αποτελέσματα της ανάλυσης για την επίδραση των σημαντικών μεταβλητών δίνονται στον Πίνακα 4.2. Για λόγους απλοποίησης της ανάγνωσης των αποτελεσμάτων για τους χαρακτήρες που επηρεάζουν την κινητική επίδοση, τα ευρήματα παρουσιάζονται υπό μορφή γραφήματος στο Παράρτημα III (Εικόνα Σ2.).

Όλα τα άτομα εμφάνισαν ικανότητα διποδισμού πριν από την αυτοτομία, με τα ανήλικα να διποδίζουν σε υψηλότερα ποσοστά απ' ό,τι τα αρσενικά και τα ανήλικα (ποσοστά διποδισμού πριν από την αυτοτομία: αρσενικά 64%, θηλυκά 60%, ανήλικα 91%). Οι υψηλότερες επιδόσεις πραγματοποιήθηκαν σε προσπάθειες στις οποίες τα άτομα εμφάνισαν διποδισμό (Πίνακας 4.3.). Μετά την αυτοτομία μόνο τα ανήλικα άτομα διπόδισαν αλλά σε πολύ μικρότερο βαθμό (ποσοστά διποδισμού μετά την αυτοτομία: αρσενικά 0%, θηλυκά 0%, ανήλικα 27.3%). Τα αρσενικά άτομα γενικότερα εμφάνισαν τη μικρότερη προθυμία για να τρέξουν (πριν από την αυτοτομία, αρσενικά: 43 «καλές» και 27 «κακές» προσπάθειες, θηλυκά: 37 «καλές» και 13 «κακές» προσπάθειες, ανήλικα: 45 «καλές» και 10 «κακές» προσπάθειες; μετά την αυτοτομία, αρσενικά: 42 «καλές» και 28 «κακές» προσπάθειες, θηλυκά: 34 «καλές» και 16 «κακές» προσπάθειες, ανήλικα: 49 «καλές» και 6 «κακές» προσπάθειες).



Πίνακας 4.2. Οι μορφολογικοί χαρακτήρες με σημαντική επίδραση στην κινητική επίδοση των ατόμων για αρσενικά, θηλυκά και ανήλικα. ΠΑΒ: ποσοστό απώλειας βάρους, beta: σταθμισμένος συντελεστής παλινδρόμησης, b: μη σταθμισμένος συντελεστής παλινδρόμησης, i: ποσοστό των μοντέλων όπου κάθε χαρακτήρας εμφανίζεται σημαντικός για κάθε ανάλυση. Οι υπόλοιπες συντομεύσεις δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 4.1.

<b>Αρσενικά</b>			
<b>Μέγιστη ταχύτητα πριν από την αυτοτομία, R<sup>2</sup>=0,538</b>			
<b>Χαρακτήρας</b>	<b>beta</b>	<b>b</b>	<b>i</b>
<b>ΟΑ</b>	-0,37465	-7,7494	0,67
<b>ΟΠ</b>	0,1755	15,545	0,41
<b>ΑΜΑ</b>	-0,0909	-16,313	0,22
<b>Μέγιστη ταχύτητα μετά την αυτοτομία, R<sup>2</sup>=0,273</b>			
	<b>beta</b>	<b>b</b>	<b>i</b>
<b>ΠΛ</b>	-0,21423	-91,350	0,43
<b>ΠΠ</b>	-0,06152	-9,817	0,17
<b>Μέγιστη επιτάχυνση πριν από την αυτοτομία, R<sup>2</sup>=0,617</b>			
	<b>beta</b>	<b>b</b>	<b>i</b>
<b>ΑΜΑ</b>	-0,4099	-901,1	0,72
<b>ΟΠ</b>	0,2437	488,5	0,53
<b>ΟΑ</b>	-0,1597	-116,2	0,34
<b>Μέγιστη επιτάχυνση μετά την αυτοτομία, R<sup>2</sup>=0,691</b>			
	<b>beta</b>	<b>b</b>	<b>i</b>
<b>ΠΛ</b>	-0,81086	-25624,69	1
<b>ΠΑΒ</b>	-0,08312	-69,27	0,3
<b>Θηλυκά</b>			
<b>Μέγιστη ταχύτητα πριν από την αυτοτομία, R<sup>2</sup>=0,636</b>			
<b>Χαρακτήρας</b>	<b>beta</b>	<b>b</b>	<b>i</b>
<b>ΜΚΚ</b>	-0,4635	-0,3642495	0,72
<b>ΟΠ</b>	0,1168	1,4152143	0,25
<b>Μέγιστη επιτάχυνση μετά την αυτοτομία, R<sup>2</sup>=0,533</b>			
	<b>beta</b>	<b>b</b>	<b>i</b>
<b>ΜΚΚ</b>	-0,3704	-25,37634	0,60
<b>ΠΛ</b>	0,1924	180,71498	0,38

<b>Ανήλικα</b>			
<b>Μέγιστη επιτάχυνση πριν από την αυτοτομία, R<sup>2</sup>=0,482</b>			
<b>Χαρακτήρας</b>	<b>beta</b>	<b>b</b>	<b>i</b>
ΑΜΑ	-0,3337	-932,5397	0,28
ΠΛ	0,3740	2866,9728	0,28
<b>Μέγιστη επιτάχυνση μετά την αυτοτομία, R<sup>2</sup>=0,921</b>			
	<b>beta</b>	<b>b</b>	<b>i</b>
ΠΠ	0,4574	2620,124	1
ΟΠ	0,9493	989,3565	1
ΠΛ	-0,1988	-1293,2941	0,34
ΑΜΑ	-0,3873	-472,2211	0,66

Πίνακας 4.3. Σύγκριση επιδόσεων μεταξύ προσπαθειών στην παρουσία και απουσία διποδισμού πριν την αυτοτομία της ουράς.

<b>Μέγιστη ταχύτητα (m/s)</b>		<b>Μέγιστη στιγμιαία επιτάχυνση (m/s<sup>2</sup>)</b>	
<b>Απουσία διποδισμού</b>	<b>Διποδισμός</b>	<b>Απουσία διποδισμού</b>	<b>Διποδισμός</b>
<b>Αρσενικά</b>			
Paired t test: -3,68 <b>p &lt; 0,01</b>		Paired t test: -3,28 <b>p &lt; 0,05</b>	
1,90	2,25	82,75	99,25
<b>Θηλυκά</b>			
Paired t test: -3,99 <b>p &lt; 0,05</b>		Paired t test: -1,92 <b>p &gt; 0,05</b>	
2,06	2,42	93,9	104,3
<b>Ανήλικα</b>			
Paired t test: -6,03 <b>p &lt; 0,01</b>		Paired t test: -3,77 <b>p &lt; 0,01</b>	
2,06	2,52	89,05	109,2

#### 4.2.1.3. Συζήτηση

Η κινητική επίδοση επηρεάζεται από πολλούς παράγοντες. Στην παρούσα εργασία, διερευνήθηκε κατά πόσο επηρεάζεται η κινητική επίδοση, από τη μορφολογία και τη μετατόπιση του σωματικού κέντρου βάρους ως αποτέλεσμα της αυτοτομίας της ουράς, και του διποδισμού. Το μήκος των άκρων και του πέλματος είχαν σημαντική επίδραση στην κινητική επίδοση των υπό εξέταση ομάδων (Πίνακας 4.2. και Παράρτημα II, Εικόνα Σ6.). Η αυτοτομία της ουράς επηρέασε αρνητικά την κινητική επίδοση μόνο στα θηλυκά άτομα (μείωση ταχύτητας και επιτάχυνσης μετά την αυτοτομία) (Εικόνα 4.2.). Παρά του ότι θα ανέμενε κανείς οι επιπτώσεις της αυτοτομίας της ουράς σε άτομα του ίδιου είδους να είναι οι ίδιες ανεξαρτήτως φύλου και ηλικίας, αυτό δεν φαίνεται να συμβαίνει στην παρούσα περίπτωση. Η αναλογία μήκους ουράς προς μήκος κεφαλοκορμού για τα θηλυκά είναι πιο χαμηλή από ό,τι στα αρσενικά και ανήλικα άτομα και, κατά συνέπεια, η απώλεια σωματικού μήκους είναι μικρότερη. Δεδομένων των απρόβλεπτων μηχανισμών που λαμβάνουν χώρα κατά το τρέξιμο και τις ιδιαιτερότητες της ουράς (π.χ. άλλοτε λειτουργεί ως αντίβαρο που ευνοεί το τρέξιμο και άλλοτε σαν χρήσιμο βάρος (έρμα) που αυξάνει την οπισθέλκουσα δύναμη) (βλ. Κεφάλαιο 4.2.), με βάση τα υπάρχοντα δεδομένα δεν είναι δυνατή η ερμηνεία των διαφορών στα πρότυπα επίδοσης μετά την αυτοτομία μεταξύ των διαφορετικών ομάδων.

Παρ' όλα αυτά, η αυτοτομία της ουράς επηρέασε αρνητικά την ικανότητα διποδισμού, καθώς μετά την αυτοτομία τα ενήλικα άτομα εμφανίστηκαν ανίκανα να διποδίσουν, ενώ τα ανήλικα άτομα είχαν μειωμένη ικανότητα σε σχέση με εκείνη πριν από την αυτοτομία της ουράς. Σε όλες τις περιπτώσεις πριν από την αυτοτομία οι καλύτερες προσπάθειες των ατόμων πραγματοποιήθηκαν κατά τη διάρκεια διποδισμού (Πίνακας 4.3.). Τα πλείστα άτομα ήταν ικανά να διποδίσουν κατά το τρέξιμο (ενήλικα πάνω από 60%, ανήλικα 91%), πριν από την αυτοτομία της ουράς. Κατά τον διποδισμό το σωματικό κέντρο βάρους μετατοπίζεται στο πίσω μέρος (πάνω από τα οπίσθια άκρα) παρέχοντας έτσι την ικανότητα επίδοσης σε υψηλότερα επίπεδα (Aerts et al. 2003; Dhongra 2004). Κάτι ανάλογο έχει καταγραφεί και σε είδος του ίδιου γένους (*A. erythrurus*) που χρησιμοποιεί τον διποδισμό για να αυξήσει την επίδοσή του κατά το τρέξιμο (Aerts et al. 2003), κάτι το οποίο φαίνεται να ισχύει και στο *A. schreiberi*. Αξίζει να σημειωθεί ότι ο διποδισμός θεωρείται σπάνιο φαινόμενο σε σαύρες της οικογένειας Lacertidae και είναι αντικείμενο που χρήζει περαιτέρω διερεύνησης. Από τις ελάχιστες εργασίες που έχουν γίνει, έχει διατυπωθεί η άποψη ότι οι σαύρες αυτής της οικογένειας μπορούν να διποδίζουν από πολύ νωρίς κατά το τρέξιμο (Aerts et al. 2003; Vanhooydonck & Van Damme 2003),

σε αντίθεση με σαύρες της οικογένειας Agamidae, στις οποίες ο διποδισμός θεωρείται έμμεσο αποτέλεσμα που επέρχεται μετά την υπέρβαση ενός ορίου επιτάχυνσης (Clemente et al. 2008).

Τα αρσενικά άτομα στις περισσότερες περιπτώσεις δεν απέδιδαν στα μέγιστα δυνατά επίπεδα. Σε σύγκριση με τα θηλυκά και τα ανήλικα, ήταν πιο απρόθυμα να τρέξουν και έκαναν τις περισσότερες «κακές» προσπάθειες. Δεδομένου ότι οι χειρισμοί κατά το πείραμα ήταν οι ίδιοι για όλες τις ομάδες, αυτή η απροθυμία από μέρους των αρσενικών μπορεί να εξηγηθεί από τη διαφορετική αντιθηρευτική τους συμπεριφορά. Στα περισσότερα είδη σαυρών, τα αρσενικά άτομα έχουν ιδιαίτερα επιθετική συμπεριφορά και εμπλέκονται σε συχνές συμπλοκές για την υπεράσπιση των περιοχών τους (Lailvaux & Irschick 2007; McEvoy et al. 2012; Cooper et al. 2015), ενώ ταυτόχρονα πρέπει να βρίσκονται σε εγρήγορση ώστε να μπορούν να αντιμετωπίσουν πιθανούς θηρευτές. Η απαιτητική αυτή κατάσταση μπορεί να εξηγήσει τη συμπεριφορά των αρσενικών ατόμων καθώς η ανοχή τους στο ερέθισμα, πριν τραπούν σε φυγή, είναι μεγαλύτερη από τις άλλες δύο ομάδες (Cooper 1997; Martin & Lopez 1999).

Οι μορφομετρικοί χαρακτήρες εμφάνισαν σημαντικές διαφορές μεταξύ όλων των ομάδων που εξετάστηκαν, ακόμη και μετά τη διόρθωση των μεγεθών βάσει σωματικού μεγέθους (Πίνακας 4.1.). Επίσης, η επίδραση των μορφολογικών χαρακτήρων στην κινητική επίδοση δεν είχαν κάποιο σταθερό πρότυπο μεταξύ πληθυσμών (Πίνακας 4.2. και Παράρτημα II, Εικόνα Σ6.). Αξιοσημείωτη είναι η αρνητική επίδραση των οπίσθιων άκρων στα αρσενικά άτομα, κάτι που έρχεται σε αντίθεση με προηγούμενες σχετικές έρευνες, οι οποίες αποδίδουν συχνά στα οπίσθια άκρα τη σημαντικότερη επίδραση κατά το τρέξιμο (Stiller & McBrayer 2013; Sathe & Husak 2015). Επίσης, ιδιαίτερο ενδιαφέρον εμφανίζει το γεγονός ότι το μήκος του οπίσθιου πέλματος είχε σημαντική θετική επίδραση σε όλες τις ομάδες (Πίνακας 4.2.). Σύμφωνα με τα αποτελέσματα, το μήκος των ακάνθων εμφανίζει θετική συσχέτιση με το μήκος του πέλματος και έτσι το τελευταίο μπορεί να θεωρηθεί ως καλός έμμεσος δείκτης για να ελεγχθεί η επίδραση των ακάνθων στο τρέξιμο. Το μήκος των ακάνθων, παρά το γεγονός ότι εξελικτικά θεωρούνται προσαρμογή που σχετίζεται με αμμόδη υποστρώματα (βλ. Κεφάλαιο 4.2.), φαίνεται να αυξάνει την πρόσφυση και, κατά συνέπεια, την επίδοση τρεξίματος (Higham 2015). Ως εκ τούτου, η χρήση των ακάνθων κατά το τρέξιμο χρήζει περισσότερης διερεύνησης σε σχέση με την επίδραση σε διάφορους τύπους υποστρωμάτων.

Χαρακτηριστική ήταν η εναλλαγή της επίδρασης των μορφολογικών χαρακτήρων πριν και μετά την αυτοτομία. Πριν από την αυτοτομία, σημαντική επίδραση στην επίδοση είχαν χαρακτήρες που σχετίζονταν με τα οπίσθια άκρα τόσο στα αρσενικά όσο και στα θηλυκά άτομα, ενώ μετά την αυτοτομία της ουράς αυτό άλλαξε και εμφάνισαν σημαντική επίδραση χαρακτήρες όπως τα πρόσθια άκρα και το πλάτος λεκάνης (Πίνακας 4.2.). Αυτό οφείλεται στη μετατόπιση του σωματικού κέντρου βάρους προς το μπροστινό μέρος και είναι ενδεικτικό των αλλαγών που επιφέρει η απώλεια της ουράς στον κινητικό μηχανισμό των σαυρών (Arnold 1984; Martin & Avery 1998; Fleming et al. 2009; McElroy & Bergmann 2013). Επιπλέον, η απώλεια της ουράς φαίνεται να είναι ο λόγος της αδυναμίας διποδισμού κατά τις προσπάθειες μετά την αυτοτομία της ουράς, ως αποτέλεσμα της πρόσθιας μετατόπισης του σωματικού κέντρου βάρους (McElroy & Bergmann 2013). Το γεγονός ότι τα ανήλικα άτομα ακόμα και μετά την αυτοτομία είχαν μερική ικανότητα διποδισμού, πιθανό να οφείλεται σε οντογενετικές διαφορές που σχετίζονται με την κατανομή του σωματικού βάρους και μειώνουν τις επιδράσεις που επέρχονται κατά τη μετατόπιση του κέντρου βάρους, στα μικρότερα και ελαφρύτερα άτομα. Σε κάθε περίπτωση, τα ευρήματα της παρούσας εργασίας όσον αφορά τον διποδισμό και την αυτοτομία της ουράς είναι σε πλήρη συμφωνία με τα ευρήματα της κλασικής εργασίας του Snyder (1949), ο οποίος διαπίστωσε την απώλεια της ικανότητας διποδισμού σε σαύρες του είδους *Basiliscus basiliscus* μετά την αφαίρεση της ουράς τους και αναγνώρισε τον καθοριστικό ρόλο της ουράς ως αντίβαρο κατά τη διάρκεια του τρεξίματος.

Η παρούσα εργασία έδωσε αρκετές πληροφορίες σε σχέση με το πώς επηρεάζεται ο μηχανισμός κίνησης κατά το τρέξιμο μετά την αυτοτομία της ουράς καθώς και στην επίδραση σχετικά με την ικανότητα διποδισμού. Παρ' όλα αυτά, η επίδραση των ακάνθων καθώς και η σημασία που έχει το ποσοστό απώλειας της ουράς μεταξύ διαφορετικών ομάδων όσον αφορά την κινητική επίδοση, χρήζουν περισσότερης διερεύνησης ώστε να εξαχθούν ασφαλή συμπεράσματα.

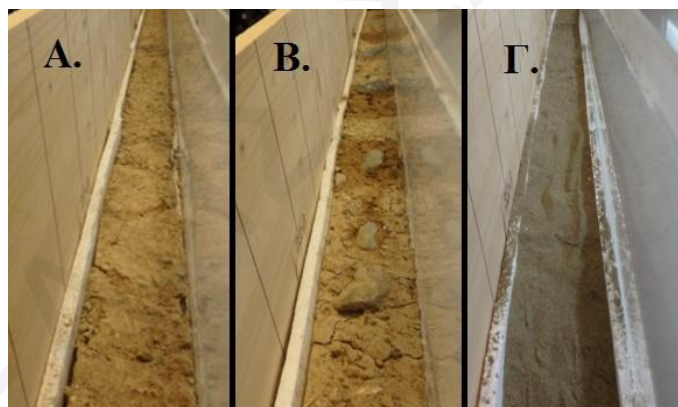
## **4.2.2. Κινητική επίδοση και χρήση υποστρωμάτων**

### **4.2.2.1. Μεθοδολογία**

Οι δειγματοληψίες πραγματοποιήθηκαν κατά το έτος 2016 (Μάιο - Αύγουστο) στους τρεις προαναφερθέντες πληθυσμούς (Γέρι, Ακρωτήρι, Αγρό) και ακολούθως τα άτομα μεταφέρθηκαν στο εργαστήριο όπου και πραγματοποιήθηκαν τα πειράματα. Για να διερευνηθεί κατά πόσο υπάρχουν διαφορές μεταξύ πληθυσμών στη χρήση των υποστρωμάτων τους, κατασκευάστηκαν υποστρώματα που αντιστοιχούσαν σε σκέτο

χώμα, χώμα με πέτρες και άμμο, τα οποία ήταν δυνατό να τοποθετηθούν στον διάδρομο που χρησιμοποιήθηκε και στα πειράματα του Κεφαλαίου 4.2.1. Τα υποστρώματα κατασκευάστηκαν με βάση τους τύπους υποστρωμάτων που υπάρχουν στα ενδιαιτήματα στους τρεις πληθυσμούς (Εικόνα 4.3.). Βασισμένοι σε προηγούμενη διερεύνηση της κινητικής επίδρασης (βλ. Κεφάλαιο 4.2.1.3.), στο συγκεκριμένο πείραμα δόθηκε ιδιαίτερη έμφαση, πέραν της επίδρασης γενικών μορφολογικών χαρακτήρων που σχετίζονται με την κίνηση (βλ. Παράρτημα II, Εικόνα Σ9.), στην έμμεση επίδραση που έχουν οι άκανθες στα δάκτυλα των ατόμων στα τρία υποστρώματα διαφορετικής σύστασης (χώμα, χώμα/πέτρα, άμμος).

Η επίδραση που έχουν οι άκανθες βασίστηκε στο μήκος του μακρύτερου δακτύλου, το οποίο αποτελεί τη μικρότερη έμμεση μέτρηση που μπορεί να δώσει σχετικές πληροφορίες για τις άκανθες. Για να διαπιστωθεί η συσχέτιση που υπάρχει μεταξύ ακάνθων και μήκους δακτύλου λήφθηκαν μετρήσεις (μήκος των τριών μακρύτερων ακάνθων και συνολικός αριθμός ακάνθων από τη βάση του δακτύλου μέχρι το νύχι) από συνολικά 60 άτομα (20 άτομα από κάθε πληθυσμό).



Εικόνα 4.3. Οι τρεις τύποι τεχνητών υποστρωμάτων που χρησιμοποιήθηκαν στον διάδρομο, ώστε να εξομοιωθούν οι τύποι υποστρωμάτων που αντιστοιχούν στους τύπους ενδιαιτημάτων των υπό μελέτη πληθυσμών. Α. Γέρι - χωμάτινο υπόστρωμα, Β. Αγρός - πετρώδες υπόστρωμα, Γ. Ακρωτήρι - αμμώδες υπόστρωμα

Για τον υπολογισμό της μέγιστης ταχύτητας (MT) και μέγιστης επιτάχυνσης (ME), καθώς και για την αξιολόγηση των εμπλεκόμενων μορφολογικών χαρακτήρων, κάθε άτομο πραγματοποίησε πέντε προσπάθειες τρεξίματος, σε διάδρομο μήκους 2,5 μέτρων και πλάτους 12 cm, ο οποίος έφερε κοκκώδες υπόστρωμα στη βάση του (Εικόνα 4.3.). Πριν από κάθε προσπάθεια τα άτομα θερμορύθμιζαν για μία ώρα, σε ειδικά διαμορφωμένο terrarium, με παγοκύστες στο ένα άκρο και λαμπτήρα πυρακτώσεως (150W) στο άλλο,

ώστε να επιτύχουν τις επιθυμητές τους σωματικές θερμοκρασίες (Van Damme et al. 1986), στις οποίες είναι σε θέση να αποδώσουν στο μέγιστο (Irschick & Losos 1998). Η εκτέλεση του πειράματος και η εκτίμηση της κινητικής επίδοσης (MT και ME), υπολογίστηκαν ακολουθώντας την ίδια μεθοδολογία με εκείνη στο Κεφάλαιο 4.2.1.

Η αξιολόγηση όλων των ατόμων πραγματοποιήθηκε και στους τρεις διαφορετικούς τύπους υποστρωμάτων για 22 άτομα από το Γέρι (12 αρσενικά και 10 θηλυκά), 22 από τον Αγρό (11 αρσενικά και 11 θηλυκά) και 23 από το Ακρωτήριο (11 αρσενικά και 12 θηλυκά). Κατά την εξέταση των κινηματογραφήσεων σημειωνόταν εάν τα άτομα πραγματοποιούσαν διποδισμό κατά το τρέξιμο.

### **Επεξεργασία δεδομένων και στατιστική ανάλυση**

Αρχικά χρησιμοποιήθηκε ο τύπος των Leonart et al. (2000), όπως και στο Κεφάλαιο 4.2.1., ώστε να κανονικοποιηθούν τα δεδομένα και να αφαιρεθεί η επίδραση του σωματικού μεγέθους από τους υπό εξέταση μορφολογικούς χαρακτήρες.

Αρχικά με τη χρήση του λογισμικού SPSS (IBM SPSS Statistics, V20), πραγματοποιήθηκε έλεγχος κατά πόσο τα δεδομένα έχουν κανονική κατανομή (έλεγχος Shapiro - Wilks) και ομοιογένεια στη διακύμανση των μεταβλητών (έλεγχος Levene) και ακολούθησε λογαρίθμιση ( $\log_{10}$ ) των δεδομένων. Με τη χρήση του παραμετρικού ελέγχου εξαρτημένων μεταβλητών (paired t test) και μονόδρομης πολυπαραγοντικής ανάλυσης της διακύμανσης, ελέγχθηκε κατά πόσο υπάρχουν διαφορές στις σωματικές θερμοκρασίες κατά την κινητική τους επίδοση αρσενικών και θηλυκών ατόμων σε κάθε υπόστρωμα, και μεταξύ των πληθυσμών, αντίστοιχα.

Στη συνέχεια, με μονόδρομη πολυπαραγοντική ανάλυση της διακύμανσης αξιολογήθηκαν οι διαφορές μεταξύ φυλετικών και πληθυσμιακών ομάδων όσον αφορά τα μορφολογικά τους χαρακτηριστικά. Με χρήση παραμετρικού ελέγχου εξαρτημένων μεταβλητών (paired t test) ελέγχθηκαν οι διαφορές στην κινητική τους επίδοση σε κάθε υπόστρωμα. Η συχνότητα εμφάνισης διποδισμού μεταξύ φυλετικών και ηλικιακών ομάδων αξιολογήθηκε με τη χρήση του ελέγχου  $\chi^2$ . Χρησιμοποιώντας τον παραμετρικό συντελεστή συσχέτισης Pearson (r), αξιολογήθηκε ο βαθμός συσχέτισης μεταξύ μήκους και αριθμού των ακάνθων, και του μήκους του μεγαλύτερου δαχτύλου στο οπίσθιο άκρο.

Η αξιολόγηση της επίδρασης των μορφολογικών χαρακτήρων στην κινητική επίδοση πάνω σε κάθε υπόστρωμα, πραγματοποιήθηκε με την εφαρμογή της μεθοδολογίας των Burnham & Anderson (2002), όπως έχει περιγραφεί και στο Κεφάλαιο 4.2.1.

#### 4.2.2.2. Αποτελέσματα

Οι θερμοκρασίες σώματος δεν εμφάνισαν σημαντικές διαφορές μεταξύ φυλετικών ομάδων ή πληθυσμών. Το μήκος των τριών μακρύτερων ακάνθων στο μεγάλο δάχτυλο του οπίσθιου πέλματος εμφάνισε ισχυρή συσχέτιση με το μήκος πέλματος των ατόμων από όλους τους πληθυσμούς (Πίνακας 4.4.).

Πίνακας 4.4. Αποτελέσματα του συντελεστή συσχέτισης Pearson μεταξύ μήκους ακάνθων και μήκους πέλματος.

Πληθυσμός	Μήκος 1 <sup>ης</sup> άκανθας		Μήκος 2 <sup>ης</sup> άκανθας		Μήκος 3 <sup>ης</sup> άκανθας	
	R	p	r	p	r	p
Γέρι	0,737	<0,001	0,752	<0,001	0,637	0,004
Αγρός	0,674	0,001	0,727	<0,001	0,712	<0,001
Ακρωτήριο	0,590	0,006	0,589	0,006	0,609	0,004

Τα κανονικοποιημένα μορφολογικά χαρακτηριστικά εμφάνισαν σημαντικές διαφορές μεταξύ φυλετικών ομάδων (Πίνακας 4.5.) και για αυτό τον λόγο η σύγκριση των μορφολογικών χαρακτήρων μεταξύ πληθυσμών πραγματοποιήθηκε ξεχωριστά για κάθε φυλετική ομάδα (Πίνακας 4.6.).



Πίνακας 4.5. Αποτελέσματα one-way ANOVA για τους μορφολογικούς χαρακτήρες μεταξύ φυλετικών ομάδων κάθε πληθυσμού. Τ.Α.: τυπική απόκλιση, ΜΚΚ: μήκος κεφαλοκρομού, Ουρά: μήκος ουράς, ΠΑ: μήκος πρόσθιων άκρων, ΟΑ: μήκος οπίσθιων άκρων, ΠΔ: μήκος πρόσθιου δαχτύλου, ΟΔ: μήκος οπίσθιου δαχτύλου. Οι τιμές μέσων όρων δίνονται σε cm.

Χαρακτήρας	Αρσενικά Θηλυκά	Γέρι				Αγρός				Ακρωτήριο			
		Μέση τιμή	Τ.Α.	F <sub>(1,20)</sub>	P	Μέση τιμή	Τ.Α.	F <sub>(1,20)</sub>	P	Μέση τιμή	Τ.Α.	F <sub>(1,21)</sub>	P
ΜΚΚ		7,1	0,43	13,337	<b>0,002</b>	6,9	0,64	2,373	0,139	6,35	0,4	3,786	0,066
		6,45	0,41			6,5	0,34			6	0,44		
Ουρά		14,62	1,56	107,988	<b>&lt;0,001</b>	13,56	1,55	15,432	<b>0,001</b>	13,1	1,42	16,040	<b>&lt;0,001</b>
		12,15	1,37			11,23	1,17			10,25	1,67		
ΠΑ		2,64	0,14	17,482	<b>0,001</b>	2,63	0,2	7,293	<b>0,014</b>	2,4	0,12	6,267	<b>0,021</b>
		2,38	0,13			2,43	0,12			2,25	0,17		
ΟΑ		4,6	0,23	24,887	<b>&lt;0,001</b>	4,65	0,14	74,480	<b>&lt;0,001</b>	4,49	0,43	14,140	<b>0,001</b>
		4	0,28			4	0,16			3,96	0,22		
ΠΔ		0,65	0,09	1,340	0,261	0,59	0,07	1,683	0,209	0,5	0,05	1,153	0,296
		0,59	0,11			0,56	0,04			0,48	0,07		
ΟΔ		1,29	0,14	3,747	0,068	1,24	0,12	16,082	<b>0,001</b>	1,22	0,1	15,972	<b>0,001</b>
		1,13	0,22			1,1	0,09			1	0,1		

Πίνακας 4.6. Αποτελέσματα one-way MANOVA για τους μορφολογικούς χαρακτήρες μεταξύ ομάδων ανά φυλετική ομάδα. Οι συντομεύσεις των χαρακτήρων δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 4.5.

Χαρακτήρας	Αρσενικά					Θηλυκά				
	F <sub>(2,31)</sub>	p	Post-Hoc Tukey HSD			F <sub>(2,28)</sub>	p	Post-Hoc Tukey HSD		
			p		Αγρός			p		Αγρός
			Γέρι	Ακρωτήρι				Γέρι	Ακρωτήρι	
<b>ΜΚΚ</b>	6,410	0,005	0,633	<b>0,004</b>	<b>0,045</b>	5,303	0,011	0,774	0,075	<b>0,011</b>
<b>Ουρά</b>	2,821	0,075	0,284	0,067	0,729	16,952	<0,001	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,001</b>	0,287
<b>ΠΑ</b>	7,801	0,002	0,965	<b>0,003</b>	<b>0,007</b>	4,641	0,018	0,691	0,132	<b>0,016</b>
<b>ΟΑ</b>	1,042	0,365	0,882	0,603	0,346	0,547	0,585	0,901	0,845	0,556
<b>ΠΔ</b>	12,429	<0,001	0,193	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,011</b>	7,307	0,003	0,515	<b>0,003</b>	<b>0,031</b>
<b>ΟΔ</b>	0,891	0,421	0,662	0,403	0,905	1,511	0,238	0,449	0,222	0,870

Στα άτομα από το Γέρι, και από της δύο φυλετικές ομάδες, δεν διέφερε σημαντικά η κινητική τους επίδοση πάνω στα τρία υποστρώματα που εξετάστηκαν (χώμα, πέτρα, άμμος) (Πίνακας 4.7.). Τα αρσενικά άτομα από τον Αγρό είχαν σημαντικά υψηλότερη ταχύτητα στο χώμα παρά στην άμμο (paired t test:  $t_{(10)} = 2,348$ ,  $p < 0,05$ ), ενώ επιτάχυναν σε σημαντικά υψηλότερα επίπεδα στο χώμα από ό,τι στα άλλα δύο υποστρώματα (πέτρα, άμμος) (paired t test: soil vs rock,  $t_{(10)} = 2,719$ ,  $p < 0,05$ ; soil vs sand,  $t_{(10)} = 2,249$ ,  $p < 0,05$ ). Τα θηλυκά άτομα από τον Αγρό απέδωσαν στα ίδια επίπεδα και στα τρία υποστρώματα. Τα αρσενικά άτομα από το Ακρωτήρι πέτυχαν σημαντικά υψηλότερες ταχύτητες στο υπόστρωμα πέτρας παρά άμμου (paired t test:  $t_{(9)} = 2,351$ ,  $p < 0,05$ ), ενώ πέτυχαν υψηλότερα επίπεδα επιτάχυνσης στο ίδιο υπόστρωμα παρά στο χώμα (paired t test:  $t_{(9)} = -2,333$ ,  $p < 0,05$ ). Σε γενικές γραμμές, τα αρσενικά άτομα από τον Αγρό πέτυχαν υψηλότερες επιδόσεις στο χωμάτινο υπόστρωμα από κάθε άλλο πληθυσμό, τόσο στην ταχύτητα (MANOVA:  $F_{(2,30)} = 8,278$ ,  $p < 0,005$ ; post hoc Tukey HSD: Γέρι - Αγρός,  $p < 0,05$ ; Αγρός - Ακρωτήρι,  $p < 0,005$ ), όσο και στην επιτάχυνση (MANOVA:  $F_{(2,30)} = 10,116$ ,  $p < 0,001$ ; post hoc Tukey HSD: Γέρι - Αγρός,  $p < 0,005$ ; Αγρός - Ακρωτήρι,  $p = 0,005$ ) (Πίνακας 4.4.).

Πίνακας 4.7. Μέσες τιμές της κινητικής επίδοσης των φυλετικών ομάδων από κάθε πληθυσμό. Η ταχύτητα δίνεται σε m/s και η επιτάχυνση σε  $m/s^2$ .

	Αρσενικά			Θηλυκά		
	Γέρι	Αγρός	Ακρωτήρι	Γέρι	Αγρός	Ακρωτήρι
<b>Ταχύτητα (χώμα)</b>	2,5	2,73	2,38	2,33	2,54	2,5
<b>Ταχύτητα (πέτρα)</b>	2,5	2,6	2,54	2,33	2,6	2,56
<b>Ταχύτητα (άμμος)</b>	2,17	2,5	2,32	2,31	2,51	2,53
<b>Επιτάχυνσή (χώμα)</b>	90	116,65	89,2	96,5	103	95,85
<b>Επιτάχυνσή (πέτρα)</b>	101	107,3	105,95	92,35	106,3	100,4
<b>Επιτάχυνσή (άμμος)</b>	96,7	106,6	97,3	92,4	101,8	100,9

Κατά τη διάρκεια του τρεξίματος βρέθηκαν να επηρεάζουν την κινητική επίδοση διαφορετικοί μορφολογικοί χαρακτήρες τόσο ανά φύλο όσο και ανά πληθυσμό (Πίνακες

4.8. Α., Β. και Γ.) υποδεικνύοντας έτσι διαφορετική χρήση του υποστρώματος από κάθε πληθυσμό, που πιθανό να οφείλεται στις διαφορετικές απαιτήσεις του μητρικού τους υποστρώματος (ανάλογα του ενδιαίτηματος). Για λόγους απλοποίησης της ανάγνωσης των αποτελεσμάτων για τους χαρακτήρες που επηρεάζουν την κινητική επίδοση, τα ευρήματα παρουσιάζονται υπό μορφή γραφήματος στο Παράρτημα ΙΙΙ (Εικόνα Σ3.Α., Β. και Γ.).

Πίνακας 4.8. Οι μορφολογικοί χαρακτήρες με σημαντική επίδραση στην κινητική επίδοση των ατόμων από τους τρεις πληθυσμούς. Α. Γέρι, Β. Αγρός και Γ. Ακρωτήρι. beta: σταθμευμένος συντελεστής παλινδρόμησης, b: μη σταθμευμένος συντελεστής παλινδρόμησης, i: ποσοστό των μοντέλων στα οποία κάθε χαρακτήρας εμφανίζεται σημαντικός για κάθε ανάλυση. Οι συντομεύσεις των χαρακτήρων δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 4.5.

A.

Γέρι											
Χαρακτήρας	beta	b	I	Χαρακτήρας	beta	b	i	Χαρακτήρας	beta	b	i
<b>Ταχύτητα (χώμα) R<sup>2</sup>= 0,4921</b>				<b>Ταχύτητα (πέτρα) R<sup>2</sup>=0,5562</b>				<b>Ταχύτητα (άμμος) R<sup>2</sup>=0,3028</b>			
MKK	-0,280	-1,176	0,54	Ουρά	-0,156	-1,285	0,36	MKK	0,409	0,988	0,69
Ουρά	-0,250	-0,660	0,50								
<b>Επιτάχυνση (χώμα) R<sup>2</sup>=0,4729</b>				<b>Επιτάχυνση (πέτρα) R<sup>2</sup>=0,3247</b>				<b>Επιτάχυνση (άμμος)</b>			
MKK	-0,256	-1,796	0,48	ΟΑ	-0,082	-0,156	0,21				
ΟΑ	-0,126	-1,562	0,25	ΟΔ	-0,119	-1,248	0,28				
ΠΔ	-0,176	-0,655	0,34								
ΟΔ	-0,108	0,079	0,19								
Θηλυκά											
<b>Ταχύτητα (χώμα) R<sup>2</sup>=0,3029</b>				<b>Ταχύτητα (πέτρα) R<sup>2</sup>=0,4157</b>				<b>Ταχύτητα (άμμος) R<sup>2</sup>=0,2784</b>			
Ουρά	0,151	1,339	0,29	Ουρά	-0,156	2,003	0,36	MKK	0,409	1,639	0,69

Επιτάχυνση (χώμα) $R^2=0,4806$				Επιτάχυνση (πέτρα) $R^2=0,6022$				Επιτάχυνση (άμμος)			
Ουρά	0,273	1,469	0,44	Ουρά	0,310	0,705	0,46				
				ΠΑ	0,141	0,552	0,21				
				ΟΑ	0,134	1,147	0,24				
				ΠΔ	0,100	0,214	0,16				

**B.**

Αγρός											
Χαρακτήρας	Beta	b	I	Χαρακτήρας	beta	b	i	Χαρακτήρας	beta	b	i
<b>Αρσενικά</b>											
Ταχύτητα (χώμα) $R^2=0,3280$				Ταχύτητα (πέτρα) $R^2=0,0356$				Ταχύτητα (άμμος) $R^2=0,319$			
ΟΔ	0,170	0,401	0,36	Ουρά	-0,156	0,091	0,36	ΠΑ	0,468	1,502	0,73
Επιτάχυνση (χώμα) $R^2=0,1981$				Επιτάχυνση (πέτρα) $R^2=0,5379$				Επιτάχυνση (άμμος) $R^2=0,5591$			
Ουρά	0,273	-0,317	0,44	Ουρά	-0,302	-0,625	0,49	ΠΑ	0,753	1,633	1
				ΠΑ	0,161	0,500	0,28	ΟΑ	-0,421	-1,956	0,25
								ΟΔ	-0,425	-0,686	0,21

<b>Θηλοκά</b>											
<b>Ταχύτητα (χώμα)</b>				<b>Ταχύτητα (πέτρα) R<sup>2</sup>=0,7010</b>				<b>Ταχύτητα (άμμος) R<sup>2</sup>=0,3048</b>			
-				ΠΔ	0,116	-0,498	0,25	ΠΔ	0,546	0,163	0,33
				ΟΔ	-0,109	-2,281	0,24	ΟΔ	-0,543	-1,046	0,33
<b>Επιτάχυνση (χώμα)</b>				<b>Επιτάχυνση (πέτρα)</b>				<b>Επιτάχυνση (άμμος) R<sup>2</sup>=0,2189</b>			
-					-			ΜΚΚ	-0,404	-0,184	0,27

Γ.

<b>Ακρωτήρι</b>											
<b>Χαρακτήρας</b>	<b>Beta</b>	<b>B</b>	<b>I</b>	<b>Χαρακτήρας</b>	<b>beta</b>	<b>b</b>	<b>i</b>	<b>Χαρακτήρας</b>	<b>beta</b>	<b>b</b>	<b>i</b>
<b>Αρσενικά</b>											
<b>Ταχύτητα (χώμα) R<sup>2</sup>=0,7299</b>				<b>Ταχύτητα (πέτρα) R<sup>2</sup>=0,7899</b>				<b>Ταχύτητα (άμμος) R<sup>2</sup>=0,6083</b>			
ΜΚΚ	0,092	0,397	0,23	ΠΔ	-0,493	-0,926	0,72	ΜΚΚ	-0,242	-1,554	0,41
Ουρά	-0,064	0,282	0,16					ΠΔ	-0,072	-0,790	0,16
ΟΑ	0,601	0,532	0,83								

ΠΑ	0,117	0,266	0,17								
	<b>Επιτάχυνση (χώμα) R<sup>2</sup>=0,5065</b>				<b>Επιτάχυνση (πέτρα) R<sup>2</sup>=0,3134</b>				<b>Επιτάχυνση (άμμος) R<sup>2</sup>=0,3792</b>		
ΟΔ	0,647	1,723	0,64	ΠΑ	-0,390	-0,970	0,61	ΠΑ	-0,138	-2,134	0,29
<b>Θηλυκά</b>											
	<b>Ταχύτητα (χώμα) R<sup>2</sup>=0,5422</b>				<b>Ταχύτητα (πέτρα) R<sup>2</sup>=0,0865</b>				<b>Ταχύτητα (άμμος) R<sup>2</sup>=0,6999</b>		
ΠΑ	0,137	0,316	0,33					ΠΑ	-0,214	-0,982	0,37
ΟΔ	0,658	0,645	1		-			ΟΔ	0,196	1,184	0,37
								ΠΑ	-0,250	-0,251	0,43
	<b>Επιτάχυνση (χώμα) R<sup>2</sup>=0,2852</b>				<b>Επιτάχυνση (πέτρα) R<sup>2</sup>=0,3884</b>				<b>Επιτάχυνση (άμμος) R<sup>2</sup>=0,4725</b>		
ΟΔ	0,197	0,956	0,4		-			ΟΔ	0,223	1,830	0,43



Δεν εντοπίστηκε διαφορά ως προς τη συχνότητα διποδισμού μεταξύ φυλετικών ή πληθυσμιακών ομάδων σε κάποιο από τα τρία υποστρώματα. Παρ' όλα αυτά η πλειονότητα των ατόμων από όλους τους πληθυσμούς πραγματοποίησαν τρέξιμο με διποδισμό κατά τη διάρκεια των προσπαθειών στις οποίες πέτυχαν τα υψηλότερα επίπεδα της κινητικής επίδοσης ( $N = 189$ ; ποσοστό τρεξίματος στα δύο πόδια = 68,9%, ποσοστό τρεξίματος στα τέσσερα πόδια = 31,1%;  $\chi^2 = 189,000$   $p < 0,001$ ).

#### 4.2.2.3. Συζήτηση

Τα πρότυπα κίνησης κατά το τρέξιμο επηρεάζονται από διάφορους παράγοντες. Ο τύπος του υποστρώματος φαίνεται να έχει καθοριστικό ρόλο στα μορφολογικά, φυσιολογικά και ηθολογικά χαρακτηριστικά των σαυρών τα οποία καθορίζουν την κινητική τους επίδοση (βλ. Κεφάλαιο 4.2.). Σύμφωνα με τα αποτελέσματα στην παρούσα εργασία εντοπίστηκαν διαφορές μεταξύ πληθυσμών που οφείλονταν στους διαφορετικούς τύπους υποστρώματος, ενώ το ίδιο συνέβηκε και μεταξύ διαφορετικών φύλων.

Τα άτομα του πληθυσμού από το Ακρωτήρι είχαν σημαντικά μικρότερο μήκος κεφαλοκορμού, καθώς και μικρότερα μορφολογικά χαρακτηριστικά που σχετίζονται με τα πρόσθια τους άκρα, σε σχέση με τα άτομα Γερίου και Αγρού, ενώ δεν συνέβαινε το ίδιο για τα οπίσθια άκρα (Πίνακας 4.5. και 4.6.). Οι πληθυσμοί Γερίου και Αγρού εμφάνισαν παρόμοιου μεγέθους μορφολογικά χαρακτηριστικά (Πίνακας 4.6.). Τα ευρήματα αυτά είναι σε συμφωνία με παλαιότερες έρευνες που θέλουν τα άτομα που προέρχονται από ενδαιτημένα με ομοιογενή υποστρώματα (Ακρωτήρι) να έχουν μικρότερα πρόσθια άκρα σε σχέση με άτομα από ετερογενή υποστρώματα (Γέρι και Αγρός). Το γεγονός αυτό αποδίδεται στον μειωμένο ρόλο που έχουν τα πρόσθια άκρα στην απουσία εμποδίων, καθώς και στην πιθανή αρνητική επίδραση που έχουν λόγω της παρεμβολής τους στην ελεύθερη κίνηση των οπίσθιων άκρων κατά το τρέξιμο (Vanhoooydonck et al. 2001; Herrel et al. 2002). Όπως έχει καταγραφεί και από προηγούμενες έρευνες, αυτό καταδεικνύει τον σημαντικό ρόλο που έχει το υπόστρωμα στη διαμόρφωση της μορφολογίας και των κινητικών προτύπων (Rewcastle 1983; Lauder & Reilly 1991; Vanhoooydonck et al. 2005; Tulli et al. 2012).

Παρά τη διαφορετική φύση των υποστρωμάτων που προέρχονταν από τα τρία ενδαιτημένα, τα άτομα δεν είχαν υψηλότερες επιδόσεις στο «γνωστό» τους υπόστρωμα (Πίνακας 4.7.). Τα άτομα από το Γέρι είχαν την ικανότητα να αποδώσουν σε παρόμοια επίπεδα και στους τρεις τύπους ενδαιτημάτων, πιθανόν λόγω των χαρακτηριστικών του υποστρώματος από το οποίο προέρχονται. Το υπόστρωμα στο Γέρι, πέρα από χόμα, φέρει

και χαρακτηριστικά που συναντούνται και στα άλλα δύο υποστρώματα (πέτρες και άμμος) (βλ. Κεφάλαιο 2.1.). Στη βιβλιογραφία υπάρχουν και άλλες περιπτώσεις στις οποίες τα σύνθετα χαρακτηριστικά του υποστρώματος επέτρεψαν τη διατήρηση χαρακτηριστικών που προσδίδουν γενικευμένη εξειδίκευση κατά τη χρήση του υποστρώματος (Sathe & Husak 2015, 2018). Κάτι ανάλογο φαίνεται να συμβαίνει και για τον πληθυσμό Γερίου, επιτρέποντας στα άτομα να αποδίδουν το ίδιο σε όλα τα υποστρώματα.

Τα αρσενικά άτομα από τον Αγρό σημείωσαν υψηλότερη επίδοση στο χωμάτινο υπόστρωμα, πιθανόν λόγω της παρόμοιας σύστασης (σκληρό χώμα) του υποστρώματος με αυτό από το οποίο προέρχονται, σε συνδυασμό όμως με τη μειωμένη παρουσία εμποδίων. Η απουσία εμποδίων, πιθανόν επέτρεψε τη μείωση της χρήσης των πρόσθιων άκρων και τη χρήση των οπίσθιων άκρων στο μέγιστο. Επίσης, το σκληρό χώμα είναι υπόστρωμα που παρέχει υψηλά επίπεδα πρόσφυσης κατά το τρέξιμο (Claussen et al. 2002). Γενικότερα, τα αρσενικά άτομα από τον Αγρό σημείωσαν τις υψηλότερες επιδόσεις σε σχέση με τους άλλους δύο πληθυσμούς (Γέρι και Ακρωτήρι) (Πίνακας 4.7.). Ως γενικός κανόνας θεωρείται ότι τα άτομα που προέρχονται από ανοιχτά ενδιαίτηματα με ομοιογενή υποστρώματα συνήθως έχουν και τις υψηλότερες επιδόσεις στο τρέξιμο, λόγω των αραιών καταφυγίων σε σχέση με ενδαιτήματα με ετερογενή υποστρώματα (Kohlsdorf et al. 2004; Goodman et al. 2008; Petriek et al. 2009; Tulli et al. 2012). Παρ' όλα αυτά, σε αυτή την περίπτωση αυτό δεν φαίνεται να ισχύει καθώς τα άτομα από τον Αγρό (το πιο ετερογενές υπόστρωμα) είχαν τις υψηλότερες επιδόσεις τόσο στην ταχύτητα όσο και στην επιτάχυνση. Μια πιθανή εξήγηση όσον αφορά την επιτάχυνση είναι ότι στην παρουσία πολλών καταφυγίων (όπως συμβαίνει στον Αγρό), οι σαύρες δε χρειάζεται να ξεπεράσουν σε ταχύτητα έναν θηρευτή, αλλά απλά να επιταχύνουν το συντομότερο προς το πλησιέστερο καταφύγιο. Αυτό οδηγεί στην επιλογή ατόμων με τα υψηλότερα επίπεδα επιτάχυνσης (Huey & Hertz 1982, 1984). Επιπλέον, έχει καταγραφεί στο παρελθόν πως σε αρκετές περιπτώσεις όσο αυξάνεται η επιτάχυνση τόσο αυξάνεται και η ταχύτητα (Vanhooydonck et al. 2005, 2006; Higham et al. 2011). Η θετική αυτή συσχέτιση, σε συνδυασμό με την επιλογή υψηλών επιδόσεων επιτάχυνσης, μπορεί να εξηγήσει τον πιο αποτελεσματικό μηχανισμό τρεξίματος των ατόμων από τον Αγρό σε σχέση με τους άλλους δύο πληθυσμούς. Τα αρσενικά άτομα Ακρωτηρίου σημείωσαν τις υψηλότερες επιδόσεις στο πετρώδες υπόστρωμα. Η υψηλότερη επίδοση στην πέτρα σε σχέση με τα υπόλοιπα, πιθανόν οφείλεται στη μέγιστη πρόσφυση που προσφέρει το σκληρότερο υπόστρωμα από τα τρία που χρησιμοποιήθηκαν (Lejeune et al. 1998; Claussen et al. 2002).

Η ετερογένεια που παρατηρείται ως προς τα επίπεδα επίδοσης μεταξύ των τριών πληθυσμών στα διαφορετικά υποστρώματα, υποδεικνύει το πόσο απρόβλεπτα είναι τα πρότυπα που ακολουθούν οι πληθυσμοί, ως προς τη χρήση υποστρώματος. Τα πρότυπα αυτά όπως και η χρήση υποστρώματος, πιθανό να επηρεάζονται από τον σωματικό τους μηχανισμό ως αποτέλεσμα των απαιτήσεων των υποστρωμάτων από τα οποία προέρχονται (βλ. Κεφάλαιο 2.1. και 4.2.).

Κατά τον έλεγχο της χρήσης των υποστρωμάτων μεταξύ των τριών πληθυσμών, εντοπίστηκαν διαφορετικοί μορφολογικοί χαρακτήρες που είχαν επίδραση στην ταχύτητα και την επιτάχυνση, ενώ διαφορές εντοπίστηκαν και μεταξύ φυλετικών ομάδων εντός πληθυσμών (Πίνακας 4.8. και Παράρτημα II, Εικόνα Σ5.). Για τα αρσενικά άτομα από τον πληθυσμό Γερίου οι μορφολογικοί χαρακτήρες που σχετίζονταν με το σωματικό μέγεθος και τα πρόσθια και οπίσθια άκρα είχαν αρνητική επίδραση στο χώμα και μειωμένη επίδραση στην πέτρα. Σε αντίθεση, στην άμμο το μήκος κεφαλοκορμού για την ίδια ομάδα είχε θετική επίδραση. Στα θηλυκά άτομα από το Γέρι, τα πρόσθια και οπίσθια άκρα είχαν θετική επίδραση στην πέτρα, ακολουθώντας το πρότυπο που σχετίζεται με τις στρατηγικές κίνησης σε ετερογενή υποστρώματα (Losos 1990; Herrel et al. 2002). Η θετική επίδραση του μήκους κεφαλοκορμού των ατόμων από το Γέρι και για τις δύο φυλετικές ομάδες στην άμμο είναι σε συμφωνία με παλαιότερες έρευνες που έδειξαν πως το μεγάλο σωματικό μέγεθος έχει ευεργετική επίδραση σε ανοιχτά αμμώδη ενδιαιτήματα (Melville & Swain 2000; Attum et al. 2007).

Τα άτομα από τον Αγρό και από τις δύο φυλετικές ομάδες γενικότερα ακολουθούσαν στρατηγική χρήσης των υποστρωμάτων κατά την οποία χρησιμοποιούσαν τα πρόσθια άκρα τους με επιτυχία (Πίνακας 4.8.B. και Παράρτημα II, Εικόνα Σ5.B.). Όπως έχει αναφερθεί προηγουμένως, σε υποστρώματα με πολλά εμπόδια (πυκνή βλάστηση, πεσμένα κλαδιά, πέτρες κτλ.), όπως είναι αυτό στον Αγρό, η χρήση των πρόσθιων άκρων επιδρά ευεργετικά κατά το τρέξιμο καθώς επιτρέπει την αλλαγή κατεύθυνσης ή την αναρρίχηση, για την αποφυγή εμποδίων (Hildebrand 1985; Herrel et al. 2002; Kohlsdorf & Biewener 2006).

Παρά την ευεργετική χρήση που είχαν τα πρόσθια άκρα των ατόμων από το Ακρωτήρι στο χωμάτινο υπόστρωμα, στην άμμο είχαν αρνητική (Πίνακας 4.8.Γ. και Παράρτημα II, Σ5.Γ). Αυτό πιθανόν οφείλεται στο ότι τα πρόσθια άκρα παρεμποδίζουν την ελεύθερη κίνηση των οπίσθιων άκρων κατά το τρέξιμο (Herrel et al. 2002). Το γεγονός ότι τα άτομα από το Ακρωτήρι είχαν αναλογικά μικρότερα πρόσθια άκρα από τους άλλους

πληθυσμούς ενισχύει περαιτέρω αυτή την άποψη. Η γενικότερη ευεργετική επίδραση των οπίσθιων άκρων κατά το τρέξιμο (χώμα στα αρσενικά και χόμα, άμμος στα θηλυκά) είναι σε συμφωνία με προηγούμενα ευρήματα σχετικά με τη χρήση υποστρωμάτων από πληθυσμούς που προέρχονται από ανοιχτές περιοχές (Vanhooydonck et al. 2001; Herrel et al. 2002).

Γενικότερα, η χρήση των υποστρωμάτων από τα θηλυκά άτομα εμφάνισαν μεγαλύτερη ακρίβεια σύμφωνα με τις απαιτήσεις των υποστρωμάτων από τα οποία προέρχονταν (Πίνακας 4.8.). Στις πλείστες περιπτώσεις, η χρήση του υποστρώματος που ακολουθούσαν αντιστοιχούσε στην προβλέψιμη χρήση βάσει της προέλευσής τους ώστε να έχουν τη βέλτιστη επίδοση (βλ. Κεφάλαιο 4.2.). Τα θηλυκά άτομα κατά τη διάρκεια της κύησης έχουν να κουβαλήσουν επιπλέον βάρος και αυτό, όπως είναι φυσικό, αποτελεί σημαντικό περιορισμό κατά τη διάρκεια τρεξίματος (Sinervo et al. 1991; Olsson et al. 2000; Husak 2006). Η τήρηση της ιδανικής χρήσης υποστρώματος (για τον εκάστοτε πληθυσμό) με μεγαλύτερη ακρίβεια, είναι ένας τρόπος να επιτύχουν όσο το δυνατόν υψηλότερες επιδόσεις, αυξάνοντας έτσι τις πιθανότητες επιβίωσής τους (διαφυγή από θηρευτές, σύλληψη λείας κτλ.) (Bauwens & Thoen 1981; Olsson et al. 2000; Husak 2006; Vanhooydonck et al. 2015; Sathe & Husak 2018).

Το μήκος του μεγαλύτερου δαχτύλου είχε καλή συσχέτιση με το μήκος των ακάνθων (Πίνακας 4.4.) και άρα ενδείκνυται η χρήση του ως έμμεσος δείκτης της επίδρασης των ακάνθων κατά το τρέξιμο. Επίσης, το μήκος του μεγαλύτερου δαχτύλου είχε ευεργετική επίδραση στην επίδοση για όλους τους πληθυσμούς στα διαφορετικά υποστρώματα (Πίνακας 4.8.). Ως εκ τούτου, σε συνέχεια προηγούμενης σχετικής διερεύνησης που παρείχε προκαταρκτικές ενδείξεις (βλ. Κεφάλαιο 4.2.1.) (Savvides et al. 2017), οι άκανθες μπορούν να θεωρηθούν με ασφάλεια ως χαρακτηριστικό με ευεργετική επίδραση κατά το τρέξιμο σε όλους τους τύπους υποστρωμάτων, μέσω της αύξησης του κρατήματος και της πρόσφυσης, με παρόμοιο τρόπο που συμβαίνει και στα παπούτσια αθλητών στίβου. Παρ' όλα αυτά, οι άκανθες πιθανόν είναι χαρακτηριστικό που αρχικά εξελίχθηκε ως προσαρμογή που σχετιζόταν με τα αμμώδη υποστρώματα (Carothers 1986).

Σε όλους τους πληθυσμούς τα άτομα εμφάνισαν ικανότητα διποδισμού, ενώ δεν εντοπίστηκε οποιαδήποτε διαφορά στις συχνότητες εμφάνισης μεταξύ τους ή μεταξύ υποστρωμάτων. Όπως φαίνεται, ο διποδισμός δεν προσδίδει κάποιο πλεονέκτημα σε κάποιο συγκεκριμένο τύπο υποστρώματος. Προηγούμενες έρευνες εισηγήθηκαν ότι ο διποδισμός δεν αποτελεί εκούσια συμπεριφορά αλλά είναι απλά αποτέλεσμα της

υπέρβασης ενός ορίου επιτάχυνσης (Irschick & Jayne 1998; Aerts et al. 2003). Τα ευρήματα της παρούσας εργασίας φαίνεται να συμφωνούν με αυτή την εκτίμηση, τουλάχιστον για την περίπτωση του *A. schreiberi*. Παρ' όλα αυτά, ο διποδισμός παρατηρήθηκε σχεδόν στο 70% των υψηλότερων επιδόσεων που καταγράφηκαν, επιτρέποντας έτσι την υπόθεση ότι, παρότι ο διποδισμός ίσως προέκυψε ως παραπροϊόν των υψηλών επιδόσεων κατά το τρέξιμο, είναι πλέον πιθανό να επιλέγεται άμεσα ως ευεργετικό χαρακτηριστικό. Στο ίδιο συμπέρασμα κατέληξε και η εργασία των Clemente et al. (2008).

Μέσω της παρούσας έρευνας εντοπίστηκαν αρκετές διαφορές στην επίδοση, τη χρήση υποστρωμάτων μεταξύ πληθυσμών του ίδιου είδους που προέρχονται από τις λειτουργικές προσαρμογές τους βάσει των χαρακτηριστικών των εκάστοτε υποστρωμάτων. Η παρατηρούμενη ετερογένεια σε μορφολογικό επίπεδο αλλά και σε επίπεδο χρήσης υποστρωμάτων μεταξύ πληθυσμών, φαίνεται πως είναι αποτέλεσμα πλαστικότητας, καθώς οι υπό εξέταση πληθυσμοί δεν μπορούν να θεωρηθούν απομονωμένοι μεταξύ τους. Παρ' όλα αυτά, δεδομένης της μεγάλης σημασίας που κατέχει η επίδοση τρεξίματος στη γενικότερη οικολογία των σαυρών (βλ. Κεφάλαιο 4.2.), οι εμπλεκόμενοι παράγοντες θα πρέπει να υπόκεινται σε ισχυρή επιλογή.

#### **4.3. Σύνοψη αποτελεσμάτων**

Συνοψίζοντας τα αποτελέσματα, αρχικά φαίνεται η σημαντική θετική επίδραση που έχουν οι άκανθες κατά το τρέξιμο σε όλες τις περιπτώσεις. Παρά την συσχέτιση τους με χρήση σε ρευστά υποστρώματα, φαίνεται πως σε όλους τους τύπους υποστρωμάτων μπορούν να επιδρούν ευεργετικά, πιθανόν μέσω της αύξησης της πρόσφυσης κατά τη διάρκεια του τρεξίματος.

Η ικανότητα διποδισμού φαίνεται να είναι μια κοινή στρατηγική από όλους τους πληθυσμούς. Λαμβάνοντας υπόψη την απώλεια αυτής της ικανότητας μετά την αυτοτομία της ουράς (λόγω μετατόπισης του σωματικού κέντρου βάρους), σε συνδυασμό με την απουσία κάποιου προτύπου εμφάνισης του διποδισμού σε συγκεκριμένο τύπο υποστρώματος ή από συγκεκριμένο πληθυσμό, φαίνεται να αποτελεί ακούσιο αποτέλεσμα της οπίσθιας τοποθέτησης του σωματικού κέντρου βάρους σε συνδυασμό με την υψηλή επίδοση.

**ΚΕΦΑΛΑΙΟ 5:**  
**ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ**

Τα βασικά συμπεράσματα της παρούσας διατριβής συνοψίζονται ανά θεματική ενότητα.

### **Χαρακτηριστικά πληθυσμών (πυκνότητα, μορφολογία και ποσοστά κομμένων ουρών)**

Η μειωμένη παρουσία θηρευτών συχνά συνοδεύεται από αυξημένη πληθυσμιακή πυκνότητα, η οποία με τη σειρά της οδηγεί στην αύξηση του ενδοειδικού ανταγωνισμού (Cooper et al. 2015; Itescu et al. 2017). Στην παρουσία έντονου ενδοειδικού ανταγωνισμού συχνά εμφανίζονται αυξημένα ποσοστά κομμένων ουρών (Itescu et al. 2017). Κάτι ανάλογο, όμως, ισχύει και σε περιπτώσεις με υψηλή θηρευτική πίεση χωρίς να είναι εύκολη η διάκριση της επίδρασης των δύο αυτών μεταβλητών (Bateman & Fleming 2011).

Σε πολλές περιπτώσεις, η επίδραση του υποστρώματος, μεταξύ άλλων, στη μορφολογία του εκάστοτε πληθυσμού, αποτελεί τον καθοριστικό ρυθμιστή της γενικότερης φυσιολογίας και ηθολογίας των οργανισμών (Vanhooydonck et al. 2015; Sathe & Husak 2018).

- Όλοι οι πληθυσμοί εμφάνισαν πληθυσμιακές πυκνότητες αρκετά υψηλές με τον πληθυσμό Γερίου να εμφανίζει την υψηλότερη νησιωτική πυκνότητα σαυρών στην ανατολική Μεσόγειο.
- Τα άτομα από τον πληθυσμό Ακρωτηρίου εμφάνισαν μικρότερο σωματικό μέγεθος από του άλλους δύο πληθυσμούς, ενώ δεν εντοπίστηκαν διαφορές στο σωματικό μέγεθος των πληθυσμών Γερίου και Αγρού.
- Αξιοσημείωτη είναι η απόκλιση των ατόμων Ακρωτηρίου όσον αφορά το μήκος των πρόσθιων άκρων τους σε σχέση με τους άλλους δύο πληθυσμούς. Το μικρότερο μήκος που τα χαρακτήριζε συνάδει με το πρότυπο που παρατηρείται σε πληθυσμούς που καταλαμβάνουν ανοιχτές περιοχές με μειωμένο αριθμό φυσικών εμποδίων στα υποστρώματα των ενδιαιτημάτων τους.
- Τα μειωμένα ποσοστά κομμένων ουρών και στους τρεις πληθυσμούς και η αδυναμία εντοπισμού διαφορών μεταξύ ομάδων πιθανόν οφείλεται στη φύση των συμπλοκών τους κατά τον ενδοειδικό ανταγωνισμό. Επίσης η παρουσία θηρευτών με υψηλά ποσοστά επιτυχίας και στους τρεις πληθυσμούς, μπορεί να δικαιολογήσει την αδυναμία καταγραφής των καταλοίπων από τις επιθέσεις τους.

### **Αντιθηρευτικές στρατηγικές**

Η θήρευση κατέχει καθοριστικό ρόλο στη διαμόρφωση της ηθολογίας αλλά και των επιπέδων των φυσιολογικών επιδόσεων των οργανισμών (Losos et al. 2006; Lagos & Herberstein 2017). Η πυκνότητα και ο τύπος των θηρευτών δύναται να έχουν και την

ανάλογη επίδραση στις αντιθρεπτικές στρατηγικές των θηραμάτων τους (Rodríguez - Prieto et al. 2010). Σημαντικός παράγοντας στη βέλτιστη απόκριση των οργανισμών, είναι η ορθή αναγνώριση πιθανών θηρευτών έτσι ώστε να μειώνεται το κόστος. Μέσω της μελέτης της απόστασης πρόκλησης διαφυγής (ΑΠΔ) και της απόστασης διαφυγής (ΑΑ) μπορούν να σκιαγραφηθούν τα αντιθρεπτικά ηθολογικά πρότυπα που ακολουθούν οι οργανισμοί ανάλογα της θήρευσης που βιώνουν αλλά και των χαρακτηριστικών των ενδαιτημάτων τους (π.χ. πυκνότητα καταφυγίων) (Amo et al. 2006; Cooper & Wilson 2007; Cooper 2011). Επίσης, η απόδοση του μηχανισμού αυτοτομίας της ουράς στις σαύρες (οικονομία αυτοτομίας και χρόνος κίνησης κομμένου τμήματος) μπορεί να χαρακτηριστεί από τη θηρευτική πίεση που δέχεται ο εκάστοτε πληθυσμός (Pérez - Mellado et al. 1997; Cooper et al. 2004; Cooper et al. 2015).

- Η θηρευτική ποικιλότητα μεταξύ πληθυσμών εμφάνισε ορισμένες διαφορές, με τον πληθυσμό Γερίου να εμφανίζει την υψηλότερη, του Αγρού να ακολουθεί και του Ακρωτηρίου να εμφανίζει την πιο χαμηλή.
- Παρά τις διαφορές που εντοπίστηκαν μεταξύ πληθυσμών σχετικά με τη θηρευτική ποικιλότητα, οι διαφορές στις ΑΠΔ και ΑΑ δεν ήταν δυνατό να ερμηνευθούν βάσει αυτής. Η διαθεσιμότητα και η προσβασιμότητα καταφυγίων φαίνεται να είναι οι σημαντικότεροι παράγοντες στη διαμόρφωση της αντιθρεπτικής συμπεριφοράς των πληθυσμών.
- Τα άτομα του είδους και από τους τρεις πληθυσμούς λόγω της εμπειρίας τους στο πεδίο με σαυροφάγα φίδια, οδηγεί στην αναγνώριση τόσο των γνωστών όσο και των άγνωστων θηρευτών ως υψηλού κινδύνου. Επίσης, τα ενήλικα άτομα εμφανίζονται πιο έμπειρα από τα ανήλικα και έτσι αντιδρούν πιο δραστικά στην παρουσία θηρευτών.
- Τα ποσοστά αυτοτομίας της ουράς στο εργαστήριο ήταν υψηλότερα στους πληθυσμούς με την υψηλότερη πυκνότητα πληθυσμών καθώς και με την υψηλότερη πυκνότητα θηρευτών. Η διαφορά που προκύπτει μεταξύ ποσοστών αυτοτομίας στο εργαστήριο και στο πεδίο οφείλεται στο γεγονός ότι στα ποσοστά εργαστηρίου δεν εμπλέκονται εξωγενείς παράγοντες (π.χ. θήρευση, ανταγωνισμός κτλ.).
- Στους πληθυσμούς με την υψηλότερη ποικιλότητα θηρευτών (Γέρι και Αγρός) η οικονομία αυτοτομίας της ουράς ήταν μικρότερη, ενώ η παρατηρούμενη απόκλιση στις συχνότητες αυτοτομίας μεταξύ τους μπορεί να ερμηνευθεί βάσει της παρουσίας γάτων στην περιοχή Γερίου, οι οποίες αυξάνουν τη θηρευτική πίεση.



- Παρομοίως, οι υψηλότεροι χρόνοι κίνησης των κομμένων ουρών καταγράφηκαν στις περιοχές με την υψηλότερη θηρευτική ποικιλότητα και πληθυσμιακή πυκνότητα. Οι υψηλότερες τιμές που παρατηρούνται στον Αγρό οφείλονται στην παρουσία του ικανότατου θηρευτή *Urupa erops* (τσαλαπετεινός).
- Οι μοναδικές οντογενετικές διαφορές που εμφανίστηκαν όσον αφορά την αντιθήρευση εντοπίστηκαν στους πληθυσμούς Γερίου και Αγρού, όπου τα ανήλικα άτομα έκοβαν τις ουρές τους στην ακριβότερη θέση σε υψηλότερη συχνότητα απ' ό,τι τα ενήλικα. Αυτό μπορεί να αποδοθεί στη συχνότερη έκθεσή τους σε θηρευτές καθώς και στο μικρότερο κόστος.

### **Κινητική επίδοση (ταχύτητα και επιτάχυνση)**

Η επίδοση που σχετίζεται με το τρέξιμο στις σαύρες αποτελεί εξαιρετικής σημασίας μεταβλητή καθώς εμπλέκεται σε πλήθος βιολογικών λειτουργιών, όπως ο ενδοειδικός ανταγωνισμός, η σύλληψη της λείας, η διαφυγή από θηρευτές κτλ. (Losos & Irschick 1996; Husak et al. 2006; McElroy et al. 2008). Ο τύπος υποστρωμάτων κάθε ενδιαίτηματος κατέχει σημαντικό ρόλο στα επίπεδα επίδοσης των ατόμων αλλά και στη διαμόρφωση της μορφολογίας, της φυσιολογίας και της ηθολογίας τους. Διαφορετικοί τύποι υποστρωμάτων απαιτούν διαφορετική χρήση και τα μορφολογικά χαρακτηριστικά εμφανίζουν ετερογενή επίδραση στις διαφορετικές περιπτώσεις (Herrel et al. 2002; Sathe & Husak 2018).

Πέραν της επίδρασης των σταθερών μορφολογικών χαρακτήρων, η αυτοτομία της ουράς δύναται να επιφέρει ολοκληρωτικές αλλαγές στον σωματικό μηχανισμό κίνησης, με αποτέλεσμα να αλλοιωθεί η επίδοση, καθώς και η γενικότερη φυσιολογία και ηθολογία των ατόμων (McElroy & Bergmann 2013; Jagnandan et al. 2014).

- Η κινητική επίδοση δεν επηρεάστηκε από την αυτοτομία της ουράς (με εξαίρεση τα θηλυκά άτομα), αλλά είχε αρνητική επίδραση στην ικανότητα διποδισμού. Ο διποδισμός φαίνεται να αποτελεί το ακούσιο αποτέλεσμα της υψηλής επιτάχυνσης, και συνδέεται με τις υψηλότερες επιδόσεις σε όλους τους τύπους υποστρωμάτων και για όλους τους πληθυσμούς.
- Η χρήση διαφορετικών υποστρωμάτων μεταξύ των πληθυσμών οδηγεί σε διαφορετικά πρότυπα τρεξίματος με τα θηλυκά άτομα να διατηρούν πιο συντηρητικά πρότυπα που αντανακλούν τη χρήση των υποστρωμάτων από τα οποία προέρχονται. Αυτό οφείλεται στην ανάγκη διατήρησης υψηλής επίδοσης με το επιπλέον σωματικό βάρος που έχουν κατά την κύηση.

- Τα πρόσθια άκρα σχετίζονται με την αποφυγή εμποδίων όταν το υπόστρωμα το απαιτεί, ενώ σε πολλές περιπτώσεις τα οπίσθια άκρα επηρεάζουν θετικά την επίδοση στην απουσία εμποδίων σε ανοιχτά ενδιαιτήματα.
- Οι άκανθες στα δάχτυλα των ατόμων από όλους τους πληθυσμούς έχουν ευεργετική επίδραση σε όλους τους τύπους υποστρωμάτων μέσω της αύξησης της πρόσφυσης κατά τη διάρκεια τρεξίματος.

### **Σύνοψη αποτελεσμάτων**

Συνοψίζοντας, βάσει των αποτελεσμάτων οι πληθυσμοί που εξετάστηκαν αποτελούν τους πιο πυκνούς στην Ανατολική Μεσόγειο για σαύρες της οικογένειας Lacertidae. Τα άτομα από όλους τους πληθυσμούς αναγνώρισαν και τους δύο θηρευτές που χρησιμοποιήθηκαν σαν υψηλού κινδύνου, αλλά παρ' όλα αυτά δεν μπορεί να διαπιστωθεί εάν αυτό είναι αποτέλεσμα της ικανότητας διάκρισης μεταξύ διαφορετικών ειδών θηρευτών ή εάν είναι αποτέλεσμα της απουσίας μη σαυροφάγων φιδιών (χαμηλού κινδύνου) στο πεδίο. Επίσης η αντιθηρευτική συμπεριφορά που ακολουθούσαν οι διαφορετικοί πληθυσμοί στο πεδίο φαίνεται να μεταβάλλεται ανάλογα της διαθεσιμότητας καταφυγίων μεταξύ των διαφορετικών τύπων ενδιαιτημάτων. Όσον αφορά την επίδοση της αυτοτομίας της ουράς φαίνεται να επηρεάζονται από τη διακύμανση της πυκνότητας των ατόμων μεταξύ πληθυσμών και τον συνεπακόλουθο αυξημένο ενδοειδικό ανταγωνισμό, καθώς και την ποικιλότητα θηρευτών. Σχετικά με τη χρήση των διαφορετικών υποστρωμάτων μεταξύ πληθυσμών, βρέθηκε να είναι ανάλογη του εκάστοτε τύπου υποστρώματος (π.χ. θετική επίδραση πρόσθιων άκρων στην απουσία εμποδίων και θετική επίδραση στην παρουσία εμποδίων), με τα άτομα Ακρωτηρίου να εμφανίζουν πρόσθια άκρα μικρότερου μεγέθους σαν αποτέλεσμα των απαιτήσεων του αντίστοιχου ενδιαιτήματος. Επίσης, η ικανότητα διποδισμού αποτελεί χαρακτηριστικό που παρατηρήθηκε σε όλους τους πληθυσμούς και συνδέεται με υψηλά επίπεδα ταχύτητας και επιτάχυνσης, πιθανόν ως ακούσιο αποτέλεσμα της υψηλής επίδοσης και όχι ως οικιοθελή στρατηγική.

Η παρούσα εργασία συνεισφέρει στην καλύτερη γνώση αρκετών πτυχών της βιολογίας του είδους, εξασφαλίζοντας έτσι την ύπαρξη εκτεταμένης γνώσης σχετικά με την οικολογία ενός προστατευόμενου είδους που κινδυνεύει με εξαφάνιση. Επιπλέον, η χρήση του είδους ως πρότυπου οργανισμού, εκμεταλλευόμενοι ορισμένα ιδιαίτερα χαρακτηριστικά του (π.χ. ταχύτητα, αυτοτομία της ουράς), συνεισέφερε στον εμπλουτισμό της διεθνούς βιβλιογραφίας μέσω δημοσιεύσεων που σχετίζονται με επίκαιρα ερωτήματα

που αφορούν την οικοφυσιολογία και ηθολογία των σαυρών. Τέλος, όλες οι εργασίες που πραγματοποιήθηκαν (συμπεριλαμβανομένων και των δύο συμπληρωματικών κεφαλαίων του Παραρτήματος Ι) μπορούν να αποτελέσουν τη βάση για μελλοντικές εργασίες που θα συμπληρώσουν ή θα εμβαθύνουν στα υφιστάμενα ευρήματα. Πιο συγκεκριμένα, η διευκρίνιση του θερμορυθμιστικού προφίλ του είδους παραμένει μια άγνωστη πτυχή της οικολογίας του, ενώ περαιτέρω διερεύνηση της ακριβούς χρήσης των ακάνθων στα δάχτυλα και των πλεονεκτημάτων που προσδίδει ο διποδισμός κατά το τρέξιμο, εμφανίζουν ιδιαίτερο ενδιαφέρον για την κατανόηση της οικοφυσιολογίας του. Επιπλέον, η συνεκτίμηση της διατροφικής διαθεσιμότητας κάθε περιοχής, σε μελλοντική έρευνα, θα μπορεί να στηρίξει και να εξαγάγει πιο ασφαλή συμπεράσματα σχετικά με τις τροφικές συνήθειες των πληθυσμών που μελετήθηκαν.

## ΠΑΡΑΡΤΗΜΑΤΑ

### Παράρτημα Ι - Συμπληρωματικά κεφάλαια

ΠΑΝΤΕΛΗΣ ΣΑΒΒΙΔΗΣ

**ΣΥΜΠΛΗΡΩΜΑΤΙΚΟ ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1:**

**ΘΕΡΜΙΚΗ ΒΙΟΛΟΓΙΑ**

### Σ1.1. Εξωθερμία

Ένα καθοριστικό κοινό χαρακτηριστικό στη βιολογία των σαυρών, όπως και των περισσότερων άλλων οργανισμών (με εξαίρεση τα πτηνά και τα θηλαστικά), είναι το ότι αποτελούν εξώθερμους οργανισμούς (με μερική ή περιορισμένη ικανότητα σωματικής θερμορύθμισης), οι οποίοι εξαρτώνται από την πρόσληψη θερμότητας από το περιβάλλον τους. Όπως γίνεται αντιληπτό, η ρύθμιση της θερμοκρασίας του σώματος, φυσιολογικά ή/και συμπεριφορικά, στις σαύρες είναι εξαιρετικής σημασίας για τη σωστή βιολογική λειτουργία τους (Huey & Slatkin 1976).

Το χαρακτηριστικό αυτό προσδίδει στα είδη σαυρών ορισμένα πλεονεκτήματα αλλά και μειονεκτήματα σε σχέση με τους ενδόθερμους οργανισμούς. Λόγω της ικανότητας να ελέγχουν τα επίπεδα του μεταβολισμού τους βάσει της σωματικής τους θερμοκρασίας (Van Damme et al. 1991; Adolph & Porter 1993), οι ενεργειακές ανάγκες που έχουν, σε σχέση με ενδόθερμους οργανισμούς παρόμοιου σωματικού μεγέθους, είναι πολύ πιο μειωμένες (Else & Hulbert 1981). Η διατήρηση της σωματικής τους θερμοκρασίας, όμως, εντός ενός εύρους επιθυμητών θερμοκρασιών είναι υψίστης σημασίας για την επαρκή επίδοση πλήθους ηθολογικών και φυσιολογικών τους λειτουργιών (Patterson & Blouin - Demers 2017). Για παράδειγμα, η σωματική τους θερμοκρασία είναι δυνατό να επηρεάσει, μεταξύ άλλων, την πεπτική αποδοτικότητά τους (Angilletta et al. 2002; Pafilis et al. 2007), την κινητική τους επίδοση (Blouin - Demers et al. 2003; Xu & Ji 2006; Herrel et al. 2007; Lelievre et al. 2010), τον μηχανισμό αυτοτομίας της ουράς (Daniels 1984), τη δύναμη δαγκώματος (Herrel et al. 2006), καθώς και τις αντιθηρευτικές τους αποκρίσεις (Cooper & Wilson 2007; Herrel et al. 2007)

Η εξάρτηση των εξώθερμων οργανισμών από το περιβάλλον τους για την πρόσληψη θερμότητας περιορίζει τη δραστηριότητά τους όταν επικρατούν αντίξοες περιβαλλοντικές συνθήκες (χαμηλές θερμοκρασίες, περιορισμένη ηλιοφάνεια κτλ.). Κατά τις περιόδους αυτές, οι σαύρες είναι δυνατό να διαχειμιάσουν σε καταφύγια έως ότου βελτιωθούν οι περιβαλλοντικές συνθήκες και καταστεί δυνατή η δραστηριοποίησή τους (Mayhew 1965). Σε συνθήκες διαχείμασης, οι σαύρες, αλλά και γενικότερα όλα τα Φολιδωτά, συντηρούνται στηριζόμενες στα αποθέματα λιπιδίων και γλυκογόνου (Gafney & Fitzpatrick 1973; Bickler & Buck 2007), χαμηλώνοντας τον μεταβολισμό τους και διατηρώντας έτσι τη φυσική τους κατάσταση σε λήθαργο (brumation), εν αντιθέσει με τις περιπτώσεις χειμέριας νάρκης (hibernation) που εκδηλώνεται στα θηλαστικά (Mayhew 1965; Gregory 1982; Adolph & Porter 1993).

## Σ1.2. Θερμορύθμιση

Όπως έχει ήδη αναφερθεί, οι περισσότερες σαύρες, αδυνατούν να ελέγξουν μεταβολικά τη σωματική τους θερμοκρασία. Η θερμορύθμιση επιτυγχάνεται μέσα από τις συμπεριφορικές στρατηγικές που ακολουθούν για την πρόσληψη και αποβολή θερμότητας, βασιζόμενες στη φυσιολογία τους και τις θερμοκρασίες του περιβάλλοντός τους (Meiri et al. 2013; Vitt & Caldwell 2013). Παρότι οι συμπεριφορές αυτές διαφέρουν ανάλογα με τις περιβαλλοντικές συνθήκες που επικρατούν σε κάθε περιοχή (Angilletta 2009; Caldwell et al. 2017; Sagonas et al. 2017), κυρίως ως προς τον χρόνο που απαιτείται για να φθάσει ένα άτομο σε ικανοποιητικό εύρος θερμοκρασιών σώματος, πάντα εμπεριέχουν κάποιο κόστος έναντι του κέρδους που αποκομίζεται. Το κόστος αυτό σχετίζεται με την έκθεση του ατόμου σε πιθανούς θηρευτές (περισσότερος χρόνος για πρόσληψη θερμότητας αυξάνει τον κίνδυνο), τον ενδοειδικό και τον διαειδικό ανταγωνισμό (ευκαιρίες ζευγαρώματος, εξασφάλιση πρόσβασης σε αποδοτικότερα σημεία θερμορύθμισης) και τον περιορισμό του χρόνου που απαιτείται για εύρεση τροφής (ανάλογα με τον απαιτούμενο χρόνο θερμορύθμισης) (Huey & Slatkin 1976).

Δεδομένης της σημαντικότητας της θερμορύθμισης, τα ερπετά έχουν αναπτύξει συγκεκριμένες συμπεριφορικές στρατηγικές ώστε να μειώνουν το κόστος που προκύπτει αλλά και να εξυπηρετούν τις διάφορες άλλες βιολογικές τους ανάγκες (Vitt & Caldwell 2013). Πολύ σημαντική παράμετρος στη θερμορυθμιστική αποδοτικότητα των σαυρών αποτελεί το σωματικό τους μέγεθος. Ως γενικός κανόνας ισχύει ότι τα μικρότερα σε μέγεθος άτομα μπορούν να θερμαίνονται ή να ψύχονται γρηγορότερα απ' ό,τι μεγαλύτερα σε μέγεθος άτομα, με αποτέλεσμα στα πρώτα να μειώνεται η ικανότητα διατήρησης των σωματικών θερμοκρασιών στα επιθυμητά τους επίπεδα (Sagonas et al. 2013a).

Οι θερμορυθμιστικές στρατηγικές που ακολουθούν μπορεί να διαφέρουν από είδος σε είδος και μπορεί, επίσης, να εμφανίζουν διαφορές ανάμεσα σε διαφορετικούς πληθυσμούς του ίδιου είδους, καθώς και εποχικές διακυμάνσεις (Adolph 1990; Diaz 1997; Diaz & Cabezas - Diaz 2004). Χαρακτηριστικό παράδειγμα αυτών των διακυμάνσεων αποτελούν οι νησιωτικοί πληθυσμοί, στους οποίους παρατηρούνται φαινόμενα νανισμού ή γιγαντισμού (Lomolino 2005) επηρεάζοντας έτσι το θερμικό προφίλ των πληθυσμών που προκύπτει στις διαφορές σωματικών μεγεθών (Meiri et al. 2011; Sagonas et al. 2013a). Επιπλέον, όπως έχει αναφερθεί προηγουμένως, η θερμορυθμιστική συμπεριφορά μεταβάλλεται βάσει του κόστους που τα άτομα έχουν να αντιμετωπίσουν. Ως εκ τούτου πληθυσμοί που διαβιούν σε ετερογενή περιβάλλοντα (ενδοειδικός ανταγωνισμός,

θηρευτική πίεση, θερμοκρασίες μικροενδιαιτημάτων κτλ.) είναι δυνατό να εμφανίζουν διαφορές στη θερμορυθμιστική τους συμπεριφορά (Sagonas et al. 2013a; 2013b). Επίσης, η ετερογένεια που παρατηρείται σχετικά με τη θερμική ποιότητα διαφορετικών γεωγραφικών περιοχών συνδράμει στη διαφορετική επιλογή οικολογικών θώκων από τους πληθυσμούς σαυρών, οδηγώντας έτσι στην προσαρμογή των ηθολογικών τους στρατηγικών ώστε να καλύψουν τη θερμική τους εξάρτηση, επηρεάζοντας έμμεσα την εξελικτική τους πορεία (Muñoz & Losos 2018).

Η διευκρίνιση του θερμικού προφίλ που χαρακτηρίζει το κάθε είδος ξεχωριστά έχει εξαιρετική σημασία για την καλύτερη κατανόηση της γενικότερης βιολογίας και οικολογίας του (Castilla et al. 1999; Sinervo et al. 2018; Reaney et al. 2018). Πιο συγκεκριμένα, όταν οι σαύρες θερμορυθμίζουν παθητικά ακολουθώντας τις κλιματικές συνθήκες, ονομάζονται θερμοσυμμορφωτές ενώ όταν θερμορυθμίζουν ενεργά ονομάζονται θερμορυθμιστές (Hertz et al. 1993).

Στο παρελθόν είχαν προταθεί διάφορες μεθοδολογίες με σκοπό τον προσδιορισμό των θερμικών προτύπων (ακρίβεια διατήρησης σωματικής θερμοκρασίας εντός ενός εύρους θερμοκρασιών) που ακολουθούν οι σαύρες (π.χ. θερμορυθμιστές ή θερμοσυμμορφωτές). Οι μεθοδολογίες αυτές βασιζόνταν στη μέτρηση της διακύμανσης των θερμοκρασιών σώματος ( $T_b$ ) (Cowles & Bogert 1944; Ruibal & Philibosian 1970) καθώς και της κλίσης της παλινδρόμησης μεταξύ  $T_b$  και θερμοκρασίας περιβάλλοντος ( $T_a$ ) (Huey & Slatkin 1976). Στην πρώτη περίπτωση, η μικρής κλίμακας διακύμανση των  $T_b$  αποδιδόταν σε υψηλής ακρίβειας θερμορυθμιστές. Στη δεύτερη περίπτωση, εάν η κλίση της παλινδρόμησης ( $T_b$  προς  $T_a$ ) κυμαινόταν πιο κοντά στο 0 ο οργανισμός θεωρείτο πως έχει θερμικό προφίλ θερμορυθμιστή και εάν κυμαινόταν πιο κοντά στο 1, θερμοσυμμορφωτή. Οι μεθοδολογίες αυτές υστερούν κυρίως στο ότι παραβλέπουν την επίδραση που μπορεί να έχει η ποιότητα του ενδιαιτήματος (ομοιογενείς ή ετερογενείς θερμοκρασίες μικροενδιαιτημάτων) στις παρατηρούμενες  $T_b$ , ενώ οι ιδανικές επιλεγόμενες θερμοκρασίες ( $T_{set}$ ) για τον εκάστοτε υπό μελέτη οργανισμό παραμένουν απροσδιόριστες, με αποτέλεσμα ο βαθμός απόκλισης των  $T_b$  από αυτές να παραμένει άγνωστος.

Τα εγγενή προβλήματα των παλαιότερων μεθοδολογιών ήρθε να λύσει η προσέγγιση των Hertz et al. (1993). Η καινοτομία της συγκεκριμένης μεθόδου είναι ότι λαμβάνει υπόψη και τις λεγόμενες λειτουργικές θερμοκρασίες ( $T_e$ ) προκειμένου να αποδοθεί η θερμική ποιότητα ενός ενδιαιτήματος.



## Σ1.2.1. Θερμικά πρότυπα του είδους

### Σ1.2.1.1. Μεθοδολογία

Η διερεύνηση των θερμικών προτύπων πραγματοποιήθηκε μόνο για τον πληθυσμό στο Γέρι. Για την αξιολόγηση της θερμορρυθμιστικής συμπεριφοράς του είδους *A. schreiberi* ακολουθήθηκε η μεθοδολογία των Hertz et al. (1993) κατά την οποία απαιτούνται τρεις μεταβλητές που επηρεάζουν τη θερμική βιολογία των οργανισμών: τις σωματικές θερμοκρασίες (Tb), τις λειτουργικές θερμοκρασίες (Te) και τις επιλεγόμενες θερμοκρασίες (Tset).

Κατά το έτος 2015 (αρχές Αυγούστου) λήφθηκαν σωματικές θερμοκρασίες από συνολικά 14 άτομα (7 αρσενικά και 7 θηλυκά). Βεβαιώθηκε ότι τα θηλυκά άτομα που συμπεριλήφθηκαν στο δείγμα δεν εγκυμονούσαν, ώστε να μην υπάρξει πιθανή μεταβολή της θερμορρυθμιστικής τους συμπεριφοράς (Lysenko & Gillis 1980). Επιπλέον, πέραν των θερμοκρασιών σώματος, λαμβάνονταν και οι θερμοκρασίες εδάφους στο σημείο εντοπισμού των ατόμων (Tg) καθώς και οι θερμοκρασίες αέρα (Ta) 10 cm πάνω από το σημείο εντοπισμού.

Οι Te μετρήθηκαν με τη χρήση κατάλληλων μοντέλων (χάλκινοι σωλήνες), τα οποία προσομοιάζουν στις φυσικές ιδιότητες του μελετώμενου εξώθερμου ζώου και λαμβάνουν τις τιμές που θα έπαιρνε το εξώθερμο ζώο εάν παρέμενε ακίνητο και δεν θερμορρυθμιζε. Τα μοντέλα κατανέμονται σε όλο το εύρος μικροενδιαιτημάτων που υπάρχουν σε μια περιοχή ώστε να την απεικονίσουν πλήρως (Hertz et al. 1993). Κατά τη διάρκεια των δειγματοληψιών σε κάθε πληθυσμό τοποθετήθηκαν καταγραφικά (HOBO U12, 4-channel External Data Logger), των οποίων οι αισθητήρες ήταν τοποθετημένοι εντός χάλκινων σωλήνων που κλείνονταν αεροστεγώς με πλαστελίνη (συνολικά 16 μοντέλα αισθητήρων). Οι σωλήνες είχαν ανάλογο σχήμα και μέγεθος με τον κεφαλοκορμό των σαυρών και περιείχαν 2 ml νερού, ενώ είχαν βαφεί με χρώμα ανάλογο των χρωματικών προτύπων (καφέ - μπεζ) του είδους, ώστε να έχουν παρόμοιες θερμοχωρητικές ιδιότητες με τον οργανισμό μελέτης (Grbac & Bauwens 2001; Sagonas et al. 2013b). Τα καταγραφικά τοποθετήθηκαν σε διάφορους τύπους μικροενδιαιτημάτων ώστε να καλυφθούν όσο το δυνατόν περισσότερες θέσεις θερμορρυθμισης ήταν εφικτό. Οι θερμοκρασίες καταγράφονταν ανά 15 λεπτά, από τις 7:00 - 19:00, καθ' όλη τη διάρκεια των δειγματοληψιών (3 μέρες). Οι θερμοκρασίες αυτές αντιστοιχούν στις λειτουργικές θερμοκρασίες (Te) και αποτυπώνουν τη θερμική ποιότητα του υπό μελέτη ενδιαιτηματος (Hertz et al. 1993).

Για τον προσδιορισμό των Tset χρησιμοποιήθηκε ειδικά διαμορφωμένος διάδρομος στο εργαστήριο, ο οποίος έφερε παγοκύστες στο ένα άκρο και λαμπτήρα πυρακτώσεως (150W) στο άλλο (Van Damme et al. 1986). Με αυτόν τον τρόπο δημιουργήθηκε θερμοκλινές που κυμαινόταν από 17,8 έως 41,6 °C, το οποίο επέτρεπε στις σαύρες να θερμορυθμίζουν στα επιθυμητά τους επίπεδα, χωρίς οποιονδήποτε οικολογικό περιορισμό (thermal utopia). Οι επιλεγόμενες σωματικές θερμοκρασίες καταγράφονταν ανά μία ώρα και για το κάθε άτομο πραγματοποιήθηκαν 5 διαδοχικές επαναλήψεις (συνολικά 24 άτομα - 14 αρσενικά και 10 θηλυκά). Στη συνέχεια, υπολογίστηκε το εύρος των Tset βάσει του 50% των κεντρικών παρατηρούμενων τιμών (Huey 1982; Hertz et al. 1993).

Η σχέση θερμοχωρητικών ιδιοτήτων οργανισμού και μοντέλου διερευνήθηκε στο εργαστήριο χρησιμοποιώντας 4 άτομα *A. schreiberi* και 4 χάλκινα μοντέλα ακολουθώντας τη μεθοδολογία των Lutterschmidt & Reinert (2012). Τα άτομα και τα μοντέλα τοποθετήθηκαν ανά ζεύγος εντός ξεχωριστών δοχείων που δεν επέτρεπαν την κίνηση στις σαύρες, και πάνω από τα οποία υπήρχε τοποθετημένος λαμπτήρας πυρακτώσεως (150W). Αρχικά, τα άτομα και τα μοντέλα αφήνονταν για 30 λεπτά περίπου μέχρις ότου οι θερμοκρασίες φθάσουν τη θερμοκρασία δωματίου (22 °C). Η φάση θέρμανσης ξεκινούσε με το άναμμα του λαμπτήρα και διαρκούσε 55 λεπτά. Μετά, ο λαμπτήρας έσβηνε και άρχιζε η φάση ψύξης που διαρκούσε 90 λεπτά. Κάθε πέντε λεπτά λαμβανόταν η θερμοκρασία του σώματος της σαύρας (Tb) και του μοντέλου (Te). Από τα αποτελέσματα που προέκυψαν, εκτιμήθηκε κατά πόσο υπάρχει συσχέτιση των θερμοκρασιών μεταξύ σαύρας και μοντέλου.

Η ακρίβεια και η αποτελεσματικότητα της θερμορύθμισης εκτιμήθηκαν χρησιμοποιώντας τον τύπο:

$$E = 1 - (\text{μέση } db / \text{μέση } de)$$

όπου το db είναι δείκτης της επιτυχίας των ατόμων να διατηρούν σωματικές θερμοκρασίες εντός του εύρους των επιλεγόμενων θερμοκρασιών και προκύπτει υπολογίζοντας την απόκλιση μεταξύ των Tb και του εύρους των Tset και το de αποτελεί δείκτη του κατά πόσο οι προσφερόμενες θερμοκρασίες του ενδιαιτήματος καλύπτουν το εύρος των επιλεγόμενων θερμοκρασιών και υπολογίζεται βάσει της απόκλισης μεταξύ των λειτουργικών θερμοκρασιών (Te) και των Tset. Όταν το E ισούται με το 0 έχουμε τέλεια θερμοσυμμόρφωση ενώ όταν ισούται με 1 ο οργανισμός χαρακτηρίζεται θερμορυθμιστής (Hertz et al. 1993). Δείγματα των πρωτοκόλλων που χρησιμοποιήθηκαν για τη συλλογή

των δεδομένων του Συμπληρωματικού κεφαλαίου 1.2.1. δίνονται στο Παράρτημα ΙΙ, (Εικόνες Σ2., Σ3. και Σ4.).

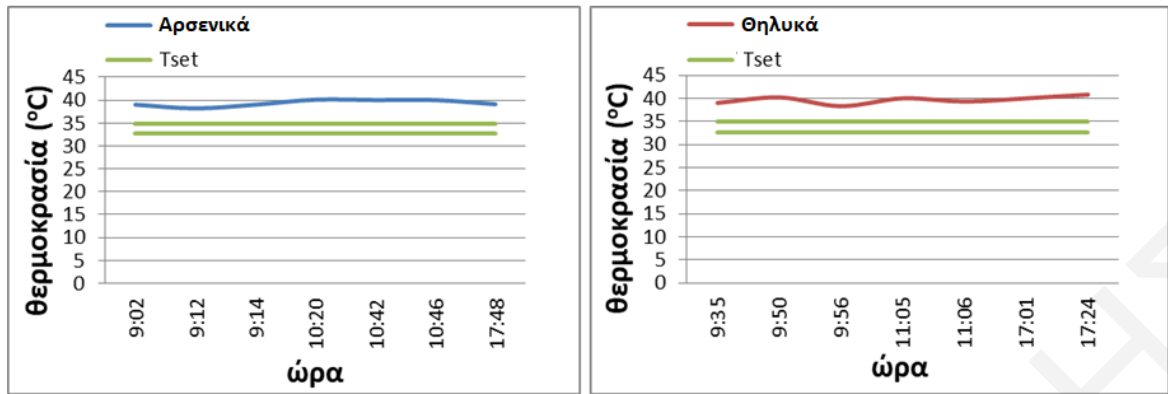
### **Επεξεργασία δεδομένων και στατιστική ανάλυση**

Αρχικά με τη χρήση του λογισμικού SPSS (IBM SPSS Statistics, V20), πραγματοποιήθηκε έλεγχος κατά πόσο τα δεδομένα έχουν κανονική κατανομή (έλεγχος Shapiro - Wilks) και ομοιογένεια στη διακύμανση των μεταβλητών (έλεγχος Levene). Ακολούθως, επιβεβαιώθηκε η συσχέτιση των θερμοχωρητικών ιδιοτήτων των μοντέλων (χάλκινοι σωλήνες) με τον πραγματικό οργανισμό μελέτης (σαύρες) με χρήση γραμμικής παλινδρόμησης (linear regression) των σωματικών θερμοκρασιών ( $T_b$ ) επί των θερμοκρασιών των μοντέλων ( $T_e$ ) που καταγράφηκαν στο σχετικό πείραμα. Στη συνέχεια, ελέγχθηκε κατά πόσο διαφέρουν μεταξύ αρσενικών και θηλυκών ατόμων τα μήκη κεφαλοκορμών και οι θερμοκρασίες  $T_b$  που καταγράφηκαν στο πεδίο, με χρήση μονόδρομης ανάλυσης της διακύμανσης (one-way ANOVA). Ακολούθως, ελέγχθηκε μέσω γραμμικής παλινδρόμησης η σχέση που υπάρχει μεταξύ των  $T_b$  (που καταγράφηκαν στο πεδίο για τις δύο ομάδες) και των θερμοκρασιών εδάφους ( $T_g$ ) και αέρα ( $T_a$ ) στα σημεία σύλληψης των ατόμων.

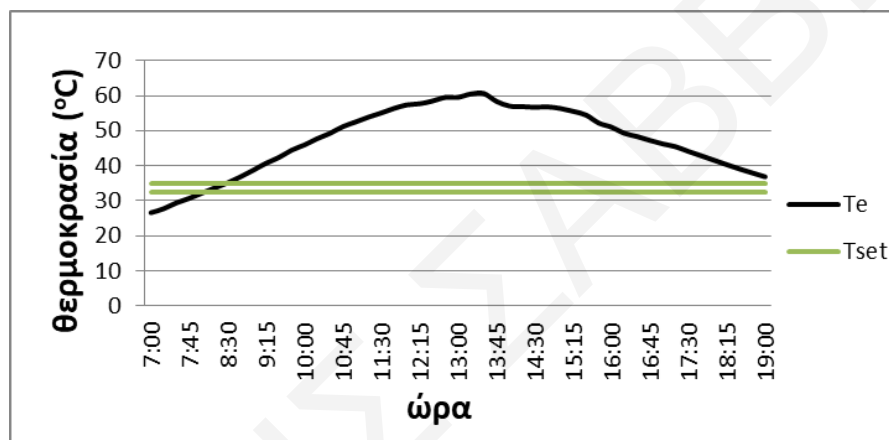
#### **Σ1.2.1.2. Αποτελέσματα**

Τα χάλκινα μοντέλα παρουσιάζουν παρόμοιες θερμοχωρητικές ιδιότητες με τον οργανισμό μελέτης ( $r = 0,588$ ,  $p < 0,001$ ). Το μήκος κεφαλοκορμού φαίνεται να μην είναι παράγοντας που επηρεάζει τα πρότυπα θερμορύθμισης μεταξύ ομάδων, καθώς, παρά τις σημαντικές διαφορές μήκους κεφαλοκορμού (ANOVA:  $F_{(1,12)} = 10,332$ ,  $p < 0,01$ ), οι σωματικές τους θερμοκρασίες στο πεδίο μεταξύ αρσενικών και θηλυκών ατόμων, δεν διέφεραν σημαντικά (ANOVA:  $F_{(1,12)} = 0,570$ ,  $p > 0,05$ ). Οι θερμοκρασίες σώματος στο πεδίο συνδέονται με τη θερμοκρασία αέρα στη θέση όπου βρέθηκαν τα άτομα και για τις δύο ομάδες ( $r = 0,633$ ,  $p < 0,05$ ), ενώ δεν εμφανίζεται σημαντική συσχέτιση με τη θερμοκρασία εδάφους. Τα συγκεντρωτικά αποτελέσματα για τα θερμικά πρότυπα δίνονται στον Πίνακα 1.1.

Επίσης, τόσο στα αρσενικά όσο και στα θηλυκά άτομα φαίνεται πως οι θερμοκρασίες σώματος ( $T_b$ ) καθ' όλη τη διάρκεια της ημέρας είναι υψηλότερες από το εύρος των επιλεγόμενων θερμοκρασιών ( $T_{set}$ ) (Εικόνα 1.1.). Όσον αφορά τις λειτουργικές θερμοκρασίες ( $T_e$ ), κατά τη διάρκεια του μεγαλύτερου μέρους της ημέρας είναι και αυτές πιο υψηλές από το εύρος των επιλεγόμενων θερμοκρασιών ( $T_{set}$ ) (Εικόνα 1.2.).



Εικόνα 1.1. Σχέση θερμοκρασίας σώματος ( $T_b$ ) και εύρους επιλεγόμενων θερμοκρασιών ( $T_{set}$ ), για αρσενικά (δεξιά) και θηλυκά (αριστερά) άτομα του είδους *A. schreiberi*.



Εικόνα 1.2. Σχέση μεταξύ των λειτουργικών θερμοκρασιών ( $T_e$ ) και του εύρους των επιλεγόμενων θερμοκρασιών ( $T_{set}$ ).

Πίνακας 1.1. Συγκεντρωτικές μετρήσεις των ατόμων που εξετάστηκαν για τον προσδιορισμό των θερμικών προτύπων του είδους *A. schreiberi*. MKK: μήκος κεφαλοκορμού (cm), Tb: θερμοκρασία σώματος (°C), Tg: θερμοκρασία εδάφους (°C), Ta: θερμοκρασία αέρα (°C).

Αρσενικά				Θηλυκά			
MKK	Tb	Tg	Ta	MKK	Tb	Tg	Ta
8,3	39	38	35	6,6	39	41	36,2
7,5	39	41	35	7	38,3	37	36,2
7,4	40	47	36	6,4	40	45	40
7,3	39,1	38	36,4	7,4	40	39	37,5
7,3	38,2	38,6	33,8	6,8	40,8	41	36,8
7,3	40,1	41	39	6,2	40,2	36,2	42
7,1	40	42	38,2	7	39,3	42	38,4

Σύμφωνα με την εξέταση του θερμικού προτύπου που ακολουθούν τα άτομα του είδους βάσει του τύπου των Hertz et al. (1993) (βλέπε Κεφάλαιο 1.4.1.), προέκυψε ότι και οι δύο ομάδες (αρσενικά και θηλυκά) ανήκουν στους θερμορυθμιστές οργανισμούς (Πίνακας 1.2.).

Πίνακας 1.2. Οι διαφορές του Tset από τα μέσα Tb και Te (db και de αντίστοιχα), για τα αρσενικά και τα θηλυκά άτομα καθώς και τα επίπεδα ακρίβειας της θερμορύθμισής τους (E).

Αρσενικά					Θηλυκά				
db	T.A.	de	T.A.	E	db	T.A.	de	T.A.	E
4,4	0,7	12,42	9,7	0,646	4,8	0,8	12,42	9,7	0,614

### Σ1.2.1.3 Συζήτηση

Σύμφωνα με τα αποτελέσματα είναι σαφές ότι οι λειτουργικές θερμοκρασίες ( $T_e$ ) στην περιοχή μελέτης φτάνουν σε αρκετά υψηλά επίπεδα, ξεπερνώντας κατά πολύ τις επιλεγόμενες θερμοκρασίες ( $T_{set}$ ) των αρσενικών και θηλυκών ατόμων, από νωρίς το πρωί μέχρι και αργά το απόγευμα (7:45 - 19:00), (Εικόνα 1.2.). Αυτό έχει ως αποτέλεσμα οι σωματικές θερμοκρασίες ( $T_b$ ) αρσενικών και θηλυκών ατόμων να παραμένουν καθ' όλη τη διάρκεια της μέρας πάνω από το εύρος των επιλεγόμενων τους θερμοκρασιών (Εικόνα 1.1.) που θεωρητικά είναι οι βέλτιστες για τον οργανισμό μελέτης (Hertz et al. 1993; Angilletta et al. 2002; Angilletta 2009). Η θετική συσχέτιση μεταξύ θερμοκρασιών αέρα ( $T_a$ ) και θερμοκρασιών σώματος ( $T_b$ ) επιβεβαιώνουν την εξάρτηση του θερμικού προφίλ του οργανισμού από τη θερμική ποιότητα του ενδιαιτήματος. Επιπλέον, οι εξαιρετικά υψηλές τιμές  $T_b$  (Πίνακας 1.2.) υποδεικνύουν δύσκολες συνθήκες στην περιοχή μελέτης (Bakken 1992; Hertz et al. 1993), σύμφωνα με τις θερμικές ανάγκες του οργανισμού ο οποίος υποχρεώνεται σε συμπεριφορικές στρατηγικές θερμορύθμισης, ώστε να διατηρεί σωματικές θερμοκρασίες στο πεδίο ( $T_b$ ) όσο το δυνατόν πιο κοντά στο εύρος των επιλεγόμενων του θερμοκρασιών ( $T_{set}$ ).

Παρά τις σημαντικές σωματικές διαφορές που εντοπίστηκαν μεταξύ αρσενικών και θηλυκών ατόμων οι σωματικές θερμοκρασίες ( $T_b$ ) αλλά και οι επιλεγόμενες θερμοκρασίες τους ( $T_{set}$ ), δεν εμφάνισαν σημαντικές διαφορές μεταξύ τους. Το μεγαλύτερο σωματικό μέγεθος συχνά οδηγεί σε υψηλότερες τιμές επιλεγόμενων θερμοκρασιών λόγω των υψηλότερων θερμικών απαιτήσεων (Diaz 1994; Pafilis et al. 2007), ενώ επιτρέπει την πιο αποτελεσματική διατήρηση των επιθυμητών σωματικών θερμοκρασιών (Angilletta 2009; Sagonas et al. 2013a). Αυτό δεν φαίνεται να ισχύει στην περίπτωση του υπό εξέταση πληθυσμού, πιθανόν λόγω των οικολογικών περιορισμών και κυρίως του απαιτητικού θερμικού περιβάλλοντος που επικρατεί, όπως προαναφέρθηκε. Τα άτομα και των δύο ομάδων θερμορυθμίζουν συμπεριφορικά, όπως φαίνεται και από τις τιμές ακρίβειας της θερμορύθμισης ( $E$ ) (Πίνακας 3.2.), με τα αρσενικά άτομα να εμφανίζουν ελαφρώς υψηλότερες τιμές (αρσενικά: 0,646 - θηλυκά: 0,614). Με βάση τις τιμές  $E$  που είναι υψηλότερες από 0,5 (Hertz et al. 1993), τουλάχιστον για τον πληθυσμό στο Γέρι και τη συγκεκριμένη εποχή που πραγματοποιήθηκε η διερεύνηση, το είδος μπορεί να χαρακτηριστεί ως μάλλον μέτριος θερμορυθμιστής.

Η θερμορυθμιστική συμπεριφορά στις σαύρες είναι δυνατόν να εμφανίζει διακυμάνσεις ανάλογα της εποχής ή να εμφανίζει διαφορές μεταξύ διαφορετικών

πληθυσμών ακόμα και του ίδιου είδους (Adolph 1990; Diaz 1997; Diaz & Cabezas - Diaz 2004; Sagonas et al. 2013a, b). Ως εκ τούτου, με τα υπάρχοντα δεδομένα (ενός πληθυσμού και μίας εποχής) δεν μπορούν να εξαχθούν τελικά συμπεράσματα σχετικά με τη γενικότερη θερμική οικολογία του είδους. Παρ' όλα αυτά, μπορούν να αποτελέσουν τη βάση για πιο ολοκληρωμένη μελλοντική διερεύνηση που θα συνυπολογίζει όλες τις εμπλεκόμενες οικολογικές παραμέτρους.

**ΣΥΜΠΛΗΡΩΜΑΤΙΚΟ ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2:**

**ΤΡΟΦΙΚΗ ΟΙΚΟΛΟΓΙΑ**



## Σ2.1. Διατροφικά πρότυπα στις σαύρες

Η τροφική οικολογία, όπως είναι φυσικό, κατέχει καθοριστικό ρόλο στην επιβίωση των οργανισμών και αποτελεί παράγοντα εξαιρετικής σημασίας στην κατανόηση της γενικότερης βιολογίας των σαυρών (Pérez - Mellado et al. 2011; Laverly & Dobson 2013). Πολλές φορές το κατάλληλο θήραμα δεν είναι αυτό με το υψηλότερο ενεργειακό κέρδος που περικλείεται στο ίδιο το θήραμα, αλλά εξαρτάται από τις ικανότητες του θηρευτή να το συλλάβει, να το χειριστεί ή ακόμη και να το καταπιεί. Για παράδειγμα, τα ανήλικα άτομα σαυρών πολλές φορές προτιμούν μικρότερου μεγέθους θηράματα (μικρότερης ενεργειακής αξίας) από ό,τι τα ενήλικα, τα οποία και μπορούν να καταναλώσουν με μεγαλύτερη ευκολία. Σε αντίθετη περίπτωση, πιθανό να έχουν μεγαλύτερο κόστος κατά τον χειρισμό σε σχέση με το κέρδος κατανάλωσης μεγάλων θηραμάτων που μπορεί να έχει ως κατάληξη τον πνιγμό του θηρευτή κατά την κατάποση (Burghardt 1964; Paulissen 1987). Γενικότερα, έχει διατυπωθεί η θεωρία της βέλτιστης διατροφικής αποδοτικότητας, κατά την οποία ένας θηρευτής θα πρέπει να καταναλώσει το θήραμα από το οποίο η ενέργεια που θα αποκομίσει θα είναι μεγαλύτερη της ενέργειας που θα απολέσει κατά τον χειρισμό του ή εάν το αγνοήσει για να αναζητήσει άλλο πιο κατάλληλο θήραμα (Pianka 1978; Paulissen 1987).

Σε αρκετές περιπτώσεις έχει παρατηρηθεί πως η μορφολογία και η φυσιολογία διαφορετικών ειδών σαυρών (από τη δύναμη δαγκώματος έως την κινητική επίδοση) επηρεάζονται άμεσα από τον διατροφικό τους θώκο (Vanhooydonck et al. 2007). Δεν είναι τυχαίο που, με βάση τη διερεύνηση του μηχανισμού μάσησης, έχουν εξαχθεί συμπεράσματα για την εξελικτική πορεία που ακολούθησαν τα διάφορα είδη σαυρών (Herrel et al. 1999). Παράδειγμα αποτελεί αυτό της ελεύθερης κίνησης του τετραεδρικού οστού της άνω γνάθου (*streptostyly*) (λόγω της απώλειας του κάτω κροταφικού τόξου) που οριοθετεί την εμφάνιση της τάξης των Φολιδωτών, στην οποία ανήκουν και οι σαύρες (Vitt et al. 2003), και τους επιτρέπει γρηγορότερο και ισχυρότερο δάγκωμα καθώς και μεγαλύτερο άνοιγμα σιαγόνων (Smith 1980, 1982). Το συγκεκριμένο χαρακτηριστικό είχε ως αποτέλεσμα την ικανότητα εκμετάλλευσης νέων διατροφικών πόρων και την υιοθέτηση νέων διατροφικών στρατηγικών από τα Φολιδωτά (Vitt et al. 2003).

Οι σαύρες ως επί το πλείστον (97%) θεωρούνται εντομοφάγοι (*insectivorous*), σαρκοφάγοι (*carnivorous*) ή παμφάγοι (*omnivorous*) οργανισμοί (Greene 1982), αλλά παρ' όλα αυτά, σε πολλά εντομοφάγα είδη έχει παρατηρηθεί και η ταυτόχρονη κατανάλωση φυτικής ύλης (Castilla et al. 1991; Herrel et al. 1997), ιδιαίτερα σε περιπτώσεις που

υπάρχει έλλειψη ζωικών θηραμάτων (Olesen & Valido 2003). Αρκετά είδη είναι δυνατό να εμφανίζουν κάποιας μορφής εξειδίκευση σε συγκεκριμένα τάξα θηράματος (Herrel et al. 1996). Η εξειδίκευση αυτή μπορεί να οφείλεται στην επιλογή χαρακτηριστικών (κίνηση σιαγόνων, στρατηγική θήρευσης, κινητική επίδοση) που σχετίζονται με την αφθονία, τη σκληρότητα και την επίδοση διαφυγής του θηράματος, αυξάνοντας έτσι την ικανότητα σύλληψης, χειρισμού και κατανάλωσής του (Herrel et al. 1997; Vanhooydonck et al. 2007). Παρότι η εξειδίκευση στην κατανάλωση συγκεκριμένων τύπων θηράματος μπορεί να προσφέρει ορισμένα πλεονεκτήματα, μπορεί επίσης να περιορίσει την επιλογή κατανάλωσης άλλων τύπων θηραμάτων. Ως εκ τούτου, σε ορισμένες περιπτώσεις η επιλογή χαρακτήρων μειωμένης εξειδίκευσης που καθιστούν τον οργανισμό ικανό να καταναλώνει διάφορους τύπους θηραμάτων (γενικευμένοι θηρευτές), πιθανό να αποτελεί τη βέλτιστη λύση (De Vree & Gans 1994; Herrel et al. 1996).

Ιδιαίτερα στις σαύρες της οικογένειας Lacertidae έχει καταγραφεί πλήθος διαφορετικών στρατηγικών θήρευσης αλλά και προτιμήσεων σε τύπους θηραμάτων, τόσο σε διαειδικό όσο και σε ενδοειδικό επίπεδο (Verwaijen et al. 2002; Herrel & O'Reilly 2005; Vanhooydonck et al. 2007). Η μεγάλη ετερογένεια που χαρακτηρίζει την οικογένεια ως προς τις διατροφικές της προτιμήσεις αποδίδεται αφενός στην ευρεία κατανομή των σαυρών της οικογένειας Lacertidae και αφετέρου στις διαφορές που εμφανίζουν οι κοινότητες αρθροπόδων (που αποτελούν την κύρια πηγή τροφής τους) ανά εποχές αλλά και κατά γεωγραφικές περιοχές (Pérez - Mellado et al. 1997; Carretero 2004). Το χαρακτηριστικό αυτό καθιστά τη συγκεκριμένη οικογένεια ιδανική για τη διερεύνηση της διαφοροποίησης των διατροφικών θώκων μεταξύ πληθυσμιακών, φυλετικών και ηλικιακών ομάδων.

Με βάση τη στρατηγική θήρευσης που ακολουθούν οι θηρευτές μπορούν να χωριστούν σε ενεργητικούς θηρευτές (active foragers), οι οποίοι καλύπτουν μεγάλες αποστάσεις και βρίσκονται σε συνεχή κίνηση για την εύρεση και καταδίωξη της λείας τους (Scharf et al. 2006), και σε ενεδρευτές (sit - and - wait foragers), οι οποίοι παραμένουν κρυμμένοι με σκοπό να αιφνιδιάσουν τη λεία τους (Gerritsen & Strickler 1977). Οι ενεργητικοί θηρευτές καταναλώνουν μεγαλύτερα ποσά ενέργειας αλλά συναντούν μεγαλύτερο αριθμό θηραμάτων που απαιτούν σχετικά εύκολο χειρισμό (Hódar et al. 2006; Scharf et al. 2006), ενώ οι ενεδρευτές ξοδεύουν μικρότερα ποσά ενέργειας καθώς σχετίζεται μόνο με τη σύλληψη και χειρισμό του θηράματος (Gerritsen & Strickler 1977).

Επίσης, οι ενεδρευτές εκτίθενται λιγότερο σε θηρευτές, και η λεία που συλλαμβάνουν με αιφνιδιασμό, αποτελείται από οργανισμούς που εμφανίζουν έντονη κινητικότητα (π.χ. ιπτάμενα αρθρόποδα) (Gasnier et al. 1994; Pianka 2017). Παρ' όλα αυτά, αρκετές φορές οι σαύρες μπορούν να εμφανίσουν χαρακτηριστικά που σχετίζονται και με τις δύο κατηγορίες θηρευτών (Heatwole & Taylor 1987; Belliure 1997).

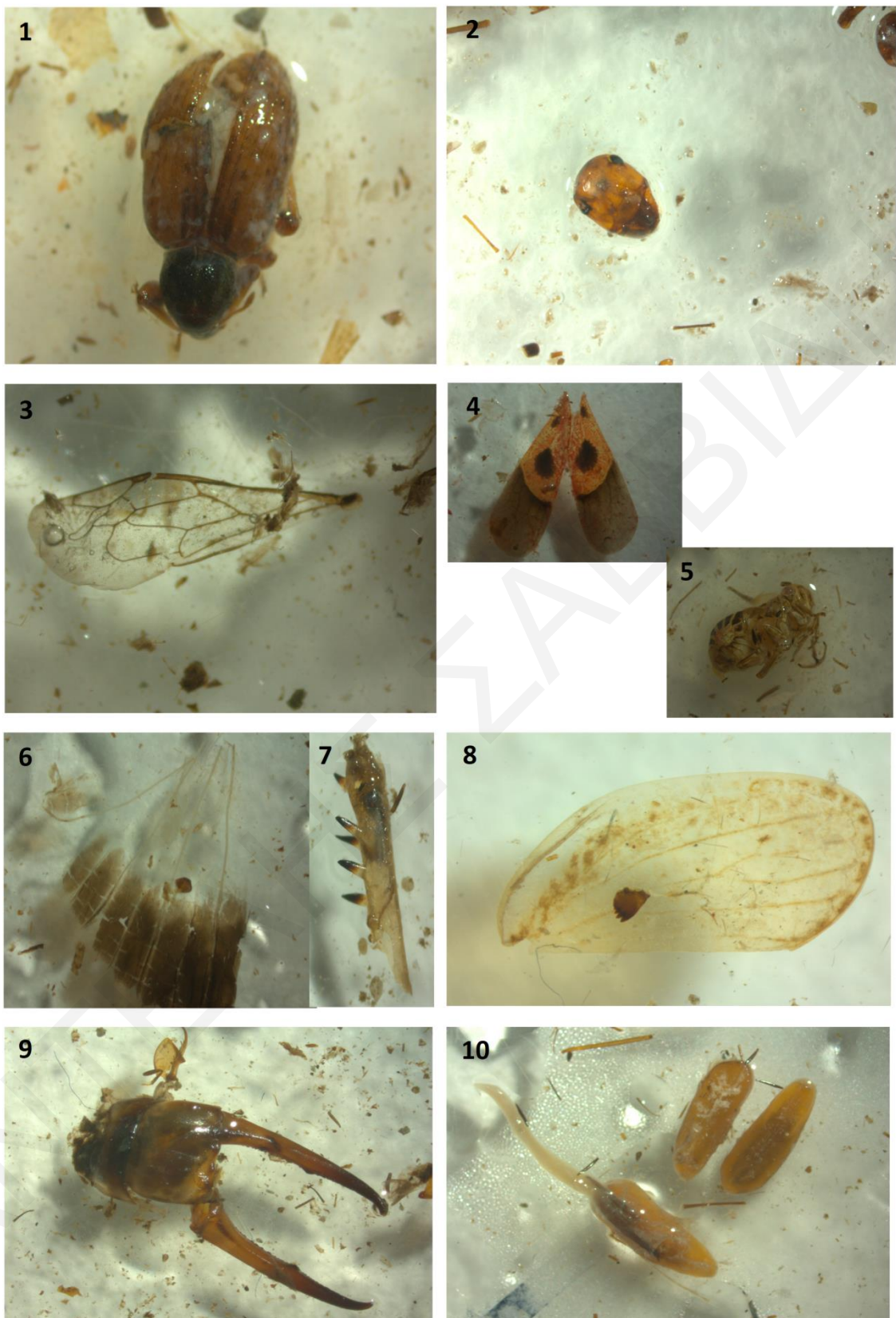
### **Σ2.1.1. Διατροφικές συνήθειες**

#### **Σ2.1.1.1. Μεθοδολογία**

Οι δειγματοληψίες για τη διερεύνηση των διατροφικών συνηθειών πραγματοποιήθηκαν κατά τα έτη 2015 - 2016 (Μάιος - Αύγουστος). Αμέσως μετά τη μεταφορά των ατόμων στο εργαστήριο, αυτά αφήνονταν χωρίς τροφή για τουλάχιστον δύο ημέρες, χωρισμένα σε αρσενικά, θηλυκά και ανήλικα, ώστε να είναι δυνατή η ξεχωριστή συλλογή των περιττωμάτων τους. Τα περιττώματα συλλέγονταν και φυλάσσονταν σε 70% αιθανόλη για κατοπινή διερεύνηση των διατροφικών συνηθειών τους ανά φυλετική, ηλικιακή και πληθυσμιακή ομάδα. Με τη χρήση στερεοσκοπίου αναγνωρίστηκαν τα τάξα που βρέθηκαν στα δείγματα περιττωμάτων, μέχρι τον βαθμό τάξης, ενώ καταγράφηκε και η παρουσία φυτικής ύλης (Εικόνα 2.1.).

Σημειώνεται ότι στην περίπτωση των Υμενοπτέρων, τα μυρμήγκια καταγράφηκαν ξεχωριστά λόγω της αφθονίας τους αλλά και της διαφορετικής ικανότητας διαφυγής τους (αδυναμία πτήσης) από τα υπόλοιπα μέλη της τάξης (μέλισσες και σφήκες).

Για τις ανάγκες της αναγνώριση των τάξεων αλλά και της ποσοτικοποίησής τους ανά δείγμα, καταγράφονταν για τα Κολεόπτερα και τα Δερμάπτερα ο αριθμός των εξωσκελετών, τα μυρμήγκια ο αριθμός των κεφαλιών, τα Αραχνίδια ο αριθμός των άκρων, τα Ορθόπτερα ο αριθμός των άκρων ή των πτερύγων, και για τα υπόλοιπα ο αριθμός των πτερύγων βάσει της νεύρωσής τους.



Εικόνα 2.1. Παραδείγματα εικόνων στερεοσκοπίου από κατηγορίες διατροφικών πόρων που εντοπίστηκαν στα δείγματα περιττωμάτων. 1: Κολεόπτερο, 2: Υμενόπτερο (μυρμήγκι), 3: Υμενόπτερο (μέλισσα ή σφήκα), 4: Ημίπτερο, 5: Ημίπτερο, 6: Ορθόπτερο, 7: Ορθόπτερο, 8: Δίπτερο, 9: Δερμάπτερο, 10: Σπόροι

## Επεξεργασία δεδομένων και στατιστική ανάλυση

Αρχικά, οι ομάδες των αρθροπόδων που βρέθηκαν κατά την εξέταση των περιτωμάτων, χωρίστηκαν με βάση τη σκληρότητά τους (σκληρά: Κολεόπτερα, Υμενόπτερα (όλα), Σπόροι; μέτρια: Ορθόπτερα, Ημίπτερα, Οδοντόγναθα; Μαλακά: Αραχνίδια, Δερμάπτερα, Δίπτερα, Λεπιδόπτερα, Πλεκόπτερα) και την κινητικότητά τους (ιπτάμενα και βαδιστικά) (ιπτάμενα: Υμενόπτερα (μέλισσες & σφήκες), Ορθόπτερα, Οδοντόγναθα, Δίπτερα, Λεπιδόπτερα, Πλεκόπτερα; βαδιστικά: όλα τα υπόλοιπα). Η σκληρότητα και η κινητικότητά τους προσδιορίστηκαν με βάση προηγούμενες έρευνες που πραγματοποιήθηκαν και περιλαμβάνουν τα σχετικά τάξα (Herrel et al. 2001; Verwaijen et al. 2002; Vanhooydonck et al. 2007).

Στη συνέχεια, με χρήση του ελέγχου  $\chi^2$ , διερευνήθηκαν οι διαφορές στις συχνότητες εμφάνισης κάθε τάξου στη δίαιτα των φυλετικών, ηλικιακών και πληθυσμιακών ομάδων. Επιπλέον, ο ίδιος έλεγχος χρησιμοποιήθηκε ώστε να εκτιμηθούν αντίστοιχες διαφορές, κατηγοριοποιώντας τα τάξα με βάση τη σκληρότητα και την κινητικότητά τους.

Ακολούθως, εκτιμήθηκε ο βαθμός εξειδίκευσης σε ορισμένα τάξα μεταξύ ηλικιακών, φυλετικών και πληθυσμιακών ομάδων, χρησιμοποιώντας τον δείκτη Berger - Parker, σύμφωνα με τον τύπο της Magurran (1988).

$$D = N_{\max}/N$$

όπου N είναι ο αριθμός του συνολικού αριθμού λείας (ανεξαρτήτως τάξου) που βρέθηκαν στη δίαιτα των ατόμων, και  $N_{\max}$  είναι ο αριθμός των ατόμων του κυρίαρχου τάξου λείας, σε κάθε περίπτωση. Όσο η τιμή D πλησιάζει στο 1 τόσο πιο εξειδικευμένη, στο αντίστοιχο τάξο θεωρείται η υπό εξέταση ομάδα.

Ο δείκτης διατροφικής εξειδίκευσης Berger - Parker, σε συνδυασμό με τα αποτελέσματα του ελέγχου  $\chi^2$  για την κατηγοριοποίηση βάσει κινητικότητας των διατροφικών ευρημάτων, χρησιμοποιήθηκε για να εκτιμηθεί η θηρευτική στρατηγική ατόμων του είδους (ενεργητικός θηρευτής ή θηρευτής ενέδρας) μεταξύ φυλετικών, ηλικιακών και πληθυσμιακών ομάδων, ακολουθώντας τις κατευθυντήριες γραμμές προηγούμενων ερευνών (Huey & Pianka 1981; Dunham 1983; Magnusson et al. 1985; Gasnier et al. 1994).

### Σ2.1.1.2. Αποτελέσματα

Τα ποσοστά εμφάνισης των διατροφικών πόρων κάθε πληθυσμού δίνονται στον Πίνακα 6.1. Η μόνη σημαντική διαφορά στη συχνότητα εμφάνισης διατροφικών πόρων μεταξύ ομάδων κάθε πληθυσμού ήταν αυτή για τον πληθυσμό Αγρού στη συχνότητα εμφάνισης των Ημιπτέρων (ποσοστά εμφάνισης Ημιπτέρων: αρσενικά 0% θηλυκά 57,1% ανήλικα 27,3%; αρσενικά - θηλυκά:  $\chi^2 = 4,952$   $p < 0,05$  ) και των σπόρων (ποσοστά εμφάνισης σπόρων: αρσενικά 100%, θηλυκά 85,7%, ανήλικα 9,1%; αρσενικά - ανήλικα:  $\chi^2 = 13,247$   $p < 0,001$ ; θηλυκά - ανήλικα:  $\chi^2 = 10,568$   $p < 0,005$ ). Δεδομένων των μοναδικών αυτών διαφορών, κατά τη διαπληθυσμιακή σύγκριση των συχνοτήτων εμφάνισης των διατροφικών πόρων μεταξύ πληθυσμών, τα δεδομένα αρσενικών, θηλυκών και ανήλικων ομαδοποιήθηκαν με εξαίρεση αυτά των Ημιπτέρων και σπόρων, για τα οποία πραγματοποιήθηκε ξεχωριστός έλεγχος.

Οι συχνότητες εμφάνισης των διατροφικών πόρων μεταξύ Γερίου και Αγρού εμφάνισαν σημαντικές διαφορές στην περίπτωση των Κολεοπτέρων ( $\chi^2 = 6,615$   $p < 0,05$ ) και Υμενοπτέρων (μέλισσες και σφήκες) ( $\chi^2 = 4,243$   $p < 0,05$ ) (Πίνακας 6.1.). Τα αρσενικά άτομα από τον Αγρό εμφάνισαν σημαντικές διαφορές από τους άλλους δύο πληθυσμούς στη συχνότητα κατανάλωσης σπόρων (ποσοστά κατανάλωσης σπόρων: Γέρι 0%, Αγρός 100%, Ακρωτήρι 0%; Γέρι - Αγρός:  $\chi^2 = 20,000$   $p < 0,001$ ; Αγρός - Ακρωτήρι:  $\chi^2 = 13,000$   $p < 0,001$ ). Τα θηλυκά άτομα από τον Αγρό εμφάνισαν σημαντικές διαφορές σε σχέση με τη συχνότητα κατανάλωσης Ημιπτέρων (ποσοστά κατανάλωσης Ημιπτέρων: Γέρι 0%, Αγρός 57,1%, Ακρωτήρι 11,1%; Γέρι - Αγρός:  $\chi^2 = 5,600$   $p < 0,05$ ; Αγρός - Ακρωτήρι:  $\chi^2 = 3,883$   $p < 0,05$ ) και σπόρων και από τους άλλους δύο πληθυσμούς (ποσοστά κατανάλωσης σπόρων: Γέρι 0%, Αγρός 85,7%, Ακρωτήρι 0%; Γέρι - Αγρός:  $\chi^2 = 10,500$   $p < 0,005$ ; Αγρός - Ακρωτήρι:  $\chi^2 = 12,343$   $p < 0,001$ ). Τα ανήλικα άτομα δεν εμφάνισαν σημαντικές διαφορές μεταξύ πληθυσμών στη συχνότητα εμφάνισης των διατροφικών τους πόρων.

Πίνακας 2.1. Ποσοστά εμφάνισης (%) για κάθε ομάδα διατροφικών πόρων με βάση την κατανάλωση ή μη κατανάλωσή τους από τα άτομα κάθε πληθυσμού.

	<b>Γέρι</b>	<b>Αγρός</b>	<b>Ακρωτήριο</b>
Κολεόπτερα	60	25	52,6
Υμενόπτερα (μυρμήγκια)	86,7	100	94,7
Υμενόπτερα (μέλισσες και σφήκες)	73,3	45,8	73,7
Ημίπτερα	6,7	29,2	15,8
Ορθόπτερα	3,3	4,2	10,5
Δίπτερα	6,7	0	5,3
Οδοντόγναθα	0	0	5,3
Αραχνίδια	3,3	0	0
Λεπιδόπτερα	3,3	0	0
Πλεκόπτερα	3,3	0	0
Δερμάπτερα	0	0	5,3
Σπόροι	0	54,2	0

Κατά τον έλεγχο της συχνότητας εμφάνισης σκληρών, μέτριων και μαλακών διατροφικών πόρων στη δίαιτα μεταξύ των ομάδων από κάθε πληθυσμό εμφανίστηκαν σημαντικές διαφορές μόνο για τον πληθυσμό του Αγρού (ποσοστά εμφάνισης σκληρών πόρων: αρσενικά 70,8%, θηλυκά 64,3%, ανήλικα 43,2%; αρσενικά - ανήλικα:  $\chi^2 = 4,766$   $p < 0,05$ ; ποσοστά εμφάνισης μέτριων πόρων: αρσενικά 0%, θηλυκά 28,6%, ανήλικα 18,2%; αρσενικά - θηλυκά:  $\chi^2 = 4,052$   $p < 0,05$ ). Τα άτομα από το Γέρι δεν εμφάνισαν σημαντικές διαφορές στις μεταξύ τους φυλετικές και ηλικιακές ομάδες ως προς τις συχνότητες κατανάλωσης λείας υψηλής ή χαμηλής ικανότητας διαφυγής. Παρ' όλα αυτά, κατά την ομαδοποίηση των δεδομένων για τον πληθυσμό στο Γέρι ( $N = 295$ ) εμφανίστηκαν σημαντικές διαφορές, με τα άτομα να εμφανίζουν υψηλότερη συχνότητα κατανάλωσης λείας χαμηλής ικανότητας διαφυγής (ποσοστό λείας χαμηλής ικανότητας διαφυγής:

63,5%, ποσοστό λείας υψηλής ικανότητας διαφυγής: 36,5%;  $\chi^2 = 15,013$   $p < 0,001$ ). Τα άτομα από τον Αγρό επίσης δεν εμφάνισαν σημαντικές διαφορές στις συχνότητες εμφάνισης λείας υψηλής ή χαμηλής ικανότητας διαφυγής μεταξύ ομάδων. Τα δεδομένα ομαδοποιήθηκαν ( $N = 144$ ) και εντοπίστηκε σημαντική διαφορά, με τα άτομα του Αγρού να παρουσιάζουν υψηλότερο ποσοστό λείας χαμηλής ικανότητας διαφυγής (ποσοστό λείας χαμηλής ικανότητας διαφυγής: 80,6%, ποσοστό λείας υψηλής ικανότητας διαφυγής: 19,4%;  $\chi^2 = 9,574$   $p < 0,005$ ). Ανάλογη σχέση στη συχνότητα εμφάνισης λείας με χαμηλή ικανότητα διαφυγής βρέθηκε και στον πληθυσμό Ακρωτηρίου ( $N = 152$ ) (ποσοστό λείας χαμηλής ικανότητας διαφυγής: 64%, ποσοστό λείας υψηλής ικανότητας διαφυγής: 36%;  $\chi^2 = 5,842$   $p < 0,005$ ).

Οι συχνότητες εμφάνισης λείας με χαμηλή και υψηλή ικανότητα διαφυγής δεν παρουσίασαν σημαντικές διαφορές μεταξύ των ομάδων από τους διαφορετικούς πληθυσμούς.

Κατά τον πολυπαραγοντικό έλεγχο διακύμανσης μεταξύ φυλετικών και ηλικιακών ομάδων ανά πληθυσμό εντοπίστηκαν διαφορές στις τιμές των κατηγοριών διατροφικών πόρων μόνο για τον πληθυσμό Αγρού (MANOVA: Υμενόπτερα (μυρμήγκια), μέσες τιμές αρσενικών: 8,7 θηλυκών: 5,4 ανήλικων: 15,  $F_{(2,21)} = 3,918$   $p < 0,05$ , post hoc Tukey HSD θηλυκά - ανήλικα  $p < 0,05$ ; Ημίπτερα, μέσες τιμές αρσενικών: 0 θηλυκών: 0,86 ανήλικων: 0,23,  $F_{(2,21)} = 3,858$   $p < 0,05$ , post hoc Tukey HSD αρσενικά - θηλυκά  $p < 0,05$ ; σπόροι, μέσες τιμές αρσενικών: 6 θηλυκών: 5,1 ανήλικων: 0,3,  $F_{(2,21)} = 15,296$   $p < 0,001$ , post hoc Tukey HSD αρσενικά - ανήλικα  $p < 0,001$ , θηλυκά - ανήλικα  $p < 0,001$ ).

Κατά τον έλεγχο εμφάνισης των διατροφικών πόρων ανά κατηγορία εντοπίστηκαν σημαντικές διαφορές μεταξύ πληθυσμών (Πίνακας 2.2.). Τα αποτελέσματα του δείκτη εξειδίκευσης Berger - Parker παρουσιάζονται στον Πίνακα 2.3.



Πίνακας 2.2. Αποτελέσματα πολυπαραγοντικής ανάλυση της διακύμανσης των κατηγοριών των διατροφικών πόρων μεταξύ πληθυσμών. Στις στήλες του ελέγχου Post hoc (Tukey HSD) 1: Γέρι, 2: Αγρός, 3: Ακρωτήριο.

<b>Αρσενικά</b>						
	F <sub>(2,24)</sub>	P	Post hoc (Tukey HSD)	Μέση τιμή		
				1	2	3
Ορθόπτερα	3,556	<0,05	1-3: p<0,05; 2-3: p<0,05	0	0	0,29
Σπόροι	37,333	<0,001	1-2: p<0,001; 2-3: p<0,001	0	6	0
<b>Θηλυκά</b>						
	F <sub>(2,20)</sub>	P	Post hoc (Tukey HSD)	Μέση τιμή		
				1	2	3
Υμενόπτερα (Μυρμήγκια)	5,682	<0,05	1-2: p<0,05	20,86	5,43	11
Ημίπτερα	5,436	<0,05	1-2: p<0,05; 2-3: p<0,05	0	0,86	0,11
Σπόροι	24,367	<0,001	1-2: p<0,001; 2-3: p<0,001	0	5,14	0
<b>Ανήλικα</b>						
	F <sub>(1,17)</sub>	P	Post hoc (Tukey HSD)	Μέση τιμή		
				1	2	3
Υμενόπτερα (μυρμήγκια)	6,781	p<0,01	1-2: p<0,01	2,89	15,1	11,3
Υμενόπτερα (μέλισσες & σφήκες)	5,950	p<0,01	1-2: p<0,01	3,4	0,45	2,3

Πίνακας 2.3. Αποτελέσματα του δείκτη Berger - Parker (D) και τα επικρατέστερα τάξα σε κάθε φυλετική και ηλικιακή ομάδα ανά πληθυσμό.

Πληθυσμός	Ομάδα	D	Επικρατέστερο τάξο
Γέρι	Αρσενικά	0,83	Υμενόπτερα (μυρμήγκια)
	Θηλυκά	0,82	Υμενόπτερα (μυρμήγκια)
	Ανήλικα	0,41	Υμενόπτερα (μέλισσες & σφήκες)
Αγρος	Αρσενικά	0,51	Υμενόπτερα (μυρμήγκια)
	Θηλυκά	0,43	Υμενόπτερα (μυρμήγκια)
	Ανήλικα	0,92	Υμενόπτερα (μυρμήγκια)
Ακρωτήρι	Αρσενικά	0,76	Υμενόπτερα (μυρμήγκια)
	Θηλυκά	0,74	Υμενόπτερα (μυρμήγκια)
	Ανήλικα	0,77	Υμενόπτερα (μυρμήγκια)

### Σ2.1.1.3. Συζήτηση

Κατά τον έλεγχο των διατροφικών συνηθειών των υπό εξέταση πληθυσμών εντοπίστηκαν αρκετές διαφορές μεταξύ ηλικιακών, φυλετικών και πληθυσμιακών ομάδων. Αρχικά, στον πληθυσμό Αγρού εντοπίστηκαν οι μοναδικές διαφορές μεταξύ ηλικιακών και φυλετικών ομάδων όσον αφορά τη συχνότητα εμφάνισης αλλά και την ποσότητα ορισμένων διατροφικών πόρων. Πιο συγκεκριμένα τα αρσενικά άτομα κατανάλωναν σε χαμηλότερη συχνότητα Ημίπτερα σε σχέση με τα θηλυκά. Πιο συγκεκριμένα τα Ημίπτερα απουσίαζαν παντελώς από τα αρσενικά άτομα, πιθανόν λόγω της προτίμησης θηραμάτων που βρίσκονται σε μεγαλύτερη αφθονία και άρα απαιτούν λιγότερη σπατάλη ενέργειας για την κατανάλωσή τους (π.χ. μυρμήγκια) ή/και στην προτίμηση άλλων διατροφικών κατηγοριών υψηλότερου ενεργειακού κέρδους που αποκλείονται από τις άλλες ομάδες (π.χ. μεγαλύτερου μεγέθους Κολεόπτερα, καθώς το θεωρητικά ισχυρότερο δάγκωμα επιτρέπει την κατανάλωσή τους) (Herrel et al. 2001; Verwaijen et al. 2002; Herrel & O'Reilly 2005). Επίσης, τα ανήλικα άτομα κατανάλωναν σπόρους σε εξαιρετικά πιο χαμηλή συχνότητα και ποσότητα, σε σχέση με τα αρσενικά και τα θηλυκά. Οι σπόροι σύμφωνα με την κατηγοριοποίηση συμπεριλήφθηκαν στις σκληρές λείες, παρ' όλα αυτά, η μειωμένη συχνότητά τους στη δίαιτα των ανήλικων ατόμων δεν θα μπορούσε να αποδοθεί σε αυτό τον παράγοντα, καθώς δεν υπάρχει ενδεχόμενο δυσκολίας χειρισμού τους, ενώ η αδυναμία μάσησης της τροφής δεν αποτελεί περιοριστικό παράγοντα στα Φολιδωτά γενικότερα (Kermack 1972; Meyers et al. 2018). Η παρατηρούμενη διαφορά θα μπορούσε να

αποδοθεί στην προτίμηση υψηλότερων ενεργειακά πόρων (ζωικής προέλευσης) από τα ανήλικα άτομα, ώστε να είναι δυνατή η ταχύτερη σωματική τους ανάπτυξη (Hawlena et al. 2006).

Κατά τη σύγκριση των συχνοτήτων εμφάνισης των διατροφικών πόρων, η μόνη σημαντική διαφορά ήταν αυτή μεταξύ Γερίου και Αγρού με τα Κολεόπτερα και τα Υμενόπτερα (μέλισσες και σφήκες) να εμφανίζονται σε υψηλότερη συχνότητα στο Γέρι (Πίνακας 2.1.). Επίσης, κατά τη διερεύνηση των διαφορών στην ποσότητα κατανάλωσης των κατηγοριών μεταξύ πληθυσμών, στις πλείστες περιπτώσεις ο πληθυσμός Αγρού διαφοροποιείτο από τους άλλους δύο (Πίνακας 2.2.). Παρά τις διαφορές που εντοπίστηκαν, δεν είναι δυνατό να εξαχθούν ασφαλή συμπεράσματα, καθώς υπάρχουν πολλοί παράγοντες στους οποίους μπορούν να αποδοθούν οι παρατηρούμενες διαφορές, όπως η δύναμη δαγκώματος μεταξύ πληθυσμών που πιθανόν επιτρέπει την κατανάλωση σκληρότερων πόρων σε υψηλότερη συχνότητα και ποσότητα για κάποιον πληθυσμό (Vanhooydonck et al. 2007), ή η αφθονία των συγκεκριμένων κατηγοριών λείας στις δύο περιοχές (Carretero 2004), κάτι το οποίο δεν διερευνήθηκε στην παρούσα εργασία.

Χαρακτηριστική ήταν η παρουσία σπόρων στη διατροφή των ατόμων από τον Αγρό και, ταυτόχρονα, η παντελής απουσία τους από τους άλλους δύο πληθυσμούς σε όλες τις ηλικιακές και φυλετικές ομάδες. Δεδομένης της παρουσίας φυτικής ύλης σε όλες τις περιοχές, η κατανάλωσή της μόνο από τα άτομα του Αγρού πιθανόν οφείλεται στη μειωμένη παρουσία αρθροπόδων σε σχέση με τις άλλες δύο περιοχές, αναγκάζοντας έτσι τα άτομα να καταναλώνουν φυτική ύλη για τη συμπλήρωση της διατροφής τους (Cooper & Vitt 2002; Bombi et al. 2005).

Παρ' όλα αυτά, σημειώνεται ότι η κατανάλωση φυτικής ύλης από εντομοφάγες σαύρες έχει καταγραφεί και στο παρελθόν (Castilla et al. 1991; Herrel et al. 1997; Sagonas et al. 2015a, b), ακόμα και σε σαύρες του γένους *Acanthodactylus* (Busack & Jaksic 1982; Hokayem et al. 2006). Κάτι ανάλογο φαίνεται να συμβαίνει και στη συχνότητα κατανάλωσης Ημιπτέρων, για τα οποία τα θηλυκά άτομα από τον Αγρό είχαν υψηλότερα ποσοστά από αυτά του Γερίου και του Ακρωτηρίου. Τα Ημίπτερα κατηγοριοποιήθηκαν στην ομάδα μέτριας σκληρότητας και ως εκ τούτου, η δύναμη δαγκώματος δεν μπορεί να δικαιολογήσει αυτή τη διαφορά. Πιθανό να σχετίζεται με τα επίπεδα διαθεσιμότητας της συγκεκριμένης ομάδας αρθροπόδων μεταξύ των τριών πληθυσμών.

Κατά τον έλεγχο των διαφορών μεταξύ φυλετικών και ηλικιακών ομάδων κάθε πληθυσμού στην κατανάλωση σκληρών, μέτριων και μαλακών θηραμάτων και πάλι ο

Αγρός ήταν ο μοναδικός πληθυσμός που εμφάνισε ορισμένες σημαντικές διαφορές. Τα αρσενικά άτομα κατανάλωναν σκληρά θηράματα σε σημαντικά υψηλότερη συχνότητα από τα ανήλικα, ενώ είχαν μηδενική κατανάλωση πόρων μέτριας σκληρότητας, τους οποίους κατανάλωναν τα θηλυκά και ανήλικα άτομα (π.χ. Ημίπτερα). Πέραν της σκληρότητας, σημαντικός παράγοντας στην ικανότητα χειρισμού είναι και το μέγεθος του θηράματος (Paulissen 1987), κάτι που δικαιολογεί τα υψηλότερα ποσοστά εμφάνισης μυρμηγκιών στα ανήλικα άτομα. Αξιοσημείωτη είναι η παντελής απουσία μαλακών θηραμάτων από όλες τις ομάδες του Αγρού. Ο διαχωρισμός διατροφικών πόρων είναι ένα φαινόμενο που έχει καταγραφεί αρκετές φορές στις σαύρες και εξυπηρετεί τη μείωση του ηλικιακού ή/και φυλετικού ανταγωνισμού που σχετίζεται με τους διατροφικούς πόρους (Simon 1976; Herrel et al. 1996; Pincheira - Donoso et al. 2018). Το ενδιαίτημα στον Αγρό πιθανόν έχει μικρότερη αφθονία αρθροπόδων από τους άλλους δύο πληθυσμούς. Αυτό θα μπορούσε να έχει ως αποτέλεσμα την άσκηση αυξημένης πίεσης στον συγκεκριμένο πληθυσμό, κάτι που οδηγεί στην εμφάνιση των παρατηρούμενων προτύπων διαχωρισμού των διατροφικών θώκων, όπως επίσης και στις προηγούμενες ιδιαιτερότητες που εμφάνισε ο ίδιος πληθυσμός (π.χ. κατανάλωση φυτικής ύλης, αυξημένη κατανάλωση Ημιπτέρων από τα θηλυκά, αυξημένη κατανάλωση σκληρών πόρων από τα αρσενικά).

Σε όλους τους πληθυσμούς, ανεξαρτήτως φυλετικής και ηλικιακής ομάδας, τα άτομα εμφάνισαν κατανάλωση λείας χαμηλής ικανότητας διαφυγής σε υψηλότερη συχνότητα από ό,τι λεία υψηλής ικανότητας διαφυγής. Παρ' όλα αυτά, σε όλους τους πληθυσμούς υπήρχε και λεία υψηλής ικανότητας διαφυγής στη διατροφή, κάτι που υποδηλώνει πιθανή εναλλαγή της θηρευτικής συμπεριφοράς των σαυρών. Το φαινόμενο αυτό παρατηρείται συχνά, καθώς οι οργανισμοί πολλές φορές δεν μπορούν να χαρακτηριστούν αποκλειστικά ως ενεργητικοί θηρευτές ή ενεδρευτές, αφού συγκεντρώνουν χαρακτηριστικά και από τις δύο κατηγορίες (Heatwole & Taylor 1987). Σύμφωνα με τον δείκτη Berger - Parker, με εξαίρεση τα ανήλικα άτομα Γερίου και τα αρσενικά και θηλυκά άτομα Αγρού, εμφανίστηκε αρκετά υψηλή εξειδίκευση στα μυρμηγκία (Πίνακας 2.3.). Η μυρμηκοφαγία είναι συχνό φαινόμενο σε σαύρες της οικογένειας Lacertidae χάρη στη μεγάλη τους αφθονία που παρατηρείται σε ξηρά περιβάλλοντα (Pianka 1986; Pollo & Pérez-Mellado 1988; Pérez - Mellado & Corti 1993; Valakos et al. 1997).

Επίσης, η έντονη παρουσία μυρμηγκιών στη δίαιτα του είδους είναι σε συμφωνία με προηγούμενες έρευνες που πραγματοποιήθηκαν σε σαύρες του ίδιου γένους (Pérez-Mellado 1992; Pollo & Pérez-Mellado 1988; Hokayem et al. 2006) αλλά και στο ίδιο είδος

(Ζώτος 2014). Η κατανάλωση συναθροιστικών αρθροπόδων θεωρείται μια αποδοτική στρατηγική ιδιαίτερα σε ξηρά περιβάλλοντα με μειωμένη παρουσία θηραμάτων (Pérez-Melladao 1992; Carretero et al. 2010). Σύμφωνα με τους Gasnier et al. (1994), η κατανάλωση μυρμηγκιών σε υψηλή συχνότητα συχνά σχετίζεται με θηρευτές με μειωμένη κινητικότητα. Τα μυρμήγκια προσφέρουν άφθονη πηγή τροφής σε ενδαιτήματα που μπορούν να φθάσουν εξαιρετικά υψηλές θερμοκρασίες (όπως είναι οι υπό εξέταση περιοχές, βλ. Κεφάλαιο Σ1.2.1., Παράρτημα Ι), οι οποίες σε αρκετές περιπτώσεις έχει καταγραφεί να οδηγούν ενεργητικούς θηρευτές στην εφαρμογή στρατηγικών θήρευσης που συναντούνται σε ενεδρευτές (Belluire et al. 1996). Επιπλέον, οι αντιθηρευτικές στρατηγικές των μυρμηγκιών (επιθετικότητα, παύση της δραστηριοποίησής τους, μετακίνηση φωλιάς), δεν επιτρέπουν την παραμονή των σαυρών στο ίδιο σημείο για μεγάλο χρονικό διάστημα, κάτι που προϋποθέτει η θηρευτική στρατηγική των ενεδρευτών (Huey & Pianka 1981).

Με βάση τα διατροφικά ευρήματα της παρούσας εργασίας (αυξημένη παρουσία βαδιστικών αρθροπόδων), καθώς και παρατηρήσεις των σαυρών στο πεδίο που σχετίζονται με τη δραστηριοποίησή τους και την αναζήτηση τροφής, το είδος μπορεί να χαρακτηριστεί κατά κύριο λόγο ενεργητικός θηρευτής, ο οποίος όμως μπορεί να εναλλάσσει τη δίαιτά του σε πιο γενικευμένη όταν οι συνθήκες το απαιτούν. Το συμπέρασμα αυτό είναι σε συμφωνία με έρευνες που έγιναν στο παρελθόν και αφορούν το ίδιο είδος (Renan 2010; Ζώτος 2014).

## **Σ2.2. Σημασία της δύναμης δαγκώματος**

Το κρανιακό μέγεθος στις σαύρες έχει αποδειχθεί καθοριστικός παράγοντας για τη δύναμη δαγκώματος (Verwaijen et al. 2002). Γενικότερα, οι διαφορές που παρατηρούνται στη δύναμη δαγκώματος μεταξύ φυλετικών και ηλικιακών ομάδων αποδίδονται είτε στην εύνοια από τη φυσική επιλογή κρανιακών χαρακτήρων, οι οποίοι μειώνουν τον ηλικιακό ή/και φυλετικό ανταγωνισμό που σχετίζεται με τους διατροφικούς πόρους (Preest 1994; Herrel et al. 1996), είτε στην επιλογή μεγαλύτερων κρανίων που σχετίζονται με τον ενδοειδικό ανταγωνισμό (Anderson & Vitt 1990; Herrel et al. 1996; Husak et al. 2006b).

Έχει παρατηρηθεί ότι τα άτομα με μεγαλύτερα κεφάλια και, κατά συνέπεια, ισχυρότερο δάγκωμα, είναι ικανά να καταναλώνουν διατροφικούς πόρους υψηλότερης ενεργειακής αξίας. Αυτό οφείλεται στην ικανότητα χειρισμού μεγαλύτερων θηραμάτων αλλά και στην πρόσβασή τους σε θηράματα με σκληρότερο εξωσκελετό, διευρύνοντας έτσι τον διατροφικό τους θώκο (Verwaijen et al. 2002; Vanhooydonck et al. 2007). Το

γεγονός αυτό, δεδομένου και του κρανιακού φυλετικού διμορφισμού που παρατηρείται σε αρκετά είδη σαυρών, είναι πιθανό να οδηγεί στη μείωση του διαφυλετικού ανταγωνισμού λόγω του διαχωρισμού των διατροφικών πόρων μεταξύ τους (Herrel et al. 1996, Verwaijen et al. 2002). Για παράδειγμα, όσο μεγαλύτερο είναι το θήραμα, θα χρειάζεται και περισσότερος χρόνος για να το χειριστεί και να το καταπιεί η σαύρα. Ο χρόνος αυτός που σπαταλείται είναι πιο σημαντικός για τα αρσενικά άτομα από ό,τι για τα θηλυκά, καθώς αφαιρείται από άλλες σημαντικές δραστηριότητες (π.χ. ανεύρεση συντρόφου, περιφρούρηση περιοχής). Αυτό έχει ως αποτέλεσμα τα άτομα με μεγαλύτερα κρανία, άρα και δυνατότητα πιο γρήγορης κατάποσης, να ευνοούνται.

Παρά του ότι τα θηλυκά άτομα δεν επηρεάζονται τόσο από τον χρόνο, η καθυστέρηση που προκύπτει τα εκθέτει σε θηρευτές, με αποτέλεσμα να προτιμούν θηράματα μικρότερου μεγέθους (Preest 1994). Κάτι ανάλογο φαίνεται να συμβαίνει και σε αρκετές περιπτώσεις με τα ανήλικα άτομα, τα οποία έχουν μικρότερο σωματικό μέγεθος από τα ενήλικα, οπότε οι διατροφικοί πόροι στους οποίους μπορούν να έχουν πρόσβαση είναι περιορισμένοι (Herrel & O'Reilly 2005).

Πέραν του διατροφικού κέρδους που σχετίζεται με τη δύναμη δαγκώματος, αξίζει να σημειωθεί ότι κατά τη διάρκεια συμπλοκών στο πλαίσιο του ενδοειδικού ανταγωνισμού, συχνά παρατηρούνται δαγκώματα που σε κάποιες περιπτώσεις προκαλούν σοβαρούς τραυματισμούς ή ακόμη και τον θάνατο (Olson & Madsen 1998). Σε πολλά είδη έχει παρατηρηθεί ότι οι πιθανότητες επικράτησης μεταξύ των ανταγωνιστών συνδέονται με το μέγεθος των σιαγόνων τους και, συνεπώς, με τη δύναμη δαγκώματος που είναι ικανά να ασκήσουν (Herrel et al. 1996; Husak et al. 2006b). Σε κάποια είδη, μάλιστα, έχει παρατηρηθεί πως άτομα με μικρό συνολικά σωματικό μέγεθος, αλλά με κεφάλια αναλογικά μεγαλύτερα του μέσου όρου του πληθυσμού τους, αναπαράγονται με μεγαλύτερη επιτυχία σε σχέση με άτομα μεγαλύτερου συνολικού μεγέθους (Olson & Madsen 1998).

Επίσης, λαμβάνοντας υπόψη ότι τα αρσενικά άτομα κρατιούνται από τα θηλυκά με τα σαγόνια τους κατά τη διάρκεια του ζευγαρώματος (Εικόνα 2.7.), τα υψηλότερα ποσοστά επιτυχίας ατόμων με μεγαλύτερα κεφάλια πιθανόν οφείλονται στο ισχυρότερο κράτημα που έχουν κατά τη διαδικασία της σύζευξης (Olson & Madsen 1998).

Θα πρέπει να σημειωθεί ότι, πέραν της συσχέτισης που υπάρχει μεταξύ κρανιακού μεγέθους και δύναμης δαγκώματος, υπάρχουν και άλλοι παράγοντες που μπορούν να επηρεάζουν την επίδοση, όπως το σωματικό μέγεθος και το σχήμα του κρανίου (Bruner &

Constantini 2007; Kaliontzopoulou et al. 2007; Raia et al. 2010). Η επίδραση των χαρακτήρων είναι απρόβλεπτη για κάθε τάξο και δεν ακολουθεί κάποιο καθολικό πρότυπο (Kaliontzopoulou et al. 2012). Σε διαφορετικές περιπτώσεις εμφανίζονται διαφορετικά χαρακτηριστικά να επηρεάζουν τη δύναμη δαγκώματος, καθιστώντας έτσι τη διερεύνηση της αρκετά δύσκολη λόγω των πολυπαραγοντικών σχέσεων που εμπλέκονται (Lappin & Husak 2005; Kaliontzopoulou et al. 2012).

Παρ' όλα αυτά, όπως γίνεται αντιληπτό, η δύναμη δαγκώματος κατέχει σημαντική θέση στα οικοφυσιολογικά χαρακτηριστικά των σαυρών, καθώς συνδέεται άμεσα με την αναπαραγωγική επιτυχία αλλά και την πρόσβαση των ατόμων στους διαθέσιμους διατροφικούς πόρους.

### **Σ2.2.1. Δύναμη δαγκώματος**

#### **Σ2.2.1.1. Μεθοδολογία**

Οι δειγματοληψίες για τη διερεύνηση της πίεσης δαγκώματος πραγματοποιήθηκαν κατά τα έτη 2015 - 2016 (Μάιος - Αύγουστος). Η μέτρηση της πίεσης δαγκώματος πραγματοποιήθηκε με τη χρήση ειδικού εργαλείου (Herrel et al. 2001) (Εικόνα 2.2.) και αφορά συνολικά 86 άτομα *A. schreiberi* (30 αρσενικά, 30 θηλυκά, 26 ανήλικα) και από τους τρεις πληθυσμούς. Για όλα τα άτομα καταγράφηκαν, πέραν του μήκους κεφαλοκορμού και του σωματικού βάρους, μορφολογικά χαρακτηριστικά που αφορούν τις διαστάσεις του κρανίου (μήκος, πλάτος και ύψος κρανίου, μήκος κάτω σιαγόνας, μήκος ρύγχους και μήκος κινητού τμήματος κάτω σιαγόνας) (Εικόνα 2.3.).

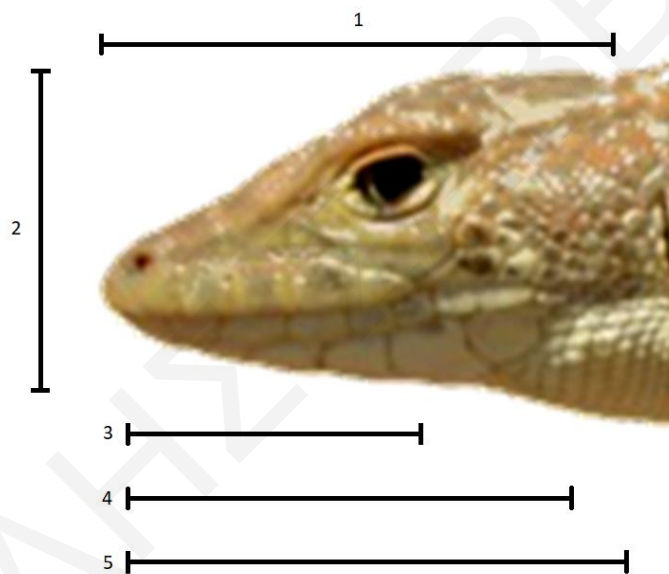
Η μεθοδολογία που ακολουθήθηκε για τη μέτρηση της πίεσης δαγκώματος και για τον προσδιορισμό των διατροφικών συνηθειών βασίστηκε στους Herrel et al. (2001) και Verwaijen et al. (2002).



Εικόνα 2.2. Εργαλείο μέτρησης πίεσης δαγκώματος (<http://www.anthonnyherrel.fr>).

Πριν από κάθε προσπάθεια, όλα τα άτομα αφέθηκαν να θερμορυθμίσουν (σε ειδικά διαμορφωμένο terrarium) στις επιθυμητές σωματικές τους θερμοκρασίες (Van Damme et al. 1986), καθώς η σωματική τους θερμοκρασία πιθανόν επηρεάζει τη γενικότερη επίδοση (Irschick & Losos 1998). Οι σαύρες εξαναγκάζονταν να δαγκώσουν τις μεταλλικές πλάκες του εργαλείου, το οποίο ήταν συνδεδεμένο με ψηφιακό αισθητήρα πίεσης. Κάθε άτομο επανέλαβε τη διαδικασία δαγκώματος στο ειδικά διαμορφωμένο εργαλείο πέντε φορές, με ενδιάμεσα διαλείμματα θερμορύθμισης για μία ώρα. Από τις πέντε προσπάθειες κάθε ατόμου επιλέχθηκε η υψηλότερη τιμή ώστε να χρησιμοποιηθεί για περαιτέρω ανάλυση.

Για την αρχειοθέτηση των δεδομένων σχετικά με τη δύναμη δαγκώματος, συμπληρώθηκε το σχετικό πρωτόκολλο που δίνεται στο Παράρτημα II, Εικόνα Σ10.



Εικόνα 2.3. Οι μορφολογικοί χαρακτήρες του κρανίου που καταγράφηκαν για κάθε άτομο. 1. Μήκος κρανίου, 2. Ύψος κρανίου, 3. Μήκος ρύγχους, 4. Μήκος κινητού τμήματος κάτω σιαγόνας και 5. Μήκος κάτω σιαγόνας

### **Επεξεργασία δεδομένων και στατιστική ανάλυση**

Αρχικά με τη χρήση του λογισμικού SPSS (IBM SPSS Statistics, V20), πραγματοποιήθηκε έλεγχος κατά πόσο τα δεδομένα έχουν κανονική κατανομή (έλεγχος Shapiro - Wilks) και ομοιογένεια στη διακύμανση των μεταβλητών (έλεγχος Levene). Ακολούθως, όπου απαιτείτο έγινε λογαρίθμιση ( $\log_{10}$ ) των δεδομένων και ελέγχθηκε ο βαθμός στον οποίον το μήκος κεφαλοκορμού επηρεάζει τα μορφολογικά δεδομένα, καθώς και την επίδοση της πίεσης δαγκώματος από κάθε ομάδα ανά πληθυσμό, με χρήση πολλαπλής γραμμικής παλινδρόμησης. Επίσης, χρησιμοποιήθηκε μονόδρομη ανάλυση της



διακύμανσης για να ελεγχθεί κατά πόσο υπάρχουν διαφορές στη σωματική θερμοκρασία των ατόμων μεταξύ φυλετικών, ηλικιακών και πληθυσμιακών ομάδων. Στη συνέχεια, ο ίδιος τύπος των Leonart et al. (2000) που χρησιμοποιήθηκε στα Κεφάλαια 4.2.1. και 4.3.1., εφαρμόστηκε ώστε να αφαιρεθεί η όποια επίδραση του σωματικού μεγέθους από τους κρανιακούς μορφολογικούς χαρακτήρες κάθε ομάδας. Ακολούθησε η διερεύνηση των διαφορών των κανονικοποιημένων μορφολογικών χαρακτήρων και της πίεσης δαγκώματος μεταξύ φυλετικών, ηλικιακών και πληθυσμιακών ομάδων, με χρήση μονόδρομης πολυπαραγοντικής ανάλυσης διακύμανσης. Ο έλεγχος που πραγματοποιήθηκε αφορούσε την κάθε μεταβλητή ξεχωριστά.

Ως μια δεύτερη προσέγγιση στη διερεύνηση των διαφορών του κρανιακού μεγέθους, χρησιμοποιήθηκε ο γεωμετρικός δείκτης κρανιακού μεγέθους κάθε ατόμου (η τρίτη ρίζα του γινομένου: μήκος x πλάτος x ύψος κρανίου) (Mosimann 1970; Kaliontzopoulou et al. 2012). Ο γεωμετρικός κρανιακός δείκτης μεταξύ φυλετικών ηλικιακών και πληθυσμιακών ομάδων χρησιμοποιήθηκε για να εντοπιστούν μορφομετρικές διαφορές με μονόδρομη πολυπαραγοντική ανάλυση της διακύμανσης. Τέλος, διαπιστώθηκε η επίδραση των κρανιακών μορφολογικών χαρακτήρων (συμπεριλαμβανομένου και του γεωμετρικού δείκτη κρανιακού μεγέθους) στην επίδοση της πίεσης δαγκώματος, ακολουθώντας την προσέγγιση συμπερασματολογίας πολλαπλών μοντέλων (βλ. Κεφάλαιο 4.2.1.) με τη χρήση του λογισμικού πακέτου RStudio (R Core Team V1.1.419).

#### **Σ2.2.1.2. Αποτελέσματα**

Οι σωματικές θερμοκρασίες κατά την πραγματοποίηση των μετρήσεων δεν εμφάνισαν σημαντικές διαφορές μεταξύ ηλικιακών, φυλετικών και πληθυσμιακών ομάδων. Η πολλαπλή γραμμική παλινδρόμηση έδειξε πως το μήκος κεφαλοκορμού έχει σημαντική επίδραση στη δύναμη δαγκώματος και όλους τους μορφολογικούς χαρακτήρες (Πίνακας 2.4.).

Οι μέσες τιμές της δύναμης δαγκώματος και των μορφολογικών χαρακτήρων για τις τρεις ομάδες από κάθε πληθυσμό δίνονται στον Πίνακα 2.5. Η σύγκριση των κανονικοποιημένων τιμών της πίεσης δαγκώματος και των κρανιακών μορφολογικών χαρακτήρων μεταξύ ομάδων κάθε πληθυσμού εμφάνισαν ορισμένες στατιστικά σημαντικές διαφορές (Πίνακας 2.6.). Επίσης, σημαντικές διαφορές εμφανίστηκαν και κατά τη σύγκριση των ίδιων δεδομένων των ηλικιακών και φυλετικών ομάδων μεταξύ των τριών πληθυσμών (Πίνακας 2.7.).

Πίνακας 2.4. Αποτελέσματα πολλαπλής γραμμικής παλινδρόμησης μεταξύ μήκους κεφαλοκορμού και δύναμης δαγκώματος και μορφολογικών χαρακτήρων. ΔΔ: δύναμη δαγκώματος, ΜΚ: μήκος κρανίου, ΠΚ: πλάτος κρανίου, ΥΚ: ύψος κρανίου, ΜΚΣ:, ΜΡ: μήκος ρύγχους, ΚΤΣ: μήκος κινητού τμήματος κάτω σιαγόνας.

<b>Γέρι</b>					
<b>Μεταβλητές</b>	<b>R</b>	<b>Intercept</b>	<b>Slope</b>	<b>F<sub>(1,30)</sub></b>	<b>p</b>
ΔΔ	0,833	-3,198	4,790	105,992	<0,001
ΜΚ	0,964	-0,671	1,044	393,554	<0,001
ΠΚ	0,920	-0,981	1,201	165,710	<0,001
ΥΚ	0,890	-1,117	1,239	113,722	<0,001
ΜΚΣ	0,926	-0,561	0,955	179,333	<0,001
ΜΡ	0,876	-0,847	0,952	99,311	<0,001
ΚΤΣ	0,571	-0,574	0,872	14,44	<0,005
<b>Αγρός</b>					
<b>Μεταβλητές</b>	<b>R</b>	<b>Intercept</b>	<b>Slope</b>	<b>F<sub>(1,29)</sub></b>	<b>p</b>
ΔΔ	0,704	-1,565	2,983	28,517	<0,001
ΜΚ	0,944	-0,553	0,910	238,267	<0,001
ΠΚ	0,867	-0,735	0,835	88,131	<0,001
ΥΚ	0,846	-0,861	0,893	72,883	<0,001
ΜΚΣ	0,956	-0,537	0,922	304,628	<0,001
ΜΡ	0,885	-0,930	1,061	105,312	<0,001
ΚΤΣ	0,962	-0,615	0,963	361,982	<0,001
<b>Ακρωτήριο</b>					
<b>Μεταβλητές</b>	<b>R</b>	<b>Intercept</b>	<b>Slope</b>	<b>F<sub>(1,19)</sub></b>	<b>p</b>
ΔΔ	0,591	-0,693	2,013	10,192	<0,01
ΜΚ	0,879	-0,602	0,980	64,263	<0,001
ΠΚ	0,764	-0,870	0,960	26,597	<0,001
ΥΚ	0,728	-0,899	0,928	21,441	<0,001

ΜΚΣ	0,806	-0,496	0,881	35,303	<0,001
ΜΡ	0,774	-0,766	0,876	28,379	<0,001
ΚΤΣ	0,821	-0,511	0,843	39,317	<0,001

Πίνακας 2.5. Μέσες τιμές της δύναμης δαγκώματος και των μορφολογικών χαρακτηριστικών για κάθε ομάδα ανά πληθυσμό. Οι συντομεύσεις δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 2.4. Οι τιμές ΔΔ δίνονται σε newton (N) και οι υπόλοιπες τιμές σε cm.

	Αρσενικά			Θηλυκά			Ανήλικα		
	Γέρι	Αγρός	Ακρωτήριο	Γέρι	Αγρός	Ακρωτήριο	Γέρι	Αγρός	Ακρωτήριο
ΔΔ	12,93	13,31	11,02	6,8	6,23	7,8	4,28	6,52	
ΜΚΚ	7,8	7,4	6,81	6,98	6,85	6,5	6,31	5,9	
ΜΚ	1,83	1,78	1,75	1,6	1,57	1,55	1,53	1,42	
ΠΚ	1,25	1	0,88	1,05	0,92	0,8	1,03	0,8	
ΥΚ	0,98	0,87	0,78	0,83	0,73	0,68	0,77	0,7	
ΜΚΣ	1,98	1,87	1,78	1,73	1,67	1,61	1,62	1,52	
ΜΡ	1	1	0,95	0,9	0,89	0,86	0,85	0,78	
ΚΤΣ	1,61	1,7	1,6	1,49	1,51	1,45	1,29	1,4	

Πίνακας 2.6. Αποτελέσματα one-way MANOVA για τη σύγκριση δύναμης δαγκώματος και κανονικοποιημένων μορφολογικών χαρακτήρων μεταξύ φυλετικών και ηλικιακών ομάδων ανά πληθυσμό. Στις στήλες του ελέγχου Post hoc (Tukey HSD) 1: Αρσενικά, 2: Θηλυκά, 3: Ανήλικα. Οι συντομεύσεις δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 2.4.

<b>Γέρι</b>			
Χαρακτήρες	$F_{(2,29)}$	p	Post hoc (Tukey HSD)
ΔΔ	54,368	<0,001	<b>1-2:p&lt;0,001; 1-3:p&lt;0,001; 2-3:p&lt;0,001</b>
ΜΚΚ	59,238	<0,001	<b>1-2:p&lt;0,001; 1-3:p&lt;0,001; 2-3:p&lt;0,001</b>
ΜΚ	5,415	<0,05	1-2:p>0,05; <b>1-3:p&lt;0,05</b> ; 2-3: p>0,05
ΠΚ	4,371	<0,05	1-2: p>0,05; <b>1-3:p&lt;0,05</b> ; 2-3: p>0,05
ΥΚ	14,332	<0,001	<b>1-2:p&lt;0,01; 1-3:p&lt;0,001</b> ; 2-3: p>0,05
ΜΚΣ	17,927	<0,001	<b>1-2:p&lt;0,005; 1-3:p&lt;0,001</b> ; 2-3: p>0,05
ΜΡ	4,642	<0,05	1-2: p>0,05; <b>1-3:p&lt;0,05</b> ; 2-3:p>0,05
ΚΤΣ	9,361	<0,01	1-2: p>0,05; <b>1-3:p&lt;0,001; 2-3:p&lt;0,05</b>
<b>Αγρός</b>			
Χαρακτήρες	$F_{(2,28)}$	P	Post hoc (Tukey HSD)
ΔΔ	18,704	<0,001	<b>1-2:p&lt;0,001; 1-3:p&lt;0,001</b> ; 2-3: p>0,05
ΜΚΚ	35,091	<0,001	<b>1-2:p&lt;0,05; 1-3:p&lt;0,001; 2-3:p&lt;0,001</b>
ΜΚ	28,242	<0,001	<b>1-2:p&lt;0,01; 1-3:p&lt;0,001; 2-3:p&lt;0,05</b>
ΠΚ	25,180	<0,001	<b>1-2:p&lt;0,05; 1-3:p&lt;0,001; 2-3:p&lt;0,001</b>
ΥΚ	7,806	<0,01	<b>1-2:p&lt;0,05; 1-3:p&lt;0,005</b> ; 2-3: p>0,05
ΜΚΣ	9,353	<0,01	1-2: p>0,05; <b>1-3:p&lt;0,005</b> ; 2-3: p>0,05
ΜΡ	13,756	<0,001	<b>1-2:p&lt;0,05; 1-3:p&lt;0,005; 2-3:p&lt;0,05</b>
ΚΤΣ	9,846	<0,005	<b>1-2:p&gt;0,05; 1-3:p&lt;0,001; 2-3: p&gt;0,05</b>

Ακρωτήρι			
Χαρακτήρες	F <sub>(1,19)</sub>	P	Post hoc (Tukey HSD)
ΔΔ	22,589	<0,001	
MKK	3,055	>0,05	
MK	0,850	>0,05	
ΠΚ	0,365	>0,05	
ΥΚ	0,062	>0,05	
MKΣ	20,649	<0,001	
MP	3,403	>0,05	
ΚΤΣ	0,986	>0,05	

Πίνακας 2.7. Αποτελέσματα one-way MANOVA για τη σύγκριση δύναμης δαγκώματος και μορφολογικών χαρακτήρων κάθε ομάδας μεταξύ των τριών πληθυσμών. Στις στήλες του ελέγχου Post hoc (Tukey HSD) 1: Γέρι, 2: Αγρός, 3: Ακρωτήρι. Οι συντομεύσεις δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 2.4.

Αρσενικά			
	F <sub>(2,30)</sub>	p	Post hoc (Tukey HSD)
ΔΔ	2,584	>0,05	1-2: p>0,05; 1-3: p>0,05; 2-3: p>0,05
MKK	14,517	<0,001	1-2:p>0,05; <b>1-3:p&lt;0,001</b> ; <b>2-3:p&lt;0,05</b>
MK	6,873	<0,05	1-2: p>0,05; 1-3: <b>p&lt;0,05</b> ; 2-3: p>0,05
ΠΚ	123,325	<0,05	<b>1-2: p&lt;0,001</b> ; <b>1-3:p&lt;0,001</b> ; <b>2-3: p&lt;0,001</b>
ΥΚ	36,779	<0,05	<b>1-2: p&lt;0,001</b> ; <b>1-3: p&lt;0,001</b> ; <b>2-3: p&lt;0,005</b>
MKΣ	7,811	<0,01	1-2: p>0,05; <b>1-3:p&lt;0,01</b> ; 2-3: p>0,05
MP	1,133	>0,05	1-2: p>0,05; 1-3: p>0,05; 2-3: p>0,05
ΚΤΣ	2,353	>0,05	1-2: p>0,05; 1-3: p>0,05; 2-3: p>0,05

<b>Θηλυκά</b>			
	$F_{(2,29)}$	p	Post hoc (Tukey HSD)
ΔΔ	3,779	<0,05	1-2:p>0,05; 1-3:p>0,05; <b>2-3:p&lt;0,05</b>
MKK	4,816	<0,05	1-2:p>0,05; <b>1-3:p&lt;0,05</b> ; 2-3:p>0,05
MK	1,848	>0,05	1-2:p>0,05; 1-3:p>0,05; 2-3:p>0,05
ΠΚ	47,064	<0,001	<b>1-2:p&lt;0,05; 1-3:p&lt;0,001; 2-3:p&lt;0,05</b>
ΥΚ	22,000	<0,05	<b>1-2:p&lt;0,001; 1-3:p&lt;0,001</b> ; 2-3:p>0,05
MKΣ	7,016	<0,001	1-2:p>0,05; <b>1-3:p&lt;0,005</b> ; 2-3:p>0,05
MP	1,197	>0,05	1-2:p>0,05; 1-3:p>0,05; 2-3:p>0,05
ΚΤΣ	0,826	>0,05	1-2:p>0,05; 1-3:p>0,05; 2-3:p>0,05
<b>Ανήλικα</b>			
	$F_{(1,17)}$	p	Post hoc (Tukey HSD)
ΔΔ	5,004	<b>&lt;0,05</b>	
MKK	9,542	<b>&lt;0,01</b>	
MK	2,008	>0,05	
ΠΚ	38,166	<b>&lt;0,001</b>	
ΥΚ	10,498	<b>&lt;0,01</b>	
MKΣ	8,353	<b>&lt;0,05</b>	
MP	0,310	>0,05	
ΚΤΣ	0,315	>0,05	

Από τη σύγκριση του γεωμετρικού δείκτη κρανιακού μεγέθους (Πίνακας 2.8.) εμφανίστηκαν σημαντικές στατιστικές διαφορές μεταξύ φυλετικών και ηλικιακών ομάδων μόνο για τους πληθυσμούς Γερίου (MANOVA:  $F_{(2,29)} = 55,540$   $p < 0,001$ ; post hoc Tukey HSD: σε όλες τις περιπτώσεις  $p < 0,05$ ) και Αγρού (MANOVA:  $F_{(2,28)} = 29,182$   $p < 0,001$ ;

post hoc Tukey HSD: σε όλες τις περιπτώσεις  $p < 0,05$ ). Τα αρσενικά άτομα εμφάνισαν σημαντικές διαφορές μεταξύ πληθυσμών όσον αφορά τον δείκτη κρανιακού μεγέθους (MANOVA:  $F_{(2,30)} = 133,536$   $p < 0,001$ ; post hoc Tukey HSD: σε όλες τις περιπτώσεις  $p < 0,001$ ). Τα θηλυκά άτομα δεν εμφάνισαν σημαντικές διαφορές μεταξύ πληθυσμών. Τα ανήλικα άτομα εμφάνισαν σημαντικές διαφορές μεταξύ Γερίου και Αγρού στον γεωμετρικό δείκτη κρανιακού μεγέθους (ANOVA:  $F_{(1,17)} = 6,810$   $p < 0,05$ ). Η πίεση δαγκώματος φαίνεται να επηρεάζεται από διαφορετικούς χαρακτήρες μεταξύ φυλετικών, ηλικιακών και πληθυσμιακών ομάδων (Πίνακας 2.9.).

Πίνακας 2.8. Μέσες τιμές για τον γεωμετρικό δείκτη κρανιακού μεγέθους (ΔΚΜ) των φυλετικών και ηλικιακών ομάδων κάθε πληθυσμού.

	<b>Γέρι</b>	<b>Αγρός</b>	<b>Ακρωτήρι</b>
Αρσενικά	1,31	1,15	1,04
Θηλυκά	1,12	1,02	1
Ανήλικα	1,03	0,92	-

Πίνακας 2.9. Οι σημαντικοί χαρακτήρες που επηρεάζουν την πίεση δαγκώματος από κάθε φυλετική και ηλικιακή ομάδα των τριών πληθυσμών. beta: σταθμισμένος συντελεστής παλινδρόμησης, b: μη σταθμισμένος συντελεστής παλινδρόμησης, i: ποσοστό των μοντέλων στα οποία κάθε χαρακτήρας εμφανίζεται σημαντικός για κάθε ανάλυση. Οι συντομεύσεις των χαρακτήρων δίνονται στη λεζάντα του Πίνακα 2.4. ΔΚΜ: γεωμετρικός δείκτης κρανιακού μεγέθους.

Χαρακτήρας	beta	b	I	Χαρακτήρας	Beta	b	i	Χαρακτήρας	beta	b	i
<b>Γέρι</b>											
<b>Αρσενικά R<sup>2</sup> = 0,729</b>				<b>Θηλυκά R<sup>2</sup> = 0,350</b>				<b>Ανήλικα</b>			
ΜΚ	0,418	1,159	0,40	ΠΚ	-0,085	-0,237	0,17	-			
ΠΚ	0,022	0,113	0,05	ΥΚ	0,339	0,541	0,52				
ΥΚ	-0,127	-0,451	0,10	ΜΚΣ	0,042	0,202	0,10				
ΜΚΣ	0,126	0,380	0,24	ΔΚΜ	0,028	0,154	0,08				
ΜΡ	-0,779	-1,822	0,65								
ΜΚΤΣ	0,023	0,860	0,06								
ΔΚΜ	0,121	0,113	0,10								



<b>Αγρός</b>											
<b>Αρσενικά R<sup>2</sup> = 0,861</b>				<b>Θηλυκά R<sup>2</sup> = 0,799</b>				<b>Ανήλικά R<sup>2</sup> = 0,566</b>			
MP	-0,695	-1,060	0,79	ΠΚ	-0,265	-0,937	0,42	ΜΚ	0,556	7,867	0,77
ΜΚΤΣ	0,245	0,646	0,33	MP	0,084	0,249	0,25	MP	-0,045	-0,244	0,15
ΔΚΜ	-0,012	-0,032	0,08	ΜΚΤΣ	0,111	1,895	0,24	ΜΚΤΣ	0,089	0,178	0,14
				ΔΚΜ	-0,483	-1,746	0,58	ΔΚΜ	0,565	0,236	0,09
<b>Ακρωτήρι</b>											
<b>Αρσενικά R<sup>2</sup> = 0,971</b>				<b>Θηλυκά R<sup>2</sup> = 0,195</b>							
ΜΚΣ	0,103	0,262	0,24	ΜΚ	-0,593	-0,146	0,23				
MP	0,224	0,912	0,48	ΠΚ	-0,480	-0,036	0,09				
ΜΚΤΣ	0,665	3,464	100	ΥΚ	-0,533	-0,012	0,14				
				MP	0,496	0,038	0,10				
				ΜΚΤΣ	0,540	0,032	0,14				
				ΔΚΜ	-0,536	-0,028	0,14				

### Σ2.2.1.3. Συζήτηση

Η δύναμη δαγκώματος είναι μέγεθος που επηρεάζεται από πλήθος μεταβλητών που πολλές φορές αλληλεπιδρούν και είναι δύσκολο να ποσοτικοποιηθούν. Λόγω αυτών των χαρακτηριστικών, η προσπάθεια να ερμηνευθεί μόνο με βάση τα μεγέθη των κρανιακών χαρακτήρων πολλές φορές δεν είναι εφικτή (Kaliontzoroulou et al. 2012). Κάτι ανάλογο φαίνεται να συμβαίνει και στην αξιολόγηση των αποτελεσμάτων που προέκυψαν από την παρούσα εργασία.

Οι κρανιακοί μορφολογικοί χαρακτήρες που εξετάστηκαν στο Γέρι και τον Αγρό, εμφάνισαν σημαντικές διαφορές μεταξύ φυλετικών και ηλικιακών ομάδων (κυρίως μεταξύ αρσενικών και ανήλικων ατόμων), σχεδόν σε όλες τις περιπτώσεις (Πίνακας 2.6.). Στην περίπτωση Ακρωτηρίου αυτό δε φαίνεται να συμβαίνει, καθώς η μοναδική διαφορά που εντοπίστηκε ήταν αυτή του μήκους του κινητού τμήματος σιαγόνας (ΜΚΣ) (μεγαλύτερο μήκος στα αρσενικά άτομα από τα θηλυκά) (Πίνακας 2.5. και 2.6.). Ανάλογη σχέση υπήρχε και με τον γεωμετρικό δείκτη κρανιακού μεγέθους (Πίνακας 2.8.), σύμφωνα με τον οποίο βρέθηκαν σημαντικές διαφορές μόνο για τους πληθυσμούς Γερίου και Αγρού. Παρ' όλα αυτά, σε όλους του πληθυσμούς τα αρσενικά άτομα είχαν πιο δυνατό δάγκωμα από τις υπόλοιπες ομάδες (Πίνακας 2.5. και 2.6.). Αυτή είναι μια συχνή παρατήρηση στις σαύρες στις οποίες τα αρσενικά έχουν πιο δυνατό δάγκωμα ως αποτέλεσμα της επιλογής χαρακτήρων, δεδομένου και του σημαντικού ρόλου που διαδραματίζει στην οικολογία τους (κράτημα κατά το ζευγάρισμα, συμπλοκές με άλλα αρσενικά, διαχωρισμός διατροφικών πόρων κτλ.) (Herrel et al. 1996; Olsson & Madsen 1998; Verwaijen et al. 2002). Η ισχυρότερη δύναμη δαγκώματος στα αρσενικά άτομα Γερίου και Αγρού από τα θηλυκά και ανήλικα μπορεί να εξηγηθεί με βάση τις διαφορές των κρανιακών μορφολογικών χαρακτηριστικών τους (Herrel et al. 1996; Herrel et al. 2001; Lailvaux & Irschick 2007). Το ΜΚΣ στα αρσενικά άτομα Ακρωτηρίου, βρέθηκε να έχει σημαντική θετική επίδραση στη δύναμη δαγκώματος ενώ είναι από τους κύριους χαρακτήρες που είχαν σημαντική επίδραση και στα ενήλικα άτομα στο Γέρι (Πίνακας 2.9.), αναδεικνύοντάς τον ως έναν από τους πιο σημαντικούς χαρακτήρες στην επίδοση της δύναμης δαγκώματος. Το γεγονός αυτό, πιθανόν να εξηγεί τη σημαντική διαφορά δύναμης δαγκώματος μεταξύ των αρσενικών και θηλυκών ατόμων του Ακρωτηρίου, παρά τις σχετικά ελάχιστες γενικά μορφολογικές διαφορές που παρατηρήθηκαν.

Αξιοσημείωτη είναι η περίπτωση των θηλυκών και ανήλικων ατόμων από τον Αγρό, όπου παρά τις σημαντικές διαφορές σε αρκετά κρανιακά χαρακτηριστικά (Πίνακας

2.6.) καθώς και στον γεωμετρικό δείκτη κρανιακού μεγέθους (Πίνακας 2.8.), δεν βρέθηκαν σημαντικές διαφορές στη δύναμη δαγκώματος (Πίνακας 2.6.). Επίσης, σύμφωνα με την επίδραση των μορφολογικών χαρακτήρων στη δύναμη δαγκώματος, τα θηλυκά και ανήλικα άτομα αυτού του πληθυσμού επηρεάστηκαν στην επίδοσή τους από σχεδόν τους ίδιους παράγοντες (Πίνακας 2.9.). Το γεγονός αυτό είναι ενδεικτικό αυτού που προαναφέρθηκε, δηλαδή ότι σε ορισμένες περιπτώσεις δεν είναι δυνατό να ερμηνευθεί η δύναμη δαγκώματος βάσει μόνο των μορφολογικών χαρακτήρων. Το σωματικό μέγεθος και το σχήμα του κρανίου, για παράδειγμα, έχουν εξίσου σημαντικό ρόλο και μπορούν να καθορίσουν τη δύναμη δαγκώματος ανεξάρτητα από το κρανιακό μέγεθος (Verwaijen et al. 2002; Kaliontzopoulou et al. 2012). Παρ' όλα αυτά, στην παρούσα εργασία δε συμπεριλήφθηκαν τα ανάλογα δεδομένα ώστε να πραγματοποιηθεί πιο ενδελεχής έλεγχος.

Κατά τη σύγκριση των δεδομένων μεταξύ των αρσενικών ατόμων κάθε πληθυσμού, δεν βρέθηκαν σημαντικές διαφορές στη δύναμη δαγκώματος (Πίνακας 2.7.), παρά το γεγονός ότι τα αρσενικά από το Ακρωτήριο, είχαν σημαντικά μικρότερο σωματικό μέγεθος (Πίνακας 2.5. και 2.7.), εμφάνισαν μικρότερα μεγέθη κρανιακών χαρακτηριστικών και είχαν τον μικρότερο γεωμετρικό κρανιακό δείκτη (Πίνακας 2.8.). Τα θηλυκά άτομα από το Ακρωτήριο, παρότι είχαν γενικά ελαφρώς μικρότερα κρανιακά χαρακτηριστικά (Πίνακας 2.5. και 2.7.), είχαν δάγκωμα σημαντικά πιο ισχυρό από τα θηλυκά άτομα του Αγρού (Πίνακας 2.5 και 2.7.). Κάτι ανάλογο συνέβαινε και στην περίπτωση των ανήλικων ατόμων Γερίου και Αγρού, όπου τα γενικώς μικρότερα άτομα του Αγρού είχαν σημαντικά πιο δυνατό δάγκωμα (Πίνακας 2.5., 2.7. και 2.8.). Τα ευρήματα αυτά έρχονται σε αντίθεση με προηγούμενες έρευνες ως προς τη σχέση κρανιακού μεγέθους και δύναμης δαγκώματος (Herrel et al. 1996; Verwaijen et al. 2002; Vanhooydonck et al. 2007; Anderson et al. 2008).

Σύμφωνα με τα υπάρχοντα δεδομένα δεν μπορεί εξαχθεί ασφαλές συμπέρασμα για τις διαφορές μεταξύ πληθυσμών. Αξίζει να σημειωθεί πως αρκετοί χαρακτήρες σε κάποιες ομάδες έχουν θετική επίδραση ενώ σε άλλες αρνητική (Πίνακας 2.9.), υποδεικνύοντας κάποιας μορφής αναλογία μεγέθους των χαρακτήρων που σε συνδυασμό ίσως συσχετίζονται με την αύξηση της δύναμης δαγκώματος. Δηλαδή δεν φαίνεται να ισχύει η τάση όσο μεγαλύτερα είναι τα ανεξάρτητα μεγέθη των χαρακτήρων του κρανίου τόσο να αυξάνεται η δύναμη δαγκώματος. Πέραν του γενικού κανόνα ότι μεγαλύτερο κρανίο οδηγεί σε πιο δυνατό δάγκωμα (Herrel et al. 2001; Lailvaux & Irschick 2007; Vanhooydonck et al. 2007; Anderson et al. 2008), έχουν καταγραφεί και περιπτώσεις στις οποίες, ενώ δεν υπήρχαν κρανιακές διαφορές, ο μυϊκός μηχανισμός και η φυσιολογία των

ατόμων ήταν αυτά που καθόριζαν την επίδοση δαγκώματος (Husak et al. 2006b; Huyghe et al. 2008). Επιπλέον, όπως αναφέρθηκε και προηγουμένως, υπάρχει πολυπαραγοντική επίδραση στην πίεση δαγκώματος που επίσης μπορεί να σχετίζεται με το σχήμα του κρανίου (Herrel et al. 2001; Lappin & Husak 2005; Kaliontzopoulou et al. 2012).

Μελλοντική διερεύνηση της δύναμης δαγκώματος που θα συνυπολογίζει την επίδραση του σχήματος του κρανίου, καθώς και τον μυϊκό μηχανισμό, πιθανό να μπορέσει να εξηγήσει τις παρατηρήσεις που αφορούν τη διακύμανση της δύναμης δαγκώματος που παρατηρήθηκε μεταξύ φύλων και πληθυσμών, ανεξάρτητα από το σωματικό και κρανιακό τους μέγεθος.

## Παράρτημα II - Δείγματα πρωτοκόλλων

Εικόνα Σ1. Το πρωτόκολλο που χρησιμοποιήθηκε για την εκτίμηση της πληθυσμιακής πυκνότητας.

Περιοχή:

Ημερομηνία:

Θερμοκρασία:

Ζώνη Β (2 m)	Ζώνη Α (2 m)	Ζώνη Α (2 m)	Ζώνη Β (2 m)
Διατομή 1 (μήκος: )			
Διατομή 2 (μήκος: )			
Διατομή 3 (μήκος: )			
Διατομή 4 (μήκος: )			
Διατομή 5 (μήκος: )			

\*Α: εσωτερική ζώνη, Β: εξωτερική ζώνη

Εικόνα Σ2. Το πρωτόκολλο που χρησιμοποιήθηκε για την καταγραφή των θερμοκρασιών σώματος, αέρα και εδάφους στο πεδίο.

Περιοχή:

Ημερομηνία:

Ώρα:

Φύλο:

ΜΚΚ:

Θερμοκρασία σώματος/αέρα/εδάφους:

/

/

Ώρα:

Φύλο:

ΜΚΚ:

Θερμοκρασία σώματος/αέρα/εδάφους:

/

/

Ώρα:

Φύλο:

ΜΚΚ:

Θερμοκρασία σώματος/αέρα/εδάφους:

/

/

Ώρα:

Φύλο:

ΜΚΚ:

Θερμοκρασία σώματος/αέρα/εδάφους:

/

/

Εικόνα Σ3. Το πρωτόκολλο που χρησιμοποιήθηκε για την καταγραφή των επιλεγόμενων θερμοκρασιών.

Ημερομηνία:

Φύλο:

ΜΚΚ:

Θερμοκρασίες σώματος: / / / /

Φύλο:

ΜΚΚ:

Θερμοκρασίες σώματος: / / / /

Φύλο:

ΜΚΚ:

Θερμοκρασίες σώματος: / / / /

Φύλο:

ΜΚΚ:

Θερμοκρασίες σώματος: / / / /

Φύλο:

ΜΚΚ:

Θερμοκρασίες σώματος: / / / /

Εικόνα Σ4. Το πρωτόκολλο που χρησιμοποιήθηκε για την εξέταση των θερμοχωρητικών ιδιοτήτων του οργανισμού μελέτης και των χάλκινων σωλήνων.

Ημερομηνία:

Οργανισμός Α

Οργανισμός Β

Θερμοκρασίες

Φάση θέρμανσης	Φάση ψύξης	Φάση θέρμανσης	Φάση ψύξης
5΄:	5΄:	5΄:	5΄:
10΄:	10΄:	10΄:	10΄:
15΄:	15΄:	15΄:	15΄:
20΄:	20΄:	20΄:	20΄:
25΄:	25΄:	25΄:	25΄:
30΄:	30΄:	30΄:	30΄:
35΄:	35΄:	35΄:	35΄:
40΄:	40΄:	40΄:	40΄:
45΄:	45΄:	45΄:	45΄:
50΄:	50΄:	50΄:	50΄:
55΄:	55΄:	55΄:	55΄:
	60΄:		60΄:
	65΄:		65΄:
	70΄:		70΄:
	75΄:		75΄:
	80΄:		80΄:
	85΄:		85΄:
	90΄:		90΄:



Εικόνα Σ5. Το πρωτόκολλο που χρησιμοποιήθηκε για την αξιολόγηση της αντιθρεπτικής συμπεριφοράς μεταξύ γνωστού και άγνωστου θηρευτή.

Περιοχή:

Άτομο (ηλικία/φύλο/ΜΚΚ):

Θερμοκρασία: / / / / / /

Ηθόγραμμα

	1	2	3	4	5	6	7
Διάρκεια κίνησης ουράς <sup>1</sup>							
Διάρκεια τρεξίματος <sup>1</sup>							
Αριθμός κινήσεων γλώσσας <sup>2</sup>							
Διάρκεια σκαψίματος <sup>1</sup>							

1. από την έναρξη της εκδήλωσης μέχρι την εκδήλωση άλλης συμπεριφοράς ή παύση

2. από την πρώτη κίνηση μέχρι την συμπλήρωση 60sec

Άτομο (ηλικία/φύλο/ΜΚΚ):

Θερμοκρασία: / / / / / /

Ηθόγραμμα

	1	2	3	4	5	6	7
Διάρκεια κίνησης ουράς <sup>1</sup>							
Διάρκεια τρεξίματος <sup>1</sup>							
Αριθμός κινήσεων γλώσσας <sup>2</sup>							
Διάρκεια σκαψίματος <sup>1</sup>							

1. από την έναρξη της εκδήλωσης μέχρι την εκδήλωση άλλης συμπεριφοράς ή παύση

2. από την πρώτη κίνηση μέχρι την συμπλήρωση 60sec

Εικόνα Σ6. Το πρωτόκολλο που χρησιμοποιήθηκε για την εκτίμηση της αντιθρεπτικής συμπεριφοράς των πληθυσμών στο πεδίο (ΑΠΔ και ΑΑ).

Τοποθεσία:

Ημερομηνία:

Άτομο (φύλο/ηλικία):

ΑΑ:

Θερμοκρασία (αέρα/εδάφους):

Κομμένη ουρά (ναι/όχι):

ΑΠΔ:

Χρήση καταφυγίου (ναι/όχι):

Άτομο (φύλο/ηλικία):

ΑΑ:

Θερμοκρασία (αέρα/εδάφους):

Κομμένη ουρά (ναι/όχι):

ΑΠΔ:

Χρήση καταφυγίου (ναι/όχι):

Άτομο (φύλο/ηλικία):

ΑΑ:

Θερμοκρασία (αέρα/εδάφους):

Κομμένη ουρά (ναι/όχι):

ΑΠΔ:

Χρήση καταφυγίου (ναι/όχι):

Άτομο (φύλο/ηλικία):

ΑΑ:

Θερμοκρασία (αέρα/εδάφους):

Κομμένη ουρά (ναι/όχι):

ΑΠΔ:

Χρήση καταφυγίου (ναι/όχι):

Άτομο (φύλο/ηλικία):

ΑΑ:

Θερμοκρασία (αέρα/εδάφους):

Κομμένη ουρά (ναι/όχι):

ΑΠΔ:

Χρήση καταφυγίου (ναι/όχι):

Εικόνα Σ7. Το πρωτόκολλο που χρησιμοποιήθηκε για την αξιολόγηση της απόδοσης της αυτοτομίας της ουράς.

Τοποθεσία:

Ημερομηνία:

Άτομο (φύλο/ηλικία):

Άτομο (φύλο/ηλικία):

ΜΚΚ:

ΜΚΚ:

Θερμοκρασία σώματος:

Θερμοκρασία σώματος:

Προσπάθεια 1<sup>η</sup>-2<sup>η</sup>-3<sup>η</sup>:

Προσπάθεια 1<sup>η</sup>-2<sup>η</sup>-3<sup>η</sup>:

Χρόνος κίνησης:

Χρόνος κίνησης:

Άτομο (φύλο/ηλικία):

Άτομο (φύλο/ηλικία):

ΜΚΚ:

ΜΚΚ:

Θερμοκρασία σώματος:

Θερμοκρασία σώματος:

Προσπάθεια 1<sup>η</sup>-2<sup>η</sup>-3<sup>η</sup>:

Προσπάθεια 1<sup>η</sup>-2<sup>η</sup>-3<sup>η</sup>:

Χρόνος κίνησης:

Χρόνος κίνησης:

Άτομο (φύλο/ηλικία):

Άτομο (φύλο/ηλικία):

ΜΚΚ:

ΜΚΚ:

Θερμοκρασία σώματος:

Θερμοκρασία σώματος:

Προσπάθεια 1<sup>η</sup>-2<sup>η</sup>-3<sup>η</sup>:

Προσπάθεια 1<sup>η</sup>-2<sup>η</sup>-3<sup>η</sup>:

Χρόνος κίνησης:

Χρόνος κίνησης:

Εικόνα Σ8. Το πρωτόκολλο που χρησιμοποιήθηκε για το πείραμα αξιολόγησης της κινητικής επίδοσης πριν και μετά την αυτοτομία της ουράς.

Ημερομηνία:

Κωδικός:	Μήκος πρόσθιων άκρων:
Ατομο (φύλο/ηλικία):	Μήκος οπίσθιων άκρων:
ΜΚΚ:	Πλάτος λεκάνης:
Συνολικό μήκος:	Απόσταση μεταξύ άκρων:
Βάρος:	Μήκος πρόσθιου / οπίσθιου πέλματος:

#### **Πριν την αυτοτομία**

Θερμοκρασία 1:

Θερμοκρασία 2:

Θερμοκρασία 3:

Θερμοκρασία 4:

Θερμοκρασία 5:

Ταχύτητα / Επιτάχυνση 1:

Ταχύτητα / Επιτάχυνση 2:

Ταχύτητα / Επιτάχυνση 3:

Ταχύτητα / Επιτάχυνση 4:

Ταχύτητα / Επιτάχυνση 5:

#### **Μετά την αυτοτομία**

Θερμοκρασία 1:

Θερμοκρασία 2:

Θερμοκρασία 3:

Θερμοκρασία 4:

Θερμοκρασία 5:

Ταχύτητα / Επιτάχυνσης 1:

Ταχύτητα / Επιτάχυνσης 2:

Ταχύτητα / Επιτάχυνσης 3:

Ταχύτητα / Επιτάχυνσης 4:

Ταχύτητα / Επιτάχυνσης 5:

Μήκος αποκομμένης ουράς:

Βάρος αποκομμένης ουράς:

Εικόνα Σ9. Το πρωτόκολλο που χρησιμοποιήθηκε για την αξιολόγηση της κινητικής επίδοσης στους διαφορετικούς τύπους υποστρωμάτων.

Τοποθεσία:

Ημερομηνία

Άτομο (φύλο/ηλικία):

Βάρος (χώμα/πέτρα/άμμος):

ΜΚΚ:

Μήκος ουράς:

Μήκος πρόσθιων / οπίσθιων άκρων:

Μήκος πρόσθιου / οπίσθιου δαχτύλου:

Χώμα (θερμοκρασία: / / / / )

Ταχύτητα: / / / /

Επιτάχυνση: / / / /

Πέτρα (θερμοκρασία: / / / / )

Ταχύτητα: / / / /

Επιτάχυνση: / / / /

Άμμος (θερμοκρασία: / / / / )

Ταχύτητα: / / / /

Επιτάχυνση: / / / /

Εικόνα Σ10. Το πρωτόκολλο που χρησιμοποιήθηκε για την αξιολόγηση της δύναμης δαγκώματος.

Τοποθεσία:

Ημερομηνία:

Άτομο (φύλο/ηλικία):

MKK:

Δύναμη δαγκώματος 1:

Διαστάσεις κρανίου (μήκος x πλάτος x ύψος):

Δύναμη δαγκώματος 2:

Μήκος κάτω σιαγόνας:

Δύναμη δαγκώματος 3:

Μήκος ρύγχους:

Δύναμη δαγκώματος 4:

Μήκος κινητού τμήματος σιαγόνας:

Δύναμη δαγκώματος 5:

Άτομο (φύλο/ηλικία):

MKK:

Δύναμη δαγκώματος 1:

Διαστάσεις κρανίου (μήκος x πλάτος x ύψος):

Δύναμη δαγκώματος 2:

Μήκος κάτω σιαγόνας:

Δύναμη δαγκώματος 3:

Μήκος ρύγχους:

Δύναμη δαγκώματος 4:

Μήκος κινητού τμήματος σιαγόνας:

Δύναμη δαγκώματος 5:

Άτομο (φύλο/ηλικία):

MKK:

Δύναμη δαγκώματος 1:

Διαστάσεις κρανίου (μήκος x πλάτος x ύψος):

Δύναμη δαγκώματος 2:

Μήκος κάτω σιαγόνας:

Δύναμη δαγκώματος 3:

Μήκος ρύγχους:

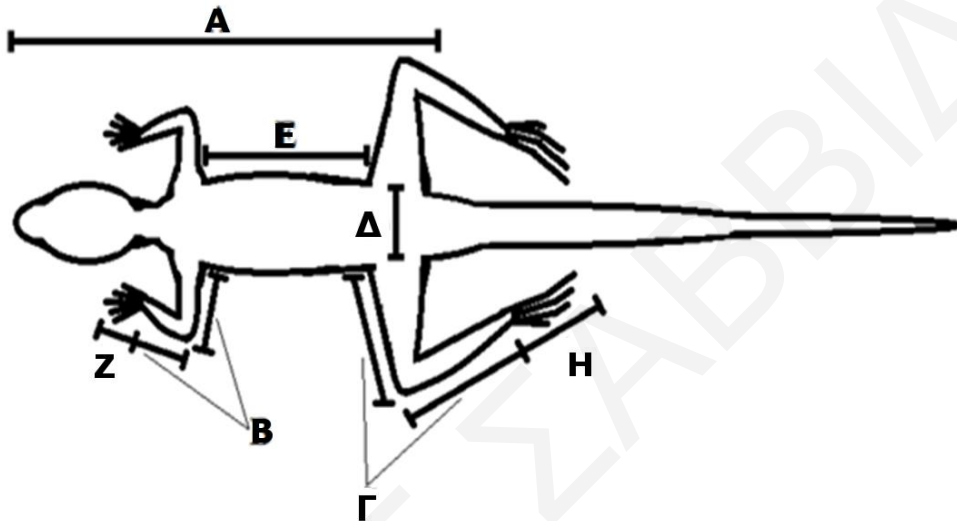
Δύναμη δαγκώματος 4:

Μήκος κινητού τμήματος σιαγόνας:

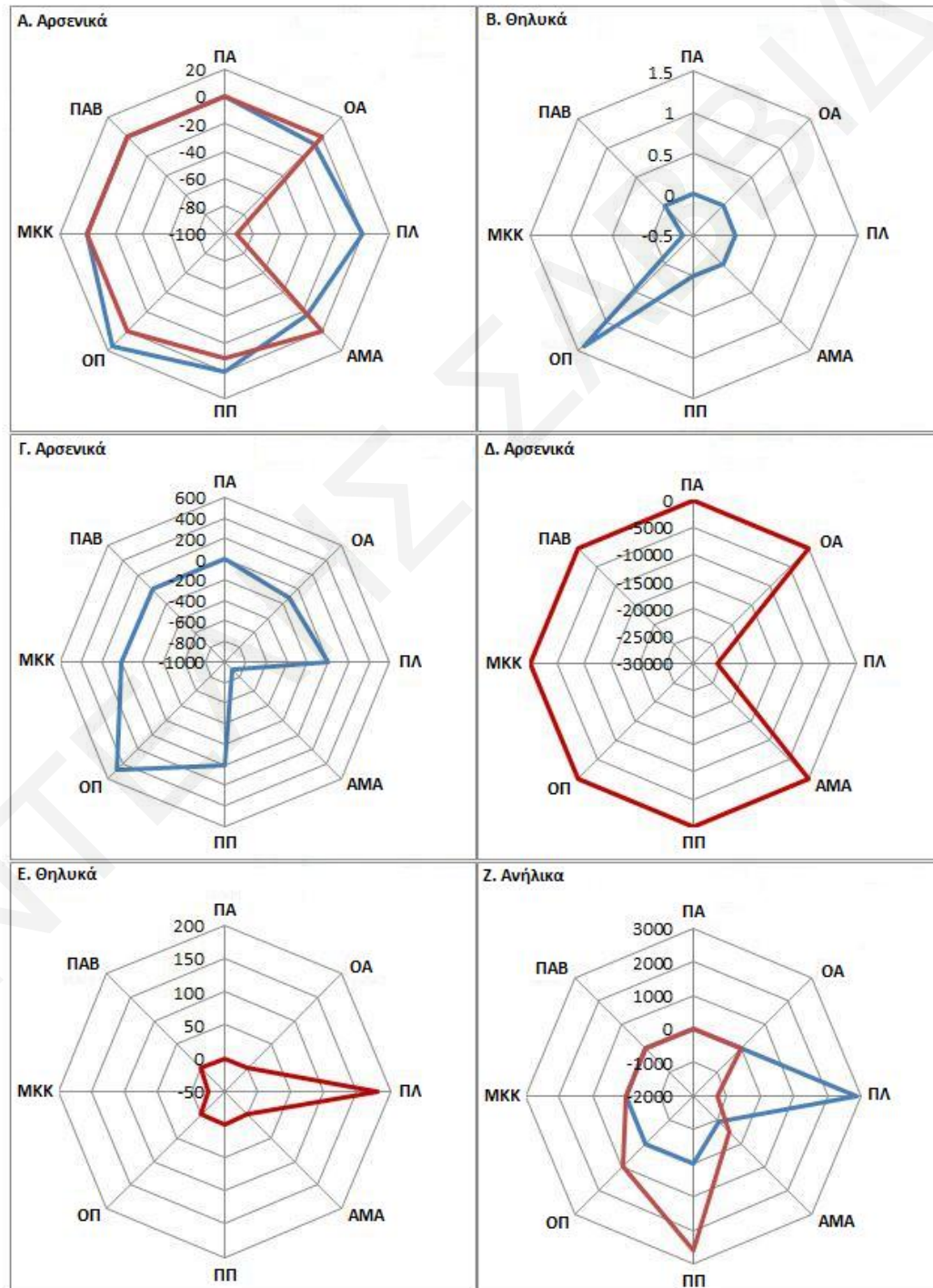
Δύναμη δαγκώματος 5:

### Παράρτημα III - Συμπληρωματικές εικόνες

Εικόνα Σ1. Τα μορφολογικά χαρακτηριστικά που καταγράφηκαν για κάθε άτομο στο πείραμα αξιολόγησης της επίδοσης πριν και μετά την αυτοτομία. Α: μήκος κεφαλοκορμού, Β: μήκος πρόσθιων άκρων, Γ: μήκος οπίσθιων άκρων, Δ: πλάτος λεκάνης, Ε: απόσταση μεταξύ πρόσθιων και οπίσθιων άκρων, Ζ: μήκος πρόσθιου πέλματος και Η: μήκος οπίσθιου πέλματος.

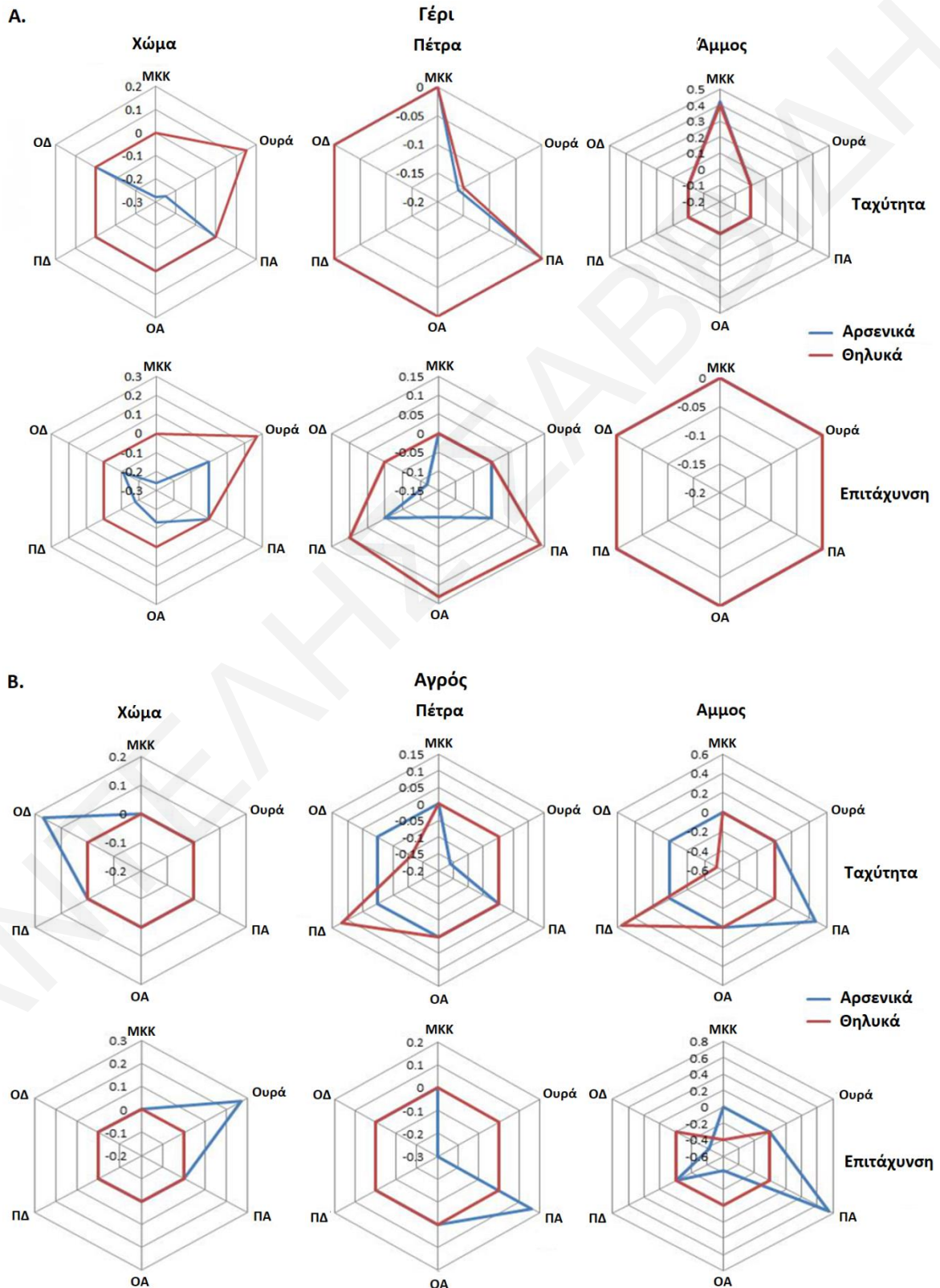


Εικόνα Σ2. Η επίδραση κάθε χαρακτήρα (τιμές beta), βάσει των σημαντικών μοντέλων που επηρεάζουν την ταχύτητα και επιτάχυνση των υπό εξέταση ομάδων πριν και μετά την αυτοτομία της ουράς. Α, Β: ταχύτητα και Γ, Δ, Ε, Ζ: επιτάχυνση. Μπλε: πριν την ατοτομία της ουράς, Κόκκινο: μετά την αυτοτομία της ουράς. ΜΚΚ: μήκος κεφαλοκορμού, ΠΑ: μήκος πρόσθιου άκρου, ΟΑ: μήκος οπίσθιου άκρου, ΠΛ: πλάτος λεκάνης, ΑΜΑ: απόσταση μεταξύ άκρων, ΠΠ: μήκος πρόσθιου πέλματος, ΟΠ: μήκος οπίσθιου πέλματος, ΠΑΒ: ποσοστό απώλειας βάρους.



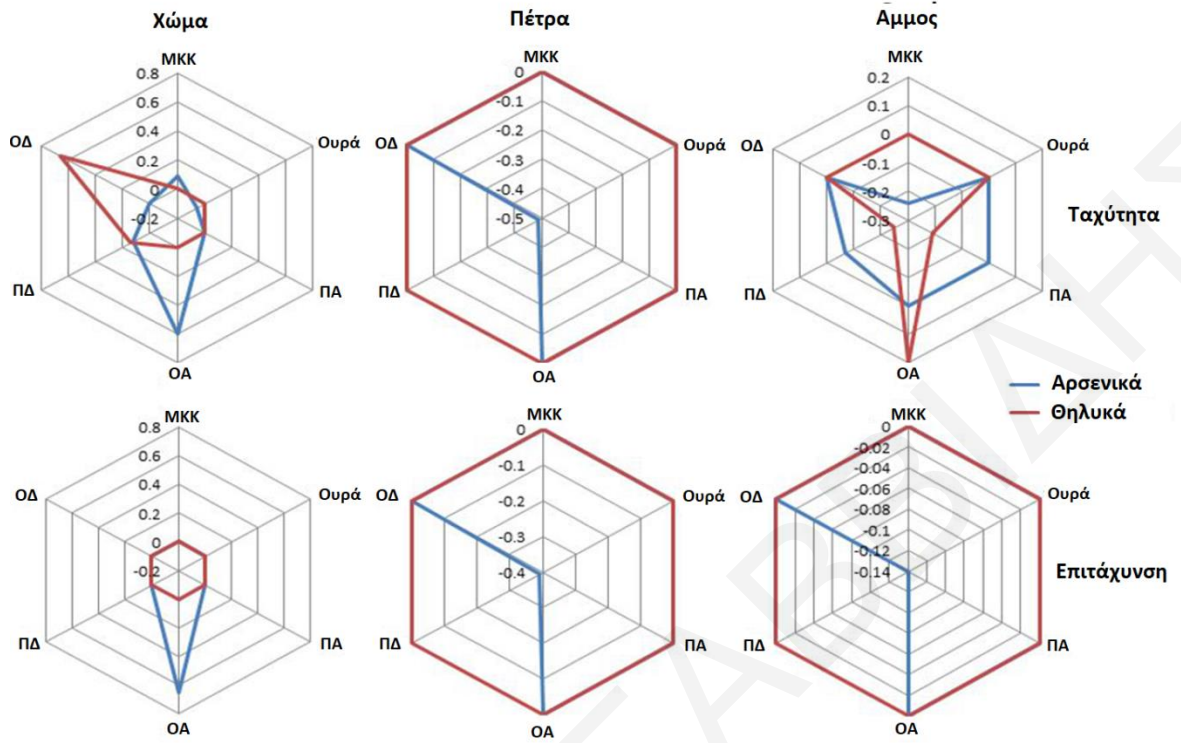


Εικόνα Σ3. Η επίδραση κάθε χαρακτήρα (τιμές beta), βάσει των σημαντικών μοντέλων που επηρεάζουν την ταχύτητα και επιτάχυνση στα διαφορετικά υποστρώματα, μεταξύ αρσενικών και θηλυκών ατόμων κάθε πληθυσμού. ΜΚΚ: μήκος κεφαλοκρομού, Ουρά: μήκος ουράς, ΠΑ: μήκος πρόσθιων άκρων, ΟΑ: μήκος οπίσθιων άκρων, ΠΔ: μήκος πρόσθιου δαχτύλου, ΟΔ: μήκος οπίσθιου δαχτύλου.



Γ.

### Ακρωτήριο



#### Παράρτημα IV - Δημοσιεύσεις

1. Savvides, P., Stavrou, M., Pafilis, P., & Sfenthourakis, S. (2017). Tail autotomy affects bipedalism but not sprint performance in a cursorial Mediterranean lizard. *The Science of Nature*, 104(1-2), 3.
2. Savvides, P., Poliviou, V., Stavrou, M., Sfenthourakis, S., & Pafilis, P. (in press). Insights into how predator diversity, population density and habitat type may affect defensive behavior in a Mediterranean lizard. *Ethology Ecology and Evolution*.
3. Savvides, P., Georgiou, E., Pafilis, P., & Sfenthourakis, S. (under review). Intraspecific variation on sprint performance and substrate use among populations of the spiny footed lizard (*Acanthodactylus schreiberi* Boulenger, 1878). *Biological Journal of Linnean Society*.

# Tail autotomy affects bipedalism but not sprint performance in a cursorial Mediterranean lizard

Pantelis Savvides<sup>1</sup> & Maria Stavrou<sup>1</sup> & Panayiotis Pafilis<sup>2</sup> & Spyros Sfenthourakis<sup>1</sup>

Received: 13 May 2016 / Revised: 29 November 2016 / Accepted: 7 December 2016 / Published online: 21 December 2016  
Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2016

**Abstract** Running is essential in all terrestrial animals mainly for finding food and mates and escaping from predators. Lizards employ running in all their everyday functions, among which defense stands out. Besides flight, tail autotomy is another very common antipredatory strategy within most lizard families. The impact of tail loss to sprint performance seems to be species dependent. In some lizard species, tail shedding reduces sprint speed, in other species, increases it, and, in a few species, speed is not affected at all. Here, we aimed to clarify the effect of tail autotomy on the sprint performance of a cursorial lizard with particular adaptations for running, such as bipedalism and spike-like protruding scales (fringes) on the toepads that allow high speed on sandy substrates. We hypothesized that individuals that performed bipedalism, and have more and larger fringes, would achieve higher sprint performance. We also anticipated that tail shedding would affect sprint speed (though we were not able to define in what way because of the unpredictable effects that tail loss has on different species). According to our results, individuals that ran bipedally were faster; limb length and fringe size had limited effects on sprint performance whereas tail autotomy affected quadrupedal running only in females. Nonetheless, tail loss significantly affected bipedalism: the ability for running on hindlimbs was completely lost in all adult individuals and in 72.3% of juveniles.

**Keywords:** Locomotion · Antipredator Interactions · Lizards · *Acanthodactylus* · Cyprus

## Introduction

Running is an essential skill that serves many different functions such as defense, foraging, mating, and territoriality (Elliot et al. 1977; Amaya et al. 2001; Alexander 2003). Not all animals have the same potential for running (Garland 1983). Some of them are excellent sprinters (Sharp 1994) while others are endurance runners (Saltin et al. 1994); some run for long distances (Bramble and Lieberman 2004) where-as others can barely cover few centimeters (Denny 1980). In any case, running is of pivotal importance for the majority of terrestrial animals, and lizards are no exception (Garland and Losos 1994).

Lizards have an impressive, species dependent, locomotor repertoire (Bauwens et al. 1995; Vanhooydonck et al. 2001), as they can climb, swim, glide, and run (Vitt and Caldwell 2014). Many lizards are capable runners (Van Damme and Vanhooydonck 2001), and their locomotor performance may affect dominance (faster males may control larger territories, sire more offspring, and perform better in intraspecific agonistic encounters, Perry et al. 2004; Husak et al. 2006), foraging mode (McElroy et al. 2008), and escape from predators (Losos and Irschick 1996). Locomotion is a fundamental link between an animal and its environment (Miles 2004), and thus the sprint performance of a lizard marks out the ability to survive in a given habitat. As a general rule, faster lizards tend to be more fit (Miles 2004).

Sprint performance may vary according to sex, age, substrate, and even phylogenetic history (Miles 1994, 2004; Tulli et al. 2012; Vanhooydonck et al. 2015). The most decisive factor, though, is morphology (Van Damme et al. 2003).

Communicated by: Fritz Geiser

Pantelis Savvides  
savvides.pantelis@ucy.ac.cy

Department of Biological Sciences, University of Cyprus, University Campus, P.O. Box 20537, 1678 Nicosia, Cyprus

Section of Zoology and Marine Biology, Department of Biology, National and Kapodistrian University of Athens, Athens, Greece

Numerous morphological features, including leg length (Losos and Sinervo 1989; Melville and Swain 2000), body length, width and mass (Losos 1990; Bauer et al. 1996; Van Damme and Vanhooydonck 2001; Bergmann and Irschick 2010), hindlimb length (Bonine and Garland 1999; Stiller and McBrayer 2013; Sathé and Husak 2015), and toepad characteristics (Bauer and Russell 1991; Macrini et al. 2003; Russell and Johnson 2007) have been reported influencing locomotor performance. Two important mechanisms may act as modulating agents in the morphology-locomotor performance relationship: bipedalism and tail autotomy. Bipedalism changes this relationship without affecting morphology, whereas autotomy potentially affects the same relationship through alterations in morphology (Aerts et al. 2003; McElroy and Bergmann 2013).

The ability for bipedal locomotion seems to have evolved within different lizard families (Clemente 2014). During bipedalism, lizards shift their body's center of mass backwards and run on their hindlimbs. According to Aerts et al. (2003), this center of mass shift may be merely the result of acceleration. Even though bipedal locomotion is thought to confer certain advantages, such as higher speed (Snyder 1949, 1962) or better acceleration (Clemente et al. 2008), it is not clear whether it is positively related to sprint performance (Irschick and Jayne 1999a, b; Clemente 2014).

Tail autotomy is a common defensive strategy among many lizard families. Lizards shed their tail in response to mechanical stimuli, and afterwards, the detached tail thrashes to distract predators (Arnold 1988). Tailless lizards usually experience energetic and social costs (Pafilis and Valakos 2008; Pafilis et al. 2008; Bateman and Fleming 2009; Cooper et al. 2009), while tail autotomy may affect locomotion as well. The tail plays a functional role in locomotion in most lizards (Gillis et al. 2009; Libby et al. 2012; McElroy and Bergmann 2013), so tail loss should affect sprint performance. However, the effects of autotomy on locomotor performance are dependent on a number of factors, and as such, the responses to tail shedding may vary. In most lizards, post-autotomy locomotion is slower (Punzo 1982; Martin and Avery 1998; Cromie and Chapple 2012), in others faster (Daniels 1983; Brown et al. 1995), while in some species, no effect was detected (Huey et al. 1990; Kelehear and Webb 2006). These unpredictable post-autotomic effects can be attributed to the different morphological tail traits (size, girth, shape) among species as well as to the impact of various substrates on the performance and interspecific variation of behavioral responses to autotomy (McElroy and Bergmann 2013).

Body mass and the position of body center of mass also hold an important role in locomotion performance (Van Damme and Vanhooydonck 2001; McElroy et al. 2008; Higham et al. 2013). The center of mass influences body balance and the propulsive system (the hindlimbs, Russell and Bels 2001) and, thus, has direct effects on locomotion

performance (Foster and Higham 2012; Gillis et al. 2013). Tail shedding affects both body mass and center of mass, whereas bipedalism has an impact only on the latter. Tail autotomy results in weight loss through tail loss and as such causes a direct decrease of body mass, as well as shift of the center of mass (Higham et al. 2013; Jagnandan et al. 2014). Bipedalism can also induce changes to the center of mass (Aerts et al. 2003) but the displacement is to the opposite direction.

In this study, we aimed to assess the interactions between toepad morphology, tail autotomy, and bipedalism in a highly cursorial species, *Acanthodactylus schreiberi*. As the Greek etymology of its Latin name denotes, the toes of this genus have numerous fringes, similar to small spines (Salvador 1982; Baier et al. 2009). Toe fringes represent a pedal specialization of several lizard genera for running in sandy habitats (Higham 2015). They are clearly projecting, elongated scales that maximize the surface area that is in contact with the substrate, thus allowing the lizards not to sink into the sand (Salvador 1982; Luke 1986). Though it is believed that lizards achieve considerable speeds on the sand surface, thanks to the fringes (Carothers 1986), recent research questions their role (Irschick and Jayne 1999a; Korff and McHenry 2011). Another particular feature of this lizard is bipedalism that is performed when running in high speeds. We predicted that the particular microarchitecture of the toes together with bipedalism would affect the center of mass and, ergo, sprint performance (maximum speed and maximum instant acceleration). We measured several limb morphological parameters, recorded sprint performance before and after tail shedding, and formulated three hypotheses: First, we predicted that longer toepads would have more and larger fringes providing higher sprint performance. Second, we anticipated that when lizards perform bipedalism, they would run faster. Third, we predicted that tail autotomy would cause shifts in the ability for bipedal locomotion and total body mass and consequently would affect sprint speed, though in a way we could not prefigure because of the high variation in post-autotomic effects.

## Materials and methods

### Study species

The Schreiber's spiny-footed lizard (*A. schreiberi* Boulenger, 1878; Lacertidae) is a medium-sized lizard with a snout-vent length (SVL) ranging between 73 and 93 mm for males and 55–76 mm for females (Baier et al. 2009). The tail is particularly long (two thirds of the total body length), and lizards use it as a counterbalance when running: after the first one or two meters, when lizards achieve high speed, they raise their tail to the level of the body (Baier et al. 2009, and pers. observ.).

When lizards perform bipedal running, they somehow curve their tail (pers. observ.).

We captured 35 individuals near Geri (Cyprus, 35° 05' 50" N, 33° 26' 21" E). Sampling was performed from April to August 2015. We only captured individuals with intact tails and separated them into three groups according to age and sex (14 males, 10 females, and 11 juveniles).

The lizards were kept in the laboratory under a stable temperature of 26 °C in individual terraria (30 × 30 × 30 cm) with an incandescent heating lamp (100 W) suspended over the terraria providing a controlled photoperiod (12-h light and 12-h dark). We provided the lizards with food (*Tenebrio molitor* larvae) every day and fresh water ad libitum. Lizards were kept in the laboratory up to 2 weeks and after the completion of the experiment were released at the sampling site.

### Morphological measurements

Before any trial, we measured with a digital caliper (Silverline 380244, accurate to 0.01 mm) the following morphometric characters: SVL, tail length, fore- and hindlimb length, distance between fore- and hindlimb length, pelvis breadth, and fore and hind toepad length (all above measurements in centimeters). In order to test whether longer toepads carry more developed fringes, we counted the total number of fringes and measured the length of the two longest fringes (mm) on the longest toe (mm) (left hindlimb). Finally, to check for possible effects of body temperature on locomotor performance trials, we measured body temperature before and after autotomy (using a Miller & Weber, Inc. cloacal thermometer).

### Sprint performance

Experimental design was based on previous studies of locomotor performance (Huey and Hertz 1984; Avery et al. 1987a, b; Irschick and Jayne 1998; Martin and Avery 1998; Kaliontzopoulou et al. 2012; Vanhooydonck et al. 2015). We used a custom racetrack (250 × 12 cm) with a cork substrate, scaling marks on its underside at 10-cm increments, and a clear acrylic glass at the front. Each lizard ran five times on the track with hourly breaks in-between. Sprint was stimulated by tapping the lizard with a paintbrush on the base of the tail. With a digital camera (Olympus SH-60), we recorded each trial at 240 frames per second (fps) to calculate maximum speed and maximum instant acceleration. All individuals were allowed to thermoregulate at a thermal gradient, implied in a specifically designed terrarium with a heating lamp on one end and ice bags on the other (Van Damme et al. 1986). All lizards were thermoregulated for 1 h prior to each trial, because maximum performance is expected at the preferred temperature (Irschick and Losos 1998).

Trials were evaluated as 'good' (the lizard covered at least a 50-cm distance with a constant sprint performance) or

'bad', in order to obtain only data close to the maximum performance abilities (Losos et al. 2001). Trials (or individuals with less than two good trials) that did not meet these criteria were eliminated. Maximum speed was calculated as meters per second (m/s) for 20-cm distances (using the scale on the racetrack's backside). We chose the fastest 20-cm pass from all five trials, based on the number of frames needed to cover each 20-cm distance and the known frame rate (240 fps) (Avery et al. 1987a, b). In the case of instant acceleration, we digitized the position of the lizard's snout on every frame of each trial on x- and y-axes with a digitizing tool (MATLAB DLTdataviewer3, Hedrick 2008). Then, we calculated the Euclidean distance as the displacement of the snout among all sequential frames and used a scaling factor in order to transform the obtained displacement from pixel distance into meters. Next, we filtered the data using a fourth-order zero-phase shift Butterworth low-pass data noise filter in VBA for EXCEL (Van Wassenbergh 2007) and calculated the instant acceleration in meters per second as the second derivative of the scaled filtered displacement against time. We kept the highest value from all trials per individual, as their maximum instant acceleration. Last, we marked the trials where the lizards performed bipedalism.

The abovementioned procedures were performed before and after autotomy. To stimulate tail autotomy, we used the methodology proposed by Pérez-Mellado et al. (1997). Briefly, we grasped the tail with a digital vernier caliper 20 mm behind the cloaca until it was autotomized. Next, we placed the lizards in a terrarium with a heating lamp (100 W) with food and water for at least 3 days before any post-autotomy trials, in order to let the animal recover and thus measure the maximal sprint values. Nonetheless, we have to acknowledge that this acclimatization period might give lizards the time to become habituated to their new locomotor condition, thus alleviating somewhat the direct effects of tail loss on sprint performance.

### Statistical analyses

In order to remove possible influence of body size on sprint performance, we used the following formula, proposed by Leonart et al. (2000):

$$Y_i^* = Y_i \left( \frac{X_m}{X_i} \right)^b$$

where  $Y_i$  is the observed value (morphological characteristic) for each individual,  $X_m$  is the average SVL for each group,  $X_i$  is the SVL of each individual, and  $b$  is the slope of the regression of each morphological characteristic measurement against SVL.

Normality of data (morphometric variables and temperature) was tested by Shapiro-Wilk test and homogeneity of

variances with Levene’s test before any statistical analyses. All individuals (N = 35) were included in statistical analyses of characters and performance, except for maximum speed (in this case, one male and two females were excluded) and for acceleration after autotomy (also one male was excluded).

To test body temperature before and after autotomy for each individual, we used a paired t test. We also tested for differences in body temperature before and after autotomy among the three groups using one-way ANOVA. We also used Spearman’s rank correlation coefficient to test whether sprint performance was correlated with body temperature and to test for correlation among toepad length, total number of fringes, and the length of the two longest fringes. Effects of morphometric values on performance were identified using a multimodel inference approach introduced by Burnham and Anderson (2002). First, we used linear multiple regression models incorporating all characters, after checking for multicollinearity (elimination threshold VIF >0.10). Then, we ranked all possible subset models for each dependent variable (e.g., max. speed) according to their AICc values. Next, we selected only the models with a AICc value lower than two. We averaged the selected subset models, and, based on their averaged coefficients (b), we assessed the effect for each remaining character. The predictive power of each model was evaluated based on the adjusted R<sup>2</sup> value from a subset model that incorporates only the characters found in the models with AICc value lower than two (Burnham and Anderson 2002, Mammides et al. 2016). Weight loss percentage (WLP) was also included in the analysis for model testing performance after tail autotomy. MANOVA was used to check for differences in morphometric characters (dependent variables) among the three groups (grouping factor). Differences in sprint performance before and after autotomy were evaluated with paired t tests. We also applied ANOVA to test for differences among groups in the ratio of tail length to SVL, in order to evaluate possible effects of tail length on performance.

### Results

Body temperature before and after autotomy did not differ among individuals (paired t test; N = 35;  $t_{(34)} = -1.32$ ; P = 0.193) or groups (ANOVA; temperatures before:  $F_{(2, 32)} = 2.586$ , P = 0.091; temperatures after:  $F_{(2,32)} = 0.959$ , P = 0.394) (Table 1). The overall performance was not correlated with temperature variation during treatments (Table 1).

All morphometric measurements, even after correcting for body size, differed among the three groups, except for fore toepad length and pelvis breadth (Table 2). SVL was linearly correlated to body mass both before and after autotomy in all groups (Table 3). Fringe features had a rather low variation (number of fringes: 20–25, longest fringe: 0.55–0.75 mm, second longest fringe: 0.5–0.75 mm, toepad length: 1.8–2.5 mm). Fringe length was positively related to toepad length, among six individuals (first longest fringe:  $r_s = 0.955$ , P = 0.003, second longest fringe:  $r_s = 0.938$ , P = 0.006). Number of fringes on the longest toe was negatively correlated with toepad length ( $r_s = -0.885$ , P = 0.019).

Juveniles performed higher maximum speed than males before autotomy (ANOVA;  $F_{(2,32)} = 3.660$ , P = 0.037, post hoc Tukey honest significant difference (HSD) test: males–juveniles: P = 0.029), and that was the only significant difference for the performance among groups, either pre- or post-autotomy. Average maximum speed and maximum instant acceleration for the three groups are given in Fig. 1.

Performance was affected by different morphometric characters in each group (Fig. 2 and Table 4). For males, maximum speed before autotomy was negatively affected by hindlimb length and distance between limbs and positively by hind toepad length. Maximum speed after autotomy was negatively affected by fore toepad length and pelvis breadth, but the model had low predictive power. Maximum instant acceleration before autotomy was negatively affected by distance between limbs and positively by hind toepad and hindlimb length. Maximum instant

Table 1 Mean temperatures and standard deviation (SD) among individuals and groups, and correlation between selected body temperature (T<sub>b</sub>) and performance before and after tail autotomy

Mean temperatures among individuals (°C)				Mean temperatures among groups (°C)											
Ba	SD	Aa	SD	Males (N = 14)				Females (N = 10)				Juveniles (N = 11)			
33.06	1.47	33.41	1.50	Ba	SD	Aa	SD	Ba	SD	Aa	SD	Ba	SD	Aa	SD
				33.71	1.38	33.55	1.33	32.75	1.31	32.87	1.74	32.5	1.52	33.72	1.46
Spearman’s rank correlation coefficient. None was statistically significant (a = 0.05)															
								T <sub>b</sub> —speed				T <sub>b</sub> —acceleration			
								Ba				-0.054			
								Aa				0.231			
												0.273			

Ba before autotomy, Aa after autotomy

Table 2 MANOVA results for morphometric measurements (after normalizing against body size) among the three groups

Character	F (2,32) P<	Males (N = 14)				Females (N = 10)				Juveniles (N = 11)			
		P<		P<		P<		P<		P<		P<	
		Mean	SD	Females	Juveniles	Mean	SD	Males	Juveniles	Mean	SD	Males	Females
Snout-vent length	29.80.001	7.57	0.26	0.001	0.001	6.90	0.56	0.001	0.001	5.90	0.53	0.001	0.001
Forelimb length	524.40.001	0.028	0.02	0.001	0.001	1.752	0.24	0.001	0.001	0.423	0.02	0.001	0.001
Hindlimb length	1024.40.001	0.639	0.63	0.001	0.001	3.960	0.39	0.001	0.001	0.215	0.01	0.001	0.001
Pelvis breadth (PBR)	430.70.001	0.010	0.007	0.001	0.225	0.405	0.06	0.001	0.001	0.034	0.006	0.225	0.001
Distance between limbs	330.30.001	0.124	0.12	0.001	0.001	0.514	0.06	0.001	0.001	0.311	0.01	0.001	0.001
Fore toepad length	591.70.001	0.026	0.002	0.001	0.989	0.738	0.10	0.001	0.001	0.023	0.002	0.989	0.001
Hind toepad length	878.80.001	0.329	0.009	0.001	0.001	1.210	0.10	0.001	0.001	0.258	0.01	0.001	0.001

Mean values (cm) and results of post hoc Tukey HSD tests for all combinations are also given

acceleration before autotomy was negatively affected by pelvis breadth and weight loss percentage.

In females, maximum speed before autotomy was affected negatively by SVL and positively by hind toepad length. Furthermore, maximum instant acceleration after autotomy was affected negatively by SVL and positively by pelvis breadth. We found no effect of these characteristics on maximum speed after autotomy or maximum instant acceleration before autotomy.

In juveniles, no morphometric characteristic did affect maximum speed before or after autotomy, whereas maximum instant acceleration before autotomy was affected by the distance between limbs (negatively) and pelvis breadth (positively). After autotomy, maximum instant acceleration of juveniles was affected negatively by pelvis breadth and distance between limbs and positively by fore and hind toepad length. Individuals from all groups exerted bipedalism before tail autotomy, with juveniles using bipedalism in higher frequency than males and females (percentage of individuals performing bipedalism before tail autotomy: males 64%, females 60%, and juveniles 91%). Also, during the pre-autotomic trials, all individuals that practiced bipedalism performed at their highest level (see Table 3; only maximum acceleration in females did not differ significantly during bipedalism). Only juveniles exhibited bipedalism after tail autotomy, but to much lower frequency compared to pre-autotomy situation

Table 3 Results of correlations (Spearman's rank correlation coefficient) between snout-body length (SVL) and body mass before and after tail autotomy for each group

	Males	Females	Juveniles
Before autotomy	0.840	0.798	0.989
After autotomy	0.810	0.760	0.954

All correlations are significant (P < 0.01)

(percentage of individuals performing bipedalism after tail autotomy: males 0%, females 0%, and juveniles 27.3%).

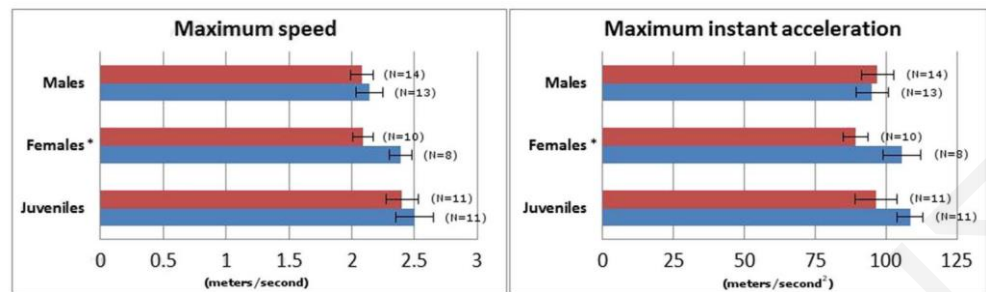
Maximum speed and maximum instant acceleration before and after autotomy differed only in females (paired t test; speed: N = 8,  $t_{(31)} = 3.172$ , P = 0.016; mean before = 2.39, SD = 0.32; mean after = 2.09, SD = 0.39; acceleration: N = 10,  $t_{(31)} = 3.354$ , P = 0.008; mean before = 105.63, SD = 18.3; mean after = 89.22, SD = 23.58). Even though body weight reduction after autotomy was significant in all groups (males: N = 14,  $t_{(13)} = 12.644$ , P = 0.00, reduction mean = 1.41, SD = 0.41; females: N = 10,  $t_{(9)} = 14.230$ , P < 0.001, reduction mean = 0.90, SD = 0.20; juveniles: N = 11,  $t_{(10)} = 10.844$ , P < 0.001, reduction mean = 0.76, SD = 0.23), this weight loss did not seem to affect their overall performance levels (except for females as mentioned previously) (Fig. 1). Females had a significantly lower tail length/SVL ratio than both males and juveniles (ANOVA;  $F_{(2,33)} = 11.216$ , P < 0.001, post hoc Tukey HSD test: males-females: P < 0.001, females-juveniles: P = 0.007) (mean ratios: males = 1.75, SD = 0.11; females = 1.44, SD = 0.20; juveniles = 1.69, SD = 0.18).

## Discussion

Locomotor performance is influenced by numerous factors. Here, we studied how morphology and shifts in center of mass, imposed by bipedalism and tail loss, affected sprint performance in a skillful lizard runner. Our initial predictions were only partially verified. Limb and toepad length had limited but obvious effects on sprint performance. Tail autotomy affected only females, in which tail loss caused a significant deceleration in maximum speed and decreased maximum instant acceleration. However, tail loss impact was more important in regard to bipedalism: adult lizards that shed their tail were incapable of bipedalism after autotomy, whereas juveniles continued to perform bipedal locomotion, though in



Fig. 1 Average sprint performance and standard errors (black bar) for males, females, and juveniles before (blue) and after (red) autotomy. Sample size after standard errors and significant differences are given with asterisks



much lower percentages. Bipedalism had a favorable effect on sprint performance: all individuals that exerted bipedalism were much faster compared to their peers that used the typical quadrupedal locomotion.

Males did not perform at their highest levels (they did more bad trials than females and juveniles) both before and after autotomy (before autotomy, males: 43 good and 27 bad trials, females: 37 good and 13 bad trials, and juveniles: 45 good and 10 bad trials; after autotomy, males: 42 bad and 28 good trials, females: 34 good and 16 bad trials, and juveniles: 49 good and 6 bad trials). Given that experimental treatment was identical for all groups, this lack of ability to achieve high performance could be attributed to different male antipredator responses. In most lizards, males are highly territorial and often engage to aggressive encounters with conspecifics (Lailvaux and Irschick 2007; McEvoy et al. 2012; Cooper et al. 2015). At the same time, though, they have to be alert for possible predators. In other words, they have to defend themselves against a predator on the one hand and to protect their territory from a rival on the other. This demanding situation might turn males bolder and less responsive to external stimuli (Cooper 1997; Martin and López 1999). Another factor that may affect male response is predator size (Cooper and Stankowich 2010), which in our case was not tested, as  $B_{predator}^A$  was simulated by the use of pincers and was the same in all treatments.

Morphometric characters differed significantly among the three groups, even after removing the effect of body size (Table 2), and appeared to affect sprint performance in various ways. A notable point from our results is the limited (negative) effect of hindlimb length (only in the male's speed and acceleration before autotomy) that contradicts most previous studies reporting that hindlimb length affects sprint performance (e.g., Stiller and McBrayer 2013; Sathé and Husak 2015). Interestingly, hind toepad length had a positive effect on speed and/or acceleration in all groups. This finding agrees with our first hypothesis (longer toepads would have longer and more fringes that would increase sprint performance). Longer toepads had indeed longer (but not more) fringes. Thus, it seems that the decisive factor here was the length and not the number of fringes. These longer fringes seem to provide better traction and, consequently, support higher sprint performance. Toe fringes are an adaptation to sandy substrates (not

restricted to these though), and, besides locomotion, they are associated with other activities such as  $B_{swimming}^A$  through sand and digging (Higham 2015). The potential alternative uses of fringes in *A. schreiberi* remain to be investigated.

Even though our findings did not corroborate the hypothesized positive effect of limb morphology on sprint performance, they shed light on the alterations that tail autotomy may cause in body balance. According to our results, fore toepad length and pelvis breadth became significant predictors of speed and/or acceleration in males after autotomy, whereas hindlimb-related features were significant before autotomy. A similar situation was found in females, where hind toepad length and SVL were significant predictors of speed before autotomy, while pelvis breadth and SVL became significant predictors of acceleration after autotomy. These changes should be attributed to the anterior displacement of the body's center of mass after tail loss. The effects of tail shedding on body mechanics yielded interesting findings and represent a promising research avenue (Arnold 1984; Martin and Avery 1998; Fleming et al. 2009; McElroy and Bergmann 2013).

In full agreement with our second hypothesis, bipedalism led to a generally higher sprint performance in all groups (Table 5). Bipedalism was quite common in adults (over 60%) and certainly the rule for juveniles that performed bipedalism in 91% of the cases, before tail autotomy. During bipedalism, the body's center of mass is displaced to the rear, thus lizards can better accelerate and increase maximum speed (Irschick and Jayne 1999b; Aerts et al. 2003; Dhongra 2004). Like its congeneric *Acanthodactylus erythrurus* (Aerts et al. 2003), *A. schreiberi* exerts bipedalism to improve its locomotor performance, as do species that live in open habitats (Vanhooydonck and Van Damme 2003). Bipedalism is quite rare among lacertid lizards and thus remains largely

Fig. 2 Radar charts showing the effect of each character according to their beta values in the significant models found for sprint performance in each group. a Max. speed before and after autotomy in males. b Max. speed before autotomy in females. c Max. instant acceleration before autotomy in males. d Max. instant acceleration after autotomy in males. e Max. instant acceleration after autotomy in females. f Max. instant acceleration before and after autotomy in juveniles. Blue color refers to the models before autotomy and red color to the models after autotomy. Codes for characters as in Table 3

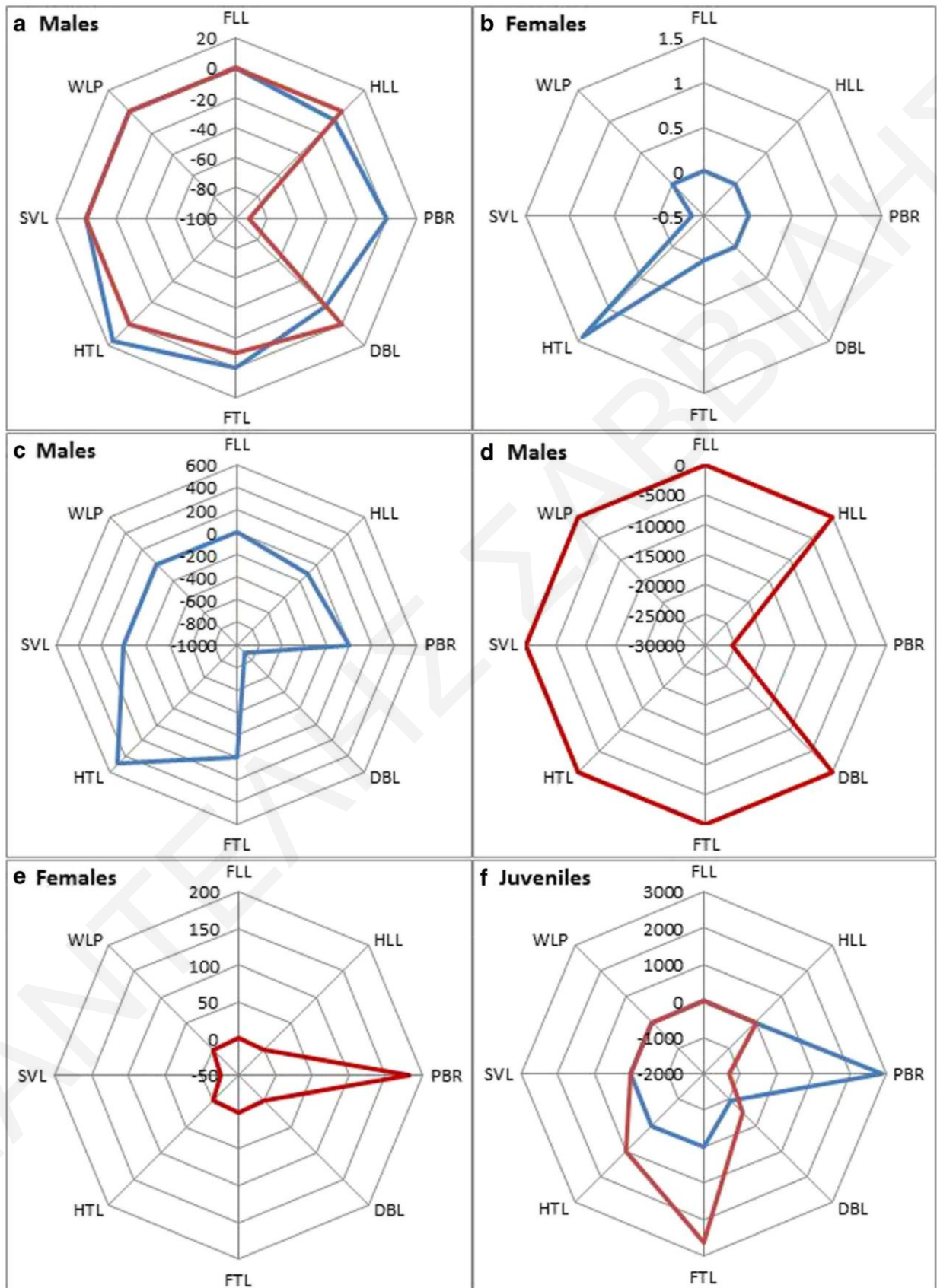


Table 4 Results of multiple regression of morphometric characters on locomotor performance after model averaging

<b>Males</b>			
	Maximum speed before autotomy—linear model, $R^2 = 0.538$		
Character	beta	b	i
HLL	-0.37465	-7.7494	0.67
HTL	0.1755	15.545	0.41
DBL	-0.0909	-16.313	0.22
	Maximum speed after autotomy—linear model, $R^2 = 0.273$		
	beta	b	i
PBR	-0.21423	-91.350	0.43
FTL	-0.06152	-9.817	0.17
	Maximum instant acceleration before autotomy—linear model, $R^2 = 0.617$		
	beta	b	i
DBL	-0.4099	-901.1	0.72
HTL	0.2437	488.5	0.53
HLL	-0.1597	-116.2	0.34
	Maximum instant acceleration after autotomy—linear model, $R^2 = 0.691$		
	beta	b	i
PBR	-0.81086	-25,624.69	1
WLP	-0.08312	-69.27	0.3
<b>Females</b>			
	Maximum speed before autotomy—linear model, $R^2 = 0.636$		
Character	beta	b	i
SVL	-0.4635	-0.3642495	0.72
HTL	0.1168	1.4152143	0.25
	Maximum instant acceleration after autotomy—linear model, $R^2 = 0.533$		
	beta	b	i
SVL	-0.3704	-25.37634	0.60
PBR	0.1924	180.71498	0.38
<b>Juveniles</b>			
	Maximum instant acceleration before autotomy—linear model, $R^2 = 0.482$		
Character	beta	b	i
DBL	-0.3337	-932.5397	0.28
PBR	0.3740	2866.9728	0.28
	Maximum instant acceleration after autotomy—linear model, $R^2 = 0.921$		
	beta	b	i
FTL	0.4574	2620.124	1
HTL	0.9493	989.3565	1
PBR	-0.1988	-1293.2941	0.34
DBL	-0.3873	-472.2211	0.66

Only characters with significant effects are shown. Percentage of variance explained ( $R^2$ ) is given for the linear model including only the significant characters

HLL hindlimb length, HTL hind toepad length, DBL distance between limbs, PBR pelvis breadth, FTL fore toepad length, HTL hind toepad length, SVL snout-vent length, WLP weight loss percentage, beta standardized regression coefficient, b unstandardized regression coefficient, i percentage of models in which the respective character is significant

understudied. The few published papers reported that lacertids could run on their hindlimbs from the first meters after the initiation of the motion (Aerts et al. 2003; Vanhooydonck and Van Damme 2003), in contrast to agamids that perform bipedalism simply as a result of exceeding acceleration

threshold, something that does not affect the overall performance of the lizard (Clemente et al. 2008).

Tail shedding induced dramatic shifts in the extent of bipedalism. No adult was able to run on their hindlimbs after autotomy, and the percentage of juveniles decreased to only

Table 5 Comparison of bipedal and quadrupedal sprint performance for individuals that performed bipedalism

Sprint performance			
Maximum speed (m/s)		Maximum instant acceleration (m/s <sup>2</sup> )	
No bipedalism	Bipedalism	No bipedalism	Bipedalism
<b>Males</b>			
Paired t test: -3.68, P = 0.006		Paired t test: -3.28, P = 0.011	
2.17	2.77	89.7	106.6
1.85	2.17	76	83.4
1.85	2.27	84.3	88.1
1.72	2.5	80.9	118.5
1.61	1.47	57.8	60.2
1.85	1.92	94.3	102.8
1.92	2.22	66.4	100.4
2.22	2.43	103.4	139.4
1.92	2.5	92	94.5
<b>Females</b>			
Paired t test: -3.99, P = 0.010		Paired t test: -1.92, P > 0.05	
2	2.7	89.2	90.3
2.12	2.32	90.9	92.2
2.32	2.63	107.2	125.4
2.17	2.5	97.3	99.1
1.72	2.22	69	103
2.08	2.17	110	116
<b>Juveniles</b>			
Paired t test: -6.03, P < 0.001 (before autotomy)		Paired t test: -3.77, P = 0.009 (before autotomy)	
1.78	2.63	56.4	110.4
-/2.85 <sup>a</sup>	2.77/3.22 <sup>a</sup>	-/63.8 <sup>a</sup>	89.4/102.8 <sup>a</sup>
-	2.63	-	106.7
2.38	2.7	102.5	108.3
2.32	2.5	104.6	128.6
2.56/2.70 <sup>a</sup>	3.03/2.94 <sup>a</sup>	123.8/112.3 <sup>a</sup>	132.3/119 <sup>a</sup>
2.00	2.5	89.5	114.9
1.72	2.17	74.9	117.8
-/2.17 <sup>a</sup>	2.12/2.27 <sup>a</sup>	-/105.6 <sup>a</sup>	95.4/106.6 <sup>a</sup>
1.66	2.17	72.1	88.1

Significant results of paired t tests in italics  
Before/after autotomy

27.3%. This limited ability of bipedalism in juveniles, even after tail autotomy, can explain the synergistic positive effect of fore and hind toepad length on acceleration. The loss of the tail results in anterior displacement of the body's center of mass and thus reduces the ability of bipedal run in post-autotomic trials (McElroy and Bergmann 2013). The fact that juveniles expressed this ability to a higher extent than adults, even after autotomy, might be due to ontogenetic differences in the overall distribution of body mass. Such differences can decrease the effects of the displacement of the body's center of mass in smaller and lighter individuals. Our results are in full

accordance with Snyder's classical study (1949), which found that basilisk lizards lost their bipedal ability when their tail was removed and attributed that alteration to the importance of the tail as counterbalance.

Tail shedding did not have the same effect on sprint performance in all groups, despite the loss of mass that it implies. Sprint performance in males and juveniles did not change prior to, and after, autotomy. The ratio tail length/SVL was lower in females, advocating a higher deceleration in males and juveniles since they lose a larger part of their tail and total body length. On the contrary, females demonstrated slower maximum speed and maximum instant acceleration after autotomy (Fig. 1). The tail autotomy's effects on locomotion do

not conform to a general, universal rule. Tailless lizards may increase, decrease, or maintain their sprint performance unchanged (McElroy and Bergmann 2013). Nonetheless, all individuals of a given species follow the same pattern, regardless of sex or age. Our results differ from previous research in the sense that tail autotomy did not have the same impact on all groups. Our data could not explain the observed exception in the case of the slower females. This issue invites further research in the future.

Locomotion enables animals to explore and exploit their environment (Vanhooydonck et al. 2006). This study comes to enhance the growing literature on lizard locomotion (Vanhooydonck et al. 2014). Our results elucidate the interactions among toe fringes, bipedalism and tail autotomy, and their impact on sprint performance. Fine-tuned studies that investigate microarchitecture and behavioral particularities (Irschick 2000; Bartlett et al. 2012; Higham 2015) will provide new evidence for the better understanding of locomotion patterns.

**Acknowledgements** For this study, we followed all international, national (Cyprus Law on the use of Animals in Scientific Experiments, 133(I)/2005), and institutional guidelines for the care and use of animals. We are grateful to Mrs. H. Mair for the linguistic editing of the text.

## References

Aerts P, Van Damme R, Daout K, Vanhooydonck B (2003) Bipedalism in lizards: whole-body modelling reveals a possible spandrel. *Phil Trans R Soc London B* 358:1525–1533

Alexander RM (2003) Principles of animal locomotion. Princeton University Press, Princeton

Amaya CC, Klawinski PD, Formanowicz DR (2001) The effects of leg autotomy on running speed and foraging ability in two species of wolf spider, (Lycosidae). *Am Midl Nat* 145:201–205

Arnold EN (1984) Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *J Nat Hist* 18:127–169

Arnold EN (1988) Caudal autotomy as a defense. In: Gans C, Huey R (eds) *Biology of the Reptilia*. Alan R Liss, New York, pp. 235–273

Avery RA, Mueller CF, Smith JA, Bond DJ (1987a) Speeds and movement patterns of European lacertid lizards: a comparative study. *J Herpetol* 21:324–329

Avery RA, Mueller CF, Smith JA, Bond DJ (1987b) The movement patterns of lacertid lizards: speed, gait and pauses in *Lacerta vivipara*. *J Zool* 211:47–63

Bateman PW, Fleming PA (2009) To cut a long tail short: a review of lizard caudal autotomy studies carried out over the last 20 years. *J Zool* 277:1–14

Baier F, Sparrow DJ, Wield HJ (2009) The amphibians and reptiles of Cyprus. Andreas S Brahm, Frankfurt

Bartlett MD, Croll AB, King DR, Paret BM, Irschick DJ, Crosby AJ (2012) Looking beyond fibrillar features to scale gecko like adhesion. *Adv Mater* 24:1078–1083

Bauer AM, Russell AP (1991) Pedal specializations in dune-dwelling geckos. *J Arid Environ* 20:43–62

Bauer AM, Russell AP, Powell GL (1996) The evolution of locomotor morphology in the genus *Rhoptropus* (Squamata: Gekkonidae). *Afr J Herpetol* 45:8–30

Bauwens D, Garland T Jr, Castilla AM, Van Damme R (1995) Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological and behavioral covariation. *Evolution* 49:848–863

Bergmann PJ, Irschick DJ (2010) Alternate pathways of body shape evolution translate into common patterns of locomotor evolution in two clades of lizards. *Evolution* 64:1569–1582

Bonine KE, Garland T Jr (1999) Sprint performance of phrynosomatid lizards, measured on a high-speed treadmill, correlates with hindlimb length. *J Zool* 248:255–265

Bramble DM, Lieberman DE (2004) Endurance running and the evolution of Homo. *Nature* 432:345–352

Brown RM, Taylor DH, Gist DH (1995) Effect of caudal autotomy on locomotor performance of wall lizards (*Podarcis muralis*). *J Herpetol* 29:98–105

Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag New York, Inc., New York

Carothers JH (1986) An experimental confirmation of morphological adaptation: toe fringes in the sand-dwelling lizard *Uma scoparia*. *Evolution* 40:871–874

Clemente CJ (2014) The evolution of bipedal running in lizards suggests a consequential origin may be exploited in later lineages. *Evolution* 68:2171–2183

Clemente CJ, Withers PC, Thompson G, Lloyd D (2008) Why go bipedal? Locomotion and morphology in Australian agamid lizards. *J Exp Biol* 211:2058–2065

Cooper WE (1997) Factors affecting risk and cost of escape by the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*): predator speed, directness of approach, and female presence. *Herpetologica* 53:464–474

Cooper WE, Dimopoulos I, Pafilis P (2015) Sex, age, and population density affect aggressive behaviors in island lizards promoting cannibalism. *Ethology* 121:260–269

Cooper WE, Stankowich T (2010) Prey or predator? Body size of an approaching animal affects decisions to attack or escape. *Behav Ecol* 21:1278–1284

Cooper WE, Wilson DS, Smith GR (2009) Sex, reproductive status, and cost of tail autotomy via decreased running speed in lizards. *Ethology* 115:7–13

Cromie G, Chapple DG (2012) Impact of tail loss on the behavior and locomotor performance of two sympatric *Lampropholis* skink species. *PLoS One* 7:e34732

Daniels C (1983) Running: an escape strategy enhanced by autotomy. *Herpetologica* 12:162–165

Denny M (1980) Locomotion: the cost of gastropod crawling. *Science* 208:1288–1290

Dhongra PH (2004) Comparative bipedalism—how the rest of animals kingdom walks on two legs. *Philosophy*. <http://www.philosophy.com/static/bipedalism.html>

Elliott JP, Cowan IM, Holling CS (1977) Prey capture by the African lion. *Can J Zool* 55:1811–1812

Fleming PA, Verburt L, Scantlebury M, Medger K, Bateman PW (2009) Jettisoning ballast or fuel? Caudal autotomy and locomotor energetics of the Cape dwarf gecko *Lygodactylus capensis* (Gekkonidae). *Physiol Biochem Zool* 82:756–765

Foster KL, Higham TE (2012) How forelimb and hindlimb function changes with incline and perch diameter in the green anole, *Anolis carolinensis*. *J Exp Biol* 215:2288–2300

Garland T (1983) The relation between maximal running speed and body mass in terrestrial mammals. *J Zool* 199:157–170

Garland T, Losos JB (1994) Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. In: Wainwright PC, Reilly SM (eds) *Ecological morphology: integrative organismal biology*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 240–302

- Gillis GB, Bonvini LA, Irschick DJ (2009) Losing stability: tail loss and jumping in the arboreal lizard *Anolis carolinensis*. *J Exp Biol* 212: 604–609
- Gillis GB, Kuo CY, Irschick D (2013) The impact of tail loss on stability during jumping in green anoles (*Anolis carolinensis*). *Physiol Biochem Zool* 86:680–689
- Hedrick TL (2008) Software techniques for two- and three-dimensional kinematic measurements of biological and biomimetic systems. *Bioinsp Biomim* 3:034001
- Higham T (2015) Bolting, bouldering, and burrowing: functional morphology and biomechanics of pedal specialisations in desert-dwelling lizards. In: Bininda-Emonds ORP, Powell GL, Jarniczky HA, Bauer AM, Theodor J (eds) All animals are interesting: a Festschrift in honour of Anthony P. Russell. BIS Verlag, Oldenburg, pp. 279–301
- Higham TE, Russell AP, Zani PA (2013) Integrative biology of tail autotomy in lizards. *Physiol Biochem Zool* 86:603–610
- Huey RB, Dunham AE, Overall KL, Newman RA (1990) Variation in locomotor performance in demographically known populations of the lizard *Sceloporus merriami*. *Physiol Zool* 63:845–872
- Huey RB, Hertz PE (1984) Effects of body size and slope on acceleration of a lizard (*Stellio stellio*). *J Exp Biol* 110:113–123
- Husak JF, Fox SF, Lovern MB, Bussche RA (2006) Faster lizards sire more offspring: sexual selection on whole-animal performance. *Evolution* 60:2122–2130
- Irschick DJ (2000) Effects of behaviour and ontogeny on the locomotor performance of a West Indian lizard, *Anolis lineatopus*. *Funct Ecol* 14:438–444
- Irschick DJ, Jayne BC (1998) Effects of incline on speed, acceleration, body posture and hindlimb kinematics in two species of lizard *Callisaurus draconoides* and *Uma scoparia*. *J Exp Biol* 201:273–287
- Irschick DJ, Jayne BC (1999a) A field study of the effects of incline on the escape locomotion of a bipedal lizard, *Callisaurus draconoides*. *Physiol Biochem Zool* 72:44–56
- Irschick DJ, Jayne BC (1999b) Comparative three-dimensional kinematics of the hindlimb for high-speed bipedal and quadrupedal locomotion of lizards. *J Exp Biol* 202:1047–1065
- Irschick DJ, Losos JB (1998) A comparative analysis of the ecological significance of maximal locomotor performance in Caribbean *Anolis* lizards. *Evolution* 52:219–226
- Jagnandan K, Russell AP, Higham TE (2014) Tail autotomy and subsequent regeneration alter the mechanics of locomotion in lizards. *J Exp Biol* 217:3891–3897
- Kaliontzopoulou A, Bandeira V, Carretero MA (2012) Sexual dimorphism in locomotor performance and its relation to morphology in wall lizards (*Podarcis bocagei*). *J Zool* 289:294–302
- Kelehear C, Webb JK (2006) Effects of tail autotomy on anti-predator behavior and locomotor performance in a nocturnal gecko. *Copeia* 4:803–809
- Korff WL, McHenry MJ (2011) Environmental differences in substrate mechanics do not affect sprinting performance in sand lizards (*Uma scoparia* and *Callisaurus draconoides*). *J Exp Biol* 214:122–130
- Lailvaux SP, Irschick DJ (2007) The evolution of performance-based male fighting ability in Caribbean *Anolis* lizards. *Am Nat* 170: 573–586
- Libby T, Moore TY, Chang-Sui E, Li D, Cohen DJ, Jusufi A, Full RJ (2012) Tail-assisted pitch control in lizards, robots, and dinosaurs. *Nature* 481:181–184
- Lleonart J, Salat J, Torres GJ (2000) Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *J Theor Biol* 205:85–93
- Losos JB (1990) The evolution of form and function: morphology and locomotor performance in West Indian *Anolis* lizards. *Evolution* 44: 1189–1203
- Losos JB, Irschick DJ (1996) The effect of perch diameter on escape behaviour of *Anolis* lizards: laboratory predictions and field tests. *Anim Behav* 51:593–602
- Losos JB, Sinervo B (1989) The effects of morphology and perch diameter on sprint performance of *Anolis* lizards. *J Exp Biol* 145:23–30
- Losos JB, Schoener TW, Warheit KI, Creer D (2001) Experimental studies of adaptive differentiation in Bahamian *Anolis* lizards. In: *Microevolution Rate, Pattern, Process*. Springer, Netherlands, pp 399–415
- Luke C (1986) Convergent evolution of lizard toe fringes. *Biol J Linn Soc* 27:1–16
- Macrini T, Irschick DJ, Losos JB (2003) Ecomorphological differences in toepad characteristics between mainland and island anoles. *J Herpetol* 37:52–58
- Mammides C, Kounnamas C, Goodale E, Kadis C (2016) Do unpaved, low-traffic roads affect bird communities? *Acta Oecol* 71:4–21
- Martin J, Avery R (1998) Effects of tail loss on the movement patterns of the lizard, *Psammmodromus algirus*. *Funct Ecol* 12:794–802
- Martin J, López P (1999) Nuptial coloration and mate guarding affect escape decisions of male lizards *Psammmodromus algirus*. *Ethology* 105:439–447
- McElroy EJ, Bergmann PJ (2013) Tail autotomy, tail size, and locomotor performance in lizards. *Physiol Biochem Zool* 86:669–679
- McElroy EJ, Hickey KL, Reilly SM (2008) The correlated evolution of biomechanics, gait and foraging mode in lizards. *J Exp Biol* 211: 1029–1040
- McEvoy J, While GM, Sinn DL, Wapstra E (2012) The role of size and aggression in intrasexual male competition in a social lizard species, *Egernia whitii*. *Behav Ecol Sociobiol* 67:79–90
- Melville J, Swain R (2000) Evolutionary relationships between morphology, performance and habitat openness in the lizard genus *Niveoscincus* (Scincidae: Lygosominae). *Biol J Linn Soc* 70: 667–683
- Miles DB (1994) Covariation between morphology and locomotor performance in sceloporine lizards. In: Vitt LJ, Pianka ER (eds) *Lizard ecology: historical and experimental perspectives*. Princeton University Press, Princeton, pp. 207–235
- Miles DB (2004) The race goes to the swift: fitness consequences of variation in sprint performance in juvenile lizards. *Evol Ecol Res* 6:63–75
- Pafilis P, Pérez-Mellado V, Valakos (2008) Post autotomy tail activity in Balearic wall lizard, *Podarcis lilfordi*. *Naturwissenschaften* 95:217–221
- Pafilis P, Valakos ED (2008) Loss of caudal autotomy during life in Balkan green lizard (*Lacerta trilineata*). *J Nat Hist* 42:409–419
- Pérez-Mellado V, Corti C, Lo Cascio P (1997) Tail autotomy and extinction in Mediterranean lizards. A preliminary study of continental and insular populations. *J Zool* 243:533–541
- Perry G, LeVering K, Girard I, Garland T (2004) Locomotor performance and social dominance in male *Anolis cristatellus*. *Anim Behav* 67: 37–47
- Punzo F (1982) Tail autotomy and running speed in the lizards *Cophosaurus texanus* and *Uma notata*. *J Herpetol* 16:329–331
- Russell AP, Bels V (2001) Biomechanics and kinematics of limb-based locomotion in lizards: review, synthesis and prospectus. *Comp Biochem Physiol* 131:89–112
- Russell AP, Johnson MK (2007) Real-world challenges to, and capabilities of, the gekkotan adhesive system: contrasting the rough and the smooth. *Can J Zool* 85:1228–1238
- Salvador A (1982) A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae). Bonn: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig.

- Saltin B, Rose RJ, Cluer DD (1994) The racing camel (*Camelus dromedarius*). Physiology, metabolic functions and adaptations. *Acta Physiol Scand* 617:9–11
- Sathe EA, Husak JF (2015) Sprint sensitivity and locomotor trade-offs in green anole (*Anolis carolinensis*) lizards. *J Exp Biol* 218:2174–2179
- Sharp NC (1994) Timed running speed of a cheetah (*Acinonyx jubatus*). *J Zool* 241:493–494
- Snyder RC (1949) Quadrupedal and bipedal locomotion of lizards. *Copeia* 1952:64–70
- Snyder RC (1962) Adaptations for bipedal locomotion in lizards. *Am Zool* 2:191–203
- Stiller RB, McBrayer LD (2013) The ontogeny of escape behavior, loco-motor performance, and the hindlimb in *Sceloporus woodi*. *Zoology* 116:175–181
- Tulli MJ, Abdala V, Cruz FB (2012) Effects of different substrates on the sprint performance of lizards. *J Exp Biol* 215:774–784
- Van Damme R, Bauwens D, Verheyen RF (1986) Selected body temperatures in the lizard *Lacerta vivipara*: variation within and between populations. *J Therm Biol* 11:219–222
- Van Damme R, Vanhooydonck B (2001) Origins of interspecific variation in lizard sprint capacity. *Funct Ecol* 15:186–202
- Van Damme R, Vanhooydonck B, Aerts P, De Vree F (2003) Evolution of lizard locomotion: context and constraint. In: Bels VL, Gasc JP, Casinos A (eds) *Vertebrate biomechanics and evolution*. BIOS Scientific Publishers, Oxford, pp. 267–282
- Vanhooydonck B, Aerts P, Irschick DJ, Herrel A (2006) Power generation during locomotion in *Anolis* lizards: an ecomorphological approach. In: Herrel A, Speck T, Rowe N (eds) *Ecology and biomechanics: a mechanical approach to the ecology of animals and plants*. CRC Press, Boca Raton, pp. 253–269
- Vanhooydonck B, James RS, Tallis J, Aerts P, Tadic Z, Tolley KA, Measey GJ, Herrel A (2014) Is the whole more than the sum of its parts? Evolutionary trade-offs between burst and sustained locomotion in lacertid lizards. *Proc R Soc Lond B* 281
- Vanhooydonck B, Measey J, Edwards S, Makhubo B, Tolley KA, Herrel A (2015) The effects of substratum on locomotor performance in lacertid lizards. *Biol J Linnean Soc* 115:869
- Vanhooydonck B, Van Damme R (2003) Relationships between locomotor performance, microhabitat use and antipredator behaviour in lacertid lizards. *Funct Ecol* 17:160–169
- Vanhooydonck B, Van Damme R, Aerts P (2001) Speed and stamina trade-off in lacertid lizards. *Evolution* 55:1040–1048
- Van Wassenbergh S (2007) <https://www.uantwerpen.be/en/staff/sam-vanwassenbergh/my-website/excel-vba-tool>
- Vitt LJ, Caldwell JP (2014) *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*, 4th edn. Academic Press, San Diego

## **Insights into how predator diversity, population density and habitat type may affect defensive behavior in a Mediterranean lizard**

PANTELIS SAVVIDES<sup>1,\*</sup>, VENETIA POLIVIOU<sup>1</sup>, MARIA STAVROU<sup>1</sup>, SPYROS SFENTHOURAKIS<sup>1</sup> and PANAYIOTIS PAFILIS<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Department of Biological Sciences, University of Cyprus, Nicosia, Cyprus*

<sup>2</sup>*Section of Zoology and Marine Biology, Department of Biology, National and Kapodistrian University of Athens, Athens, Greece*

\*Corresponding author: Pantelis Savvides, Department of Biological Science, University of Cyprus, Nicosia, Cyprus (E-mail:savvides.pantelis@ucy.ac.cy).

Various factors may alter anti-predatory responses among conspecifics. Here we assess some of these factors using three populations of a Mediterranean lizard (*Acanthodactylus schreiberi*) in Cyprus that differ in their habitat type, predator diversity and population density. We expected that predation would affect flight initiation distance (the approach distance allowed to an observer before the lizard flees, FID), escape distance (the distance covered by the lizard from the point an escape attempt starts to the first place the lizard stops, ED) and tail autotomy (autotomy rates, economy of autotomy, post-autotomy tail movement). We also predicted that juveniles, being more exposed to predators, would be more effective in their defensive responses. Our findings suggest that predation and population density appear to be associated with most autotomy traits but were not associated with FID and ED, which are better explained by refuge availability. The only ontogenetic difference was detected in the economy of autotomy: juveniles are more prone to autotomize, possibly because they do not experience such high costs as tailless adult individuals. Our results suggest that anti-predatory responses are influenced by a variety of factors. Unraveling the compound effects of all the factors involved should be the focus of future research.

KEY WORDS: *Acanthodactylus*, lizard, anti-predatory behavior, FID, tail autotomy, ontogeny.



## INTRODUCTION

Predation is a major driver that shapes numerous aspects of animal biology (Lima & Dill 1990; Shepard 2007; Lagos & Herberstein 2017). The most direct impact of predation is related to anti-predatory mechanisms (Blumstein & Daniel 2005; Losos et al. 2006), the extent of which may vary depending on the identity and effectiveness of predators (Langridge et al. 2007; Rundus et al. 2007; Rodríguez-Prieto et al. 2010). The most decisive factor defining the nature of anti-predatory responses is the balance between costs and benefits of escaping or remaining in place when threatened (Lima 1992; Taraborelli et al. 2003; Pafilis et al. 2009a). Escape theory predicts that when the cost of staying may be lethal, flight is the most profitable decision (Ydenberg & Dill 1986; Stankowich & Blumstein 2005). Escaping predation may comprise just running away from the predator or hiding in a shelter, but also may include more sophisticated mechanisms such as shoaling in fish (Hoare et al. 2000) and autotomy (the voluntary shedding of body parts) in rodents (McKee & Adler 2002), crustaceans (Smith 1990) and lizards (Arnold 1984).

Most lizards have the ability to voluntarily shed their tail when seized by a predator (Arnold 1988). After caudal autotomy, the discarded tail thrashes vigorously, distracting the predator from the escaping lizard (Dial & Fitzpatrick 1981, 1983). The extra time required for handling the thrashing tail offers the lizard better opportunity for escape (Congdon et al. 1974; Dial & Fitzpatrick 1984). Although caudal autotomy is considered highly effective, it comes with serious costs (Arnold 1984, 1988). Many lizards use their tails for lipid storage, so shedding part of the tail entails the direct loss of energy reserves (Vitt et al. 1977; Cooper et al. 2004). Moreover, individuals with autotomized tails may experience reduced social status and exclusion from reproduction (Martín & Salvador 1993; Salvador et al. 1995). Also, since the tail serves as an auxiliary limb in locomotion, caudal loss may result in impaired locomotor capacities (Cromie & Chapple 2013; McElroy & Bergmann 2013; Savvides et al. 2017). According to the traditional theory, tail shedding is mainly affected by predation pressure (Pianka 1970; Turner et al. 1982; Cooper et al. 2004). However, the importance of intraspecific competition as a cause of autotomy has been recently acknowledged (Corti et al. 2008; Pafilis et al. 2009b; Donihue et al. 2016; Itescu et al. 2017a, 2017b).

Although autotomy is quite common among lizards, flight remains the more common and 'cheap' anti-predatory response (Cooper et al. 2006; de Barros et al. 2010; Cooper & Martín 2016). The majority of studies use flight initiation distance (the approach distance

allowed to an observer before the lizard flees, FID) and escape distance (the distance covered by the lizard from the point an escape attempt starts to the first place the lizard stops, ED) to assess escape parameters (Amo et al. 2006; Cooper & Wilson 2007; Cooper 2011). Escape theory predicts that the higher the assumed danger of an approaching predator, the more vigilant the prospective prey would be, and that it would flee for a longer distance (Ydenberg & Dill 1986; Martín & López 2003; Ventura et al. 2016). Escape by running is more advantageous compared to tail loss, but still costly (Martín & López 2003; Pérez-Cembranos et al. 2013).

Since both flight and caudal autotomy impose certain costs, predation pressure remains an important factor determining the use of these anti-predatory mechanisms, aside from the influence of intraspecific competition, the importance of which has been recently highlighted. According to evolutionary theory, in low predation regimes (e.g. on isolated islands) decreased risk causes relaxation of defensive mechanisms and individuals become bolder (Magurran 1999; Blumstein & Daniel 2005; Pafilis et al. 2009b). This means that lizards from predator-free islands have in general lower tail autotomy rates (Pérez-Mellado et al. 1997; Pafilis et al. 2008, 2009b – but see cases of high intraspecific competition, Dappen 2011; Cooper et al. 2015) and demonstrate shorter FIDs (Cooper et al. 2014; Brock et al. 2015). In contrast, conspecific mainland populations experiencing higher predation pressure show high frequency of tail autotomy rates and longer FIDs that strongly depend on anti-predator mechanisms (Maloney & McLean 1995; Cooper et al. 2014). Also, in some cases, maturity may reduce predation risk: juveniles are more exposed to predators, whereas adults may lose autotomy ability since they have fewer predators due to their larger body size (Pafilis & Valakos 2008; Hawlena 2009).

In this study, we investigated the evolution of certain behavioral defensive mechanisms (FID, ED and tail autotomy) in Schreiber's spiny-footed lizard (*Acanthodactylus schreiberi*, Boulenger 1878). We focused on three Cypriot populations that differ in their habitat type, population density and predation regime. Moreover, we tested the effect of age on these anti-predator mechanisms. We formulated three hypotheses: First, we expected that FIDs, EDs, autotomy performance, ease of autotomy and post-autotomy tail movement would be higher in populations experiencing higher predation diversity. Second, we predicted that lizards from dense populations (that could experience high or low predation diversity) would shed their tails more often, as high population density induces intense intraspecific competition that may lead to more incidences of caudal autotomy (Knell 2009; Pafilis et al. 2009a). Third, we anticipated that

juveniles would exhibit longer FIDs and EDs, coupled with higher ease of autotomy and longer post-autotomy tail movement, as they are more exposed to predators due to their highly active lifestyle (Nagy 2000; Hawlena et al. 2006; Herczeg et al. 2007).

## MATERIALS AND METHODS

### *Study species*

Schreiber's spiny footed lizard is a medium sized lacertid with a snout-to-vent length (SVL) varying between 73-93 mm for males and 55-76 mm for females. The tail is long and can be almost 2/3 of the total body length. The abdominal tail color in males and females is white and yellow, respectively, and red in juveniles (Baier et al. 2009). The species is distributed on Cyprus (in a vast variety of habitats, from sea level up to 1,300 m) and in a limited coastal area of southeastern Turkey (Baier et al. 2009; Tamar et al. 2014).

We captured individuals from three populations (Geri: 35°05'50"N, 33°26'21"E, elevation 183 m a.s.l.; Agros: 34°56'27"N, 33°00'14"E, elevation 1,348 m a.s.l.; Akrotiri: 34°36'33"N, 32°55'45"E, elevation 1 m a.s.l.) that differ considerably in terms of habitat. The Geri habitat is a sub-urban shrubland with many medium-sized rocks and low stone piles on fine-grained soil (Fig. 1a). The habitat in Agros comprises meadows with shrubs, grasses, herbs and rocks in a Turkish pine forest (*Pinus brutia*) (Fig. 1b). Akrotiri is located in a coastal sand dune system with sparse low shrubs (Fig. 1c).

Besides their habitat, the focal populations differ in predation regime. Predation pressure is hard to evaluate, though in some cases direct (mark and recapture of predators) or indirect (use of clay models) methods have provided valuable results (Wilson 1991; Husack et al. 2006; Watson et al. 2012). However, such methods encompass innate biases and the assessment of predation has been a problem in similar studies (Turner et al. 1982; Hill & Dunbar 1998; Vervust et al. 2007). Future research should focus on this issue and try to unravel its compound nature. In our study, we followed the common practice of compiling lists of predators (Chapple & Swain 2004; Losos et al. 2004; Pafilis et al. 2009a, 2009b; Raia et al. 2010; Cooper & Pérez-Mellado 2012; Bateman & Fleming 2014; Brock et al. 2015; Itescu et al. 2017a). A mere catalogue of predators is not, of course, an extensive and complete measurement of predation pressure, but it still provides a helpful and easy to compile index of predation (Table 1). Based on the numbers (and, to a certain extent, the identity) of predator species (predator diversity) found in each habitat, we assumed that

predator diversity in Geri is the highest of the three populations and that of Akrotiri the lowest. At this point however, we have to admit that we did not measure directly the effectiveness of each predator.

*Field measurements (population density, field autotomy rates, FID, ED)*

In early August 2016, we estimated the population density in each population using the line transect method (Lovich et al. 2012). The same observer (P. Savvides) walked five line transects of 100 m in length and recorded all lizards seen within a 4-m wide belt, 2 m on either side of the survey line (total area covered per trail = 400 m<sup>2</sup>). Recordings were obtained during morning hours, from 8:00 to 11:00 am, when lizard activity peaks (P. Savvides pers. obs.). This method provides reliable data on the relative population abundance and is widely used in lacertid lizard studies (Martín & López 2002; Díaz et al. 2006; Pafilis et al. 2013).

In addition, we performed field observations for 2 days in each population and recorded the number of individuals with autotomized or regenerated tails (field autotomy rates, FAR), as well as their age group (adults or juveniles). Overall, we recorded 193 individuals, 50 of which had autotomized or regenerated tails.

We recorded FIDs and EDs using the methodology proposed by Cooper and Wilson (2007) and Cooper et al. (2009). First, we ensured that all individuals participating in the experiment were aware of the researcher's presence. The approaches were performed by the same researcher (P. Savvides) from a distance of 6 m at a previously practiced speed of ca 96 m/min. In all approaches lizards had continuous visual contact with the researcher (always the same person with the same clothing). In each trial, we recorded the lizard's age group (adult or juvenile), the distance the researcher was allowed to approach to before the lizard fled (FID), the distance covered by the lizard until its first stop (ED) (with the use of a measure tape), whether the lizard ran into a refuge (e.g., bush, burrow, rock), and the condition of the tail. We recorded data for 96 individuals.

*Lab measurements (Lab autotomy rates – LAR)*

For the tail autotomy experiment we used exclusively individuals with intact tails. First, we let all individuals thermoregulate for 1 hr in a specifically designed terrarium with ice bags on one end and a heating bulb (150 w) on the other, providing a thermal gradient ranging from 10 to 50 °C (Van Damme et al. 1986). This was done because body temperature may affect autotomy performance (Daniels 1984; Pafilis et al. 2005). To measure laboratory

autotomy rates (LAR), we adopted the methodology used by Pérez-Mellado et al. (1997). Each individual was placed in a terrarium with a cork substrate that provided grip. We then simulated a predator's grasp with a digital caliper and applied pressure on the tail at 20 mm from the cloaca for 15 sec. If the lizard did not shed its tail, we repeated the procedure at a distance of 40 and 60 mm distal to the cloaca. The applied pressure was equal to half of the diameter of the tail at each point (Pérez-Mellado et al. 1997). Though this method has been widely used (e.g. Cooper et al. 2004; Pafilis et al. 2005; Pafilis & Valakos 2008; Li et al. 2014; Brock et al. 2015; Pafilis et al. 2017) and hence offers the chance for direct comparison with other studies, it has certain flaws. The main problem is a bias towards observing more autotomy incidents in the position closer to the cloaca (at 20 mm) just because this position is tested first, even when autotomy could be induced with an equal likelihood at the other positions (40 and 60 mm). This fact should be taken into account in future research.

Prior to the experiment we recorded SVL, weight and body temperature (using a cloacal thermometer, T-4000, Miller & Weber, Inc., Queens, NY, accurate to 0.1 °C) of each individual. If autotomy occurred we also recorded the duration of post-autotomic tail movement.

#### *Statistical analysis*

We used a chi square test to check for differences in the frequencies of autotomized tails in the field, the frequencies of refuge use during an escape attempt and the autotomy rates among populations. Analysis of variance (ANOVA) was used to check for differences in FIDs, EDs and the duration of post-autotomy tail movements between age groups and among populations. Log-transformed data were used in the analysis in order to meet the criteria for parametric tests. Differences in autotomy performance between males and females were tested using a Mann-Whitney test, because of the small sample size of females from Akrotiri.

## RESULTS

The estimated population densities were quite high, exceeding 800 individuals per hectare (Table 1). In fact, the populations from Geri (2,108 ind./ha) and Agros (1,243 ind./ha) had

the highest densities ever reported from an eastern Mediterranean island (Lymberakis et al. 2016).

No statistically significant differences were found in FIDs and EDs between adults and juveniles in any population (ANOVA: Geri, FID,  $F_{(1,35)} = 0.155$ ,  $P = 0.696$ ; ED,  $F_{(1,35)} = 0.840$ ,  $P = 0.366$ . Agros, FID,  $F_{(1,20)} = 2.731$ ,  $P = 0.114$ ; ED,  $F_{(1,20)} = 1.016$ ,  $P = 0.325$ . Akrotiri, FID,  $F_{(1,35)} = 1.100$ ,  $P = 0.301$ ; ED,  $F_{(1,35)} = 0.470$ ,  $P = 0.498$ ), so the data were pooled. FIDs in Geri (mean = 2.66 m) were significantly different from those in Agros (mean = 3.1 m) and Akrotiri (mean = 3.04 m) (Table S1). Also, EDs from Akrotiri (mean = 3.51 m) differed significantly from both Geri (mean = 2.04 m) and Agros (mean = 2.18 m) (Table S1).

Individuals from Geri that ran into a refuge after their escape performed significantly shorter FIDs (mean = 2.4 m) and EDs (mean = 1.66 m), than those that did not use refuges (mean FID = 3 m, mean ED = 2.56 m), (ANOVA: FID,  $F_{(1,35)} = 11.111$ ,  $P = 0.002$ ; ED,  $F_{(1,35)} = 9.929$ ,  $P = 0.003$ ). Agros FIDs did not statistically differ regardless of whether lizards used a refuge (mean = 2.9 m) or not (mean FID = 3.39 m). Nonetheless, EDs were significantly shorter when lizards resorted to a refuge (mean = 1.51 m) than when they did not (mean ED = 3.14 m). In Akrotiri neither FIDs nor EDs had statistically significant differences between individuals that used (mean FID = 2.99 m, mean ED = 3.46 m) or did not use (mean FID = 3.16 m, mean ED = 3.63 m) a refuge. When we compared the three populations, we found that lizards that did not use a refuge showed no significant differences in FIDs and EDs (Tables 1, S2). On the contrary, individuals that used refuges showed statistically significant differences among populations in both FID and ED values (Tables 1, S2). All populations tended to use refuges at the same frequency after an escape attempt.

We found no age-related differences in FAR (Fig. 2), so the data for juveniles and adults in all populations were pooled. We failed to detect any differences in the frequencies of FAR among populations.

Males and females did not differ in LAR, economy of autotomy (chi square test) and the duration of post-autotomy tail movement (Mann-Whitney test) so the data were pooled. Adults (N = 24 for Geri, N = 16 for Agros, N = 14 for Akrotiri) and juveniles (N = 13 for Geri, N = 13 for Agros, N = 10 for Akrotiri) had similar LARs in all three populations (chi square test) (Fig. 3). When we compared the economy of autotomy (autotomy position at 20 mm, 40 mm, and 60 mm from the cloaca) between adults and juveniles, we found that

only individuals from Geri ( $\chi^2 = 11.985$ ,  $P = 0.007$ ) and Agros ( $\chi^2 = 8.318$ ,  $P = 0.04$ ) showed significant differences. In these sites juveniles shed their tails more easily in the first position than adults did (Fig. 3). LAR and economy of autotomy of Akrotiri adults differed significantly from both Geri and Agros (Table 2). In juveniles, the only significant difference was that between Geri and Akrotiri regarding the economy of autotomy (Table 2).

The duration of post-autotomy tail movement did not differ between adults and juveniles (ANOVA) in any population, so the data were pooled. Comparing the three populations, we found significant differences between Akrotiri and the other two populations (ANOVA:  $F_{(2,86)} = 6.521$ ,  $P = 0.002$ ; post hoc Tukey HSD test: Geri-Agros,  $P = 0.860$ ; Geri-Akrotiri,  $P = 0.002$ ; Agros-Akrotiri,  $P = 0.016$ ). Tails from Akrotiri performed the shortest post-autotomy movements (mean duration: Geri = 193.5 sec, Agros = 212.3 sec, Akrotiri = 187.7 sec).

## DISCUSSION

In this study, we aimed to address the impact of certain parameters on the variation of lizard defensive mechanisms. Our results confirmed some of our predictions and refuted others. Predator diversity and population density seemed to affect some parameters of tail autotomy while having no effect on others. However, the effect of predation on FIDs and EDs was not the expected one. Also, we failed to detect any impact of age on anti-predator mechanisms, with the single exception of the economy of autotomy.

Predator diversity did not have a consistent effect on all tail autotomy features. LARs were higher, the economy of autotomy in adults (but not in juveniles) was lower and the duration of post-autotomy movement was more prolonged in populations with higher total predation (Table 1, Fig. 3). However, FAR did not differ considerably among the three populations (Table 1, Fig. 2). The observed difference between FARs and LARs is a rather common finding, attributed to the nature of these metrics (Pafilis et al. 2009b; Brock et al. 2015). LARs possibly reflect the innate ability for autotomy, whereas FARs stem from a combination of intrinsic predisposition and external stimuli (predation and/or intraspecific competition) (Pafilis et al. 2009b). The focal populations seem to maintain high propensities for tail shedding. A greater diversity of predators can increase autotomy performance (Cooper et al. 2004; Bateman & Fleming 2011). That could be the reason why

lizards from the population subject to a more diverse predator fauna (Geri) achieved the highest LARs (70.27%), whereas individuals from the predator poor site (Akrotiri) achieved the lowest (29.1%). Males and females did not differ in autotomy performance, a finding that seems to be the rule in lacertid lizards (Pafilis et al. 2017). Nevertheless, we have to stress that different costs are related to tail autotomy, particularly as it concerns reproductive output. In gravid females, the costs of tail shedding are higher and more direct: previous research showed that the investment of energy into tail regeneration may lead to smaller clutch sizes, smaller individuals or even to the subsequent death of the juveniles (Dial & Fitzpatrick 1981; Niewiarowski et al. 1997; Chapple et al. 2002; Bateman & Fleming 2009).

Economy of autotomy, the position at which lizards shed their tails, indicates a possible influence of predation diversity (based on the list of the number of predator species). Both adults and juveniles were prone to autotomize in the most “expensive” first position (20 mm from the cloaca) at Geri, where predator diversity was higher, while they were more reluctant to autotomize at Akrotiti where predation was relaxed (Fig. 3). Our results agree with previous studies that described a direct relationship between predation regime and tail loss economy: stronger predation induces lower economy (more shedding incidents at the first position, Pérez-Mellado et al. 1997) and a greater latency to autotomy (Cooper et al. 2004). The position of autotomy is quite important due to the numerous problems autotomy causes (see Introduction). The closer to the cloaca that lizards shed their tails, the more severe would be the autotomy aftermath. Thus, tails are more likely to break towards the tip than close to the cloaca (Cooper et al. 2004; Lovely et al. 2010) unless predation pressure dictates otherwise. Costly anti-predator mechanisms can evolve because of predation, but they can also be subject to negative selection in populations with relaxed predation (Vervust et al. 2007). The impressive deviation in the economy of autotomy between the two high predation sites (Geri and Agros) might be explained by the presence of cats at Geri. Cats are very capable predators that considerably increase predation pressure on lizards (Medina & Nogales 2009; Li et al. 2014).

The analysis of shed-tail thrashing duration revealed a clear grouping. The two populations experiencing high predator diversity and/or intraspecific competition, did not differ and showed more prolonged movement durations, while the low predator diversity, sparse population (Akrotiri) had the shortest movement durations (Table 1). The duration of post-autotomy movement plays an important role in lizard escape as it increases the handling time required by an attacker (Arnold 1984; Pafilis et al. 2005). In intense predation



regimes, tail movement is significantly longer compared to habitats with relaxed predation (Pérez-Mellado et al. 1997; Cooper et al. 2004; Pafilis et al. 2008, 2009b). A longer post-autotomy movement is particularly favorable when predators lack fore limbs (snakes or birds) and thus the handling of the thrashing tail becomes challenging (Dial & Fitzpatrick 1983; Downes & Shine 2001). Geri and Agros host more avian and reptilian predators than Akrotiri (Table 1), and this possibly explains the longer durations. The highest values were recorded in Agros where only two saurophagous birds were recorded. However, one of them is the hoopoe (*Upupa epops*), a skillful predator that regularly includes lizards in its diet (Fournier & Arlettaz 2001; El-Bakary 2011).

Against our initial hypothesis, escape behavior was not affected by predation, at least not according to our expectation. FID and ED values did not differ among the three populations, despite the divergences in predation diversity (Tables 1–2). Nevertheless, a clear difference arose when the use of a refuge after fleeing was taken into account: FIDs and EDs were shorter in the high predation sites, but longer in the more relaxed predation regime at Akrotiri (Tables 1, S2). Escape theory predicts that FID would increase as predation pressure increases (Ydenberg & Dill 1986; Cooper & Pérez-Mellado 2012). However, our results seem to suggest the exact opposite. This apparent contradiction can potentially be explained by the crucial role of refuges. FID is largely affected by the distance to the nearest refuge (Bulova 1994; Bonenfant & Kramer 1996; Cooper 1998). Previous studies reported that fleeing distances increased as the distance to a refuge increased (Dill & Houtman 1989; Kramer & Bonenfant 1997; Stankowich & Blumstein 2005). The availability and accessibility of refuges may also affect lizard FIDs (Martín & López 1995; Cooper & Whiting 2007; Cooper & Wilson 2007; Corti et al. 2008; Biaggini et al. 2010). Akrotiri is a typical dunal habitat with few shrubs and no rocks. Lizards that dwell there have to deal with a scarcity of refuges and so cover long distances (being exposed to predators) when they shuttle between them. This is probably the reason why ED values in Akrotiri were more than double compared to the other two populations (Table 1). The absence of differences between the two latter populations is maybe due to the similar predation regime coupled with high refuge availability in both localities (Table 1). FID quantifies risk-taking and reflects adaptive decision-making (Samia et al. 2015). It seems that in our study system, refuge availability plays a primary role in escape behavior.

In line with our second hypothesis, population density seems to affect autotomy performance: the higher LARs were observed in the more abundant populations (Fig. 3). High population density is known to intensify intraspecific competition (Mougeot et al.

2003; Kneil 2009; Calsbeek & Cox 2010). In lizards, intraspecific aggressive interactions very often lead to tail amputation (Jennings & Thompson 1999; Pafilis et al. 2008; Cooper et al. 2009; Itescu et al. 2017a). Population densities in the focal Cypriot populations were very high (Table 1), actually the highest reported so far from the eastern Mediterranean (Lymberakis et al. 2016). It seems that within these dense populations, lizards skirmish quite often and this results in tail autotomy.

We have to stress here an obvious flaw regarding the interpretation of tail loss results. In our analysis, we took into account both the main drivers of caudal autotomy, predation and intraspecific competition. The role of the latter enhances the long debate between the importance of predation pressure per se (high predation results in high levels of autotomy, Pianka 1970; Turner et al. 1982; Cooper et al. 2004) and that of predator efficiency (efficient predation results in low levels of autotomy, as most lizards are consumed entirely, Schoener 1979; Medel et al. 1988; Bateman & Fleming 2011). Recent studies acknowledge intraspecific competition as an important factor in caudal autotomy performance (Pafilis et al. 2008; Hare & Miller 2010; Donihue et al. 2016) or even recognize it as the primary cause (Pafilis et al. 2009a; Itescu et al. 2017a, 2017b). In our study system, it is not easy to define which factor interferes more and to what extent. However, based on the literature, our findings regarding the high LARs and possibly the high cost of autotomy together with the long durations of tail movement, seen in the two densely populated habitats (Geri and Agros) may have resulted from intense intraspecific interactions.

Contrary to our predictions, age did not have an important effect on defensive mechanisms. Ontogenetic differences were restricted only to the economy of autotomy. Adults were considerably more reluctant to shed their tails at the first “expensive” position compared to juveniles (Fig. 3). Given the numerous roles of the tail in the overall biology of an adult lizard (energy storage allocated for vitellogenesis and offspring production, social status for mate choice, intra-male competition) (Dial & Fitzpatrick 1981; Maginnis 2006; Bateman & Fleming 2009), the negative effects of tail shedding might be greater for adults than for juveniles. Thus, adults may autotomize at similar rates as juveniles but, at the same time, tend to retain their tails and shed them only at the second position (Fig. 3). Juveniles are more susceptible to predation due to their smaller size (Daniels et al. 1986; Whiting et al. 1991; Bateman & Fleming 2009) and their higher exposure to predators (Nagy 2000; Hawlena et al. 2006; Herczeg et al. 2007). This higher predation pressure may account for the observed ontogenetic differences in the ease of autotomy. Additionally,

juveniles of *A. schreiberi* tend to expose themselves to predators to a larger extent compared to adults (Hawlena 2009). We believe that juveniles autotomize more easily to compensate for the higher risk, particularly as they don't directly experience the severe consequences that adults experience.

Our findings shed light on the compound effect of predation regime, population density and habitat structure on the anti-predatory responses of a single lizard species. The three focal populations differed in the above-mentioned parameters and these deviations yielded considerable variation in defensive traits. Whether this variation among populations is indicative of plasticity or evolutionary divergence under different selective regimes has to be further explored. Lizards can adjust their anti-predatory responses according to several factors (Martín & López 2003). The distinct influence of each of the numerous factors involved is hard to define, and this remains a challenging task for future research.

#### ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to the Cypriot authorities in charge, for their perfect corporation and facilitation, which enabled us to complete this study. The study was carried out according to the Cypriot National Law on Animal Rights and Welfare [Law 55(I)/2013 for Animal Use on Scientific Experiments] and under a permit issued by the Ministry of Agriculture, Rural Development and Environment. We thank Dr Anna-Nicola Chapman for her assistance.

#### REFERENCES

- Amo L, Lopez P, Martin J. 2006. Nature-based tourism as a form of predation risks affects body condition and health state of *Podarcis muralis* lizards. *Biol Conserv.* 131:402–409.
- Arnold EN. 1984. Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *J Nat Hist.* 18:127-169.
- Arnold EN. 1988. Caudal autotomy as a defense. In: Gans C, Huey RB, editors. *Biology of the Reptilia*, Vol. 16. New York (NY): Alan R. Liss, inc.; p. 235-273.
- Baier F, Sparrow DJ, Wield HJ. 2009. *The amphibians and reptiles of Cyprus*. Frankfurt am Main (Germany): Chimaira.

- Bateman PW, Fleming PA. 2009. To cut a long tail short: a review of lizard caudal autotomy studies carried out over the last 20 years. *J Zool.* 277:1-14.
- Bateman PW, Fleming PA. 2011. Frequency of tail loss reflects variation in predation levels, predator efficiency, and the behaviour of three populations of brown anoles. *Biol J Linn Soc.* 103:648-656.
- Bateman PW, Fleming PA. 2014. Switching to Plan B: changes in the escape tactics of two grasshopper species (Acrididae: Orthoptera) in response to repeated predatory approaches. *Behav Ecol Sociobiol.* 68:457-465.
- Biaggini, M., Corti, C., Pérez-Mellado V, Kletecki E, Tvrtkovic N. 2010. Escape behaviour of the lacertid lizard *Podarcis melisellensis* (Sauria, Lacertidae) in some small islands of Dalmatia. Preliminary data. In: Pérez-Mellado V, Ramon C, editors. Islands and evolution. *Recerca*, Vol. 19. Menorca (Spain): Institut Menorquí d'Estudis; p. 211-219.
- Blumstein DT, Daniel JC. 2005. The loss of anti-predator behaviour following isolation on islands. *Proc R Soc Lond B.* 272:1663-1668.
- Bonenfant M, Kramer DL. 1996. The influence of distance to burrow on flight initiation distance in the woodchuck, *Marmota monax*. *Behav Ecol.* 7:299-303.
- Brock KM, Bednekoff PA, Pafilis P, Foufopoulos J. 2015. Evolution of antipredator behavior in an island lizard species, *Podarcis erhardii* (Reptilia: Lacertidae): The sum of all fears? *Evolution.* 69:216-231.
- Bulova SJ. 1994. Ecological correlates of population and individual variation in antipredator behavior of two species of desert lizards. *Copeia.* (4):980-992.
- Calsbeek R, Cox RM. 2010. Experimentally assessing the relative importance of predation and competition as agents of selection. *Nature.* 465:613-616.
- Chapple DG, McCoull CJ, Swain R. 2002. Changes in reproductive investment following caudal autotomy in viviparous skinks (*Niveoscincus metallicus*): lipid depletion or energetic diversion? *J. Herpetol.* 36:480-486.
- Chapple DG, Swain R. 2004. Inter-population variation in the cost of autotomy in the metallic skink (*Niveoscincus metallicus*). *J Zool.* 264:411-418.

- Congdon JD, Vitt LJ, King WW. 1974. Geckos: adaptive significance and energetics of tail autotomy. *Science*. 184:1379-1380.
- Cooper WE. 1998. Effects of refuge and conspicuousness on escape behavior by the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*). *Amphibia-Reptilia*. 19:103-108.
- Cooper WE. 2011. Age, sex and escape behaviour in the Striped Plateau Lizard (*Sceloporus virgatus*) and the Mountain Spiny Lizard (*S. jarrovi*), with a review of age and sex effects on escape by lizards. *Behaviour*. 148:1215-1238.
- Cooper WE, Dimopoulos I, Pafilis P. 2015. Sex, age, and population density affect aggressive behaviors in island lizards promoting cannibalism. *Ethology*. 121: 260-269.
- Cooper WE, Hawlena D, Pérez-Mellado V. 2009. Interactive effect of starting distance and approach speed on escape behavior challenges theory. *Behav Ecol*. 20:542-546.
- Cooper WE, Martín J. 2016. Predator-prey distance and latency to flee from an immobile predator: functional relationship and importance. *Curr Zool*. 62:117-122.
- Cooper WE, Pérez-Mellado V. 2012. Historical influence of predation pressure on escape by *Podarcis* lizards in the Balearic Islands. *Biol J Linn Soc*. 107:254-268.
- Cooper WE, Pérez-Mellado V, Hawlena D. 2006. Magnitude of food reward affects escape behavior and acceptable risk in Balearic lizards, *Podarcis lilfordi*. *Behav Ecol*. 17:554-559.
- Cooper WE, Pérez-Mellado V, Vitt LJ. 2004. Ease and effectiveness of costly autotomy vary with predation intensity among lizard populations. *J Zool*. 262:243-255.
- Cooper WE, Pyron RA, Garland T. 2014. Island tameness: living on islands reduces flight initiation distance. *Proc R Soc Lond B*. 281:20133019.
- Cooper WE, Whiting MJ. 2007. Effects of risk on flight initiation distance and escape tactics in two southern African lizard species. *Acta Zool Sin*. 53:446-453.
- Cooper WE, Wilson DS. 2007. Beyond optimal escape theory: microhabitats as well as predation risk affect escape and refuge use by the phrynosomatid lizard *Sceloporus virgatus*. *Behaviour*. 144:1235-1254.
- Cooper WE, Wilson DS, Smith GR. 2009. Sex, reproductive status, and cost of tail autotomy via decreased running speed in lizards. *Ethology*. 115:7-13.

Corti C, Bruschi S, Spano G, Putzu M, Luiselli L, Lo Cascio P, Navone A. 2008. The herpetofauna of the “Area Marina Protetta di Tavolara-Punta Coda Cavallo” and, morphological and preliminary ecological observations on *Podarcis tiliguerta ranzii* of Molarotto Islet, NE Sardinia. In: Corti C, editor. Herpetologia Sardiniae. Latina (Italy): Belvedere–Societas Herpetologica Italica; p. 155-162.

Cromie GL, Chapple DG. 2013. Is partial tail loss the key to a complete understanding of caudal autotomy?. Austral Ecol. 38:452-455.

Daniels CB. 1984. The importance of caudal lipid in the gecko *Phyllodactylus marmoratus*. Herpetologica. 40:337-344.

Daniels CB, Flaherty SP, Simbotwe MP. 1986. Tail size and effectiveness of autotomy in a lizard. J Herpetol. 20:93-96.

Dappen N. 2011. Cold-blooded cannibals. Observations on cannibalistic egg eating and predation on juveniles within *Podarcis pityusensis*. Available from: <http://www.lacerta.de/AS/Artikel.php?Article=113> [Accessed January 2018]

de Barros FC, de Carvalho JE, Abe AS, Kohlsdorf T. 2010. Fight versus flight: the interaction of temperature and body size determines antipredator behaviour in tegu lizards. Anim Behav. 79:83-88.

Dial BE, Fitzpatrick LC. 1981. The energetic costs of tail autotomy to reproduction in the lizard *Coleonyx brevis* (Sauria: Gekkonidae). Oecologia. 51:310-317.

Dial BE, Fitzpatrick LC. 1983. Lizard tail autotomy: function and energetics of postautotomy tail movement in *Scincella lateralis*. Science. 219:391-393.

Dial BE, Fitzpatrick LC. 1984. Predator escape success in tailed versus tailless *Scinella lateralis* (Sauria: Scincidae). Anim Behav. 32:301-302.

Díaz JA, Monasterio C, Salvador A. 2006. Abundance, microhabitat selection and conservation of eyed lizards (*Lacerta lepida*): a radiotelemetric study. J Zool. 268:295-301.

Dill LM, Houtman R. 1989. The influence of distance to refuge on flight initiation distance in the gray squirrel (*Sciurus carolinensis*). Can J Zool. 67:233-235.

- Donihue CM, Brock KM, Foufopoulos J, Herrel A. 2016. Feed or fight: testing the impact of food availability and intraspecific aggression on the functional ecology of an island lizard. *Funct Ecol.* 30:566-575.
- Downes S, Shine R. 2001. Why does tail loss increase a lizard's later vulnerability to snake predators? *Ecology.* 82:1293-1303.
- El-Bakary NER. 2011. Surface morphology of the tongue of the hoopoe (*Upupa epops*). *J Am Sci.* 7:394-399.
- Fournier J, Arlettaz R. 2001. Food provision to nestlings in the Hoopoe *Upupa epops*: implications for the conservation of a small endangered population in the Swiss Alps. *Ibis.* 143:2-10.
- Hare KM, Miller KA. 2010. Frequency of tail loss does not reflect innate predisposition in temperate New Zealand lizards. *Naturwissenschaften.* 97:197-203.
- Hawlana D. 2009. Colorful tails fade when lizards adopt less risky behaviors. *Behav Ecol Sociobiol.* 64:205-213.
- Hawlana D, Bochnik R, Abramsky Z, Bouskila A. 2006. Blue tail and striped body: why do lizards change their infant costume when growing up? *Behav Ecol.* 17:889-896.
- Herczeg G, Torok J, Korsos Z. 2007. Size-dependent heating rates determine the spatial and temporal distribution of small-bodied lizards. *Amphibia-Reptilia.* 28:347-356.
- Hill RA, Dunbar RIM. 1998. An evaluation of the roles of predation rate and predation risk as selective pressures on primate grouping behaviour. *Behaviour.* 135:411-430.
- Hoare DJ, Krause J, Peuhkuri N, Godin JG. 2000. Body size and shoaling in fish. *J Fish Biol.* 57:1351-1366.
- Husack JF, Macedonia JM, Fox SF, Saucedo RC. 2006. Predation cost of conspicuous male coloration in Collared lizards (*Crotaphytus collaris*): An experimental test using clay-covered model lizards. *Ethology.* 112:572-580.
- Itescu Y, Schwarz R, Meiri S, Pafilis P. 2017a. Intraspecific competition, not predation, drives lizard tail loss on islands. *J Anim Ecol.* 86:66-74.
- Itescu Y, Schwarz R, Meiri S, Pafilis P. 2017b. Lizard tail-loss rates on islands are not governed by longer life spans. *Isr J Ecol Evol.* 63:53-56.

- Jennings WB, Thompson GG. 1999. Territorial behavior in the Australian scincid lizard *Ctenotus fallens*. *Herpetologica*. 55:352–361.
- Knell RJ. 2009. Population density and the evolution of male aggression. *J Zool*. 278:83-90.
- Kramer DL, Bonenfant M. 1997. Direction of predator approach and the decision to flee to a refuge. *Anim Behav*. 54:289-295.
- Lagos PA, Herberstein ME. 2017. Are males more scared of predators? Differential change in metabolic rate between males and females under predation risk. *Physiol Behav*. 173:110-115.
- Langridge KV, Broom M, Osorio D. 2007. Selective signalling by cuttlefish to predators. *Curr Biol*. 17:R1044–R1045.
- Li B, Belasen A, Pafilis P, Bednekoff P, Foufloupoulos J. 2014. Effects of feral cats on the evolution of anti-predator behaviours in island reptiles: insights from an ancient introduction. *Proc R Soc Lond B*. 281:20140339.
- Lima SL. 1992. Strong preferences for apparently dangerous habitats? A consequence of differential escape from predators. *Oikos*. 64:597-600.
- Lima SL, Dill LM. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can J Zool*. 68:619-640.
- Losos JB, Schoener TW, Langerhans RB, Spiller DA. 2006. Rapid temporal reversal in predator-driven natural selection. *Science*. 314:1111.
- Losos JB, Schoener TW, Spiller DA. 2004. Predator-induced behaviour shifts and natural selection in field-experimental lizard populations. *Nature*. 432:505-508.
- Lovely KR, Mahler DL, Revell LJ. 2010. The rate and pattern of tail autotomy in five species of Puerto Rican anoles. *Evol Ecol Res*. 12:67-88.
- Lovich RE, Hayes WK, Mushinsky H, Rodda GH. 2012. Transect surveys, including line distance. In: McDiarmid RW, et al., editors. *Reptile biodiversity, standard methods for inventory and monitoring*. Berkeley (CA): University of California Press; p. 227–234.
- Lymberakis P, Valakos ED, Sagonas K, Pafilis P. 2016. The castaway: islet characteristics affect the ecology of the most isolated European lizard. *Acta Herpetol*. 11:161-169.



- Maginnis TL. 2006. The costs of autotomy and regeneration in animals: a review and framework for future research. *Behav Ecol.* 17:857-872.
- Magurran AE. 1999. The causes and consequences of geographic variation in antipredator behavior: perspectives from fish populations. *Geographic variation in behavior: Perspectives on evolutionary mechanisms.* New York (USA): Oxford Univ. Press.
- Martin J, Lopez P. 1995. Influence of habitat structure on the escape tactics of the lizard *Psammotromus algirus*. *Can J Zool.* 73:129-132.
- Martín J, Lopez P. 2002. The effect of Mediterranean dehesa management on lizard distribution and conservation. *Biol Conserv.* 108:213-219.
- Martin J, López P. 2003. Changes in the escape responses of the lizard *Acanthodactylus erythrurus* under persistent predatory attacks. *Copeia.* (2):408-413.
- Martin J, Salvador A. 1993. Tail loss reduces mating success in the Iberian rock-lizard, *Lacerta monticola*. *Behav Ecol Sociobiol.* 32:185-189.
- Maloney RF, McLean IG. 1995. Historical and experimental learned predator recognition in free-living New-Zealand robins. *Anim Behav.* 50:1193-1201.
- McElroy EJ, Bergmann PJ. 2013. Tail autotomy, tail size, and locomotor performance in lizards. *Physiol Biochem Zool.* 86:669-679.
- McKee RC, Adler GH. 2002. Tail autotomy in the Central American spiny rat, *Proechimys semispinosus*. *Stud Neotrop Fauna Environ.* 37:181-185.
- Medel RG, Jiminez JE, Fox SF, Jaksic FM. 1988. Experimental evidence that high-population frequencies of lizard tail autotomy indicates inefficient predation. *Oikos.* 53:321-324.
- Medina FM, Nogales M. 2009. A review on the impacts of feral cats (*Felis silvestris catus*) in the Canary Islands: implications for the conservation of its endangered fauna. *Biodivers Conserv.* 18:829-846.
- Mougeot F, Redpath SM, Leckle F, Hudson PJ. 2003. The effect of aggressiveness on the population dynamics of a territorial bird. *Nature.* 421:737-739.
- Nagy KA. 2000. Energy costs of growth in neonate reptiles. *Herpetol Monogr.* 14:378-387.

- Niewiarowski PH, Congdon JD, Dunham AE, Vitt LJ, Tinkle DW. 1997. Tales of lizard tails: effects of tail autotomy on subsequent survival and growth of free-ranging hatchling *Uta stansburiana*. *Can J Zool.* 75:542-548.
- Pafilis P, Anastasiou I, Sagonas K, Valakos ED. 2013. Grazing by goats on islands affects the populations of an endemic Mediterranean lizard. *J Zool.* 290:255-264.
- Pafilis P, Foufopoulos J, Poulakakis N, Lymberakis P, Valakos ED. 2009a. Tail shedding in island lizards [Lacertidae, Reptilia]: decline of antipredator defenses in relaxed predation environments. *Evolution.* 63:1262-1278.
- Pafilis P, Meiri S, Foufopoulos J, Valakos E. 2009b. Intraspecific competition and high food availability are associated with insular gigantism in a lizard. *Naturwissenschaften.* 96:1107-1113.
- Pafilis P, Pérez-Mellado V, Valakos E. 2008. Postautotomy tail activity in the Balearic lizard, *Podarcis lilfordi*. *Naturwissenschaften.* 95:217-221.
- Pafilis P, Sagonas K, Kapsalas G, Foufopoulos J, Valakos ED. 2017. Sex does not affect tail autotomy in lacertid lizards. *Acta Herpetol.* 12:19-27.
- Pafilis P, Valakos ED. 2008. Loss of caudal autotomy during ontogeny of Balkan Green Lizard, *Lacerta trilineata*. *J Nat Hist.* 42:409-419.
- Pafilis P, Valakos ED, Foufopoulos J. 2005. Comparative postautotomy tail activity in six Mediterranean lacertid lizard species. *Physiol Biochem Zool.* 78:828-838.
- Pérez-Cembranos A, Pérez-Mellado V, Cooper WE. 2013. Predation risk and opportunity cost of fleeing while foraging on plants influence escape decisions of an insular lizard. *Ethology.* 119:522-530.
- Pérez-Mellado V, Corti C, Lo Cascio P. 1997. Tail autotomy and extinction in Mediterranean lizards. A preliminary study of continental and insular populations. *J Zool.* 243:533-541.
- Pianka ER. 1970. Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology.* 51:703-720.

- Raia P, Guarino FM, Turano M, Polese G, Rippa D, Carotenuto, F, Monti DM, Cardi M, Fulgione D. 2010. The blue lizard spandrel and the island syndrome. *BMC Evol Biol.* 10:289.
- Rodríguez-Prieto I, Martín J, Fernández-Juricic E. 2010. Habituation to low-risk predators improves body condition in lizards. *Behav Ecol Sociobiol.* 64:1937-1945.
- Rundus AS, Owings DH, Joshi SS, Chinn E, Giannini N. 2007. Ground squirrels use an infrared signal to deter rattlesnake predation. *Proc Nat Acad Sci USA.* 104:14372–14376.
- Salvador A, Martín J, López P. 1995. Tail loss reduces home range size and access to females in male lizards, *Psammmodromus algirus*. *Behav Ecol.* 6:382-387.
- Samia DS, Blumstein DT, Stankowich T, Cooper WE. 2015. Fifty years of chasing lizards: new insights advance optimal escape theory. *Biol Rev Camb Philos Sci.* 91:349-366.
- Savvides P, Stavrou M, Pafilis P, Sfenthourakis S. 2017. Tail autotomy affects bipedalism but not sprint performance in a cursorial Mediterranean lizard. *Naturwissenschaften.* 104:3.
- Schoener TW. 1979. Inferring the properties of predation and other injury producing agents from injury frequencies. *Ecology.* 60:1110–1115.
- Shepard DB. 2007. Habitat but not body shape affects predator attack frequency on lizard models in the Brazilian Cerrado. *Herpetologica.* 63:193-202.
- Smith DL. 1990. Patterns of limb loss in the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, and the effects of autotomy on growth. *Bull Mar Sci.* 46:23-36.
- Stankowich T, Blumstein DT. 2005. Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proc R Soc Lond B.* 272:2627-2634.
- Tamar K, Carranza S, Sindaco R, Moravec J, Meiri S. 2014. Systematics and phylogeography of *Acanthodactylus schreiberi* and its relationships with *Acanthodactylus boskianus* (Reptilia: Squamata: Lacertidae). *Zool J Linn Soc.* 172:720-739.
- Taraborelli P, Corbalan V, Giannoni S. 2003. Locomotion and escape modes in rodents of the Monte Desert (Argentina). *Ethology.* 109:475-485.
- Turner FB, Medica PA, Jennrich RI, Maza BG. 1982. Frequencies of broken tails among *Uta stansburiana* in southern Nevada and a test of the predation hypothesis. *Copeia.* (4):835-840.

- Van Damme R, Bauwens D, Verheyen RF. 1986. Selected body temperatures in the lizard *Lacerta vivipara*: variation within and between populations. *J Therm Biol.* 11:219-222.
- Ventura SP, Passos DC, Machado LL, Horta G, Galdino CA. 2016. Escape tactics by a neotropical montane lizard: a comparison of flight responses against natural and nonnatural predators. *Acta Ethol.* 20:9-15.
- Vervust B, Grbac I, Van Damme R. 2007. Differences in morphology, performance and behaviour between recently diverged populations of *Podarcis sicula* mirror differences in predation pressure. *Oikos.* 116:1343-1352.
- Vitt LJ, Congdon JD, Dickson NA. 1977. Adaptive strategies and energetics of tail autonomy in lizards. *Ecology.* 58:326-337.
- Watson CM, Roelke CE, Pasichnyk PN, Cox CL. 2012. The fitness consequences of the autotomous blue tail in lizards: an empirical test of predator response using clay models. *Zoology.* 115:339-344.
- Whiting MJ, Godwin J, Coldren MK. 1991. *Cnemidophorus sexlineatus* (six-lined racerunner) and *Cophosaurus texanus* (Texas earless lizard). Spider predation. *Herpetol Rev.* 22:58.
- Wilson BS. 1991. Latitudinal variation in activity season mortality rates of the lizard *Uta stansburiana*. *Ecol Monogr.* 61:393-414.
- Ydenberg RC, Dill LM. 1986. The economics of fleeing from predators. *Adv Study Behav.* 16:229-249.

Fig. 1. The three sampling habitats (a: Geri, b: Agros, c: Akrotiri).



Fig. 2. Field autotomy rates for adults and juveniles.

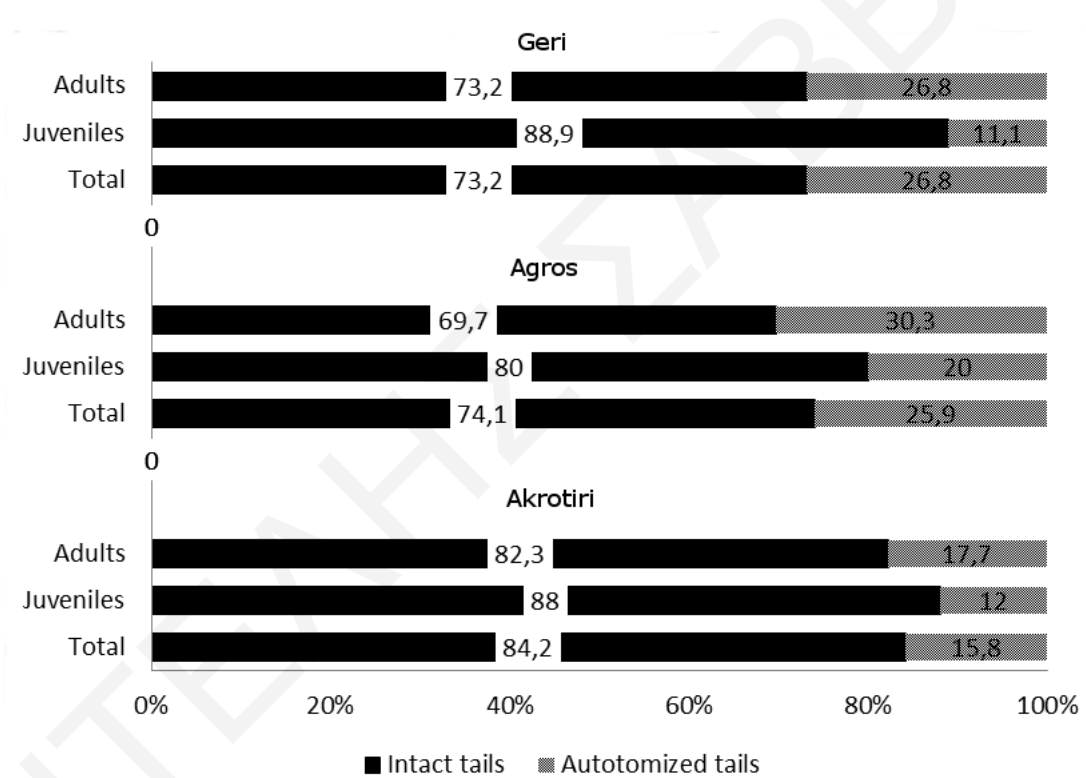
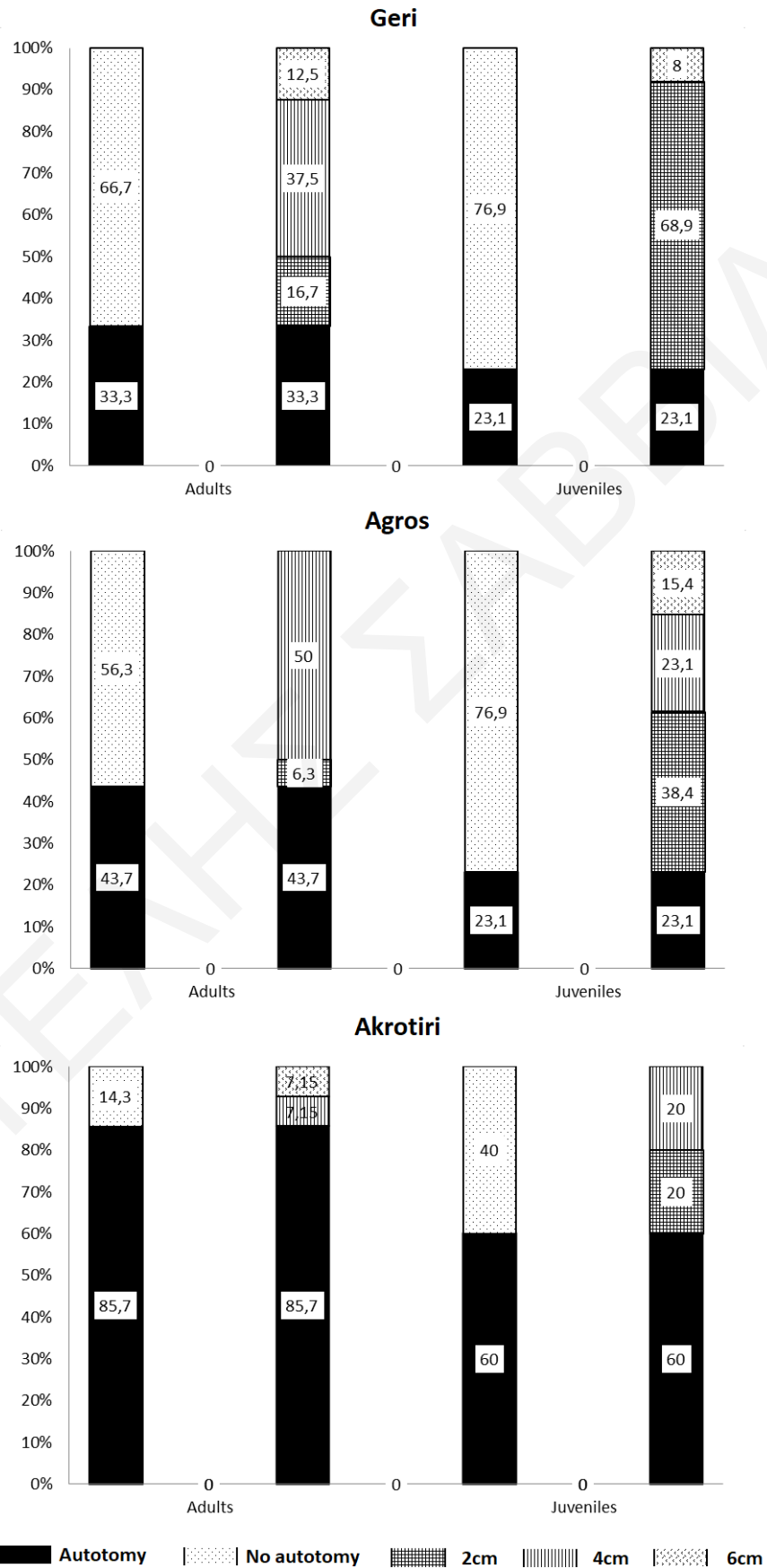


Fig. 3. Left bar: laboratory autotomy rates for adults and juveniles; Right bar: economy of autotomy. Table 1.



Comparative data for the three focal populations. Predator categories (species codes at the end of the table), total predation (summation of all predators), population density (individuals per hectare), flying initiation distance and escape distance with and without refuge (in meters, mean  $\pm$  SD; sample size), laboratory autotomy rates (LARs, percentage; sample size), field autotomy rates (FARs, percentage; sample size) and duration of post-autotomy movement (in sec, meamean  $\pm$  SD; sample size)

	Geri	Agros	Akrotiri
Predators	Snakes: 1, 3, 4, 5 Birds: 1, 2, 5 Mammals: 1, 2, 3	Snakes: 1, 2, 3, 4, 5 Birds: 3, 4 Mammals: 2, 3	Snakes: 1, 4, 5 Birds: 1, 2, 5 Mammals: –
Total predation	10	9	6
Population density	2108	1243	845
FID without refuge	3 $\pm$ 0.52; 16	3.39 $\pm$ 0.71; 9	3.16 $\pm$ 0.67; 10
ED without refuge	2.53 $\pm$ 0.95; 16	3.14 $\pm$ 1.84; 9	3.63 $\pm$ 2.1; 10
FID with refuge	2.4 $\pm$ 0.61; 21	2.9 $\pm$ 0.79; 13	2.99 $\pm$ 0.75; 27
ED with refuge	1.66 $\pm$ 0.88; 21	1.51 $\pm$ 0.54; 13	3.46 $\pm$ 1.96; 27
LAR	70.27; 37	65.51; 29	29.1; 24
FAR	15.8; 76	25.9; 58	22; 59
Duration	193.5 $\pm$ 81.17; 26	212.3 $\pm$ 127.8; 19	187.7 $\pm$ 111.8; 7

Snakes: (1) *Dolichophis jugularis*; (2) *Hierophis cypriensis*; (3) *Malpolon insignitus*; (4) *Hemorrhois nummifer*; (5) *Macrovipera lebetina*. Birds: (1) *Falco naumanni*; (2) *F. tinnunculus*; (3) *Upupa epops*; (4) *Corvus corax*; (5) *C. corone*. Mammals: (1) *Felis catus*; (2) *Rattus rattus*; (3) *Vulpes vulpes*.

Table 2.

Comparison of frequencies of autotomy performance for adults and juveniles between populations. Significant results are given in bold.

Adults				
	LAR		Autotomy economy	
	$\chi^2$	<i>P</i>	$\chi^2$	<i>P</i>
Geri-Agros	0.444	0.505	3.464	0.325
Geri-Akrotiri	<b>7.238</b>	<b>0.002</b>	<b>7.566</b>	<b>0.016</b>
Agros-Akrotiri	<b>3.772</b>	<b>0.017</b>	<b>7.232</b>	<b>0.034</b>
Juveniles				
	LAR		Autotomy economy	
	$\chi^2$	<i>P</i>	$\chi^2$	<i>P</i>
Geri-Agros	0	1	4.476	0.214
Geri-Akrotiri	3.235	0.072	<b>8.203</b>	<b>0.042</b>
Agros-Akrotiri	3.235	0.072	4.165	0.244



Table S1.

Comparison (one-way ANOVA) of FID and ED values among populations.

FID					ED				
F	P	Post hoc (LSD)			F	P	Post hoc (LSD)		
		P-value					P-value		
		Agros	Akrotiri			Agros	Akrotiri		
3.683	0.029	Geri	0.025	0.023	11.499	< 0.001	Geri	0.799	< 0.001
		Akrotiri					Akrotiri		
		Agros	0.789				Agros	0.002	

Table S2.

Comparison (one-way ANOVA) of FID and ED among populations for individuals that used a refuge.

FID			ED		
F	<i>P</i>	Post hoc (LSD) <i>P</i> -value	F	<i>P</i>	Post hoc (LSD) <i>P</i> -value
4.727	0.013	Agros Akrotiri	16.930	< 0.001	Agros Akrotiri
		Geri 0.108 0.012			Geri 0.980 < 0.001
		Akrotiri			Akrotiri
		Agros 0.908			Agros <0.001

# **Intraspecific variation on sprint performance and substrate use among populations of the spiny footed lizard (*Acanthodactylus schreiberi* Boulenger, 1878)**

Savvides Pantelis<sup>\*1</sup>, Georgiou Eleni<sup>1</sup>, Pafilis Panayiotis<sup>2</sup>, Sfenthourakis Spyros<sup>1</sup>

1. Department of Biological Sciences, University of Cyprus, Nicosia, Cyprus

2. Section of Zoology and Marine Biology, Department of Biology, National and Kapodistrian University of Athens, Athens, Greece

\*savvides.pantelis@ucy.ac.cy

Keywords: ecophysiology, morphology, locomotion, bipedalism, fringes, Cyprus

## **Abstract**

Sprint performance is of great interest on the overall fitness among species, because of the various implications (survivability, foraging, competition etc.) related to their ecology. Different substrate types are known to affect lizards' morphology and physiology, through selection processes, and as a consequence their sprint strategies and performance levels. The appropriate use of different substrate types, as the result of adapted ecomorphs and/or locomotion strategies, can result to increased fitness levels.

In this study we tested three hypotheses, using three different populations of *Acanthodactylus schreiberi*, in relation to their sprint performance (maximum speed and acceleration). To achieve that we used video recordings from a race track, with custom substrate platforms resembling the substrate types found in their home-habitats. First, we expected individuals from each population, to perform at their highest levels on the substrates from their home-habitats. Second, because of the different substrate characteristics we expected different substrate use (based on morphological characters' effects while running) from each population. Third, we expected higher bipedal running from individuals coming from habitats with more complex substrate types, because of the advantage point it gives over the restricted view from obstacles, while running.

None of the populations performed at higher levels on their home substrate types but we were able to detect different substrate uses, related to each population's home-substrate

requirements. Females, from all populations, seemed to be the most consistent performers in relation to their home-substrate use requirements.

Toe fringes appeared to act as a traction enhancing tool but bipedal running was a common trait, among all populations, which appears to be an indirect mechanistic result, capable to increase sprint performance, on any substrate type.

Even though we studied genetically open populations, we detect many differences on their sprint performance and its relative components. Our study indicates how strong the substrate can affect morphology, physiology and behavior, even among conspecific populations. Given the strong selection on sprint performance and relative components, further study is needed to determine whether those differences are permanent or plastic.

## Introduction

Sprint performance is of cardinal importance for animals as it applies in most daily activities such as foraging, antipredator defense and inter- and intraspecific competitive behaviors (Losos & Irschick, 1996; Husak, Fox, Lovern, & Van Den Bussche 2006; McElroy, Hickey, & Reilly 2008). Speed and acceleration, the main components of sprint performance, can be crucial for the overall fitness of individuals (Jayne & Bennett, 1990; Robson & Miles, 2000; Miles, 2004). Although each species' particular morphology and physiology affect sprint performance, the substrate type (e.g. rock, sand, tree branches etc.) and its efficient use are also significant in locomotion (Tulli, Abdala, & Cruz 2012; Vanhooydonck et al., 2015). The varying efficiency in using different types of substrate, expressed as sprint performance, may be due to morphological and/or functional adjustments that can result either from plasticity or from evolutionary modifications (Vanhooydonck, Herrel, Van Damme, & Irschick 2006; Korff & McHenry, 2011; Vanhooydonck et al., 2015).

In lizards, limb morphology largely affects motion. Species with higher sprint performance have longer hind limbs compared to other species (Pianka, 1969; Bonine & Garland, 1999; Stiller & McBrayer, 2013; Sathe & Husak, 2015), due to the effects induced by habitat requirements and consequent selection processes (Miles, 2004; Vanhooydonck et al., 2015). In addition, the beneficial use of hind limbs as the main propulsive power in few lizard species (Russell & Bels, 2001) seems to have led to the displacement of the center of mass, allowing bipedalism (Snyder, 1954; Clemente, 2014). On the contrary, arboreal species tend to have short limbs and narrow body shapes in order to keep their center of mass close to the surface, facilitating movement on branches (Losos & Irschick, 1996). Furthermore, ground-dwelling lizards that inhabit densely vegetated areas have small limbs with narrow and elongated trunks that enhance maneuverability (Vanhooydonck, Van Damme, & Aerts 2000; Herrel, Meyers, & Vanhooydonck 2002).

The type of substrate leads to various lizard ecomorphs in response to material and complexity (Losos & Sinervo, 1989; Herrel et al., 2002; Losos, 2011; Vanhooydonck et al., 2015). Species inhabiting open habitats with substrates free from obstacles, are known to have relatively smaller fore limbs than species living in complex substrates where movement on substrate is restricted by rocks and branches (Vanhooydonck, Van Damme, & Aerts 2001; Herrel et al., 2002). Most species inhabiting open flat areas, rely mostly on their hind limbs,

while long fore limbs can interfere with hind limbs and block their smooth movement when running. In contrast, longer fore limbs can be beneficial in complex substrates as they facilitate direction change and obstacle evasion while running (Hildebrand, 1985; Losos, 1990; Herrel *et al.*, 2002).

Several studies suggested that lizards choose habitats with substrates where they can perform close to their optimal locomotion capacity, increasing fitness levels (Williams, 1972; Irschick & Losos, 1999; Pianka, 2017). A morphological feature that often bears beneficial effects on certain substrate types is the structure of the toe pad. The adhesive ability of many Gekkonidae species depends on toe pad microarchitecture (setae) that allows them to run easily on smooth and vertical surfaces such as walls or even glass (Autumn *et al.*, 2002; 2005). Some taxa bear fringes on their toes (e.g. genera *Acanthodactylus* and *Basiliscus*) enabling them to run fast on non-solid substrates (e.g. sand or water) without 'sinking' as fringes increase the toe surface that comes into contact with the substrate while running (Salvador, 1982; Luke, 1985; Carothers, 1986). Nevertheless, the role of fringes as an exclusive specialization to non-solid surfaces has been questioned since recent findings suggest a beneficial use also on solid surfaces, where fringes act as a traction enhancing tool (Irschick & Jayne, 1999; Korff & McHenry, 2011; Savvides, Stavrou, Pafilis, & Sfenthourakis 2017).

In this study we aimed to evaluate the impact of substrate type on sprint performance (maximum speed and maximum instant acceleration) in a Mediterranean lacertid lizard (*Acanthodactylus schreiberi*). We worked with three populations that reside in different substrate types (soil, rocky soil and sand). The three populations are not geographically isolated and thus we expected similar morphological limb-related features but, presumably, different uses of fore and hind limbs while running in response to the different substrate types. We formulated three hypotheses. First, we predicted that individuals from each population would perform better on substrates resembling their home-habitats. Second, we expected that substrate use (in respect to the effects of the involved morphological characters while running) would differ among populations, reflecting the adaptations required on each substrate type of their home-habitats; so that substrate use by each population remains the same regardless of substrate type. Third, we anticipated that individuals from habitats with complex substrates would perform bipedalism at higher levels, as the latter improves sprint performance and view of surrounding field (Kohlsdorf & Biewener, 2006; Tucker & McBrayer, 2012; Savvides *et*

al., 2017). Finally, we posed a question regarding the role of toe fringes in sprint performance: do they serve the same way in all substrates or are they beneficial only in sandy substrate?

## Materials and methods

### Study species and habitats

Schreiber's spiny footed lizard is a medium sized lizard (snout-vent length, 73-93 mm for males and 55-76 mm for females), inhabiting various habitats all over Cyprus. Even though it is considered being mostly a sand-dwelling lizard, it can be found from coastal sand dunes to mountain pine forests (over 1,300 m a.s.l.) (Baier, Sparrow, & Wield 2009; pers. observ.). The species is a skillful and swift runner (Savvides et al., 2017).

We captured individuals from three populations that vary considerably in substrate and vegetation type. The habitat in Geri (35°05'50"N, 33°26'21"E, elevation 183 m a.s.l.) consists of dense shrubs (*Lycium ferocissimum*; *Sarcopoterium spinosum*; *Thymbra capitata*) and mostly solid soil with very sparse occurrence of rocks and graded soil (hereafter referred to as 'soil'). In Agros (34°56'27"N, 33°00'14"E, elevation 1,348 m a.s.l.) the habitat is a pine forest (*Pinus brutia*) with dense shrubs and mostly rocky rough soil substrate (hereafter referred to as 'rock'). Akrotiri (34°56'27"N, 33°00'14"E, elevation 1 m a.s.l.) is a coastal dune habitat with sparse shrubs (phrygana) and the substrate is fine-grained sand (hereafter referred to as 'sand'). Substrate complexity was defined by the presence or not of obstacles on the substrate, so that sand dunes are almost free of obstacles, soil is richer than sand dunes (mostly due to the sparse occurrence of stones), while rock substrate is the most complex since rocks, but also logs and fallen branches are very common throughout the area.

We captured a total of 67 adults of both sexes (excluding gravid females) (Geri N = 22, Agros N = 22, Akrotiri N = 23). Lizards were housed in individual terraria (30 x 30 x 30 cm<sup>3</sup>) in the laboratory under constant temperature (26°C) and a controlled photoperiod (12-h light and 12-h dark), and were provided with mealworms (*Tenebrio molitor* larvae) and fresh water every day. All lizards were released at their sampling sites after the completion of the experiments.

Based on the substrate type of each habitat, we constructed three removable substrate platforms (soil for Geri, rock for Agros and sand for Akrotiri) that were used on a custom

made wooden racetrack (240 x 12 cm<sup>2</sup>), bearing 10 cm increments on its back and clear acrylic glass on its front in order to allow video recording of each trial (Fig. 1). In order to compare sprint performance (maximum speed and maximum instant acceleration) between sexes and among populations on all types of substrates, we applied the methodology used by Vanhooydonck et al. (2015) and Savvides et al. (2017) (see below).

#### Morphological measurements

Snout-vent length (SVL), fore and hind limbs length (FLL, HLL respectively), fore and hind toe length (FT, HT respectively) and tail length (Tail) were recorded with a digital caliper (Silverline 380244, accurate to 0.01 mm), before running trials. Also, the length of the largest right hind toe, the total number of fringes on it and the vertical length of the three largest fringes from base to tip were measured under the stereoscope, in order to test for a correlation between toe length and fringe microarchitecture (N = 60, 10 males and 10 females from each population).

#### Sprint performance

All individuals were let to thermoregulate for an hour in a specifically designed terrarium (Van Damme, Bauwens, & Verheyen 1986) before each trial, so as to perform at their highest levels (Irschick & Losos, 1998). After the thermoregulation period, we recorded their body temperature with a cloacal thermometer (T-4000, Miller & Weber, Inc., Queens, NY, accurate to 0.1 °C) and individuals were placed in the racetrack. We triggered motion with a brush on the lizard's tail base. Each individual performed five trials on each substrate type every other day (in total, 15 trials per individual), and was recorded with a video camera (Olympus SH-60) at a rate of 240 frames per second. Sprint performance was then estimated from the video recordings (Martin & Avery, 1998; Kaliontzopoulou, Adams, Van der Meijden, Perera, & Carretero 2012; Vanhooydonck et al., 2015; Savvides et al. 2017).

Maximum speed was calculated on the basis of the number of frames needed to cover a distance of 20 cm against the known time interval (Savvides et al., 2017). Maximum instant acceleration was calculated using a VBA application on Office Excel (Van Wassenbergh, 2007) based on displacement per frame. We only used trials during which lizards ran continuously for at least 50 cm.



## Substrate use

The effects of each morphological character on sprint performance were identified using the multimodel inference approach introduced by Burnham and Anderson (2003), as described in Mammides, Kounnamas, Goodale, and Kadis (2016) and Savvides et al. (2017). Using Pearson product moment correlation coefficient we found that the length of the largest hind toe correlated strongly with the length of the three longest fringes in all three populations (Table 1), so we used this measurement as a proxy of fringe size to detect possible fringe effects on sprint performance.

## Statistical analyses

We compared the preferred body temperatures for males and females from each population separately, before their 'best' trials on each substrate using paired t-test and among populations with one-way MANOVA.

In order to remove any influence of body size on morphological characteristics, we used the following formula (Lleonart, Salat, & Torres 2000).

$$Y_i^* = Y_i \left( \frac{X_m}{X_i} \right)^b$$

where  $Y_i$  is the value of each morphological character,  $X_m$  is the average SVL for each sex,  $X_i$  is the SVL of each individual, and  $b$  is the slope of the regression of each morphological character against SVL.

All data were log-transformed. Paired t-test was used to compare the performance of each individual on the three substrate types. One-way MANOVA was used to search for differences among populations in relation to their morphological characteristics and sprint performance on all substrate types.

The frequency of bipedal running was compared among groups and populations using a chi-squared test. All statistical analyses were carried out in SPSS version 20 (IBM Corp, 2011) and RStudio version 0.99.467 (R Core Team, 2015).

## Results

Body temperature did not differ between males and females in all trials. No significant differences in body temperature were found among populations.

Morphological characters showed significant differences between sexes in each population (Table 2), so we compared the characters among populations separately for males and females (Table 3).

Individuals from Geri (males or females) had no significant differences in sprint performance among the three substrates (soil, rock, sand) (Table 4). Males from Agros performed at significantly higher maximum speed levels on soil than on sand (paired t test:  $t_{(10)}=2.348$ ,  $p=0.041$ ), and accelerated faster on soil than on the other two substrates (paired t test: soil vs rock,  $t_{(10)}=2.719$ ,  $p=0.022$ ; soil vs sand,  $t_{(10)}=2.249$ ,  $p=0.048$ ) (Table 4). Females from Agros performed at the same levels on all three substrate types. Males from Akrotiri performed at significantly higher maximum speed on rock than on sand (paired t test:  $t_{(9)}=2.351$ ,  $p=0.043$ ), and accelerated significantly faster on rock than on soil (paired t test:  $t_{(9)}=-2.333$ ,  $p=0.045$ ) (Table 4). Females from Akrotiri showed no significant differences on their sprint performance on any of the three substrate types.

The comparison among the three populations yielded a clear deviation in sprint performance of Agros males (Table 4). More specifically, maximum speed on soil (MANOVA:  $F_{(2,30)}=8.278$ ,  $p=0.001$ ; post hoc Tukey HSD: Geri-Agros,  $p=0.012$ ; Agros-Akrotiri,  $p=0.002$ ) and maximum instant acceleration on soil (MANOVA:  $F_{(2,30)}=10.116$ ,  $p<0.001$ ; post hoc Tukey HSD: Geri-Agros,  $p=0.001$ ; Agros-Akrotiri,  $p=0.002$ ), were significantly higher for males from Agros.

Different morphological characters were found to affect sprint performance in each population (Table 5, Fig 2A, 2B & 2C), indicating different substrate use, presumably related to their home-substrate requirements. The frequency of bipedalism was similar (chi-squared test), in both sexes and substrate types, so we pooled data for subsequent comparisons among populations. No significant differences were found on bipedalism frequencies among populations on any substrate type. The majority of individuals from all populations used bipedal running at higher frequencies during their best performance (chi-squared test:  $N=189$ ; bipedal percentage=68.9%, quadrupedal percentage=31.1%;  $\chi^2=189.000$ ,  $p<0.001$ ).

## **Discussion**

Locomotion patterns may change according to endogenous or extraneous factors (Vanhooydonck et al., 2000; Van Damme & Vanhooydonck, 2001; Vanhooydonck & Van Damme, 2003). In our study we found many differences in locomotion among conspecific populations that highlighted the effects of substrate type. Variations in locomotion were also evident between sexes, possibly reflecting sexual differences in morphology and substrate use.

Contrary to what we expected regarding morphological features, one population (Akrotiri) clearly deviated from the other two. Akrotiri individuals appeared to have smaller SVL and fore limbs-related features than the other two populations, but no significant differences were found among populations in features related to hind limbs (Tables 2, 3). Geri and Agros individuals had similar morphology (Table 3). These findings are in accordance with previous studies reporting that lizards inhabiting open, obstacle free, habitats (like Akrotiri) tend to have smaller fore limbs than species found in habitats with more complex substrates (like Geri and Agros). This can be attributed to a reduced role of fore limbs in the absence of obstacles and to the potentially negative interference of fore with hind limbs while running (Vanhooydonck et al., 2001; Herrel et al., 2002). This highlights the impact of substrate on locomotion functions and morphology, as suggested by several authors (Rewcastle, 1983; Lauder & Reilly, 1991; Vanhooydonck, Andronescu, Herrel, & Irschick 2005; Tulli, Abdala, & Cruz 2012).

Our findings refuted the first hypothesis: lizards did not perform at higher level on the substrates resembling their home-habitat (Tables 3, 4). Geri individuals appeared to be the most generalist performers, probably due to the mediocre complexity of their habitat's substrate, which bears characteristics of both other habitats (sandy and rocky areas on the substrate). There are other examples in literature where, in the presence of multiple substrate types in a single habitat, selection results in favor of generic characteristics or/and substrate use, that could be used beneficially on various substrate types (Sathe & Husak, 2015). In Geri, those common substrate characteristics seemed to allow lizards to preserve more generalist features that are useful in all substrates.

Males from Agros performed at higher levels on soil, something that can be explained by the fact that the relatively hard soil substrate resembles their home-substrate (high traction) but without the obstacles (rocks) encountered therein. Therefore, they can exploit their sprint capacity to the highest degree (reduced fore limbs use, higher hind limbs use, bipedalism). When compared to the other two male populations (Geri and Akrotiri), they appeared to possess the most efficient sprint mechanism, especially on soil substrate (Table 4). Several authors have suggested that, when comparing lizards from habitats with obstacles versus open areas, those from the latter are often better sprinters. This has been attributed to an increased need for high speeds in open habitats as the result of sparse shelter availability (Kohlsdorf et al., 2004; Goodman, Miles, & Schwarzkopf 2008; Petriek, Walker, & Novaro 2009; Tulli et al., 2012). Nevertheless, our findings suggest on the contrary that individuals living on the habitat with the most obstacles (Agros), are faster and accelerate at higher levels compared to the other two populations. One possible explanation for their superior performance, regarding maximum instant acceleration, can be the higher substrate complexity in Agros that leads to a higher shelter availability, selecting thus for fast accelerating individuals. When many shelters are available, an individual does not need to outrun the predator in order to escape, but just accelerate fast enough to the closest shelter (Huey & Hertz, 1982; 1984). According to Vanhooydonck et al. (2005, 2006) and Higham, Korchari, and McBrayer (2011), higher acceleration can result to higher speed levels. This positive relation, together with the selection pressure on acceleration performance, can explain the higher maximum speed levels of Agros individuals compared to those from Geri and Akrotiri.

Males from Akrotiri had higher sprint performance on rock than on sand and soil. The significant higher speed on rock than on sand (their home-substrate) could be attributed to the better traction they should be able to acquire while running on the stiffest substrate (Lejeune, Willems, & Heglund 1998; Claussen, Lim, Kurz, & Wren 2002). The observed variability regarding performance levels among populations on different substrate types, dictates their unpredicted substrate suitability, possibly driven by differential body mechanics and substrate use, as the result of their distinct home-habitat requirements

In partial agreement with our second hypothesis we found that different morphological features predicted sprint performance among the populations, but we also detected differences on substrate use between sexes from the same populations (Table 5 and Fig. 2A, 2B & 2C).

Many features related to body size and fore and hind limbs had negative effects on their home-substrate (soil) in males from Geri, but these effects were weaker on rock, while on sand SVL exhibited positive effects on sprint performance. In contrast, females from Geri appeared to use efficiently both their fore and hind limbs on rock, as proposed by previous studies describing locomotion strategies on complex substrates (Losos, 1990; Herrel et al., 2002). As mentioned above, the general habitat features in Geri allow individuals from that population to perform at similar levels due to their relatively familiar substrates of all three habitat types (Sathe & Husak, 2015). The beneficial effects of SVL on sand for both males and females from Geri agree with previous findings (Melville & Swain, 2000; Attum, Eason, & Cobbs 2007), showing that large body size can be beneficial on open sandy habitats.

Both males and females from Agros confirmed suggestions of previous studies about the strategies followed in habitats (such as 'rock') where many obstacles are present in the field (Table 5 and Fig. 2B). Dense vegetation, leading to the occurrence of various plant materials (logs, branches etc.) mixed with rocks become actual obstacles during running, thus increasing substrate complexity (Irschick & Losos, 1999; Kohlsdorf & Biewener, 2006). As previously mentioned, species living in such habitats tend to use their fore limbs extensively in order to change direction and avoid obstacles while running (Hildebrand, 1985; Losos, 1990; Herrel et al., 2002).

Individuals from Akrotiri used efficiently their fore limbs on soil substrate but their use on sand substrate had negative effects. This is probably due to the interference of fore limbs with the free movement of hind limbs during running (Herrel et al., 2002) (Table 5 and Fig. 2C). The findings that individuals from Akrotiri have proportionally smaller fore limbs than those from the other two populations, further enhance this view. The effective use of hind limbs on soil by males, and soil and sand by females, is in agreement with previous findings related to substrate use by species inhabiting open areas (Vanhooydonck et al., 2001; Herrel et al., 2002).

Overall, females' substrate use was more accurate to their home-habitat requirements. In Agros and Akrotiri, female locomotion mechanism was in accordance to predictions by previous studies regarding the highest efficiency in the respective substrate type. Gravid female lizards are known to have difficulties during locomotion because of the extra clutch weight they have to carry (Sinervo, Hedges, & Adolph 1991; Olsson, Shine, & Bak-Olsson

2000; Husak, 2006), thus increasing the difficulty in capturing prey and exposure to predators (Bauwens & Thoen, 1981; Husak, 2006). The concordance of substrate use strategies used by all female populations can possibly be explained by the higher selection pressures induced from the impacts of locomotion limitations during pregnancy (Olsson et al. 2000; Vanhooydonck et al., 2015), thus demanding an increased performance resulting from the more accurate use of each substrate.

As far as our hypothesis on fringes' effects is concerned, toe length (a good proxy for fringe microarchitecture, Table 1) seems to have beneficial effects on sprint performance among populations on all substrates (Table 5 and Fig. 2). In accordance with previous preliminary findings (Savvides et al., 2017), we can safely assume that the use of fringes can increase grip, thus traction, while running also on solid stiff substrates, similarly to track-athletes' shoes, even though fringes might have evolved originally as an adaptation to sandy substrates (Carothers, 1986).

All populations were able to perform bipedalism at similar frequencies on all three substrates. We did not detect differences related to bipedal ability in any of the nine scenarios tested (all combinations of three populations on three substrates). It seems that bipedalism does not offer any advantage pertaining to specific habitat characteristics, as we assumed in our third hypothesis. Previous studies suggested that the ability for bipedal running is not a voluntary action but just the mechanical result of surpassing an acceleration threshold (Irschick & Jayne, 1998; Aerts, Van Damme, D'Août, & Vanhooydonck 2003). Our findings suggest that this might be the case also for *A. schreiberi*. Nevertheless, since bipedal running was present in almost 70% of the best sprint performance trials of all individuals, and in agreement with Clemente, Withers, Thompson, and Lloyd (2008), we might assume that bipedalism might have arisen as a side-product but due to its beneficial effects on performance, it might have become under direct selection.

This study sheds light on various aspects of lizards' locomotion, focusing on the importance of substrate for overall sprint performance. We were able to detect apparent differences on the performance and substrate use, among conspecific populations, resulting from functional adjustments as well as substrate-related morphological differences. The observed morphological and substrate use heterogeneity, is most probably a result of environmentally induced plasticity, since none of the three populations is considered to be isolated from others.

Nevertheless, given the importance of sprint performance for survival and fitness, we expect the relevant characters to be under strong selection.

### **Acknowledgments**

We would like to thank the Cypriot authorities for their corporation in order to complete this study. The study was carried out according to the Cypriot National Law on Animal Rights and Welfare (Law 55(I)/2013 for Animal Use on Scientific Experiments) and under a permit issued by the Ministry of Agriculture, Rural Development and Environment.

### **References**

Aerts, P., Van Damme, R., D'Août, K., & Vanhooydonck, B. (2003). Bipedalism in lizards: whole-body modelling reveals a possible spandrel. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 358(1437), 1525-1533.

Attum, O., Eason, P., & Cobbs, G. (2007). Morphology, niche segregation, and escape tactics in a sand dune lizard community. *Journal of Arid Environments*, 68(4), 564-573.

Autumn, K., Buehler, M., Cutkosky, M., Fearing, R. S., Full, R. J., Goldman, D. I., ... & Saunders, A. (2005). Robotics in scansorial environments. Georgia Institute of Technology.

Autumn, K., Sitti, M., Liang, Y. A., Peattie, A. M., Hansen, W. R., Sponberg, S., ... & Full, R. J. (2002). Evidence for van der Waals adhesion in gecko setae. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(19), 12252-12256.

Baier F, Sparrow DJ, Wield HJ (2009) The amphibians and reptiles of Cyprus. Frankfurt: Andreas S Brahm.

Bauwens, D., & Thoen, C. (1981). Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*. *The Journal of Animal Ecology*, 50(3), 733-743.

Bonine, K. E., & Garland Jr. T. (1999). Sprint performance of phrynosomatid lizards, measured on a high-speed treadmill, correlates with hindlimb length. *Journal of Zoology*, 248(2), 255-265.

Burnham K. P., & Anderson D. R. (2003) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. New York: Springer-Verlag.

Carothers, J. H. (1986). An experimental confirmation of morphological adaptation: toe fringes in the sand-dwelling lizard *Uma scoparia*. *Evolution*, 40(4), 871-874.

Claussen, D. L., Lim, R., Kurz, M., & Wren, K. (2002). Effects of slope, substrate, and temperature on the locomotion of the ornate box turtle, *Terrapene ornata*. *Copeia*, 2002(2), 411-418.

Clemente, C. J. (2014). The evolution of bipedal running in lizards suggests a consequential origin may be exploited in later lineages. *Evolution*, 68(8), 2171-2183.

Clemente, C. J., Withers, P. C., Thompson, G., & Lloyd, D. (2008). Why go bipedal? Locomotion and morphology in Australian agamid lizards. *Journal of Experimental Biology*, 211(13), 2058-2065.

Goodman, B. A., Miles, D. B., & Schwarzkopf, L. (2008). Life on the rocks: habitat use drives morphological and performance evolution in lizards. *Ecology*, 89(12), 3462-3471.

Herrel, A., Meyers, J. J., & Vanhooydonck, B. (2002). Relations between microhabitat use and limb shape in phrynosomatid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 77(1), 149-163.

Higham, T. E., Korchari, P. G., & McBrayer, L. D. (2011). How muscles define maximum running performance in lizards: an analysis using swing-and stance-phase muscles. *Journal of Experimental Biology*, 214(10), 1685-1691.

Hildebrand, M. (1985). Walking and running. *Functional vertebrate morphology*, 3, 38-57.

Huey, R. B., & Hertz, P. E. (1982). Effects of body size and slope on sprint speed of a lizard (*Stellio (Agama) stellio*). *Journal of Experimental Biology*, 97(1), 401-409.



- Huey, R. B., & Hertz, P. E. (1984). Effects of body size and slope on acceleration of a lizard (*Stellio stellio*). *Journal of Experimental Biology*, 110(1), 113-123.
- Husak, J. F. (2006). Do female collared lizards change field use of maximal sprint speed capacity when gravid?. *Oecologia*, 150(2), 339-343.
- Husak, J. F., Fox, S. F., Lovern, M. B., & Van Den Bussche, R. A. (2006). Faster lizards sire more offspring: sexual selection on whole-animal performance. *Evolution*, 60(10), 2122-2130.
- Irschick, D. J., & Jayne, B. C. (1998). Effects of incline on speed, acceleration, body posture and hindlimb kinematics in two species of lizard *Callisaurus draconoides* and *Uma scoparia*. *Journal of Experimental Biology*, 201(2), 273-287.
- Irschick, D. J., & Jayne, B. C. (1999). A field study of the effects of incline on the escape locomotion of a bipedal lizard, *Callisaurus draconoides*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 72(1), 44-56.
- Irschick, D. J., & Losos, J. B. (1998). A comparative analysis of the ecological significance of maximal locomotor performance in Caribbean *Anolis* lizards. *Evolution*, 52(1), 219-226.
- Irschick, D. J., & Losos, J. B. (1999). Do lizards avoid habitats in which performance is submaximal? The relationship between sprinting capabilities and structural habitat use in Caribbean anoles. *The American Naturalist*, 154(3), 293-305.
- Jayne, B. C., & Bennett, A. F. (1990). Selection on locomotor performance capacity in a natural population of garter snakes. *Evolution*, 44(5), 1204-12.
- Kaliontzopoulou, A., Adams, D. C., van der Meijden, A., Perera, A., & Carretero, M. A. (2012). Relationships between head morphology, bite performance and ecology in two species of *Podarcis* wall lizards. *Evolutionary Ecology*, 26(4), 825-845.
- Kohlsdorf, T., & Biewener, A. A. (2006). Negotiating obstacles: running kinematics of the lizard *Sceloporus malachiticus*. *Journal of Zoology*, 270(2), 359-371.
- Kohlsdorf, T., James, R. S., Carvalho, J. E., Wilson, R. S., Dal Pai-Silva, M., & Navas, C. A. (2004). Locomotor performance of closely related *Tropidurus* species: relationships with

physiological parameters and ecological divergence. *Journal of Experimental Biology*, 207(7), 1183-1192.

Korff, W. L., & McHenry, M. J. (2011). Environmental differences in substrate mechanics do not affect sprinting performance in sand lizards (*Uma scoparia* and *Callisaurus draconoides*). *Journal of Experimental Biology*, 214(1), 122-130.

Lauder, G. V., & Reilly, S. M. (1991). Behavior, morphology, and muscle function – the physiological bases of behavioral evolution. *American Zoologist*, 31, A50.

Lejeune, T. M., Willems, P. A., & Heglund, N. C. (1998). Mechanics and energetics of human locomotion on sand. *Journal of Experimental Biology*, 201(13), 2071-2080.

Leonart, J., Salat, J., & Torres, G. J. (2000). Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *Journal of Theoretical Biology*, 205(1), 85-93.

Losos, J. B. (1990). Concordant evolution of locomotor behaviour, display rate and morphology in *Anolis* lizards. *Animal Behaviour*, 39(5), 879-890.

Losos, J. B. (2011). *Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles*. University of California Press.

Losos, J. B., & Irschick, D. J. (1996). The effect of perch diameter on escape behaviour of *Anolis* lizards: laboratory predictions and field tests. *Animal Behaviour*, 51(3), 593-602.

Losos, J. B., & Sinervo, B. (1989). The effects of morphology and perch diameter on sprint performance of *Anolis* lizards. *Journal of Experimental Biology*, 145(1), 23-30.

Luke, C. (1986). Convergent evolution of lizard toe fringes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 27(1), 1-16.

Mammides, C., Kounnamas, C., Goodale, E., & Kadis, C. (2016). Do unpaved, low-traffic roads affect bird communities?. *Acta Oecologica*, 71, 14-21.

Martin, J., & Avery, R. A. (1998). Effects of tail loss on the movement patterns of the lizard, *Psammodromus algirus*. *Functional Ecology*, 12(5), 794-802.

- McElroy, E. J., Hickey, K. L., & Reilly, S. M. (2008). The correlated evolution of biomechanics, gait and foraging mode in lizards. *Journal of Experimental Biology*, 211(7), 1029-1040.
- Melville, J., & Swain, R. O. Y. (2000). Evolutionary relationships between morphology, performance and habitat openness in the lizard genus *Niveoscincus* (Scincidae: Lygosominae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 70(4), 667-683.
- Miles, D. B. (2004). The race goes to the swift: fitness consequences of variation in sprint performance in juvenile lizards. *Evolutionary Ecology Research*, 6(1), 63-75.
- Olsson, M., Shine, R., & Bak-Olsson, E. (2000). Locomotor impairment of gravid lizards: is the burden physical or physiological?. *Journal of evolutionary Biology*, 13(2), 263-268.
- Petrick, A. G., Walker, R. S., & Novaro, A. J. (2009). Susceptibility of lizards to predation under two levels of vegetative cover. *Journal of Arid Environments*, 73(4), 574-577.
- Pianka, E. R. (1969). Habitat specificity, speciation, and species density in Australian desert lizards. *Ecology*, 50(3), 498-502.
- Pianka, E. R. (2017). *Ecology and natural history of desert lizards: analyses of the ecological niche and community structure*. Princeton University Press.
- Rewcastle, S. C. (1983). Fundamental adaptations in the lacertilian hind limb: a partial analysis of the sprawling limb posture and gait. *Copeia*, 1983, 476-487.
- Robson, M. A., & Miles, D. B. (2000). Locomotor performance and dominance in male tree lizards, *Urosaurus ornatus*. *Functional Ecology*, 14(3), 338-344.29.
- Russell, A. P., & Bels, V. (2001). Biomechanics and kinematics of limb-based locomotion in lizards: review, synthesis and prospectus. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 131(1), 89-112.
- Salvador, A. (1982). A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae). *Bonner Zoologische Monographien*, 16, 1-167
- Sathe, E. A., & Husak, J. F. (2015). Sprint sensitivity and locomotor trade-offs in green anole (*Anolis carolinensis*) lizards. *Journal of Experimental Biology*, 218(14), 2174-2179.

- Savvides, P., Stavrou, M., Pafilis, P., & Sfenthourakis, S. (2017). Tail autotomy affects bipedalism but not sprint performance in a cursorial Mediterranean lizard. *The Science of Nature*, 104(1-2), 3.
- Sinervo, B., Hedges, R., & Adolph, S. C. (1991). Decreased sprint speed as a cost of reproduction in the lizard *Sceloporus occidentalis*: variation among populations. *Journal of Experimental Biology*, 155(1), 323-336.
- Snyder, R. C. (1954). The anatomy and function of the pelvic girdle and hindlimb in lizard locomotion. *Developmental Dynamics*, 95(1), 1
- Stiller, R. B., & McBrayer, L. D. (2013). The ontogeny of escape behavior, locomotor performance, and the hind limb in *Sceloporus woodi*. *Zoology*, 116(3), 175-181.
- Tucker, D. B., & McBrayer, L. D. (2012). Overcoming obstacles: the effect of obstacles on locomotor performance and behaviour. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107(4), 813-823.
- Tulli, M. J., Abdala, V., & Cruz, F. B. (2012). Effects of different substrates on the sprint performance of lizards. *Journal of Experimental Biology*, 215(5), 774-784.
- Van Damme, R., Bauwens, D., & Verheyen, R. F. (1986). Selected body temperatures in the lizard *Lacerta vivipara*: variation within and between populations. *Journal of Thermal Biology*, 11(4), 219-222.
- Van Damme, R., & Vanhooydonck, B. (2001). Origins of interspecific variation in lizard sprint capacity. *Functional Ecology*, 15(2), 186-202.
- Vanhooydonck, B., Andronescu, A., Herrel, A., & Irschick, D. J. (2005). Effects of substrate structure on speed and acceleration capacity in climbing geckos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(3), 385-393.
- Vanhooydonck, B., Herrel, A., Van Damme, R., & Irschick, D. J. (2006). The quick and the fast: the evolution of acceleration capacity in *Anolis* lizards. *Evolution*, 60(10), 2137-2147.

Vanhooydonck, B., Measey, J., Edwards, S., Makhubo, B., Tolley, K. A., & Herrel, A. (2015). The effects of substratum on locomotor performance in lacertid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 115(4), 869-881.

Vanhooydonck, B., & Van Damme, R. (2003). Relationships between locomotor performance, microhabitat use and antipredator behaviour in lacertid lizards. *Functional Ecology*, 17(2), 160-169.

Vanhooydonck, B., Van Damme, R., & Aerts, P. (2000). Ecomorphological correlates of habitat partitioning in Corsican lacertid lizards. *Functional Ecology*, 14(3), 358-368.

Vanhooydonck, B., Van Damme, R., & Aerts, P. (2001). Speed and stamina trade-off in lacertid lizards. *Evolution*, 55(5), 1040-1048.

Van Wassenbergh, S. (2007) <https://www.uantwerpen.be/en/staff/sam-vanwassenbergh/my-website/excel-vba-tool>.

Williams, R. (1972). The abundance and biomass of the interstitial fauna of a graded series of shell-gravels in relation to the available space. *The Journal of Animal Ecology*, 41(3), 623-646.

Figure 1. The racetrack used in the experiment, with the different substrate types that resemble substrates found in the three habitats from where individuals were samples. A. Geri (soil), B. Agros (rock), C. Akrotiri (sand).

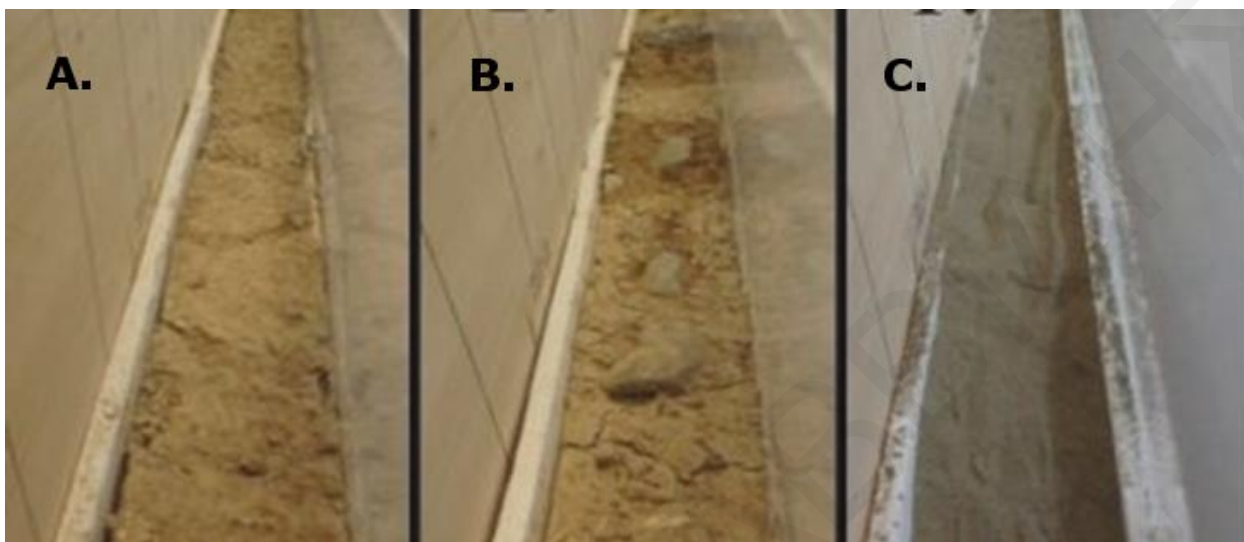
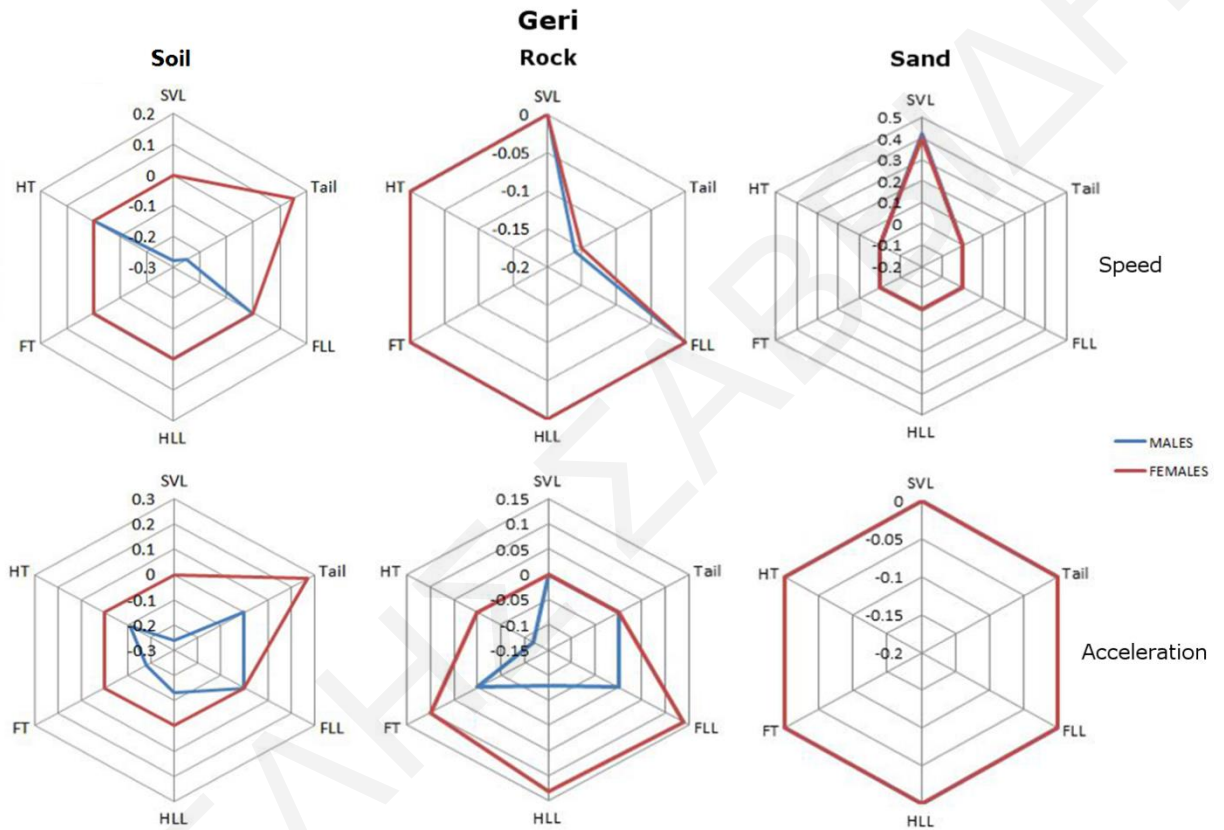
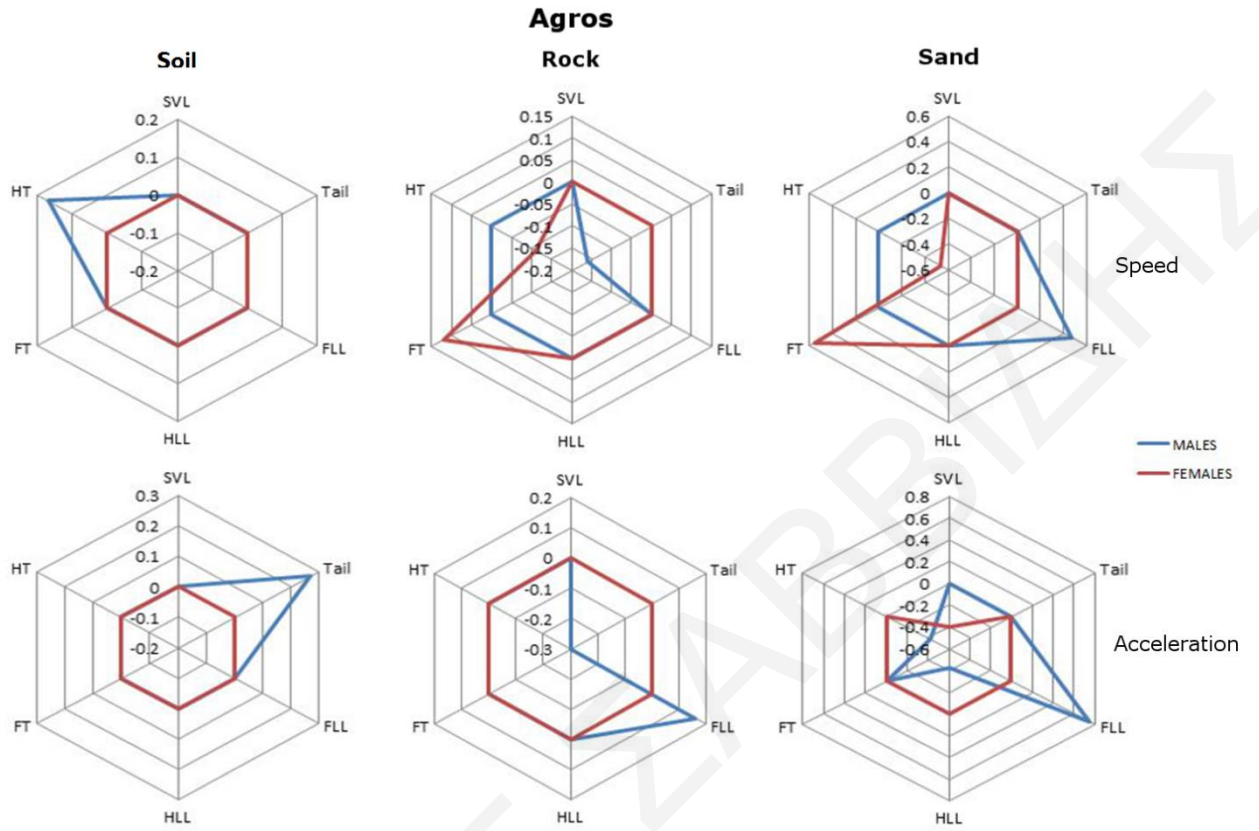


Figure 2. Radar charts showing the effects of the morphological characters on the three substrate types according to beta values from model averaging. A. Geri, B. Agros, C. Akrotiri. SVL= snout-vent length, Tail= tail length, FLL= fore limb length, HLL= hind limb length, FT= longest fore toe length, HT= longest hind toe length.

A.



B.





C.

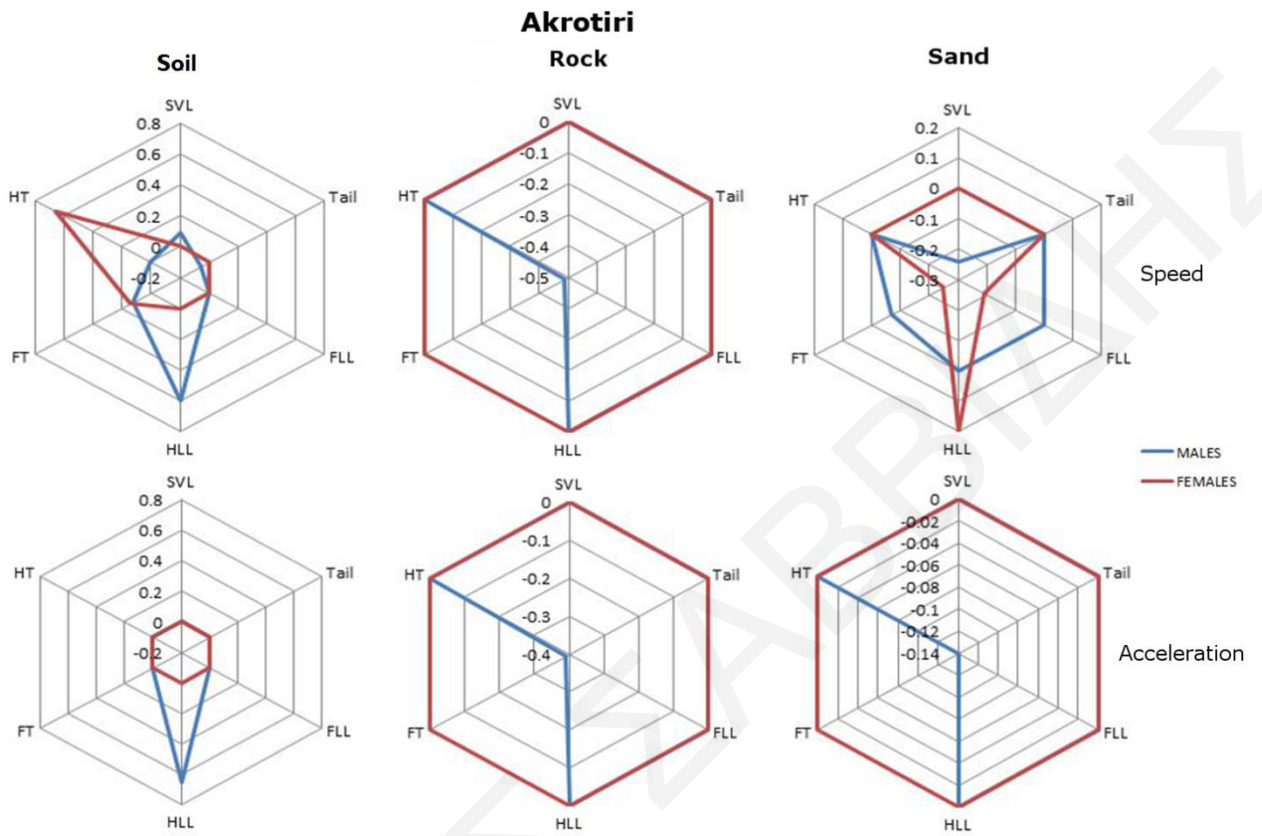


Table 1. Pearson correlation coefficient results of hind toe length and the three longest fringes.

Population	1 <sup>st</sup> fringe – toe length		2 <sup>nd</sup> fringe – toe length		3 <sup>rd</sup> fringe – toe length	
	r	p	r	p	r	p
<b>Geri (n=20)</b>	0.737	<0.001	0.752	<0.001	0.637	0.004
<b>Agros (n=20)</b>	0.674	0.001	0.727	<0.001	0.712	<0.001
<b>Akrotiri (n=20)</b>	0.590	0.006	0.589	0.006	0.609	0.004

Table 2. One way MANOVA results for morphological characteristics of each population between male and female individuals. SVL= snout-vent length, Tail= tail length, FLL= fore limb length, HLL= hind limb length, FT= longest fore toe length, HT= longest hind toe length. Significant results shown in bold.

Character	Geri				Agros				Akrotiri			
	Mean	SD	F <sub>(1,19)</sub>	P	Mean	SD	F <sub>(1,20)</sub>	P	Mean	SD	F <sub>(1,21)</sub>	P
<b>SVL</b>	7.1	0.43	13.337	<b>0.002</b>	6.9	0.64	2.373	0.139	6.35	0.4	3.786	0.066
	6.45	0.41			6.5	0.34			6	0.44		
<b>Tail</b>	14.62	1.56	107.988	<b>&lt;0.001</b>	13.56	1.55	15.432	<b>0.001</b>	13.1	1.42	16.040	<b>&lt;0.001</b>
	12.15	1.37			11.23	1.17			10.25	1.67		
<b>FLL</b>	2.64	0.14	17.482	<b>0.001</b>	2.63	0.2	7.293	<b>0.014</b>	2.4	0.12	6.267	<b>0.021</b>
	2.38	0.13			2.43	0.12			2.25	0.17		
<b>HLL</b>	4.6	0.23	24.887	<b>&lt;0.001</b>	4.65	0.14	74.480	<b>&lt;0.001</b>	4.49	0.43	14.140	<b>0.001</b>
	4	0.28			4	0.16			3.96	0.22		
<b>FT</b>	0.65	0.09	1.340	0.261	0.59	0.07	1.683	0.209	0.5	0.05	1.153	0.296
	0.59	0.11			0.56	0.04			0.48	0.07		
<b>HT</b>	1.29	0.14	3.747	0.068	1.24	0.12	16.082	<b>0.001</b>	1.22	0.1	15.972	<b>0.001</b>
	1.13	0.22			1.1	0.09			1	0.1		

Table 3. One way MANOVA results for morphological characteristics among males and females from the three populations. Abbreviations as in Table 2. Significant results shown in bold.

Character	Males					Females				
	F <sub>(2,31)</sub>	P	Geri		Agros	F <sub>(2,28)</sub>	P	Geri		Agros
			Agros	Akrotiri	Akrotiri			Agros	Akrotiri	Akrotiri
<b>SVL</b>	6.410	0.005	0.633	<b>0.004</b>	<b>0.045</b>	5.303	0.011	0.774	0.075	<b>0.011</b>
<b>Tail</b>	2.821	0.075	0.284	0.067	0.729	16.952	<0.001	< <b>0.001</b>	<b>0.001</b>	0.287
<b>FLL</b>	7.801	0.002	0.965	<b>0.003</b>	<b>0.007</b>	4.641	0.018	0.691	0.132	<b>0.016</b>
<b>HLL</b>	1.042	0.365	0.882	0.603	0.346	0.547	0.585	0.901	0.845	0.556
<b>FT</b>	12.429	<0.001	0.193	< <b>0.001</b>	<b>0.011</b>	7.307	0.003	0.515	<b>0.003</b>	<b>0.031</b>
<b>HT</b>	0.891	0.421	0.662	0.403	0.905	1.511	0.238	0.449	0.222	0.870

Table 4. Average sprint performance for male and females of each population. Maximum speed is in m/s and maximum instant acceleration in m/s<sup>2</sup>.

	Males			Females		
	Geri	Agros	Akrotiri	Geri	Agros	Akrotiri
<b>Speed on soil</b>	2.5	2.73	2.38	2.33	2.54	2.5
<b>Speed on rock</b>	2.5	2.6	2.54	2.33	2.6	2.56
<b>Speed on sand</b>	2.17	2.5	2.32	2.31	2.51	2.53
<b>Acceleration on soil</b>	90	116.65	89.2	96.5	103	95.85
<b>Acceleration on rock</b>	101	107.3	105.95	92.35	106.3	100.4
<b>Acceleration on sand</b>	96.7	106.6	97.3	92.4	101.8	100.9

Table 5. Results of multiple regression model averaging. A. Geri, B. Agros, C. Akrotiri. Abbreviations as in Table 2.

A.

<b>Geri</b>											
<b>Character</b>	<b>beta</b>	<b>b</b>	<b>i</b>	<b>Character</b>	<b>beta</b>	<b>b</b>	<b>i</b>	<b>Character</b>	<b>beta</b>	<b>b</b>	<b>i</b>
<b>Males</b>											
<b>Speed (on soil) R<sup>2</sup>= 0.4921</b>				<b>Speed (on rock) R<sup>2</sup>=0.5562</b>				<b>Speed (on sand) R<sup>2</sup>=0.3028</b>			
SVL	-0.280	-1.176	0.54	TAIL	-0.156	-1.285	0.36	SVL	0.409	0.988	0.69
TAIL	-0.250	-0.660	0.50								
<b>Acceleration (on soil) R<sup>2</sup>=0.4729</b>				<b>Acceleration (on rock) R<sup>2</sup>=0.3247</b>				<b>Acceleration (on sand)</b>			
SVL	-0.256	-1.796	0.48	HLL	-0.082	-0.156	0.21				
HLL	-0.126	-1.562	0.25	HT	-0.119	-1.248	0.28				
FT	-0.176	-0.655	0.34								
HT	-0.108	0.079	0.19								
<b>Females</b>											
<b>Speed (on soil) R<sup>2</sup>=0.3029</b>				<b>Speed (on rock) R<sup>2</sup>=0.4157</b>				<b>Speed (on sand) R<sup>2</sup>=0.2784</b>			
TAIL	0.151	1.339	0.29	TAIL	-0.156	2.003	0.36	SVL	0.409	1.639	0.69
<b>Acceleration (on soil) R<sup>2</sup>=0.4806</b>				<b>Acceleration (on rock) R<sup>2</sup>=0.6022</b>				<b>Acceleration (on sand)</b>			
TAIL	0.273	1.469	0.44	TAIL	0.310	0.705	0.46				
				FLL	0.141	0.552	0.21				
				HLL	0.134	1.147	0.24				
				FT	0.100	0.214	0.16				

B.

<b>Agros</b>											
<b>Character</b>	<b>beta</b>	<b>b</b>	<b>i</b>	<b>Character</b>	<b>beta</b>	<b>b</b>	<b>i</b>	<b>Character</b>	<b>beta</b>	<b>b</b>	<b>i</b>
<b>Speed (on soil) R<sup>2</sup>=0.3280</b>				<b>Speed (on rock) R<sup>2</sup>=0.0356</b>				<b>Speed (on sand) R<sup>2</sup>=0.319</b>			
HT	0.170	0.401	0.36	TAIL	-0.156	0.091	0.36	FLL	0.468	1.502	0.73
<b>Acceleration (on soil) R<sup>2</sup>=0.1981</b>				<b>Acceleration (on rock) R<sup>2</sup>=0.5379</b>				<b>Acceleration (on sand) R<sup>2</sup>=0.5591</b>			
TAIL	0.273	-0.317	0.44	TAIL	-0.302	-0.625	0.49	FLL	0.753	1.633	1
				FLL	0.161	0.500	0.28	HLL	-0.421	-1.956	0.25
								HT	-0.425	-0.686	0.21
<b>Females</b>											
<b>Speed (on soil)</b>				<b>Speed (on rock) R<sup>2</sup>=0.7010</b>				<b>Speed (on sand) R<sup>2</sup>=0.3048</b>			
				FT	0.116	-0.498	0.25	FT	0.546	0.163	0.33
				HT	-0.109	-2.281	0.24	HT	-0.543	-1.046	0.33
<b>Acceleration (on soil)</b>				<b>Acceleration (on rock)</b>				<b>Acceleration (on sand) R<sup>2</sup>=0.2189</b>			
								SVL	-0.404	-0.184	0.27

C.

<b>Akrotiri</b>											
<b>Character</b>	<b>beta</b>	<b>b</b>	<b>i</b>	<b>Character</b>	<b>beta</b>	<b>b</b>	<b>i</b>	<b>Character</b>	<b>beta</b>	<b>b</b>	<b>i</b>
<b>Males</b>											
<b>Speed (on soil) R<sup>2</sup>=0.7299</b>				<b>Speed (on rock) R<sup>2</sup>=0.7899</b>				<b>Speed (on sand) R<sup>2</sup>=0.6083</b>			
SVL	0.092	0.397	0.23	FT	-0.493	-0.926	0.72	SVL	-0.242	-1.554	0.41
Tail	-0.064	0.282	0.16					FT	-0.072	-0.790	0.16
HLL	0.601	0.532	0.83								
FT	0.117	0.266	0.17								
<b>Acceleration (on soil) R<sup>2</sup>=0.5065</b>				<b>Acceleration (on rock) R<sup>2</sup>=0.3134</b>				<b>Acceleration (on sand) R<sup>2</sup>=0.3792</b>			
HLL	0.647	1.723	0.64	FT	-0.390	-0.970	0.61	FT	-0.138	-2.134	0.29
<b>Females</b>											
<b>Speed (on soil) R<sup>2</sup>=0.5422</b>				<b>Speed (on rock) R<sup>2</sup>=0.0865</b>				<b>Speed (on sand) R<sup>2</sup>=0.6999</b>			
FT	0.137	0.316	0.33					FLL	-0.214	-0.982	0.37
HT	0.658	0.645	1					HLL	0.196	1.184	0.37
								FT	-0.250	-0.251	0.43
<b>Acceleration (on soil) R<sup>2</sup>=0.2852</b>				<b>Acceleration (on rock) R<sup>2</sup>=0.3884</b>				<b>Acceleration (on sand) R<sup>2</sup>=0.4725</b>			
HT	0.197	0.956	0.4					HLL	0.223	1.830	0.43



## BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Adolph, S. C. (1990). Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology*, 71(1), 315-327.
- Adolph, S. C., & Porter, W. P. (1993). Temperature, activity, and lizard life histories. *The American Naturalist*, 142(2), 273-295.
- Aerts, P., Van Damme, R., D'Août, K., & Vanhooydonck, B. (2003). Bipedalism in lizards: whole-body modelling reveals a possible spandrel. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 358(1437), 1525-1533.
- Ajje, B. C., Pintor, L. M., Watters, J., Kerby, J. L., Hammond, J. I., & Sih, A. (2007). A framework for determining the fitness consequences of antipredator behavior. *Behavioral Ecology*, 18(1), 267-270.
- Al-Hashem, M. (2009). Monitoring population abundance of the sand lizard *Acanthodactylus scutellatus* and their ant prey in oil polluted soils at Kuwait's Greater Al-Burgan oil field. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 12(21), 1425.
- Alibardi, L. (2009). *Morphological and cellular aspects of tail and limb regeneration in lizards: a model system with implications for tissue regeneration in mammals*. Springer Science & Business Media.
- Amo, L., Lopez, P., & Martín, J. (2003). Risk level and thermal costs affect the choice of escape strategy and refuge use in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Copeia*, 2003(4), 899-905.
- Amo, L., Lopez, P., & Martín, J. (2004). Wall lizards combine chemical and visual cues of ambush snake predators to avoid overestimating risk inside refuges. *Animal Behaviour*, 67(4), 647-653.
- Amo, L., Lopez, P., & Martín, J. (2006). Can wall lizards combine chemical and visual cues to discriminate predatory from non-predatory snakes inside refuges?. *Ethology*, 112(5), 478-484.
- Anderson, R. A., McBrayer, L. D., & Herrel, A. (2008). Bite force in vertebrates: opportunities and caveats for use of a nonpareil whole-animal performance measure. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93(4), 709-720.

- Anderson, R. A., & Vitt, L. J. (1990). Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia*, 84(2), 145-157.
- Andrews, R. M., & Wright, S. J. (1994). Long-term population fluctuations of a tropical lizard: a test of causality. *Lizard ecology: Historical and experimental perspectives*, 267-285.
- Angilletta, M. J. (2009). *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford University Press.
- Angilletta, M. J., Hill, T., & Robson, M. A. (2002). Is physiological performance optimized by thermoregulatory behavior?: a case study of the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Thermal Biology*, 27(3), 199-204.
- Arnold, S. J. (1983). Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 23(2), 347-361.
- Arnold, E. N. (1984). Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *Journal of Natural History*, 18(1), 127-169.
- Arnold, E. N. (1988). Caudal autotomy as a defense. *Biology of the Reptilia*, 161, 235-273.
- Attum, O., Eason, P., & Cobbs, G. (2007). Morphology, niche segregation, and escape tactics in a sand dune lizard community. *Journal of Arid Environments*, 68(4), 564-573.
- Aubret, F., Bonnet, X., & Bradshaw, D. (2007). Food versus risk: foraging decision in young Tiger snakes, *Notechis scutatus*. *Amphibia-Reptilia*, 28(2), 304-308.
- Autumn, K., Buehler, M., Cutkosky, M., Fearing, R., Full, R. J., Goldman, D., ... & Saunders, A. (2005). Robotics in scansorial environments. In: *Unmanned ground vehicle technology VII*. International Society for Optics and Photonics.
- Avery, R. A., Mueller, C. F., Jones, S. M., Smith, J. A., & Bond, D. J. (1987a). Speeds and movement patterns of European lacertid lizards: a comparative study. *Journal of Herpetology*, 324-329.
- Avery, R. A., Mueller, C. F., Smith, J. A., & Bond, D. J. (1987b). The movement patterns of lacertid lizards: speed, gait and pauses in *Lacerta vivipara*. *Journal of Zoology*, 211(1), 47-63.

- Bateman, P. W., & Fleming, P. A. (2009). To cut a long tail short: a review of lizard caudal autotomy studies carried out over the last 20 years. *Journal of Zoology*, 277(1), 1-14.
- Bateman, P. W., & Fleming, P. A. (2011). Frequency of tail loss reflects variation in predation levels, predator efficiency, and the behaviour of three populations of brown anoles. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103(3), 648-656.
- Bateman, P. W., & Fleming, P. A. (2014). Switching to Plan B: changes in the escape tactics of two grasshopper species (Acrididae: Orthoptera) in response to repeated predatory approaches. *Behavioral ecology and sociobiology*, 68(3), 457-465.
- Baier, F., Sparrow, D.J., & Wield, H.J. (2013). *The amphibians and reptiles of Cyprus*. Andreas S Brahm, Frankfurt.
- Bakken, G. S. (1992). Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *American Zoologist*, 32(2), 194-216.
- Bauer, A. M., Russell, A. P., & Powell, G. L. (1996). The evolution of locomotor morphology in *Rhoptropus* (Squamata: Gekkonidae): functional and phylogenetic considerations. *African Journal of herpetology*, 45(1), 8-30.
- Bauwens, D., & Thoen, C. (1981). Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*. *The Journal of Animal Ecology*, 50(3), 733-743.
- Belliure, J. 1997. Tesis Doctoral: *La Conducta de Termorregulación y de Obtención de Alimento en un lacértido mediterráneo (Acanthodactylus erythrurus): Identificación de factores que modulan su expresión*. Universitat de València, Valencia.
- Belliure, J., Carrascal, L. M., & Diaz, J. A. (1996). Covariation of thermal biology and foraging mode in two Mediterranean lacertid lizards. *Ecology*, 77(4), 1163-1173.
- Bennett, A. F., Hicks, J. W., & Cullum, A. J. (2000). An experimental test of the thermoregulatory hypothesis for the evolution of endothermy. *Evolution*, 54(5), 1768-1773.

Berger, S., Wikelski, M., Romero, L. M., Kalko, E. K., & Rödl, T. (2007). Behavioral and physiological adjustments to new predators in an endemic island species, the Galápagos marine iguana. *Hormones and Behavior*, 52, 653-663.

Bergmann, P. J., & Irschick, D. J. (2010). Alternate pathways of body shape evolution translate into common patterns of locomotor evolution in two clades of lizards. *Evolution*, 64(6), 1569-1582.

Bickler, P. E., & Buck, L. T. (2007). Hypoxia tolerance in reptiles, amphibians, and fishes: life with variable oxygen availability. *Annu. Rev. Physiol.*, 69, 145-170.

Blouin-Demers, G., Weatherhead, P. J., & McCracken, H. A. (2003). A test of the thermal coadaptation hypothesis with black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) and northern water snakes (*Nerodia sipedon*). *Journal of Thermal Biology*, 28(4), 331-340.

Blumstein, D. T., & Daniel, J. C. (2004). Yellow-bellied marmots discriminate between the alarm calls of individuals and are more responsive to calls from juveniles. *Animal Behaviour*, 68(6), 1257-1265.

Bock, W. J. (1980). The definition and recognition of biological adaptation. *American Zoologist*, 20(1), 217-227.

Bombi, P., Vignoli, L., Scalera, R., & Bologna, M. A. (2005). Food habits of *Podarcis filfolensis* (Reptilia, Lacertidae) on a small Mediterranean island during the dry season. *Amphibia Reptilia*, 26(3), 412.

Bonenfant, M., & Kramer, D. L. (1996). The influence of distance to burrow on flight initiation distance in the woodchuck, *Marmota monax*. *Behavioral Ecology*, 7(3), 299-303.

Bonine, K. E., & Garland, T. (1999). Sprint performance of phrynosomatid lizards, measured on a high-speed treadmill, correlates with hindlimb length. *Journal of Zoology*, 248(2), 255-265.

Bonine, K. E., Gleeson, T. T., & Garland, T. (2001). Comparative analysis of fiber-type composition in the iliofibularis muscle of phrynosomatid lizards (Squamata). *Journal of Morphology*, 250(3), 265-280.

- Bonine, K. E., Gleeson, T. T., & Garland, T. (2005). Muscle fiber-type variation in lizards (Squamata) and phylogenetic reconstruction of hypothesized ancestral states. *Journal of Experimental Biology*, 208(23), 4529-4547.
- Booth, W., Smith, C. F., Eskridge, P. H., Hoss, S. K., Mendelson, J. R., & Schuett, G. W. (2012). Facultative parthenogenesis discovered in wild vertebrates. *Biology Letters*, rsbl20120666.
- Braña, F. (1993). Shifts in body temperature and escape behaviour of female *Podarcis muralis* during pregnancy. *Oikos*, 216-222.
- Brattstrom, B. H. (1965). Body temperatures of reptiles. *American Midland Naturalist*, 376-422.
- Brock, K. M., Bednekoff, P. A., Pafilis, P., & Foufopoulos, J. (2015). Evolution of antipredator behavior in an island lizard species, *Podarcis erhardii* (Reptilia: Lacertidae): The sum of all fears?. *Evolution*, 69(1), 216-231.
- Brown, R. M., Taylor, D. H., & Gist, D. H. (1995). Effect of caudal autotomy on locomotor performance of wall lizards (*Podarcis muralis*). *Journal of Herpetology*, 98-105.
- Bruner, E., & Costantini, D. (2007). Head morphological variation in *Podarcis muralis* and *Podarcis sicula*: a landmark-based approach. *Amphibia-Reptilia*, 28(4), 566-573.
- Buckley, L. B. (2007). Linking traits to energetics and population dynamics to predict lizard ranges in changing environments. *The American Naturalist*, 171(1), E1-E19.
- Bull, C. M. (1994). Population dynamics and pair fidelity in sleepy lizards. *Lizard ecology: historical and experimental perspectives*, 159-174.
- Bulova, S. J. (1994). Ecological correlates of population and individual variation in antipredator behavior of two species of desert lizards. *Copeia*, 980-992.
- Burghardt, G. (1964). Effects of prey size and movement on the feeding behavior of the lizards *Anolis carolinensis* and *Eumeces fasciatus*. *Copeia*, 1964(3), 576-578.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2003). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. *Springer Science & Business Media*.

- Busack, S. D., & Jaksic, F. M. (1982). Autecological observations of *Acanthodactylus erythrurus* (Sauria: Lacertidae) in southern Spain. *Amphibia-Reptilia*, 3(2), 237-255.
- Byers, J. A. (1997). *American pronghorn: social adaptations and the ghosts of predators past*. University of Chicago Press.
- Caldwell, A. J., While, G. M., & Wapstra, E. (2017). Plasticity of thermoregulatory behaviour in response to the thermal environment by widespread and alpine reptile species. *Animal Behaviour*, 132, 217-227.
- Calsbeek, R., & Cox, R. M. (2010). Experimentally assessing the relative importance of predation and competition as agents of selection. *Nature*, 465(7298), 613.
- Camargo, A., Sinervo, B., & Sites, J. W. (2010). Lizards as model organisms for linking phylogeographic and speciation studies. *Molecular Ecology*, 19, 3250-3270.
- Caro, T. (2005). *Antipredator defenses in birds and mammals*. University of Chicago Press.
- Carothers, J. H. (1986). An experimental confirmation of morphological adaptation: toe fringes in the sand-dwelling lizard *Uma scoparia*. *Evolution*, 40, 871-874.
- Carretero, M. A. (2004). From set menu to a la carte. Linking issues in trophic ecology of Mediterranean lacertids. *Italian Journal of Zoology*, 71(S2), 121-133.
- Carretero, M. A., Lo Cascio, P., Corti, C., & Pasta, S. (2010). Sharing resources in a tiny Mediterranean island? Comparative diets of *Chalcides ocellatus* and *Podarcis filfolensis* in Lampione. *Bonn Zoological Bulletin*, 57(2), 111-118.
- Castilla, A. M., & Bauwens, D. (1991). Thermal biology, microhabitat selection, and conservation of the insular lizard *Podarcis hispanica atrata*. *Oecologia*, 85(3), 366-374.
- Castilla, A. M., Van Damme, R., & Bauwens, D. I. R. K. (1999). Field body temperatures, mechanisms of thermoregulation and evolution of thermal characteristics in lacertid lizards. *Natura croatica*, 8(3), 253-274.
- Chang, C., Wu, P., Baker, R. E., Maini, P. K., Alibardi, L., & Chuong, C. M. (2009). Reptile scale paradigm: Evo-Devo, pattern formation and regeneration. *The International journal of developmental biology*, 53(5-6), 813.

- Chapple, D. G., McCoull, C. J., & Swain, R. (2002). Changes in reproductive investment following caudal autotomy in viviparous skinks (*Niveoscincus metallicus*): lipid depletion or energetic diversion?. *Journal of Herpetology*, 36(3), 480-486.
- Chapple, D. G., & Swain, R. (2004). Inter-populational variation in the cost of autotomy in the metallic skink (*Niveoscincus metallicus*). *Journal of Zoology*, 264(4), 411-418.
- Christiansen, P., & Wroe, S. (2007). Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in carnivores. *Ecology*, 88(2), 347-358.
- Claussen, D. L., Lim, R., Kurz, M., & Wren, K. (2002). Effects of slope, substrate, and temperature on the locomotion of the ornate box turtle, *Terrapene ornata*. *Copeia*, 2002(2), 411-418.
- Clemente, C. J. (2014). The evolution of bipedal running in lizards suggests a consequential origin may be exploited in later lineages. *Evolution*, 68(8), 2171-2183.
- Clemente, C. J., Withers, P. C., Thompson, G., & Lloyd, D. (2008). Why go bipedal? Locomotion and morphology in Australian agamid lizards. *Journal of Experimental Biology*, 211(13), 2058-2065.
- Congdon, J. D., Vitt, L. J., & King, W. W. (1974). Geckos: adaptive significance and energetics of tail autotomy. *Science*, 184(4144), 1379-1380.
- Cooper, W. E. (1994). Chemical discrimination by tongue-flicking in lizards: a review with hypotheses on its origin and its ecological and phylogenetic relationships. *Journal of Chemical Ecology*, 20(2), 439-487.
- Cooper, W. E. (1997). Factors affecting risk and cost of escape by the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*): predator speed, directness of approach, and female presence. *Herpetologica*, 464-474.
- Cooper, W. E. (1996). Preliminary reconstructions of nasal chemosensory evolution in Squamata. *Amphibia-Reptilia*, 17(4), 395-415.
- Cooper, W. E. (1998). Effects of refuge and conspicuousness on escape behavior by the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*). *Amphibia-Reptilia*, 19(1), 103-108.

Cooper, W. E. (2011). Age, sex and escape behaviour in the Striped Plateau Lizard (*Sceloporus virgatus*) and the Mountain Spiny Lizard (*S. jarrovii*), with a review of age and sex effects on escape by lizards. *Behaviour*, 148(11-13), 1215-1238.

Cooper, W. E., Dimopoulos, I., & Pafilis, P. (2015). Sex, age, and population density affect aggressive behaviors in island lizards promoting cannibalism. *Ethology*, 121(3), 260-269.

Cooper, W. E., Hawlena, D., & Pérez-Mellado, V. (2009). Islet tameness: escape behavior and refuge use in populations of the Balearic lizard (*Podarcis lilfordi*) exposed to differing predation pressure. *Canadian Journal of Zoology*, 87, 912-919.

Cooper, W. E., & Martín, J. (2016). Predator-prey distance and latency to flee from an immobile predator: functional relationship and importance. *Current Zoology*, 62(2), 117-122.

Cooper, W. E., & Pérez-Mellado, V. (2012). Historical influence of predation pressure on escape by *Podarcis* lizards in the Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107(2), 254-268.

Cooper, W. E., Pérez-Mellado, V., & Hawlena, D. (2006). Magnitude of food reward affects escape behavior and acceptable risk in Balearic lizards, *Podarcis lilfordi*. *Behavioral Ecology*, 17(4), 554-559.

Cooper, W. E., Pérez-Mellado, V., & Vitt, L. J. (2004). Ease and effectiveness of costly autotomy vary with predation intensity among lizard populations. *Journal of Zoology*, 262(3), 243-255.

Cooper, W. E., & Vitt, L. J. (2002). Distribution, extent, and evolution of plant consumption by lizards. *Journal of Zoology*, 257(4), 487-517.

Cooper, W. E., & Wilson, D. S. (2007). Beyond optimal escape theory: microhabitats as well as predation risk affect escape and refuge use by the phrynosomatid lizard *Sceloporus virgatus*. *Behaviour*, 144(10), 1235-1254.

Cowles, R. B., & Bogert, C. M. (1944). A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the AMNH*, 83, article 5.



- Cromie, G. L., & Chapple, D. G. (2012). Impact of tail loss on the behaviour and locomotor performance of two sympatric *Lampropholis* skink species. *PLoS One*, 7(4), e34732.
- Cromie, G. L., & Chapple, D. G. (2013). Is partial tail loss the key to a complete understanding of caudal autotomy?. *Austral Ecology*, 38(4), 452-455.
- Cuellar, O. (1966). Oviducal anatomy and sperm storage structures in lizards. *Journal of Morphology*, 119(1), 7-19.
- Daniels, C. B. (1983). Running: an escape strategy enhanced by autotomy. *Herpetologica*, 162-165.
- Daniels, C. B. (1984). The importance of caudal lipid in the gecko *Phyllodactylus marmoratus*. *Herpetologica*, 337-344.
- Daniels, C. B., Lewis, B. C., Tsopelas, C., Munns, S. L., Orgeig, S., Baldwin, M. E., ... & Cooter, R. D. (2003). Regenerating lizard tails: a new model for investigating lymphangiogenesis. *The FASEB journal*, 17(3), 479-481.
- Dappen, N. (2011). Cold-blooded Cannibals. Observations on cannibalistic egg eating and predation on juveniles within *Podarcis pityusensis*. *Lacertidae*, <http://www.lacerta.de/AS/Artikel.php?Article=113>.
- Darwin, C. (1859). On the origin of the species by natural selection. *Murray*, London.
- de Barros, F. C., de Carvalho, J. E., Abe, A. S., & Kohlsdorf, T. (2010). Fight versus flight: the interaction of temperature and body size determines antipredator behaviour in tegu lizards. *Animal Behaviour*, 79(1), 83-88.
- De Vree, F., & Gans, C. (1994). Feeding in tetrapods. In: *Biomechanics of Feeding in Vertebrates*. Springer, Berlin (Germany).
- Dhongra, P. H. (2004). Comparative bipedalism-how the rest of animals kingdom walks on two legs. *Philosophy*.
- Dial, B. E., & Fitzpatrick, L. C. (1981). The energetic costs of tail autotomy to reproduction in the lizard *Coleonyx brevis* (Sauria: Gekkonidae). *Oecologia*, 51(3), 310-317.

- Dial, B. E., & Fitzpatrick, L. C. (1983). Lizard tail autotomy: function and energetics of postautotomy tail movement in *Scincella lateralis*. *Science*, 219(4583), 391-393.
- Dial, B. E., & Fitzpatrick, L. C. (1984). Predator escape success in tailed versus tailless *Scincella lateralis* (Sauria: Scincidae). *Animal Behaviour*, 32(1), 301-302.
- Dial, B. E., & Schwenk, K. (1996). Olfaction and predator detection in *Coleonyx brevis* (Squamata: Eublepharidae), with comments on the functional significance of buccal pulsing in geckos. *Journal of Experimental Zoology*, 276(6), 415-424.
- Diaz, J. A. (1994). Effects of body-temperature on the predatory behavior of the lizard *Psammotromus algirus* hunting winged and wingless prey. *Herpetological Journal*, 4(4), 145-150.
- Diaz, J. A. (1997). Ecological correlates of the thermal quality of an ectotherm's habitat: a comparison between two temperate lizard populations. *Functional Ecology*, 11(1), 79-89.
- Diaz, J. A., & Cabezas-Díaz, S. (2004). Seasonal variation in the contribution of different behavioural mechanisms to lizard thermoregulation. *Functional Ecology*, 18(6), 867-875.
- Dill, L. M., & Houtman, R. (1989). The influence of distance to refuge on flight initiation distance in the gray squirrel (*Sciurus carolinensis*). *Canadian Journal of Zoology*, 67(1), 233-235.
- Diogo, R., & Molnar, J. (2014). Comparative anatomy, evolution, and homologies of tetrapod hindlimb muscles, comparison with forelimb muscles, and deconstruction of the forelimb-hindlimb serial homology hypothesis. *The Anatomical Record*, 297(6), 1047-1075.
- Domenici, P., & Blake, R. (1997). The kinematics and performance of fish fast-start swimming. *Journal of Experimental Biology*, 200(8), 1165-1178.
- Donihue, C. M., Brock, K. M., Fougopoulos, J., & Herrel, A. (2016). Feed or fight: testing the impact of food availability and intraspecific aggression on the functional ecology of an island lizard. *Functional ecology*, 30(4), 566-575.
- Downes, S. (2001). Trading heat and food for safety: costs of predator avoidance in a lizard. *Ecology*, 82(10), 2870-2881.

- Downes, S., & Shine, R. (2001). Why does tail loss increase a lizard's later vulnerability to snake predators?. *Ecology*, 82(5), 1293-1303.
- Dumont, E. R., & Herrel, A. (2003). The effects of gape angle and bite point on bite force in bats. *Journal of Experimental Biology*, 206(13), 2117-2123.
- Dunham, A. E. (1983). Realized niche overlap, resource abundance, and intensity of interspecific competition. *Lizard ecology*, 261-280.
- Durand, J., Legrand, A., Tort, M., Thiney, A., Michniewicz, R. J., Coulon, A., & Aubret, F. (2012). Effects of geographic isolation on anti-snakes responses in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Amphibia-Reptilia*, 33(2), 199-206.
- Durso, A. M. (2011). Master thesis: *Interactions of diet and behavior in a death-feigning snake (Heterodon nasicus)*. Eastern Illinois University, Illinois.
- Grigg, G. C., Beard, L. A., & Augee, M. L. (2004). The evolution of endothermy and its diversity in mammals and birds. *Physiological and Biochemical Zoology*, 77(6), 982-997.
- El-Bakary, N. E. (2011). Surface morphology of the tongue of the hoopoe (*Upupa epops*). *The Journal of American Science*, 7(1), 394-399.
- Else, P. L., & Hulbert, A. J. (1981). Comparison of the "mammal machine" and the "reptile machine": energy production. *American journal of physiology-regulatory, integrative and comparative physiology*, 240(1), R3-R9.
- Else, P. L., & Hulbert, A. J. (1985). An allometric comparison of the mitochondria of mammalian and reptilian tissues: the implications for the evolution of endothermy. *Journal of Comparative Physiology B*, 156(1), 3-11.
- Feder, M. E., Bennett, A. F., & Huey, R. B. (2000). Evolutionary physiology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), 315-341.
- Filoramo, N. I., & Schwenk, K. (2009). The mechanism of chemical delivery to the vomeronasal organs in squamate reptiles: a comparative morphological approach. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 311(1), 20-34.

- Fleming, P. A., Verburt, L., Scantlebury, M., Medger, K., & Bateman, P. W. (2009). Jettisoning ballast or fuel? Caudal autotomy and locomotory energetics of the Cape dwarf gecko *Lygodactylus capensis* (Gekkonidae). *Physiological and Biochemical Zoology*, 82(6), 756-765.
- Foster, K. L., & Higham, T. E. (2012). How forelimb and hindlimb function changes with incline and perch diameter in the green anole, *Anolis carolinensis*. *Journal of Experimental Biology*, 215(13), 2288-2300.
- Fournier, J., & Arlettaz, R. (2001). Food provision to nestlings in the Hoopoe *Upupa epops*: implications for the conservation of a small endangered population in the Swiss Alps. *Ibis*, 143(1), 2-10.
- Franzen, M. (1998). Erstnachweis von *Acanthodactylus schreiberi schreiberi* Boulenger, 1879 für die Türkei. *Herpetozoa*, 11(1/2), 27-36.
- Gaffney, F. G., & Fitzpatrick, L. C. (1973). Energetics and lipid cycles in the lizard, *Cnemidophorus tigris*. *Copeia*, 446-452.
- Garland T., & Carter, P. A. (1994). Evolutionary physiology. *Annual Review of Physiology*, 56(1), 579-621.
- Garland T., & Losos, J. B. (1994). Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. *Ecological morphology: integrative organismal biology*, 240-302.
- Gasnier, T. R., Magnusson, W. E., & Lima, A. P. (1994). Foraging activity and diet of four sympatric lizard species in a tropical rainforest. *Journal of Herpetology*, 187-192.
- Gerritsen, J., & Strickler, J. R. (1977). Encounter probabilities and community structure in zooplankton: a mathematical model. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 34(1), 73-82.
- Gillis, G. B., Bonvini, L. A., & Irschick, D. J. (2009). Losing stability: tail loss and jumping in the arboreal lizard *Anolis carolinensis*. *Journal of Experimental Biology*, 212(5), 604-609.
- Gillis, B. G., Kuo, C. Y., & Irschick, D. (2013). The impact of tail loss on stability during jumping in green anoles (*Anolis carolinensis*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 86(6), 680-689.

- Gomes, F. R., Kohlsdorf, T., & Navas, C. A. (2004). Death-feigning in *Eurolophosaurus divaricatus*: temperature and habituation effects. *Amphibia-Reptilia*, 25(3), 321-325.
- Goodman, B. A., Miles, D. B., & Schwarzkopf, L. (2008). Life on the rocks: habitat use drives morphological and performance evolution in lizards. *Ecology*, 89(12), 3462-3471.
- Grbac, I., & Bauwens, D. (2001). Constraints on temperature regulation in two sympatric *Podarcis* lizards during autumn. *Copeia*, 2001(1), 178-186.
- Green, H. L. H. H. (1931). The occurrence of a tenuissimus muscle in a human adult. *Journal of anatomy*, 65(Pt 2), 266.
- Greene, H. W. (1982). Dietary and phenotypic diversity in lizards: why are some organisms specialized. *Environmental adaptation and evolution*, 107, 128.
- Gregory, P. T. (1982). Reptilian hibernation. *Biology of the Reptilia*, 13, 53-154.
- Hardaker, S. S., & Gregory, R. V. (2003). Progress toward dynamic color-responsive "chameleon" fiber systems. *MRS bulletin*, 28(8), 564-567.
- Hare, K. M., & Miller, K. A. (2010). Frequency of tail loss does not reflect innate predisposition in temperate New Zealand lizards. *Naturwissenschaften*, 97(2), 197-203.
- Hawlena, D. (2009). Colorful tails fade when lizards adopt less risky behaviors. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(2), 205-213.
- Hawlena, D., Bochnik, R., Abramsky, Z., & Bouskila, A. (2006). Blue tail and striped body: why do lizards change their infant costume when growing up?. *Behavioral Ecology*, 17(6), 889-896.
- Heatwole, H. (1968). Relationship of escape behavior and camouflage in anoline lizards. *Copeia*, 109-113.
- Heatwole, H., & Taylor, J. A. (1987). Ecology of reptiles. *Surrey Beatty & Sons*, Chipping Norton (England).
- Hedrick, T. L. (2008). Software techniques for two-and three-dimensional kinematic measurements of biological and biomimetic systems. *Bioinspiration & biomimetics*, 3(3), 034001.

- Helfman, G. S. (1989). Threat-sensitive predator avoidance in damselfish-trumpetfish interactions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24(1), 47-58.
- Herczeg, G, Torok J, Korsos Z. 2007. Size-dependent heating rates determine the spatial and temporal distribution of small-bodied lizards. *Amphibia-Reptilia* 28:347–356.
- Herrel, A., Aerts, P., & De Vree, F. (1997). Ecomorphology of the lizard feeding apparatus: a modelling approach. *Netherlands journal of zoology*, 48(1), 1-25.
- Herrel, A., James, R. S., & Van Damme, R. (2007). Fight versus flight: physiological basis for temperature-dependent behavioral shifts in lizards. *Journal of Experimental Biology*, 210(10), 1762-1767.
- Herrel, A., Joachim, R., Vanhooydonck, B., & Irschick, D. J. (2006). Ecological consequences of ontogenetic changes in head shape and bite performance in the Jamaican lizard *Anolis lineatopus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 89(3), 443-454.
- Herrel, A., Meyers, J. J., & Vanhooydonck, B. (2002). Relations between microhabitat use and limb shape in phrynosomatid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 77(1), 149-163.
- Herrel, A., & O'Reilly, J. C. (2005). Ontogenetic scaling of bite force in lizards and turtles. *Physiological and Biochemical Zoology*, 79(1), 31-42.
- Herrel, A., Spithoven, L., Van Damme, R., & De Vree, F. (1999). Sexual dimorphism of head size in *Gallotia galloti*: testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Functional Ecology*, 13(3), 289-297.
- Herrel, A., Van Damme, R., & De Vree, F. (1996). Sexual dimorphism of head size in *Podarcis hispanica atrata*: testing the dietary divergence hypothesis by bite force analysis. *Netherlands Journal of Zoology*, 46(3), 253-262.
- Herrel, A., Van Damme, R., Vanhooydonck, B., & Vree, F. D. (2001). The implications of bite performance for diet in two species of lacertid lizards. *Canadian Journal of Zoology*, 79(4), 662-670.

- Hertz, P. E., Huey, R. B., & Nevo, E. (1982). Fight versus flight: body temperature influences defensive responses of lizards. *Animal Behaviour*, 30(3), 676-679.
- Hertz, P. E., Huey, R. B., & Stevenson, R. D. (1993). Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist*, 142(5), 796-818.
- Higham, T. E. (2015). Bolting, bouldering, and burrowing: functional morphology and biomechanics of pedal specialisations in desert-dwelling lizards. *All animals are interesting: A festschrift in honour of Anthony P. Russell*. BIS-Verlag der Carl von Ossietzky Universität Oldenburg, 279-302.
- Higham, T. E., Korchari, P. G., & McBrayer, L. D. (2011). How muscles define maximum running performance in lizards: an analysis using swing-and stance-phase muscles. *Journal of Experimental Biology*, 214(10), 1685-1691.
- Higham, T. E., Russell, A. P., & Zani, P. A. (2013). Integrative biology of tail autotomy in lizards. *Physiological and Biochemical Zoology*, 86(6), 603-610.
- Hildebrand, M. (1985). Walking and running. *Functional vertebrate morphology*, 3, 38-57.
- Hódar, J. A., Pleguezuelos, J. M., Villafranca, C., & Fernández-Cardenete, J. R. (2006). Foraging mode of the Moorish gecko *Tarentola mauritanica* in an arid environment: inferences from abiotic setting, prey availability and dietary composition. *Journal of Arid Environments*, 65(1), 83-93.
- Hoffmann, A. A., & Sgrò, C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470(7335), 479.
- Hokayem, M. L., Hraoui-Bloquet, S., Sadek, R., & Hakim Saade, J. (2006). Régime alimentaire d'une population d' *Acanthodactylus schreiberi syriacus* Böttger, 1879 (Reptilia Lacertidae) de la côte sud du Liban. *Bulletin de la Société herpétologique de France*, (119), 17-25.
- Huey, R. B. (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In: *Biology of the Reptilia*.

- Huey, R. B., Dunham, A. E., Overall, K. L., & Newman, R. A. (1990). Variation in locomotor performance in demographically known populations of the lizard *Sceloporus merriami*. *Physiological zoology*, 63(5), 845-872.
- Huey, R. B., & Hertz, P. E. (1982). Effects of body size and slope on sprint speed of a lizard (*Stellio (Agama) stellio*). *Journal of Experimental Biology*, 97(1), 401-409.
- Huey, R. B., & Hertz, P. E. (1984). Effects of body size and slope on acceleration of a lizard (*Stellio stellio*). *Journal of Experimental Biology*, 110, 113-123.
- Huey, R. B., & Pianka, E. R. (1981). Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, 62(4), 991-999.
- Huey, R. B., & Slatkin, M. (1976). Cost and benefits of lizard thermoregulation. *Quarterly Review of Biology*, 51, 363-384.
- Husak, J. F. (2006). Do female collared lizards change field use of maximal sprint speed capacity when gravid?. *Oecologia*, 150(2), 339-343.
- Husak, J. F., Fox, S. F., Lovern, M. B., & Van Den Bussche, R. A. (2006a). Faster lizards sire more offspring: sexual selection on whole-animal performance. *Evolution*, 60(10), 2122-2130.
- Husak, J. F., Kristopher Lappin, A., Fox, S. F., & Lemos-Espinal, J. A. (2006b). Bite-force performance predicts dominance in male venerable collared lizards (*Crotaphytus antiquus*). *Copeia*, 2006(2), 301-306.
- Huyghe, K., Herrel, A., Adriaens, D., Tadić, Z., & Van Damme, R. (2008). It is all in the head: morphological basis for differences in bite force among colour morphs of the Dalmatian wall lizard. *Biological Journal of the Linnean Society*, 96(1), 13-22.
- Irschick, D. J., & Jayne, B. C. (1998). Effects of incline on speed, acceleration, body posture and hindlimb kinematics in two species of lizard *Callisaurus draconoides* and *Uma scoparia*. *Journal of Experimental Biology*, 201(2), 273-287.
- Irschick, D. J., & Jayne, B. C. (1999a). Comparative three-dimensional kinematics of the hindlimb for high-speed bipedal and quadrupedal locomotion of lizards. *Journal of Experimental Biology*, 202(9), 1047-1065.



Irschick, D. J., & Jayne, B. C. (1999b). A field study of the effects of incline on the escape locomotion of a bipedal lizard, *Callisaurus draconoides*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 72(1), 44-56.

Irschick, D. J., & Losos, J. B. (1998). A comparative analysis of the ecological significance of maximal locomotor performance in Caribbean *Anolis* lizards. *Evolution*, 52(1), 219-226.

Irschick, D. J., & Losos, J. B. (1999). Do lizards avoid habitats in which performance is submaximal? The relationship between sprinting capabilities and structural habitat use in Caribbean anoles. *The American Naturalist*, 154(3), 293-305.

Itescu, Y., Schwarz, R., Meiri, S., & Pafilis, P. (2017). Intraspecific competition, not predation, drives lizard tail loss on islands. *Journal of Animal Ecology*, 86(1), 66-74.

IUCN (2017). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-3. Available from: <http://www.iucnredlist.org>

Jagnandan, K., Russell, A. P., & Higham, T. E. (2014). Tail autotomy and subsequent regeneration alter the mechanics of locomotion in lizards. *Journal of Experimental Biology*, 217(21), 3891-3897.

Kaliontzopoulou, A., Adams, D. C., van der Meijden, A., Perera, A., & Carretero, M. A. (2012). Relationships between head morphology, bite performance and ecology in two species of *Podarcis* wall lizards. *Evolutionary Ecology*, 26(4), 825-845.

Kaliontzopoulou, A., Bandeira, V., & Carretero, M. A. (2013). Sexual dimorphism in locomotor performance and its relation to morphology in wall lizards (*Podarcis bocagei*). *Journal of Zoology*, 289(4), 294-302.

Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A., & Llorente, G. A. (2007). Multivariate and geometric morphometrics in the analysis of sexual dimorphism variation in *Podarcis* lizards. *Journal of Morphology*, 268(2), 152-165.

Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A., & Llorente, G. A. (2010). Intraspecific ecomorphological variation: linear and geometric morphometrics reveal habitat-related patterns within *Podarcis bocagei* wall lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(6), 1234-1244.

- Kats, L. B., & Dill, L. M. (1998). The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience*, 5(3), 361-394.
- Kelehear, C., & Webb, J. K. (2006). Effects of tail autotomy on anti-predator behavior and locomotor performance in a nocturnal gecko. *Copeia*, 2006(4), 803-809.
- Kermack, K. A. (1972). Evolution of mammalian dental structures: The origin of mammals and the evolution of the temporomandibular joint. *Proceedings of the Royal Society of Medicine*, 65, 389-392
- King, D. R., Bartlett, M. D., Gilman, C. A., Irschick, D. J., & Crosby, A. J. (2014). Creating Gecko-Like Adhesives for “Real World” Surfaces. *Advanced Materials*, 26(25), 4345-4351.
- Kirchhof, S., Jacobsen, N., & Richter, K. (2012). Intraspecific variation of morphology, colouration, pholidosis, and tail loss rate in a relic lacertid of South Africa, *Australolacerta rupicola* (Sauria: Lacertidae). *Salamandra*, 48(3), 125-132.
- Knell, R. J. (2009). Population density and the evolution of male aggression. *Journal of Zoology*, 278(2), 83-90.
- Kohlsdorf, T., & Biewener, A. A. (2006). Negotiating obstacles: running kinematics of the lizard *Sceloporus malachiticus*. *Journal of Zoology*, 270(2), 359-371.
- Kohlsdorf, T., James, R. S., Carvalho, J. E., Wilson, R. S., Dal Pai-Silva, M., & Navas, C. A. (2004). Locomotor performance of closely related *Tropidurus* species: relationships with physiological parameters and ecological divergence. *Journal of Experimental Biology*, 207(7), 1183-1192.
- Korff, W. L., & McHenry, M. J. (2011). Environmental differences in substrate mechanics do not affect sprinting performance in sand lizards (*Uma scoparia* and *Callisaurus draconoides*). *Journal of Experimental Biology*, 214(1), 122-130.
- Kramer, D. L., & Bonenfant, M. (1997). Direction of predator approach and the decision to flee to a refuge. *Animal Behaviour*, 54(2), 289-295.

- Lagos, P. A., & Herberstein, M. E. (2017). Are males more scared of predators? Differential change in metabolic rate between males and females under predation risk. *Physiology & behavior*, *173*, 110-115.
- Lailvaux, S. P., & Irschick, D. J. (2007). A functional perspective on sexual selection: insights and future prospects. *Animal Behaviour*, *72*(2), 263-273.
- Langridge, K. V., Broom, M., & Osorio, D. (2007). Selective signalling by cuttlefish to predators. *Current Biology*, *17*(24), R1044-R1045.
- Lappin, A. K., & Husak, J. F. (2005). Weapon performance, not size, determines mating success and potential reproductive output in the collared lizard (*Crotaphytus collaris*). *The American Naturalist*, *166*(3), 426-436.
- Lauder, G. V., & Reilly, S. M. (1991). Behavior, morphology, and muscle function—the physiological bases of behavioral evolution. *American Zoologist*, *31*, A50-A50.
- Laverty, T. M., & Dobson, A. P. (2013). Dietary overlap between black caimans and spectacled caimans in the Peruvian Amazon. *Herpetologica*, *69*(1), 91-101.
- Lejeune, T. M., Willems, P. A., & Heglund, N. C. (1998). Mechanics and energetics of human locomotion on sand. *Journal of Experimental Biology*, *201*(13), 2071-2080.
- Lelievre, H., Le Hénanff, M., Blouin-Demers, G., Naulleau, G., & Lourdais, O. (2010). Thermal strategies and energetics in two sympatric colubrid snakes with contrasted exposure. *Journal of Comparative Physiology B*, *180*(3), 415-425.
- Li, B., Belasen, A., Pafilis, P., Bednekoff, P., & Foufloupoulos, J. (2014). Effects of feral cats on the evolution of anti-predator behaviours in island reptiles: insights from an ancient introduction. *Proceedings of the Royal Society B*, *281*(1788), 20140339.
- Libby, T., Moore, T. Y., Chang-Siu, E., Li, D., Cohen, D. J., Jusufi, A., & Full, R. J. (2012). Tail-assisted pitch control in lizards, robots and dinosaurs. *Nature*, *481*(7380), 181.
- Lima SL. 1992. Strong preferences for apparently dangerous habitats? A consequence of differential escape from predators. *Oikos*. *64*, 597-600.

- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian journal of zoology*, 68(4), 619-640.
- Lind, J., & Cresswell, W. (2005). Determining the fitness consequences of antipredation behavior. *Behavioral Ecology*, 16(5), 945-956.
- Lleonart, J., Salat, J., & Torres, G. J. (2000). Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *Journal of Theoretical Biology*, 205(1), 85-93.
- Losos, J. B. (1990). Concordant evolution of locomotor behaviour, display rate and morphology in *Anolis* lizards. *Animal Behaviour*, 39(5), 879-890.
- Losos, J. B. (2011). *Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles*. University of California Press.
- Losos, J. B., & Irschick, D. J. (1996). The effect of perch diameter on escape behaviour of *Anolis* lizards: laboratory predictions and field tests. *Animal Behaviour*, 51(3), 593-602.
- Losos, J. B., & Ricklefs, R. E. (2009). Adaptation and diversification on islands. *Nature*, 457(7231), 830.
- Losos, J. B., Schoener, T. W., Langerhans, R. B., & Spiller, D. A. (2006). Rapid temporal reversal in predator-driven natural selection. *Science*, 314(5802), 1111-1111.
- Losos, J. B., Schoener, T. W., & Spiller, D. A. (2004). Predator-induced behaviour shifts and natural selection in field-experimental lizard populations. *Nature*, 432(7016), 505.
- Losos, J. B., Schoener, T. W., Warheit, K. I., & Creer, D. (2001). Experimental studies of adaptive differentiation in Bahamian *Anolis* lizards. In: *Microevolution Rate, Pattern, Process*. Springer, Dordrecht.
- Losos, J. B., & Sinervo, B. (1989). The effects of morphology and perch diameter on sprint performance of *Anolis* lizards. *Journal of Experimental Biology*, 145(1), 23-30.
- Lovely, K. R., Mahler, D. L., & Revell, L. J. (2010). The rate and pattern of tail autotomy in five species of Puerto Rican anoles. *Evolutionary Ecology Research*, 12(1), 67-88.
- Luiselli, L. (1996). Food habits of an alpine population of the sand viper (*Vipera ammodytes*). *Journal of Herpetology*, 30(1), 92-94.

- Lutterschmidt, W. I., & Reinert, H. K. (2012). Modeling body temperature and thermal inertia of large-bodied reptiles: support for water-filled biophysical models in radiotelemetric studies. *Journal of Thermal Biology*, 37(4), 282-285.
- Luke, C. (1986). Convergent evolution of lizard toe fringes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 27(1), 1-16.
- Lymberakis, P., Valakos, E. D., Sagonas, K., & Pafilis, P. (2016). The castaway: characteristic islet features affect the ecology of the most isolated European lizard. *Acta Herpetologica*, 11(2), 161-169.
- Lysenko, S., & Gillis, J. E. (1980). The effect of ingestive status on the thermoregulatory behavior of *Thamnophis sirtalis sirtalis* and *Thamnophis sirtalis parietalis*. *Journal of Herpetology*, 155-159.
- Maginnis, T. L. (2006). The costs of autotomy and regeneration in animals: a review and framework for future research. *Behavioral Ecology*, 17(5), 857-872.
- Magurran, A. E. (1999). The causes and consequences of geographic variation in antipredator behavior: perspectives from fish populations. In: *Geographic variation in behavior: Perspectives on evolutionary mechanisms*. Oxford University Press, New York (USA).
- Mammides, C., Kounnamas, C., Goodale, E., & Kadis, C. (2016). Do unpaved, low-traffic roads affect bird communities?. *Acta oecologica*, 71, 14-21.
- Magnusson, W. E., de Paiva, L. J., da Rocha, R. M., Franke, C. R., Kasper, L. A., & Lima, A. P. (1985). The correlates of foraging mode in a community of Brazilian lizards. *Herpetologica*, 324-332.
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, New Jersey.
- Martin, J., & Avery, R. A. (1998). Effects of tail loss on the movement patterns of the lizard, *Psammmodromus algirus*. *Functional Ecology*, 12(5), 794-802.
- Martin, T. L., & Huey, R. B. (2008). Why “suboptimal” is optimal: Jensen’s inequality and ectotherm thermal preferences. *The American Naturalist*, 171(3), E102-E118.

- Martín, J., & López, P. (1999). Nuptial coloration and mate guarding affect escape decisions of male lizards *Psammmodromus algirus*. *Ethology*, *105*(5), 439-447.
- Martin, J., & Salvador, A. (1993). Tail loss reduces mating success in the Iberian rock-lizard, *Lacerta monticola*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *32*(3), 185-189.
- Mayhew, W. W. (1965). Hibernation in the horned lizard, *Phrynosoma m'calli*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, *16*(1), 103-119.
- May, R. M. (1988). How many species are there on earth?. *Science*, *241*(4872), 1441-1449.
- McCarthy, T. M., & Fisher, W. A. (2000). Multiple predator-avoidance behaviours of the freshwater snail *Physella heterostropha pomila*: responses vary with risk. *Freshwater Biology*, *44*(3), 387-397.
- McElroy, E. J., & Bergmann, P. J. (2013). Tail autotomy, tail size, and locomotor performance in lizards. *Physiological and Biochemical Zoology*, *86*(6), 669-679.
- McElroy, E. J., Hickey, K. L., & Reilly, S. M. (2008). The correlated evolution of biomechanics, gait and foraging mode in lizards. *Journal of Experimental Biology*, *211*(7), 1029-1040.
- McEvoy, J., While, G. M., Sinn, D. L., & Wapstra, E. (2012). The role of size and aggression in intrasexual male competition in a social lizard species, *Egernia whitii*. *Behavioral ecology and sociobiology*, *67*(1), 79-90.
- McKee, R. C., & Adler, G. H. (2002). Tail autotomy in the Central American spiny rat, *Proechimys semispinosus*. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, *37*(3), 181-185.
- Medel, R. G., Jimenez, J. E., Fox, S. F., & Jaksić, F. M. (1988). Experimental evidence that high population frequencies of lizard tail autotomy indicate inefficient predation. *Oikos*, 321-324.
- Medina, F. M., & Nogales, M. (2009). A review on the impacts of feral cats (*Felis silvestris catus*) in the Canary Islands: implications for the conservation of its endangered fauna. *Biodiversity and Conservation*, *18*(4), 829-846.

- Meiri, S., Bauer, A. M., Chirio, L., Colli, G. R., Das, I., Doan, T. M., ... & Pincheira-Donoso, D. (2013). Are lizards feeling the heat? A tale of ecology and evolution under two temperatures. *Global Ecology and Biogeography*, 22(7), 834-845.
- Melville, J., & Swain, R. O. Y. (2000). Evolutionary relationships between morphology, performance and habitat openness in the lizard genus *Niveoscincus* (Scincidae: Lygosominae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 70(4), 667-683.
- Meyers, J. J., Nishikawa, K. C., & Herrel, A. (2018). The evolution of bite force in horned lizards: the influence of dietary specialization. *Journal of anatomy*, 232(2), 214-226.
- Miles, D. B. (1994). Covariation between morphology and locomotory performance in sceloporine lizards. *Lizard ecology: historical and experimental perspectives*, 207-235.
- Miles, D. B. (2004). The race goes to the swift: fitness consequences of variation in sprint performance in juvenile lizards. *Evolutionary Ecology Research*, 6(1), 63-75.
- Milinkovitch, M. C., & Tzika, A. (2007). Escaping the mouse trap: the selection of new Evo-Devo model species. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 308(4), 337-346.
- Mosimann, J. E. (1970). Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *Journal of the American Statistical Association*, 65(330), 930-945.
- Mougeot, F., Redpath, S. M., Leckie, F., & Hudson, P. J. (2003). The effect of aggressiveness on the population dynamics of a territorial bird. *Nature*, 421(6924), 737.
- Mousseau, T. A. (1997). Ectotherms follow the converse to Bergmann's rule. *Evolution*, 51(2), 630-632.
- Muñoz, M. M., & Losos, J. B. (2018). Thermoregulatory Behavior Simultaneously Promotes and Forestalls Evolution in a Tropical Lizard. *The American Naturalist*, 191(1), E15-E26.
- Murray, D. L., Roth, J. D., & Wirsing, A. J. (2004). Predation risk avoidance by terrestrial amphibians: the role of prey experience and vulnerability to native and exotic predators. *Ethology*, 110(8), 635-647.

- Navas, C. A. (2002). Herpetological diversity along Andean elevational gradients: links with physiological ecology and evolutionary physiology. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 133(3), 469-485.
- Nagy, K. A. (2000). Energy costs of growth in neonate reptiles. *Herpetological Monographs*, 378-387.
- Niewiarowski, P. H., Congdon, J. D., Dunham, A. E., Vitt, L. J., & Tinkle, D. W. (1997). Tales of lizard tails: effects of tail autotomy on subsequent survival and growth of free-ranging hatchling *Uta stansburiana*. *Canadian Journal of Zoology*, 75(4), 542-548.
- Nomura, T., Kawaguchi, M., Ono, K., & Murakami, Y. (2013). Reptiles: A New Model for Brain Evo-Devo Research. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 320(2), 57-73.
- Norton, S. F., Luczkovich, J. J., & Motta, P. J. (1995). The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. *Environmental biology of fishes*, 44(1-3), 287-304.
- Novosolov, M., Raia, P., & Meiri, S. (2013). The island syndrome in lizards. *Global Ecology and Biogeography*, 22(2), 184-191.
- Olesen, J. M., & Valido, A. (2003). Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(4), 177-181.
- Ollonen, J., Da Silva, F. O., Mahlow, K., & Di-Poi, N. (2018). Skull development, ossification pattern and adult shape in the emerging lizard model organism *Pogona vitticeps*: a comparative analysis with other squamates. *Frontiers in Physiology*, 9, 278.
- Olsson, M., & Madsen, T. (1998). Sexual selection and sperm competition in reptiles. In: *Sperm competition and sexual selection*.
- Olsson, M., Shine, R., & Bak-Olsson, E. (2000). Locomotor impairment of gravid lizards: is the burden physical or physiological?. *Journal of evolutionary Biology*, 13(2), 263-268.
- Pafilis, P., Anastasiou, I., Sagonas, K., & Valakos, E. D. (2013). Grazing by goats on islands affects the populations of an endemic Mediterranean lizard. *Journal of Zoology*, 290(4), 255-264.



- Pafilis, P., Foufopoulos, J., Poulakakis, N., Lymberakis, P., & Valakos, E. (2007). Digestive performance in five Mediterranean lizard species: effects of temperature and insularity. *Journal of Comparative Physiology B*, 177(1), 49-60.
- Pafilis, P., Foufopoulos, J., Poulakakis, N., Lymberakis, P., & Valakos, E. (2009a). Tail shedding in island lizards [Lacertidae, Reptilia]: decline of antipredator defenses in relaxed predation environments. *Evolution*, 63(5), 1262-1278.
- Pafilis, P., Lymberakis, P., Sagonas, K., & Valakos, E. (2016). The particularities of a remote islet shape the thermoregulatory profile of an endemic Mediterranean lizard. *Journal of thermal biology*, 61, 55-60.
- Pafilis, P., Meiri, S., Foufopoulos, J., & Valakos, E. (2009b). Intraspecific competition and high food availability are associated with insular gigantism in a lizard. *Naturwissenschaften*, 96(9), 1107-1113.
- Pafilis, P., Pérez-Mellado, V., & Valakos, E. (2008). Postautotomy tail activity in the Balearic lizard, *Podarcis lilfordi*. *Naturwissenschaften*, 95(3), 217-221.
- Pafilis, P., & Valakos, E. D. (2008). Loss of caudal autotomy during ontogeny of Balkan Green Lizard, *Lacerta trilineata*. *Journal of Natural History*, 42(5-8), 409-419.
- Pafilis, P., Valakos, E. D., & Foufopoulos, J. (2005). Comparative postautotomy tail activity in six Mediterranean lacertid lizard species. *Physiological and Biochemical Zoology*, 78(5), 828-838.
- Paterson, J. E., & Blouin-Demers, G. (2017). Do ectotherms partition thermal resources? We still do not know. *Oecologia*, 183(2), 337-345.
- Paulissen, M. A. (1987). Optimal foraging and intraspecific diet differences in the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. *Oecologia*, 71(3), 439-446.
- Peckarsky, B. L., & Penton, M. A. (1988). Why do *Ephemerella* nymphs scorpion posture: a "ghost of predation past"? *Oikos*, 185-193.
- Pérez-Mellado, V. (1992). Ecology of lacertid lizards in a desert area of eastern Morocco. *Journal of Zoology*, 226(3), 369-386.

- Pérez-Mellado, V., & Corti, C. (1993). Dietary adaptations and herbivory in lacertid lizards of the genus *Podarcis* from western Mediterranean islands (Reptilia: Sauria). *Bonn Zoological Bulletin*, 44(3-4), 193-220.
- Pérez-Mellado, V., Corti, C., & Lo Cascio, P. (1997). Tail autotomy and extinction in Mediterranean lizards. A preliminary study of continental and insular populations. *Journal of Zoology*, 243(3), 533-541.
- Pérez-Mellado, V., Hernández-Estévez, J. Á., García-Díez, T., Terrassa, B., Ramón, M. M., Castro, J., ... & Brown, R. (2008). Population density in *Podarcis lilfordi* (Squamata, Lacertidae), a lizard species endemic to small islets in the Balearic Islands (Spain). *Amphibia-Reptilia*, 29(1), 49-60.
- Pérez-Mellado, V., Pérez-Cembranos, A., Garrido, M., Luiselli, L., & Corti, C. (2011). Using faecal samples in lizard dietary studies. *Amphibia-Reptilia*, 32(1), 1-7.
- Perry, G., LeVering, K., Girard, I., & Garland Jr, T. (2004). Locomotor performance and social dominance in male *Anolis cristatellus*. *Animal Behaviour*, 67(1), 37-47.
- Pianka, E. R. (1970). Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology*, 51(4), 703-720.
- Pianka, E. R. (1978). *Evolutionary Ecology*. Harper & Row Publishers, New York.
- Pianka, E. R. (1986). *Ecology and natural history of desert lizards: analyses of the ecological niche and community structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Pianka, E. R. (2017). *Ecology and natural history of desert lizards: analyses of the ecological niche and community structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Pietrek, A. G., Walker, R. S., & Novaro, A. J. (2009). Susceptibility of lizards to predation under two levels of vegetative cover. *Journal of Arid Environments*, 73(4-5), 574-577.
- Pincheira-Donoso, D., Tregenza, T., Butlin, R. K., & Hodgson, D. J. (2018). Sexes and species as rival units of niche saturation during community assembly. *Global Ecology and Biogeography*.

- Polis, G. A., & Hurd, S. D. (1996). Linking marine and terrestrial food webs: allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities. *The American Naturalist*, *147*(3), 396-423.
- Pollo, C. J., & Pérez-Mellado, V. (1988). Trophic ecology of ataxocenosis of mediterranean. *Ecologia mediterranea*, *14*(3/4), 131.
- Poulakakis, N., Kapli, P., Kardamaki, A., Skourtanioti, E., Göcmen, B., Ilgaz, Ç., ... & Lymberakis, P. (2013). Comparative phylogeography of six herpetofauna species in Cyprus: late Miocene to Pleistocene colonization routes. *Biological Journal of the Linnean Society*, *108*(3), 619-635.
- Powell, S. (2009). How ecology shapes caste evolution: linking resource use, morphology, performance and fitness in a superorganism. *Journal of evolutionary biology*, *22*(5), 1004-1013.
- Preest, M. R. (1994). Sexual size dimorphism and feeding energetics in *Anolis carolinensis*: why do females take smaller prey than males?. *Journal of herpetology*, 292-298.
- Prejzner-Morawska, A. (1977). The tenuissimus muscle in primates. *Folia morphologica*, *36*(2), 135-140.
- Preston, F. W. (1962). The canonical distribution of commonness and rarity: Part I. *Ecology*, *43*(2), 185-215.
- Punzo, F. (1982). Tail autotomy and running speed in the lizards *Cophosaurus texanus* and *Uma notata*. *Journal of Herpetology*, *16*(3), 329-331.
- Raia, P., Guarino, F. M., Turano, M., Polese, G., Rippa, D., Carotenuto, F., ... & Fulgione, D. (2010). The blue lizard spandrel and the island syndrome. *BMC Evolutionary Biology*, *10*(1), 289.
- Reaney, A. M., Saldarriaga-Córdoba, M., & Pincheira-Donoso, D. (2018). Macroevolutionary diversification with limited niche disparity in a species-rich lineage of cold-climate lizards. *BMC evolutionary biology*, *18*(1), 16.

- Reilly, S. M. (1995). Quantitative electromyography and muscle function of the hind limb during quadrupedal running in the lizard *Sceloporus clarki*. *Zoology-Jena*, 98, 263-263.
- Renan, S. (2010). *Behaviors During Foraging in Diurnal Lizards and the Relation to Predation Risk*. Ben Gurion University of the Negev.
- Rewcastle, S. C. (1983). Fundamental adaptations in the lacertilian hind limb: a partial analysis of the sprawling limb posture and gait. *Copeia*, 476-487.
- Rodda, G. H., & Dean-Bradley, K. (2002). Excess density compensation of island herpetofaunal assemblages. *Journal of Biogeography*, 29(5-6), 623-632.
- Rodríguez-Prieto, I., Martín, J., & Fernández-Juricic, E. (2010). Habituation to low-risk predators improves body condition in lizards. *Behavioral ecology and sociobiology*, 64(12), 1937-1945.
- Rosenzweig, M. L. (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press.
- Ruibal, R., & Philibosian, R. (1970). Eurythermy and niche expansion in lizards. *Copeia*, 645-653.
- Rundus, A. S., Owings, D. H., Joshi, S. S., Chinn, E., & Giannini, N. (2007). Ground squirrels use an infrared signal to deter rattlesnake predation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 14372-14376.
- Russell, A. P., & Bels, V. (2001). Biomechanics and kinematics of limb-based locomotion in lizards: review, synthesis and prospectus. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 131(1), 89-112.
- Sagonas, K., Meiri, S., Valakos, E. D., & Pafilis, P. (2013a). The effect of body size on the thermoregulation of lizards on hot, dry Mediterranean islands. *Journal of Thermal Biology*, 38(2), 92-97.
- Sagonas, K., Valakos, E. D., & Pafilis, P. (2013b). The impact of insularity on the thermoregulation of a Mediterranean lizard. *Journal of Thermal Biology*, 38(8), 480-486.

- Sagonas, K., Kapsalas, G., Valakos, E., & Pafilis, P. (2017). Living in sympatry: The effect of habitat partitioning on the thermoregulation of three Mediterranean lizards. *Journal of thermal biology*, *65*, 130-137.
- Sagonas, K., Pafilis, P., Lymberakis, P., & Valakos, E. D. (2015a). Trends and patterns in the feeding ecology of the widespread Balkan green lizard *Lacerta trilineata* (Squamata: Lacertidae) in insular and continental Greece. *North-Western Journal of Zoology*, *11*(1), 117-126.
- Sagonas, K., Pafilis, P., & Valakos, E. D. (2015b). Effects of insularity on digestion: living on islands induces shifts in physiological and morphological traits in island reptiles. *The Science of Nature*, *102*(9-10), 55.
- Salvador, A. (1982). A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae). *Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig*.
- Salvador, A., Martin, J., & López, P. (1995). Tail loss reduces home range size and access to females in male lizards, *Psammodromus algirus*. *Behavioral Ecology*, *6*(4), 382-387.
- Samia, D. S., Blumstein, D. T., Stankowich, T., & Cooper, W. E. (2015). Fifty years of chasing lizards: new insights advance optimal escape theory. *Biological Reviews*, *91*(2), 349-366.
- Sanger, T. J., Losos, J. B., & Gibson-Brown, J. J. (2008). A developmental staging series for the lizard genus *Anolis*: a new system for the integration of evolution, development, and ecology. *Journal of Morphology*, *269*(2), 129-137.
- Santos, M. B. D., Oliveira, M. C. L. M. D., Verrastro, L., & Tozetti, A. M. (2010). Playing dead to stay alive: death-feigning in *Liolaemus occipitalis* (Squamata: Liolaemidae). *Biota Neotropica*, *10*(4), 361-364.
- Santos, X., Llorente, G. A., Pleguezuelos, J. M., Brito, J. C., Fahd, S., & Parellada, X. (2007). Variation in the diet of the Lataste's viper *Vipera latastei* in the Iberian Peninsula: seasonal, sexual and size-related effects. *Animal Biology*, *57*(1), 49-61.
- Sathe, E. A., & Husak, J. F. (2015). Sprint sensitivity and locomotor trade-offs in green anole (*Anolis carolinensis*) lizards. *Journal of Experimental Biology*, *218*(14), 2174-2179.

- Sathe, E. A., & Husak, J. F. (2018). Substrate-specific locomotor performance is associated with habitat use in six-lined racerunners (*Aspidoscelis sexlineata*). *Biological Journal of the Linnean Society*.
- Svanbäck, R., Eklöv, P., Fransson, R., & Holmgren, K. (2008). Intraspecific competition drives multiple species resource polymorphism in fish communities. *Oikos*, *117*(1), 114-124.
- Savvides, P., Stavrou, M., Pafilis, P., & Sfenthourakis, S. (2017). Tail autotomy affects bipedalism but not sprint performance in a cursorial Mediterranean lizard. *The Science of Nature*, *104*(1-2), 3.
- Scharf, I., Nulman, E., Ovadia, O., & Bouskila, A. (2006). Efficiency evaluation of two competing foraging modes under different conditions. *The American Naturalist*, *168*(3), 350-357.
- Schwenk, K. (1995). Of tongues and noses: chemoreception in lizards and snakes. *Trends in ecology & evolution*, *10*(1), 7-12.
- Seva, E., & Escarre, A. (1980). Distribución espacial y temporal de *Acanthodactylus erythrurus* (Sauria: Lacertidae) en un arenal costero alicantino. *Mediterránea*, *4*, 133-162.
- Sever, D. M., & Hamlett, W. C. (2002). Female sperm storage in reptiles. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, *292*(2), 187-199.
- Shepard, D. B. (2007). Habitat but not body shape affects predator attack frequency on lizard models in the Brazilian Cerrado. *Herpetologica*, *63*(2), 193-202.
- Simon, C. A. (1976). Size selection of prey by the lizard, *Sceloporus jarrovi*. *American Midland Naturalist*, 236-241.
- Sindaco, R., & Jeremcenko, V. K. (2008). The reptiles of the Western Palearctic. *Edizioni Belvedere, Latina*.
- Sinervo, B., Hedges, R., & Adolph, S. C. (1991). Decreased sprint speed as a cost of reproduction in the lizard *Sceloporus occidentalis*: variation among populations. *Journal of Experimental Biology*, *155*(1), 323-336.

- Sinervo, B., Clobert, J., Miles, D.B., McAdam, A.G., Lancaster, L.T. (2008) The role of pleiotropy versus signaler-receiver gene epistasis in life history trade-offs: dissecting the genomic architecture of organismal design in social systems. *Heredity*, 101, 197-207.
- Sinervo, B., & McAdam, A. G. (2008). Maturational costs of reproduction due to clutch size and ontogenetic conflict as revealed in the invisible fraction. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275(1635), 629-638.
- Sinervo, B., Mendez de la Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., ... & Gadsden, H. (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328(5980), 894-899.
- Sinervo, B., Miles, D. B., Wu, Y., Méndez de la Cruz, F. R., Kirchoff, S., & Qi, Y. (2018). Climate change, thermal niches, extinction risk and maternal-effect rescue of Toad-headed lizards, *Phrynocephalus*, in thermal extremes of the Arabian Peninsula to the Tibetan Plateau. *Integrative zoology*, doi:10.1111/1749-4877.12315
- Smith, D. L. (1990). Patterns of limb loss in the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, and the effects of autotomy on growth. *Bulletin of Marine Science*, 46(1), 23-36.
- Smith, K. K. (1980). Mechanical significance of streptostyly in lizards. *Nature*, 283, 778-779.
- Smith, K. K. (1982). An electromyographic study of the function of the jaw adducting muscles in *Varanus exanthematicus* (Varanidae). *Journal of Morphology*, 173, 137-158.
- Snyder, R. C. (1949). Bipedal locomotion of the lizard *Basiliscus basiliscus*. *Copeia*, 1949(2), 129-137.
- Snyder, R. C. (1954). The anatomy and function of the pelvic girdle and hindlimb in lizard locomotion. *Developmental Dynamics*, 95(1), 1-45.
- Snyder, R. C. (1962). Adaptations for bipedal locomotion of lizards. *American Zoologist*, 2, 191-203.
- Stankowich, T., & Blumstein, D. T. (2005). Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272(1581), 2627-2634.

- Stapley, J. (2003). Differential avoidance of snake odours by a lizard: evidence for prioritized avoidance based on risk. *Ethology*, *109*(10), 785-796.
- Stapley, J. (2004). Do mountain log skinks (*Pseudemoia entrecasteauxii*) modify their behaviour in the presence of two predators?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *56*(2), 185-189.
- Stiller, R. B., & McBrayer, L. D. (2013). The ontogeny of escape behavior, locomotor performance, and the hind limb in *Sceloporus woodi*. *Zoology*, *116*(3), 175-181.
- Stuart-Fox, D., Moussalli, A., & Whiting, M. J. (2008). Predator-specific camouflage in chameleons. *Biology letters*, *4*(4), 326-329.
- Tamar, K., Carranza, S., Sindaco, R., Moravec, J., & Meiri, S. (2014). Systematics and phylogeography of *Acanthodactylus schreiberi* and its relationships with *Acanthodactylus boskianus* (Reptilia: Squamata: Lacertidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, *172*, 720-739.
- Taraborelli, P., Corbalan, V., & Giannoni, S. (2003). Locomotion and escape modes in rodents of the Monte Desert (Argentina). *Ethology*, *109*(6), 475-485.
- Toen, C., Bauwens, D., & Verheyen, R. F. (1986). Chemoreceptive and behavioural responses of the common lizard *Lacerta vivipara* to snake chemical deposits. *Animal Behaviour*, *34*(6), 1805-1813.
- Torres-Cervantes, R. J., Hernandez-Ibarra, X. & Ramirez-Bautista, A. 2004. *Anelytropsis papillosus* (Mexican blind lizard). Death feigning and autotomy. *Herpetol. Rev.* *35*(4):384.
- Tracy, C. R. (1982). Biophysical modeling in reptilian physiology and ecology. *Biology of the Reptilia*, *12*, 275-321.
- Tucker, D. B., & McBrayer, L. D. (2012). Overcoming obstacles: the effect of obstacles on locomotor performance and behaviour. *Biological Journal of the Linnean Society*, *107*(4), 813-823.
- Tulli, M. J., Abdala, V., & Cruz, F. B. (2012). Effects of different substrates on the sprint performance of lizards. *Journal of Experimental Biology*, *215*(5), 774-784.



Turner, F. B., Medica, P. A., Jennrich, R. I., & Maza, B. G. (1982). Frequencies of broken tails among *Uta stansburiana* in southern Nevada and a test of the predation hypothesis. *Copeia*, 835-840.

Uetz, P. (2013) The Reptile database. Available from: <http://www.reptile-database.org>

Valakos, E. D., Adamopoulou, C., Maragou, P., & Mylonas, M. (1997). The food of *Podarcis milensis* and *Podarcis erhardii* in the insular ecosystems of the Aegean. *Herpetologia bonnensis*, 373-381.

Van Damme, R., Bauwens, D., Thoen, C., Vanderstighelen, D., & Verheyen, R. F. (1995). Responses of naive lizards to predator chemical cues. *Journal of Herpetology*, 38-43.

Van Damme, R., Bauwens, D., & Verheyen, R. F. (1986). Selected body temperatures in the lizard *Lacerta vivipara*: variation within and between populations. *Journal of Thermal Biology*, 11(4), 219-222.

Van Damme, R., Bauwens, D., & Verheyen, R. F. (1991). The thermal dependence of feeding behaviour, food consumption and gut-passage time in the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *Functional Ecology*, 507-517.

Van Damme, R., & Quick, K. (2001). Use of predator chemical cues by three species of lacertid lizards (*Lacerta bedriagae*, *Podarcis tiliguerta*, and *Podarcis sicula*). *Journal of Herpetology*, 27-36.

Van Damme, R., & Vanhooydonck, B. (2001). Origins of interspecific variation in lizard sprint capacity. *Functional Ecology*, 15(2), 186-202.

Vanhooydonck, B., Andronescu, A., Herrel, A., & Irschick, D. J. (2005). Effects of substrate structure on speed and acceleration capacity in climbing geckos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(3), 385-393.

Vanhooydonck, B., Herrel, A., & Irschick, D. J. (2006). Out on a limb: the differential effect of substrate diameter on acceleration capacity in *Anolis* lizards. *Journal of Experimental Biology*, 209, 4515-4523.

- Vanhooydonck, B., Herrel, A., & Van Damme, R. (2007). Interactions between habitat use, behavior, and the trophic niche of lacertid lizards. *Lizard ecology: the evolutionary consequences of foraging mode*, 427-449.
- Vanhooydonck, B., Measey, J., Edwards, S., Makhubo, B., Tolley, K. A., & Herrel, A. (2015). The effects of substratum on locomotor performance in lacertid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 115(4), 869-881.
- Vanhooydonck, B., & Van Damme, R. (1999). Evolutionary relationships between body shape and habitat use in lacertid lizards. *Evolutionary Ecology Research*, 1(7), 785-805.
- Vanhooydonck, B., & Van Damme, R. (2003). Relationships between locomotor performance, microhabitat use and antipredator behaviour in lacertid lizards. *Functional Ecology*, 17(2), 160-169.
- Vanhooydonck, B., Van Damme, R., & Aerts, P. (2000). Ecomorphological correlates of habitat partitioning in Corsican lacertid lizards. *Functional Ecology*, 14(3), 358-368.
- Vanhooydonck, B., Van Damme, R., & Aerts, P. (2001). Speed and stamina trade-off in lacertid lizards. *Evolution*, 55(5), 1040-1048.
- Van Wassenbergh S (2007) <https://www.uantwerpen.be/en/staff/sam-vanwassenbergh/my-website/excel-vba-tool>
- Vervust B, Grbac I, Van Damme R. 2007. Differences in morphology, performance and behaviour between recently diverged populations of *Podarcis sicula* mirror differences in predation pressure. *Oikos*. 116, 1343-1352.
- Verwajen, D., Van Damme, R., & Herrel, A. (2002). Relationships between head size, bite force, prey handling efficiency and diet in two sympatric lacertid lizards. *Functional Ecology*, 16, 842-850.
- Vitt, L. J., & Caldwell, J. P. (2013). *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Elsevier, San Diego.
- Vitt, L. J., Congdon, J. D., & Dickson, N. A. (1977). Adaptive strategies and energetics of tail autonomy in lizards. *Ecology*, 58(2), 326-337.

- Vitt, L. J., Pianka, E. R., Cooper, W. E., & Schwenk, K. (2003). History and the global ecology of squamate reptiles. *The American Naturalist*, *162*, 44-60.
- Vitt, L. J., & Sartorius, S. S. (1999). HOBOS, Tidbits and lizard models: the utility of electronic devices in field studies of ectotherm thermoregulation. *Functional Ecology*, *13*(5), 670-674.
- Wagner, E. A., & Zani, P. A. (2017). Escape behavior of Side-blotched Lizards (*Uta stansburiana*) in response to model predators. *Canadian Journal of Zoology*, *95*(12), 965-973.
- Webb, P. W. (1984). Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist*, *24*(1), 107-120.
- Weldon, P. J. (1982). Responses to ophiophagous snakes by snakes of the genus *Thamnophis*. *Copeia*, 788-794.
- Whiting, M. J., Godwin, J., & Coldren, M. K. (1991). *Cnemidophorus sexlineatus* (six-lined racerunner lizard) and *Cophosaurus texanus* spider predation. *Herpetological Review*, *22*, 58.
- Whiting, M. J., Lailvaux, S. P., Reaney, L. T., & Wymann, M. (2003). To run or hide? Age-dependent escape behaviour in the common flat lizard (*Platysaurus intermedius wilhelmi*). *Journal of Zoology*, *260*(2), 123-128.
- Williams, R. (1972). The abundance and biomass of the interstitial fauna of a graded series of shell-gravels in relation to the available space. *The Journal of Animal Ecology*, *41*(3), 623-646.
- Withers, P. C., Cooper, C. E., Maloney, S. K., Bozinovic, F., & Neto, A. P. C. (2016). *Ecological and environmental physiology of mammals*. Oxford University Press.
- Wroe, S., McHenry, C., & Thomason, J. (2005). Bite club: comparative bite force in big biting mammals and the prediction of predatory behaviour in fossil taxa. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *272*(1563), 619-625.
- Xu, X. F., & Ji, X. (2006). Ontogenetic shifts in thermal tolerance, selected body temperature and thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in a lacertid lizard,

*Eremias brenchleyi*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 143(1), 118-124.

Ydenberg, R. C., & Dill, L. M. (1986). The economics of fleeing from predators. In: *Advances in the Study of Behavior*. Academic Press.

Yalçinkaya, D., & Göçmen, B. (2012). A new subspecies from Anatolia, *Acanthodactylus schreiberi* Boulenger, 1879 *ataturi* n. ssp. (Squamata: Lacertidae). *Biharean Biologist*, 6(1).

Zotos, S., Adamopoulou, C., Chondropoulos, B., Kadis, C., Hadjichambis, A. C., & Legakis, A. (2012). Evidence of sperm storage in Schreiber's Fringe-fingered Lizard, *Acanthodactylus schreiberi schreiberi*, from Cyprus: (Reptilia: Lacertidae). *Zoology in the Middle East*, 56(1), 39-47.

Zug, G. R. (1993). *Herpetology. An introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press, San Diego.

Zug, G. R., Vitt, L. J., & Caldwell, J. P. (2001). *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press, San Diego.

Ζώτος, Σ. (2014). Διδακτορική διατριβή: *Οικολογία και συμπεριφορά σαυρών του είδους Acanthodactylus schreiberi σε θινικό οικοσύστημα της Κύπρου*. Εθνικό & Καποδιστριακό Πανεπιστήμιο Αθηνών, Αθήνα.

Κουρτελλαρίδης, Λ. (1997). *Τα πουλιά που φωλιάζουν στην Κύπρο*. Συγκρότημα Τράπεζας Κύπρου, Λευκωσία.

Νικολάου, Χ. (2017). *Τα άγρια θηλαστικά της Κύπρου*. Φιλοδασικός Σύνδεσμος Κύπρου, Λευκωσία.