

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Dina Kovač, dodiplomski smjer biologije

**LOKOMOTORNO KRETANJE GUŠTERA:
POVEZANOST MORFOLOGIJE I EKOLOGIJE**

Seminarski rad

Zagreb, 2008. godina

1. SADRŽAJ

1. SADRŽAJ	2
2. UVOD	3
3. IDEJA PRIMJENJENA NA LOKOMOTORNO GIBANJE	4
4. LOKOMOTORNO KRETANJE GUŠTERA	7
4.1. <i>Penjanje i trčanje po tlu kod dva gekona</i>	7
4.2. <i>Stilovi lokomotornog kretanja kod 2 srodne vrste španjolskih zidnih guštera</i>	8
5. ZAKLJUČAK	11
6. LITERATURA	12

2. UVOD

Veliki raspon adaptacije organizama na zadaće koje izvršavaju u njihovu specifičnom okolišu oduvijek je bio predmet divljenja i bioloških istraživanja. Mislioci prije Darwina, od Aristotela do Williama Paleya, smatrali su to dokazom postojanja božanskog stvoritelja. Ironično, Darwin je isto to natjecanje između oblika i funkcije upotrijebio kao jedno od najsnažnijih argumenata u korist postojanja prirodne selekcije i njene važnosti u biološkoj evoluciji.

U širokom taksonomskom rasponu povezanost morfologije i ekologije je vrlo često očita i uvjerljiva. Klasičan primjer su prednji udovi sisavaca koji su evoluirali iz svog primitivnog stadija u krila kod šišmiša, lopate kod kritica, nogu za trčanje kod antilopa i drugo, ne ostavljajući nimalo sumnje u adaptivnu prirodu tih evolucijskih promjena. Međutim, ako se fokusiramo na niže taksonomske razine, npr. na razinu porodice, taj uski odnos između oblika i funkcije često postaje nejasan ili se čini da čak ni ne postoji.

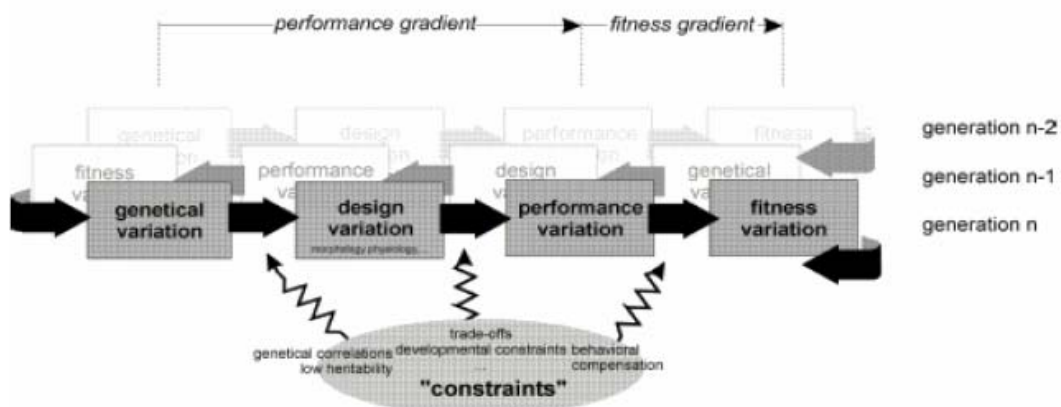
Čini se da je stupanj povezanosti morfološke različitosti i ekološke radijacije ovisan o taksonomiji. Na primjer, morfološka adaptacija Darwinovih zeba u snažnom je kontrastu s visokom morfološkom sličnošću simpatričnih vrsta *Pomatoschistus minutus* i *P. lozanoi*, pješčanih glavoča sa različitim nišama hranjenja. Isti problem je i kod nepostojanja korelacije između morfologije i prehrane ptica koje žive u područjima travnjaka. Slično tome, iako adaptacija na upotrebu staništa jasno vodi do različite morfologije guštera *Anolis* sp. na svakom od velikih otoka zapadne Indije, prilično uniformirani izgled gušterica (Lacertidae) na prvu ruku, ne odražava varijabilnost zahtjeva koju im nameću njihova različita staništa.

Nedostatak korelacije između morfologije i ekologije može biti rezultat skrivenih ili presuptilnih adaptivnih značajki koje nisu pronađene primjenjenom analitičkom opremom. Može biti i rezultat okolišnih, povijesnih i drugih ograničenja koji usporavaju ili spriječavaju pravilan razvoj adaptacijskog procesa. Ako se ipak pojave korelacije između morfologije i ekološke niše, prije svega je potrebno pravilno testiranje adaptivne prirode. Te korelacije mogu biti neprimjenjive za promatranu funkciju (npr. kada specijalizacijom na penjanje postanu pristupni novi izvori hrane, diferencijacija čeljusti može se povezati sa načinom kretanja, iako nisu direktno povezani) ili mogu biti rezultatom filogenetske povezanosti taksona. Dakle, istraživanje ekomorfolologije nalaže rigorozan analitički pristup koji u obzir uzima sve potencijalne zamke i ograničenja te štiti od neosnovanih teorija o adaptaciji. Konceptualni rad kojeg je predstavio ARNOLD (1983.) je čvrt temelj za takav pristup.

3. IDEJA PRIMJENJENA NA LOKOMOTORNO GIBANJE

Glavni element u Arnoldovom konceptualnom radu (*slika 1.*) je mjerenje učinkovitosti izvedbe: stupanj do kojeg individualan organizam može ispuniti ekološki važne funkcije tj. one s jasnom potencijalnom važnošću za njegovo preživljavanje i reprodukciju. Za mnoge je životinje lokomotorno gibanje važno u ekološkom smislu. One se trebaju kretati da bi pobjegle od predatora, da bi našle hranu ili partnera za parenje, da obrane teritorij itd. Iako je rijetko testirano samo izričito lokomotorno gibanje, čini se logično da način i učinkovitost kretanja utječe na podobnost (eng. fitness) jedinke. Proučavanje stupnja učinkovitosti istražuje pojedine razlike u izvedbi. Za to se potrebne 3 različite analize.

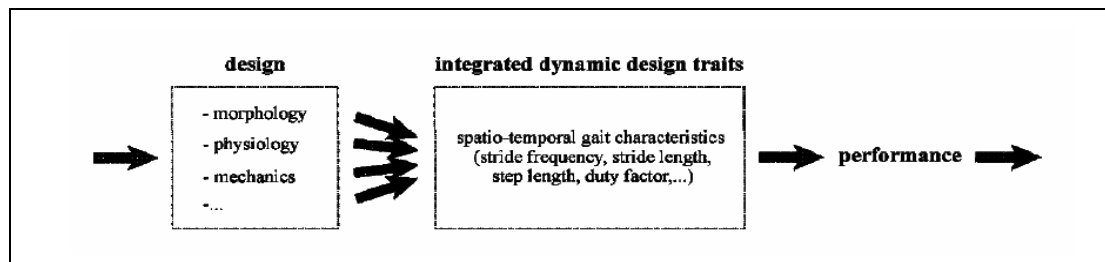
- Prvi korak se fokusira na učinkovitost i upućuje na važan tip evolucijskog ograničenja : kompromis između funkcija ili različitih komponenti jedne funkcije. Lokomotorno gibanje uključuje nekoliko komponenti koje su možda važne za preživljavanje i reprodukciju. To su, primjerice, maksimalna održiva brzina, mogućnost akceleracije, izdržljivost i sposobnost manevriranja te različiti načini kretanja (npr. penjanje nasuprot trčanja po tlu). Evolucijska optimalizacija učinkovitosti jedne komponente može negativno utjecati učinkovitost druge jer te dvije funkcije mogu uključivati radikalno različite potrebe u kreiranju organizma kao što je vrsta mišića, proporcije kostura itd. Za visoke brzine i akceleracije se tako očekuje da budu važne kod lova plijena kao i kod bijega od predatora, ali se smatra da su u konfliktu s kapacitetom izdržljivosti (eksplozivan razvoj brzine nasuprot kontinuiranog razvoja snage za izdržljivost). Također su i u konfliktu sa sposobnošću manevriranja koje je bitno u okruženju kao što je gusta vegetacija i stjenovita podloga. Dakle, lokomotorno gibanje se čini kao idealna funkcija za proučavanje kompromisa u evoluciji, pogotovo zato što većina njegovih komponenti može jednostavno mjeriti u laboratoriju te zato što se individualna učinkovitost pokazala kao nešto što se ponavlja čak i kroz dulji vremenski period.



Slika 1. Shema predstavlja proces adaptacije (temelji se na Arnoldu, 1983).

- Drugi korak u istraživanju je povezanost učinkovitosti s kreiranjem u morfološkim, fiziološkim, biokemijskim i drugim aspektima. Druge ekomorfološke studije su obično ograničene s korelacijskim pristupom, tražeći statističku povezanost bilo kojih od mnogih različitih pravaca u kreiranju organizma i učinkovitosti. Ovaj pristup ne samo da je dugog trajanja, nego potencijalno može odvesti u krivi smjer sa zaključcima. Naime, učinkovitost je kompleksan rezultat mnogih biokemijskih, fizioloških i morfoloških faktora te je vrlo moguće da se potraga za povezanošću usredotoči na krive elemente kreiranja organizma. Doista, sve veći broj istraživanja je pokazao da veza između forme i funkcije može biti iznenađujuće suptilna. Jedan način da se riješi ovaj problem je proučiti mehaničku osnovu individualnih varijacija u učinkovitosti ubacivanjem ove analize kao dodatnog koraka između kreiranja i učinkovitosti.

U slučaju lokomotornog gibanja karakteristike različitih aspekta kretanja u vremenu i prostoru mogu omogućiti taj dodatan korak. To su, primjerice, duljina i frekvencija koraka, faktori različitih opterećenja i sl. Ove karakteristike su posljedica kompleksne interakcije svih aspekata kreiranja (neuroloških, fizioloških, strukturnih, fizičkih). Mogu se smatrati integriranim, dinamičnim aspektima kreiranja organizma i kao takvima moguće direktno povezana s njihovom ekologijom i učinkovitošću (slika 2.). Uzmimo za primjer istraživanja guštera koja su pokazala da naizgled identične jedinke s izrazito različitom učinkovitošću pokazuju jednako izrazite razlike u kinematici.



Slika 2. Integrirani, dinamični aspekti dizajna kao korak između kreiranja organizma i učinkovitosti

- Treći korak je istraživanje stupnja učinkovitosti koje istražuje ima li odstupanje od nje i kreiranja organizma genetičku osnovu potrebnu u evoluciji. Za lokomotorno se gibanje dokazalo da je nasljedno na primjeru nekoliko proučavanih vrsta (trkači konj, hrt, golub). Iz ovoga možemo zaključiti da je lokomocija funkcija idealna kao model u proučavanju procesa adaptacije. Osim toga, testiranje na genetske korelacije pridonosi razumjevanju prisustva ili odsustva kompromisa između lokomotornih komponenti, dok potraga za interakcijama između genotipa i okoliša može otkriti učinak ograničenja okoliša (npr. kada različiti genotipovi optimalno funkcioniraju na različitim temperaturama). Učinkovitost nije samo element stupnja učinkovitosti nego i stupnja podobnosti (eng. fitness-gradient) (slika 1.). Drugim riječima: znači li promjena u učinkovitosti i promjenu u fitnessu (npr. uspjeh u preživljavanju i reprodukciji istovremeno)? Zbog praktičnih problema u ispitivanju ovog pitanja, učinkovitost je često direktna mjera za fitness. Međutim, ovaj pristup zanemaruje fenomene kao što je bihevioralna kompenzacija i povezanost ponašanja, kreiranja organizma i njegove učinkovitosti.

Tako 'spore' jedinke zmija *Thamnophis sp.* s pravim uzorkom boja i antipredatorskim ponašanjem bolje preživljavaju nego 'brze' jedinke s krivom kombinacijom boja i ponašanja. Korištenje brzine kao direktne mjere za fitness očito u ovom slučaju vodi do krivog zaključka.

Isto tako, kompromisi između funkcija (npr. brzine i sposobnosti manevriranja) ili između samih komponenti fitnessa (npr. bolje preživljavanje uz cijenu smanjene reprodukcije) mogu donijeti bolju učinkovitost koja se ne prevodi odmah u veći fitness. Zato bi cijelo istraživanje adaptacijskih procesa trebalo procijeniti učinak njenih varijacija na fitness. Za tu namjeru, jedinke s poznatom učinkovitošću bi trebalo pratiti u prirodnim uvjetima kroz dulji period vremena.

U praksi je, međutim, teško provesti takva istraživanja. Ipak, kao aproksimacija, veza promjene u učinkovitosti i fitnessa može se pretpostaviti indirektno procjenjujući učinkovitost jedinke u ekološki uvjetovanim funkcijama s očitim učinkom na fitness. Kod lokomocije se tako može testirati imaju li brže jedinke veće šanse da pobjegnu predatoru ili da ulove plijen. U idealnim uvjetima, ekomorfološka istraživanja bi trebala uzeti u obzir se poveznice spomenute na slici 1. prije formiranja zaključaka o adaptaciji. Dakle, potreban je doprinos različitih područja biologije (kvanitativna genetika, morfologija, biomehanika, ekologija i dr.). Uzimajući dalje u obzir da bilo koja od poveznica može biti spriječena ograničenjima različite prirode kao npr. okolišne, povijesne, genetske, bihevioralne prirode itd., ciljevi pravog ekomorfološkog istraživanja mogu biti utopični. To ipak nije argument da bi se izbjegla daljnja istraživanja na području ekomorfologije. Potrebno je težiti primjeni Arnoldovog koncepta (ARNOLD, 1983; *slika 1.*) što više moguće.

4. LOKOMOTORNO KRETANJE GUŠTERA

Vrste jedne porodice guštera često se pojavljuju u širokom rasponu različitih staništa s radikalno različitim zahtjevima u lokomotornom kretanju. Već smo spomenuli primjer gušterica (Lacertidae) nađenih u mnogim biotopima (od tundre do visokih planina, mediteranskih šikara, tropskih šuma i pustinja) i mikrostaništima unutar njih. Takav ekološki diverzitet traži i različite lokomotorne vještine te povećava vjerojatnost kompromisa između komponenti lokomotornog gibanja i dizajna. Unatoč tome, odnosi forma-funkcija se ne reflektiraju u morfologiji vrste. Je li u takvim slučajevima ograničen proces adaptacije kako bi se očuvao općeniti način kreiranja organizma, bez obzira na raznolikost staništa? Ili su adaptacije skrivene, neuočljive u rezultatima analize?

Lokomocija guštera je koristan model u kontekstu Arnoldovog koncepta rada u cilju da objasni igru između varijacija u ekologiji, učinkovitosti i kreiranju organizma. Sljedeća 2 primjera se odnose na mogući kompromis između penjanja i trčanja po tlu. Teoretska razmatranja o različitim učincima gravitacije te par morfoloških razlika između vrsta koje više žive na tlu i onih koje teže vertikalnim površinama, navode na ideju da specijalizacija u jednom smjeru možda ne dolazi u sukob s učinkovitosti u drugom smjeru.

4.1. Penjanje i trčanje po tlu kod dva macaklina



Slika 3. *Gekko gekko* (macaklin tokaj)

Gekko gekko (macaklin tokaj) (slika 3.) je dobro poznat po svojoj sposobnosti penjanja po vertikalnim površinama. Za tu svrhu ima čvrste pandže, a ispod svakog prsta niz ljepljivih jastučića. Nadalje, ove životinje su dorzo-ventralno spoljoštene i penju se s lateralno položenim udovima u stavu sličnom puzajućem. Time se centar mase dovodi bliže vertikalnoj površini što doprinosi lakšem penjanju.



Slika 4. *Eublepharis macularius* (leopard macaklin)

Eublepharis macularius (leopard macaklin) (slika 4.), s druge strane, živi na tlu u pustinji i ima manje spljošteno tijelo. Tijelo se vidljivo odiže od površine u fazi trčanja, kako bi se izbjeglo trenje. Usprkos činjenici da ne posjeduje ljepljive jastučice kao tokaj i ima samo male pandže, primjerci u laboratoriju su pokazali da se također mogu penjati po vertikalnim

površinama. Međutim, njihovo penjanje je puno sporije. Trče po tlu 1.1 m/s, dok se penju brzinom od jedva 0.1m/s. *Gecko gekko* primjerci su gotovo jednako dobro trčali (1m/s) kao što su se penjali (1.2m/s).

Prema ovome se čini da je kompromis između sposobnosti penjanja i trčanja prisutan kod leopard macaklina, ali ne i kod tokaja. Ipak, teško je potaknuti trčanje po tlu kod vrste *Gecko gekko*. Primjerci su najčešće odbijali trčati te su prijetili u obrambenom stavu. Ako bi im se pružila prilika, koristili su bočne strane ograđenog prostora da pobjegnu. Zato je moguće da, iako tokaji mogu trčati po tlu, njihova mišićna struktura nije prilagođena na takvu, možda neugodnu, radnju (npr. visoki stres, lokalni zamor, veliki utrošak energije).

Može se nagađati o specijalizacijama mišićne strukture udova kod penjača i trkača. Penjači bi trebali imati jače mišiće ramena i kukovlja kako bi omogućili sile koje ih pokreću, ne samo da bi nadvladali inercijsku silu nego i gravitacijsku. Nadalje, s obzirom da vertikalno penjanje zahtjeva napetost u prednjim nogama, a da bi se izbjeglo posrtanje unatrag kada stražnje noge krenu prema naprijed, kod *Gecko gekko* bi trebali postojati jaki mišićni fleksori lakta. Trkači bi s druge strane trebali imati bolje razvijene ekstenzore lakta i koljena da izdrže težinu tijela za vrijeme gibanja, kako bi tijelo održali dignuto od površine. Također, oni naravno imaju ulogu i u kretanju prema naprijed. Osim toga, kod trčanja po ravnoj podlozi, kretanje prema naprijed potpomaže ekstenzija gležnja i ručnog zgloba. To se vjerojatno ne događa kod tokaja jer hiperekstenzija treba prvo dići članke prstiju od podloge, kako bi se odvojili ljepljivi jastučići. Ova razlika bi se trebala odnositi i na gležnje i ručne zglobove. Sekcija apendikularne mišićne strukture kod oba gekona nije pokazala neke znatne razlike (izuzev nekih manjih mišića povezanih s prisutnošću ljepljivih jastučića kod tokaja).

Prisutnost, mjesta polazišta i hvatišta te općeniti izgled miškulature udova je vrlo sličan kod obje vrste. Međutim, kada se spoji nekoliko kvantitativnih, funkcionalnih značajki da se procijene kontrakcije izvršene mišićima nogu, cijenjena je subtilna adaptacija lokomotorne morfologije prema korištenju podloge, uz očite ljepljive jastučice kao što je to kod tokaja. Što se tiče ramena, kontrakcija izvršena glavnim mišićem koji povlači (*latissimus dorsi*) je oko 50 do 100% viša kod vrsta penjača. Isto je za glavne mišiće kukovlja (*caudofemoralis longus and brevis, flexor tibialis externus*). Od sedam fleksora lakta, dva su kod vrste *Gecko gekko* jača što se tiče kontrakcija, dok su kontrakcije ostalih slične kod obje vrste. Kao što se moglo predvidjeti, kontrakcije velikog gležnja (*gastrocnemius, flexor tarsi, flexor digitorum longus*) i ručnog zgloba (*flexor carpi ulnaris, flexor carpi radialis i flexor digitorum longus*) trkača su dvostruka ili trostruka od onih kod penjača.

4.2. Stilovi lokomotornog kretanja kod dvije srodne vrste španjolskih zidnih guštera

Relativno mali primjerci *Podarcis hispanica* (45.2 mm \pm 5.0 SD, n = 34) žive na španjolskom kopnu (trenutno sakupljeni u regiji Castellón). Brzi su i oprezni te ih se često može vidjeti na vertikalnim strukturama kao što su zidovi, stijene i kamenite padine. Vrsta *Podarcis atrata* se pojavljuje samo na otočju Columbretes, malo otočje oko 50 km od obale Castellón. Ovi otočki primjerci su prosječno nešto veći nego primjerci

kopnene populacije ($58.2 \text{ mm} \pm 6.9 \text{ SD}$, $n = 53$). Malo su tromi i skoro su uvijek viđeni na gotovo horizontalnim podlogama.

Usprkos velikoj sličnosti u izgledu, razlika u kvantiteti s obzirom na odabir podloge, pojavilo se pitanje pokazuju li te dvije populacije inverzan kompromis u učinkovitosti penjanja i trčanja. Da bi se dao odgovor, testirano je 15 primjeraka svake populacije tako što su trčali na pokretnoj traci opremljenoj s fotočelije na intervalina od 25 cm, a smještene u horizontalnom položaju (podloga - pluto) ili nagibu od 65° (podloga - škriļjavac). Naveća brzina mjerena kroz dva uzastopna intervala se tretira kao maksimalna učinkovitost u šprintanju (penjanju). Kao što se očekivalo, kopnene populacije su bili bolji penjači ($0.62 \text{ m/s} \pm 0.23 \text{ SD}$, $n = 14$ za razliku od otočke populacije s $0.13 \text{ m/s} \pm 0.19 \text{ SD}$, $n = 11$). Iznenađujuće je ipak bilo to da su kopneni uzorci bili također daleko bolji trkači ($2.03 \text{ m/s} \pm 0.40$, $n = 14$ *versus* $1.09 \text{ m/s} \pm 0.42 \text{ SD}$, $n = 15$). Drugim riječima, očekivani kompromis u proučavanim razlikama nije potvrđen.

Rezultat nije mogao biti objašnjen s motivacijskim razlikama dviju populacija budući da je njihova učestalost dobrovoljnog lokomotornog gibanja testiranih primjeraka bila jednaka (utvrđeno video snimkama životinjama u velikom terariju u vrijeme kad ih se nije uznemiravalo). Mogu li razlike u kreiranju organizma objasniti značajne razlike u trčanju? Nije samo pitanje veličine s obzirom da su male vrste i one najbrže.

Sveukupni izgled dvije vrste je vrlo sličan. U prvom pokušaju pronalaženja razlika u kreiranju organizma, uzete su morfološke mjere prednjih i stražnjih segmenata udova (otok: $n = 53$; kopno: $n = 34$) većem broju primjeraka. Nije se mogla naći značajna razlika između vrsta, osim u duljini stražnje noge: za jedinke slične duljine, kombinacija duljine tarsusa i najduljeg prsta je kopnenom primjerku bila 1.09 puta veća od duljine kod otočnog primjerka. Izraženo u obliku duljine cijele noge, ova razlika iznosi svega 5%. Iako je očito da bi životinje s duljim nogama vjerojatno mogle brže trčati (jer rade veće korake), jako su male šanse da ova mala razlika (iako značajna) može objasniti skoro dvostruku razliku u brzini trčanja.

Ipak, mnogi drugi aspekti kreiranja organizma (mišićna fiziologija, brzina metabolizma itd.) mogu biti u igri. Dakle, karakteristike aspekata kretanja u vremenu i prostoru određene su rasponom brzina za 8 primjeraka svake testirane populacije, s obzirom da se ove varijable mogu promatrati kao integrirani, dinamični aspekti kreiranja organizma. Ove su mjere otkrile zanimljive rezultate: da bi povećali svoju brzinu trčanja, gušteri obje populacije uzimaju veće korake uz veću frekvenciju. Međutim, primjerci s kopna primarno povećavaju duljinu koraka držeći frekvenciju relativno niskom, dok otočki primjerci koriste obrnutu strategiju tj. kraće korake i veću frekvenciju. Duljina koraka normalnog hoda se ne razlikuje između vrsta i konstantna je u određenom rasponu brzina. S obzirom da *Podarcis hispanica* i *Podarcis atrata* koriste različite stilove trčanja, čini se da se ove vrste razlikuju u nekim integriranim, dinamičnim aspektima kreiranja. Ipak, uzročna veza se još mora ustanoviti između karakteristika kreiranja ovih vrsta te velika razlika u učinkovitosti.

Zamislite da se sporom otočkom primjerku omogući prijelaz sa trčanja tipa visoka frekvencija/kратаk korak na strategiju velik korak/niska frekvencija s kopna. S obzirom da se može očekivati da je frekvencija kruženja nogom povezana s gornjom granicom (diktirana s odnosom sile i ubrzanja mišića noge), moguće je da ovaj primjerak može brže trčati. Uz brzinu koja se podudara s maksimalnom učinkovitošću u normalnom obliku kretanja, njegove noge bi radile (u novom obliku kretanja)

frekvencijom 22% manjom od one koje koristi u normalnom trčanju. Međutim, kao posljedica preuzetog stila 'velik korak/niska frekvencija', mišići bi morali jače kontrahirati s obzirom da veći koraci zahtijevaju jaču kontrakciju i s obzirom da takva mišićna sila znači manje ubrzanje. Može se očekivati negativan učinak na maksimalnu održivu frekvenciju pokreta noge.

Nažalost, mjerenja sila reakcije s obzirom na podlogu još nisu dostupna. Stoga je nemoguće procijeniti koliko bi maksimalna frekvencija bila smanjena primjenom drugog stila trčanja. Očekujući rezultate daljnjih istraživanja, čini se mogućim da spomenuta granica od 22% frekvencije možda dozvoli povećanu učinkovitost. Taj scenarij pretpostavlja identičnu muskulaturu otočnih i kopnenih vrsta. Razlike u stilu trčanja bi samo mogle biti posljedica jačih mišića kopnenih primjeraka. S druge strane, izazovno je nagađati o minimalnim promjenama u dizajnu koje možda imaju snagu potaknuti drastične promjene u performance.

Dakle, nadograđujući dalje na pretpostavku da otočki primjerci mogu brže trčati preuzevši stil trčanja kopnenih, potrebno je istražiti kako se taj alternativni stil može postići. Najvjerojatnije bi se neuromotorni poticaj mišiću noge trebao modificirati. Postoji i alternativno objašnjenje. U stvarnosti, kopneni primjerci pokazuju malu, ali statistički značajnu razliku u duljini stopala. Segmenti stopala su važni prilikom kretanja prema naprijed velikim koracima. Može li ta mala razlika u duljini automatski dovesti do vidljive promjene u stilu trčanja? Trenutačno, ta mogućnost ne može biti isključena. Držeći moment sile kod zglobova jednakim, promjenjeni krakovi poluge (dijelovi udova) moraju rezultirati drugačijim tipom kretanja i konfiguracijskim promjenama koje onda mogu utjecati na prostorno-vremenske karakteristike primjenjenog kretanja.

Ipak, jednako je moguće da je razlika u duljini stopala samo slučajnost. To se može testirati dinamičkim modeliranjem (deduktivni pristup) ili procjena veze između morfometričkih varijacija i učinkovitosti jedinke i stila trčanja za velik broj primjeraka jedne populacije (induktivni pristup).

Bez obzira na uzroke razlike učinkovitosti dviju vrsta, potrebno je predložiti i objašnjenja s ekološkog aspekta. Važnost lokomotorne učinkovitosti kod guštera mora biti postavljena primarno u kontekst hranjenja i izbjegavanja predatora. Razlike u prehrani su možda prisutne, ali odlučni zaključci se ne mogu izvući. Pritisak predatora se s druge strane razlikuje između 2 staništa. Na otoku ima puno industrije krznarstva i predatori su rijetki. Na kopnu je krznarstvo slabo razvijeno i udaljeno, a predatori su prisutni (sisavci, ptice, zmije). Dakle, čini se mogućim da su na kopnu spore vrste (s kratkim stopalima) više ranjive od strane predatora pa su tako i eliminirane iz populacije.

5. ZAKLJUČAK

Biološka evolucija kroz prirodan odabir često dovodi do optimalnog odnosa između kreiranja organizma i njegove ekologije. Međutim, proces adaptacije može biti spriječen ili usporen ograničenjima ili ustupcima funkcijama u suprotnosti. To se često proučava u ekomorfološkim studijama koje se fokusiraju na niže razine taksonomije: odnosi oblik-funkcija često nisu jasni jer suptilne adaptivne značajke ostaju sakrivene ili jednostavno ne postoje. Zato je potrebno pristupiti problemu rigorozno analitički, uzimajući u obzir sve potencijalne faktore koji bi mogli spriječiti normalan tijek tog procesa.

Gušterovo lokomotorno kretanje je dobar model za takvu analizu. Kretanje je esencijalno u mnogim ekološki relevantnim funkcijama (hranjenje, izbjegavanje predatora itd.). Sastoji se od nekoliko komponenti (brzina, akceleracija, izdržljivost, sposobnost manevriranja itd.) i načina (trčanje po ravnom, penjanje, itd.) sa proturječnim naredbama, koje vode u potencijalne ustupke. Osim toga, za nekoliko komponenti kretanja je dokazano da se nasljeđuju, a očita povezanost između staništa u kojem žive i načina kretanja često nedostaje (npr. Lacertidae).

Dva slučaja koja se fokusiraju na potencijalne ustupke između penjanja i trčanja po ravnom prezentirana su kako bi ilustrirala suptilnu igru između varijacije u ekologiji, izvedbe i dizajna u kretanju guštera. (1) Kod dva macaklina (penju se, iako mogu boraviti i na tlu) pokreti izvršeni pojedinim važnim mišićima nogu čini se da su prilagođeni njihovom primarnom načinu kretanja. (2) Kod 2 srodnih vrsta porodice Lacertidae, kompromis između penjanja i trčanja ne postoji. Umjesto toga pojavila se drastična razlika u izvedbi trčanja, moguće povezana sa različitim stilovima trčanja. Zadnje navedeni slučaj ilustrira potencijalnu upotrebu složenih, dinamičkih obilježja kreiranja organizma kao međustadija između varijacije u dizajnu i izvedbi.

Primjeri navedeni u ovom radu lijepo ilustriraju da, čak i u odsustvu istaknutih forma-funkcija poveznica, morfologija se konačno spaja s ekologijom. Analize prema ARNOLD-ovom konceptu (1983) ne samo da otkrivaju suptilne pravce adaptacije, nego stvaraju i nove, izazovne hipoteze, postajući predmet novih programa istraživanja u budućnosti.

6. LITERATURA

- AERTS, P., R. VAN DAMME, B. VANHOOYDONCK, A. ZAAF & A. HERREL, 2000.
Lizard locomotion: How morphology meets ecology, *J. Zool* 50(2):261-277
- www.scserp.com
- <http://www.culturequest.us/acobes/animals.htm>